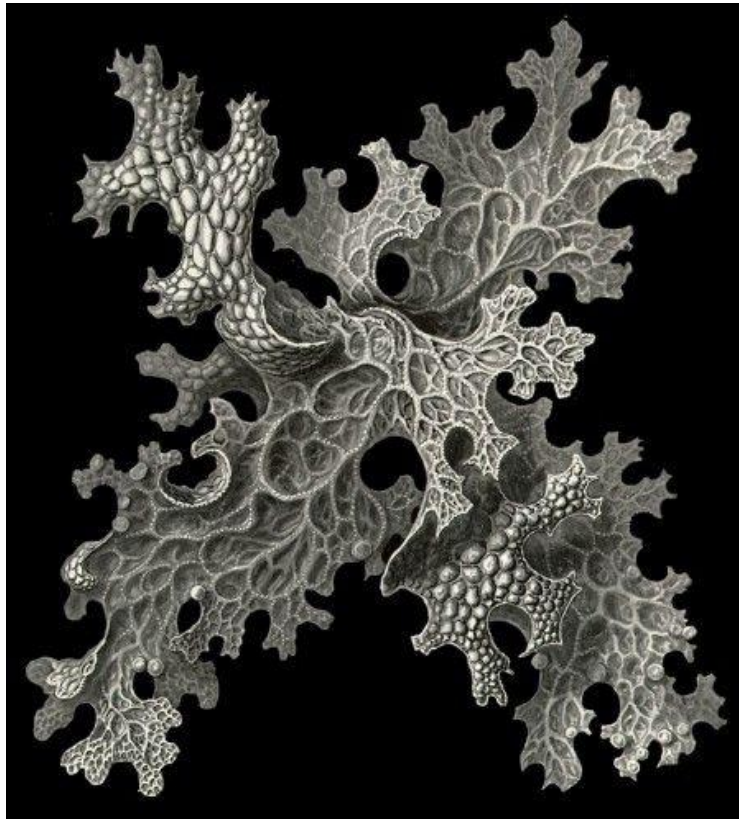


# EKOLOGIE MIKROORGANISMŮ

pracovní texty



IVA BURIÁNKOVÁ  
MIKROORGANISMŮ, PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
2020

## 1. EKOLOGIE MIKROORGANISMŮ

Definice ekologie, jako vědecké disciplíny, pochází z roku 1869 a jejím autorem je Ernst Haeckel: „Vzájemné působení mezi organismy a jejich prostředím. Ernst Haeckel byl původně lékař, který zcela propadl přírodním vědám a účastnil se mnoha expedic s cílem poznat přírodu a věnoval se především studiu podmořského světa. Popsal více než 4000 druhů mořských živočichů, které i kreslil a jeho kresby jsou velmi ceněné. S další definicí ekologie přišel v r. 1972 J. R. Krebs: „Vědecké studium interakcí, které ovlivňují výskyt a hojnost organismů v prostoru a v čase“. „Prostředí“ z definice představuje souhrn všech faktorů, zdrojů a jevů vně organismu, které na tento organismus působí a nějakým způsobem ho ovlivňují. „Podmínky“ prostředí jsou nevyčerpatelné a všeobecně dostupné, jedná se např. o sluneční záření, teplotu, salinitu aj. Oproti tomu „zdroje“ jsou vyčerpatelné třeba dostupnost potravy nebo vody, či růstových faktorů.

V současnosti je kladen velký důraz na evoluci a studium vzniku adaptivních mechanismů, které úzce souvisí s podmínkami a stabilitou prostředí. Slovo „ekologický“ lze chápat správně pouze ve vztahu k evoluci, interakcím mezi organismy a prostředím (jinými organismy, abiotickými faktory atd.). Z toho vyplývá, že spojení jako např. „ekologický papír, „ekologické auto“ či „neekologické chování“ nejsou správné. Naopak, pokud dojde k určitému typu průmyslové havárie, např. k vypuštění toxických chemikálií do vody, jedná se o vznik interakce mezi působící podmínkou prostředí (byť antropogenně podmíněnou) a ekosystémem řeky, přičemž se po čase ustaví nová dynamická rovnováha, jedná se tedy o ekologický proces změny v biocenózách.

Mikroorganismus je jednobuněčný, pouze mikroskopicky pozorovatelný organismus. Často tvoří různé kolonie, shluky, případně i symbiotická společenstva s jinými organismy. Řadí se převážně mezi prokaryota (bakterie, archea, ale patří k nim také eukaryota - mikroskopické houby, kvasinky, některé řasy a prvoci). Díky široké rozmanitosti metabolických drah, rychlosti rozmnožování a schopnosti dlouho přežívat nepříznivé podmínky se mikroorganizmy vyskytují téměř všude.

Kořeny mikrobiální biologie se nacházejí hluboko v historii lidstva, dlouho před poznáním vlastních bakterií lidé hledali způsob, jak uchovat potraviny. Mikrobiální procesy byly využívány pro fermentaci mléka, zeleniny a ovoce. Speciální techniky byly historicky

využívány od starověku také pro pěstování rýže, nyní víme, že se jednalo o podporu růstu díky dusík fixujících cyanobakterií.

Mikrobiální ekologie vychází ze studií mnoha přírodovědných oborů a zabývá se studiem jednotlivých buněk různých typů mikroorganismů i celých ekosystémů a využívá různé přístupy a metody. V současnosti je kladen důraz na pochopení struktury mikrobiální komunity v prostředí, studium enzymatické aktivity i adaptace mikroorganismů na prostředí přispívají k poznání fyziologie i ekologie mikroorganismů. Klíčem k pochopení je identifikace mikroorganismů, která je výrazně ztížena tím, že velké množství mikrobů není kultivovatelné a jejich existence byla zjištěna až díky rozvoji molekulární biologie.

Hlavní otázky, kterými se mikrobiální ekologie zabývá, se týkají především přítomnosti jednotlivých druhů na stanovišti a jejich rolí v ekosystému, vzájemných interakcí mezi organismy i způsobem, kterým ovlivňují mikroorganismy své prostředí.

## 2. HISTORIE ŽIVOTA NA ZEMI

Formování planety Země, vznik pevnin a oceánů se datuje do období před cca 4,5 mld let. V této době docházelo díky vulkanické a hydrotermální aktivitě k produkci velkého množství plynů do atmosféry, především vodní páry, dusíku, oxidu uhličitého, metanu a amoniaku a v malém množství také vodíku, oxidu uhelnatého a kyanidu vodíku. Ačkoliv mladé Slunce dosahovalo jen asi 75 % svého současného výkonu, dostatek oxidu uhličitého a metanu v atmosféře vytvářel silný skleníkový efekt a chránil Zemi před zmrznutím. Díky vysokým teplotám se voda z povrchu intenzivně odpařovala, avšak četné nečistoty v ovzduší, především prach a popel, napomáhaly zpětné kondenzaci vodní páry doprovázené prudkými dešti. Značně nepříznivé podmínky na planetě naznačují, že první formy života na planetě Zemi byly anaerobní, termofilní až hypertermofilní mikroorganismy a byly vázány na vody oceánu.

Vzhledem k absenci kyslíku v atmosféře, se jednalo o **vodík-utilizující chemolitotrofy** - metanogeny, mikrobi schopné disimilatorní minerální redukce. Hypertermofilní chemolitotrofové většinou používají pro získání energie jako donor elektronů vodík, síra pak slouží často jako akceptor elektronů (Archaea), dále železitany, sírany, dusičnany, oxid uhličitý a kyslík (ten slouží jako akceptor výjimečně, např. pro hypertermofilní archaea v mikroaerofilních podmínkách) a obvykle vyžadují organické látky pro svůj růst (aerobní i anaerobní).

**Metanogeneze** neboli biologická produkce metanu patří k evolučně nejstarším procesům a pouze archaea jsou schopna metanogeneze oxidací vodíku a redukcí oxidu uhličitého na metan a vodu. Při kumulaci organického materiálu v prostředí, mohou metanogeny produkovat metan z metanolu, formátu nebo acetátu. Chemoautotrofní mikrobi mohou získávat energii také reakcí vodíku s oxidem uhličitým, ale produktem je uhlovodík. Vodík se uvolňuje do prostředí z hornin (UV záření) i radiolýzou vody (alfa vlny). Díky rozvoji chemoautotrofů dochází k akumulaci organických látek v prostředí a mohou nastoupit heterotrofní prokaryota metabolizující organický uhlík.

Před cca 3 mld let se objevuje **anoxygenní fotosyntéza**, která využívá sluneční světlo k aktivaci proteinů podobných **bakteriorhodopsinu**, který pumpuje ionty přes buněčnou membránu. Při **anoxygenní fotosyntéze** kyslík nevzniká, do reakce nevstupuje voda a

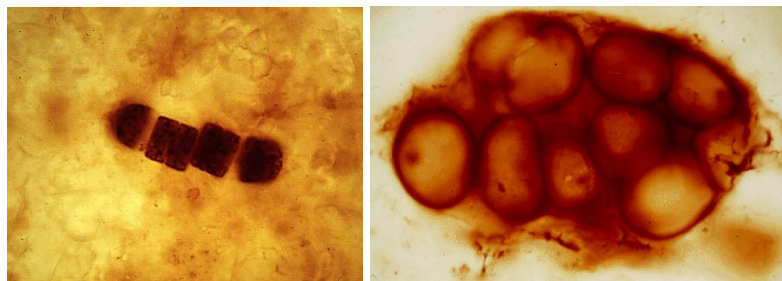
výsledkem jsou organické sloučeniny. Tento typ metabolismu využívají purpurové a zelené sírné bakterie a sirovodík slouží jako zdroj elektronů. Anoxygenní fotosyntéza má oproti oxygenní fotosyntéze mnohem nižší účinnost využití energie.

Před 2,75 mld let došlo k první migraci mikroorganismů z moře na souš a sinice (cyanobakterie), schopné oxygenní fotosyntézy, začaly vytvářet aerobní prostředí tím, že uvolňovaly kyslík do vody, ze které difundoval do atmosféry. Tento významný milník v historii života na Zemi je také znám jako tzv. velká kyslíková událost. Díky přítomnosti kyslíku v atmosféře byly oxidovány redukované sloučeniny síry a železa (FeS, FeS<sub>2</sub>) a tak byly anorganické látky oxidovány abiotickou i mikrobiální cestou.

Před 1,7 mld let pak zvyšující se hladina kyslíku umožnila vznik první eukaryotické buňky. Díky aerobní atmosféře došlo ke vzniku molekul ozonu a k postupnému vytvoření ozonové vrstvy, absorbující UV záření (předtím mohli mikroorganismy žít pouze pod povrchem nebo kameny).

## 2.1 Mikrofosilie

Nálezy mikrofosilií, jsou z pochopitelných důvodů – vzhledem k velikosti a stavbě, oproti fosiliím zvířat či rostlin, velmi vzácné. Nejstarší údajně nalezené mikrofosilie jsou cca 3,5 mld staré a jedná se o fosilie trichomů cyanobakterií. V jižní Africe byly nalezeny fosilie bakterií *Archaeosphaeroides barbertonis* 3,4 mld let staré. Významné nálezy pocházejí z oblasti Uralu z doby před 1.5 mld – rod *Gleodiniopsis*, a Chabarovska – rod *Palaeolyngbya*, odhadované stáří cca 1 mld. Někteří autoři kritizují datování mikrofosilií kvůli absenci biologických důkazů, protože chybí důkazy přítomnosti DNA nebo produktů jejich degradace.



Obr. 1: Mikrofosilie (zdroj: <http://www.ucmp.berkeley.edu/bacteria/cyanofr.html>)

Stromatolity jsou speciální útvary, vzniklé mikrobiální aktivitou, které jsou považovány za přímý důkaz mikrobiální existence v mořích v době anoxické atmosféry

planety Země. Název pochází z řeckého strōma - vrstva, a lithos – kámen. Stromatolit je biogenní usazenina bochníkovitého tvaru, tvořená povlaky kalu bohatého na vápník, který se vysrážel na povrchu porostů sinic nebo bakterií v bezkyslíkatém (nebo málo kyslíkatém) prostředí v mělkých oblastech moří. Zbytky kolonií stromatolitů přežívají až dodnes, např. u pobřeží Austrálie (Shark Bay). Než se kyslík mohl začít uvolňovat do atmosféry, nejprve v mořích rozpuštěný kyslík reagoval s rozpuštěným železem, čímž vznikla současná ložiska železné rudy, např. právě v Austrálii. Stromatolity se nacházely také na území České republiky, např. u Košína.



Obr. 2: Stromatolity (zdroj: <https://www.bushheritage.org.au/species/stromatolites>)

## 2.2 Počátky života

Hlavní otázkou zůstává, jak došlo k přeměně chemických procesů na biologickou jednotku. Obecně se předpokládá, že vlivem astrofyzikálních a geochemických aktivit na Zemi se začaly formovat jednoduché org. molekuly (cukry, aminokyseliny, lipidy, porfyriny, nukleotidy, heterocyklické sloučeniny). Důležitou roli hrál pravděpodobně jílu podobný materiál a minerály, které mohou katalyzovat polymeraci nukleotidů na RNA i vznik mastných kyselin vhodných k vytvoření prvotních membrán, tzv. micely či mikrosféry.

V nedávné době se týmu dr. Martina Feruse z AVČR podařilo demonstrovat reakce vedoucí od molekul formamidu přes mnohé meziproducty ke vzniku všech nukleových bází RNA, poprvé se tak podařilo v jednom reakčním systému syntetizovat všechny základní

nukleové báze. Zdrojem energie pro takovou energeticky náročnou syntézu biomolekul byly četné dopady asteroidů, které společně s bleskovými výboji možná vyprodukovaly na Zemi první biomolekuly (<http://www.avcr.cz/cs/pro-media/aktuality/Asteroidy-a-puvod-zivota-na-Zemi/>).

V roce 1952 provedli Stanley Miller a Harold Urey významný experiment, známý také jako **prebiotická polévka**. Měl doložit možnost vzniku složitějších organických molekul (aminokyseliny, sacharidy, lipidy i nukleotidy) v jezeru na povrchu, kde ze základních chemických prvků vznikaly reakcí s vodními parami a vodíkem metan, amoniak, oxid uhličitý, oxid uhelnatý, oxid siřičitý, kyanovodík aj., pod vlivem tepla, UV záření a elektrických výbojů. Pokus byl úspěšný, později však byla celá teorie opuštěna.

**Teorie hydrotermálních průduchů** je založena na vlivu geochemických procesů na vznik života. Hydrotermální průduchy, se nachází na mořském dně ve velkých hloubkách (kolem 2 km) v blízkosti středoocéánských hřbetů. Z nich proudí velké množství horké zásadité mineralizované vody, která se mísí s chladnou, mírně kyselou vodou okolního oceánu, a tak se obsažené minerály v okolí průduchů sráží. Okolí průduchů je bohaté na minerály a kovy, které mohly fungovat jako katalyzátory mnoha reakcí, například při syntéze aminokyselin.

**Teorie panspermie** nově nalézané organické sloučeniny na povrchu meteoritů podporují názor, že na Zemi se tímto způsobem mohly dostat v již kompletním stavu alespoň některé základní organické molekuly. Naznačuje, že ne všechny základní stavební kameny života musely vzniknout přímo na Zemi.

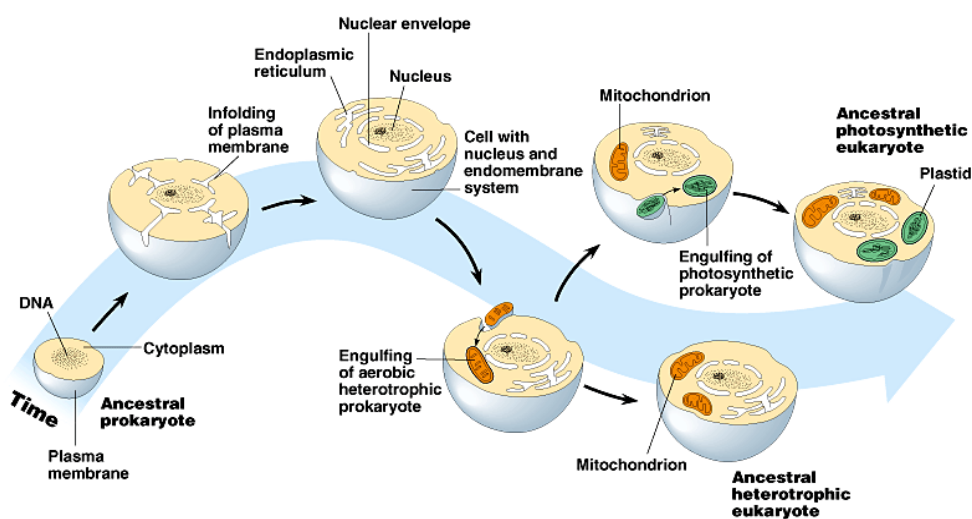
Před vznikem života se v prostředí pravděpodobně kumulovaly org. látky, které bylo třeba obalit membránou. Koch a Silver (2005) vytvořili model protobuňky s průměrem 100 nm, tzv. **prebiotické vezikulum**, obsahující nukleovou kyselinu uvnitř, zajišťující iontovou výměnu přes membránou tvořenou lipidy, bez požadavku na metabolické enzymy, ATP, ribozomy, proteiny, DNA. Povrchová membrána, tvořená molekulami mastných kyselin, umožňuje živinám a nukleotidům přecházet do buňky a podílet se na neenzymatickém kopírování DNA uvnitř buňky. Podle koncentrace a pH okolí se micely můžou spájet a vytvářet dvouvrstvé membránové plochy tvořící kulovité objekty – váčky, vezikula.



**Hypotéza RNA světa.** V roce 1989 obdrželi Nobelovu cenu za objevení ribozymů T. R. Cech a S. Altman a tím padlo dogma, že biologickými katalyzátory jsou pouze proteinové enzymy. RNA svět předpokládá, že v určité etapě vývoje života na Zemi molekuly RNA – tzv. ribozym (autokatalytická RNA se sebereplikační schopností) - sloužily jako hlavní biologické katalyzátory a zároveň byly schopné přenášet genetickou informaci. Primární přítomnost RNA ve vezikulu mohla být užitečná, protože RNA nese el. náboj a může nespecificky vázat proteiny a malé org. molekuly. Energie, získávaná nejspíš oxidací anorg. látek, mohla poskytnout potenciál pro různé reakce včetně iontového přenosu přes membránu. Vezikula se vyvinula v buňku až po získání DNA, proteinů, ribozomů, enzymů, ATP. Systém přenosu informací v prvních živých organismech by tak mohl být založen pouze na RNA, která by v sobě spojovala vlastnosti nukleové kyseliny i proteinů

### 2.3 Vznik eukaryotické buňky

Většina teorií, zabývající se vznikem eukaryotické buňky, jsou založeny na genomové fúzi, tedy splynutím genomů dvou různých mikroorganismů. Teorie genomové fúze, zahrnuje archeum, které pohltilo bakteriální symbionty, z nichž se vyvinuly mitochondrie. Horizontálním přenosem genetické informace z mitochondrie do archeálního genomu vysvětluje znaky eukaryot spíše bakteriálního původu. Další geny bakteriálního původu by teoreticky mohla eukaryotická buňka získat i z potravy, pokud se živila bakteriálními buňkami.



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Obr. 3: Endosymbiotická teorie vzniku eukaryotické buňky  
(zdroj: <http://www.zo.utexas.edu/faculty/sjasper/images/28.4.gif> )



**Syntrofická hypotéza** předpokládá, že motivací ke vzniku eukaryotické buňky byl metabolismus vodíku, resp. výměna produktů metabolismu mezi několika druhy (tedy právě tzv. syntrofie). Buňky bakterií se přiložily těsně k buněčné membráně archebakterie a splynuly, archeální cytoplazmatická membrána se pak stala jadernou membránou nové eukaryotické buňky a cytoplazmatická membrána delta-proteobakterií pak buněčnou membránu eukaryot.

**Hypotézy založené na síře** navrhují společenství archeí a bakterií, kde spirochéty přijímaly sirovodík produkovaný archebakteriemi a metabolizovaly ho a postupně se vyvinuly v bičík. Zatím nebyl nalezen téměř žádný důkaz, vyjma skutečnosti, že podobná společenství existují v přírodě.

**Hypotéza Neomura** je fagotrofická hypotéza, která považuje archea i eukaryota za potomky aktinobakterie která prošla značným vývojem a až později endosymbioticky získala mitochondrie. Nedostatkem těchto teorií je fakt, že v současnosti neznáme žádné eukaryotické organismy s primární absencí mitochondrií, ačkoliv je tyto teorie předpokládají.

**Tři víry, tři domény.** Podle této hypotézy, kterou formuloval v roce 2005 P. Forterre, se musí vznik všech domén včetně té eukaryotické přičítat virům. Je založena na teorii RNA světa, kde vezikula byla infikována několika viry, které „vynalezly“ DNA, a následně se tato DNA stala jejich hlavním genetickým materiálem. Ačkoli neexistují doklady, a jedná se o poměrně spekulativní hypotézu, nedá se odmítat jako nesprávná.

## 2.4 Evoluce metabolismu

První buňky ve srovnání s dnešními prokaryoty měly málo genů, žádnou genovou regulaci, žádné mobilní genetické element. Vysvětlením expanze genomu z několika set na několik tisíc genů se věnuje tzv. **patchwork hypotéza**, která předpokládá zdvojení genů, které kódují enzymy s nízkou specifitou (tj. schopné katalyzovat různé reakce), které se vlivem selekčního tlaku prostředí vyvinuly v geny kódující enzymy s vyšší specifitou. Buňky s efektivním metabolismem pak byly selektovány. Horizontální přenos genů a fúze prokaryotických buněk hrála významnou roli v evoluci. Postupné nahrazování abiotických geochemických cyklů biotickou cestou pak vyústilo v současnou podobu koloběhu prvků.

Mikrobi mohou využívat jako zdroj energie organické látky, minerály nebo sluneční záření (fotony). Solární energii mohou využívat pouze formy žijící na povrchu Země. Redukované org. látky a anorganické sloučeniny se pro získání energie pro metabolické

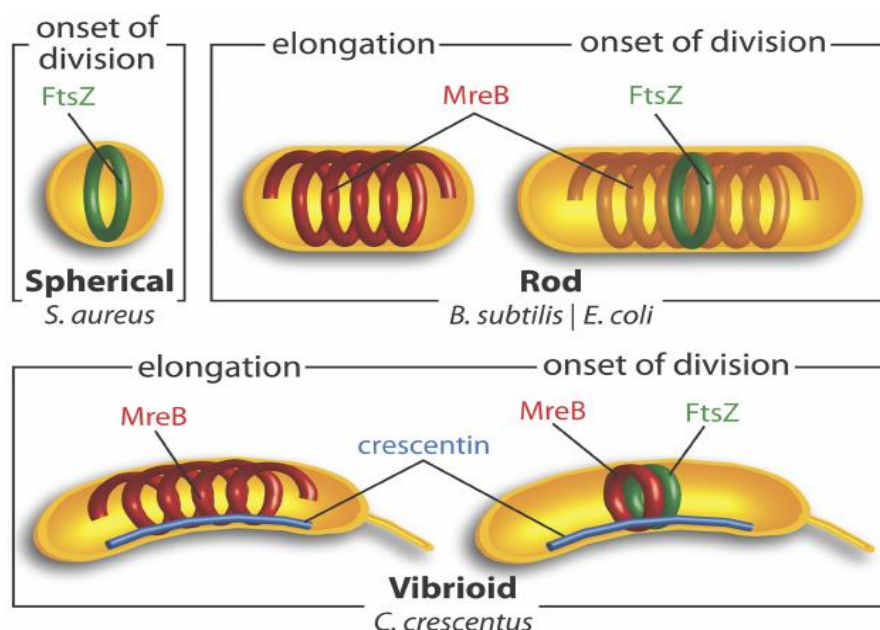
procesy uplatňují v anaerobním i aerobním prostředí. Živý systém je založen na energii – proudu elektronů předávaný donorem elektronů akceptoru. Tvorba ATP i transport iontů přes membránu je spojený s proudem elektronů. Energie v buňce je spotřebována na transport iontů, ATP, živin a pohyb. Metabolismus mikroorganismů i všech forem života je založen na principu hromadění malých změn k většímu. Elektronový transport je univerzální systém, který využívají všechny formy života – cytochromy, chinony- a některé biochemické sloučeniny v přírodě mají tuto část hydrochinonu nebo chinonu ve své struktuře, například koenzym Q, proteiny se sírou/železem v centru. Variabilita typů el. transportu odlišuje, kromě přítomnosti mitochondrií, prokaryota od eukaryot.

## 2.5 Struktura a evoluce buněčného tvaru

Podstata života je podobná u mikro- i makroorganismů (prokaryot i eukaryot). Mikroorganismy jsou jednobuněčné, vyšší organismy mnohobuněčné, tvořené tkáněmi. Precizní uspořádání mikrobiálních buněk a struktura je děděna na potomky. Strukturální organizace reflektuje postavení molekul v membránách, ribozomech, proteinech atd. Příkladem může být tzv. S vrstva – mozaika glykoproteinů na povrchu bakterií a archeí. Plasmatická membrána je tvořena lipidy (hydrofobní bariéra), proteiny (transport přes membránu, metabolismus, komunikace mezi cytoplasmou a prostředím). Buněčná stěna zabraňuje osmotickému vlivu, udržuje tvar. Peptidoglykan (cukernatý polymer navázaný na peptidy) se vyskytuje jen u bakterií.

Tvary mikroorganismů jsou univerzální napříč skupinami – základní tvary jsou koky, tyčky, vibria a vlákna. Morfologie buněk je výsledkem evoluce – adaptace na prostředí, kdy různé tvary pomáhají bakteriím najít zdroj potravy, přilnout k povrchu či pohybovat se. Byly nalezeny specifické proteiny formující tvar prokaryot i ovlivňující dělení. Během dělení se aktivuje série proteinů, které jsou lokalizovány na vnitřní straně buněčné stěny. Před binárním dělením se proteiny polymerizují do tvaru kruhu (tzv. Ftsz ring) uprostřed buňky a zajistí zaškrcení nutné k rozdělení na dvě dceřiné buňky. Ftsz proteiny byly nalezeny u bakterií, archeí a podobné struktura se vyskytují i u chloroplastů a mitochondrií u eukaryot.

Tvar tyčky zajišťuje tzv. MreB protein, bez něhož by mikroorganismy setrvaly v podobě koků, který s největší pravděpodobností evolučně původní. Rohlíčkovitý tvar vibrií zajišťují proteiny MreB a crescentin, který se nachází na konkávní stěně buněčného těla.



