บทที่ 5 สัณฐานวิทยาและโครงสร้างของแบคทีเรีย

ลักษณะใหญ่ของเซลล์แบคทีเรียคือ ขนาด รูปร่าง โครงสร้าง และการจัดเรียง ้ตัว ลักษณะต่าง ๆ เหล่านี้ประกอบกันเป็นสัณฐานวิทยาของเซลล์ ขนาดของเซลล์แบคทีเรีย อาจถูกวัดได้อย่างถูกต้องถึงแม้จะมีขนาดเล็กก็ตาม รูปร่างของเซลล์ซึ่งขึ้นอยู่กับสายพันธุ์ อาจมีลักษณะเป็นทรงกลม เป็นท่อน หรือเป็นเกลียว นอกจากนี้เซลล์แบคทีเรียบางสาย พันธุ์ก็มีการเรียงตัวจับกลุ่มกันเช่น เป็นคู่ เป็นกลุ่ม เป็นลูกโซ่ และเป็นเส้น ลักษณะ การจัดเรียงตัวของเซลล์แบคทีเรียมีความสำคัญต่อการจัดแบ่งหมวดหมู่หรืออนุกรมวิธานของ แบคทีเรีย

แบคทีเรียบางสายพันธุ์ก็มีระยางค์ซึ่งมองเห็นได้ด้วยกลวิธีการย้อมสีแบบพิเศษหรือ โดยกล้องจุลทรรศน์อีเล็กดรอน ลักษณะทางสัณฐานวิทยาแบบนี้เช่น ขนาด รูปร่าง และ การจัดเรียงดัวถือว่าเป็นลักษณะทางสัณฐานวิทยาอย่างหยาบของเซลล์แบคทีเรีย

นอกจากนี้เซลล์แบคทีเรียยังมีลักษณะโครงสร้างภายในอีกซึ่งถูกค้นพบโดยกลวิธี การเกี่ยวกับกล้องจุลทรรศน์และการหั่นเซลล์แบคทีเรียออกเป็นชิ้นบาง ๆ ดังนั้นคำว่าเซลล์ วิทยาของจุลินทรีย์ (microbial cytology) และกายวิภาคศาสตร์ของแบคทีเรีย (bacterial anatomy) จึงถูกใช้กันอยู่ทั่วไปในวิชาจุลชีววิทยา

นักจุลชีววิทยานอกจากสนใจเกี่ยวกับโครงสร้างต่าง ๆ ภายในเซลล์แล้วยังสนใจ เกี่ยวข้องกับหน้าที่ต่าง ๆ ของโครงสร้างนั้นด้วย การศึกษาเกี่ยวกับโครงสร้างและการ ทำงานของเซลล์บางครั้งอาจเรียกว่าการศึกษาทางชีวเคมีเกี่ยวกับเซลล์ (biochemical cytology)

71

MI 211

รูปร่าง ขนาด และการจัดเรียงตัวของเซลล์แบคทีเรีย

ถึงแม้ว่าแบคทีเรียมีอยู่หลายพัน species แตกต่างกันแต่รูปร่างเฉพาะตัวของแต่ละ สายพันธุ์อาจเป็นได้หนึ่งในสามแบบนี้คือ รูปไข่หรือทรงกลม (ellipsoidal or spherical) เป็น ท่อน (cylindrical or rodlike) และเป็นเกลียว (helical or spiral)

รูปร่างของเซลล์แบคทีเรียซึ่งเป็นทรงกลมหรือรูปไข่ถูกเรียกว่า cocci (เอกพจน์ coccus) แบคทีเรียหลายอย่างซึ่งมีรูปร่างแบบนี้อาจแสดงลักษณะการจัดเรียงตัวได้หลายแบบ ดังแสดงในรูปที่ 5-1 ซึ่งมีความสำคัญต่อการชันสูตรสายพันธุ์



การจัดเรียงตัวของเซลล์แต่ละแบบเป็นลักษณะประจำตัวของแบคทีเรียเฉพาะ species ในการบรรยายลักษณะทางสัณฐานวิทยาของเซลล์แบคทีเรียซึ่งมีรูปร่างกลม ควรจะต้อง ระมัดระวังเกี่ยวกับการจัดเรียงตัวและแปลความหมายอย่างเหมาะสม แต่อย่างไรก็ตามควร นึกไว้เสมอว่าเป็นการหาได้ยากมากที่เซลล์ทุกเซลล์ของ species หนึ่งจะจัดเรียงตัวเป็นแบบ ฉบับเหมือนกันหมด ดังนั้นจึงถือลักษณะการจัดเรียงตัวของเซลล์ส่วนใหญ่เป็นสิ่งสำคัญ เซลล์แบคทีเรียซึ่งมีรูปร่างเป็นท่อนถูกเรียกว่า bacilli (เอกพจน์ bacillus) ไม่มี การจัดเรียงตัวเหมือนพวก cocci แต่ในบางโอกาสอาจปรากฏเป็นคู่ (diplobacilli) หรือ เป็นลูกโซ่ (streptobacilli) ในบางกรณีการจัดเรียงตัวแบบนี้ไม่ถือว่าเป็นลักษณะทางสัณฐาน วิทยาเกิดขึ้นเนื่องจากระยะเวลาการเจริญเติบโตหรือสภาพการเพาะเลี้ยง บาซิลลัสซึ่งทำให้ เกิดโรคคอตีบ (diphtheria) มีแนวโน้มในการทำให้เกิดกลุ่มเซลล์ซึ่งมีด้านข้างเรียงชิดติดกัน คล้ายก้านไม้ขีด (palisade arrangement) แต่พวกบาซิลไลซึ่งทำให้เกิดวัณโรค (tubercle bacilli) อาจมีการจัดเรียงตัวประกอบด้วยตามบาซิลไลติดต่อกันเป็นกิ่งก้านคล้ายแขนงไม้ อย่างไร ก็ตามการจับกลุ่มกันของเซลล์พวกบาซิลไลถือว่าเป็นกรณียกเว้นซึ่งส่วนใหญ่มักปรากฏเป็น เซลล์เดียวไม่เกาะติดกัน บาซิลไลสายพันธุ์ต่าง ๆ มีขนาดแตกต่างกันมากบางพวกก็มีความ ยาวมากกว่าความกว้างหลายเท่า บางพวกก็มีความยาวมากกว่าความกว้างเล็กน้อย สัณฐาน วิทยาของแบคทีเรียรูปร่างเป็นแท่งหลายสายพันธุ์ได้แสดงไว้ในรูปที่ 5-2 และ 5-3

แบคทีเรียซึ่งมีรูปร่างเป็นเกลี่ยวเรียกว่า spirilla (เอกพจน์ spirillum) ส่วนมาก ปรากฏเป็นเซลล์เดี่ยวไม่เกาะติดกัน อย่างไรก็ตามเซลล์ของสายพันธุ์ซึ่งแตกต่างกันมักแสดง ความแตกต่างกันในด้านความยาว จำนวนและขนาดของขดเกลียว ตัวอย่างเช่นจุลินทรีย์ใน หมู่นี้บางพวกก็มีลักษณะเส้นเกลียวละเอียดและสั้น แต่บางพวกก็มีความยาวมากและแสดง การบิดโค้งงอเป็นเกลียวห่าง ๆ กัน และบางพวกก็สั้นมากและบิดโค้งงอเป็นเกลียวไม่สมบูรณ์ เรียกว่าพวก comma bacteria หรือ vibrio รูปที่ 5-4 แสดงถึงแบคทีเรียรูปร่างเป็นเกลียวแบบ ต่าง ๆ

แบคทีเรียส่วนใหญ่ซึ่งศึกษาในห้องปฏิบัติการจุลชีววิทยาเบื้องตันมักมีลักษณะทาง สัณฐานวิทยาตามที่ได้บรรยายไว้ข้างต้น แบคทีเรียเหล่านั้นอาจถือได้ว่าเป็นเซลล์แบคทีเรีย ซึ่งมีรูปร่างตามแบบฉบับ นอกจากนี้ยังมีแบคทีเรียชนิดอื่นซึ่งแสดงลักษณะทางสัณฐานวิทยา แตกต่างออกไป ตัวอย่างเช่น แบคทีเรียในจีนัส Saprosphira มีลักษณะเป็นเส้นยาวมากอาจ ถึง 500 ไมโครมีเตอร์ เซลล์เดี่ยวของจีนัส Caulobacter มีลักษณะเป็นแท่งหรือหัวเรียว ท้ายเรียวและมีก้านโผล่ออกมาจากปลายข้างหนึ่ง สายพันธุ์ของแบคทีเรียในจีนัส Streptomyces มีการเจริญเติบโตเป็นไมซีเรี่ยม (mycelium) อย่างแท้จริงและสืบพันธุ์โดยการสร้าง

MI 211



ງ ປີ້ກ 5-2 Shaped bacteria (bacilii). Note differences in length and width. (A) Clostridium sporogenes: (B) Pseudomonas sp.: (C) Bacillus megaterium; (D) Salmonella typhi. (From J. Nowak, Documenta Microbiologica, Erster Teil, Bakterien, Gustav Fischer Verlag KG, Stuttgart, 1927.)

