

Микоплазмы

Микоплазмы относят к типу Tenericutes. Тип Tenericutes представлен одним классом Mollicutes. В его состав входят четыре порядка – Acholeplasmatales, Anaeroplasmatales, Entomoplasmatales и Mycoplasmatales. Порядок Mycoplasmatales содержит одно семейство: Mycoplasmataceae. Медицинское значение имеет только семейство Mycoplasmataceae, содержащее два рода - род Mycoplasma (виды *M.hominis*, *M.pneumoniae*, *M.genitalium*) и род Ureaplasma (вид *U.urealyticum*, *U.parvum*) (Рис.1).

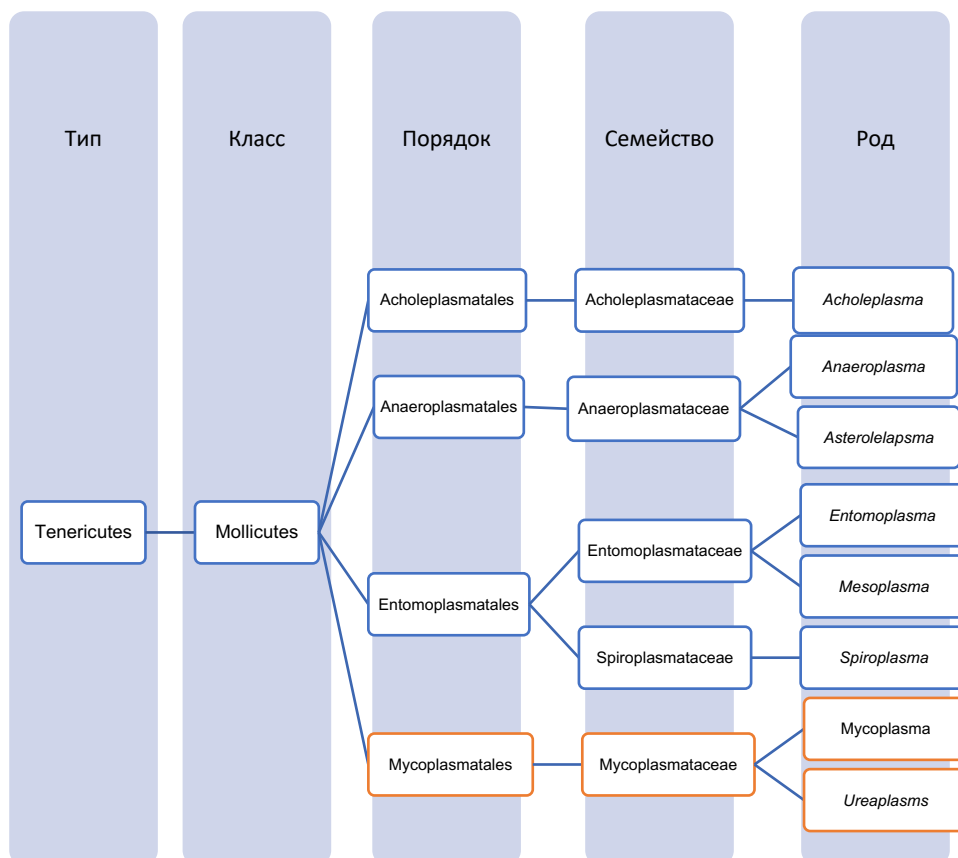


Рис.1. Таксономия микоплазм.

Вначале предполагали, что микоплазмы возникли из обычных бактерий в результате мутации, приведшей к образованию стабильных L-форм, однако данные о величине генома и содержании GC в ДНК этих микроорганизмов указывают на то, что это отдельный класс бактерий.