Obr. 4: Proteiny podílející se na tvaru prokaryot  
(zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/The-bacterial-cytoskeleton-The-only-cytoskeletal-element-present-in-spherical-bacteria\\_fig1\\_5878219](https://www.researchgate.net/figure/The-bacterial-cytoskeleton-The-only-cytoskeletal-element-present-in-spherical-bacteria_fig1_5878219))

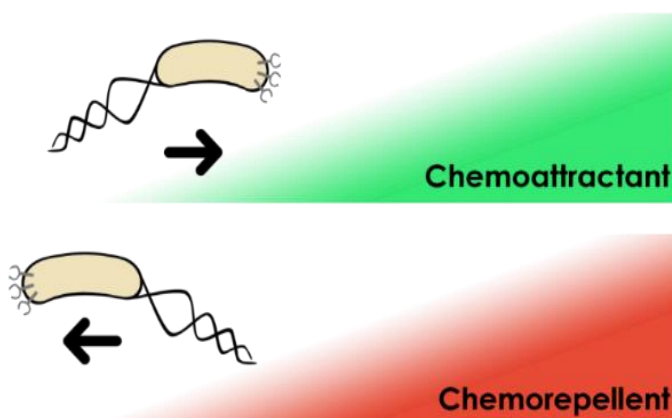
## 2.6 Růst, reprodukce a adaptace

Cílem metabolismu je poskytnout mikroorganismu dostatek biosyntetického materiálu k zajištění podmínek, umožňující reprodukci. Pro jednobuněčné organismy se používá termín růst pro zvyšování počtu jednotlivých buněk, zpravidla binárním dělením. Pro buněčné dělení je charakteristická růstová křivka. Ve stabilním přirozeném prostředí se prokaryota obvykle nachází ve stacionární fázi. Mikroby se často množí asexuálně binárním dělením, někdy také za produkce spor. K mixu genetického poolu dochází také díky horizontálnímu přenosu genů pomocí plasmidů.

Pro mikroorganismy je žádoucí odpovídat na změny v prostředí tak, aby jejich růst a fyziologické procesy byly udržovány kolem optimálních podmínek. Při fyzikálních nebo chemických extrémech jsou tak selektivně favorizovány buněčné linie s genomem, který jim umožňuje v extrému růst (pH, teplota, sůl, permanentní environmentální změny).

Fixování těchto genů v populaci pak vyúsťuje ke vzniku nového druhu se specifickými vlastnostmi. Změny v přírodě bývají obvykle přechodné, spíš jako stimuly kratšího trvání, ale relativně časté. Stresová odpověď mikroorganismů na různé stimuly – např. teplota, tox. kovy, vysušení, přítomnost kyslíku bývá často představována pohybem, tzv. taxí.

Chemotaxe je regulována komplexem senzorů, pohyb směrem od/k ne/žádoucího zdroje. Mikrobi mají schopnost přenášet fyzikální i chemické signály k zjištění vhodné odpovědi. Mnoho metabolických přeměn v mikroorganismu jsou v podstatě odpovědí na změnu chemického prostředí. Schopnost indukce/represe gen. exprese během několika minut umožní syntézu pouze enzymů nutných pro katabolismus nebo syntézu. Mikroby tedy mohou regulovat expresi genů tak rychle jako dochází k chem. změnám okolí – vysoce regulovaná syntéza potřebných enzymů minimalizuje energ. nároky a umožňuje perzistenci prokaryot v čase i konkurenci eukaryotům.



Obr. 5: Chemotaxe (zdroj: [http://2016.igem.org/Team:Technion\\_Israel/Chemotaxis](http://2016.igem.org/Team:Technion_Israel/Chemotaxis))

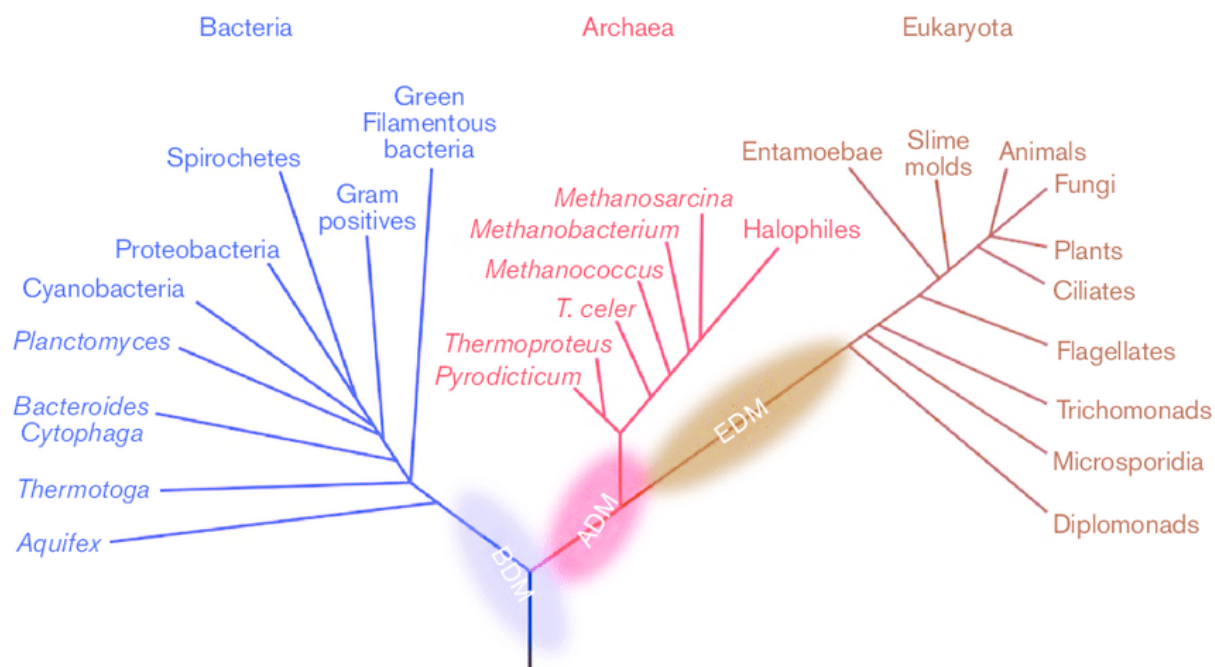
### 3. KLASIFIKACE A DIVERZITA MIKROORGANISMŮ

Mikrobiální organismy – bakterie, archea, řasy, protozoa, mikroskopické houby a viry jsou kosmopolité a obývají široké spektrum prostředí. K zjišťování přítomnosti mikrobů, vzhledem k jejich velikosti, jsou zpravidla potřeba sofistikované metody. Historicky je mikrobiologie spojována s výzkumem nemocí a teprve od 70. let 20. století došlo k rapidnímu nárůstu informací o diverzitě mikroorganismů, také v souvislosti s rozvojem podmořského výzkumu, kdy došlo k objevení úžasného světa mikrobů v okolí horkých podmořských průduchů. Tito extremofilové se specializují na prostředí, kde by ostatní organismy mohly přežít jen stěží (vroucí voda v sopečných jezerech, nejvyšší vrstvy atmosféry a podobně), některé druhy bakterií jsou dle výzkumů schopny přežít i ve vesmíru, tedy ve vakuu a o teplotě  $-270\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

V současnost rozlišujeme život na planetě do tří domén: **Archaea**, **Bacteria** a **Eukarya**. Od roku 2010 se mluví o potencionální čtvrté doméně, tvořené (nebo pozůstatek po ní) skupinou jaderně-cytoplazmatických virů s velkou DNA virů, např. rodu Mimivirus. Klasifikace prokaryot je sama o sobě komplikovaná. Na rozdíl od klasifikace „druhu“ vyšších organismů, která je založena na sexuální reprodukci, je množení mikrobů asexuální a k výměně DNA dochází pomocí konjugace, transdukce nebo transformace. Proto se pro zařazení do systému využívala charakteristika fenotypu, případně funkčních skupin (tj. využívajících stejný typ metabolismu).

Moderní biologie uplatňuje molekulární přístup založený na studiu diverzity pomocí podobnosti DNA kódující geny pro malou ribozomální podjednotku (SSU, 16S u prokaryot), na poměru DNA-DNA reasociace genomu a stejném poměru G-C bází (obv. 97% podobnost = stejný druh).

Na základě sekvenace SSU navrhli v 1977 Woese and Fox Archaea jako jednu ze tří linií stromu života, v roce 1991 bylo uvedeno v praxi. Geny 16S a 18S SSU patří k nejčastěji používaným markerům napříč různými prostředími hlavně díky tomu, že jsou univerzálně přítomné ve všech organismech, obsahují vysoce konzervativní úseky a podílí se na syntéze proteinů. Také se snadno se sekvenují a odhalují nekultivovatelné organismy, kterých je většina. Na základě sekvenace genů kódujících 16S rRNA došlo rovněž k rozčlenění domén *Bacteria* a *Archaea*. V současné době se chystají další velké změny v systému prokaryot.



Obr. 6: Strom života (zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/Woeses-Tree-of-Life-modified-to-show-three-ill-defined-stem-groups-Bacterial-Dark\\_fig1\\_307886569](https://www.researchgate.net/figure/Woeses-Tree-of-Life-modified-to-show-three-ill-defined-stem-groups-Bacterial-Dark_fig1_307886569))

### 3.1 Bakterie

Evoluce domény *Bacteria* založená na analýzách 16S rRNA genů vedla k odlišení cca 80 kmenů, včetně kmenů známých pouze z environmentálních sekvencí. Největší kmen, který zahrnuje všechny známé formy mikrobiální fyziologie a patří sem zároveň většina známých bakterií z oblasti medicíny, průmyslu a zemědělství jsou **Proteobacteria** (Madigan et al., 2012). Proteobacteria se momentálně dělí do šesti tříd, označovaných podle písmen řecké abecedy.

**Alphaproteobacteria** zahrnují řadu oligotrofů, symbiontů rostlin i zvířat (r. *Rhizobium*) i nebezpečné patogeny (*Rickettsiaceae*). **Betaproteobacteria** představují dominantní složka sladkovodního prostředí s velkou metabolickou diverzitou – aerobní, chemolitotrofní, fototrofní a mají tendence utilizovat substráty vznikající anaerob. dekompozicí. **Gammaproteobacteria** jsou dominantní složkou mořské vody a sediment, patří sem fenotypově rozmanití zástupci foto – i nefotosyntetizující, aero- i anaerobní, hetero- i fototrofní. **Deltaproteobacteria** obsahují také fenotypově rozmanité zástupce, chemoorgánotrofní bakterie i bakteriální predátory (mixotrofní). Patří sem např. sulfátové a síru-redukující bakterie. **Epsilonproteobacteria** jsou často mikroaerofilové s bičíkem,

symbionti a paraziti trávicího traktu i oživení hydrotermálních vývěřů. **Zetaproteobacteria** jsou nejnověji objevenou třídou, se zatím známým pouze jediným rodem. *Mariprofundus ferrooxydans* bylo objeveno v roce 2007, jedná se o neutrofilní, chemolitotrofní železo oxidující mikroorganismy, izolované ze společenstva hydrotermálních prúdů podmořské sopky, jehož okolí je bohaté na železo, stejně jako *M. micogutta*, objevené v roce 2018.

**Aquificales aneb někdo to rád horké.** Rod *Aquifex* je tvořen bakteriemi, které obývají horká vřídla, sirné nádrže či hlubokomořské komíny (prostředí jinak typické pro archea). Jsou to autotrofové, konkrétně chemolitoautotrofové, kteří energii získávají oxidací vodíku, síry nebo thiosíranu pomocí kyslíku nebo dusičnanu.

**Bakterie fixující dusík** mají zásadní roli v ekosystému. Fixace dusíku je energeticky velmi náročný proces a diverzita fixátorů spadá do mnoha fylogenetických skupin (od sinic přes proteobacteria, actinobacteria, firmicutes, purp. sirné bakterie, zel. sirné. b. až po spirochety). Všechny skupiny fixátorů využívají stejný enzymatický komplex – nitrogenázu a dusík je využíván pro růst řady organismů (vč. mikrobů). Žijí volně nebo v symbióze s eukaryoty, kterým poskytují dusík – rostliny, živočichové, houby. Př. spirochety, extra- i intracelulární symbióza s termity nebo lišejníky (komplex sinice a houby – např. *Nostoc* v symbióze má více heterocyst než volně žijící). Fixátoři dusíku mají obrovský hospodářský význam, klíčový pro rozvoj zemědělství s obrovským ekonomickým dopadem (např. symbioza s většinou druhů luštěnin) a zahrnují hlavní ekologické koncepty – symbióza s eukaryoty, podíl na koloběhu prvků a kosmopolitní rozšíření.

Jednořadka (*Nostoc*) je rod sinic, které tvoří kulovité nebo beztvaré kolonie složené z vláken růžencovitých buněk v rosolovitém obalu. Umí fixovat dusík, tvoří akinety a nevýrazné kolonie v půdě, které se po dešti se zformují v nápadnou slizovitou masu, o které si dříve lidé mysleli, že spadla z nebe (proto anglický název fallen star). *Nostoc* roste na vlhkých skalách, na dně jezer a kaluží, ale vzácně ve také slané vodě. Někdy také *Nostoc* žije symbioticky uvnitř tkání rostlin, například ve vodní kapradince z rodu *Azolla*, v hlevíkách, v krytosemenné rostlině *Gunnera* či exotických cykasech. Těmto druhům *Nostoc* dodává potřebný dusík. Tvoří také zvláštní druh arbuskulární mykorhizy s houbou *Geosiphon pyriformis*.

***Epulopiscium fishelsoni*** je grampozitivní bakterie z kmene *Firmicutes*, která má symbiotický vztah s rybami z čeledi *Acanthuridae* (bodlokovití, ryby „čističi“). Jedná se o



nejdelší bakterii s 200–700  $\mu\text{m}$  na délku a asi 80  $\mu\text{m}$  v průměru. Je známa také pro svou extrémní polyploidii.

***Thiomargarita namibiensis*** neboli Sírová perla Namibie je gramnegativní proteobakterie žijící na sedimentech kontinentálního šelfu. Je největší bakterií, která kdy byla objevena. Je viditelná pouhým okem a v ní vidět drobné perličky amorfni síry.

### 3.2 Archea

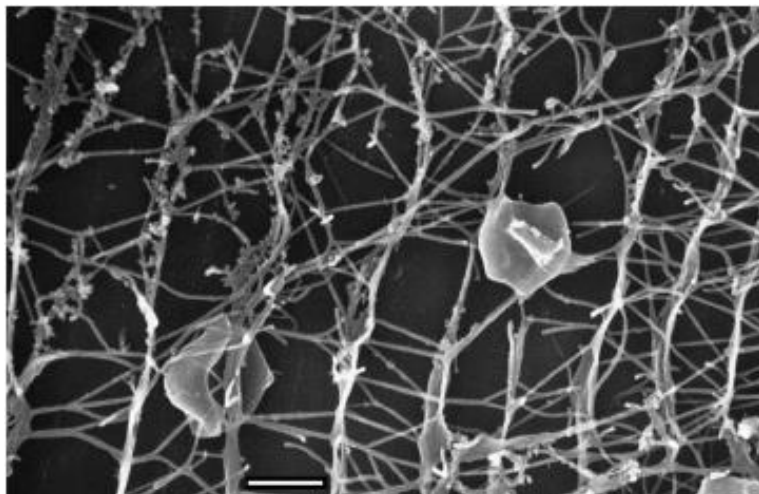
Archea vykazují v morfologii a metabolismu podobnost s bakteriemi, na buněčné i genomické úrovni však vykazují podobnosti s eukarya. Informačně-procesní systém (transkripce, translace, oprava DNA, RNA polymeráza, replikace...) je podobnější eukarya a euryarcheota obsahují homology eukaryontních histonů.

V 70. letech byly známy pouze 2 kmeny extremofilů a metanogenů, které byly kultivovatelné. Díky rozvoji molekulární biologie, a především sekvenčním metodám docházelo od 90. let k explozi dat a archaea byla objevena v běžném prostředí a tím se vyvrátila domněnka, že jsou výsadou extrémních biotopů. Archea jsou z velké části nekultivovatelná, což znamená, že máme minimální informace o jejich metabolismu a životním stylu. Obvykle je metabolismus založený na vodíku, ale některé ekotypy mohou být i chemoorganotrofní a hrají důležitou roli v koloběhu dusíku a uhlíku. Poměrně dobře prozkoumané jsou metanogeny, hypertermofilové a halofilní archea, známá je také spojitost s onemocněním dásní či jinými chorobami člověka.

**Hypertermofilní archea (Crenarchaeota)** jsou velmi častá a byla popsána už v 80. letech. Využívají různé typy el. donorů a akceptorů (oxid uhličitý, sirovodík, vodík, metan), vč. fakultativní heterotrofie. Často se nacházejí v oblastech podmořských hydrotermálních systémů - tzv. černí kuřáci, nebo okolí vulkánů v solfatarových polích (fumaroly).

Rod ***Pyrodictium*** žije ve stěnách tzv. černých kuřáků, hydrotermálních průduchů na mořském dně, jejich růstové optimum je 105 °C. Mají nepravidelný diskovitý tvar a buněčnou stěnu tvořenou glykoproteiny. Rostou v koloniích přichycených na krystalech síry. Jednotlivé buňky jsou k substrátu i jedna ke druhé fixovány spleť dutých vláken, které strukturou připomínají bakteriální bičík. *Pyrodictium* je přísný anaerob, k buněčnému anaerobnímu dýchání používá jako akceptor elektronů síru, ne kyslík. Zdrojem elektronů je vodík a produktem reakce sirovodík. Dokáže také redukovat trojmocné železo a v tomto případě může být substrátem jak vodík, tak organické látky.

*Pyrolobus fumarii* obývá černé kuřáky, preferuje 113 °C a neroste pod 90 °C. Samostatný druh *Geogemma barrosii* (dříve známý jako strain 121) byl izolován z hydrotermálních prúdů v Pugetově zálivu, opakovaně přežil 10 hod interval při 121 °C v autoklávu, čímž vyvrátil dogma, že patnáctiminutový var v autoklávu zabije vše živé. Metabolismus tohoto archaea je založen na redukci oxidů železa.



Obr.7: *Pyrolobus fumarii* (zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/Part-of-a-network-of-Pyrodictium-cells-and-cannulae-with-tubules-in-a-regular-array\\_fig4\\_5230419](https://www.researchgate.net/figure/Part-of-a-network-of-Pyrodictium-cells-and-cannulae-with-tubules-in-a-regular-array_fig4_5230419))

**Halofilní archaea** vyhledávají hypersalinní lokality s více než 150-200 g NaCl/l – slaniska, slaná jezera (Mrtvé moře) a v buněčné stěně obsahují karotenoidy, což vysvětluje růžovo-rudou barvou slanisek i plameňáků. Tzv. Walsbyho halofilní archaeon *Haloquadratum walsbyi* byl objeven roku 1980 a kultivován až v roce 2004. Obsahuje množství vakuol naplněných vzduchem, jež nadnášejí buňku a umožňují jí tak lépe pohlcovat světlo. Disponují jedním nebo více bičíky, a jsou tak poměrně pohyblivé. Někdy se buňky spojují vedle sebe a tvoří křehké destičky tlusté 40 um.

**Metanogeny** preferují mírné pH, teplotu i salinitu a jsou zodpovědné za produkci metanu v anaerobních biotopech – mokřady, mořské sedimenty, ale také trávicí soustava přežvýkavců a termitů, kde žijí prvoci schopní trávit celulózu a metabolicky navazují na anaerobní rozkladné procesy organických látek, jako je celulóza. Metanogeneze je formou anaerobní respirace oxidu uhličitého. Většina metanogenů využívá vodík jako donor elektronů k redukci oxidu uhličitého a často o něj kompetují se sulfát-redukujícími bakteriemi. Někteří zástupci mohou jako donor využívat také formát, metanol, nebo acetát, zajišťující redukci oxidu uhličitého na metan. Metanogeneze často souvisí s anaerobním

rozkladem organických látek, zejména celulózy, kde vzniká velké množství odpadních produktů, z nichž mnohé mohou být donory vodíku a elektronů. Příkladem odpadních produktů je kyselina mravenčí a octová (tzv. acetotrofie), methanol, oxid uhličitý a vodík. Častá je syntrofie, např. s bakteriemi, které oxidují mastné kyseliny na vodík, ox. uhličitý a acetát. Metan patří mezi skleníkové plyny a mikrobiální produkce metanu tvoří cca 75%.

***Nanoarchaeum equitans*** byl objeven v horké vodě poblíž hydrotermálních průduchů v mořích u Islandu, voda dosahuje bodu varu. Zajímavou skutečností je fakt, že zde *Nanoarchaeum* žije v symbiotickém vztahu s jiným archeonem, a to z rodu *Ignicoccus*. Tento vztah je některými vědci považován za parazitismus a *Nanoarchaeum* je tedy zatím jediným známým parazitem z domény archea.

*Nanoarchaeum* je extrémně drobný, jeho kokovité buňky mají v průměru asi 400 nanometrů. Jeho genom patří mezi nejmenší mezi všemi buněčnými organismy, má jen 490 885 párů bází. DNA je však velmi efektivní a 95% jsou kódující sekvence (kódují proteiny či některé druhy RNA). Nebyly nalezeny geny pro biosyntézu lipidů, kofaktorů, aminokyselin či nukleotidů.

Rod ***Ferroplasma*** patří mezofilní organismy, žijí však v prostředí extrémním z hlediska pH – jsou to obligátní acidofilové a jejich optimální pH je asi 1,3. *Ferroplasma acidiphilum* oxiduje železnaté ionty, postrádá buněčnou stěnu a z hlediska získávání uhlíku je autotrofní, fixuje uhlík.

### 3.3 Protista

Protista jsou jednobuněčná eukaryota, kosmopolitní, vyskytující se především ve vodním prostředí a půdě. Prvoci jsou jednobuněční, pohybliví a potravu přijímají fagocytózou, jejich délka je cca 0,01 – 0,5 mm, někteří však mohou být i nemobilní a tvořit kolonie. Nepříznivé podmínky přežívají ve formě cyst. Jsou heterotrofní, živí se mikrobi, např. bičíkovci, nálevníci. Jednobuněčné řasy jsou primární producenti, mají chloroplasty a jsou schopné fotosyntézy. Pro některá protista je charakteristická mixotrofie – mají chlorofyl (fototrofové), ale zároveň mohou žrát jiné mikroby (heterotrofové), jako například krásnoočko *Euglena*. Mezi protista patří také mikroskopické houby, jako např. chytridiomycety, hlenky, řasovky a labyrintovky.

**Měňavky** mají schopnost měnit svůj tvar při měňavkovitém (amoebovitém) způsobu pohybu – vysunují své panožky kupředu a pak za nimi přitahují celé tělo a přijímají potravu pomocí fagocytózy. Měňavka velká (*Amoeba proteus*) která dosahuje velikosti až 1,5 mm, žije ve vodě i v půdě, měňavka bahenní (*Pelomyxa palustris*) - charakteristická zejména pro zahrňávající vody, je známa pro své mnohojaderné plazmódium. I v trávicí trubici člověka lze najít měňavku *Entamoeba coli*, měňavka úplavičná *Entamoeba histolytica* produkuje extracelulární trávicí enzymy, které rozruší a natráví buňky střevní výstelky. Hlenky rodu *Dyctiostelium* mají obrovský genom 12500 genů, využívá se jako modelový organismus pro stadium pohybu (na bázi aktinu), agregace a komunikace mezi buňkami.



Obr.8: Rod *Dyctiostelium* (zdroj: <https://phys.org/news/2013-01-cheatingand-gene-amoebae-fair-genes.html>)

**Obrněnky** (Dinophyta, Dinoflagellata) vyskytují se ve vodách jak sladkovodních, tak i brakických a mořských. Jsou to mixotrofní organismy (i obligátní heterotrofové), které mají chloroplasty získané sekundární či terciární endosymbiózou, někdy mají tzv. kleptoplastidy. Tělo pokrývá schránka tvořená celulóзовými destičkami, rozmnožují se pohlavně i nepohlavně a mají poměrně složité buněčné cykly. Evolučně jsou významní stavbou svého jádra a specifickými organelami, ekologicky tím, že je mezi nimi mnoho toxických druhů. Rod *Dynokaryon* je zajímavý tím, že má kondenzované chromosomy (stočené jakoby před mitózou) a neobsahuje histony. Rody *Zooxantella* a *Symbiodinium* žijí v endosymbióze s mořskými bezobratlými, pro korálové polypy jsou zooxantely hlavním zdrojem živin (poskytují hostiteli více než 50% fotosyntetických produktů). Dohromady tvoří velice citlivý organismus k vnějším podmínkám a dnes, vzhledem ke znečištění moří a zvyšující se teplotě, patří k ohroženým druhům.

**Řasy** obývají sladkovodní ekosystémy, moře, vlhké půdy, skály a lišejníky, jsou častým polutantem eutrofizovaných toků. Díky oxygenní fotosyntéze vytváří řasy 50% kyslíku v atmosféře (kyslík z každého pátého nádechu pochází z rodu *Prochlorococcus* z oceánů). Rod jednobuněčných kulovitých zelených řas, mořský plankton *Ostreococcus* je nejmenším známým volně žijícím eukaryotickým organismem je s 0,8 μm trpaslík mezi eukaryoty. *Ostreococcus tauri* obsahuje geny pro C4 fotosyntézu, typickou pro vyšší rostliny.

**Rozsivky** vytváří schránku (frustula) ze dvou částí (epitéka a hypotéka), tvořenou polymerizovaným oxidem křemičitým. Frustulu si buňka vytváří aktivním vychytáváním kyseliny křemičité z prostředí (rychlostí až 18 molekul/s). Během nepohlavního rozmnožování získá každá z dceřiných buněk jednu část mateřské frustuly a druhou, vždy tu menší, si dotvoří. V případě nedostatku křemíku v prostředí se nepohlavní rozmnožování zastavuje. Rozsivky přispívají 20–25 % k roční celkové primární produkce Země a spolu se sinicemi se nejspíš podílely na vzniku kyslíkaté atmosféry na Zemi. Schránky odumřelých rozsivek tvoří horninu diatomit (křemelinu), který se využívá se jako filtrační či sorpční materiál.



Obr. 9: Rozsivky (zdroj: <https://writersforensicsblog.wordpress.com/2016/03/14/diatoms-microscopic-clues-of-death-by-drowning/>)

**Mikroskopické houby** jsou heterotrofní a vláknité, obsahující chitin a glukán v buněčné stěně. Odhaduje se, že existuje více než 1,5 mil druhů. Houby se výrazně podílí na dekompozici, recyklaci org. materiálu vč. ligninu a celulózy, a zasahují tak do koloběhu prvků. Během mikrobiální kolonizace rozkladu listů v temperátním toku hrají významnou roli mikroskopické houby, které kolonizují listy jako první a mění ho na jemně partikulovanou organickou hmotu. Vyluhovaná rozpuštěná organická hmota je zachycena mikrobiálním příjmem ve vrstvě sedimentu. Houby mohou způsobovat ekonomické ztráty, poškození hospodářských plodin (plísňe), ale zároveň mají využití v potravinářství (výroba sýrů, tempeh) či lékařství (penicillin).