1



รูปที่ 5-3 Rod-shaped bacteria as seen from scanning electron micrographs of bacterial colonies: (A) Becillus cereus; (B) 8. sub-

tilis; (C) B. cereus var. mycoides. (Courtesy E. G. Afriklan, G. St. Julian, and L. A. Bulla, Jr., and Appl Microbiol, **26**:934, 1973.)

MI 211



Jui 5-4 Spiral bacteria.
(A) Leptospira cell showing characteristic axial filament. Electron micrograph (x 71, 526). (From R. K. Naumann, S. C. Holt, and C. D. Cox, J Bacteriol, 98:885. 1969. By permission.) (B) Spirillum itersonii as seen by electron microscopy (x 33,600). (From G. D. Clark-Walker, J Bacteriol, 97:885. 1969. By permission.) (C) Rhodospirillum rubrum (x 1,220). (Naval Biological Laboratory.) (D) Spirochaeta stenostrepta (x 23,000). (Courtesy of E. Canale-Parola and R. Joseph.) (E) Methanospirillum hungatii, a new species of a gramnegative bacterlum 'tnat occurs in filaments up to 100 µm in length. (Courtesy J. G. Ferry, P. H. Smith, and R. S. Wolfe, and Int J System Bacteriol, 24:465, 1974.)

MI 211

ຕີ ການ 2

د د





รูปที่ 5-5 Some bacteria show morphological char-acteristics different from the conventional spherical, cylindrical, and spiral types. (A) Saprosphira sp.: very long (some more than 50 µm in length), vary from straight to spiral-shaped, prominent transverse walls or septa (× 1,650). (Courte-sy of G. J. Hageage, Jr.) (B) Caulobacter sp.: short, curved, rod-shaped cells with a "stalk" at one end; stalks serve to attach bacteria to objects in their marine environment. (From A. L. Houwink, Antonie van Leeuwenhoek, J Microbiol Serol, 21, 1955.) (C) Strep-tomyces sp.: very long; coiled; branched; and have hyphae, some of which bear spores. (Courtesy of M. Lechevalier.) (D) Aquaspirillum bengal (× 9.800), a large spirillum isolated from pond water. (Courtesy N. R. Krieg from R. Kumar et al., Int J System Bacteriol, 24:453, 1974.)

MI 211

สปอร์อากาศ (aerial spore) หรือการแตกหักของไมซีเรี่ยมร่างกาย ดังนั้นจึงกล่าวได้ว่ามี แบคทีเรียอีกหลายสายพันธุ์ซึ่งมีลักษณะทางสัณฐานวิทยาแตกต่างจากรูปที่เป็นแบบฉบับ คือ coccus bacillus และ spirillum ดังกล่าวข้างต้นดังแสดงในรูปที่ 5-5

. .

ถึงแม้ว่าแบคทีเรียมีขนาดเล็กมากก็ตามแต่ก็สามารถวัดขนาดได้อย่างถูกต้องและ ง่ายดาย ในการวัดขนาดของแบคทีเรีย กล้องจุลทรรศน์จะถูกใช้ประกอบกับ ocular micrometer มีลักษณะเป็นแผ่นกระจกกลมและมีขีดแบ่งอยู่ภายใน ขีดแบ่งของ ocular micrometer ถูกตรวจสอบความห่างด้วย stage micrometer มาก่อนแล้ว การตรวจสอบแบคทีเรีย ด้วยกล้องจุลทรรศน์ซึ่งมี ocular micrometer ประกอบอยู่จะทำให้มองเห็นเส้นแบ่งทาบบนเซลล์ ของจุลินทรีย์ ดังแสดงในรูปที่ 5-6 ดังนั้นจึงทำให้สามารถตรวจสอบความกว้างและความ ยาวของเซลล์ได้



ดังที่ได้กล่าวมาแล้วในบทที่ 3 ว่าขนาดของแบคทีเรียถูกวัดเป็นหน่วยไมโครมีเตอร์ ซึ่งเท่ากับ 1/1000 มิลลิเมตร (10⁻³ ม.ม) หรือ 1/25,400 นิ้ว แบคทีเรียซึ่งใช้เพื่อการศึกษา ในห้องปฏิบัติการส่วนใหญ่มักมีขนาดประมาณ 0.5 ถึง 1.0 คูณ 2.0 ถึง 5.0 ไมโครมีเตอร์ ด้วอย่างเช่น staphylococci และ streptococci มีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณตั้งแต่ 0.75 ถึง 1.25 ไมโครมีเตอร์ พวกที่มีรูปร่างเป็นแท่งเช่น แบคทีเรียซึ่งทำให้เกิดโรคบิดและไทฟอยด์ มีความกว้างระหว่าง 0.5 ถึง 1.0 ไมโครมีเตอร์และยาวประมาณ 2 ถึง 3 ไมโครมิเตอร์ ซึ่งก็เป็นขนาดของพวกบาซิลไลโดยเฉลี่ยทั่วไป สำหรับพวกที่มีลักษณะเป็นเส้นสายบางชนิด อาจมีความยาวมากกว่า 100 ไมโครมีเตอร์แต่ก็มีขนาดความกว้างโดยทั่วไปประมาณ 0.5 ถึง 1 ไมโครมิเตอร์

แบคทีเรียพวก mycoplasma ซึ่งอยู่ใน order Mycoplasmatales มักแสดงรูปร่างซึ่ง มีขนาดใกล้เคียงกับขีดจำกัดของกำลังการให้รายละเอียดของภาพจากกล้องจุลทรรศน์แสงสว่าง Mycoplasma มีรูปร่างเปลี่ยนแปลงไปใต้มากมายหลายแบบ (pleomorphic) และเมื่อมีรูปร่าง เป็นทรงกลมจะมีขนาดเล็กประมาณ 0.1 ถึง 0.3 ไมโครมีเตอร์

เนื่องจากเป็นการยากที่จะนึกถึงขนาดของวัดถุด้วยหน่วยไมโครมิเตอร์จึงทำให้มอง ไม่เห็นภาพพจน์ถึงความเล็กมากของแบคทีเรีย ดังนั้นจึงได้มีการยกตัวอย่างว่าภาชนะที่มี ปริมาตร 1 ลูกบาศก์นิ้วอาจบรรจุเซลล์ของบาซิลลัสซึ่งมีขนาดโดยเฉลี่ยได้ถึง 9 ล้านล้าน (trillion) เซลล์ ได้เคยมีการคำนวนว่าน้ำหนัก 1 กรัม (1/454 ปอนด์) อาจมีแบคทีเรียได้ ถึง 1 ล้านล้านเซลล์ โดยทั่วไปนักศึกษามักตรวจสอบแบคทีเรียที่กำลังขยาย 1,000 เท่า ซึ่งสามารถทำให้มองแมลงวันมีขนาดโตถึง 30 ฟุต

ถึงแม้ว่าเซลล์แบคทีเรียมีขนาดเล็กมากแต่เมื่อคิดถึงผืนผิวต่อปริมาณเจ้วจะพบมี อัตราส่วนสูงกว่าสิ่งมีชีวิตขนาดใหญ่ดังแสดงในตารางที่ 5-1 ซึ่งอัตราส่วนระหว่างพื้นผิว ต่อปริมาตรถูกคำนวนสำหรับวัตถุรูปทรงกลมขนาดเล็กจนถึงขนาดใหญ่โดยกำหนดให้เซลล์ แบคทีเรียมีรัศมี 1.0 ไมโครมีเตอร์ ดังนั้นสิ่งบรรจุภายในเซลล์แบคทีเรียจึงมีโอกาสได้สัมผัส กับผิวระหว่างผนังเซลล์กับสิ่งแวดล้อมเป็นอย่างมาก ลักษณะเช่นนี้จึงทำให้แบคทีเรียมีอัตรา การเมตาโบลิซึ่มและการเจริญเติบโตสูงมากอย่างผิดปกติ

RADIUS R OF SPHERE	SURFACE AREA, m ^a 4πR ^a	VOLUNE, m ^a 4# <i>R</i> ³/3	AREA/VOLUME, m-1 3/R
1 µm̀ = 10 ^{~∉} m	$4\pi \times 10^{-12}$	$\frac{4\pi}{3} \times 10^{-10}$	3 × 10*
1,000 µm ≖ 1 mm	$4\pi \times 10^{-6}$	$\frac{4\pi}{3} \times 10^{-9}$	3 × 10 ³
10,000 µm ≖ 1 cm	4π × 10 ⁻⁴	$\frac{4\pi}{3}$ × 10 ⁻⁴	3 × 10"
$1,000,000 \ \mu m = 1 \ m$	4π	4 <u>11</u>	3

ตารางที่ 5-1

Comparison of Area/Volume Ratio of Spheres of Different Sizes

โครงสร้างของแบคทีเรีย

การตรวจสอบเซลล์แบคทีเรียแสดงให้เห็นถึงโครงสร้างเฉพาะภายในและภายนอก ผนังเซลล์ ดังแสดงเป็นแผนภูมิในรูป 5-7 โครงสร้างบางอย่างก็ปรากฏเฉพาะในบางสาย

