

## 2.

### **ARCHAEA (ARCHEBAKTÉRIE) A BAKTÉRIE**

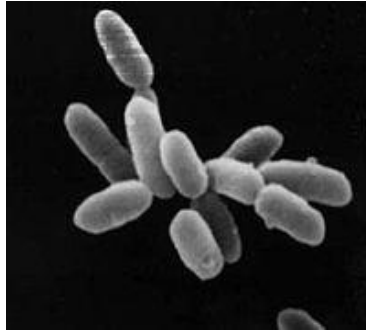
#### **2. 1. Pôvod a taxonomické triedenie *Archaea***

*Archaea* (archebaktérie) sú najstaršie organizmy na Zemi a ich existencia sa odhaduje na viac ako 3,5 milióna rokov, pričom vek Zeme sa odhaduje na 4,6 miliónov rokov. Až 80 % z histórie Zeme predstavoval výlučne život mikroorganizmov a stále predstavuje dominantnú formu života na Zemi. Bolo vypočítané, že celkový počet mikróbných buniek na Zemi predstavuje rádovo  $2,5 \times 10^{30}$  buniek, čo znamená, že mikroorganizmy tvoria najvýznamnejšiu frakciu biomasy na planéte.

Názov *Archaea* je odvodený od gréckeho slova *archaios* - prastarý alebo primitívny, a skutočne, niektoré archebaktérie sa prejavujú charakteristikami zodpovedajúcimi ich pomenovaniu. Sú známe tiež ako extrémofily, pretože sú schopné žiť v rôznom extrémnom prostredí a zahrňujú metanogény, extrémne halofily a hypertermofily. Niektoré druhy môžu žiť pri teplote blízkej teplote varu vody, 100 °C. Sú schopné žiť v kyslom, alkalickom alebo slanom vodnom prostredí. Niektoré z nich prežijú aj tlak vyšší ako 202,6 Pa. Prežívanie v takomto extrémnom prostredí možno vysvetliť prítomnosťou éterových väzieb v ich membránach, ktoré sú oveľa odolnejšie voči zmenám ako esterové väzby prítomné v membránach baktérií a eukaryotických organizmov a sú odolnejšie voči vysokým teplotám a vysokým koncentráciám kyselín.

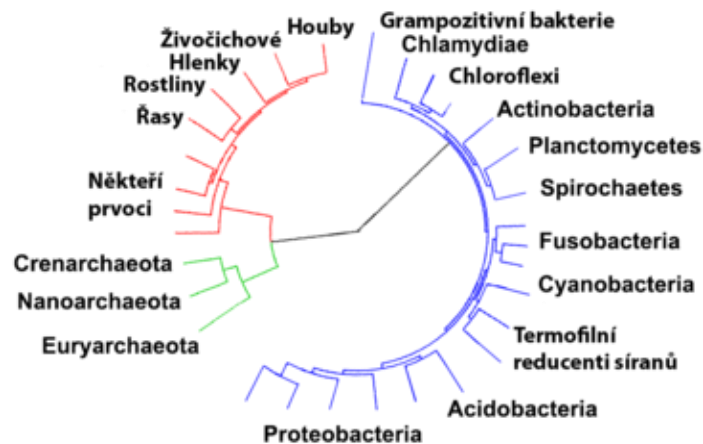
K zástupcom archebaktérií patria napr. *Pyrolobus fumarii*, ktorý sa vyskytuje nad životným teplotným limitom 113 °C a bol nájdený v hydrotermálnych vrtoch, druhy rodu *Picrophilus*, ktoré boli izolované z kyslých pôd v Japonsku a sú známe ako najtolerantnejšie organizmy voči kyslému prostrediu so schopnosťou rastu v prostredí s pH okolo 0. V roku 2006 bol nájdený nový druh patriaci k archebaktériam, *Archaeal Richmond Mine Acidophilic Nanoorganism* (ARMAN), ktorý patrí k najmenším doteraz známym organizmom.

Archebaktérie sú jednobunkové prokaryotické organizmy patriace do domény *Archaea*. Sú to obligátne anaeróbne organizmy, t. j. obyčajne žijú v prostredí bez prítomnosti kyslíka a sú nepatogénne. Prvýkrát boli objavené v roku 1977 a boli klasifikované ako baktérie. V súčasnosti sú klasifikované ako *Archaea* (Obr. 14).



Obr. 14. Bunky *Archaea* (<http://wikipedia.org>).

V niektorých klasifikačných systémoch všetkých foriem života archebaktérie predstavujú jednu z troch najväčších domén živých organizmov. V roku 1977 americký mikrobiológ Carl Woese na základe analýzy ribozómovej RNA navrhol rozdelenie prokaryotov, dlho považovaných za samostatnú skupinu organizmov (v podstate baktérii), na dve fylogeneticky samostatné vetvy (rodokmene).



Obr. 15. Fylogenetický strom, ktorý znázorňuje vzťah medzi *Archaea* a inými doménami. *Archaea* sú vyznačené zelenou, Eukaryota červenou a baktérie modrou farbou (<http://wikipedia.org>).

Woese nazval tieto dve vetvy *eubacteria* a *archaebacteria*. Tieto názvy boli následne zmenené na *bacteria* a *archaea* (čím sa zvýraznil rozdiel medzi *archaea* a *bacteria*), ale Woeseovo rozdelenie prokaryot na dve samostatné skupiny naďalej

existuje a všetky žijúce organizmy sú v súčasnosti zatriedené do jednej z troch veľkých domén: *Archaea*, *Bacteria* a *Eukarya* (Obr. 15).

## 2. 2. Veľkosť a štruktúra *Archaea*

*Archaea* a baktérie sú si veľmi podobné veľkosťou a tvarom, tvoria koky, paličkovité alebo špirálovité bunky a pod. Mnohé sa však vyznačujú veľmi neobyčajnými tvarmi, napr. ploché a štvorcovité tvary buniek *Haloquadratum walsbyi*.

Veľkosť archeobaktérií sa pohybuje v rozmedzí od 0,1  $\mu\text{m}$  až do viac ako 15  $\mu\text{m}$ . Objem ich buniek predstavuje len približne jednu tisícinu objemu typickej eukaryotickej bunky.