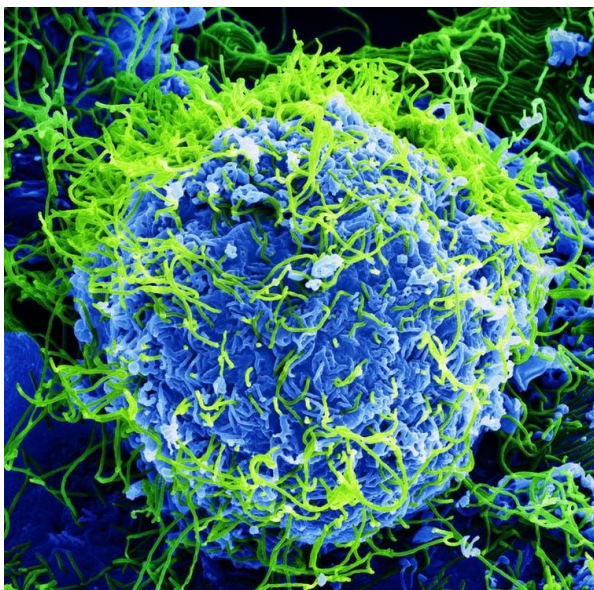
Chytridiomykóza je smrtelné onemocnění obojživelníků, způsobené chytridiomycetní houbou *Batrachochytrium dendrobatidis*. Zoosporangia napadají vrchní vrstvy pokožky a narušují její normální funkce. Nemoc byla poprvé detekována na konci 20. století a rychlost šíření a samotná letálnost dělá z chytridiomykózy globální hrozbu, která je dále podporována současnými změnami klimatu. Nákaza byla dosud zjištěna u více než 350 druhů obojživelníků na všech kontinentech kromě Antarktidy, přičemž nejméně 34 druhů obojživelníků kvůli této nemoci vyhynulo.



### 3.4 Viry

Viry jsou nebuněčné organismy a svou stavbou se od buněk dramaticky liší. Jsou tvořeny tzv. virovou částicí, která je složena především z bílkovin a nukleových kyselin. Viry nerostou, nedělí se a ani nejsou schopné vyrábět (bez cizí pomoci) energii či vytvářet vlastní bílkoviny. Genetickou informaci ve formě DNA nebo RNA mají uloženy v bílkovinné kapsidě. Složitější viry mohou navíc na povrchu obsahovat obalovou membránu pocházející z napadené buňky. V kapsidě mnohých virů mohou také být různé enzymy. Diverzita virů není známa, jen savci hostí statisíce druhů virů. V mořské vodě lze najít několik tisíc virálních genotypů, v 1 kg sedimentu miliony virálních genotypů. Velikost virů je cca 0.02-0.2  $\mu\text{m}$ , ale existují výjimky – *Pithovirus* 1,5  $\mu\text{m}$ .

Viry infikují buňku a využijí jejího metabolismu k vytvoření dalších virových částic, které se po buněčné lýzi uvolňují do prostředí. Některé viry mají lysogenní fázi, během které dochází k integraci virového genomu do bakteriálního genomu. Vzniklý profág se replikuje z bakteriální DNA. Viry hrají důležitou roli v přírodních systémech (bakteriofágy, cyanofágy, virofágy). Mortalita způsobená viry vede k uvolnění velkého množství nutrientů z mrtvých těl do prostředí a tím mohou měnit druhové složení a strukturu společenstev. Odhad bakteriální mortality způsobené virální lýzí v přírodním prostředí je založen na procentu viditelně infikovaných buněk vzhledem k neviditelně infikovaným bakteriím, kterých je asi 10krát více.



Obr. 10: Virus Ebola na ledvinové buňce (zdroj: <http://theconversation.com/viruses-can-cause-global-pandemics-but-where-did-the-first-virus-come-from-94551>)



Další metody jsou založené na měření virové produkce. Počet bakterií usmrcených viry se pak vypočítá podle poměru virová produkce/počet virů, vyprodukovaných z lyzovaného hostitele (obvyklý předpoklad je 50). Bakteriální mortalita způsobená viry značně kolísá, 0-100%. Nejlepší odhad cca 40% je založen na přímém srovnání virů a žraní prvoky (Fuhrman a Noble 1995). V anoxických vodách však dosahuje téměř 100%, protože jenom málo protistů může žít bez kyslíku.

## 4. EKOLOGICKÁ VALENCE

Ekosféra nebo také biosféra je souhrn všech živých organismů na Zemi v kombinaci s neživým prostředím, které obývají. Ekosféru můžeme rozdělit podle hlavních prostředí na atmo-ekosféru, hydro-ekosféru a lito-ekosféru. Každé prostředí je charakterizováno souhrnem fyzikálních, chemických a biologických parametrů, které určují, jaká mikrobiální populace, zde může prosperovat. Prostředí zpravidla určuje, zda je možná kompetice více skupin či nikoliv (např. extrémní habitáty vyžadují nutnou adaptaci). Každý (mikrobiální) druh roste a množí se v určitém definovaném spektru podmínek prostředí. Mezi vnější podmínky patří abiotické faktory – teplota, obsah vody, intenzita světla, pH, osmotický tlak, salinita, redox. potenciál, hydrostat. tlak, toxiny. Obecně platí, že čím extrémnější je prostředí, tím rychlejší je evoluce mikroorganismů.

Ekologická amplituda (valence) je míra tolerance organismu vůči vnějším podmínkám a existuje určité optimum, pro které funguje organismus nejlépe. Minimum, optimum a maximum není fixní a je ovlivněno vnějšími podmínkami (kompenzace jinými faktory). Podle míry tolerance, můžeme rozlišit stenoekní organismy – tj. obligátní, striktní – mající úzký toleranční rozsah. Euryekní organismy jsou fakultativní a mají široký toleranční rozsah. Varianty nebo kmeny jednoho druhu se mohou lišit ve své toleranci nebo optimu u většiny faktorů, tím je podpořena přirozená selekce a vznikají tzv. ekotypy. Toleranční rozsah pro klidové formy je zpravidla mnohem širší, ale i zde je jasný vliv vnějších podmínek.

### 4.1 Limitující faktory růstu

Limitující faktory prostředí kontrolují distribuci nebo hustotu populace. Jedná se zpravidla o pH, teplota, osmotický a hydrostatický tlak, vlhkost, světlo, salinita, hydrostatický tlak, koncentraci kyslíku a živin. Tyto faktory mohou mít různé působení na jeden organismus v různém prostředí a působí jako kritický faktor ovlivňující složení společenstva. Např. kmeny *Streptococcus pneumoniae* neschopné růst při 41 °C jsou neškodné např. pro králíka, nicméně termotolerantní kmeny *S. pneumoniae* jsou stále patogenní. Intenzita abiotických faktorů není konstantní, v přirozeném prostředí dochází k vytváření gradientu (povolných přechodů, nikoli skoková změna) abiotických faktorů, která se odráží v distribuci organismů podél gradientů.

## 4.2 Původ mikroorganismů

**Autochtonní** mikroorganismy jsou původní v daném habitatu – přežijí zde, rostou a jsou metabolicky aktivní. Jsou schopny se fyziologicky adaptovat na fyzikální a chemické podmínky prostředí, což zvýší šanci přežití, schopnost uniknout predaci a kompetitivnímu tlaku. Autochtonní organismy úspěšně soutěží s ostatními autochtonními mikroby (všichni vykazují určitou adaptaci, která jim umožňuje být fyziologicky kompatibilní s jejich fyzikálním i chemickým prostředím.

**Alochtonní** (cizí) mikrobi jsou přechodní členové habitatu, nezabírají zde žádnou ekologickou niku, vyrostli jinde a byli na stanoviště zavlečeni. Mohou v novém prostředí přežít různě dlouho, ale zpravidla vytvoří spory anebo rychle zmizí – např. *E. coli* v mořském prostředí nepřežije 24 hodin. Hranice mezi tím, zda je populace autochtonní nebo alochtonní není vždy jasná. Protože ekosystémy jsou dynamické a stále se mění, autochtonní organismy mohou být aktivní během určitého období, v jiném období pak mohou být dormantní. Proto je třeba zvážit, zda prostředí vykazuje cyklické změny, které umožní růst mikroba v určitém období a zda je mikrob schopný přežít nepříznivé období. Proto lze často najít alochtonní mikroby může v prostředí, kde dochází k nějaké změně, či kde působí nějaký stres nebo narušení a tím se otevírá prostor pro změnu ve společenstvu.

## 4.3 Rozdělení podle environmentálních adaptací na podmínky prostředí

### Teplota

Teplota prostředí má na všechny organismy velký vliv a je velmi dobře prostudovaná. Mikroorganismy mají obecně velmi širokou toleranci k teplotě a obývají i prostředí s extrémními teplotami. Teplota v půdě se mění více než ve vodném prostředí, ať už mluvíme o rozdílech mezi dnem a nocí nebo létem a zimou, z důvodu odlišné tepelné kapacity prostředí. Ačkoli mikroorganismy nejsou schopny vlastní autoregulace, populace s velkou hustotou mohou ovlivnit teplotu prostředí, např. v kompostu. Většina mikrobů je schopna růst při nízké teplotě 10 °C, ačkoliv jejich optimální teplota je mnohem vyšší. Výjimku tvoří mikroby vázaní na teplokrevné živočichy, tyto mikroorganismy většinou nerostou při nižších ani vyšších teplotách, bakterie se lépe adaptují na jinou teplotu, houby se téměř neadaptují. Prostředí s vysokými teplotami bývá, až na výjimky (termofilní organismy),

téměř sterilní a nejvyšší teplota, při které mikroorganismy zachovávají své životní funkce je ovlivňováno také pH a dalšími faktory vnějšího prostředí (zvl. u vyšších teplot).

**Termofilové** snáší relativně vysoké teploty, termofilní bakterie až 80 °C, řasy 70 °C, houby až 60 °C, protozoa až 50°C. **Extrémní termofilové** vyžadují extrémní teplotu 80-105 °C pro růst, což umožňují membrány a proteiny neobvykle stabilní vůči vysoké teplotě. Extremofilové patří často mezi archea, jsou zpravidla anaerobní a litotrofní – oxidují síru na kyseliny jako zdroj energie (stejně jako acidofilní bakterie). Obývají geotermálně aktivní místa na Zemi – horké prameny, hlubokomořské horké vývěry a fumaroly. Mohou být barevné, protože obsahují barevné fotosyntetické pigmenty. Extrémní termofilové obsahují také speciální enzymy, které fungují za vysoké teploty a využívají se v molekulární biologii (termo stabilní taqDNA polymeráza pro PCR), nebo jako součást mycích přípravků.

### **Atmosférický tlak**

Organismy vykazující tolerance na vysoký tlak, se vyskytují převážně v hlubokomořském prostředí, kde panuje vysoký tlak v kombinaci s nízkými či vysokými teplotami. Výzkumy fyziologie a molekulární biologie hlubokomořských barofilních mikroorganismů ukazují, že mají speciální struktury, tlak-regulující operony, a že růst je závislý vztahu mezi tlakem a teplotou. Barotolerantní mikroorganismy mají schopnost růstu při vyšším tlaku než atmosférickém, barofilní mají optimum růstu při tlaku menším než 40 MPa a extrémně barofilové vyžadují optimální tlak pro růst více než 40 MPa. Např. *Halomonas salaria* vyžaduje tlak 1000 atm. Při působení vysokého tlaku se membrána normálních buněk stane voskovitou a relativně nepropustnou pro živiny a snižuje se funkčnost proteinů. Barofilní bakterie mají ve své cytoplazmatické membráně vysoký podíl mastných kyselin, což umožňuje, aby membrány zůstaly funkční. Většina barofilů roste v tmě a obvykle je velmi citlivá na UV záření; postrádají mnoho mechanismů reparace DNA. Např. *Xenophyophore*, multijaderný jednobuněčný organismus, byl nalezen v nejhlubším oceánském výkopu 10600 m pod hladinou moře.

## Salinita

Tolerance k salinitě prostředí je ovlivňována více faktory. Dominantní vliv má koncentrace jednotlivých iontů v prostředí. U vod se mění salinita jen příležitostně nebo sezónně, v půdě se mění salinita v závislosti na srážkách či suchu. Sodné ionty stabilizují nebo aktivují enzymy a podílejí se na udržení kulovitého tvaru buňky. Nehalofilní organismy se mohou přizpůsobit díky fyziologické adaptaci.

Halofilní mikroorganismy preferují prostředí s vysokou koncentrací solí (0,2 až 5,5 M – moře 0,3 M) - slaniska, moře, slaná jezera, Mrtvé moře a jsou schopné udržet iontové složení a osmotický tlak proti vysokému spádu. Mezi halofily patří převážně archea, ale některé druhy (bakterie) mají červenou barvu díky obsahu karoteinodu - fotosyntetický pigment bakteriorhodopsin. Většina halofilních a halotolerantních organismů vynakládá energii na vyloučení solí z cytoplazmy pomocí proteinových agregátů ('salting out'). Další strategií jak se vyrovnat se salinitou je akumulace anorganických solí v cytoplasmě nebo udržování cytoplazmy s nízkou koncentrací solí a vysokou koncentrací jiných roztoků (glycerol aj.), jejichž intracelulární koncentrace je regulována podle externí koncentrace solí a tím chrání proteiny. Halofilní organismy můžeme podle míry tolerance dělit na fakultativně halofilní, obligátně halofilní a extrémně halofilní. Červená barva salin i plameňáků je způsobena halofilními baktériemi s obsahem bakteriorodopsinu, jehož základem je červeně zbarvený pigment retinal.



Obr. 11: Plameňáci jsou červení díky bakteriorodopsinu

(zdroj: <https://annamariaislandcondorentals.com/searching-for-pink-flamingos-in-florida/>)

## **pH**

Schopnost udržovat vnitrobuněčné pH v určitém rozmezí, někdy odlišném od vnějšího prostředí je typická pro mikroorganismy s tolerancí k pH. Acidofilní mikroorganismy preferují velmi nízké pH (pH 1- 5,2) a jsou to často bakterie produkující silné kyseliny (*Thiobacillus*, *Nitrobacter*). Neutrofilní bakterie preferují střední pH (pH 5,2 - 9) např. *Escherichia coli*. Alkalofilní mikroorganismy žijí ve velmi vysokém pH (pH 9 – 11,5), např. fotosyntetizující halofilní bakterie *Halobacterium* (pH 9-10 ) nebo *Arthrobacter*, který odštěpuje amoniak a tím zvyšuje pH okolí nebo alkalotolerantní řasy a sinice vytvářející tzv. vodní květ a intenzivní fotosyntéza dokáže zvýšit pH i nad 10.

## **Kyslík**

Obligátně aerobní mikroby jsou aktivní pouze v prostředí s dostatečnou koncentrací kyslíku, fakultativně aerobní nejsou na závislý. Mikroaerofilové jsou schopny žít v prostředí s nízkou koncentrací kyslíku a obligátně anaerobní žijí pouze v prostředí bez kyslíku, při přechodu do aerobního prostředí umírají nebo inaktivují, na rozdíl od anaerobů, kteří ke svému životu a množení nepotřebují kyslík.

#### 4.4 Stupně organizace živé hmoty

**Organismus** je jedinec, zástupce daného druhu, **populaci** tvoří zástupci jednoho druhu žijící na určitém místě.

**Společenství** pak zahrnuje všechny druhy žijící na určitém místě. **Biocenóza** je společenství populací všech druhů žijících na určitém prostoru – biotopu, se všemi vzájemnými vazbami. Je to živá část ekosystému schopná autoregulace (mikrobiální společenstvo).

**Biotop** představuje jednotné prostředí poskytující životní prostor pro specifické společenství organismů (bio – život, topos – místo).

**Habitat** nebo stanoviště (to je ale někdy chápáno úžeji) je biotické (živé) abiotické (neživé) prostředí, ovlivněné a pozměněné živou složkou přírody, tj. prostor osídlený biocenózou. Můžeme ho chápat jako soubor všech vlivů, které vytvářejí životní prostředí všech zde žijících organismů (např. biotop přehradní nádrže).

V rámci habitatu lze vyčlenit pojem **ekologická nika**. Ta označuje nejen, kde organismus žije, ale i jeho funkce v ekosystému – např. predátor, co kdy a kde loví. Fyzikální a chemické charakteristiky habitatu ovlivňují růst, aktivitu, interakce a přežití mikroorganismů nacházejících se v habitatu a určují niku, kterou mikroorganismus okupuje. U mikrobů jde často o mikroměřítko, které je nutno brát v úvahu (makroorganismy obývají velká teritoria).

**Gilda** představuje skupiny druhů organismů, které využívají stejné zdroje (zejména potraviní), např. acetotrofní bakterie, sulfát redukující bakterie nebo metanogenní archaea.

**Ekosystém** je systém tvořený biocenózou a biotopem, je to dynamický systém, kde dochází k neustálé výměně hmoty a energie.

**Biom** je společenstvo organismů osidlující velké celky a ovlivňované makroklimatem (step, poušť, savana...), je to část biosféry charakterizovaná určitým typem biotických a abiotických podmínek

**Biosféra** je největší heterogenní systém živých organismů na Zemi, tj. část Země, kde se vyskytují nějaké formy života.



## 5. ATMOSFÉRA

Atmosféra představuje plynný obal Země a je tvořena ze 79 % dusíku, 21 % kyslíku, 0,034 % oxidu uhličitého a stopami dalších plynů. Kromě toho je do různé míry saturovaná vodou v různém skupenství, může obsahovat kapky vody i krystalky ledu, které stejně jako částice prachu mohou fungovat jako kondenzační jádra nutné ke vzniku mraků. Atmosféra je rozdělena na oblasti definované podle výšky a teplotními maxima a minima.

**Troposféra** představuje rozhraní s hydrosférou i litosférou a její výška se liší (9 km na pólech, 11 km v mírném pasu, 17 km na rovníku). Název pochází z řeckého slova „tropos“ – mísit, a teplota troposféry klesá s nadmořskou výškou.

**Stratosféra** se nachází ve výšce 10-50 km nad povrchem Země a teplota zde vzrůstá s nadmořskou výškou. Ve stratosféře se nachází ozónová vrstva (90 % veškerého ozónu), která absorbuje UV záření (jen 1 % dopadne na Zemi) ale je výrazně antropogenně narušována fluorokarby a nadměrným hnojením (uvolnění oxidu dusného). Také se zde nachází aerosol kyseliny sírové, oxidu siřičitého a sulfanu (sopečná činnost), který se zapojuje do chemických reakcí ve stratosféře, perzistuje v atmosféře 2 až 3 let a má až desetkrát větší schopnost blokovat dopadající sluneční záření (zvyšuje odrazivost Země = vyšší ochlazování), tzv. albedo. Stratosféra funguje také jako bariéra transportu mikrobů z a do troposféry. Díky pomalému míchání plynů, jsou mikroorganismy pomalu transportovány a déle vystaveny ozónu a UV záření. Pouze organismy chráněné proti těmto vlivům by mohly přežít cestu ze zemské atmosféry.

**Ionosféra** obsahuje elektricky nabitě částice (ionty) a umožňuje odraz rádiových vln. Spodní okraj ionosféry je proměnlivý a nalézá se ve výšce asi 60 km přes den a 95 km v noci. Horní okraj ionosféry se nalézá ve výšce cca 700–1000 km.

Mikrobiální oživení v atmosféře není valné, oproti litosféře či hydrosféře naopak velmi chudé. Atmosféra nevytváří příznivé podmínky pro růst a přežití, především díky svým chemickým a fyzikálním parametrům. Teplota se snižuje se zvyšující se výškou v troposféře, atmosférický tlak klesá s výškou a koncentrace kyslíku se snižuje až na úroveň vylučující aerobní respiraci. Koncentrace organického uhlíku není dostačující pro heterotrofní růst a se zvyšující se výškou jsou mikrobi vystaveni intenzivnímu světelnému záření, především přibývá UV záření, které způsobuje letální mutace. Dosažitelnost vody je nízká a limituje možnost autotrofního růstu.

## 5.1 Atmosféra jako habitat

Atmosféra obecně platí za nepřátelské prostředí pro mikroby, ačkoliv v nižší troposféře je značné množství mikrobů. Termální gradient vzdušných mas zajišťuje jejich míchání a přenos vzduchem představuje významnou cestu rozptylu mikrobů. U některých mikrobů se proto vyvinuly speciální adaptace pro přežití a rozptyl atmosférou. Mnoho virových, bakteriálních a houbových chorob se šíří vzduchem a propuknutí některých nemocí může sledovat převládající větrné proudy. Dočasná lokalizace v troposféře může poskytovat habitat pro mikroby nejčastěji v aerosolu nebo na pevných částicích. Oblaka obsahují vodu v koncentraci, která umožňuje množení mikrobů a nízké koncentrace CO<sub>2</sub> ve vrstvě mraků jsou dostatečné pro podporu růstu fotoautotrofních mikrobů. Kondenzační jádra, tvořená prachovými částicemi, mohou dodat některé minerály v průmyslových oblastech anebo může být v atmosféře dostatečná koncentrace organických chemikálií pro růst heterotrofů. Také mikroby samotní, mohou sloužit jako kondenzační jádra. Odhaduje se, že za dynamikou tropických deštných lesů, stojí mj. právě mikroorganismy, které jsou v nezanedbatelném množství uvolňovány z korun stromů permanentně do ovzduší, kde slouží jako kondenzační jádra nutná pro vznik oblačnosti.

Ačkoliv se někteří mikrobi z hydrosféry i litosféry mohou dostat do vzduchu, neexistují opravdoví „vzdušní“ mikrobi, vždy jde jen o cestu do nového vodního nebo terestriálního habitatu. Někteří mikrobi se do vzduchu dostanou jako vegetativní buňky, ale častěji jako spory, soredia (lišejníky), cysty a jiné nevegetativní rezistentní struktury méně metabolicky aktivní a lépe přizpůsobené přežití v atmosféře.

## 5.2 Vstup mikrobů do atmosféry

Nejčastější forma, ve které mikroorganismy vstupují do atmosféry, jsou spory. Spory oplývají vlastnostmi, které přispívají k jejich schopnosti přestát transport atmosférou. Mají nízkou metabolickou aktivitou (nepotřebují externí živiny a vodu) a jsou produkovány ve velkých množstvích (u některých hub více jak 10<sup>12</sup> spor na jednu plodnici), ačkoli přežije jen malá část z nich. Některé spory mají extrémně tlusté stěny jako ochranu proti desikaci a mohou obsahovat pigment, které je chrání před UV zářením. Díky malé velikosti a nízké hustotě se udrží ve vzduchu poměrně dlouho, než sedimentují.

**Spory** jsou obvykle velmi lehké, někdy obsahují také plynové vakuoly a mohou mít různé tvary – některé aerodynamicky přizpůsobené dlouhému laterálnímu transportu v

atmosféře. Mikroorganismy, které produkují suché spory na vzdušném mycéliu mají zájem na pasivním uvolnění spor do vzduchu proudem vzduchu (aktinobakterie, houby). Čím vyšší je rychlost větru (proudění vzduchu) a nižší vlhkost vzduchu, tím větší je pak pohyblivost spor. Šíření větrem je obzvlášť důležité u mikrobů vyskytujících se na povrchu rostlin (patogeny). U některých druhů hub jsou spory uvolněny, když se srazí vodní kapka s plodnicí hub. Spory a v některých případech i vegetativní mikrobi vstupují do atmosféry jako aerosol, vzniklý rozstříkáním dopadající kapky deště, z tříštících se vln o pobřeží nebo během pohybu plynu skrz vodní sloupec (bubliny stoupající ze sedimentů). Některé mikroorganismy se dostávají do atmosféry také proudy vzduchu v čistírnách odpadních vod nebo při kašlání, a kýchání (patogenní bakterie, viry). Některé mikroorganismy si během evoluce vybudovaly řadu adaptabilních aktivních mechanismů, kterými uvolňují spory do atmosféry.

***Cyathus striatus*** (číšenka rýhovaná) využívá sílu dopadající kapky k uvolnění spor, protože jsou vybaveny speciální strukturou tvaru kalichu, ve kterém jsou umístěny spory. Dešťová kapka uvolní spory do atmosféry vibrační strukturou, ke které jsou spory připevněny. Později se z peridioly uvolní spora, případně je spasena býložravci a tak se šíří dál.

***Pilobolus*** (měchomršť krystalický) roste na výkalech býložravců. Má schopnost natáčet se za světlem a zachycuje vzdušnou vlhkost tak, že se pod sporou zvyšuje turgor (často 7 atm a více). Když vakuola ve sporangiu zduří při zvýšení osmotického tlaku, dojde k prasknutí struktury a k vystřelení sporangia na vzdálenost pár centimetrů až 2 m (150-600 km/h) od mateřské houby. Klastr spor je vystřelen a spory jsou odnášeny pryč proudem vody a uvolněny směrem k nejvyšší intenzitě světla, tedy do otevřeného vzduchu, kde je nejpravděpodobnější, že proud vzduchu způsobí další disperzi.



Obr. 12: **Pilobolus** (zdroj: <http://www.realmonstrosities.com/2012/07/hat-thrower-fungus.html>)

Tento vystřelovací mechanismus je využíván také některými parazitickými nematody (včetně plicivek rodu *Dictyocaulus*, které parazitují v průdušnicích a plicích různých býložravců). Larvy vyloučené jedním býložravcem vylezou na sporangia *Pilobolus* a jsou vystřelena spolu s ní.

U většiny **ascomycet** jsou askospory také aktivně uvolňovány. Ascus při zrání zduří a praskne na vrcholu, vystřelující spory do vzduchu na vzdálenost několika milimetrů až centimetre. Prasknutí je způsobené změnou osmotického tlaku při přeměně glykogenu na cukry. Některé askomycety „bafají“ za současného rozbití velkého počtu asků a s uvolněním viditelného oblaku spor. Bafnutí může být způsobeno změnami environmentálních podmínek (světlo, vlhkost, teplota).

Basidiomyceta ***Sphaerobolus*** (hrachovec) roste také na trusu a následuje *Pilobolus* a askomycety. Basidiospory jsou uvolněny, když vnitřní zduřelá vrstva vegetativní hyfy švihne zevnitř a ven vystřeluje masu spor až několik metrů směrem nahoru.



Obr. 13 Sphaerobolus : (zdroj: <http://www.mykologie.net/index.php/houby/podle-morfologie/gasteromycetes/item/359-sphaerobolus-stellatus>)

### 5.3 Přežívání ve vzduchu

Po uvolnění do vzduchu spory i vegetativní buňky bojují o přežití, většina mikrobů přežije pouze velmi krátký transport atmosférou. Jen málo mikrobů přežije delší transport především kvůli desikaci (extrémní vysušení). Někteří mikrobi mají adaptace umožňující delší expozici desikačním podmínkám a expozici UV záření. Organismy přenášené vzduchem na prachových nebo půdních částicích mohou být chráněné pigmenty). Kosmopolitní rozšíření některých mikroorganismů je dáno především jejich adaptacemi na atmosférické podmínky a také z důvodu efektivního vzdušného transportu. Mnohé mikroorganismy mohou být transportovány na velké vzdálenosti, některé viry, bakterie a houby přežijí i transport přes oceán.