MI 211

พันธุ์เท่านั้นและบางอย่างก็เป็นลักษณะประจำสายพันธุ์ สำหรับโครงสร้างของเซลล์ส่วนอื่น เช่น ผนังเซลล์และไซโตพลาสซึ่มจะพบอยู่ในเซลล์เกือบทุกชนิด

โครงสร้างที่อยู่นอกผนังเซลล์

FLAGELLA เป็นระยางค์ผอมบางคล้ายเส้นผมยื่นผ่านทะลุผนังเซลล์ (cell wall) ออกมา มีจุดกำเนิดจากก้อนโครงสร้างใต้เนื้อเยื่อหุ้มเซลล์ (cell membrane) ในไซโตพลาส ซึ่งเรียกว่า basal body (structure) แฟลกเจลล่าถูกแบ่งออกได้เป็นสามส่วน ดังรูปที่ 5-8 คือ basal structure hooklike structure และเส้นแฟลกเจลล่าที่อยู่นอกผนังเซลล์ แฟลกเจลล่า มีความยาวเป็นหลายเท่าของเซลล์ แต่มีเส้นผ่าศูนย์กลางเป็นเพียงส่วนเล็กน้อยของเส้นผ่าศูนย์ กลางของเซลล์เท่านั้น ตัวอย่างเช่น 10 ถึง 20 นาโมมีเตอร์ แฟลกเจลล่าไม่ได้พบอยู่ใน แบคทีเรียทุกชนิด สำหรับแบคทีเรียในที่นี้หมายถึงแบคทีเรียแท้หรือ eubacteria โดยทั่วไป อาจกล่าวได้ว่าหลายสายพันธุ์ของพวกบาซิลไลมีแฟลกเจลล่าแต่มีน้อยมากที่พบในพวก ค๊อกไซ (cocci) แบคทีเรียซึ่งมีแฟลกเจลล่าอาจแสดงการเกาะติดของแฟลกเจลล่าที่ตำแหน่ง



 $\mathbf{79}$

ต่าง ๆ กันและจำนวนแฟลกเจลล่าก็เช่นเดียวกันดังแสดงในรูปที่ 5-9 ลักษณะเช่นนี้ถูกใช้ ในการจัดแบ่งแบคทีเรียให้เป็นหมวดหมู่ต่าง ๆ ทางอนุกรมวิชาน (taxonomy) ตัวอย่างเช่น ท่ามกลางแบคทีเรียซึ่งมีรูปเป็นแท่ง (rod-shape) และติดสีแกรมลบพวกที่อยู่ใน genus Pseudomonas จะมีแฟลกเจลล่าติดอยู่ที่หัวหรือท้ายเซลล์ (polar flagella) แต่พวกที่อยู่ใน genus Escherichia จะมีแฟลกเจลล่าทั่วผิวเซลล์ (peritrichous flagella)



เนื่องจากแฟลกเจลล่าในสภาพธรรมชาติมีขนาดเล็กเกินกว่าที่จะมองเห็นได้ด้วยกล้อง จุลทรรศน์แสงสว่างธรรมดา แต่โดยใช้วิธีการย้อมแบบพิเศษทำให้มีขนาดโตขึ้นจึงมองเห็น ได้ด้วยกล้องจุลทรรศน์แสงสว่าง ดังแสดงในรูปที่ 5-9 อย่างไรก็ตามภาพซึ่งมองเห็นได้ก็ เป็นเพียงลักษณะอย่างหยาบเท่านั้นแต่รายละเอียดเกี่ยวกับสารโมเลกุลใหญ่ซึ่งเป็นองค์ประกอบ การจัดเรียงตัวและการเกาะติดสามารถสังเกตเห็นได้ด้วยกล้องจุลทรรศน์อีเล็กตรอน แฟลก เจลล่าของแบคทีเรียบาง species ใน genus Pseudomonas, Vibrio และ Bdellovibrio มีความ หนาค่อนข้างผิดปกติโครงสร้างของแฟลกเจลล่าในแบคทีเรียพวกนี้ซึ่งตรวจสอบได้ด้วยกล้อง จุลทรรศน์อีเล็กตรอนประกอบด้วย เปลือก แกน และส่วนอื่น ๆ ดังแสดงในรูปที่ 5-10 และ 5-11

structure in gram-negative bacteria. (Courtesy T. lino,

University of Tokyo.)

tively stained with 1% phosphotungstic acid. Magnifi-

cation approximately

MI 211









รูปที่ 5-10 Sheathed fla-gellum of Pseudomonas stizolobii (electron micrographs negatively stained with sodium phosphotung-state). (A) Several cells of *P*. stizolobii with single flagella (× 20,000). (B) A single polar flagellum without visi-

ble substructures arising from a cell (× 56,000). (C) Single flagellum of P. stizolobii, greatly magnified (× 130,000) showing core and sheath structure. (From J. A. Fuerst and A. C. Hay-ward, J Gen Microbiol, 58:239, 1969.)



รูปที่ 5-11 Demonstration of empty cores in the flagella of Clostridium thermohydrosulfuricum. The cells were examined by electron microscopy using freeze-etched preparations. This illustration shows flagella lying on the surface of the cell wall which is composed of hexagonal subunits. The fractured flagella show hollow cores. Note the regular array of subunits that constitutes the surface structure x 80,000. Insert shows site of insertion of flagellum through cell wall × 2,500,000. (Courtesy U.B. Sleytr and A. M. Glauert, Nature, 241:542, 1973, and J Ultra-structure Res, 50:103, 1975.)

MI 211

จากการวิเคราะห์ทางเคมีพบว่าแฟลกเจลล่าประกอบด้วยโปรตีนเป็นหน่วยย่อย ๆ โปรตีนเหล่านี้มีชื่อเรียกว่า Hagellin หลักฐานบางอย่างสำหรับโครงสร้างของโปรตีนในแฟลก-เจลล่าได้จากการตรวจสอบดูแฟลกเจลล่าที่แยกได้จาก Salmonella typhimurium ด้วยกล้อง จุลทรรศน์อีเล็กตรอน โดยการใช้กำลังขยายเกือบถึงหนึ่งล้านเท่าเพื่อชันสูตรโครงสร้างที่ เป็นหน่วยย่อยทำให้อาจเขียนรูปจำลองของแฟลกเจลล่าได้ดังในรูปที่ 5-12



รูปไที่ 5-12 Models of Ilagella based on observations of disrupted flagella. (A, B) Electron micrographs of ultrasonically disrupted flagella show the arrangement of individual subunits negatively stained by phosphotungstate (× 800,000). Some proposed models for the flagellum of Saimonella iphimurium: (C) one helical strand. (D) three helical strands. (D. Kerridge, R. W. Horne, A. M. Glauert, J Mol Biol, 4, 1962.)

เนื่องจากแฟลกเจลล่ามีหน้าที่ทำให้แบคทีเรียมีการเคลื่อนที่แต่แบคทีเรียไม่ทุกชนิด ที่มีแฟลกเจลล่าทั้งนี้ย่อมขึ้นอยู่กับสายพันธุ์ว่ามีการเคลื่อนที่หรือไม่ วิธีการซึ่งแฟลกเจลล่า ทำให้เซลล์แบคทีเรียเคลื่อนที่ยังไม่ค่อยเป็นที่เข้าใจนัก แต่มีสมมุติฐานหนึ่งกล่าวว่าลูกโซ่โมเลกุล ของโปรตีนมีการหดตัวและคลายตัวสลับกันทำให้แฟลกเจลล่าโบกสบัดหรือบิดหมุนเป็น คลื่นดึงหรือดันเซลล์แบคทีเรียให้เคลื่อนที่

แฟลกเจลล่ามีการเคลื่อนใหวรวดเร็วมากและทำให้แบคทีเรียเคลื่อนที่ด้วยความเร็ว เป็นหลายเท่าของความยาวเซลล์ต่อวินาที ได้เคยมีรายงานว่าแฟลกเจลล่าของ Spirillum serpens มีการหมุนด้วยอัตราความเร็วถึง 2,400 รอบต่อนาที ในขณะที่ตัวเซลล์หมุนด้วยอัตรา 800 รอบต่อนาทีและทำให้เซลล์เคลื่อนที่ไปได้ด้วยความเร็ว 50 ไมโครมิเตอร์ต่อวินาที พวก Vibrio comma ซึ่งมีแฟลกเจลล่าที่หัวหรือท้ายของเซลล์มีการหมุนทำให้เซลล์เคลื่อนที่ไปได้ ในอัตรา 200 ไมโครมิเตอร์ต่อวินาที การเคลื่อนที่ของจุลินทรีย์สามารถสังเกตเห็นได้ด้วยกล้องจุลทรรศน์โดยเตรียมสไลด์ แบบหยอดของเหลวห้อยแขวน การเคลื่อนที่ของจุลินทรีย์ยังอาจตรวจสอบได้จากลักษณะ การเจริญเติบโตในอาหารกึ่งแข็ง (motility-tes agar) โดยทิ่มเชื้อจุลินทรีย์ลงไป แบคทีเรียซึ่ง เคลื่อนที่ได้จะเจริญเติบโตขยายตัวออกจากแนวที่ใส่ (inoculate) เชื้อลงไปส่วนแบคทีเรีย ซึ่งเคลื่อนที่ไม่ได้จะเจริญเติบโตโดยเฉพาะตามแนวที่ใส่เชื้อลงไป