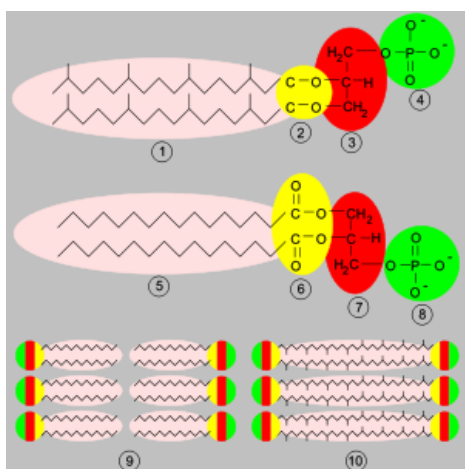
Vo všeobecnosti majú archeobaktérie a baktérie podobnú bunkovú štruktúru, ale zloženie buniek a ich organizácia je odlišná. Podobne ako väčšina prokaryotov, ani archeobaktérie nemajú organely ohraničené membránami, čo znamená, že nemajú jadro, endoplazmatické retikulum, Golgiho aparát, mitochondrie, chloroplasty ani lyzozómy. Ich bunky obsahujú hustú cytoplazmu, v ktorej sa nachádzajú všetky komponenty a molekuly nevyhnutné pre metabolizmus a výživu. Tak archeobaktérie ako aj baktérie majú bunkové steny a pohybujú sa pomocou bičíka. Štruktúrou sa najviac podobajú  $G^+$  baktériam.

Hoci domény *Bacteria*, *Archaea* a *Eukarya* boli klasifikované na základe genetických kritérií, rovnako biochemické vlastnosti indikujú, že *Archaea* tvoria nezávislú skupinu v rámci prokaryotov a že majú spoločné črty tak s baktériami ako aj eukaryotami. Ide o tieto najvýznamnejšie črty:

**Bunková stena a bičík.** Väčšina zástupcov *Archaea* (s výnimkou rodov *Thermoplasma* a *Ferroplasma*) ma bunkovú stenu zostavenú z povrchovej vrstvy proteínov, ktorá tvorí S-vrstvu. Je to pevný súbor molekúl proteínov pokrývajúci vonkajšok bunky. Táto vrstva poskytuje tak chemickú ako aj fyzikálnu ochranu a umožňuje archeám zachovávať si ich tvar. *Archaea*, na rozdiel od baktérií, neobsahujú v bunkovej stene peptidoglykan. Bunkové steny rodu *Methanobacteriales* obsahujú pseudopeptidoglykan pripomínajúci morfológiou, funkciami a fyzikálnou štruktúrou eubakteriálny peptidoglykan, ale líši sa chemickou štruktúrou, neobsahuje D-aminokyseliny, ani N-kyselinu acetylmuramovú. Z tohto dôvodu prítomnosť alebo neprítomnosť peptidoglykanu v bunkovej stene je vlastnosť, ktorou sa *Archaea* odlišujú od baktérií.

Bičiky u *Archaea* fungujú podobne ako bakteriálne, sú však rozdielne najmä vývojom a zložením. Tieto dva typy bičíkov sa vyvinuli z rôznych predkov. Predkom bakteriálneho bičíka bol sekrečný systém typu III, zatiaľ čo bičik u *Archaea* vznikol z bakteriálnych brv typu IV. Na rozdiel od bakteriálneho bičíka, ktorý je dutý a zložený z podjednotiek pridávaných na koniec bičíka, bičiky u *Archaea* sú syntetizované pridávaním podjednotiek k základni bičíka.

**Mastné kyseliny.** Baktérie a eukaryontov majú membrány zložené najmä z lipidov pospájaných s glycerolom prostredníctvom esterových väzieb, zatiaľ čo *Archaea* majú membrány zložené z lipidov pospájaných s glycerolom prostredníctvom eterových väzieb. Rozdiel spočíva v type väzby spájajúcej lipidy s glycerolom (Obr. 16). Éterové väzby sú v porovnaní s esterovými chemicky stálejšie. Táto stabilita membrán môže pomáhať archeám prežiť v extrémnych teplotách a silno acidickom alebo alkalickom prostredí. Hoci aj niektoré baktérie obsahujú lipidy s eterovými väzbami, zatiaľ nie je známa žiadna archeobaktéria, ktorá by obsahovala lipidy s esterovými väzbami.



Obr. 16. Štruktúra membrán.

**Vrchný rad:** fosfolipidy u *Archaea*: **1.** izoprénový reťazec; **2.** eterová väzba; **3.** L-glycerol; **4.** fosfátová skupina. **Stredný rad:** fosfolipidy u baktérií alebo eukaryontov: **5.** reťazec mastných kyselín; **6.** esterová väzba; **7.** D-glycerol; **8.** fosfátová skupina. **Spodný rad:** **9.** dvojvrstva lipidov u baktérií a eukaryontov; **10.** jednoduchá vrstva lipidov u niektorých *Archaea* (<http://wikipedia.org>).

**Komplexnosť RNA-polymerázy.** Transkripcia sa v rámci všetkých typov organizmov uskutočňuje prostredníctvom enzýmu RNA polymeráza, ktorý kopíruje templát DNA na produkt RNA. Baktérie obsahujú jednoduchú RNA polymerázu obsahujúcu štyri polypeptidy. *Archaea* a eukaryonty však majú početné RNA-polymerázy obsahujúce veľký počet polypeptidov.

**rRNA.** *Archaea* obsahujú jedinečnú rRNA v dôsledku prítomnosti regiónov molekuly rRNA zreteľne odlišných od rRNA *Bacteria* a *Eukarya*.

**Syntéza proteínov.** Syntéza proteínov u *Archaea* má viac podobných črt so syntézou proteínov u eukaryontov ako u baktérií. Najvýraznejší rozdiel spočíva v skutočnosti, že zatiaľ čo baktériálny iniciátor tRNA má modifikovaný metionín, eukaryotický a archaeálny iniciátor tRNA predstavuje nemodifikovaný metionín.

**Citlivosť voči antibiotikám.** *Archaea* nie sú citlivé voči niektorým antibiotikám, ktoré pôsobia na baktérie, ale sú citlivé voči niektorým antibiotikám, ktoré účinkujú na eukaryota.