***Puccinia graminis*** (rez travní) je houba, která u nás přezimuje zimními výtrusy ve slámě, kde na jaře vytváří basidiospory. Ty mohou napadnout pouze mezihostitele a na něm vznikají aecidiospory, které znovu přecházejí na obilniny a trávy. Urediospory, které vznikají na obilnině, jsou ihned klíčivé a přenášejí se vzdušnými proudy na velké vzdálenosti. Na zrajícím obilí se tvoří zimní výtrusy (teleutospory).

#### 5.4 Kvantifikace mikroorganismů ve vzduchu

Ke kvantifikaci mikrobů ve vzduchu slouží několik metod. Můžeme kultivovat mikroorganismy spadem na kultivačních miskách, avšak tato metoda zvýhodňuje bakterie, kvasinky a některé houby. Další možností jsou přímé počty, kde se používá mikroskopické sklo s lepkavým povrchem připevněné na letadle při proletu atmosférou, i tato metoda však zvýhodňuje spory hub. Vhodnější jsou metody filtrovací, kde se určitý objem vzduchu prosaje přes filtry s póry 0,5  $\mu\text{m}$ . Filtr je poté vložen na vhodné médium a kultivován ke zjištění přímého počtu mikrobů. Impingerová metoda je založena na prosátí vzduchu tryskou ponořenou do kapaliny, v níž dochází k zachycení mikroorganismů obsažených ve vzduchu. Obvykle se do výšky 3000m nachází cca  $10^1 - 10^4$  mikrobů/ $\text{m}^3$  a častým nálezem je např. *Cladosporium*.

Sezónní změny ve společenstvu mikrobů jsou detekovatelné také v atmosféře, např. v severní hemisféře jsou houby četnější v období červen – srpen, bakterie naopak dominují na jaře a na podzim. Mikrobi mohou být odstraněni z atmosféry různými způsoby, např. gravitační sedimentace, odstranění deštěm nebo jinými srážkami (po bouřce dochází k redukci mikrobů ve vzduchu).

## 6. LITOEKOSFÉRA

Litoekosféra představuje svrchní část Země, pokrytou půdou, sedimenty, skalami a horninami. Půda stejně jako skály – ať již vyvřelé (žula, čedič), sedimentární (vápenec, pískovec, břidlice) či metamorfované (rula, mramor), poskytuje vhodný habitat pro omezené množství mikrobů. Bakterie, řasy, houby a lišejníky kolonizují povrch skal a mnohé z nich rozpouští minerály působením organických kyselin a chelatačními činidly, čímž podporují vznik půd. Bakterie a houby lze často najít ve štěrbinách zadržujících vodu, na povrchu pobřežních skal se vyskytují převážně sinice a řasy.

Půda se vytváří z tzv. matečné horniny (podkladový skalní masív) fyzikálními, chemickými a biologickými silami, tj. zvětráváním. Nejprve se vytvoří regolit (nezpevněný horninový materiál) a z něho pak půda. Vznik půdy je ovlivněn díky pěti faktorům: matečný materiál/hornina, klima, topografie, biologické aktivity a čas. Půda obsahuje nesmírně různorodé mikrobiální komunity, umožňuje a podporuje růst rostlin, a mikroorganismy významně přispívají k úrodnosti půdy, díky schopnosti podpořit jejich růst. Rostliny mají naopak velký vliv na mikrobiální komunity v půdě, rostlinný pokryv je významným faktorem v určení typu a množství mikrobů v půdě. Rostliny produkují částečně živiny pro půdní mikroby v podobě tzv. kořenových exudátů, výměšků organických látek.

### 6.1 Vlastnosti půdy

Při vývoji z regolitu se vytváří oddělené horizonty, na povrchu leží organický horizont (O) nad minerální půdou – humus, tvořený zbytky rostlin a živočichů. Pod ním leží aluviální horizont (A), kde se minerální složka promíchává s humusem. Eluviální horizont (E) je minerální horizont blízko povrchu půdy, kde dochází k maximálnímu vymývání a vyluhování minerálů. Iluviální horizont (B) je místo depozice, maximální akumulace oxidů železa, hliníku a křemičitých jíílů. C horizont již není příliš ovlivněn biologickou aktivitou, pod ním leží už regolit a matečná hornina.

Bez ohledu na horizonty půda obsahuje různé množství jílových, prachových a písčitých částic. Textura půdy je významná vlastnost pro ekologii mikroorganismů, určuje povrchovou plochu, která je k dispozici jako habitat pro růst mikrobů. Půdy s větším obsahem jíílů mají mnohem větší povrchovou plochu než písčité půdy. Jíl je tvořen jílovými koloidy s významnými fyzikálními a chemickými vlastnostmi, které mohou ovlivnit složení



společenstva mikrobů v daném půdním habitatu. Výrazný vliv na půdní strukturu má také složení půdních koloidů. Půdní koloidy jsou tvořeny jílovými částicemi a humusovými látkami. Jílové minerály i humusové látky mají rozdílné schopnosti oddisociovat vodík.

Textura půdy je důležitá vlastnost pro rostliny i mikroby. Půdy s dominancí jílových částic mají vysokou vodní kapacitu (maximální a polní /kapilární/ vodní kapacita) a kationtovou výměnnou kapacitu. Těžké půdy s výrazným podílem jílu, mají tendence k zamoření a anoxickým podmínkám, naopak je tomu u písčitých půd. Textura je ovlivňována také pevného organického materiálu (SOM – soil organic matter, kam patří mikrobiální biomasa, rostlinný opad a humus). Půda je permanentní rezervoár organického uhlíku a chemicky vázaných živin a SOM bývá určována jako úbytek hmotnosti při žlhaní.

Chemické vlastnosti půd jsou důležité nejen pro mikroby a jsou ovlivněné hlavně půdní organickou hmotou (SOM), tvořenou zbytky živočichů, rostlin a mikrobů a huminovými látkami. Huminy vznikají, když se organická hmota přemění natolik, že původní materiál už není rozeznatelný. V minerálních půdách je to méně než 10 % hmotnosti a jde o náhodné polymery. Zpravidla se jedná o látky sestávající se z jednoduchých i kondenzovaných aromatických, heterocyklických a chinonových kruhů spojených uhlíky pomocí étero-, amino- a azo- vazbami. Na kruzích jsou rozmanité **funkční skupiny**, zejména karboxylové, fenolické hydroxily a karbonylové skupiny. K tomuto základu jsou připojené AK, peptidy, cukry, fenoly a vše je navzájem zesíťované. Tím vzniká 3D houbová struktura, která lehce váže vodu, ionty, a organické molekuly a může chemicky vázat další vhodné komponenty ke svým reakčním funkčním skupinám. Organické sloučeniny včetně většiny chemických látek vytvořených člověkem se můžou navázat nebo být absorbovaná na huminové substance, a dokonce byly získány z huminových látek aktivní enzymy.

**Geneze huminových** látek je dvoustupňový proces zahrnující především mikrobiální degradaci organických polymerů na monomery a následnou polymerizaci spontánními chemickými reakcemi, autooxidací a oxidací katalyzovanou mikrobiálními enzymy (např. lakázy polyfenoloxidázy a peroxidázy). Struktury aromatických kruhů, které slouží jako stavební bloky jádra huminových kyselin a mohou být odvozeny z mikrobiální degradace ligninu, nebo mohou být syntetizovány různými mikroorganismy z jiných uhlíkatých substrátů. Huminové materiály jsou ve stavu dynamické rovnováhy, kde je jejich postupná degradace kompenzována jejich syntézou. Půdy obsahují velmi rozdílná množství

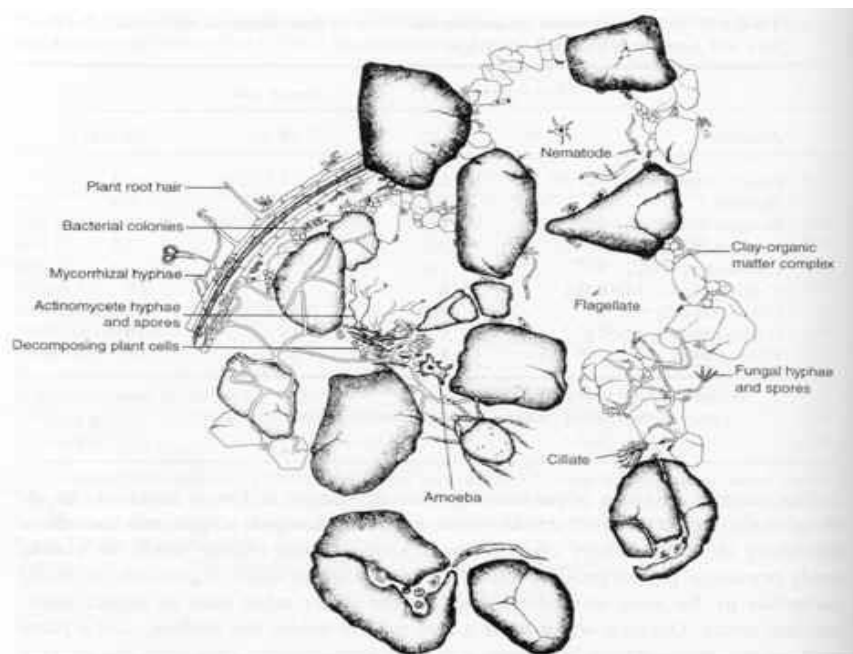
chemických forem organického C, organického a anorganického N a přístupného anorganického P.

**Složení půdní atmosféry** se velmi liší půdu od půdy. Půdní atmosféra se nachází v pórech mezi půdními částicemi a objemová hmotnost je měřítkem stěsnání půdních částic a určuje rozsah prostoru, který může být zaplněn půdním vzduchem. Někdy mohou být póry zaplněné vodou, která pak nahrazuje vzduch, některé vrstvy půdy jsou aerobní (obsahují kyslík), jiné anaerobní. Dokonce v aerobních vrstvách jsou oblasti bez volného kyslíku. Obsah kyslíku v půdním vzduchu určuje do značné míry typ metabolismu, který zde může probíhat, i chemických transformací, které může půdní mikroflóra provádět. Koncentrace CO<sub>2</sub> v půdním vzduchu jsou obecně o 1-2 řády vyšší než v přiléhajícím vzduchu a jsou závislé na difúzi plynů a mikrobiální respiraci. Koncentrace CO<sub>2</sub> se zvyšuje a koncentrace O<sub>2</sub> snižuje s hloubkou půdního sloupce. V půdách deficitních na kyslík se ve větší koncentraci vyskytují další plyny jako CH<sub>4</sub> (metanogeneze), H<sub>2</sub>S (anaerobní redukce sulfátů).

## 6.2 Půdní mikrobiální komunity

Půda představuje vhodný habitat pro mikroby, kteří vytváří kolonie na půdních částicích. V půdě je více mikrobů než ve vodních ekosystémech, běžně se zde nachází 10<sup>6</sup>-10<sup>9</sup>/cm<sup>3</sup>. Půda obsahuje viry, bakterie, houby, řasy i protozoa, a díky všeobecnému dostatku organické hmoty převažují heterotrofové, obzvláště v horním horizontu bohatém na organické zbytky autochtonní mikroflóra toleruje a roste za vysokých koncentrací organických látek. Je zde typická také vysoká růstová rychlost a aktivita na jednoduchých, lehce využitelných substrátech jako jsou rostlinné a živočišné zbytky a exkrementy. Pro tyto mikroby je charakteristická přerušovaná aktivita s neaktivními odpočinkovými stádii – *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Aspergillus*, *Mucor*. Autochtonní mikroflóra je schopná využívat odolné huminové látky a vykazuje pomalou, ale konstantní aktivitu, většinou se jedná o G-tyčky a aktinobakterie. Ryze alochtonní zástupci, např. humánní a zvířecí patogeny, nenacházejí v půdě dobré růstové podmínky. V půdě se nachází mnoho mikrohabitátů a je těžké popsat adaptace na půdní podmínky, protože na jednom místě může být více environmentálních faktorů, které zvýhodňují různé populace. Bakterie mohou být obligátní aerobové, fakultativní anaerobové, mikroaerofilové, obligátní anaerobové a jednotlivé půdy mohou zvýhodňovat bakteriální populace s určitými metabolickými schopnostmi (zaplavené

půdy – fakultativní a obligátní anaerobové). Podmínky v některých půdách značně omezují výběr mikrobiálních populací, které zde mohou růst extrémně v pH, polární půdy, pouštní půdy. Obecně lze konstatovat, že v půdě se nachází více G+ bakterií než v akvatických habitatech.



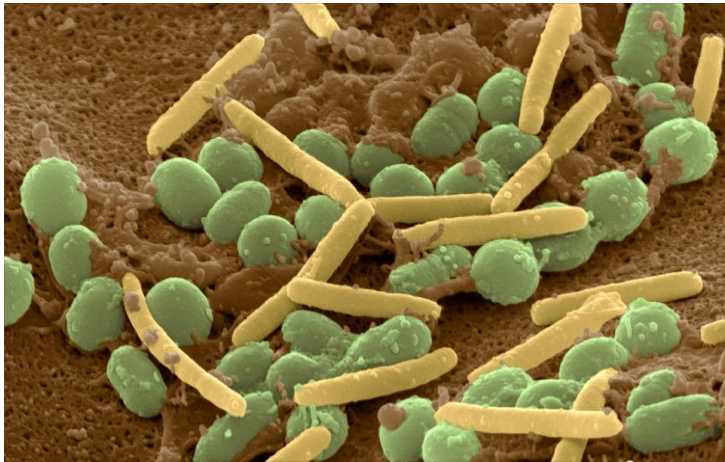
Obr. 14: Půdní mikroorganismy

(zdroj: [https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/detailfull/soils/health/biology/?cid=nrcs142p2\\_053868](https://www.nrcs.usda.gov/wps/portal/nrcs/detailfull/soils/health/biology/?cid=nrcs142p2_053868))

Mezi běžné **bakteriální rody** nacházející se v půdě patří rod *Acinetobacter*, *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Brevibacterium*, *Caulobacter*, *Cellulomonas*, *Clostridium*, *Corynebacterium*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Mycobacterium*, *Pseudomonas*, *Staphylococcus*, *Streptococcus*, *Xanthomonas*. Můžeme však pozorovat velké rozdíly v zastoupení jednotlivých rodů v jednotlivých půdách.

**Aktinobakterie** mohou tvořit 10-33% všech bakterií v půdě, nejčastější rody jsou *Streptomyces* a *Nocardia*. Rody *Micromonospora* a *Actinomyces* jsou také původní půdní bakterie, ale mají nižší zastoupení. Aktinobakterie jsou relativně odolné vůči vysychání, přežijí i období sucha v pouštních půdách, mají raději alkalickou nebo neutrální reakci a jsou citlivé na kyselé pH.

**Myxobakterie** se nacházejí hlavně na organické hmotě v lesních půdách, např. *Myxococcus*, *Chondrococcus*, *Archangium*, *Polyangium*.



Obr. 15: Myxococcus (zdroj: <http://newsinfo.iu.edu/web/page/normal/assets/9155.html>  
tip: <https://www.prirodovedci.cz/biolog/clanky/mnohobunecne-bakterie-a-maliny-s-kompasem>)

V půdě hrají také velmi významnou roli funkční skupiny mikroorganismů, především **fixátoři dusíku**. Významný je rod *Azotobacter* i *Clostridium*, také *Rhizobia* a *Bradyrhizobia*. V půdě se nalézají i mnoho rodů řas až  $10^6$ /g půdy, které jsou většinou malé a jednobuněčné. Mezi hlavní zástupce patří *Chlorophycophyta*, *Rhodophycophyta*, *Euglenophycophyta*, *Chrysophycophyta*, většina se nachází na povrchu nebo v několika povrchových milimetrech půdy.

**Sinice, fotoautotrofní bakterie** (*Anabaena*, *Calothrix*, *Chroococcus*, *Cylindrospermum*, *Lyngbya*, *Microcoleus*, *Nodularia*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Plectonema*, *Schizothrix*, *Scytonema*, *Tolypothrix*) také tvoří nepostradatelnou součást půdní mikroflóry a někteří zástupci (*Nostoc*) poskytují i fixovaný dusík a organický uhlík. Sinice tvoří krustu na půdách bez vegetace a tak ji stabilizují.

Alochtonní organismy do půdy z různých zdrojů ze vzduchu, hydrosféry nebo s rostlinnými a živočišnými zbytky, jako např. *Agrobacterium*, *Corynebacterium*, *Erwinia*, *Pseudomonas*, *Xanthomonas* s infekčním rostlinným materiálem, s trusem zvířat nebo s odpadní vodou. Za normálních podmínek alochtonní organismy rychle eliminovány, ale někdy mohou přežít delší dobu (endospory).

**Houby** tvoří významnou část půdní mikroflóry, většinu typů hub je možné najít v půdě jako volně žijící nebo jako součást mykorrhizy. Nejvíce hub se nachází v horních 10 cm půdy v dobře provzdušněných kyselých půdách, velice málo pak pod 30 cm. Nejčastěji se

vyskytují houby nedokonalé (*Aspergillus*, *Geotrichum*, *Penicillium*, *Trichoderma*), ale i četné askomycety a bazidiomycety. Často je obtížné houby izolovat a identifikovat (zvl. u mykorhizy). I **kvasinky** časté v půdě (většinou Deuteromycota), nejčastěji *Candida*, *Rhodotorula*, *Cryptococcus*. Některé druhy byly vyizolované jen z půdy, např. *Lipomyces*, *Schwanniomyces*, *Kluyveromyces*, *Schizoblastosporion*, *Hansenula*, *Cryptococcus*.

Většina hub v půdě je oportunistických (zymogenních), rostou za příznivých podmínek, tj. adekvátní vlhkost, aerace a relativně vysoká koncentrace využitelného substrátu. Mnoho hub metabolizuje uhlovodíky (včetně polysacharidů), ale jen málo je schopno degradovat lignin. Pro houby je typická dormance; některé houby mohou být dormantní i desítky let, často ve formě dormantních struktur, ale i mycelium může být v půdě metabolicky inaktivní.

V půdách se často můžeme setkat s fungistatickými podmínkami, s výjimkou hlubokých půdních horizontů, kyselých půd a chladných půd. Po přidání metabolizovatelného organického materiálu se fungistatický stav ukončí. Fungistatický efekt je spojený s mikrobiální činností a sterilizace ho odstraní, stále ale není jasná podstata tohoto jevu. Velká absorpční kapacita půd a množství jejich mikrohabitátů má výrazný vliv na interakce mezi bakteriemi a houbami.

**Protozoa** jsou významní predátoři bakterií a řas a v půdě se vyznačují malou velikostí i malou diverzitou ve srovnání s podmínkami ve vodě. Aby bylo protozoum prohlášeno za půdní, musí se zde najít ve vegetativním stádiu (nestačí cysty). Bičíkaté protozoa dominují půdní habitat. Všeobecně je zde  $10^4$ - $10^6$ /g půdy, nejvíce pak ve svrchních 15 cm, protože vyžadují dost kyslíku.



Obr. 16: Protozoa (zdroj: <https://biologydictionary.net/protozoa/#prettyPhoto>)

### 6.3 Hlubší vrstvy litoekosféry

Mikrobiálně nejaktivnějších je vrchních 15 cm půdy (ornice), pak abundance klesá, kvůli nedostatku živin (není zde dost světla pro fotosyntézu a vyluhuje se sem málo živin). Dříve se předpokládalo, že litoekosféra končí na matečné hornině, v 80. letech minulého století se ale tento názor změnil (v souvislosti s výzkumem těchto vrstev jako možného úložiště nebezpečných odpadů). Výzkum hlubších vrstev litosféry je náročný, vrtné soupravy je třeba modifikovat, aby se zabránilo mikrobiální kontaminaci, kvůli anaerobům je třeba do vrtů aplikovat argon. Vyvrtané vzorky je třeba skladovat a zpracovávat za speciálních podmínek kvůli prevenci kontaminace a deteriorace. Při vrtání se aplikují speciální stopovací látky, jen když tyto jsou nepřítomné, je vzorek prohlášen za nekontaminovaný. Mikrobi byli objeveni ve všech hloubkách, kde byla voda a teplota ve vhodném rozsahu. Nejhlubší vzorky s mikroby byly získány z hloubek kolem 4 km a zpravidla se jednalo o termofilní, fermentativní bakterie; nejčastěji šlo o anaerobní sulfát redukující a metanogenní bakterie.

**Aquifer** vzniká souvislou akumulací podzemních vod v hornině, artéská voda je podzemní voda v napjaté zvodni, která má výtlačnou výšku hladiny podzemní vody nad úrovní zemského povrchu. Tak vznikají artézské studně, kde voda vytéká pod tlakem, což umožní vypláchnutí vrtu před odběrem vzorku. Mnoho mikrobů bylo získáno z vod více než 10.000 let starých. Zatím není zcela vyřešena otázka, na jakých zdrojích energie a živin zde přežívají, často se zde mikrobi nacházejí v počtech  $10^6$ - $10^8$ /ml, většinou heterotrofové. Organický uhlík se zde může vyskytovat v plynné formě a jiné rozpuštěné organické látky se do aquiferů mohou dostávat z fosilního plynu, ropy, nebo ložisek lignitu. Bylo také pozorováno, že spodní voda reagovala s redukčními bazaltickými horninami za vzniku vodíku, který podporoval rozvoj metanogenní komunity.

### 6.4 Extrémní habitaty

Takové habitaty charakterizuje extrémní teplota, pH, salinita, tlak, desikace a dříve se předpokládalo, že jsou bez života. Studené prostředí v polárních oblastech se vyznačuje velmi nízkými teplotami, což způsobuje velmi pomalý růst a relativně malé populace mikrobů. Teplota půdy v tundře se nachází po většinu roku pod bodem mrazu a pod ní leží permafrost. V arktické oblasti jsou dominantní lišejníky a jiné organizmy adaptované

pomalému růstu, které často tvoří hlavní pokryv půd a zdroj potravy pro zvířata.

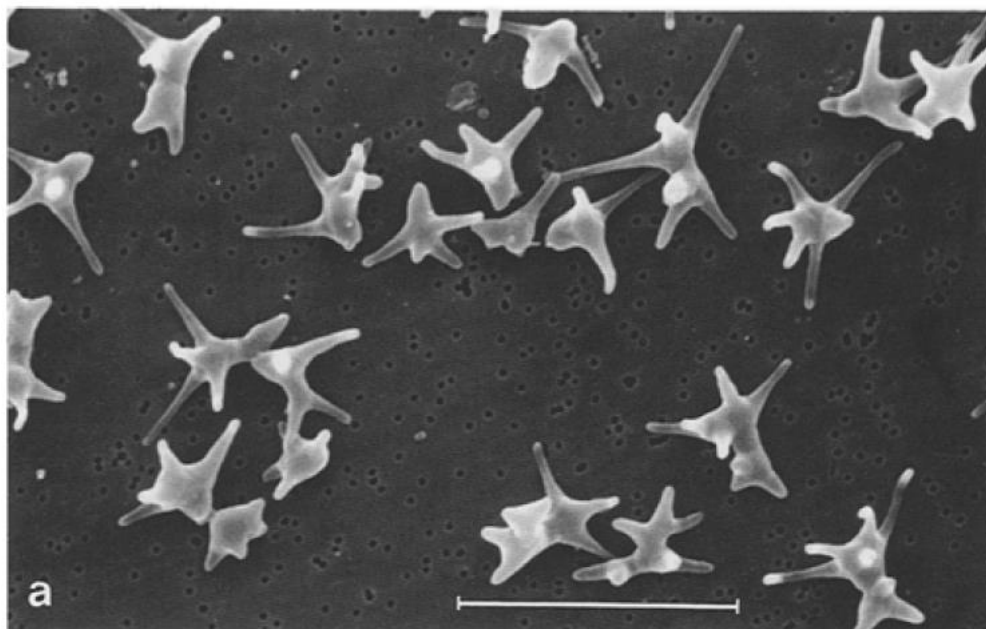
Antarktické oblasti jsou ještě extrémnější, jsou velmi chladné a suché. Mnohé organismy žijí proto endoliticky, rostou v horninách, kde jsou částečně chráněny proti nepříznivým podmínkám. Často se zde nacházejí kvasinky (vysoká koncentrace lipidů) a bakterie tvořící endospory. Endolitické bakterie s endosporami se nacházejí často také v horkých pouštních oblastech.

Stavební bloky jádra huminových kyselin mohou být odvozeny z mikrobiální degradace ligninu, nebo mohou být syntetizovány různými mikroorganismy z jiných uhlikatých substrátů. Huminové materiály jsou ve stavu dynamické rovnováhy, kde je jejich postupná degradace kompenzována jejich syntézou. Půdy obsahují velmi rozdílná množství chemických forem organického C, organického a anorganického N a přístupného anorganického P.

**Složení půdní atmosféry** se velmi liší půdu od půdy. Půdní atmosféra se nachází v pórech mezi půdními částicemi a objemová hmotnost je měřítkem stěsnání půdních částic a určuje rozsah prostoru, který může být zaplněn půdním vzduchem. Někdy mohou být póry zaplněné vodou, která pak nahrazuje vzduch, některé vrstvy půdy jsou aerobní (obsahují kyslík), jiné anaerobní. Dokonce v aerobních vrstvách jsou oblasti bez volného kyslíku. Obsah kyslíku v půdním vzduchu určuje do značné míry typ metabolismu, který zde může probíhat, i chemických transformací, které může půdní mikroflóra provádět. Koncentrace  $\text{CO}_2$  v půdním vzduchu jsou obecně o 1-2 řády vyšší než v přiléhajícím vzduchu a jsou závislé na difuzi plynů a mikrobiální respiraci. Koncentrace  $\text{CO}_2$  se zvyšuje a koncentrace  $\text{O}_2$  snižuje s hloubkou půdního sloupce. V půdách deficitních na kyslík se ve větší koncentraci vyskytují další plyny jako  $\text{CH}_4$  (metanogeneze),  $\text{H}_2\text{S}$  (anaerobní redukce sulfátů).

## 7. HYDROEKOSFÉRA

Hydrosféra představuje vodní tělesa, vyskytující se na anebo pod povrchem Země. Hydrosféra je mnohem vhodnější prostředí pro mikroby než atmosféra. Ve vodě, na rozdíl od atmosféry, převládají převážně autochtonní mikrobi, schopní růst při nízké koncentraci živin. Většina je pohyblivá a některé (např. prostékaté bakterie) mají nezvyklý tvar s výběžky. Tato adaptace zvyšuje poměr plochy povrchu k objemu a je mnohem účinnější pro příjem nízkých koncentrací živin. Vodní ekosystémy můžeme rozdělit na mořské, sladkovodní a umělé – antropogenní.