แบคทีเรียบางชนิดก็เคลื่อนที่ได้โดยไม่ใช้แฟลกเจลล่าเช่น gliding bacteria (Order Myxobacterales) ซึ่งเคลื่อนที่โดยการเลื่อนไหลคดเคี้ยวบนผิวของอาหารแข็ง มีทฤษฏีหลาย อย่างซึ่งอธิบายถึงการเคลื่อนที่แบบนี้ เช่น กระแสธารของโปรโตปลาสซึ่มในช่องเปิดของ ผนังเซลล์ทำให้เกิดความเสียดทานระหว่างเซลล์กับผิวของอาหารแข็งและการขับเมือกผ่าน ช่องเปิดผลักดันเซลล์ของจุลินทรีย์ การเคลื่อนที่แบบนี้ค่อนข้างช้า จุลินทรีย์อาจเคลื่อนที่ได้ ในอัตราเพียงไม่กี่ไมโครมิเตอร์ต่อวินาที การเคลื่อนที่แบบนี้ยังพอได้ในสาหร่ายบางชนิด โดยเฉพาะพวกสาหร่ายสีน้ำเงินแกมเขียว (cyanophyceae)

แบคทีเรียบางชนิดก็มีการเคลื่อนที่เข้าหาหรือออกห่างเพื่อตอบสนองต่อสารเคมีหรือ ภาวะทางกายภาพ การเคลื่อนไหวเช่นนี้เป็นการตอบสนองแบบที่เรียกว่า tactic หรือ taxis response การเคลื่อนไหวเพื่อตอบสนองต่อสารเคมีก็เรียกว่า chemotaxis หรือตอบสนอง ต่อแสงเรียกว่า phototaxis

PILL (FIMBRIAE)

แบคทีเรียแกรมลบหลายชนิดมีเส้นระยางด์ซึ่งไม่ใช่แฟลกเจลล่า ระยางด์ส่วนนี้เรียกว่า พิไล หรือฟิมเบรีย มีขนาดเล็กและสั้นและมีจำนวนมากกว่าแฟลกเจลล่า พิไลไม่มีการโบก สบัดเหมือนแฟลกเจลล่า ดังรูปที่ 5-13 พิไลอาจมองเห็นได้ด้วยกล้องจุลทรรศน์อีเล็กตรอน เท่านั้น ไม่มีส่วนเกี่ยวข้องกับการเคลื่อนที่ของแบคทีเรียแต่มีหน้าที่หลายอย่างซึ่งขึ้นอยู่กับ ชนิดของพิไล พิลัส (เอกพจน์) ชนิดหนึ่งซึ่งเรียกว่า Fpilus (sex pilus) มีรูและทำหน้าที่เป็น ท่อสำหรับการส่งผ่านสารพันธุกรรมในขณะที่แบคทีเรียกำลังผสมพันธุ์ หน้าที่อื่นของพิไล ดือ เป็นที่สำหรับให้ไวรัสของแบคทีเรียเกาะติดและช่วยให้เซลล์แบคทีเรียเกาะติดเนื้อเยื่อ ของพืชและสัตว์หรือผิวหน้าอย่างอื่นได้ดียิ่งขึ้น ความสามารถในการเกาะติดกับผิวหน้าซึ่ง เกิดขึ้นโดยพิไล่อาจมีความสำคัญต่อแบคทีเรียโดยธรรมชาติทางนิเวคน์วิทยาแห่งสิ่งแวดล้อม ในแง่ของการยึดตัวเองกับเนื้อเยื่อที่เป็นแหล่งของอาหาร





CAPSULE

เซลล์ของแบคทีเรียบางอย่างถูกห่อหุ้มด้วยสารเหนียวเป็นชั้นปกคลุมเซลล์และเรียก โครงสร้างส่วนนี้ว่า แคปซูลหรือชั้นเมือก (slime layer) แบคทีเรียบางสายพันธุ์เท่านั้นที่สร้าง อย่างซัดเจนตรวจสอบได้และขนาดของแคปซูลก็ขึ้นอยู่กับอิทธิพลของสิ่งแวดล้อมที่ใช้เพาะเลี้ยง เป็นอย่างมาก ตัวอย่างของแบคทีเรียที่สร้างแคปซูลและเมือกได้แสดงไว้ในรูปที่ 5-14

ความสัมพันธ์แน่นอนทางกายภาพระหว่างแคปซูลกับเซลล์ส่วนที่เหลือยังไม่มีใครทราบ แต่มีเหตุผลเชื่อกันว่าแคปซูลคือสารซึ่งขับออกจากเซลล์แต่มีความเหนียวหนืดมาก จึงไม่ แพร่กระจายออกไปและเกาะติดปกคลุมผนังเซลล์ สำหรับสารเมือกซึ่งค่อนข้างละลายน้ำ ได้ดีจะละลายไปในอาหารที่ใช้เพาะเลี้ยงและอาจทำให้อาหารมีความเหนียวหนืดเพิ่มขึ้น

ด้วยเหตุผลหลายประการแคปซูลมีความสำคัญยิ่งต่อทั้งแบคทีเรียและมนุษย์ สำหรับ แบคทีเรียอาจช่วยปกคลุมป้องกันอันตรายและอาจทำหน้าที่เป็นอาหารสะสมหรือเป็นที่ทิ้ง วัตถุของเสีย นอกจากนี้แบคทีเรียซึ่งทำให้เกิดโรคเมื่อมีแคปซูลจะทำให้สามารถเข้าไปเจริญ เติบโตในร่างกาย (infectivity) ได้ดีขึ้นและเมื่อสูญเสียแคปซูลไปหมดอาจทำให้สูญเสียความ สามารถบุกรุกเข้าไปเจริญเติบโตในร่างกายหรือความสามารถในการทำให้เกิดโรค แษคทีเรียซึ่งมี ้<mark>แคปซูลอาจก่อให้เกิดความรำคาญ</mark>เช่นเมือกขึ้นในขบวนการอุตสาหกรรมบางอย่าง จุลินทรีย์ซึ่ง แสดงในรูปที่ 5-14B เป็นด้วอย่างที่พบในโรงงานกระดาษซึ่งทำให้เกิดเมือกขึ้น

สำหรับนักเคมีสารแคปซูลอาจก่อให้เกิดความสนใจและเป็นสารประกอบซึ่งมีความ พิศตาร แคปซูลส่วนใหญ่เป็นสารประกอบพวกโพลี่แซกคาไรด์แต่แคปซูลของแบคทีเรีย บางอย่างก็เป็นสารโพลีเมอร์พวกอื่น โพลี่แซกคาไรค์ที่พบในแคปซูลมีหลายแบบ เช่น dextran, dextrin levan และ cellulose แต่แคปซูลของ *Bacillus anthracis* เป็นสารประกอบ โพลีเมอร์ของ D-glutamic acid แบคทีเรียพวก pneumococci ถูกแบ่งออกได้มากกว่า 70 ประเภทแตกต่างกันเนื่องจากมืองค์ประกอบของแคปซูลแตกต่างกันเพียงเล็กน้อย ก่อนทำการ รักษาโรคปอดบวมด้วยยาซัลฟาหรือสารปฏิชีวนะจำเป็นต้องตรวจสอบประเภทของ pneumococcus ซึ่งเป็นตัวการทำให้เกิดโรค เนื่องจากสารที่ใช้เป็นยารักษาโรคมีความเฉพาะต่อ ประเภทของจุลินทรีย์ กลวิธีที่ใช้ในการตรวจสอบอาศัยรากฐานความแตกต่างกันในส่วน ประกอบทางเคมีของแคปซูล



ງນີ້າ 5-14 . Capsulated oacteria. (A) Klebsiella pneumoniae. (General Biologica: Supply House, Inc.) (B) A capsulated slimeforming bacterium isolated from a paper-mill operation. Note the extremely large capsules (white areas) around each of the cells. (Courtesy of P. M. Borick, Wallace and Tiernan, Inc.)