Представители класса Mollicutes (часто называемые микоплазмами) - мельчайшие из известных микроорганизмов, сравнимые по размеру с крупными вирусами (диаметр 200-300 нм) и имеющие самый маленький геном из всех известных бактерий. Так, например, геном *Mycoplasma genitalium* состоит из только лишь 580,073 оснований и включает 517 генов. Большинство микоплазм являются паразитами или комменсалами и зависят от некоторых функций хозяев. Однако они способны самостоятельно вырабатывать АТФ в отличие от хламидий, являющихся энергетическими паразитами и получающими АТФ из клетки хозяина. Большинство микоплазм получает энергию анаэробно, не задействуя электронно-транспортные цепи (ЭТЦ), хотя их рудиментарные остатки можно найти в цитоплазме клеток или на поверхности клеточной мембраны.

Микоплазмы являются плеоморфными микроорганизмами, имеющими переменную форму (Рис.2, 3). Они не имеют жесткой клеточной стенки. Ее заменяет единственная клеточная мембрана, окруженная гликокаликсом, как у клеток животных и простейших. Микоплазмы чувствительны к осмотическому шоку и в дистиллированной воде набухают и лопаются. Многие из них включают в состав своих мембран стеролы, синтезируемые клетками-хозяевами, что делает эти мембраны более прочными.

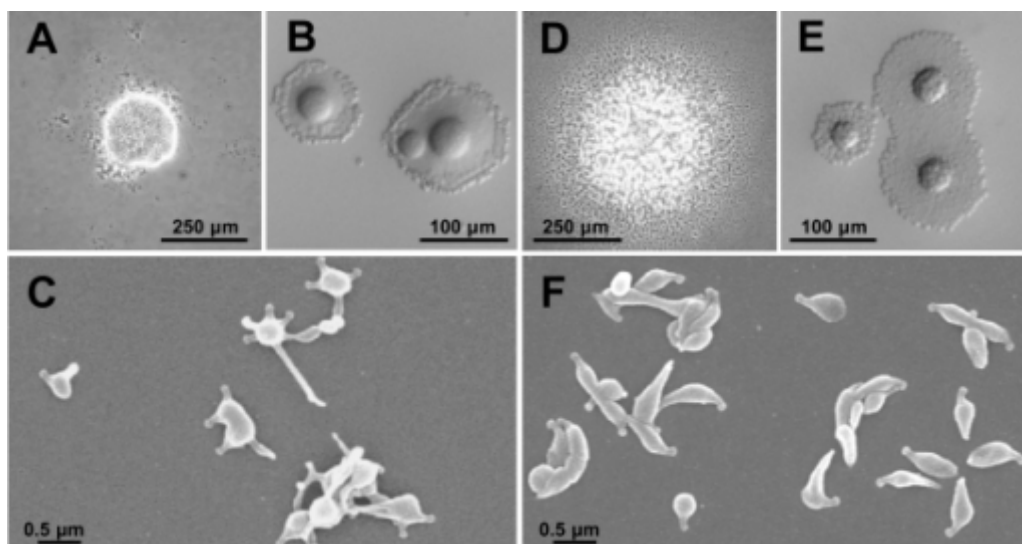


Рис.2. Плеоморфизм клеток у микоплазм.