Obr. 17: Prosthecates (zdroj: <http://microbestiary.org/portfolio-item/bacteria/>)

### 7.1 Mořské ekosystémy

Při srovnání s typickými sladkovodními ekosystémy je koncentrace nutrientů v otevřeném oceánu často velmi nízká (N, P, Fe) a počty buněk jsou typicky nižší v oceánu než ve sladkovodních prostředích. Ale protože jsou oceány rozsáhlé, celková fotosyntéza a produkce kyslíku z nich dělá největší primární producenty. Estuária jsou místa setkávání mořské vody a sladké vody z řek a pramenů a nazývají se také brakické vody. Oblast, kde dochází k přechodu mezi dvěma ekosystémy, se nazývá ekoton. Ekotony jsou obvykle



druhově bohatší než jednotlivé ekosystémy, protože hostí druhy obou a často se zde vyskytují gradienty fyz.-chem. parametrů i druhového složení.

Estuária, tj. ústí řek jsou tedy produktivnější než oceány nebo sladkovodní prostředí. Dochází zde k ukládání živin nesených řekami, ačkoliv i ty jsou pod vlivem přílivu – živiny přinesené řekami oscilují s přílivem a odlivem v ústích, výsledný pohyb je ale směrem do otevřeného moře. Estuárium je velice variabilní prostředí s měnící se teplotou, salinitou, pH i obsahem organických látek. V typickém ústí je gradient salinity 5-25 ‰. Rozlišení mezi autochtonními a alochtonními organismy je obzvlášť obtížné, nejlépe adaptované organismy musí být tolerantní k celé řadě environmentálních faktorů. Právě sladkovodní i mořské organismy jsou jen přechodnými obyvateli ústí řek. Produktivita ústí je vysoká, fotosyntéza téměř vždy převyšuje respirační aktivitu, velké části ústí jsou přerostlé polo-ponořenými vyššími rostlinami.

Slaniska vznikají v místech, kde fyzikální konstrukce ústí má za následek, že živiny vstupující do ústí, nebo zde vytvořené, jsou zde „uvězněné“. Často se vyskytují podél kontinentálního šelfu, ale většina živin přichází z pevniny ve formě odtoku srážkové vody. Slaniska mohou být i vnitrozemské, vzniklé u vývěru minerálních pramenů.

### **Charakteristiky a stratifikace oceánů**

Podmínky v mořských ekosystémech jsou většinou velice uniformní, díky různým mechanismům, které způsobují kontinuální mísení vodních mas, např. příliv, vodní proudy, a termohalinní cirkulace. Hluboké proudy vznikají z rozdílů v teplotě a salinitě, které vytváří rozdíly v hustotě vody – hustota vodních mas způsobuje termohalinní proudy, které míchají vodní masy vertikálně.

Termohalinní cirkulace má počátek v subtropické oblasti jižního Atlantiku – zde dochází k velkému výparu a voda je nahrazována studenou vodou proudící směrem od Antarktidy. V rovníkové oblasti se tato voda otepluje, ale díky výparu se zvětšuje její salinita, a proto se noří do hloubek kolem 800 m a putuje Atlantikem dál až k Islandu. Teplo odevzdá výměník u Islandu, tím ztěžkne a putuje v hloubce zpět podél dna Atlantiku, až opět narazí na cirkumantarktické proudy. Přenos vody mezi severním Atlantikem a severním Pacifikem trvá cca 500–1000 let, celá globální cirkulace pak 1500 let.

Změna v termohalinní cirkulaci může podmínit změny klimatu v měřítku století a tisíciletí, především díky pohlcování atmosférického CO<sub>2</sub> v oceánech. Anomálie

povrchových teplot oceánů významně ovlivňují klima Evropy (např. NAO – North *Atlantic oscillation*), Afriky a Jižní Ameriky.

Příliv a odliv, způsobený gravitací Měsíce a Slunce má za následek pravidelné zaplavování a expozici pobřežních habitatů, perioda je cca 12,5 hodiny a na většině míst se příliv a odliv objevuje 2x denně. Oceánské proudy vznikají vlivem větrů a rotace země, rotační síla země a zemské překážky mají za následek převážně cirkulární systém proudů. Procesy v oceánech a interakce s atmosférou podmiňují rozvrstvení oceánu. Na povrchu vzniká směšovací povrchová vrstva, která několik desítek metrů směrem k pólům a 100–200 m na rovníku. Ve směšovací povrchové vrstvě je pohyb vody podmíněn působením větru, vznikají mořské proudy a povrchové víry. Termoklinní vrstva je zvrstvená a působí jako bariéra mezi teplejší povrchovou a chladnější hlubší vrstvou, s hloubkou stabilně klesá teplota a roste hustota. V hluboké vrstvě je voda studená a hustá, pohyb vody zde souvisí s kolísáním hustoty v důsledku rozdílů v salinitě a teplotě.

I přes vysokou uniformitu podmínek jsou patrné určité horizontální zóny. Litorální (přílivová) zóna na pobřeží je podrobena pravidelnému zaplavování a vysychání při přílivu a odlivu. Neritická zóna sahá od úrovně odlivu po kontinentální práh zhruba do hloubky 200 m. Voda je zde stále ještě dobře okysličená, tlak nízký a teplota i salinita relativně stabilní. Vzhledem k těmto parametrům a dostatku světla, je to místo výskytu většiny mořského života. Oceánská zóna představuje cca 65% otevřené plochy oceánů a je na život poměrně chudá.

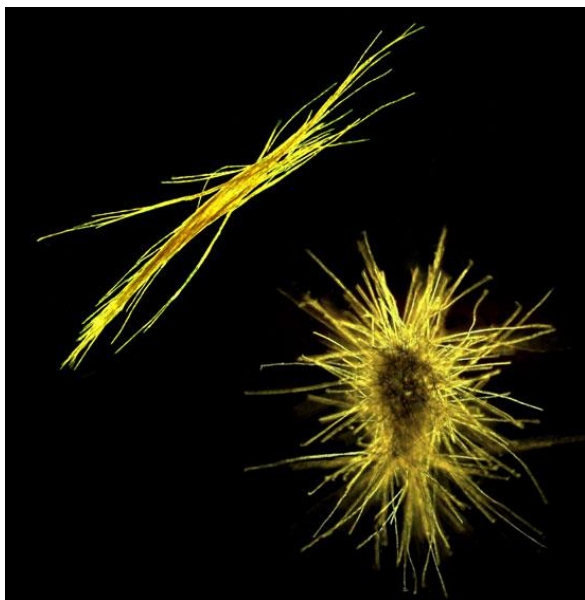
Bentická oblast je vymezena dnem a jeho sedimenty bez ohledu na vrstvy nad ním. Chladné bentické oblasti oceánů způsobují krátkou generační dobu v hodinách i dnech a velmi pomalý metabolismus (potopená ponorka Alvin byla vylovená po několika měsících a masové sendviče stále jedlé). V polárních mořích nacházíme spíš psychrotrofní organismy než psychrofilní, fyziologicky všestranné organizmy (ne specializované), aby déle přežily. Využívají četné organické substráty, především uhlovodíky, hlavně v letních měsících (rozsivky na spodní straně ledu). Ve tmavých zimních měsících využívány proteiny a lipidy z detritu.

Oceány obsahují téměř každý v přírodě se vyskytující prvek, většina se nachází v extrémně nízkých koncentracích. Prvky základní pro mikrobiální růst (N, P, Fe) se zde objevují jen ve stopovém množství (méně než 1ppm). Salinita oceánů se pohybuje kolem 3,3–3,7 ‰ NaCl,

pH 8,3 – 8,5. Teplota vody v hloubce 100 m a níž bývá mezi 5-0 °C, sezónní fluktuace není větší než 20 °C a maximální teplota v oceánech se pohybuje do 35 °C.

### Mikroorganismy v oceánech

Mezi hlavní místa výskytu v otevřeném moři patří vodní sloupec a mikrobi v něm volně suspendované, mořský sníh, hydrotermální prameny, dnové sedimenty a epibionti. Otevřené moře má poměrně malou produktivitu, cca 40 % čistá primární produkce (NPP) na Zemi a nejproduktivnější jsou koráli a chaluhy. V otevřených oceánech dochází k limitaci růstu N a P (v terestrických ekosystémech je běžná limitace C).

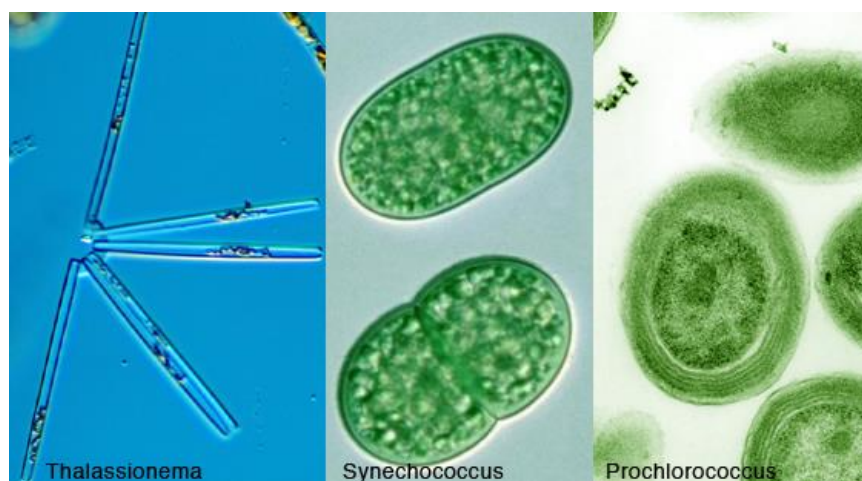


Obr. 18: Sinice *Trichodesmium*, významný fixátor dusíku v oceánech (zdroj: <https://phys.org/news/2009-09-mystery-marine-microbe-source-rare.html>)

Navzdory nízké úrovni anorganických nutrientů a organického uhlíku je v oceánských vodách rozptýleno významné množství prokaryotických buněk – mezi  $10^5$  a  $10^6$ /ml. Počet buněk cca  $10^5$ /ml v povrchové vodě moře znamená, že oceán poskytuje útočiště  $3.6 \times 10^{29}$  mikrobiálních buněk s celkovým obsahem uhlíku v buňkách cca  $3 \times 10^{17}$  g. V jednom mililitru je přítomno asi  $10^4$  velmi malých eukaryotických buněk a odhadnuto asi  $10^{30}$  virů ve světovém oceánu. Jedním z nejpočetnějších mikroorganismů je SAR11- člen skupiny  $\alpha$ -proteobakterií nalezen díky namnožení genů rRNA z téměř všech vzorků otevřených oceánů na světě a pomocí techniky FISH (fluorescentní in-situ hybridizace). SAR11 je pojmenovaný po Sargasovém moři, kde byl poprvé nalezen a představuje celkově 25 až 50%

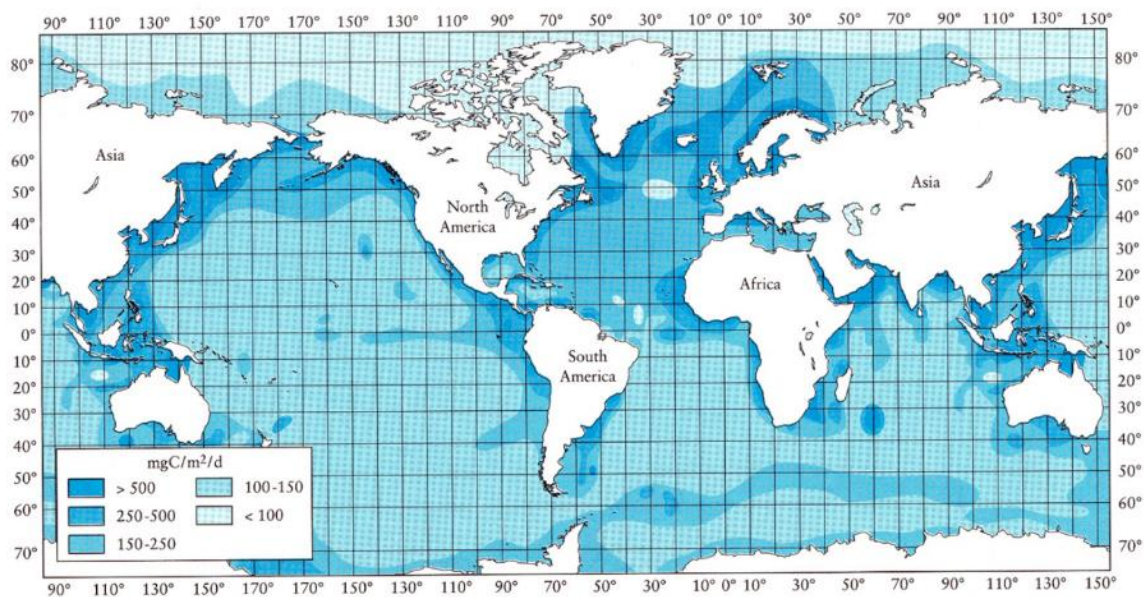
prokaryotního společenstva v povrchových mořských vodách v pobřežních vodách i na otevřeném oceánu.

Organismy plovoucí na povrchu moří a oceánů – bakterie a řasy, můžeme nazývat pleuston. Žijí v nejvrchnější části mořské ekosféry, ve vrstvě povrchového napětí. Je známo, že podíl bakterií pleustonu využívající karbohydráty je vyšší než u bakterií nižších vrstev vody. Mezi hlavní zástupce pleustonu patří *Pseudomonas* a různé pigmentované rody jako *Erythrobacter*, *Erythromicrobium*, *Protaminobacter*, *Roseobacter*. Také populace primárních producentů, včetně sinic (*Trichodesmium*), rozsivek (*Rhizosolenia*) a plovoucích Phaeophyt (*Sargassum*). Nebyl nalezen jasný důkaz, že by byl některý rod řas speciálně adaptován na život v pleustonu, někdy jsou zde nalezeni reprezentanti hub a protozoí spolu s různými makroskopickými bezobratlými.



Obr. 19: Oxygení prokaryota (zdroj: <https://www.sailorsforthesea.org/programs/ocean-watch/citizen-science-cruisers>)

Distribuce primární produkce ve světovém oceánu je nerovnoměrná. Nejběžnějšími rody sinic jsou *Prochlorococcus* a *Synechococcus* (oxygení prokaryota obsahující chlorofyl a) a mohou dosáhnout hustoty  $10^4$  to  $10^5$  buněk/ml na povrchu oceánů. Pikoplankton (planktonní mikroorganismy velikosti mezi 0.2 - 2.0  $\mu\text{m}$ ) může představovat 20 až 80% celkové biomasy fykoplanktonu. V tropických a subtropických oceánech jsou také rozšířené planktonní mořské sinice *Trichodesmium*. *Trichodesmium* je dusík fixující sinice a fixace dusíku těmito mikroorganismy je hlavní vstup do koloběhu dusíku v mořském prostředí.



Obr. 20: Srovnání produktivity moří (Hoppe et al., 2002)

Při srovnání produktivity polární oblasti, mírného pásu a tropů na severní polokouli, lze vypočítat značné rozdíly. V pásu od 8° severní šířky (27°C) po 20° jižní šířky (23°C) se vyskytuje čistá heterotrofie, to znamená že, bakteriální požadavky na uhlík a respirace převyšují fixaci uhlíku fytoplanktonem. To znamená, že se v těchto oblastech uvolňuje CO<sub>2</sub> do atmosféry.

Významným fenoménem, souvisejícím s přemnožením fytoplanktonu je tzv. **rudý příliv**. Je tvořen obrněnkami (*Lingulodinium polyedrum*) se schopností bioluminescence, tj. oxidace luciferinu za přítomnosti enzymu luciferázy. Tato reakce je vysoce efektivní, vyzařuje se až 96% světla a jen 4% tepla (u moderních výbojek je efektivita jen 10% světla). Přes den je moře viditelně zbarvené do ruda, díky přítomnosti velké biomasy řas, v noci řasa začíná svítit namodralou září. Velké problémy může způsobovat produkce toxinů řasami. Dříve si biologové mysleli, že působení je jen krátkodobé, ale objev tzv. brevetoxinů v roce 2008 potvrdil, že se nervové jedy pocházející z řasy *Karenia brevis* po vdechnutí do plic metabolizují.

Vlny narážející do pobřeží a v řasách obsažené neurotoxiny uvolňují do vzduchu, ve formě aerosolu se pak k lidem u břehu dostávají jedovaté látky, které podle posledních zjištění mohou vyvolávat i rakovinové bujení. Dalším problémem je zvýšená koncentrace těchto jedů v organismech ryb. Přemnožení agresivního planktonu zasáhlo Novou Anglii roku 2005,

důsledky byly dramatické zejména pro rybářský průmysl a řada plavců zasažených řasami dokonce hospitalizována.

### **Mořský sníh**

Mořský sníh je kontinuální sprcha většinou organického detritu v hlubokém oceánu padajícího z horních vrstev vodního sloupce Jeho původ je v pochodech v produktivní fotické zóně. Mořský sníh obsahuje mrtvé nebo živé živočichy a rostliny (plankton), jednobuněčných (rozsivky), fekální materiál, písek a další anorganický materiál. Tyto agregáty rostou během času a mohou dosáhnout centimetrů v průměru a cestují týdny, než dosáhnou oceánského dna. Hlubokomořské organismy silně závisí na mořském sněhu jako na zdroji energie.

Organismy, které osidlují hluboké moře, čelí hned několika extrémům prostředí – nízká/vysoká teplota; vysoký tlak, a extrémně nízký obsah živin. Hlubokomořské mikroorganismy tedy musí být schopné také odolat enormnímu hydrostatickému tlaku spojenému s velkou hloubkou. Tlak vzrůstá o 1 atm na každých 10 m hloubky. Takže organismy žijící v hloubce 5000 m musí být schopné odolat tlaku 500 atm.



Obr. 21: Mořský sníh (zdroj: <https://www.whoi.edu/oceanus/feature/marine-snow-and-fecal-pellets>)

### **Hydrotermální prameny**

Geologicky jsou tyto prameny spojeny s riftovými zónami mořského dna v blízkosti magmatu. Mořská voda pronikající puklinami je míchána s horkými minerály a vypouštěna z pramene. Tyto podmořské horké prameny jsou známé jako hydrotermální prameny.

Chemická analýza hydrotermální kapaliny ukázala velké množství redukovaných anorganických materiálů, včetně  $H_2S$ ,  $Mn_2^+$ ,  $H_2$  a  $CO$ . Živočichové jsou závislí na aktivitě chemolitotrofních bakterií, které rostou na uvolněné anorganické energii z pramenů. Termofilní bakterie a hypertermofilní archea rostou v horkých habitatech (hlubokomořské vývěry, termální prameny), kde se teploty často nad  $100^\circ C$ .

Např. *Pyrodictium brockii*, *Pyrococcus furiosus* preferují optimální teplotu  $105-110^\circ C$ . Různorodé populace archeí byly nalezeny v termálních pramenech v Yellowstone ( $74-93^\circ C$ ), rod *Sulfolobus* nebo *Acidianus* používají anorganické sloučeniny síry k chemolitotrofnímu metabolismu. Bakterie *Thermus aquaticus* je extrémní termofil ( $50-80^\circ C$ ), termofilové se nacházejí v chladnějších vodách nad  $40^\circ C$ . *Bacillus stearothermophilus* preferuje život v horkých pramenech  $55-70^\circ C$ , také termofilní sinice a řasy lze nalézt v těchto prostředích. Mnohé sírné horké prameny mají i nízké pH. Některá archea (*Sulfolobus acidocaldarius*) tolerují i pH pod 2. Rod *Picrophilus* roste v suchých extrémně kyselých prostředích (pH pod 0,5) v Japonsku v půdách zahříváných solfatarickými plyny nad  $55^\circ C$ .

Acidofilní bakterie – např. *Thiobacillus thiooxidans* zase preferuje chladnější, ale kyselý habitat s pH pod 2,0. Také alkalická jezera (pH nad 9,0 a někdy i vysoká koncentrace soli) a alkalické půdy (obsahují  $NaCO_3$  a pH 9-11) hostí extremofilní archea: *Natronobacterium*, *Natronococcus*. Nealkalické archea – *Halobacterium*, *Halococcus*, *Haloarcula*, *Haloferax* – naopak obývají slaná jezera a půdy s neutrální reakcí – vyžadují ale nejméně 1,5M NaCl.

## 7.2 Sladkovodní ekosystémy

Sladkovodní (limnetický) ekosystém lze podle typu habitatu rozlišit na stojatou vodu – lentický habitat, a tekoucí vodu – lotický habitat. Nejvrchnější vrstva hydrosféry je tvořena povrchovou mikrovrstvou s vysokým povrchovým napětím, která představuje rozhraní mezi hydrosférou a atmosférou. V klidných podmínkách mikroorganismy tvoří film nazývaný neuston, kde nalezneme také drobné vodní organizmy zdržující se na povrchové vodní blance nebo pod ní (do hloubky asi 5 cm), některé perloočky, různý vodní hmyz, jeho larvy a kukly.

Podle umístění organismů na anebo pod vrstvou povrchové napětí, lze rozlišit epineuston a hyponeuston. Vzhledem k dostatku světla, oxidu uhličitého i některých minerálních živin a kovů je to vyhledávaný habitat pro fotoautotrofní mikroby, také zde



prospívají sekundární producenti využívající nepolární organické látky. Počet mikrobů v povrchové vrstvě je cca 10-100x vyšší než ve vodním sloupci a bubliny, které procházejí touto vrstvou a praskají na hladině, hrají významnou roli v transportu voda-vzduch u bakterií a virů. Spásáči mají zase prospěch z koncentrované biomasy. Mezi charakteristickou autochtonní mikroflórou neustonů patří řasy, bakterie, houby a protozoa.

Bakterie – *Pseudomonas*, *Caulobacter*, *Nevskia*, *Hyphomicrobium*, *Achromobacter*, *Flavobacterium*, *Alcaligenes*, *Brevibacterium*, *Micrococcus*, *Leptotrix*.

Sinice – *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Microcystis*.

Houby – filamentózní *Cladosporium*, četné kvasinky.

Řasy – *Chromulina*, *Botrydiopsis*, *Codosiga*, *Navicula*, *Nautococcus*, *Proterospongia*, *Sphaeroeca*, *Platychrisis*.

Protozoa – *Difflugia*, *Vorticella*, *Arcella*, *Acineta*, *Clathrulina*, *Stylonychia*, *Codonosigna*.

## Jezera

Habitaty jezera můžeme rozlišit podle množství pronikajícího světla na tři základní zóny. Litorální zóna (pobřežní zóna) je eufotická, tj. vzniká zde čistá primární produkce vlivem dostatku světelného záření. Světlo proniká až na dno, často zde dominují ponořené vyšší rostliny s ukotvenými vláknitými a parazitickými řasami. Limnetická zóna (volná voda) kde jsou dominantními primárními producenty planktonické řasy směrem od břehu sestupuje až do úrovně označované jako kompenzační hloubka – zde ještě je fotosyntéza v rovnováze s respirací, všeobecně jde o hloubku, kam proniká 1 % plné sluneční intenzity. Do hloubkové zóny (profundální) již neproniká využitelné světlo, neexistuje např. v mělkých rybnících.

Mezi hlavní místa výskytu bakterií v jezeře patří neuston, ponořené rostliny (epifytické bakterie), volně suspendované ve vodním sloupci, jezerní sněh či dnové sedimenty.

Podmínky v eufotické zóně přejí růstu fotoautotrofů, naopak organismy v hloubkové zóně – hlavně sekundární producenti většinou závislí na transportu organických látek z vyšších vrstev. Bentický habitat podporuje růst mikrobů – částice živin sedimentují a koncentrují se na povrchu bentického sedimentu. Povrch sedimentu může být aerobní, dochází zde k aerobní dekompozici akumulovaných organických živin. K anaerobnímu

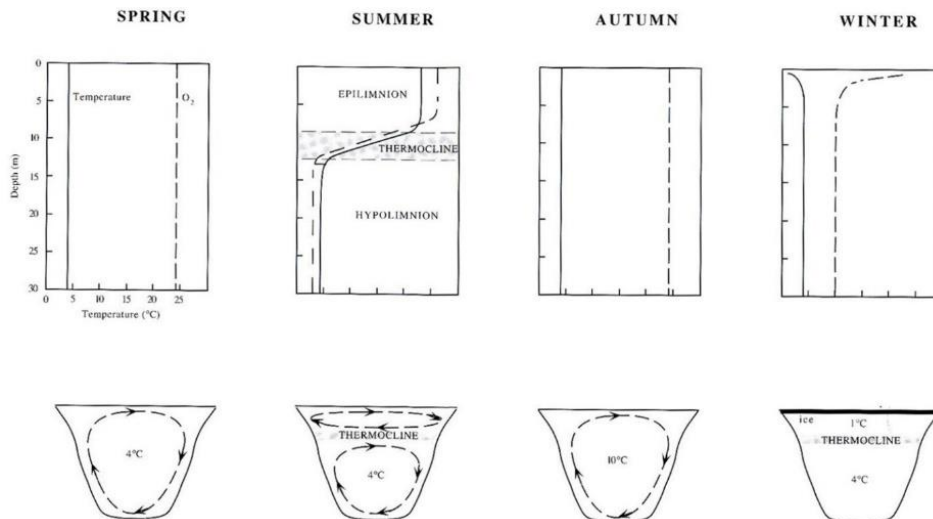


rozkladu dochází na a pod povrchem sedimentů, kde je kyslík vyčerpán – kyslík difunduje jen velice pomalu do pórů sedimentů vyplněných vodou a oxidace organických látek jej rychle využije. Také spodní část vodního sloupce v mnohých sladkovodních jezerech se stává sezónně anaerobní – teplá voda má nižší hustotu. Na jaře slunce zahřeje povrchovou vrstvu vody – vytvoří se tzv. epilimnion, vrstva která je oddělena od spodní studené vrstvy, tzv. hypolimnionu, teplotním gradientem (termoklina), který je charakterizován rychlým poklesem teploty a dochází jen k malému mísení vody.

**Stratifikace vody** je významným faktorem, který ovlivňuje cirkulaci vody ve vodním tělese, dostupnost živin a tím i vlastní oživení. **Termoklina** je přechodná vrstva mezi horní promíchávanou vrstvou, jejíž teplota se blíží povrchové vrstvě na povrchu a hlubokou vodou. Svrchní promíchávaná vrstva a hluboká voda mají relativně vyrovnanou teplotu a termoklina představuje jejich přechodnou zónu.

Epilimnion je v létě teplý a bohatý na kyslík a intenzivní fotosyntetická produkce zde vyčerpá minerální živiny až na úroveň limitující primární produkci. Hypolimnion je zóna vody pod termoklinou, kde panuje nízká teplota i koncentrace kyslíku, špatné pronikání světla limituje fotosyntézu a respirace vyčerpá přítomný kyslík, ale na minerální živiny bývá dost bohatá. Na podzim, s ochlazením epilimnionu na teplotu hypolimnionu, se termoklina rozpadne a výsledkem je úplné promíchání jezerní vody. Touto cestou je hypolimnion znovu oxidován a minerální živiny doplněny v epilimnionu.