CELL WALL

ผนังเซลล์เป็นโครงสร้างแข็งทาบอยู่ตามผิวด้านนอกของเยื่อหุ้มเซลล์และทำให้เซลล์ มีรูปร่างต่าง ๆ ดังรูปที่ 5-15 และ 5-16 ความแข็งแกร่งของผนังเซลล์อาจแสดงให้เห็นได้ โดยนำแบคทีเรียรูปร่างต่าง ๆ มาบังคับด้วยภาวะทางกายภาพที่รุนแรงมาก เช่น ความดัน ออสโมซิสที่สูงหรือต่ำมาก หรือที่อุณหภูมิต่ำกว่าจุดเยือกแข็งแล้วทำให้ละลายหรืออ่อนตัว ด้วยความร้อน เซลล์ก็ยังคงมีรูปร่างเหมือนเดิม ดังนั้นในการทำให้ผนังเซลล์ของแบคทีเรีย แตกจำเป็นต้องใช้กลวิธีซึ่งแข็งแกร่ง

ความหนาของผนังเซลล์แบคทีเรียจะอยู่ในช่วงระหว่าง 10 ถึง 25 นาโนมีเตอร์ หรือ 100 ถึง 250 อังสตรอม ตัวอย่างเช่น ผนังเซลล์ ของ Staphylococcus aureus และ Streptococcus faecalis มีความหนาประมาณ 15 ถึง 20 นาโนมีเตอร์ อย่างไรก็ตามค่า นี้อาจต่ำลงเนื่องจากการหดตัวในระหว่างการเตรียมตัวอย่างเพื่อส่องดูด้วยกล้องจุลทรรศน์ อีเล็กตรอน ผนังเซลล์มีน้ำหนักเป็นส่วนหนึ่งซึ่งสำคัญมากของน้ำหนักเซลล์ น้ำหนักเซลล์ เบคทีเรียแห้งอาจมีน้ำหนักของผนังเซลล์อยู่ 10 ถึง 40 เปอร์เซ็นต์ ทั้งนี้ขึ้นอยู่กับสายพันธุ์ และภาวะในการเพาะเลี้ยง ผนังเซลล์แบคทีเรียดูเหมือนจะมีความสำคัญต่อการเจริญเติบโต และการแบ่งตัวของแบคทีเรีย เช่น เซลล์แบคทีเรียซึ่งถูกลอกเอาแต่ผนังเซลล์ออกส่วนที่เหลือ คือโปรโตพลาสต์ (protoplast) จะไม่สามารถเจริญเติบโตหรือแบ่งตัวได้อย่างปกติ

> รูปที่ 5-15 Scherr tic interpretation of cell walls from electron microscope observations. (A) Grampositive bacteria. (8) Gram-negative bacteria. Outer layer not always wavy and intermediate layer not always demonstrable. (Courtesy A. I. Laskin and H. A. Lechevalier (eds.), Handbook of Microbiology, CRC Press, Inc., Cleveland, 1974)



the hard of the first Choplositive and the ask 51: -بر الم ال

Cytoplasmic membrone

รูปที่ 5-16 Thin section of a bacterial cell showing multiple surface-layer structures. (Courtesy Helen Crane. From F. L. Crane and J. D. Hall, Ann NY Acad Sci, 195:24, 1972.)



การกัดแยกส่วนของผนังเซลล์ มีกลวิธีหลายอย่างซึ่งได้ปรับปรุงเพื่อคัดแยกผนังเซลล์ ออกจากเซลล์ส่วนอื่นได้แก่ (1) ทำให้เซลล์แตกโดยวิธีกล เช่น ใช้คลื่นเสียงซึ่งมีความถี่ สูงมากหรือใช้ความดันสูงและลดความดันลงทันทีทันใดแล้วแยกซิ้นส่วนของผนังเซลล์ออกจาก เซลล์ส่วนอื่นโดยการเหวี่ยงซึ่งทำให้สารมีความหนาแน่นต่างกันแยกออกจากกัน (differential centrifugation) (2) ทำให้โปรโตพลาสซึ่มแตกแล้วย่อยสลายและแยกเอาผนังเซลล์ออกมา ภาพที่ 5-17 แสดงผนังเซลล์ที่เตรียมและคัดแยกได้ การตรวจสอบส่วนประกอบทางเคมี ของผนังเซลล์อาจทำได้ภายหลังจากการคัดแยกผนังเซลล์บริสุทธิ์ได้แล้ว



รูปที่ 5-17 . The bacterial cell wall. (A) Thin section of osmium-tixed S faecalis after uranyl acetate and lead citrate staining. Walls have a ragged outer surface with an underlying thin layer of high contrast. A dark layer is not present in the middle layer of these walls, but the equatorial growth bands are well developed (arrowed). The inner wall layer is very positively contrasted and abuts on an irregular cytoplasmic profile. A cell membrane is not distinguishable although a thin light layer occurs adjacent to the cytoplasm. (m = mesosome; n = nuclear material.) (B) Walt preparation after standard osmium-uranyl-lead staining. Wall profiles recognized are types 1, 2, and 3, which were examined for chemical composition by electron microscopic observation of differentially stained preparations. (Courtesy of J. M. Garland, A. R. Archibald, and J. Baddiley, and the J Gen Microbiol, 89:73, 1975.)

ส่วนประกอบทางเคมีและโครงสร้างของผนังเซลล์

สารเคมีที่น่าสนใจในผนังเซลล์ของแบคทีเรีย คือ diaminopimelic acid (DPA), muramic acid และ teichoic acid สารประกอบเหล่านี้พบได้ในแบคทีเรียและจุลินทรีย์ที่ใกล้ชิดกับแบคทีเรีย มากเท่านั้น แต่สารประกอบส่วนใหญ่ของผนังเซลล์แบคทีเรียคือ กรดอะมิโน อะมิโนซูกัาร์ (amino sugar) คาร์โบไฮเดรต และไขมัน สารประกอบเหล่านี้ถูกทำให้รวมต่อกันเป็นสาร

ประกอบซับซ้อนเรียกว่า peptidoglycan ซึ่งเป็นโครงสร้างของผนังเซลล์มีความแข็งแกร่ง Peptidoglycan เป็นสารประกอบโมเลกุลใหญ่รูปร่างเป็นกระเปาะล้อมรอบเยื่อหุ้มเซลล์ ใน แบคทีเรียแกรมลบมีชั้นของ peptidoglycan เป็นองค์ประกอบในอัตราส่วนที่น้อยกว่าใน แบคทีเรียแกรมบวก

ผนังเซลล์ของแบคทีเรียแกรมลบมีความซับซ้อนทางเคมีมากกว่าผนังเซลล์ของแบคทีเรีย แกรมบวกดังในตารางที่ 5-2 ผนังเซลล์ของแบคทีเรียแกรมบวกมีกรดอมิโนต่าง ๆ น้อยกว่า แบคทีเรียแกรมลบ Teichoic acid เป็นลักษณะประจำของผนังเซลล์แบคทีเรียแกรมบวก แบคทีเรียแกรมลบมีไขมันมากกว่าแบคทีเรียแกรมบวก Lipopolysaccharide ของผนังเซลล์ แบคทีเรียแกรมลบมักเป็นตัวการแสดงความเป็นพิษ การเป็นแอนติเจนและความอ่อนไหว ต่อไวรัส (phage) Lipopolysaccharide ในผนังเซลล์แบคทีเรียแกรมลบที่รู้จักกันดีคือ endotoxin ส่วนประกอบผนังเซลล์แบคทีเรียมีความแตกต่างกันตาม species จึงได้มีผู้เสนอแนะว่า species ของแบคทีเรียอาจชันสูตรได้ด้วยรากฐานทางส่วนประกอบผนังเซลล์

ORGANISM	GRAM-STAIN REACTION	MAJOR CHEMICAL COMPONENTS OF CELL WALLS
Saccharomyces cerevisiae	+	Polysaccharide, protein, lipid
Candida spp.	+ .	Polysaccharide, protein
Staphylococcus aureus	+	Peptidoglycan, teichoic acids
Bacillus subtilis	+	Peptidoglycan, teichoic acids
Streptococcus faecalis	+	Peptidoglycan, polysac- charide, teichoic acids
Micrococcus lysodeikticus	+	Peptidoglycan
Escherichia coli	-	Lipopolysaccharide-protein- lipid complex, lipoprotein, peptidoglycan
Salmonella gallinarum	—	As for E. coli
Proteus vulgaris	_	As for E. coli
Spirillum serpens	<i>illum serpens</i> – As for E. coli	

ตารางที่ 5-2

Cell-wall Composition and the Gram-stain Reaction of Bacteria and Yeasts

SOURCE: Modified from M.R.J. Salton, Bacteriol Rev. 25. 77-99. 1961.