### **2. 3. Genetika, rozmnožovanie a metabolizmus *Archaea***

*Archaea* nemajú jadro a ich genetický materiál reprezentovaný DNA sa voľne vznáša v cytoplazme. DNA predstavuje obyčajne samostatnú molekulu, jeden kruhový chromozóm, ktorý je kompaktný a pevne zvinutý do malého klobka a ktorého dĺžka po rozvinutí môže dosiahnuť viac ako 1000-násobok dĺžky bunky. Jeho veľkosť predstavuje viac ako 5 751 492 párov báz u *Methanosarcina acetivorans*, čo je najväčší doteraz známy genóm u *Archaea*. Desatinu tejto veľkosti, 490 885 párov báz, predstavuje maličký genóm u *Nanoarchaeum equitans*, čo je doteraz najmenší známy genóm v tejto doméne, obsahujúci pravdepodobne len 537 génov kódujúcich proteíny. Na DNA nie sú naviazané žiadne proteíny.

*Archaea* obsahujú aj plazmidy, čo sú malé nezávislé kruhové fragmenty DNA. Môžu sa replikovať nezávisle na väčšej genomickej kruhovej DNA. Na plazmidoch je často kódovaná rezistencia voči antibiotikám alebo špecifické enzýmy. Plazmidy sa môžu prenášať medzi bunkami fyzikálnym kontaktom v procese podobnom s bakteriálnou konjugáciou.

*Archaea* sú geneticky odlišné od baktérií a eukaryontov s viac ako 15 % proteínov kódovaných jedinečnými génmi pre túto doménu, hoci pre väčšinu týchto jedinečných génov nie je známa ich funkcia. Väčšina zvyšných jedinečných proteínov s identifikovanou funkciou patrí k *Euryarchaea* a zúčastňuje sa metanogenézy. Proteíny, ktoré archeobaktérie, baktérie a eukaryonty využívajú pri plnení základných funkcií buniek, súvisia najmä s transkripciou, transláciou a metabolizmom nukleotidov.

Transkripcia a translácia u *Archaea* sa skôr podobajú procesom u eukaryontov ako u baktérií, najmä čo sa týka archaeálnej RNA polymerázy a ribozómov, ktoré sú veľmi podobné s ich ekvivalentmi u eukaryontov.

*Archaea* sa rozmnožujú nepohlavne binárnym alebo viacnásobným delením, fragmentáciou alebo pučaním. Ide o vcelku rýchly proces, kedy sa niektoré druhy rozdelia každých 20 minút. Detailne bolo delenie študované len na zástupcoch rodu *Sulfolobus*, pri ktorom boli charakteristiky bunkového cyklu podobné tak s bakteriálnymi ako aj s eukaryotickými systémami.

Hoci u *Archaea* nie je známe pohlavné rozmnožovanie (meióza), medzi bunkami môže dochádzať k výmene genetického materiálu tromi rôznymi procesmi. Počas transformácie uvoľnené fragmenty DNA z jednej baktérie prevezme iná baktéria. V procese transdukcie bakteriálny fág (vírus infektujúci bakteriálne bunky) preniesie genetický materiál z jedného organizmu do druhého. V procese konjugácie je genetický materiál vymenený medzi dvomi bunkami. Výsledkom týchto procesov sú genetické rekombinácie zabezpečujúce nepretržitú evolúciu archeobaktérií.

Baktérie sa rozmnožujú tiež nepohlavne, ale majú jedinečnú schopnosť vytvárať spóry, ktoré im umožňujú pretrvať v latentnom stave až niekoľko rokov. *Archaea* túto schopnosť nemajú. Niektoré druhy *Haloarchaeae* však prešli fenotypickými zmenami a rastú ako niekoľko rozdielnych bunkových typov, vrátane hrubostenných štruktúr, ktoré sú rezistentné voči osmotickému šoku a umožňujú archeobaktériám prežiť vo vode s nízkymi koncentraciami solí. Nepredstavujú však rozmnožovacie štruktúry, ale môžu im pomôcť pri osídľovaní nových biotopov.

V metabolizme archeobaktérií je zahrnutých veľa rôznorodých chemických reakcií a sú schopné využívať rôzne zdroje energie. Tieto reakcie sú zatriedené do nutričných skupín v závislosti na zdroji uhlíka a energie (Tab. 1).

Niektorí zástupcovia *Archaea* získavajú energiu z anorganických látok, napr. druhy *Sulfolobus* získavajú energiu zo sírovodíka alebo elementárnej síry alebo druhy *Nitrosopumilales* oxidáciou amoniaku (litolotrofné = autotrofné). Táto skupina zahŕňa nitrifikátory, metanogény a anaeróbne oxidanty metánu. V týchto reakciách jedna zlúčenina odovzdá elektrón druhej (redox reakcia) za uvoľnenia energie slúžiacej pre bunkové aktivity. Jedna zlúčenina sa správa ako donor a druhá ako akceptor elektrónov. Uvoľnená energia generuje počas chemiosmózy ATP v podstate v rovnakom procese ako v mitochondriách eukaryotických buniek.

Tab. 1. Nutričné typy v metabolizme *Archaea*.

Nutričné typy	Zdroj energie	Zdroj uhlíka	Príklady rodov
Fototrofné	Slnéčné svetlo	Organické látky	<i>Halobacteria</i>
Litotrofné	Anorganické látky	Organické látky alebo fixácia uhlíka	<i>Ferroglobus</i> , <i>Methanobacteria</i> alebo <i>Pyrolobus</i>
Organotrofné	Organické látky	Organické látky alebo fixácia uhlíka	<i>Pyrococcus</i> , <i>Sulfolobus</i> alebo <i>Methanosarcinales</i>

Autotrofné *Archaea* využívajú ako zdroj uhlíka atmosferický CO<sub>2</sub> v procese známom ako fixácia uhlíka. Tento proces zahŕňa buď vysoko modifikovanú formu Calvinovho cyklu alebo v poslednej dobe popísanú metabolickú dráhu známu ako cyklus kyseliny 3-hydroxipropiónovej/4-hydroxybutánovej. Rod *Crenarchaeota* využíva tiež reverzný Krebsov cyklus, zatiaľ čo druhy *Euryarchaeota* využívajú redukovanú dráhu acetyl-koenzýmu A (CoA).