Stratifikace vody v jezerech, tedy její promíchávání probíhá za standartních podmínek na jaře a na podzim, souvisí s termální anomálií vody – nejvyšší hustota vody je při 4°C. Jakmile celé jezero dosáhne této teploty, povrchová voda ochlazená pod 4°C neklesne, ale zůstane na povrchu a zmrzne, tím dojde k izolaci celého jezera proti dalšímu ochlazení a ochrany vody ve hloubce, aby jezero nepromrzlo až na dno. V zimě se může vyvinout slabá stratifikace, kde epilimnion má 0-4°C a hypolimnion pod ním teplotu 4°C. Na jaře tato stratifikace zaniká a postupně se vyvíjí letní stratifikace. Termální stratifikace má velký vliv na sezónní dostupnost a požadavky na minerální živiny, např. na koncentraci a čas obratu fosforu, který je delší v zimě než v létě (v řádu minut) a zajišťuje dostatek rozpuštěného fosforu je na jaře na počátku růstu fytoplanktonu.



Obr. 22: Stratifikace vody v jezeru (zdroj:

[http://hgf10.vsb.cz/546/Ekologické%20aspekty/lenitický\\_system/teplota\\_images/dimiktické\\_jezero.jpg](http://hgf10.vsb.cz/546/Ekologické%20aspekty/lenitický_system/teplota_images/dimiktické_jezero.jpg))

V některých vodních tělesech udržují speciální hydrografické podmínky stálou termoklinu bez sezónních vlivů. Toto je časté u slaných vod, když je hustý slaný hypolimnion převrstven méně slaným a řidším epilimnionem a vzniká tzv. chemoklina. Hypolimnion je pak stabilně anaerobní a tak nevhodný pro vyšší formy života. Typickým příkladem je Černé moře – jeho název je asi odvozen od barvy sedimentů způsobené anaerobní redukcí sulfátů.

Klasifikace jezerních habitatů na oligotrofní a eutrofní je založeno na produktivitě a koncentraci živin. Oligotrofní disponují nízkou koncentrací živin, většinou jsou to hluboká jezera s větším hypolimnionem než epilimnionem a relativně nízkou primární produkcí. Eutrofní jezera mají vysokou koncentraci živin, jsou mělká a teplejší s vyšší intenzitou primární produkce. Obecně koncentrace kyslíku vykazuje denní fluktuaci s vysokou aerobní dekompozicí během noci; mnoho lovných ryb nesnáší tuto fluktuaci a jsou nahrazeny odolnějšími druhy.

Mezi důležité parametry jezer, které ovlivňují mikrobiální život, patří vysoká koncentrace organických živin a kyslíku, koncentrace anorganických živin (zvl. N a P) i vliv výměny látek mezi okolní litosférou a vodami jezera a biologických aktivit (poutání a uvolňování živin). Svou roli hraje také hodnota pH – při zachování ostatních konstantních podmínek (vyšší pH podporuje vyšší primární produkci – je více  $\text{CO}_2$ , ve formě  $\text{HCO}_3^-$  a  $\text{CO}_3^{2-}$ ) a koncentrace soli.

## Řeky

Řeky jsou ve své dynamice rozdílné od jezer, tekoucí voda má zóny s rychlým proudem a tůň s menším pohybem, kde dochází k depozici sedimentů. Je zde vysoký stupeň propojení s litosférou břehů a výrazný transfer chemikálií z litosféry s dešťovou vodou a erozí z břehů.

Říční ekosystém se rozděluje na horní tok, který je rychlý, má dost kyslíku a nízkou teplotu, zastínění stromy redukuje primární produkci a organický input je především z okolní litosféry. Pro střední tok je typická snížená rychlost proudu a vyšší teplota, jsou méně zastíněné, což vede k výraznému zvýšení primární produkce. Ve spodním toku je vysoká úroveň ukládání sedimentu. Při ústí řek do moří je uplatňuje vliv přílivu a dochází k odumírání sladkovodních mikroorganismů a jejich nahrazení sůl-tolerujícími organismy. Většina mikrobů a mnoho mikroskopických organismů žijí přichycené k povrchům (epifyt). Rozpuštěné živiny jsou rychle absorbovány přisedlými organismy, uvolněny jsou až po jejich smrti a rozkladu a opět rychle absorbovány o něco níže – čili živiny se nepohybují s proudem vody ale mnohem pomaleji.

Cyklus živin tedy neprobíhá na jednom místě, ale zahrnuje i transport po proudu dolů než je cyklus uzavřen – resp. připomíná spíš spirálu než cyklus. Často se do řek dostává hodně látek z průmyslových podniků a měst, z čističek se do řek může dostat dost organických látek a pak se velice sníží koncentrace kyslíku. Průmyslové odpady v sobě často nesou toxické látky (těžké kovy), splachy ze zemědělství také obsahují některé toxické chemikálie a zbytky hnojiv pak často způsobují nekontrolované pomnožení mikroorganismů (např. vodní květ).

Hlavní místa výskytu bakterií v tekoucích vodách jsou mírně odlišné od vod stojatých. Vzhledem k proudícímu charakteru vodního sloupce a konstantnímu pohybu vody, nevznikají v řekách prostorově stabilní populace a skutečně stabilní populace v lotických ekosystémech jsou biofilmy a sedimentární (bentická) společenstva. Biofilmy představují aktivní biologickou vrstvu na povrchu ponořených předmětů, tvořenou mikrobiální složkou, která produkuje polysacharidovou matrix, ve které jsou ukotveny. V tocích tedy najdeme jak přisedlá společenstva spojená s biofilmy porůstající ponořené kořeny stromů či rostliny – tzv. epifytické bakterie, nebo kameny na dně - epilimtické mikroorganismy, v hyporheické zóně (zvodnělé sedimenty pod tokem) se nacházejí biofilmy v sedimentech či volně suspendované ve vodním sloupci nebo tvořící vločky říčního sněhu. Přirozené biofilmy toků

nacházející se především v sedimentech dna, představují tzv. „hot spot“ neboli centra říčního metabolismu, kde dochází k výrazné přeměně látek.

### **Mokřady a rašeliniště**

Mokřady představují mělké vodní biotopy dominované vynořujícími se rostlinami. Vznikají za různých klimatických podmínek ve špatně odvodněných mělkých pánvích, často postupným zaplněním jezer nánosy a rostlinami. Vodní povrch bývá často pokryt rostlinami, které slouží jako základ pro klasifikaci těchto prostředí, např. mokřady s dominancí trav, rákosů anebo mokřady pokryté hustým porostem vrb, svídy a bříz. Zalesněným mokřadům dominují vysoké konifery nebo listnáče vytváří korunovou klenbu. Produkce mokřadních rostlin je vysoká, ale biodegradace rostlinných polymerů, zvl. lignocelulóz, je inhibována zaplavením vodou a podmínkami omezeného přístupu kyslíku, dochází k akumulaci částečně humifikovaných rostlinných zbytků, která může vést až k tvorbě uhlí. Při poklesu vodní hladiny dochází k tvorbě rašeliny a histosolu s nízkým minerálním obsahem.



Obr. 23: Mokřady na Třeboňsku (zdroj:<http://www.zemesveta.cz/archiv/trebonsko2/2988-3/mokrady>)

Rašeliniště s nevýznamnými přítoky a odtoky a výskytem acidofilních druhů organismů (*Sphagnum* sp. - rašeliník), které vytvářejí tlusté vrstvy a nacházejí se v chladném vlhkém klimatu obvykle v mělkých kamenných pánvích. V porovnání s ostatními mokřady je produktivita rašelinišť dost nízká. Spodní vrstvy mechu odumírají, ale anaerobní a kyselé podmínky silně omezují biodegradaci a rašelina se zde akumuluje. *Sphagnum* sp. drží vodu

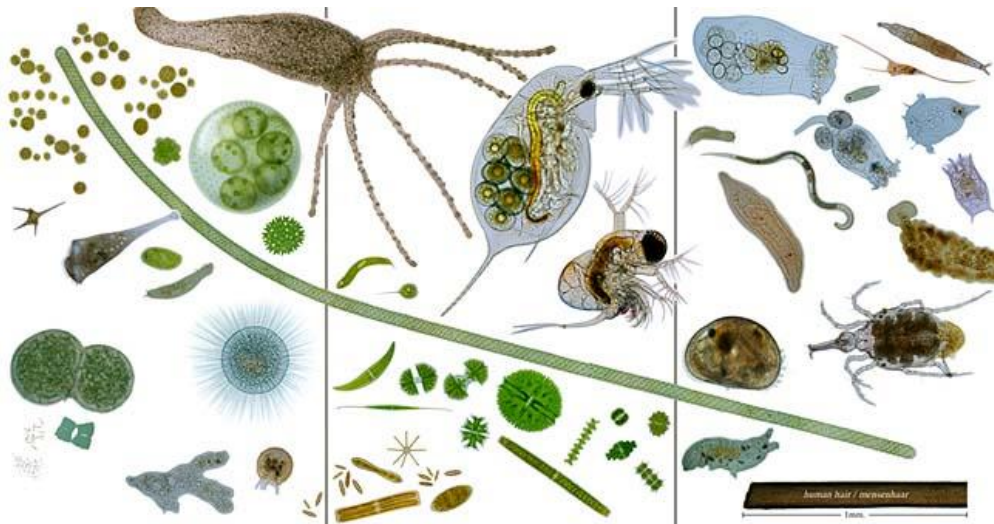
kapilárními silami tak účinně, že může vyrůst mnohem výš, než je vlastní okraj pánve. Jak mech roste, nemůže získávat živiny z vody tekoucí přes jeho povrch a navíc je izolován od půdy a podkladové horniny silnou vrstvou rašeliny, živiny pak dostává jen z atmosféry a deště a tím se stane se tzv. ombrotrofní vrchoviště. Mokřady a slatiny jsou obzvláště zajímavé environmenty – cyklus uhlíku je silně omezen částečně díky anaerobním a kyselým podmínkám a dalším faktorem jsou také fenolické a polyfenolické látky z nedokonalého rozkladu rostlinných tkání.

### **Složení sladkovodních mikrobiálních komunit**

Složení mikrobiálních komunit jezer je studováno více než u řek, což je dáno stabilními podmínkami a snadnějším metodologickým postupem. Ačkoli je zde dost podobností, řeky mají vždy více allochtonních mikrobů. Mezi hlavní zástupce jezerních mikroorganismů nalezneme rody *Achromobacter*, *Flavobacterium*, *Brevibacterium*, *Micrococcus*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Nocardia*, *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Cytophaga*, *Spirillum*, *Vibrio*. Na ponořených površích se často objevuje rod *Caulobacter* či *Hyphomicrobium*.

Autotrofní autochtonní bakterie mají důležitou roli v cyklu živin, především fotoautotrofní sinice a v anoxické zóně purpurové a zelené anaerobní fotosyntetické bakterie. Sinice *Microcystis*, *Anabaena* a *Aphanizomenon* mohou dominovat planktonu sladkovodních habitat. Fotosyntetické populace kolísají od  $10^0$  po  $10^8$  org./ml.

Mikroorganismy v sedimentech se obvykle liší od organismů ve vodě nebo nad sedimentem. V mělkých rybnících a jezerech se na povrchu sedimentů nachází anaerobní fotosyntetické bakterie, často určují barvu těchto vodních ploch. Bakterie se schopností anaerobní respirace jsou významní členové sedimentárních mikrobů – např. rod *Pseudomonas* (denitrifikace). Obligátně anaerobní bakterie zaujímají důležité niky jako třeba sporulující *Clostridium*, metanogenní bakterie produkující metan nebo *Desulfovibrio* produkující sirovodík. Houby (včetně celulolytických hub) se nacházejí často na organických úlomcích na povrchu sedimentu.



Obr. 24: Sladkovodní komunita (zdroj: <http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/indexmag.html?http://www.microscopy-uk.org.uk/mag/artfeb02/artwork.html>)

Tzv. **vodní květ**, tvořený sinicemi, je často spojen s přítokem živin z odpadních vod nebo hnojiv a může být masivní. Vlákňité sinice mohou tvořit slizké povrchové chomáče nadnášené bublinami kyslíku z jejich fotosyntézy. Kromě jiných problémů spojených s vodním květem, mohou sinice (*Anabaena*, *Microcystis*) produkovat neurotoxické peptidy a alkaloidy, které způsobují i úhyn vodních zvířat. Chemolitotrofní bakterie mají významnou roli v cyklech N, S a Fe (rod *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*, *Thiobacillus*). Tzv. kvetení sinic je přemnožení často spojené s přítokem živin z odpadních vod nebo hnojiv. Např. sinice jsou typické pro povrchové vrstvy vody s dostatkem světla, pokud sedimentují pod kompenzační hloubku, nejsou schopné konkurovat ostatním mikrobům – jsou zde alochtonní.

Fotoautorofní zástupci rodů *Chlorobiaceae* a *Chromatiaceae* jsou autochtonní členové sladkovodních mikrobiálních komunit ve větších hloubkách, kde je nižší tenze kyslíku a je dostatek sirovodíku a stále ještě dostatečný průnik světla. Rod *Rhodospirillaceae* okupuje podobný habitat, ale spoléhají na redukované organické donory elektronů místo sirovodíku. Heterotrofní bakteriální populace jsou rozšířené přes vertikální sloupec, ale obvykle dosahují maximum nedaleko termokliny a nedaleko dna jezera, kde je dostatečně vysoká koncentrace organických látek.



**Mikromycety** v jezerech se liší co do druhů přítomných hub, podle přístupného organického substrátu a organismů (flóry a fauny), které mohou být atakovány houbovými parazity. Mnohé houby ve vodním prostředí jsou spojené s cizí organickou hmotou (allochtoní). Na dřevě či mrtvých rostlinách lze nalézt mnohé askomycety a houby nedokonalé. Po degradaci rostlinného materiálu zmizí i houby a jsou nahrazeny novými s příchodem nového organického materiálu. Často se vyskytují také kvasinky, především slabě fermentující členové rodů *Torulopsis*, *Candida*, *Rhodotorula*, *Cryptococcus*.

**Protozoa** se živí (pasou) na fytoplanktonu a bakteriích ve vodním prostředí. Fagotrofní bičíkovci (schopné fagocytózy – živící se pevnou potravou) jsou obzvláště významní konzumenti bakteriálních populace. Amoeboidní, řasnatá a bičíkatá protozoa se nacházejí ve vodních tocích a jezerech, např. rody *Paramecium* (trepka), *Didinium*, *Vorticella*, *Stentor*, *Amoeba*, bičíkatý *Bodo* je častý ve znečištěných vodách s nedostatkem kyslíku.



Obr. 25: *Vorticella* (zdroj: [http://lightexhibit.org/bio\\_image55.html](http://lightexhibit.org/bio_image55.html))

Vedle autochtonních mikrobiálních populací je zde i mnoho alochtonních mikrobů, zanesených díky erozi a smyvu z půdy, se spadenými listy nebo městskými odpadními vodami. Heterotrofní populace je vysoká v oblasti, kde je přísun organických látek, pak ale s úbytkem organických látek ubývá i mikroorganismů rozkládajících tyto látky. Alochtonní mikrobi zmizí během krátké doby – jsou zpravidla zkonsumováni autochtonními mikrobi.

Díky četným zdrojům alochtonních mikrobů, často připomínají mikrobi nacházení ve vodě terestriální formy.

### **Produktivita jezer**

Mikrobi hrají významnou roli v produktivitě jezer a transformaci organických látek v jezerech. Intenzita jejich metabolické aktivity je velice variabilní a vykazuje sezónní i časové změny. Nejvyšší produktivitu lze najít v eutrofizovaném prostředí, a v létě je obecně vyšší produktivita i vyšší intenzita obratu živin. Využití rozpuštěné organické hmoty (DOM) a rozpuštěného uhlíku (DOC) a schopnost bakterií využívat i jejich nízké koncentrace je důležitá zvláště v oligotrofních jezerech, díky nim se dostává rozpuštěný organický uhlík do potravního řetězce a podporuje růst vyšších organismů. Nízké koncentrace živin (méně než 5 ug/l) zvýhodňují bakteriální pikoplankton, čímž je podpořen rychlejší obrat živin. Při vyšších koncentracích živin, hraje důležitější roli eukaryotický pikoplankton (řasy), který je zároveň podporován nízkým pH.

Houby a bakterie ve sladkovodních systémech jsou zodpovědné za rozklad alochtonní organické hmoty. Mikroorganismy jsou prvními kolonizátory částic detritu, začínají potravní řetězec, jehož výsledkem je recyklace organických živin detritu v ekosystému.

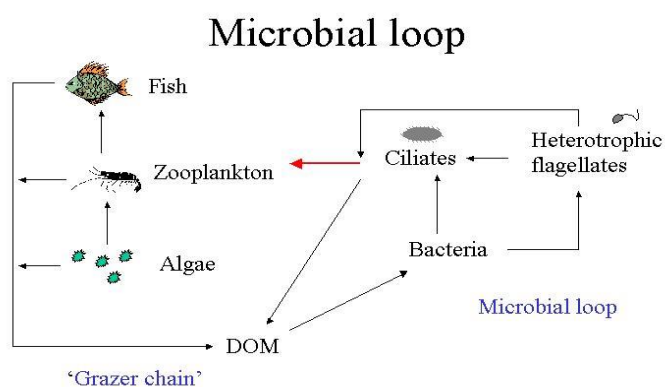
Mikroorganismy transformují alochtonní organický uhlík do uhlíku buněčné biomasy autochtonních členů sladkovodního systému a podobně to platí i u dalších prvků.

### **Mikrobiální smyčka**

V oligotrofních jezerech či mořském prostředí se vyvinul speciální typ potravního řetězce, tzv. **mikrobiální smyčka**, využití org. látek. Organické látky uvolněné metabolismem organismů nebo z jejich mrtvých těl jsou využívány mikroorganismy a ty jsou žrány bičíkovci a prvoky, které potom konsumují korýši a tím se mohou podstatně zvýšit potravní zdroje pro zooplankton a další konzumenty (ryby). Mikrobiální smyčka popisuje trofickou cestu v mikrobiální potravinové síti, kde se rozpuštěný organický uhlík (DOC) vrátí na vyšší trofické úrovně díky začlenění do bakteriální biomasy, a poté se spojí s klasickým potravinovým řetězcem tvořeným fytoplanktonem-zooplanktonem-nektonem. Obecně se rozpuštěný organický uhlík (DOC) dostává do vodního prostředí z bakteriální lýzy, úniku nebo exsudace fixovaného uhlíku z fytoplanktonu (např. slizovitého exopolymeru z rozsivek), náhlého stárnutí buněk, vylučování odpadu produkty vodních



živočichů nebo rozpad nebo rozpuštění organických částic ze suchozemských rostlin a půd. Protože více než 95% organické hmoty v mořských ekosystémech sestává z polymerních sloučenin s vysokou molekulovou hmotností (HMW) (např. Bílkovin, polysacharidů, lipidů), je pro většinu mořských druhů snadno použitelná pouze malá část celkové rozpuštěné organické hmoty (DOM). To znamená, že rozpuštěný organický uhlík není k dispozici přímo pro většinu mořských organismů; mořské bakterie zavádějí tento organický uhlík do potravní sítě, což vede k tomu, že je k dispozici další energie pro vyšší trofické úrovně.



Obr. 26: Mikrobiální smyčka (zdroj: <https://www.esf.edu/efb/schulz/Limnology/Bacteria.html>)

## Podzemní vody

Jako podzemní vody jsou nazývány hluboké zvodnělé vrstvy, ležící hlouběji než 300 m pod povrchem, které jsou charakteristické extrémně nízkou mírou průtoku (metry za století). Tyto vody jsou obvykle striktně anaerobní a nejsou přímo plněny vlivem povrchových srážkových událostí. Mikroorganismy jsou jediní obyvatelé těchto prostředí a bakterie jsou dominantním typem přítomných mikrobů. V podzemních vodách se většina bakteriálních populací nachází jako přisedlá nebo suspendovaná, na rozdíl od ostatních vodních prostředí, které mají planktonní populace. Aktivita mikroorganismů je v těchto zvodnělých vrstvách výrazně nižší než v ostatních vodních prostředích, a to díky nízké koncentraci živin.

## Mikrobi v aquiferní vodě

Aquifer vzniká souvislou akumulací podzemních vod v hornině, **artéská voda** je podzemní voda v napjaté zvodni, která má výtlačnou výšku hladiny podzemní vody nad

úrovni zemského povrchu. Tak vznikají artézské studně, kde voda vytéká pod tlakem, což umožní vypláchnutí vrtu před odběrem vzorku. Mnoho mikrobů bylo získáno z vod více než 10.000 let starých. Zatím není zcela vyřešena otázka, na jakých zdrojích energie a živin zde přežívají, často se zde mikrobi nacházejí v počtech  $10^6$ - $10^8$ /ml. Většinou jsou to heterotrofové, organický uhlík se zde může vyskytovat v podobě plynné nebo rozpuštěné, organické látky se mohou dostávat do aquiferů z fosilního plynu, ropy, nebo ložisek lignitu. Bylo také pozorováno, že spodní voda reagovala s redukčními bazaltickými horninami za vzniku vodíku, který podporoval rozvoj metanogenní komunity.

### 7.3 Antropogenní systémy

Bakterie se nacházejí přirozeně také v pitných vodách a základem mikrobiologického vyšetřování pitných vod je sledování výskytu bakterií, které indikují obecné a fekální znečištění vody.

Z vláknitých mikromycet byly nejčastěji a v relativně největším množství izolovány druhy rodů *Penicillium*, *Cladosporium* a *Trichoderma*, zástupci rodů *Alternaria*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Fusarium*, *Geotrichum*, *Mucor*, *Paecilomyces*, *Rhizopus* a *Verticillium*. Při velkém výskytu spor penicillióz může být jejich inhalace (rovněž u rodu *Aspergillus*, *Alternaria*, *Rhizopus*) jednou z příčin onemocnění dýchacího systému (chronické bronchiální katary, bronchopneumonie). Některá penicillia mohou být dále původci zánětu zvukovodů, některé druhy ostatních shora jmenovaných rodů jsou známy jako původci nebezpečných mykóz nebo jako producenti mykotoxinů.

Z kvasinek se v pitných vodách nejčastěji vyskytují zástupci rodů *Rhodotorula* a *Candida*. Jejich patogenita pro člověka je sporná, jejich velký výskyt v pitné vodě každopádně zhoršuje její kvalitu tím, že se zvýší podíl organických látek a dále se jejich biomasa může substrátem pro rozvoj dalších mikroorganismů. Představitelé rodu *Candida* vyvolávají četná onemocnění lidí, především kůže, nehtů, dýchacího, zažívacího a urogenitálního systému. Řasy způsobující pachové závady pitné vody.

V současnosti se naplno projevuje problém s nadprodukcí plastu, ročně firmy produkuje přes 45 mil tun výrobků z polyethylentereftalátu (PET), v moři ročně končí zhruba osm mil tun plastu, podstatná část z toho jsou produkty z PET, jejichž zbytky efektivně

devastují životní prostředí. Japonští vědci objevili bakterii, která je schopná rozrušit strukturu plastových lahví, až postupně dojde k jejich úplnému zničení.

Japonští vědci zjistili, že bakterie, kterou nazvali *Ideonella sakaiensis*, využívá k degradaci plastu dvou enzymů. Pomocí nich rozkládá molekulární vazbu hlavních složek PET, tedy ethylenglykolu a kyseliny tereftalové, a využívá je jako potravu zdroj energie. Tato bakterie je schopná úplně zničit výrobek z PET během šesti týdnů.

S výrobou předmětů z PET se začalo před 70 lety, předpokládá se proto, že bakterie se vyvinula relativně nedávno. Dřívější výzkumy odhalily existenci houby *Fusarium oxysporum*, která PET likviduje, ale ne s takovou efektivitou jako *Ideonella*.

## 8. MIKROBIÁLNÍ SPOLEČENSTVA

### 8.1 Mikrobiální populace

Populace představuje soubor individuí jednoho druhu, kteří v průběhu dostatečně dlouhé doby (nutné k produkci více generací) využívají určitý prostor bez zjevných izolujících bariér, uvnitř kterého se uskutečňuje volné nahodilé křížení (panmixie). Mikrobi obecně se mohou rozmnožovat pohlavním i nepohlavním způsobem, ale u bakterií a archeí se vyskytuje výhradně nepohlavní rozmnožování a proto se dá říci, že populace vzniká z jednoho klonu. Tato definice platí jen pro geneticky homogenní populaci (klonovou kulturu vzniklou nepohlavním rozmnožováním buňky). Na druhou stranu i čistá kultura bude po určité době obsahovat mutanty, a pokud dosáhne četnosti vyšší než  $10^8$ , stává se z ní heterogenní populace a kolonie přes  $10^9$  nejsou výjimkou.

Každá populace má své charakteristické vlastnosti a regulační mechanismy, které ji charakterizují jako samostatnou funkční jednotku: velikost populace, hustota, rychlost růstu, odumírání. Velikost populace se dá vyjádřit četností, tj. počtem individuí ji tvořících nebo celkovou hmotností (biomasou) těchto individuí (např. kvasinky  $10^{10}$  - sušina menší než 1g). Vztah mezi biomasou populace (B), její četností (N) a rozměrem individua (kok o průměru r), kdy se specifická hmotnost buňky blíží 1, se dá vyjádřit jako:

$$B/N = K \times r^3 \quad (K - \text{konstanta úměrnosti, } r - \text{průměrný rozměr individua}).$$

Velikost buňky má vliv na poměr biomasy k četnosti (kultivační podmínky), např. zvýší-li se průměrná velikost buňky o 30%, zvýší se poměr B/N více než 2x. Hustota populace představuje počet individuí v jednotce objemu (povrchu) a v mikrobiologii se někdy používá termín koncentrace biomasy, lze tak udávat i koncentraci látek ovlivňujících rozvoj buněk (živiny aj.).

Koncentrace biomasy je důležitá veličina pro skladbu populace z hlediska podmínek prostředí a ovlivňuje řadu regulačních mechanismů (rychlost růstu a odumírání). Rychlost růstu představuje přírůstek koncentrace biomasy (nebo hustoty populace) za jednotku času, jestliže nedochází k odumírání.

Celková rychlost růstu  $V_t$  se vyjadřuje jako podíl přírůstku koncentrace biomasy  $dX$  za krátký časový interval  $dt$ :  $V_t = dX/dt$

Specifická rychlost růstu  $\mu$  je definována jako přírůstek každé jednotky biomasy (individuum) za jednotku času (celková rychlost ku koncentraci biomasy  $X$  nebo hustotě populace):  $\mu = Vt/X$

Rychlost odumírání (poměr snížení hustoty populace a času, za který ke snížení došlo): celková  $Vr = dX/dt$

Specifická rychlost odumírání je zmenšení každé jednotky biomasy (snížení na individuum) za jednotku času:  $\epsilon = Vr/X$

Dynamika populace je přímo závislá na rozdílu rychlosti růstu a odumírání:

$$dX/dt = (\mu - \epsilon) X$$

Výsledná rychlost růstu populace je ovšem dána nejen vnitřní charakteristikou populace, ale také podmínkami vnějšího prostředí (může být i negativní).