MI 211

โครงสร้างของ Peptidoglycan

การตรวจสอบองค์ประกอบผนังเซลล์แบคทีเรียส่วนใหญ่มักตรวจสอบ peptidoglycan ซึ่งเป็นโพลีเมอร์ไม่ละลายน้ำและเป็นส่วนประกอบของผนังเซลล์แบคทีเรียทุกชนิด Peptidoglycan มีส่วนประกอบทางเคมีและโครงสร้างเปลี่ยนแปลงไปตามสายพันธุ์แต่ก็มีพื้นฐาน คล้ายคลึงกัน Peptidoglycan เป็นโพลีเมอร์ซึ่งมีขนาดใหญ่มากประกอบด้วยก้อนโครงสร้าง สามชนิดด้วยกันคือ (1) acetylglucosamine (AGA), (2) acetylmuramic acid (AMA) และ (3) Peptide ซึ่งประกอบด้วยกรดอะมิโนจำกัดเพียงสี่หรือห้าชนิด กรดอะมิโนต่าง ๆ มักมี โครงสร้างเป็นแบบ D configuration ซึ่งไม่พบจากแหล่งอื่นในธรรมชาติ

เชื่อกันว่าผนังเซลล์ทำหน้าที่เป็นโครงหรือเกาะแข็งแกร่งช่วยคุ้มครองป้องกันโปรโต-โปรโตพลาสซึ่มจากความเสียหายเนื่องจากออสโมซิส

หน้าที่ของโครงสร้างต่าง ๆ ที่ผิวเซลล์แบคทีเรียได้สรุปไว้ในตารางที่ 5-3

STRUCTURE	FUNCTION	CHEMICAL COMPOSITION Protein	
Flagella	Locomotion		
Pili	Conjugation tube Cell adhesion	Protein	
Capsules and extracellular material	Protective (?) Phage receptors	Polysaccharides, polypeptide	
	Cell adhesion	Polysaccharide	
Cell wall (gram-positive)	Mechanical protection Phage receptors	Peptidoglycan, teichoic acids Polysaccharides	
"Wall", outer envelope (gram-negative)	Mechanical protection Permeability Phage receptors	Peptidoglycan Lipopolysaccharide Lipid and protein	
Plasma membrane and mesosomes	Permeability Biosynthesis Electron transport Chromosome anchoring and partition	Lipid, protein	

	ตา	รางที่	5-3		
Eurotione	of Surface	Struc	turac	of Ractaria	of Colle

SOURCE: M. R. J. Salton, "Molecular Bacterioligy," in J. B. G. Kwapinski et al., Molecular Microbiology, Wiley, New York, 1974.

MI 211

โครงสร้างที่อยู่ภายในผนังเซลล์ PROTOPLAST AND SPHEROPLAST

ถ้าผนังเซลล์แบคทีเรียถูกลอกออกเซลล์ส่วนที่เหลือจะถูกห่อหุ้มด้วยเยื่อหุ้มเซลล์ (cytoplasmid membrane) ที่บอบบางและอาจแตกได้ด้วย osmotic shock แต่จากการเตรียม การทดลองอย่างเหมาะสมผนังเซลล์อาจถูกลอกออกได้โดยไม่เป็นอันตรายแก่ส่วนอื่นของเซลล์ โครงสร้างของเซลล์ที่เหลือภายหลังจากลอกเอาผนังเซลล์ออกหมดแล้วถูกเรียกว่า protoplast Prot plast อาจยังคงมีชีวิตอยู่ มีรูปร่างกลม เนื่องจากไม่มีผนังแข็งควบคุมรูปร่างให้เป็นปกติ ดังรูปที่ 5-18

> รูปที่ 5-18 crograph of normal cell (lop) and protoplast (bottom) of Rhodospirillum rubrum (× 65,000). (From E. S. Boatman and H. C. Douglas, Electron Microscopy, vol. 2, Fith International Congress of Electron Microscopy (Philadelphia), Academic, New York, 1962.)



MI 211

รูปร่างกลมจะยังคงถูกห่อหุ้มด้วยชั้นอื่นของผนังเซลล์ ดังนั้นจึงถูกเรียกว่า spheroplast เนื่องจากเป็น protoplast ที่ไม่สะอาด ในการเตรียม protoplast ทั้งสองวิธีจำเป็นต้องปรับ แรงดันออสโมซิสของตัวกลางที่เซลล์แขวนลอยอยู่ให้เหมาะสม เนื่องจากไม่มีผนังเซลล์แข็ง ช่วยห่อหุ้มรักษาโครงสร้างให้ครบถ้วนได้



ງ 11 5-19 Formation of bacterial protoplasts or spheroplasts: (A) schematic version. (B) Stages in the development of spheroplasts by one species of *Proteus*. (1) A single cell of a species of *Proteus* is shown after 30 min of contact with penicillin. (2) The cell wall has become weakened after 60 min of penicillin contact, and the cytoplasm has started to penetrate the cell coat in the middle portion. (3) Within 90 min after contact with enicillin, the cytoplasm, held intact by only the cytogasmic membrane, has almost been extruded into the

surrounding medium. (4) After 120 min, the original cell has disappeared; two spheroplasts have formed, which, when propagated in this state, constitute L-phase growth of a species of *Proteus*. (5) Five hours after penicillin contact occurred in a hypotonic medium, one spheroplast has swollen into a giant cell with immense vacuoles. However, it is still viable and revertible to the original organism. (From Physicians Bull, April, 1963; Eli Lilly and Company.)

CYTOPLASMIC (PROTOPLASMIC) MEMBRANE

โครงสร้างถัดจากผนังเซลล์เข้าไปคือเยื่อหุ้มเซลล์ ซึ่งอาจเรียกว่า cytoplasmic membrane หรือ protoplasmic membrane หรือ plasma membrane จากหลักฐานที่ได้รับด้วย กลวิธีการพิเศษ เช่น การทำให้สิ่งบรรจุภายในเซลล์หดตัวแยกออกจากผนังเซลล์ การ ย้อมสีแบบเลือกหรือแตกต่าง และกลวิธีการเกี่ยวกับกล้องจุลทรรศน์อีเล็กตรอนซึ่งทันสมัย แสดงให้เห็นว่ามีเยื่อหุ้มเซลล์ขั้นอยู่ระหว่างผนังเซลล์กับสิ่งบรรจุภายในเซลล์ เยื่อหุ้มเซลล์นี้ มีความหนาประมาณ 7.5 นาโนมีเตอร์จากการตรวจสอบเซลล์แบคทีเรียที่หั่นเป็นชิ้นบาง ด้วยกล้องจุลทรรศน์อีเล็กตรอน

โครงสร้างของเยื่อหุ้มในเซลล์แบคทีเรียก็คล้ายกับระบบเยื่อหุ้มในเซลล์ของสิ่งมีชีวิต อื่น แต่อย่างไรก็ตามโครงสร้างในเซลล์แบคทีเรียก็แตกต่างจากสิ่งมีชีวิตอื่นอย่างหาที่เสมอ เหมือนไม่ได้

เยื่อหุ้มเซลล์เป็นโครงสร้างซึ่งมีหน้าที่สำคัญมากเป็นเยื่อซึ่งเลือกหรือยอมให้สาร บางอย่างผ่านเข้าออกได้ จึงเป็นการควบคุมการเข้าสู่เซลล์ของสารอาหารและการออกจาก เซลล์ของของเสีย อาจเป็นที่สังเกตได้ว่าเนื่องจากเซลล์ซึ่งมีขนาดเล็กมักล่องลอยอยู่ในสภาพ แวดล้อมที่มีสารเคมีซับซ้อนและปะปนกันอยู่มากมายแต่ก็สามารถนำเอาและเก็บรักษาสิ่ง ที่จำเป็นสำหรับชีวิตหรือขับสิ่งที่เกินหรือของเสียออกจากเซลล์ได้ นอกจากควบคุมการผ่าน เข้าออกของสารจากเซลล์แล้ว เยื่อหุ้มเซลล์แบคทีเรียยังเป็นที่อยู่ของเอนไซม์หลายอย่าง เช่น cytochrome เอนไซม์ที่ใช้สังเคราะห์ของเหลวซับซ้อนและส่วนประกอบของผนังเซลล์ และเอนไซม์ที่ร่วมอยู่ในขบวนการส่งผ่านอีเล็กตรอนและการจับหรือปล่อยฟอสเฟตโดยขบวน การอ๊อกซิเดชั่น การทำให้เยื่อหุ้มเซลล์ได้รับความเสียหายโดยสารเคมีหรือสิ่งทางกายภาพ อาจทำให้เซลล์ตายถึงแม้ว่าไม่อาจตรวจสอบการเปลี่ยนแปลงทางสัณฐานวิทยาของเยื่อหุ้มเซลล์ ได้ด้วยกล้องจุลทรรศน์

MESOSOME

การเกิดและการทำงานของเยื่อซึ่งร่วมอยู่กับไซโตพลาสซึ่มของแบคทีเรียได้ถูก ศึกษาค้นคว้ากันอย่างกว้างขวางมีโซโซมเป็นเยื่อซึ่งยื่นขยายจากเยื่อหุ้มเซลล์เข้าไปในเซลล์ แบคทีเรียทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับขบวนการเมตาโบลิซึ่มและการสืบพันธุ์ ตัวอย่างเช่น ร่วม ในการเกิดผนังกั้นแบ่งระหว่างขบวนการแบ่งเซลล์แบคทีเรีย ระบบมีโซโซมมีส่วนเกี่ยวข้อง กับการจำลองหรือสร้างสารนิวเคลียสขึ้นใหม่และการจัดแบ่งสารนิวเคลียสซึ่งยุ่งยากสับสน ขบวนการซึ่งเกี่ยวข้องกับเอนไซม์บางอย่าง เช่น การส่งผ่านอีเล็กตรอนก็ดูเหมืนว่าเกี่ยวข้อง กับมีโซโซม อาจสรุปได้ว่าโครงสร้างมีโซโซมเป็นโครงสร้างซึ่งมีความสำคัญยิ่งต่อขบวน การแห่งชีวิตของเซลล์ทั้งที่เป็นเพียงส่วนที่ยื่นออกจากเยื่อหุ้มเซลล์ โครงสร้างและความ สัมพันธ์ของมีโซโซมได้แสดงไว้ในรูปที่ 5-20

MI 211



Bacterial inembranes. (A) Diagram showing the development of a mesosome as deduced from serial sectioning of B-lichenilormis Lamellar membrane accumulates, leading to an invagination of the cytoplasmic membrane. The lamellar membrane then expands into tubules and vesicles. (x) The invaginated cytoplasmic membrane forming the sac of the mesosome; (y) internal membranes are also formed. (From H. J. Rogers, Bacteriol Rev, 34:194, 1970.) (B) Mesosome structure in a bacillus as demonstrated in an electron micrograph of an ultrathin section. (Courtesy of A. Ryter and C. Frebel.) (C) Cytomembranes of Nitrosocystis oceanus. (Courtesy of S. W. Watson.)