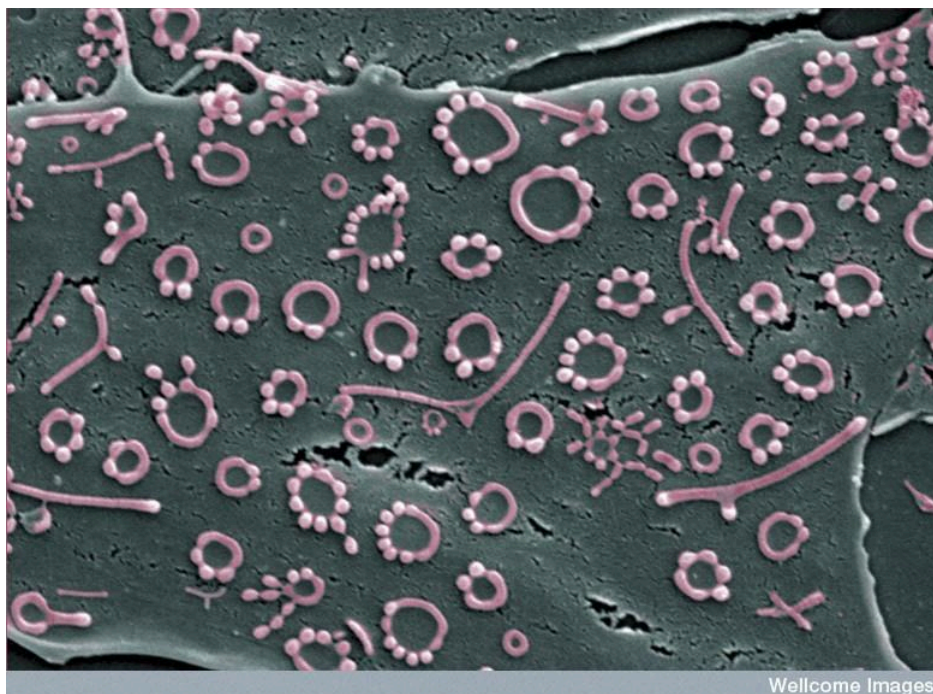


Рис.3. Микоплазмы на поверхности остеобластов (окрашены в розовый цвет) (<http://www.microgaia.net/2012/11/mycoplasma.html>).

При культивировании микоплазм в лабораторных условиях в питательные среды добавляют такие факторы роста, как жирные кислоты, витамины, пурины, пиримидины, а также стеролы, необходимые для построения мембран. На плотных питательных средах микоплазмы образуют мелкие округлые колонии, похожие на яичницу-глазунью (Рис.4).

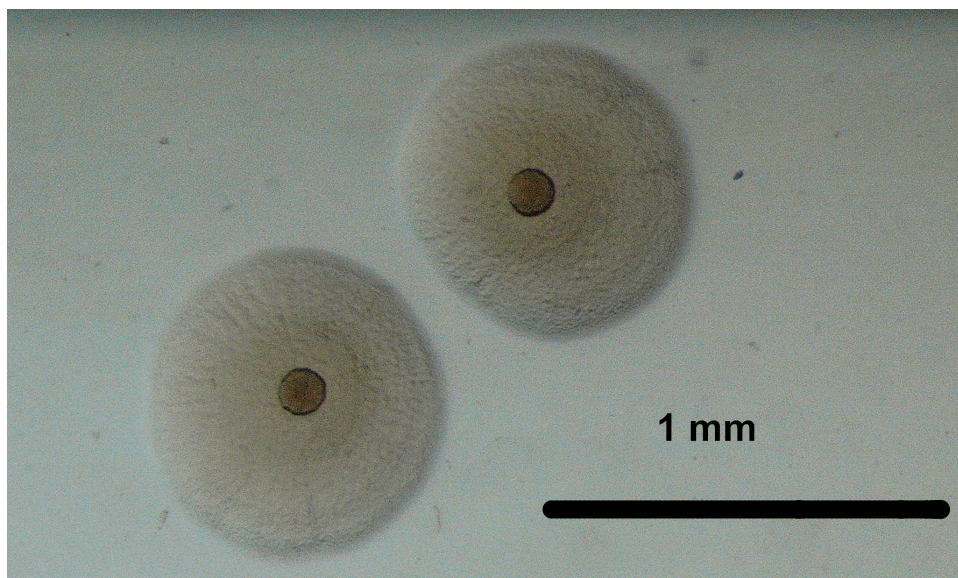


Рис.4. Колонии микоплазм (<http://mycoplasma-exp.com>).

Большинство микоплазм обитают внутри других организмов. Так, спироплазмы инфицируют растения и членистоногих, которые, в свою очередь, переносят эти микроорганизмы в гемолимфе, содержимом кишечника и секрете слюнных желез с одного растения на другое. Некоторые микоплазмы могут вызывать респираторные инфекции у человека (например, *Mycoplasma pneumoniae*), а также инфицировать синовиальные оболочки суставов и приводить к формированию артритов.