## 8.2 Mikrobiální společenstva

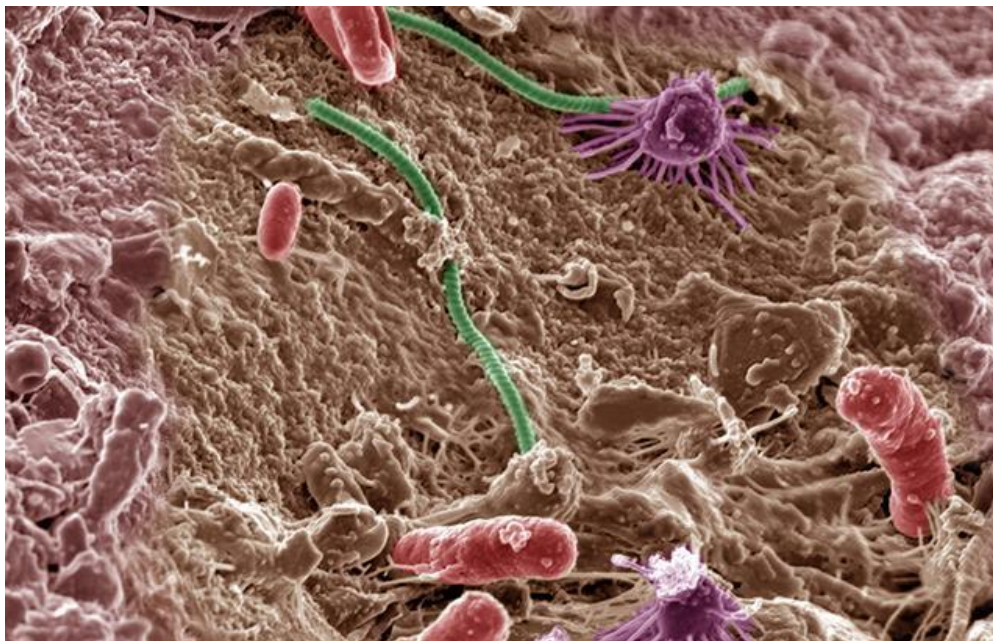
Mikrobiální společenstva jsou tvořena různými populacemi, které se vyskytují na stejném stanovišti. Podle přirozeného výskytu a schopnosti dlouhodobě přežít a množit se v daném prostředí rozlišujeme dvě kategorie organismů.

Autochtonní druh je na stanovišti přirozený, osidluje stanoviště od počátku, podílí se rozhodující měrou na výsledném metabolismu společenstva.

Alochtonní druh je méně častý a nepodílí se významnou měrou na metabolismu společenstva (tj. cizorodé organismy, mohou být také v klidovém stádiu) a jeho výskyt bývá časově limitován (záleží na podmínkách vnějšího prostředí).

Některé druhy jsou striktně omezené na určitý typ prostředí (obligátní parazitické bakterie, protozoa vyskytující se jen u člověka nebo živočichů, patogeny rostlin, mořské řasy), jiné dobře rostou v určitém ekosystému a v jiném jsou jen okrajové, další mohou růst a množit se v nejrůznějších podmínkách. Tentýž druh může být v jednom prostředí autochtonní, v jiném alochtonní. Některé lokality jsou mikroorganismy hustě osídleny, jiné podstatně méně, záleží především na koncentraci živin (eutrofizované vody, rhizosféra...).

Avšak i prostředí bohatá na živiny někdy nejsou osidlována (např. sirupy, rostl. i živ. tkáně, obsahující antibakteriální látky či siláže) a i relativně stejná prostředí mohou mít velké rozdíly v hustotě buněk, třeba kůže nebo půda.



Obr. 27: Půdní mikrobiom (zdroj: <https://www.minnpost.com/earth-journal/2016/04/microbiomes-essential-healthy-soils-may-adapt-poorly-changing-climate/>)

Rozdíly se vyskytují nejen v hustotě osídlení, ale i v počtu mikrobiálních skupin. Společenstvo monospecifické je tvořeno pouze jedním druhem, např. v extrémním prostředí, kde jeden nebo více faktorů limituje růst – teplota, pH, nebo patogeny rostlin a živočichů. Společenstva s velkou rozmanitostí jsou odolnější ke změnám prostředí, limitující je zásoba živin, často lze najít harmonický soulad všech populací, kde metabolické produkty jednoho druhu mohou být využity jako potrava pro jiný druh (tzv. syntrofie). Např. v půdě nebo v gastrointestinálním traktu je každý druh je specializován na určitou funkci.

### 8.3 Složení a výživa mikrobiálního společenstva

V téměř každém společenstvu se vyskytuje dominantní druh, ale častěji se vyskytuje více kodominantních druhů. Druhové zastoupení společenstev v určitých stanovištích je téměř identické, kvantitativní zastoupení jednotlivých druhů může však být odlišné (dominanty se mohou lišit). Mikrobiální společenstva jsou otevřené systémy, není zde

přesná hranice – jeden druh mikrobů se může vyskytovat v půdě i ve vodě. Společenstva jsou dynamické v prostoru i čase a podobná společenstva se rozvíjí v obdobných lokalitách.

Mikrobiální společenstvo je zcela závislé na svém prostředí. Populace mají různé nároky na prostředí (nenároční kosmopolité vs. nároční parazité). Absence některého z druhů společenstva může být vysvětlena vyčerpáním či absencí některé živiny. Růst i velikost populace je limitována různými substráty. Esenciální látky (ale také metabolity) mohou omezovat růst, určovat složení společenstva kvalitativně i kvantitativně. Jedna esenciální živina může být do určité míry nahrazena jinou a každá esenciální živina se tak stává významným ekologickým faktorem (její význam s časem roste). Limitující živina je taková, jejíž absence vyloučí nebo omezí určitý druh, případně všechny druhy.

Kyslík a jeho rozpustnost ve vodě je limitující faktor pro řadu reakcí uskutečňovaných mikroby ve vodním prostředí (rychlost difuze závisí na teplotě a povrchu), také např. přítomností solí nebo org. látek snižuje rozpustnost kyslíku (mg plynu/l vody). Oxid uhličitý je lépe rozpustný a reaguje s vodou za vzniku kys. uhličitě.

Železo snadno podléhá oxidaci i redukci, výrazný vliv na rozpustnost a srážení železa má Ph.  $Fe^{3+}$  vysráží se při pH3,  $Fe^{2+}$  při pH5. Redox potenciál při pH3 je vysoký (0,8V), při pH5 se blíží potenciál 0 a proto  $Fe^{3+}$  je dominantní.

Fosfor je pro většinu mikrobů limitujícím faktorem a je lehce využitelný jen ve dvou formách, anorganicky fosforečnan  $PO_4^{3-}$  a organický fosfor v esterech. Zdrojem P může být i pyrofosfát, který se hydrolyzuje na ortofosfát. Někdy může docházet k ochuzení prostředí tvorbou nerozpustných fosforečnanů ( $Fe_2PO_4$ ) nebo sulfidů (FeS) v přítomnosti sirovodíku. Některé bakterie uvolňují fosfor z apatitu.

Síra je nejnárodněji využívána mikroorganismy ve formě síranů. V litosféře se vyskytuje také FeS, který lze biologickou cestou oxidovat na sírany. Sirovodík vzniká při biologické redukci síranů a je rozpustný ve vodě. Sirovodík i sírany jsou přítomny v atmosféře, kde se podílí na koloběhu síry a jsou významné jak pro biologické, tak geochemické procesy.

Dusíkaté látky se nacházejí v mnoha chemických formách. V omezeném množství se vyskytují v litosféře i v mořské vodě, oproti tomu se relativně velké množství nachází v

atmosféře, nicméně mikrobi využijí většinou jen  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NH}_3$ . Role mikrobů v cyklu dusíku je významnější než nebiologické transformace.

Uhlík má zcela nezastupitelný význam pro tvorbu biomasy a může být získáván mnoha způsoby, z anorganických i organických sloučenin.

Křemík se ve vodných roztocích vyskytuje málo (ve formě křemičitanu) a některé mikroorganismy ho vyžadují nebo i akumulují.

Mezi další nezbytné látky jsou růstové faktory (AK, vitamíny, puriny, pyrimidiny...). Většinu růstových faktorů si buňky dokáží syntetizovat samy, ale některé musí získat z okolního prostředí. Růstové faktory mají velký význam a vliv na kvalitativní i kvantitativní složení společenstev. Většina bakterií v půdě, vodě, rhizosféře včetně patogenů, vyžadují aminokyseliny a vitamíny skupiny B. Také mořské bakterie vykazují zpomalení růstu v nepřítomnosti růstových faktorů. Oproti tomu houby je většinou nevyžadují, jsou ale jimi podporovány v růstu.

#### 8.4 Zdroje energie

Zdrojem energie pro mikrobiální růst může být solární energie, oxidace organických nebo anorganických látek. **Solární energii** ze slunečního záření (světlo) mohou využívat autotrofní fotosyntetické mikroorganismy (fotosyntetické bakterie, řasy, někteří prvoci), které obsahují speciální organely, schopné přijímat energii fotonů a pigmenty. Světlo kratší vlnové délky nese více energie a pigmenty se liší schopností absorpce záření různých vlnových délek. Absorbance fotonu excituje elektrony pigmentu na vyšší energetickou hladinu a tyto excitované molekuly vstupují do reakcí. Chlorofyly absorbují energii o vyšší vlnové délce než fykobiliny sinic a řasy a to má přímý vliv na fotosyntézu. Pokud jsou přítomné karotenoidy, pak mají funkci ochrany před zářením, fungují jako tzv. fotoprotektivní agens. Získaná energie je akumulována do vazeb a poté využita především pro biosyntetické pochody. Fotosyntéza u bakterií je anaerobní proces, ke kterému dochází v hluboké vodě nebo na povrchu bahna. U řas je naopak fotosyntéza aerobní proces v povrchových vodách a vytváří se při ní kyslík.

Rozlišujeme tedy fotosyntézu **oxygenní** (při které vzniká kyslík a pro jejíž zahájení je potřeba voda) a **anoxygenní** (při které kyslík nevzniká a do jejíhož zahájení nezasahuje voda), přičemž rozeznáváme různé typy anoxygenní fotosyntézy podle toho, zda je pro její



zahájení potřeba sulfan, nebo organické kyseliny. Oxygenní fotosyntetické mikroorganismy, zelené či hnědé řasy a prokaryontní sinice, produkují kyslík. Přeměna světelné energie na energii chemickou probíhá souběžně ve dvou typech pigment-proteinových komplexů (fotosystém 1 a 2). Anoxygenní fotosyntetické bakterie obsahují vždy pouze jeden typ reakčních center tvořených bakteriochlorofylem. Zdrojem elektronů v anoxygenní fotosyntéze jsou zpravidla různé redukované látky, např. H<sub>2</sub>S, Fe<sup>2+</sup> a jednoduché organické látky. Při osvětlení vytváří fotosyntetický aparát usměrněný tok elektronů. Ten slouží k syntéze NADPH + H<sup>+</sup> a následně je využit k asimilaci oxidu uhličitého. Zároveň s elektronovým transportem se na fotosyntetických membránách vytváří gradient protonů, který využívá enzym ATPáza. Výsledným produktem je ATP (adenozintrifosfát), který v chemických vazbách akumuluje energii pro biochemické reakce.

hlavní skupiny	typ reakčních center	podskupiny	hlavní pigmenty	výsledek fotosyntézy
oxygenní fotosyntetické organismy	typ I a II	eukaryonta (zelené, červené a hnědé řasy, zelené rostliny)	chlorofyl a, b, c	vývoj kyslíku, fixace CO <sub>2</sub> , produkce ATP
		prokaryonta (sinice, oxychlorobakterie)	chlorofyl a (divinyl)chlorofyl a, b	
anoxygenní fotosyntetické organismy (prokaryonta)	typ I	zelené sírné bakterie	bakteriochlorofyl a, c, d, e	fixace CO <sub>2</sub> , produkce ATP
		heliobakterie	bakteriochlorofyl g	
		purpurové bakterie	bakteriochlorofyl a, b	
	typ II	aerobní fotosyntetické bakterie	bakteriochlorofyl a	
		zelené nesírné bakterie	bakteriochlorofyl a, c, d	
fototrofové obsahující rodopsin	rodopsinová reakční centra	archea halobakterie	retinal	produkce ATP
		prokaryonta obsahující proteorodopsin	retinal (?)	produkce ATP (?)

Obr. 28: Absorpční spektra některých fotosyntetických mikroorganismů  
(zdroj: <https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2002/cislo-9/fototrofni-bakterie.html>)

Organismy žijící na světle se vyznačují světlo-taktickými reakcemi zabezpečujícími zachování optimálního metabolismu, množení, přežívání díky pigmentům. U fotosyntetických bakterií významnou roli hrají karotenoidy. Např. u nefotosyntetizující *Sarcina lutea* normálním buňkám na vzduchu světlo nevadí. Zato mutanti bez pigmentu na vzduchu odumřou. Na světle, ale bez přítomnosti kyslíku, přežijí, karotenoidy jsou

fotoprotektivní agens. Podobná funkce i u fotosyntetizujících bakterií - mutanti bez karotenoidů fotosyntetizují za anaerobních podmínek, v aerobních podmínkách ve tmě rostou heterotrofně, v aerobních podmínkách na vzduchu odumřou. Také většina nesporulujících bakterií a kvasinek ve vzduchu a vrchních vrstvách půdy produkují karotenoidní pigment. Fotosyntetizující organismy jsou často červené, protože karoten překryje chlorofyl.

**Oxidace organických látek** je díky výrazně vyššímu energetickému zisku mnohem výhodnější než oxidace anorganických látek a až 40-50% přeměňovaných organických látek může být zabudováno do buněčného materiálu. Pokud je v prostředí přítomen kyslík, dochází k oxidativní fosforylaci. Za anaerobních podmínek dochází k fermentaci, tj. fosforylaci na úrovni substrátu. **Fermentace** má nízkou účinnost, výtěžek je jen 5-25%. Přestože je fermentace organických látek pomalá - protože jednoduché org. látky jsou fermentovány obtížně (mravenčany) a složité jsou zase fermentovány jen některými organismy, je role fermentace v koloběhu látek zcela klíčová, jinak by docházelo k hromadění některých látek v prostředí.

**Oxidace anorganických látek** využívají zpravidla obligátní aerobové a kyslík slouží jako akceptor elektronů. Schopnost mikrobů získat různé množství energie ze stejného substrátu je dána enzymatickým vybavením, tedy genetickou výbavou.

## 8.5 Kolonizace prostředí

V přírodě jsou všechna prostředí kolonizována mikroby. Primární „pionýrská“ kolonizace je založena na relativním dostatku živin a absenci kompetitorů, což umožňuje rychlý rozvoj pionýrských společenstev a populace dosáhnou limitující četnosti. Limitující mechanismy zabrání přemnožení některé z populace, které mohou svou činností prostředí způsobovat fyz. a chem. změny i biologické změny (parazitismus). Zastoupení pionýrských druhů závisí na typu kolonizovaném prostředí (vodní prostředí, rostliny, zaživací trakt kojenců - dle výživy). Lokality s omezenou nebo žádnou organickou hmotou osídluje nejprve fotosyntetické mikroorganismy, až později heterotrofové. Např. lidský plod je sterilní a obsahuje dostatek živin (org.l.), ale jen některé skupiny mikrobů schopné kolonizace a složení mikroflóry se mění s věkem (po narození lze najít rozdíly i v řádu hodin). Fermentaci ovocných šťáv zahajují kvasinky, později se přidá rod *Acetobacter*. Při rozkladu rostlinného

materiálu dojde nejprve k rozložení cukrů a org. kyselin, potom převáží bakterie a houby, rozkládající rostlinné polymery.

Každé prostředí je selektivní, působí zde biologické i abiotické (fyzikální a chemické) faktory - tzv. rezistence prostředí, které způsobují snížení biomasy. Podmínky bránící ustanovení nebo rozvoji mohou být chemické (působení v živ. a rostl. tkáních i na povrchu) či mechanické (kutikula, korová vrstva kořenů, kůže, sliznice). Např. nenasycené mastné kyseliny vyskytující se na kůži a v živočišných tkáních ve vysoké koncentraci jsou toxické, kyselina mléčná produkovaná makroorganismem v zánětlivých ložiscích zabrání růstu *M. tuberculosis* a *S. aureus*. Také lysozym nacházející se ve všech tělních tekutinách a tkáních, obsažený ve slinách a slzách částečně brání rozvoji mikroflóry (ačkoliv některé patogeny jsou na něj necitlivé). Peroxidázy působí nepřímo produkcí toxických látek a společně s aglutininy způsobují, že je mléko sterilní. Dále proteiny s nízkou molekulovou hmotností (protaminy, proteiny v orgánech ryb a lidském séru) mají antimikrobiální působení, např. interferon, který je nejefektivnější proti virům, ale i bakteriím. Také rostliny produkují fenolické látky i půda má rezistenci prostředí a proto ne všechny spory vyklíčí.

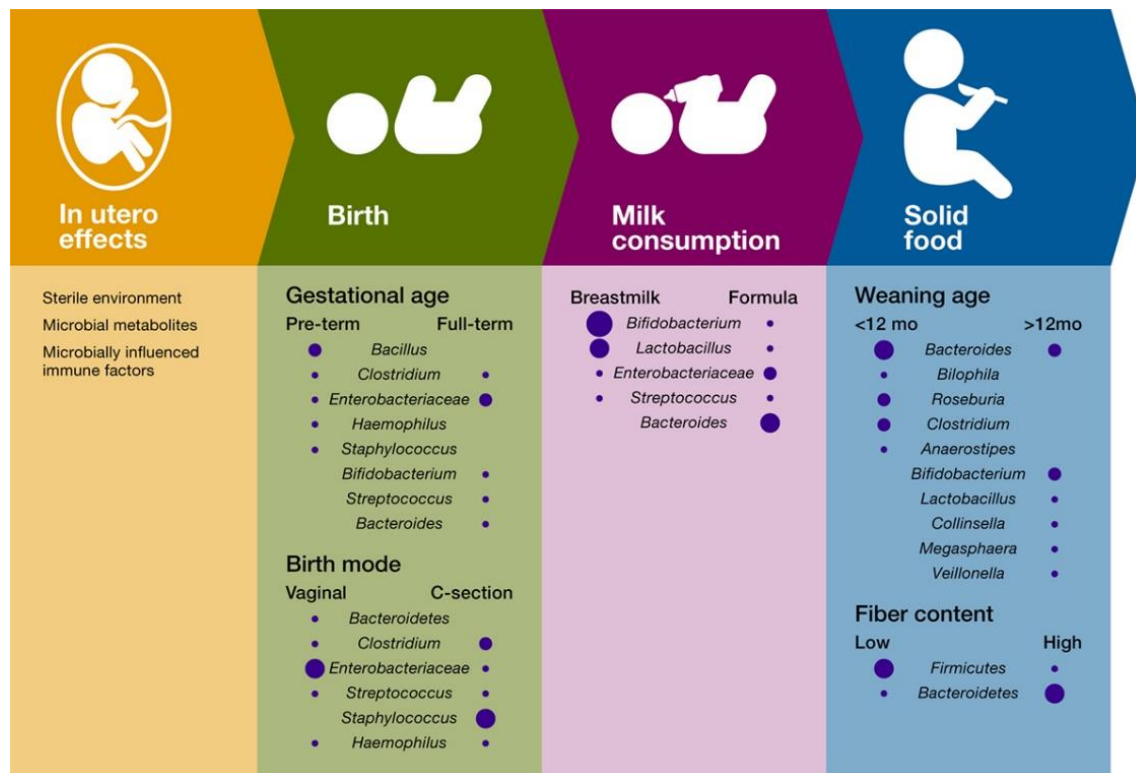
### **Sukcese a klimax**

Tyto pojmy popisují vývoj společenstva v čase a ustanovení rovnovážného stavu. Sukcese představuje neperiodické změny v druhovém i kvantitativním složení společenstva. Pod vlivem podmínek vnějšího prostředí směřuje sukcese k vytvoření rovnovážného stavu mezi vnějším prostředím a společenstvem. Sukcesní řada vrcholí stadiem klimaxu, kdy se druhová rozmanitost a počet mezidruhových vztahů stabilizuje. Během sukcese dochází ke zvyšování diverzity a díky kolonizaci neosídlených míst dochází ke změně vnějšího prostředí činností mikrobů. Klimax je konečné stadium sukcese společenstva s příslušnou biocenózou, zdaleka ne nutně s největší druhovou diverzitou, zato se stabilní sítí potravních vazeb. Proto má klimaxové stadium největší rovnovážnou stabilitu, produkci i nejekonomičtější koloběh látek.

První kolonizátoři, tzv. pionýrské organismy se musí do panenského prostředí dostat, proto mají účinný mechanismus disperze a další vlastnosti odpovídající charakteru prostředí, které kolonizují. Preventivní kolonizace popisuje případ, kdy pionýrský organismus změní prostředí takovým způsobem, že na nějakou dobu zabrání další sukcesí,

ale i on je nakonec nahrazen jiným organismem, který je lépe adaptován na takto změněné prostředí.

**Homeostáze** je stav dynamické funkční rovnováhy v živém organismu, tj. schopnost organismu či populace udržet relativně konstantní vnitřní prostředí v situaci, kdy se vnější prostředí mění. Homeostatické principy se uplatňují i ve společenstvech. Téměř všechny stabilní ekosystémy, udržují nějaké homeostáze, například přizpůsobují rozmnožování dostupné potravě nebo mění své strategie podle vnějších podmínek.



Obr. 29: Bakteriální sukcese na lidském plodu (zdroj: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fimmu.2017.00788/full>)

**Sekundární sukcese** představuje znovuoživení biocenózy po jejím zničení a zpravidla je rychlejší než primární sukcese, protože jsou již vytvořené základní podmínky a často bývá část původních populací zachována, např. intestinální trakt po medikaci silnými antibiotiky. V environmentálních stanovištích s omezenou organickou hmotou dominují nejprve fotosyntetické řasy. Naopak, např. přítok odpadních vod obsahuje nejprve velké množství org. hmoty, amoniak a málo kyslíku, ale mnoho bakterií, protozoí, hub. Postupně se snižuje koncentrace živin, bakterií i protozoí a zvyšuje se obsah kyslíku, objevují se řasy a různá fauna.

Autogenní sukcese je stav, kdy se složení primárního společenstva mění v důsledku změny prostředí modifikovaného vlastní činností tohoto společenstva, které pak více pak vyhovuje sekundárním populacím. Allogenní sukcese je změna společenstva vyvolaná změnou fyzikálních a chemických vlastností prostředí vlivem abiotických faktorů bez účasti mikroorganismů (vliv teploty, intenzity světla, koncentrace živin), nebo modifikací hostitele, a může mít i cyklický charakter (teplota, světlo, živiny).

Hlavní faktor determinující sukcesi je tvorba živin jedním společenstvem, které poskytuje ekologickou výhodu druhům tvořícím další etapu sukcese. Primární společenstvo využívá momentálně přítomné živiny (zpravidla málo org. C, dostatek anorg. látek) a vytváří organickou hmotu. Případně může sterilní prostředí obsahovat jednu nebo více org.látek, včetně růstových faktorů, které využívají mikroorganismy nenáročné na živiny, až později dochází ke zvyšování diversity. Tvorba esenciální látky primárním společenstvem umožňující růst další populace, jako produkce některých org. látek (např. kvasinky produkující ethanol, který využívá *Acetobacter* či fixace dusíku). Změnu společenstva může způsobit i koncentrace anorganické živiny, některé řasy netolerují vysoké koncentrace anorganických solí.

Sukcese může představovat modifikaci heterogenního substrátu – zbytky rostlin a živočichů primární společenstvo rozloží na jednodušší látky. V některých případech dochází k autointoxikaci prostředí původním společenstvem, např. fermentace mléka laktobacily a streptokoky způsobuje produkci kyselin, které zastaví jejich růst a podpoří množení acidorezistentních mikrobů. Také dochází k vytváření bariér (zpětná vazbou na reakci prostředí) formou produkce protilátek - fagocytů živočichů či fytoalexinů rostlin, vedoucích k destrukci či zpomalení růstu části mikrobů a nahrazení rezistentními druhy. Změny teploty a intenzity slunečního záření se podílejí na alogenní sukcesi především u fotosyntetizujících společenstev a způsobují sezónní změny. Nezanedbatelným faktorem je také fyzická eliminace predátory, tedy snižování počtu primárních producentů v trofickém řetězci (např. řasy konzumovány herbivory).

Jedna populace se tedy při kolonizaci rozvíjí a časem ustupuje rozvíjející se druhé populace, výměna populace postupuje relativně rychle, pouze jsou-li zdroje omezené, je výměna pomalejší. Vzájemný vztah mezi mikrobiomem a jeho prostředím vede ke stabilizaci a rovnováze, výsledkem je poté tzv. klimax společenstva. Druhové složení

klimaxu zůstává relativně konstantní, jedná se však dynamickou rovnováhu - buňky odumírají a jsou nahrazovány novými. Fyz. a chem. vlastnosti prostředí při kolonizaci spolu s biol. faktory případného hostitele kontrolují složení finálního společenstva. V podobných prostředí se ustalují společenstva s podobnou strukturou a zastoupením funkčních druhů. Koncept klimaxu je obtížně aplikovatelný na mikrobiální společenstva. Nejvyšší udržitelné diverzity se pravděpodobně vyskytují na úrovních střední sukcese. Podle klasického ekologického myšlení komunity klimaxu reprezentují stav rovnováhy, avšak podle současného ekologického myšlení se klimaxové komunity zřídka vyskytují a častěji narušení náhodně přeruší proces sukcese a zabrání tak komunitě dosáhnout plné rovnováhy.

### **Sukcese mikrobiálních společenstev**

Mikrobiální procesy vyskytující se v určitém ekosystému jsou vykonávány mnoha populacemi, které se navzájem ovlivňují. Každá populace vykonává specifický soubor procesů, které představují niku dané populace v daném ekosystému. Populace v dané komunitě, které užívají stejné zdroje (tzv. gildy) spolu intenzivně soutěží. Ekosystémy se liší počtem nik, které jsou k dispozici, a ekosystémy které mají mnoho nik, mohou podpořit vyšší diverzitu. V některých ekosystémech nejsou obsazeny všechny niky, např. v narušených ekosystémech, kde je nedostatek populací fyziologicky schopných zaplnit všechny niky které jsou k dispozici, což vede k ochuzení diverzity ekosystému.

Vzhledem ke krátké generační době mikroorganismů, dochází k velké populační fluktuaci. Změny životního prostředí mohou zabránit řádné sukcesi mikrobiálních komunit. Náhodná událost může určit, který mikroorganismus zaplní niku v ekosystému a určí směr sukcese, proto se v mnohých prostředích nedosáhne klimaxu mikrobiálních komunit. I když se dosáhne rovnováhy v druhové diverzitě, zřídka přetrvá díky narušení, která má za následek zrychlenou extinkci některých druhů a jejich nahrazení jinými.