CYTOPLASM

สิ่งบรรจุภายในเยื่อหุ้มเซลล์อาจถูกแบ่งเป็น cytoplasmic area มีลักษณะเป็นก้อน ซึ่งอุดมไปด้วย RNA, Chromatinic หรือ nuclear area ซึ่งมี DNA ประกอบอยู่ และส่วนที่ เป็นของเหลวซึ่งสารอาหารละลายอยู่ RNA ที่รวมอยู่กับโปรตีน ทำให้เกิดก้อนโมเลกุล ขนาดใหญ่เรียกว่า ribosome มีเส้นผ่าศูนย์กลางประมาณ 20 นาโนมีเตอร์กระจัดกระจาย อยู่ทั่วไปใน cytoplasmic area เช่นเดียวกันหรือคล้ายคลึงกับในไซโตพลาสซึ่มของเซลล์พืช หรือสัตว์ ดังรูปที่ 5-20 ในไรโบโซมของเซลล์แบคทีเรียมีเอ็นไซม์ซึ่งทำหน้าที่เกี่ยวข้องกับ การสังเคราะห์โปรตีน

CYTOPLASMIC INCLUSION

ตะกอนสะสมของสารบางอย่างอาจตรวจสอบได้ในเซลล์บางชนิด ดังในรูปที่ 5-21 และ 5-22 Volutin granule หรือรู้จักว่า metachromatic granule มักพบในเซลล์แบคทีเรีย หลายชนิดเช่นเดียวกันกับในเซลล์ของพังใจ สาหร่าย และโปรโตซัว องค์ประกอบส่วนใหญ่ ของก้อนเม็ดเหล่านี้คือ metaphosphate และ polyphosphate พวกก้อนเม็ดซึ่งหักเหแสงได้ดี มักพบในแบคทีเรียหลายชนิดและมีจำนวนมากขึ้นตามอายุของเซลล์ประกอบด้วยก้อนเม็ด ของ polymerized β-hydroxybutyric acid ก้อนเม็ดของสารประกอบ polysaccharide เช่น แป้งหรือสารประกอบคล้ายไกลโคเจนก็อาจพบได้

พวกแบคทีเรียกำมะถันมักสะสมก้อนเม็ดกำมะถันจำนวนมากไว้ในเซลล์ก้อนเม็ดซึ่ง ประกอบด้วยสารอินทรีย์อาจซันสูตรหรือทำให้ทราบได้โดยการย้อมสีเนื่องจากสามารถดึงดูด ให้สึเกาะติดได้ดีจึงมองเห็นแตกต่างจากไซโตพาสซึ่มซึ่งเป็นพื้นหลัง หลักฐานต่อมาซึ่งแสดง ให้เห็นว่ามีก้อนเม็ดและทราบถึงธรรมชาติของส่วนประกอบในก้อนเม็ดนั้น คือ ใช้สารสะลาย เกมีละลายก้อนเม็ดในเซลล์ ตัวอย่างเช่น เซลล์แบคทีเรียบางชนิดซึ่งย้อมติดสี Sudan black B เมื่อส่องดูด้วยกล้องจุลทรรศน์พบว่ามีก้อนเม็ดสีดำมากปรากฏอยู่ในไซโตพลาสซึ่ม จาก ปฏิกริยานี้แสดงว่าเป็นก้อนเม็ดของไขมันหรือลิปิด แต่ถ้านำเซลล์แบคทีเรียชนิดเดียวกัน จำนวนหนึ่งมาแซ่ในสารละลายไขมัน เช่น อีเทอร์หรือแอลกอฮอล์ร้อนแล้วย้อมด้วยสี Sudan black B อีกครั้งหนึ่ง ปรากฏว่ามองไม่เห็นก้อนเม็ดซึ่งติดสีเข้มจึงเป็นการพิสูจน์ว่าก้อนเม็ดนั้น เป็นสารประกอบพวกไขมันอย่างแท้จริง

รูปที่ 5-21 Electron micrograph of a thin section of Thiobacillus thioparus showing polyhedral inclusion bodies. (Courtesy J. M. Shivley, G. L. Decker, and J. W. Greenawalt, J Bacteriol, 101:620, 1970.)



MI 211





granules. X 12.000. (D) Electron micrograph of Isolated polyphosphate granules. X 28,000. (From H. E. Jones and L. A. Chambers. J Microbiol 89:67,

ก้อนเม็ดนั้นไม่ได้มีอย่างมากมายเด่นชัดในแบคทีเรียทุกสายพันธุ์และการปรากฏ ขึ้นนั้นเป็นผลเนื่องจากอายุของเซลล์และสภาพแวดล้อมที่เซลล์เจริญเติบโต

โดยทั่วไปอาจกล่าวได้ว่าก้อนเม็ดต่าง ๆ ทำหน้าที่เป็นแหล่งสะสมอาหารของเซลล์ แต่ก็ดูเหมือนว่าไม่ใช่หน้าที่แต่เพียงอย่างเดียวเท่านั้น ตัวอย่างเช่น แบคทีเรียบางชนิดซึ่งได้ พลังงานจากอ๊อกซิไดซ์กำมะถัน กำมะถันเป็นสารซึ่งไม่อาจละลายน้ำได้เลยแต่แบคทีเรีย สามารถนำเอาเข้าไปใช้ภายในเซลล์ได้ ดังนั้นจึงมีข้อเสนอแนะว่าก้อนไขมันในแบคทีเรีย กำมะถันจัดการตัวเองสู่ผิวเซลล์เพื่อละลายกำมะถันแล้วนำเข้าไปภายในเซลล์

NUCLEAR MATERIAL

เซลล์ของแบคทีเรียไม่ได้มีนิวเคลียสลักษณะเหมือนกับในเซลล์ของพืชหรือสัตว์ชั้น สูงแต่มีลักษณะเป็นก้อนอยู่ภายในไซโตพลาสซึ่มซึ่งถือว่าเป็นโครงสร้างของนิวเคลียส และ มี DNA ของเซลล์แบคทีเรียเก็บกักไว้ในบริเวณนี้ เนื่องจากไม่ใช่นิวเคลียสที่รอบคอบ จึง ถูกเสนอชื่อเรียกเป็น Chromatin body, nucleoid, nuclear equivalent และแม้กระทั่ง bacterial chromosome แต่เพื่อความสะดวกในที่นี้จึงเรียกว่า nucleus อย่างไรก็ตามต้องนึกไว้เสมอว่า เป็นเพียงนิวเคลียสเริ่มต้นเท่านั้น นิวเคลียสของแบคทีเรียมีรูปร่างได้หลายแบบ จากรูป ทรงกลมไปจนถึงยาว หรือรูปทรงดัมเบล หรือรูปร่างอื่น ๆ อาจแสดงให้เห็นได้โดยการ ย้อมสีแบบ Feulgen ซึ่งเฉพาะต่อ DNA หรือใช้กล้องจุลทรรศน์อีเล็กตรอน เนื่องจากสาร นิวเคลียสมีความแน่นทึบน้อยกว่าไซโตพลาสซึ่มที่อยู่รอบ ๆ จากรูปถ่ายของเซลล์แบคทีเรีย ซึ่งหั่นไว้บางมากด้วยกล้องจุลทรรศน์อีเล็กตรอนแสดงว่าสารนิวเคลียสประกอบด้วยเส้น โครงสร้างที่บอบบาง เส้นต่าง ๆ เหล่านี้ได้ถูกเสนอว่าเป็นเส้นโมเลกุลของ DNA ไม่มี หลักฐานแสดงว่ามีเยื่อห่อหุ้มนิวเคลียสแบ่งสารนิวเคลียสออกจากไซโตพลาสซึ่มซึ่งเป็น ลักษณะของพวก eucaryotic cell ลักษณะที่แตกต่างอย่างอื่นคือในระหว่างการแบ่งนิวเคลียส จะไม่พบอุปกรณ์เครื่องมือทาง mitotic ซึ่งเป็นลักษณะของเซลล์ชั้นสูง เส้นโครโมโซมใน เซลล์แบคทีเรียไม่มีลักษณะเป็นเส้นยาวแต่ต่อกันเป็นวงไม่มีปลายหัวหรือท้าย ประกอบ ด้วยเส้น DNA โมเลกุลสองเส้นคู่ทาบขนานและบิดพันกันเป็นเกลียว เซลล์ของแบคทีเรีย ถูกถือว่ามีโครโมโซมเพียงอันเดียว รูปที่ 5-23 และ 5-24 แสดงถึงสารนิวเคลียสของแบคทีเรีย



รูปที่ 5-23 Electron micrograph of thin section of Bacillus subtilis showing nuclear material (lightappearing areas) in addition to cell wall, cytoplasmic membrane, mesosome, and initial stage of cross-wall formation, × 35,000. (Courtesy S. F. Zane and G. B. Chapman, Georgetown University.)