Metanogenéza, t. j. produkcia metánu ako produktu metabolizmu, sa vyskytuje len v doméne *Archaea*, výhradne v podskupine *Euryarchaeota*. Zástupcov tejto skupiny je možné nájsť v anaeróbnom prostredí, napr. v zažívacom trakte ľudí a niektorých zvierat, napr. dobytka, ale aj v močiaroch a na skládkach odpadu. Táto forma metabolizmu bola vyvinutá v skorom štádiu vývoja života a je dosť pravdepodobné, že prvé žijúce organizmy boli metanogény. Všeobecná reakcia zahŕňa využitie CO<sub>2</sub> ako akceptora elektónov pri oxidácii vodíka. Metanogenéza však zahŕňa pestrú škálu jedinečných koenzýmov pre archeobaktérie, napr. koenzým M a metanofurán. Iné organické zložky, ako napr. alkohol, kyselinu octovú alebo kyselinu mravčiu, využívajú metanogény ako alternatívne akceptory elektónov. Tieto reakcie sú bežné u *Archaea* osídľujúcich zažívacie trakt. Octanové *Archaea*, rozkladajúce kyselinu octovú priamo na CH<sub>4</sub> a CO<sub>2</sub>, patria do radu *Methanosarcinales* a predstavujú najdôležitejšiu zložku spoločenstiev mikroorganizmov produkujúcich bioplyn.

Fototrofné *Archaea* využívajú slnečné svetlo na produkciu chemickej energie vo forme ATP. U rodu *Halobacteria*, svetlom aktivovaná iónová pumpa podobná bakteriorodopsínu alebo halorodopsínu vytvára gradienty iónov ich čerpaním von z bunky cez plazmatickú membránu. Energia uložená v týchto elektrochemických

gradientoch sa následne premieňa na ATP prostredníctvom ATP-syntázy. Tento proces je určitou formou fotofosforylácie. Schopnosť tejto svetlom poháňanej pumpy presunúť ióny cez membrány je závislá na svetlom spôsobených zmenách v štruktúre kofaktora pre retinol (vitamín A1) umiestneného v centre proteínu. U žiadnej z doteraz známych *Archaea* nebola zistená klasická fotosyntéza s využitím chlorofylu.

Organotrofné (heterotrofné) *Archaea* využívajú ako zdroj uhlíka CO<sub>2</sub> v organickej forme (glukóza). Energiu a stavebné látky získavajú z organických zlúčenín, ktoré oxidujú alebo skvasujú.

Veľa základných metabolických dráh je spoločných pre všetky formy života. Napr. *Archaea* využívajú modifikovanú formu glykolýzy (dráha Entner-Doudoroffa) a buď kompletný alebo čiastočný cyklus kyseliny citrónovej. Tieto podobnosti s inými organizmami pravdepodobne odrážajú tak ich výskyt v skorých štádiách vývoja života, ako aj ich vysokú mieru účinnosti.

Podľa typu metabolizmu môžeme *Archaea* zatriediť do nasledovných skupín:

**1. Metanogénne** – získavajú energiu premenou H<sub>2</sub> a CO<sub>2</sub> na plyn metán. Zástupcov tejto skupiny je možné nájsť v zažívacom trakte ľudí a niektorých zvierat, napr. dobytká, ako i v močiaroch.

**2. Halofilné** – prežívajú v atmosfére s vysokým obsahom soli. Boli nájdené vo Veľkom slanom jazere, Mŕtvom mori a iných oblastiach sveta s vysokou koncentráciou soli. Prežitie v takýchto podmienkach im umožňuje špeciálna sada génov kódujúcich enzýmy dôležité pre metabolickú dráhu limitujúcu osmózu. Halofilné *Archaea*, medzi ktoré patrí aj druh *Haloarcula marismortui* predstavujúci modelový organizmus používaný vo vedeckom výskume, získali jedinečnú sadu génov pre metylasparátovú dráhu v procese známom ako laterálny transfer génov, v ktorom gény prechádzajú z jedného druhu do druhého.

**3. Termoacidofilné** – nachádzajú sa v oblastiach s veľmi vysokou teplotou a extrémne kyslými podmienkami. Vyskytujú sa v hydrotermálnych prameňoch a vulkanických kráteroch.



## 2. 4. Biotopy Archaea

*Archaea* sú pozoruhodne rôznorodé a úspešné organizmy. Možno ich nájsť vo veľmi extrémnych podmienkach - v anaeróbnom prostredí, ako napr. v sopečných kráteroch, vriacom bahne v okolí vulkánov, na dne oceánov, v sedimentoch pokrývajúcej morské dná, v ktorých sa vyskytujú v obrovských počtoch a predstavujú väčšinu žijúcich buniek v hĺbke väčšej ako 1 m, v morských otvoroch s uvoľňujúcimi sa plynmi bohatými na síru, slaných jazerách, močiaroch, horúcich prameňoch, alebo aj v tráviacom trakte niektorých živočíchov, vrátane človeka.

Jedna z najlepšie preštudovaných archeobaktérií *Halobacterium* sp., je schopná prežívať v extrémne slaných vodách. Na svetlo citlivý pigment bakteriorodopsín je zodpovedný za jej sfarbenie a zároveň organizmu poskytuje chemickú energiu. Bakteriorodopsín má jasnú červenú farbu a prečerpáva protóny cez membránu. Keď tieto protóny prúdia naspäť, sú využité na syntézu ATP, ktorý predstavuje zdroj energie pre bunky. Tento proteín je chemicky veľmi podobný svetlo detekujúcemu pigmentu rodopsínu, ktorý sa nachádza v sietnici stavovcov.

Výskyt archeobaktérií v extrémnych podmienkach pravdepodobne súvisí so zložením atmosféry v skorých štádiách vývoja Zeme, kedy atmosféra bola nasýtená prevažne "jedovatými" plynmi.

V ostatnom čase niekoľko štúdií ukázalo, že archaea sa nevyskytujú len v mezofilnom a termofilnom prostredí, ale že sa vo veľkom počte nachádzajú aj v prostredí s nízkymi teplotami. Bežne sa napr. vyskytujú v prostredí studených oceánov, akými sú arktické moria.