Уреаплазмы обитают в ротовой полости, респираторном и урогенитальном трактах животных и человека и получают энергию особым способом. В то время как большинство представителей класса Mollicutes генерируют АТФ путем анаэробной ферментации, уреаплазмы гидролизуют мочевины (продукт отхода метаболизма у млекопитающих) с помощью уреазы, в результате чего образуется аммиак (NH_4^+), являющийся источником протонов (H^+) для формирования протонного градиента через мембрану и работы АТФ-азы.

В течение долгого времени считалось, что бактерии, в отличие от эукариотических клеток, не имеют цитоскелета. Однако в дальнейшем было показано, что похожие на цитоскелет структуры формируются во время деления и роста практически у всех бактерий, хотя и в намного меньшем количестве, чем у растительных и животных клеток. У некоторых бактерий актиноподобные нити направляют новые цепи пептидогликана в определенные сайты клеточной стенки для включения в ее состав, а у других - играют роль якоря для жгутикового мотора. У микоплазм, лишенных клеточной стенки, «цитоскелет» особый: он более развит и выполняет большее количество функций.

У бактерий класса Mollicutes цитоскелетоподобные структуры могут обеспечивать их подвижность. Интересно, что у этих микроорганизмов отсутствуют поверхностные жгутики или пили, а в составе генома нет соответствующих генов. Спиروплазмы, имеющие извитую форму, могут сгибаться, ползать и плавать, вращаясь как штопор,

однако в отличие от спирохет они не имеют эндофлагелл. Вместо них они используют особые закрученные в спираль белковые нити (3.6 нм в диаметре), которые располагаются в цитоплазме и сгруппированы в пучки или ленты. Винтовая вторичная структура этих образований обеспечивается актиноподобным белком MgeB. С помощью криоэлектронной томографии (нового метода визуализации клеток на молекулярном уровне, позволяющего сохранять структуры живых клеток почти неповрежденными) у спироплазм под цитоплазматической мембраной были обнаружены две более толстые нити и между ними тяж из более тонких фибрилл. Эти структуры, как предполагают, отвечают за винтообразную форму, подвижность и отделение дочерней хромосомы в процессе деления клеток.

Среди молликутных бактерий встречаются подвижные и неподвижные варианты. Первые передвигаются, скользя по твердой поверхности. Самой быстрой из них является *Mycoplasma mobile*, скорость движения которой по стеклу достигает 2.0-4.5 мкм в секунду (Рис.5).