รูปที่ 5-24

Radioautogruph of a DNA molecule of E. coli. The DNA was extracted from E. coli cells grown on a medium containing thymidine labeled with the radioactive hydrogen isotope tritium. It was spread on a sensitive photographic plate and the radioactive "track" of the molecule detected microscopically. This DNA molecule is undergoing replication. From J. Cairns, Scientific American, January 1966.

Endospore

แบคทีเรียบางชนิดสามารถสร้างโครงร่างรูปไข่มีผนังหนาซึ่งเป็นเซลล์มีความทนทาน สูงขึ้นภายในเซลล์เดิม เซลล์ซึ่งมีความทนทานสูงนี้ถูกเรียกว่า endspore หรือ spore โดยทั่วไป จุลินทรีย์ทั้งหมดในจีนัส Bacillus และ Clostridium มีความสามารถในการสร้างเอนโดสปอร์ เป็นลักษณะประจำ นักจุลชีววิทยาได้ถูกทำให้รู้จักการสร้างสปอร์โดยแบคทีเรียสองจีนัสนี้ แต่ความจริงแล้วแบคทีเรียสายพันธุ์อื่นอาจสร้างสปอร์แบบอื่นได้

แบคทีเรียซึ่งสามารถสร้างสปอร์อาจเจริญเติบโตและสืบพันธุ์เป็นเซลล์ร่างกาย (vegetative cell) ได้หลายชั่วอายุแต่เมื่อถึงบางระยะในการเจริญของเชื้อซึ่งมีสภาพแวดล้อม ทางโภชนาการพอเหมาะก็จะปรากฏภายในไซโตพลาสซึ่มมีการสังเคราะห์โปรโคพลาสซึ่ม ขึ้นใหม่แยกออกแล้วกลายเป็นสปอร์อยู่ภายในเซลล์

กายวิภาคศาสตร์ (antomy) ของ Bacillus spp, และ Clostridium spp. ในการสร้าง สปอร์ที่ระยะต่างของการเปลี่ยนแปลงได้ถูกศึกษารายละเอียดด้วยกล้องจุลทรรศน์อีเล็กตรอน โดยหั้นเซลล์ที่ระยะต่าง ๆ ออกเป็นชิ้นบางแล้วส่องดู ดังรูปที่ 5-25 และ 5-26

รูปที่ 5-25 Diagrammatic summary of sporulation in a Bacillus species Membrane and associated mesosomes are shown in blue O-I, transition from replicating cell lo axial stage. 2. 3 and 4 stages in forespore devel opment At stage 4 the cell becomes "committed" lo proceed lo 8 Thus a cell al stage 3 can be returned to the vegetative form by fresh medium (E Young. unpublished) Stage 5, cortex development commences (doffed line) and continues through 6 when the coa' protein is deposited. Stage 7 is characterized by a dehydration of the spore protoplast and an accumulation of DPA and calcium in the spore. Stage 8, complete refractility, a lytic enzyme acts lo release the spore. Also shown are ger-mination A: outgrowth lo a primary cell B; from which the cell may under special conditions, enter sporulation by a shortcut C, "the microcycle," but normally undergoes logarithmic growth (spiral arrow) [From Philip Fitz-James and Elizabeth Young, G. W. Gould and A Hurst (eds.), The Bacterial Spore, Academic. New York. 1969; by permission.)





MI 211

นอกจากความเหมือนกันในด้านรูปร่างลักษณะของสปอร์แล้ว สปอร์ของแบคทีเรีย ต่าง ๆ ยังมีความคล้ายกันในด้านส่วนประกอบทางเคมือีกด้วย สปอร์ของแบคทีเรียทุกชนิด มี dipicolinic acid อยู่เป็นจำนวนมากซึ่งสารนี้ไม่อาจตรวจสอบได้ในเซลล์ร่างกายมีเฉพาะ ในสปอร์ของแบคทีเรียเท่านั้นโดยมีประมาณ 5-10 เปอร์เซนต์ของน้ำหนักสปอร์แห้ง ใน สปอร์ของแบคทีเรียมีแคลเซี่ยมอยู่เป็นจำนวนมากจึงเชื่อว่าเปลือกของสปอร์มีสารประกอบ Ca²⁺ – dipicolinic acid – peptidoglycan complex เป็นองค์ประกอบ การสังเคราะห์ dipicolinic acid และการดูดแคลเซี่ยมมักเกิดขึ้นในช่วงรยะที่มีการสร้างสปอร์ สปอร์ที่แก่สุกมัก มีรูปร่างกลมหรือรูปไข่ มีขนาดเป็นส่วนหนึ่งของเซลล์พ่อแม่เท่านั้น และมีคุณสมบัติแตกด่าง จากเซลล์พ่อแม่เป็นอย่างมากโดยเฉพาะมีความทนทานต่อการทำลายโดยบัจจัยทางเคมีและ ทางกายภาพ

เมื่อสปอร์ถูกถ่ายลงในอาหารและสภาพแวดล้อมที่เหมาะสมต่อการเจริญเติบโต จะ มีการงอกเกิดขึ้นและผนังสปอร์แตกปริออก ในขณะที่สปอร์เจริญเป็นเซลล์ร่างกายใหม่จะ มีเยื่อไหลออกมาดังในรูปที่ 5-27 ลำดับของการเจริญเติบโตทางร่างกาย การเกิดสปอร์และ การงอกของสปอร์ได้สรุปไว้ในรูปที่ 5-25 แบคทีเรียในจีนัส *Bacillus* และ *Clostridium* จะสร้างหนึ่งสปอร์ต่อหนึ่งเซลล์ร่างกาย ดังนั้นขบวนการสร้างสปอร์จึงไม่ใช่การขยายพันธุ์ (multiplication) แต่เป็นการสืบพันธุ์ (reproduction) อย่างไรก็ตามแบคทีเรียสายพันธุ์อื่น อาจสร้างมากกว่าหนึ่งสปอร์ต่อหนึ่งเซลล์จึงถือว่าเป็นการสืบพันธุ์และการขยายพันธุ์



of the severad spore coat appear at the ends of the vegetative cell. (SAB photos LS 203 and 204 from G. Knaysi, R. F. Bakar, and J. Hilber, J Bacteriol, 53:525, 1947 J

3UN 5-27 Germinating spore troin culture of *Bacillus mycoides* (A) grown 2 h at 35°C (× 44,000) and (B) grown 1³/₄ h at 35°C (× 46,000) The two halves ตำแหน่งและขนาดของสปอร์ภายในเซลล์ของแบคทีเรียไม่ได้เหมือนกันทุกสายพันธุ์ ด้วอย่างเช่น สปอร์อาจอยู่ตรงกลางเซลล์ ตรงปลายเซลล์และตรงกลางเซลล์ค่อนไปทาง ปลายข้างใดข้างหนึ่งเป็นต้น ขนาดเส้นผ่าศูนย์กลางของสปอร์อาจใหญ่หรือเล็กกว่าเส้นผ่า ศูนย์กลางของเซลล์ร่างกาย ลักษณะรูปร่างเกี่ยวกับเซลล์แบบนี้มีประโยชน์ในการจำแนก ลักษณะและการชันสูตรการสร้างสปอร์แบคทีเรีย ตัวอย่างแสดงตำแหน่งและขนาดของสปอร์ ภายในเซลล์ได้แสดงไว้ในรูปที่ 5-28



รูปที่ 5-28 Location, size, and shape of endospores in cells of various species of Bacillus and Clostridium.

เมื่อเปรียบเทียบกับเซลล์ร่างกาย สปอร์ของแบคทีเรียมีความทนทานต่อภัย อันตราย จากสารเคมีและบัจจัยทางกายภาพสูงมาก นักจุลชีววิทยาบางท่านได้เสนอว่า ความทนทาน ของสปอร์ต่อภาวะทางกายภาพและทางเคมีเป็นผลเนื่องมาจากการไม่ยอมให้สารซึมผ่านเข้าออก ของผนังสปอร์หรือเปลือกเพราะมี dipicolinic acid-calcium complex ประกอบอยู่ สปอร์ถือ ว่าเป็นระยะพัก (dormant or resting) ของเซลล์แบคทีเรียในกรณีเช่นนี้อาจเปรียบเสมือน เมล็ดของพืชชั้นสูง

MI 211