*Archaea* sa nevyskytujú len v extrémnom prostredí, ale môžu byť hojne rozšírené aj v prostredí, ktoré je vhodné pre všetky ostatné formy života. Veľký význam má vysoký počet *Archaea* vyskytujúcich sa v planktónnom spoločenstve otvorených morí. Hoci tieto *Archaea* môžu byť prítomné v extrémne vysokých počtoch (môžu predstavovať viac ako 40 % mikrobiálnej biomasy), takmer žiaden z týchto druhov nebol izolovaný a študovaný v podobe čistej kultúry. Z tohto dôvodu sú súčasne vedomosti o úlohe *Archaea* v ekológii oceánov na elementárnej úrovni, takže ich celkový vplyv na globálne biogeochemické cykly zostávajú nepreskúmané. Niektorí zástupcovia rodu *Crenarchaeota*, ktorí sa vyskytujú v pomerne veľkom zastúpení aj

v morskem planktóne, sú spájaní s nitrifikáciou, čo naznačuje, že tieto organizmy môžu vplyvať na kolobeh dusíka v oceánoch, ale môžu byť použité aj ako zdroje energie.

### **Úloha *Archaea* v kolobehu látok**

*Archaea* sa podieľajú na kolobehu prvkov, ako C, N a S v rôznom prostredí. Hoci sú tieto aktivity životne dôležité pre normálne fungovanie ekosystému, archebaktérie môžu tiež prispieť svojou činnosťou k znečisteniu prostredia.

V kolobehu uhlíka metanogénne *Archaea* odstraňujú vodík a zohrávajú dôležitú úlohu pri rozklade organických látok populáciou mikroorganizmov predovšetkým v anaeróbnom prostredí, napr. v sedimentoch, močiaroch a pri spracovaní odpadov. Jedným z najzastúpanejších skleníkových plynov v zemskej atmosfére je CH<sub>4</sub> a predstavuje až 18 % z ich celkového objemu. To znamená, že je až 25krát účinnejší ako skleníkový plyn CO<sub>2</sub>. Metanogénne *Archaea* sú primárnymi producentmi atmosferického metánu a sú zodpovedné za väčšinu každoročných emisií metánu. Z týchto dôvodov sa považujú za globálnych producentov emisií skleníkového plynu a globálneho otepľovania.

*Archaea* sa zúčastňujú na viacerých krokoch v kolebehu N vedúcich k jeho uvoľneniu z ekosystému, ako je napr. respirácia založená na dusičnanoch a denitrifikácia, rovnako ako aj na procesoch súvisiacich s príjmom N, ako je napr. príjem dusičnanov a fixácia N. Nedávno bola zistená účasť *Archaea* aj na reakciách oxidácie NH<sub>3</sub>. Tieto reakcie sú dôležité najmä v oceánoch. Zdá sa, že *Archaea* sú rozhodujúce pre oxidáciu NH<sub>3</sub> aj v pôde. Produkujú dusitany, ktoré potom iné mikroorganizmy oxidujú na dusičnany, a ktoré ďalej využívajú rastliny a iné organizmy.

Na kolobehu S sa *Archaea* zúčastňujú oxidáciou komponentov obsahujúcich síru, v dôsledku čoho dochádza k uvoľneniu tohto prvku z hornín, čím sa síra stáva prístupná pre iné organizmy. Zástupcovia *Archaea*, ktorí sa zúčastňujú tejto činnosti, napr. *Sulfolobus* sp., produkujú H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> ako odpadový produkt a ich rast v opustených baniach môže prispieť k zvýšenej acidite drenážnych banských vôd, a tým negatívneho vplyvu na prostredie.

### Interakcie Archaea s inými organizmami

Najlepšie preštudovanými interakciami medzi *Archaea* a inými organizmami sú mutualizmus a komenzalizmus. Hoci archeobaktérie nie sú známe ako patogénne alebo parazitické organizmy, bol pozorovaný určitý náznak možnej infekcie ústnej dutiny vyvolanej niektorými druhmi metanogénov. Existujú aj určité náznaky, že *Nanoarchaeum equitans* by mohol parazitovať na iných druhoch *Archaea*, aj keď len prežíva a reprodukuje sa na bunkách *Crenarchaeon* sp., druhu *Ignicoccus hospitalis*, ale neprináša žiaden úžitok pre svojho hostiteľa. Na druhej strane, *Archaeal Mine Acidophilic Nanoorganism* (ARMAN) príležitostne interaguje s inými bunkami archeobaktérií v biofilme kyslých drenážnych banských vôd. Princíp tohto vzťahu nie je známy, ale je iný ako *Nanoarchaeum - Ignicoccus*, pretože ultra malé bunky ARMAN existujú nezávisle na bunkách *Thermoplasmatales*.

**Mutualizmus** je jedným z veľmi dobre preštudovaných príkladov interakcie medzi prvokmi a metanogénnymi *Archaea* v tráviacom trakte živočíchov, kde dochádza k štiepeniu celulózy, ako napr. u prežúvavcov a termitov. V tomto anaeróbnom prostredí prvoky rozrušujú rastlinnú celulózu, ktorá predstavuje ich zdroj energie. Počas tohto procesu dochádza k uvoľňovaniu  $H_2$  ako odpadového produktu, ale jeho vysoká úroveň redukuje produkciu energie. Metanogénne archeobaktérie premieňajú  $H_2$  na  $CH_4$ , a tak prvoky profitujú z tohto procesu získaním väčšieho množstva energie.

*Archaea* osídľujú aj vnútorné prostredie anaeróbných prvokov, napr. *Plagiopyla frontata*, kde konzumujú  $H_2$  produkovaný ich hydrogenozómami. *Archaea* spolupracujú aj s „veľkými“ organizmami. Napr. morská archaea *Cenarchaeum symbiosum* žije v organizme morskej huby *Axinella mexicana* (je endosymbiontom morskej huby) a bola prvou netermofilnou *Crenarchaeota*, ktorá bola kultivovaná a opísaná.

**Komenzalizmus.** *Archaea* sa môžu vyskytovať aj v úlohe komenzálov využívajúc spoločite s inými organizmami bez ich pomoci alebo ich poškodenia. Napr. metanogénny druh *Methanobrevibacter smithii* je jednou z najrozšírenejších archeobaktérií ľudskej mikroflóry a patrí k jednému z desiatich najrozšírenejších organizmov v ľudskom zažívacom trakte. V termitoch ako aj v ľudskom zažívacom trakte môžu tieto metanogény vystupovať tiež v úlohe mutualistov v dôsledku ich interakcií s inými mikroorganizmami zúčastňujúcimi sa rozkladných procesov. Archaeálne spoločenstvá spolupracujú s celým radom iných organizmov, napr. na povrchu koralov a v rizosfére rastlín.