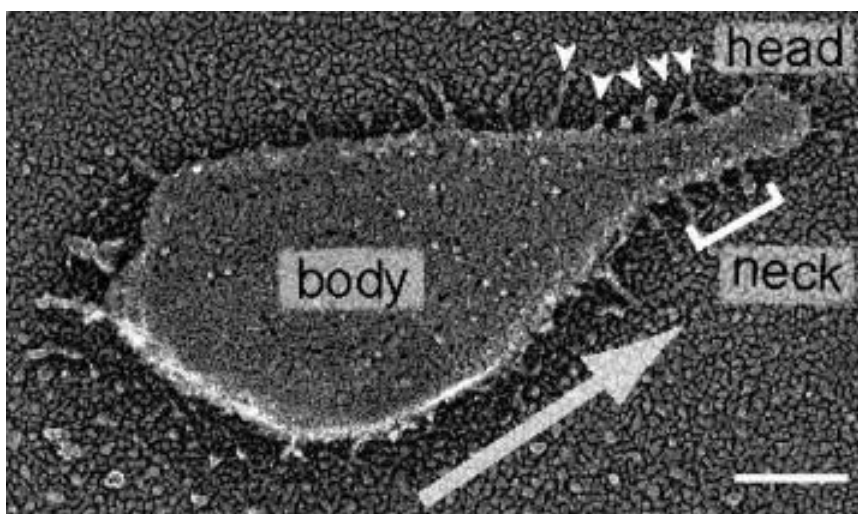


Рис 5. *Mycoplasma mobile*. Сканирующая электронная микроскопия

Цитоскелет этого микроорганизма по внешнему виду напоминает медузу (Рис.6). На конце апикального выступа бактериальной клетки находится плотная структура в виде “колокола” шириной 235 и длиной 155 нм, связанная с десятками нитей (“щупалец”). Щупальца унизаны частицами диаметром 20 нм с интервалом 30 нм. Каждая частица состоит из двух одинаковых блоков, соединенных двумя мостиками. Белки, необходимые для скольжения, располагаются на апикальном выступе, формируя поверхностные и внутренние структуры. Поверхностные структуры состоят из трех белков - Gli123, Gli349 и Gli521. Внутренние структуры (“щупальца”) несут на себе α - и β -субъединичные гомологи АТФазы F-типа. Gli123 служит платформой для остальных компонентов механизма, Gli349 с внутренней стороны крепится к щупальцу, затем проходит через мембрану и работает как “нога”, связываясь с находящимися на твердой поверхности сиалированными олигосахаридами (SOs). Gli521 играет роль “рычага” и передает усилие к “ноге”. “Ноги” поочередно выдвигаются, прикрепляются к поверхности, подтягивая клетку вперед, снова открепляются и снова выдвигаются наподобие шагового механизма. Хотя роль различных белков в процессе скольжения микоплазм постепенно уточняется, механизм преобразования химической энергии в механическую работу остается недостаточно изученным.

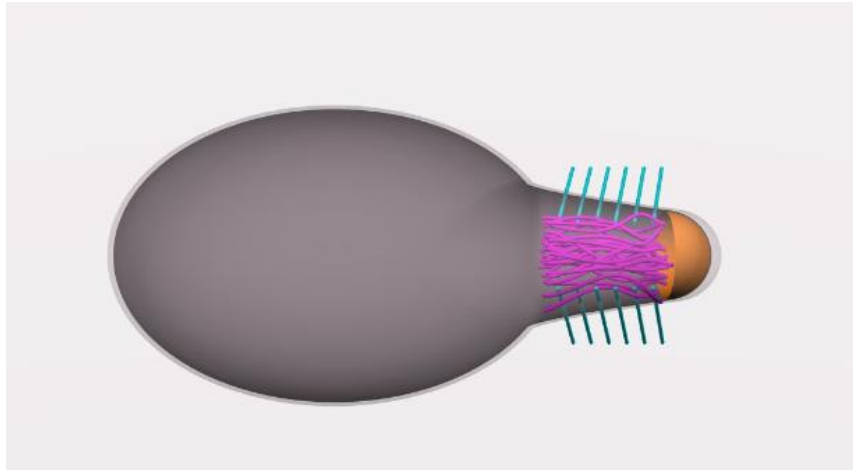


Рис.6. Модель *Mycoplasma mobile* (проекция сверху вниз).

Оранжевым цветом выделен колпачок ("колокол"), фиолетовым – продольные нити ("щупальца"), голубым - "ноги" из мембранного белка Gli349. В процессе скольжения "ноги" переносятся вперед и прикрепляются к поверхности, затем сгибаются (или каким-то образом поворачиваются назад), подтягивая клетку (вправо в этой схеме), а затем отсоединяются и, наподобие весел, снова переносятся вперед для повторения цикла (www.cronodon.com).

У *Mycoplasma pneumoniae* структуры цитоскелета в апикальном выступе располагаются по-другому (Рис.7). Внутри по-прежнему имеется колпачковая структура, к которой присоединен стержень, тянущийся вниз по центральной оси выступа. Этот стержень по всей длине крепится к клеточной мембране радиальными спицами, а у основания апикального выступа присоединяется к дискообразной структуре, также связанной с мембраной радиальными нитями. Также были обнаружены и другие элементы цитоскелета, включая спиральную сетку, расположенную непосредственно под мембраной клетки, и нити цитоскелета, идущие через тело клетки.