Porovnanie vlastností, rozdielov a podobností medzi doménami *Archaea* a *Bacteria* je zhrnuté v Tab. 2.

Tab. 2. Porovnanie vlastností, rozdielov a podobností medzi *Archaea* a *Bacteria*.

<b>Charakteristiky</b>	<b><i>Archaeobacteria</i></b>	<b><i>Bacteria</i></b>
Definícia	Jednobunkové organizmy bez organel a jadra	Pravé baktérie alebo skupina jednobunkových prokaryotických mikroorganizmov
Morfológia	Rôzne tvary: guľovitý, tyčinkový, plochý, špirálový	Rôzne tvary: paličky, koky, špirály, koko-paličky, kľbká
Bunková stena	Neobsahuje peptidoglykan	Obsahuje peptidoglykan
Bunková membrána	Lipidy tvorené rozvetvenými reťazcami pospájanými éterovými väzbami	Lipidy tvorené lineárnymi reťazcami pospájanými esterovými väzbami
tRNA	tRNA neobsahuje tymín	tRNA obsahuje tymín
RNA polymeráza	10 hlavných podjednotiek RNA polymerázy	10 hlavných podjednotiek RNA polymerázy
Úloha v ekológii	Úloha v bio-geochemických cykloch nie je preskúmaná	Rozhodujúci pri recyklácii živín
Interakcie s inými organizmami	Mutualizmus, komenzalizmus	Predátory, mutualisti, patogény
Patogenita	Doteraz nepopísaná	Niektoré sú patogénne
Význam pre technológie a priemysel	Termostabilné enzýmy, úprava odpadových vôd, antibiotiká, organické rozpúšťadlá, produkcia bioplynov	Kvasené potraviny, bioremediácia, spracovanie odpadov, agrochemikálie, biologická kontrola pesticídov, vedecký výskum
DNA	DNA je podobná s eukaryotickou	DNA sa líši od eukaryotickej

### **Význam *Archaea* pre technológie a priemysel**

Extremofilné archaea s vysokou mierou rezistencie predovšetkým voči vysokej teplote alebo extrémnej acidite a alkalite predstavujú zdroj enzýmov fungujúcich v týchto drsných podmienkach. Tieto enzýmy majú veľký rozsah využitia. Napr. termostabilná DNA polymeráza, *Pfu* DNA polymeráza z *Pyrococcus furiosus*, spôsobila revolúciu v molekulovej biológii, vďaka ktorej bolo možné zrealizovať polymerázovú reťazovú reakciu (PCR). Táto sa používa vo výskume ako jednoduchá a rýchla technika pri klonovaní DNA, na detekciu prokaryontov priamo vo vzorke rôzneho materiálu len na základe ich nukleových kyselín bez predchádzajúcej kultivácie v laboratóriu.

Amylázy, galaktozidázy a pululanázy z iných druhov *Pyrococcus*, ktoré sú funkčné pri teplotách viac ako 100 °C, umožňujú priemyselnú výrobu potravín pri vysokých teplotách, napr. výrobu mlieka s nízkym obsahom laktózy a srvátky. Enzýmy z týchto termofilných *Archaea* sa vyznačujú tendenciou vysokej stability v organických rozpúšťadlách, čo umožňuje ich použitie pri syntéze organických zlúčenín v environmentálne šetrných procesoch zelenej chémie. Vďaka tejto stabilite sú využiteľné aj v štruktúrnej biológii namiesto ich bakteriálnych alebo eukaryotických analógov.

Použitie samotných organizmov *Archaea* v biotechnológii je na rozdiel od rozsahu aplikácie archaeálnych enzýmov menej vyvinuté. Metanogénne *Archaea* sú najdôležitejšou zložkou pri čistení odpadových vôd, hoci predstavujú tú časť spoločenstva mikroorganizmov, ktorá vykonáva anaeróbne štiepenie a produkuje bioplyn. Pri spracovaní rudy sa využíva potenciál acidofilných *Archaea* na extrakciu kovov z rudy, vrátane Au, Co a Cu.

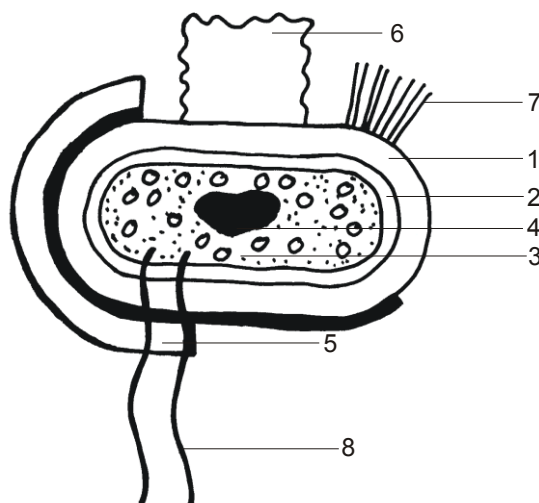
*Archaea* sú považované za producentov potenciálne novej triedy použiteľných antibiotík. Niekoľko z týchto archeocínov už bolo charakterizovaných, ale predpokladá sa existencia viac ako 100 ďalších, zvlášť u rodov *Haloarchaea* a *Sulfolobus*. Tieto látky sa od bakteriálnych antibiotík líšia štruktúrou, čo naznačuje, že môžu mať nové, doteraz nepoznané účinky. Okrem toho, môžu poslúžiť aj ako nové selekčné markery v molekulárnej biológii *Archaea* (archebaktérií).

## **2. 5. Štruktúra a zloženie bakteriálnej bunky**

Prokaryotické organizmy žijú väčšinou v podobe jednej bunky. Ich spoločným znakom je jadro bez jadrovej membrány. Patria sem sinice (majú chlorofyl aj iné pigmenty, ale nie lokalizované v chloroplastoch) a baktérie (chlorofyl nemajú alebo ak ho majú, je iného typu ako u rastlín a je lokalizovaný v chlorobiových vačkoch).

**Bunková stena** predstavuje mechanickú ochranu bunky a zároveň izoluje vnútorný bunkový obsah od vonkajšieho prostredia. Dáva bunke typický stabilný tvar. Je elastická, bezfarebná, tenká a viditeľná len v elektrónovom mikroskope. Z chemického hľadiska obsahuje bielkoviny, polysacharidy, lipidy. Neobsahuje glukózu.

Na základe rôzneho množstva jednotlivých zložiek bunkovej steny rozoznávame grampozitívne ( $G^+$ ) a gramnegatívne ( $G^-$ ) baktérie. Grampozitívne baktérie obsahujú v bunkovej stene viac peptidoglykanov, ktoré vytvárajú pevnú hrubú vrstvu. Hrubšia vrstva peptidoglykanov a malý obsah lipidov v ich bunkovej stene bránia vyplaveniu farebného komplexu a  $G^+$  bunky ostávajú zafarbené na modro. Gramnegatívne baktérie obsahujú zase viac lipidov, preto je ich bunková stena priepustná pre organické rozpúšťadlá, napr. alkohol alebo acetón, čo umožňuje vyplavenie farebného komplexu z bunky a tie sú po dofarbení karbolfuchsinom (alebo safraninom) červenej farby. Grampozitivita či gramnegativita baktérií ovplyvňuje viacero fyziologických vlastností bunky, napr. citlivosť na antibiotiká, enzýmy, zmeny osmotického tlaku a pod., preto je stále veľmi dôležitým diagnostickým znakom.

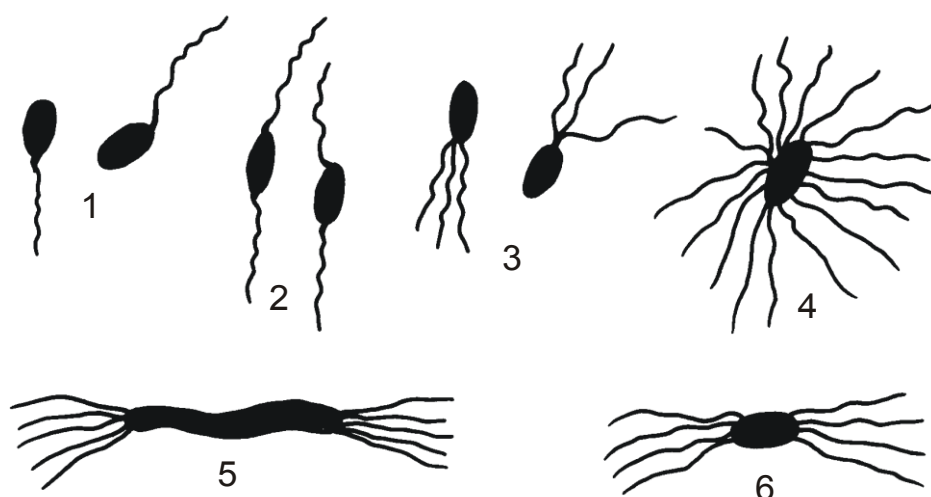


Obr. 17. Štruktúra prokaryotickej bunky - baktérie (Šimonovičová a kol. 2002, 2008).  
 1 - bunková stena, 2 - cytoplazmatická membrána, 3 - cytoplazma s organelami, 4 - jadrová hmota s DNA, 5 - púzdro, 6 - slizový obal, 7 - fimbrie, 8 – bičíky.

**Cytoplazmová membrána** sa nachádza pod bunkovou stenou. Je polopriepustná (semipermeabilná), riadi prechod látok medzi bunkou a prostredím a obaľuje vlastnú protoplazmu. Cytoplazma je prostredím pre ostatné bunkové štruktúry (jadrová hmota, chromozóm, ribozómy, zásobné látky, bunkové inklúzie, vakuoly). Umožňuje prenos látok a priebeh reakcií v bunke, vyplňa vnútorný priestor medzi štruktúrnymi útvarmi. Z chemického hľadiska obsahuje bielkoviny, ktoré sú obalené lipidmi a lipoidmi. Má všetky vlastnosti živej hmoty a je schopná obnovovať svoju vnútornú štruktúru.

Obsahuje 5 - 50 000 ribozómov, na ktorých prebieha proteosyntéza bielkovín. Jadrovú hmotu tvorí jediná molekula DNA, ktorá nie je obalená jadrovou membránou. Chromozóm je v prokaryotickej bunke len jeden. Zásobnou látkou je kyselina poly- $\beta$ -hydroxymaslová, tiež tuk, volutín, glykogén, granulóza a pod. Bunkové inklúzie, to sú kvapky, zrnká, kryštáliky zásobných a odpadových látok. Vakuoly obsahujú zásobné a odpadové látky. U mladých buniek sú vakuoly malé. Spolu so starnutím baktérií sa zväčšujú aj vakuoly, pretože v priebehu metabolizmu bunky sa hromadia nepotrebné, resp. odpadové látky. Slizový obal je vrstva, ktorá sa vytvára na vonkajšej vrstve bunkovej steny. Z chemického hľadiska ho tvoria polysacharidy alebo polypeptidy. Slizový obal má ochrannú funkciu a je rôznej hrúbky. Slizový obal má u baktérií veľký význam, a to predovšetkým pri tvorbe pôdnej štruktúry, kedy tento sliz napomáha pri zliepaní pôdnych propagúl (čiasočiek), čím sa vytvára dobrá pôdna štruktúra. Má tiež význam pri tvorbe biofilmu. **Púzdro** je hrubostenný a ostro ohraničený obal, ktorý má tiež ochrannú funkciu (Obr. 17).

**Bičičky** sú orgány pohybu predovšetkým u paličkovitých baktérií vyrastajúce z cytoplazmy. Umiestnenie bičikov a ich počet býva rôzny a podľa toho rozoznávame niekoľko základných typov: atricha - nemajú bičik, monotricha - majú 1 bičik na konci tela, lofotricha - majú zväzok bičikov na jednom konci tela, peritricha - majú bičičky po celom obvode tela, amfítricha - bičičky alebo ich zväzky majú na oboch koncoch tela (Obr. 18).



Obr. 18. Umiestnenie bičikov na bakteriálnej bunke (Šimonovičová a kol. 2002, 2008).

1 - monotricha, 2 - amfitricha, 3 - lofotricha, 4 - peritricha, 5 - spirillum so zväzkom bičiek na oboch póloch, 6 - lofotrichálna palička so zväzkom bičiek na oboch póloch.