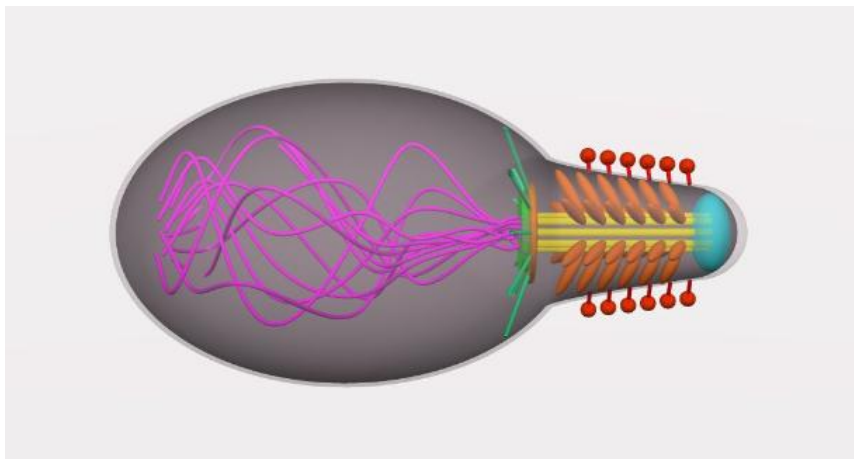


Рис.7. Модель "цитоскелета" *Mycoplasma pneumoniae*, демонстрирующая некоторые из ключевых белковых структур, обеспечивающих скольжение по поверхности. Голубым цветом выделен апикальный колпачок (или заглушка), желтым - соединенный с ним центральный пучок трубочек. Радиально расположенные спицы (выделены оранжевым цветом) крепят этот пучок к цитоплазматической мембране. В основании апикального выступа центральный пучок соединен со дискообразной структурой, напоминающей чашу или колесо (выделена зеленым и оранжевым цветом), которая также крепится к цитоплазматической мембране радиальными стержнями (выделены зеленым цветом), и кроме того, соединяется с нитями цитоскелета (выделены пурпурным цветом). Красными стержнями с шариками на конце показаны некоторые адгезионные белки, расположенные на наружной поверхности апикального выступа (www.cronodon.com).

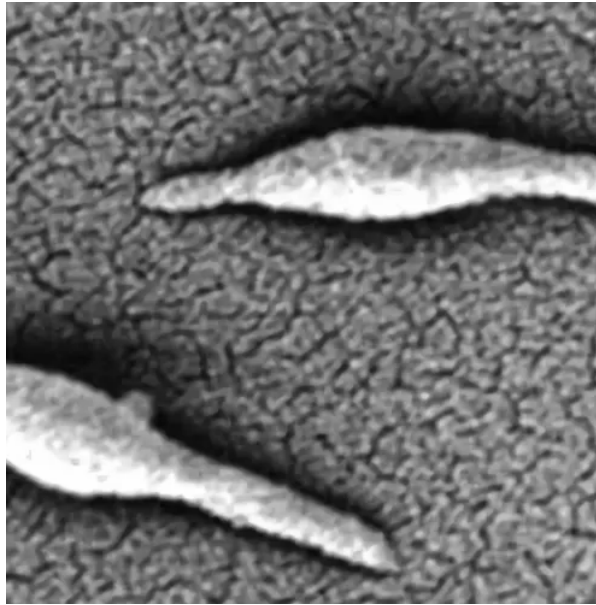


Рис.8. *Mycoplasma pneumoniae*. Сканирующая электронная микроскопия (<https://microbenotes.com>)

Mycoplasma pneumoniae передвигается по поверхности особым способом. Сначала апикальный выступ удлиняется и с помощью мембранных белков прикрепляется к субстрату, а затем вытянутый участок сокращается, и тело клетки подтягивается вперед, после чего цикл повторяется.