**Fimbrie** sú menšie a jemnejšie organely pohybu ako bičiky. Vyrastajú priamo z bunkovej steny. Ak má baktéria organely pohybu, tak vždy iba jedného druhu. Niektoré bakteriálne bunky vytvárajú odpočinkové štádiá vo forme spór. Spóry (Obr. 19) sú veľmi trvanlivé, odolávajú nepriaznivým podmienkam a zachovávajú si klíčivosť i niekoľko desiatok rokov. Sú to veľmi rezistentné odpočinkové formy s výrazne redukovaným metabolizmom. Spóra sa vytvára v procese sporulácie, ktorá trvá asi 5 - 6 hodín. Spóry môžu byť v bunke lokalizované v prostriedku (centrálne alebo ekvatoriálne) alebo smerom ku koncu bunky (terminálne alebo subterminálne). Spóry majú veľmi nízky obsah vody (15 - 40 %) a vyšší obsah vápnika. Za priaznivých okolností spóra opäť vyklíči v baktériu.



Obr. 19. Bakteriálne spóry (Šimonovičová a kol. 2002, 2008). 1 - terminálne spóry, 2 - subterminálne spóry, 3 - centrálne alebo ekvatoriálne spóry zdurujúce tyčinku, 4 - centrálne alebo ekvatoriálne spóry nezdurujúce telo vegetatívnej formy baktérie.

## 2. 6. Tvar baktérií

Baktérie majú dva základné tvary - guľičky (koky) a paličky (tyčinky). Paličky, ktoré vytvárajú spóry sú tzv. bacily. Baktérie vytvárajú tiež zahnuté a vláknité formy. Z týchto základných tvarov vznikol celý rad odvodených foriem. Bakteriálne bunky žijú buď samostatne alebo v zoskupení. Zoskupenie baktérií závisí od počtu rovín delenia, pričom roviny delenia sú tri a závisia od toho, či sú tieto roviny delenia na seba kolmé alebo nie.



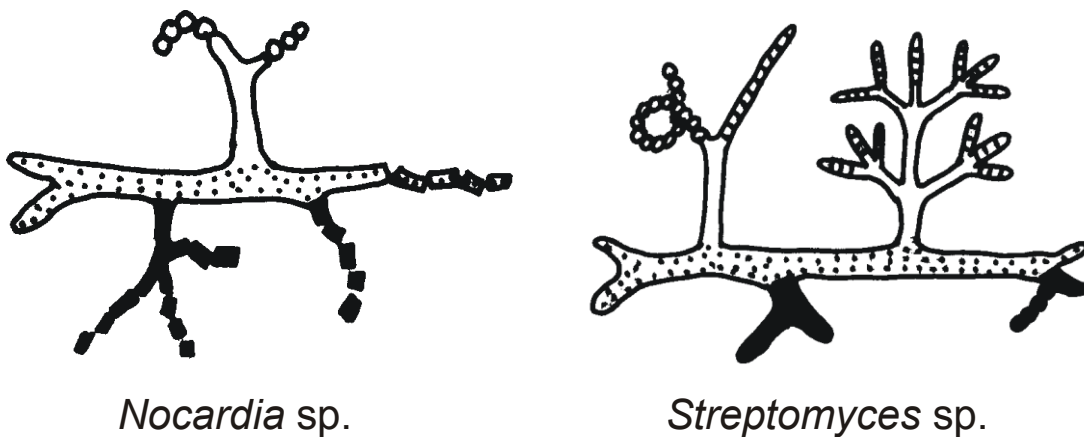
**Guličky** (koky). Kokus je jedna samostatne žijúca guľička. Diplokokus má tvar dvoch spojených guľičiek, pričom delenie prebieha v jednej rovine. Tetrakokus sú štyri spojené guľičky, pričom delenie prebieha v dvoch na seba kolmých rovinách. Sarcina je útvar, ktorý pozostáva z guľičiek formovaných do tvaru kocky, kedy delenie prebieha v troch na seba kolmých rovinách. Streptokokus má tvar guľičky, ktoré tvoria retiazku. Stafylokokus predstavuje guľičky usporiadané v nepravidelnom strapci, kedy delenie prebieha v troch rovinách, ktoré na seba nie sú kolmé.

**Paličky** (tyčinky). Baktérium má tvar krátkej samostatne žijúcej paličky. Diplobaktérium predstavuje dve navzájom spojené paličky. Streptobaktérie sú paličky tvoriace retiazku.

**Bacily** sú paličky, ktoré vytvárajú spóry. Bacilus je jedna sporulujúca palička. Diplobacilus predstavuje dve spojené sporulujúce paličky. Streptobacilus vytvára retiazku sporulujúcich paličiek.

**Zahnuté formy** sa vytvorili z paličiek (tyčiniek). Patrí sem vibrio, ktoré je rožkovito zahnuté, spirillum, ktorý má zvltnený tvar a spirochéta, ktorá je stočená do špirály.

Osobitnou formou baktérií sú **vláknité formy**, tzv. aktinomycéty (Obr. 20).



Obr. 20. Aktinomycéty (Šimonovičová a kol. 2002, 2008). *Nocardia* sp. - mycélium rozpadajúce sa na paličkovité bunky, *Streptomyces* sp., ktorého mycélium ostáva v pôvodnom stave.

Aktinomycéty vytvárajú dlhé vlákna, ktoré sa navzájom spleťajú a vytvárajú mycélium. Mycélium môže byť neseptované, keď sa po určitom období rastu rozpadne

na paličkovité bunky (napr. *Nocardia* sp.) alebo zostáva v pôvodnom stave (napr. *Streptomyces* sp.). Mycélium je substrátové - vyživovacie, ktorým je aktinomycéta prichytená na podklad, resp. substrát. Nad substrátom sa vytvára vzdušné mycélium, na ktorom vznikajú spóry ako vegetatívne formy rozmnožovania.

Tvorbou substrátového a vzdušného mycélia sa aktinomycéty veľmi podobajú na mikroskopické huby (mikromycéty), majú však prokaryotickú štruktúru bunky, a preto sa zaraďujú medzi baktérie. Mnohé aktinomycéty produkujú antibiotiká, napr. *Streptomyces griseus* produkuje streptomycín.