S výjimkou hlubokomořských hydrotermálních pramenů je produkce zpravidla ekvivalentní fotosyntéze. Jestliže hrubá produkce (P) přesáhne rychlost respirace (R), organická hmota se začne akumulovat. Autotrofní sukcese se nachází v prostředích postrádajících organickou hmotu s neomezeným přísunem sluneční energie, kde  $P/R > 1$  a

dochází k akumulaci biomasy. Autotrofní sukcesi představují mladé pionýrské komunity s minimální nároky na živiny, vysokou tolerancí k nepříznivým podmínkám životního prostředí. Výhodou je pak např. schopnost fixace atmosférického dusíku nebo autotrofie (sinice a lišejníky). Pokud se poměr produkce a respirace (P/R) blíží 1, dochází k ustanovení stabilní komunity.

Při heterotrofní sukcesi je  $P/R < 1$  dochází k úbytku organické hmoty a sníží se i tok energie přes systém. Nedostatečný přísun organické hmoty zajistí, že komunita postupně využívá uskladněnou chemickou energii. Heterotrofní posloupnost je většinou dočasná, protože vyvrcholí extinkcí komunity po vyčerpání zásob energie (komunity dekompozičních procesů, např. padlý strom, po jehož rozpadu komunita zaniká). Heterotrofní sukcese může vytvořit stabilní komunitu, pokud je stálý přísun organické hmoty z vnějšího zdroje (mikroflóra zaživacího traktu pokud organismus přestane přijímat potravu, komunita zaniká). Pionýrské organismy musí mít vysokou rychlost růstu a metabolismu, aby byly v předstihu před sekundárními invazními organismy.

Např. kousky listů, kořenů, stonků a stélky vodních rostlin vstupující do vodního prostředí tzv. detrit (rozpadající se odumřelá organická hmota v ekosystému) představují čerstvý materiál a sukcesní mikrobiální komunity jsou komplexní a změny v populacích jsou předvídatelné. Přidáme-li sterilní materiál do vodního prostředí s malým množstvím přirozeného detritu, dojde k charakteristické sukcesi. Po 8 hodinách jsou na organickém materiálu malé počty bakterií, maxima je dosaženo po cca 15 – 150 hodinách, pak následuje pokles a relativně stabilní stav se ustanoví po 200 hodinách. Nálevníci se objevují po 100 hodinách, maxima dosahují po 200-300 hod. Výsledkem je degradace na dusík chudých rostlinných polymerů a jejich nahrazení na dusík bohatou mikroflórou, která je klíčová pro bezobratlé i obratlovce živící se na detritu.

Dalším příkladem autotrofní/heterotrofní sukcese je nitrifikace (přeměna amoniaku na nitrát), která je inhibována v mnoha klimaxových ekosystémech. Nitrifikační populace ustoupí v lesních a lučních půdách blížících se klimaxu, kde dochází k akumulaci dusíku ve formě amonného iontu, který se hůře vymývá a podporuje rostliny a ne-nitrifikační bakterie.



Obr. 30: Rozklad listu - heterotrofní sukcese (zdroj: <https://treesforlife.org.uk/forest/forest-ecology/decomposition-and-decay/>)

Sterilní pokožka a zažívací trakt novorozenců umožňuje sledovat sukcesí komunit, a stejně jako kolonizace zažívacího traktu vedoucí k vytvoření klimaxové komunity je regulována řadou faktorů (hostitelský živočich, mikrobi, dieta, životní prostředí). Je zde mnoho různých nik zaplněných různými mikrobiálními populacemi. Kolonizace začíná u člověka a dalších nepřezvýkavých savců rody *Bifidobacterium* a *Lactobacillus*, následuje fakultativně anaerobní *E. coli* a *Streptococcus faecalis*. S nástupem tuhé stravy nastupují striktně anaerobní bakterie (*Bacteroides*), které se stanou dominantní v době odstavení mláďete.

U přežvýkavců sukcese vede k vytvoření komplexní obligátně anaerobní mikrobiální komunity celulózu degradující bakterie (*Bacteroides*, *Ruminococcus*), škrob degradující bakterie (*Selenomonas*), metanogenní archaea (*Methanobacterium*) a celulózu a pektin degradující protozoa (*Polyplastron*). Metanogenní bakterie jsou největší populací využívající vodík v batoru ovcí, skotu, bizonů, jelenů a lam či slepého střeva koní a existuje silná korelace mezi počtem metanogenních a celulólytických mikroorganismů. Protozoa se objevují po ustanovení komplexní bakteriální komunity, pionýrské bakteriální komunity modifikují prostředí produkcí různých těkavých kyselin a odstraněním kyslíku a umožňují tak sukcesí ke klimaxové komunitě. Protozoa v batoru zastávají roli predátorů, živících se bakteriemi.

Mnohé komunity vykazují vysoký stupeň stability a jsou rezistentní ke změnám, což je založené na tzv. **homeostázi**, vnitřnímu mechanismus k udržení rovnovážného stavu.



Homeostáze využívá mnoho kontrolních mechanismů, které působí proti rušivým zásahům (kapacita společenstva zachovat stabilitu/integritu). Populace jsou vystavené pravidelným i nepravidelným fluktuacím (interní i externí podmínky) a to vše přispívá k udržení stability ekosystému. Nahromadění určitého metabolitu (nitrit, sirovodík) vede k dočasnému nárůstu populace vyživající tento substrát, což vede k snížení jeho koncentrace dřív, než dosáhne toxické úrovně.

Posun v populacích následkem sezónní změny v osvětlení nebo teplotě – mezofilní populace v zimě nahrazena ve své nise psychofilní populací, obě populace ale provádí stejnou metabolickou funkci esenciální pro daný ekosystém. Jde o pravidelné změny a některé populace vykazují roční rytmus, např. *Vibrio parahaemolyticus* se objevuje v ústích řek během jarních a letních měsíců a není přítomno během zimy, kdy přežívání v sedimentech.

**Koncept dočasné niky** se uplatňuje, když organismus okupuje prostředí jen v jednom určitém čase – např. populace řas, rozsivek. Populace nacházející se v různém tepelném a světelném režimu omezí přímou kompetici a umožní koexistenci populací soutěžících o stejné zdroje v prostorově se překrývajícím habitatu. Na sezónní populační změny dá dívat jako na opakovanou sukcesi ke stabilní komunitě, která je opakovaně narušena náhlými změnami životního prostředí v důsledku sezónních změn. V pobřežní oblasti Arktického oceánu dochází každé jaro k masivnímu „kvetení“ řas na spodní straně ledu, po kterém následuje rozvoj bakteriálních populací rodů *Flavobacterium*, *Microcylus*. Po roztání ledu zmizí toto prostředí, řasy se rozptýlí do vodního sloupce a jsou zkonsumovány predátory nebo rozloženy bakteriemi. Během zimy se vytratí i pigmentované bakteriální populace, ale některé bakterie i řasy přežijí v sedimentech a s vytvořením ledu začne proces znovu.

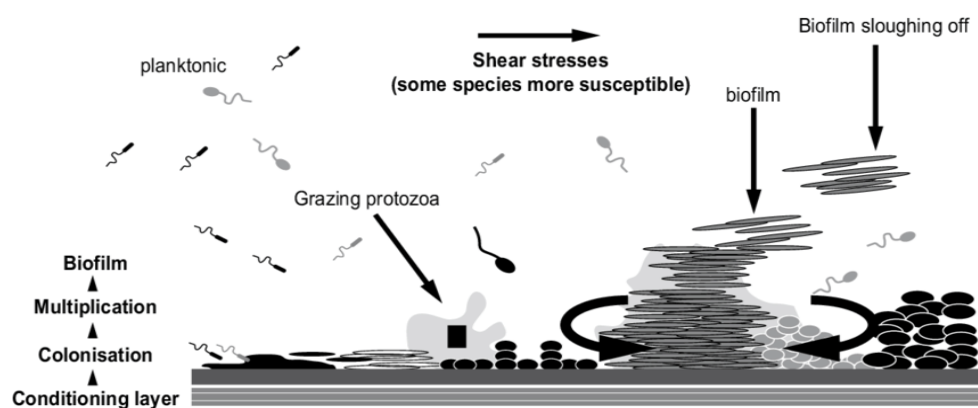
Katastrofické změny životního prostředí mohou narušit homeostatickou kontrolu ekosystému, zničit nebo vážně narušit existující komunity a začít nový proces sukcese, např. nový polutant v ekosystému, aplikace fungicidu do půdy nebo na rostliny, vulkanické erupce. Po narušení působí homeostáze směrem k obnovení narušené komunity a obvykle s odstraněním rušivého činitele dojde sekundární sukcesí k obnovení původní komunity - po umytí se kůže postupně vrátí k původnímu stavu, po orbě také dochází k návratu původního složení půdní mikroflóry. Homeostáze obnoví původní komunitu po vstupu cizích mikroorganismy zaživací trakt – organismy vstupující na potravě, i potencionálně patogenní bývají eliminovány, podobně v půdním či vodním prostředí alochtonní mikroorganismy

přetrvávají jen dočasně a antagonistické vztahy způsobí jejich odstranění a obnovení původní komunity. Vztahy mezi populacemi v komunitě jsou nejčastěji založené na fyziologických interakcích mezi různými populacemi.

Tzv. **paradox planktonu** se zabývá hypotézou, že i limitované zdroje (světlo, živiny) podpoří růst širokého spektra planktonických organismů. Paradox je v tom, že ačkoliv podle principu kompetitivního vyloučení by soutěžení dvou druhů o jeden zdroj mělo vést k extinkci jednoho druhu, opak je ale může být pravdou. Např. různé druhy fytoplanktonu obývají stejné niky v mnoha vodních prostředích v širokém gradientu světla, symbiózy, predace a měnící se podmínky a také turbulence zabránily vytlačení jedné z populací (tj. diskontinuity v životním prostředí umožnily vývoj různých stabilních komunit fytoplanktonu v překrývajících se nikách).

## Biofilmy

Aktivní biologická vrstva složená z mikroorganismů (baktérií, řas, hub, mikroprotozoa, metazoa) a jejich extracelulárních polymerních produktů, která je přichycena na povrch nejrůznějších podkladů, které mohou být či jsou v kontaktu s vodou. Vše začíná kolonizací povrchu, po ponoření do vlhkého prostředí začíná sekvence osídlování, mající za následek sukcesi populací dominujících na povrchu v různém čase. Sukcese je založena na sekvenci fyzikálních a biologických událostí začínajících s adsorpcí organického filmu těsně následovanou povrchovou kolonizací bakteriálními druhy. Nejprve dojde k adsorpci organických molekul a rychle (minuty) vzniká makromolekulární film. Následuje rychlá adsorpce bakterií (během 24 hod), kde se významně uplatňuje jejich motilita.



Obr. 31: Vznik biofilmu (zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/Biofilm-formation\\_fig2\\_5342892](https://www.researchgate.net/figure/Biofilm-formation_fig2_5342892))

První kolonizátoři mohou být ve výhodě (umístění a využití adsorbovaných živin), povrch je heterogenní a dochází zde ke kompetici o oblíbená niky, i když celý povrch ještě není zdaleka neobsazen. Dochází k vytváření mikrokolonií a buněčných agregátů, postupně vznikají silné vrstvy mikroorganismů spojených polysacharidovou matrix. Při přeplnění povrchu dojde k vyčerpání živin a zastavení růstu. Zároveň se objevují améby, bičíkovci, nálevníci, rozsivky a larvy - kolonizují povrch v řádu dní (eukaryota a rozsivky) nebo týdnů (larvy, depozice spor). Častými prvními kolonizátory jsou tyčinkovité bakterie následované stopkatými bakteriemi jako je *Caulobacter*. Ve vodním prostředí následuje kolonizace vláknitými řasami, rozsivkami a larvami s možností pastvy predátorů na biofilmových nárostech. Různé mikrobiální populace formují konsorcia, kde dochází ke propojení zdrojů (zkompletování metabolických drah apod.) Časté jsou asociace řas s bakteriemi, řasy zajistí přichycení k podložce i zdroj živin. Produkce bakteriálních exopolymerů vytváří důležité rozhraní mezi buňkami a vnějším prostředím, což má vliv na rychlost chemické výměny a dostupnost živin a podporuje vytváření nových nik.

Organismy biofilmu (celá paleta fyziologických a funkčních skupin) mohou mít užitek z přisedlého způsobu růstu, polysacharidová matrix totiž umožňuje interakce mezi buňkami a poskytuje ochranu proti vnějším rušivým vlivům, také snižuje citlivost bakterií ke stresu.

Kompetice a predátorské vztahy mezi skupinami mikrobů hrají důležitou roli ve vývoji komunity. Bakteriální kolonizace původně čistých povrchů – konzumace živin, produkce odpadů, syntéza buněčných a extracelulárních sloučenin – to vše spolu působí na vymezení fyzicko-chemických podmínek mikroenvironmentu.

Komunity biofilmu jsou charakteristické prudkými kontinuálními změnami fyzikálně-chemických gradientů v biofilmu. Rychlá konzumace živin v novém biofilmu vede k nárůstu mikrobiální biomasy a zvýšení nároků na kyslík, což v důsledku vede ke vzniku anaerobních zón. Omezení difuze kyslíku může umožnit rozkvět anaerobních mikroorganismů a limitovat úspěch aerobních, např. heterotrofní aerobní a fakultativně anaerobní bakterie asociované se sinicemi *Aphanizomenon* či *Anabaena* vytvoří redukční mikrozóny ve vodách saturovaných kyslíkem, čímž je podpořen vývoj heterocyst k fixaci dusíku.

## 8.6 Genetické výměny v mikrobiálních komunitách

Pokud se objeví v genetickém rezervoáru gen, který podpoří vhodnou adaptaci, rychle se rozšíří také díky krátké generační době. Rezistence k antibiotikům vznikla spontánní mutací nebo rekombinací ještě před lékařským využitím antibiotik, ale v této době neměla pro patogenní organismy velký význam až do zavedení antibiotik do medicíny. Bakterie mající tyto geny rezistence mohly kontinuálně růst v jedinci beroucím antibiotika, což je časté v lékařském prostředí, ale i např. v sedimentech v rybích farmách (oxytetracyklin).

Kritický faktor určující schopnost přežití určité populace v rámci komunity je její genetická způsobilost a k tomu přispívá jedna a více genových alel dané populace. Stabilita komunity závisí na genofondu populace. Geny mohou být přeneseny do nových populací v komunitě a vytvořit tak nové kombinace alel s různým stupněm způsobilosti k přežití. Rozdíly ve zdatnosti mezi alelami nebo genotypy odrážejí systematické rozdíly v mortalitě nebo reprodukci, které naopak odrážejí rozdíly v ekologických vlastnostech jako je schopnost kompetice o limitující faktor nebo odolnost k predátorům.

Procesy, které vnesou systematické změny do frekvence alel, jsou mutace, rekombinace a genetický drift. Genetický drift je případ, kdy změny ve frekvenci alel jsou způsobené náhodnými událostmi (a ne systematickými rozdíly v ekologických vlastnostech jako je schopnost kompetice), a může vést až k extinkci jednoho ze dvou selektivně neutrálních kmenů.

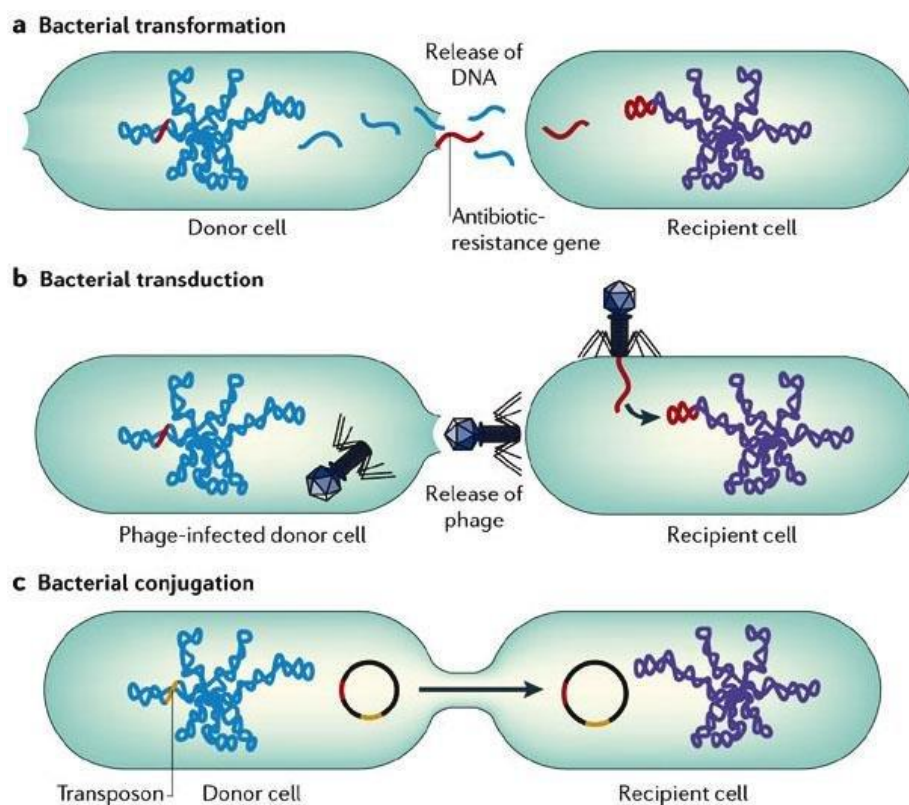
Existují tři principiální mechanismy genetického transferu a rekombinace vedoucí k novým kombinacím alel: konjugace (kontakt mezi dárce a příjemcem), transdukce (přenesení DNA z donora na recipient) a transformace (adsorpce volné DNA kompetentní recipientní buňkou). V hustých populacích bývá dost prostoru ke genetické výměně, zároveň ale také mnoho omezení potencionální rekombinace, např. přítomností restričních enzymů, metylací DNA nebo imobilizací DNA vazbou na jílové minerály, kde je DNA chráněna a stále schopná transformace (adsorpce při pH1, transformace při pH7.5). Plazmidy umožňují rychlý přenos genetické informace o prostředí, mimo jiné z odpadních vody nemocnic, surových kalů, z čistíren odpadních vod nebo z výkrmny zvířat.

**Transformace** je přímé přijetí exogenní DNA a závisí na kompetenci buněk, je možná jen v určitých fázích růstového cyklu, např. při změně nutričních podmínek. Transformace

má tři fáze: navázání cizí DNA na buňku, transport genetického materiálu přes buněčné obaly a integrace transformující DNA do genomu buňky.

**Transdukce plazmidu** využívá bakteriofága, plazmid je přibalen při kompletování fágové částice. Plazmid se buď se udrží a replikuje celý plazmid nebo se fragment plazmidu zabuduje rekombinací do recipientní DNA, ev. bude DNA dormantní a případně později degradována.

**Konjugace** představuje transfer genů z jedné prokaryotické buňky do druhé přímým kontaktem buněk a je kódována samotným plazmidem, výsledkem je pak přítomnost plazmidu v donorové i recipientní bunce. Konjugace je komplexní proces a ne všechny bakterie jsou toho schopné (G+, G-), protože potřebují k přenosu tzv. sex pilusy.



Copyright © 2006 Nature Publishing Group  
Nature Reviews | Microbiology

Obr. 32: Horizontální přenos genů (zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/4-Schematic-of-three-process-of-Horizontal-Gene-Transfer\\_fig2\\_277076640](https://www.researchgate.net/figure/4-Schematic-of-three-process-of-Horizontal-Gene-Transfer_fig2_277076640))

Často dochází k přenosu plazmidů s geny rezistence k antibiotikům nebo s geny kódujícími degradační metabolické dráhy. Plazmidy se chovají v prostředí dynamicky a geny

přispívající ke zdatnosti populace jsou udržovány, ostatní jsou rychle ztraceny. Neesenciální geny nejsou udržovány, zvláště pokud je na stanovišti silná kompetice o niku, protože exprese takovýchto genů má pak inhibiční efekt na růstovou rychlost hostitelské buňky. Transfer genů ale může udržet alelu nebo extrachromosomální element i navzdory selekci - i méně zdatný kmen se může udržet díky opakující se mutací nebo migrací z jiné populace. Méně zdatná alela se také může udržet, pokud je v asociaci s pozitivní alelou. Taková vazbová nerovnováha převládá u bakterií z důvodu jejich asexuální reprodukce a rekombinace konjugací, transformací a transdukcí.

Příkladem může být rezistence k antibiotikům. Ze skupiny 640 lidí bylo 356 jedinců, kteří nebyli v nedávné době vystaveni antibiotikům. U těch, kteří měli vysoký výskyt rezistence ke rtuti v zažívacím traktu, byla vysoká pravděpodobnost výskytu rezistence ke dvěma nebo více antibiotikům (rtuť uvolňovaná z plomb může působit selekci k rezistenci na antibiotika v mikroflóře úst a zažívacího traktu).

### **8.7 Diverzita a stabilita mikrobiálních komunit**

Biologická komunita se zpravidla skládá s několika dominantních druhů s vysokým počtem jedinců a mnoha druhů s malým počtem jedinců. Ačkoli přes dominantní druhy prochází hlavní toky energie, méně početné druhy určují diverzitu trofické úrovně i celého společenstva. Pokud jedna nebo více populací dosahují zvýšené hustoty v důsledku úspěšné kompetice, vede to ke snížení celkové diversity. Společenstvo s komplexní strukturou a vysokou diverzitou je bohaté na informace a potřebuje méně energie pro udržení této struktury. To se odráží i v nižší intenzitě primární produkce na jednotku biomasy při udržení stabilní úrovně diversity. Tato negativní závislost mezi diverzitou a produktivitou je zvláště patrná v podmínkách, kdy environmentální změny podporují rychlý mikrobiální růst a vývoj komplexních mikrobiálních komunit, kde druhová diverzita umožňuje různé reakce v dynamickém ekosystému. Jestliže je společenstvo kontrolované jednostranným faktorem, pak je k udržení stability potřeba méně flexibility – adaptací populace je stenotolerance (vyšší specializace). Např. populace solných jezer bude více stenohalinní (vyžaduje užší rozpětí salinity) než populace ústí řeky a diverzita populace horkých pramenů je nižší než diverzita řeky bez polutantů.

Ve **fyzikálně kontrolovaných** prostředích je druhová diverzita nízká, na prvním místě je nutnost vkládat energii na vývoj adaptací k převládajícím fyzikálně-chemickým stresům a

není zde místo pro evoluci přesně vyvážených a integrovaných druhových interakcí (kyselé bažiny, horké prameny, antarktické pouštní habitaty).

V **biologicky kontrolovaných** ekosystémech je druhová diverzita vyšší, fyz.-chem. prostředí je příznivé, což umožní větší mezidruhovou adaptaci. Význam mezi populačních interakcí v takovém prostředí převáží význam abiotického stresu. Stabilita je spojována s vysokou diverzitou, ačkoli zde není přímá příčinná souvislost mezi diverzitou a stabilitou. V mikrobiální komunitě s vysokou diverzitou neexistuje nejdůležitější populace a i když je jedna populace eliminována, komunita se nezhroutí. Nicméně není zcela jasné, jaká úroveň diverzity je nutná k udržení stability komunity, protože i komunity s vysokou diverzitou nejsou schopné snášet obzvláště silné a pravidelné disturbance. Např. různorodá stabilní komunita aktivovaných kalů toleruje přítok mnoha toxických chemikálií v nízké koncentraci, ale vysoký přívod nějaké toxické substance může způsobit kolaps.

V průběhu kolonizace prostoru klesá rychlost zvyšování druhového bohatství a zároveň dochází ke zvyšování počtu druhů. Společenstvo nemusí změnit biomasu komunity, ale mění se počet druhů, dokud nedosáhne stabilní úrovně. Na modelu pozorujeme, že stabilita komunity predátorských protozoí se zvýšila se zvýšením diverzity na bakteriální úrovni. Stabilita populace protozoí záleží nejen na diverzitě přítomných druhů (komunita dvou druhů protozoí byla stabilnější než komunita tří druhů protozoí), ale i na vlastnostech druhů sloužících jako kořist.

## 8.9 Indexy diverzity

Existuje mnoho matematických ukazatelů popisujících druhovou bohatost a poměrné zastoupení druhů v komunitě – ale především pro makroekologii - problém určení druhu v mikrobiologii (70-97%). Mikrobiální ekologové používají numerickou taxonomii. Na základě mnoha charakteristik (i fenotypových) je vytvořena klastrová analýza, vhodná k určení podobnosti organismů. Ukazatelé druhové diverzity dávají do souvislosti počet druhů a relativní význam jednotlivých druhů (druhovou bohatost a vyváženost). Druhovou bohatost lze vyjádřit jednoduchým poměrem mezi celkovým počtem druhů a celkovým počtem individuí. Tento poměr měří počet druhů v komunitě, ale ne kolik jedinců toho kterého druhu je přítomno. Vyrovnanost (ekvitabilita) měří proporci jedinců mezi druhy - je indikátorem, zda jsou zde dominantní populace.

Diverzita v ekologickém smyslu by se dala přirovnat k intuitivnímu pochopení kompleity společenstva organismů. K odhadu se používají dvě hlavní kategorie, alfa diverzita statisticky popisuje diverzitu v jednotlivém vzorku, beta diverzita porovnává vzorky mezi sebou navzájem. Alfa diverzita je založena na počtu a relativním zastoupení jednotlivých taxonů (resp. OTU). Beta diverzita také pracuje s relativní abundancí taxonů ve vzoru, ale měří variace mezi nimi a kvantifikuje rozdíly mezi komunitami. Grafický výstup pak využívá ordináty, které umožňují zobrazit multidimenzionální data v lépe pochopitelné podobě.

**Shanon-Weaver index** je citlivý k druhové bohatosti i relativní druhové hojnosti, ale také k velikosti vzorku (zvláště u malých vzorků je nutná opatrná interpretace). Equitabilita - vyrovnanost je nezávislá na velikosti vzorku dá se vypočítat z Shanon-Weaver indexu. Indikátory druhové diverzity odrážejí komplexnost struktury komunity a měří podíl individuů mezi druhy - indikuje, zda jsou zde dominantní populace.

**Ředění** (rareface) porovnává zjištěné počty druhů s počty vypočtenými počítačovými modely. Tento postup byl použit pro mikrobiální komunity. Problémem u všech přístupů ale zůstává úroveň podobnosti použitá pro definování mikrobiálního druhu.

**Watve a Gangal** (1996) navrhli použít průměrnou taxonomickou vzdálenost mezi všemi páry izolátů jako nedruhový (species-less) index diverzity bakteriálních komunit. Podle tohoto měřítka bakteriální komunity s méně taxonomicky odlišnými dominantními druhy by měly větší průměr (střední hodnotu) doprovázený větší variací/rozdílností, zatímco bakteriální komunity s větším počtem středně nepodobných biotypů by měly větší průměr (střední hodnotu) doprovázený malou variací. Teoreticky by se diverzita měla zvyšovat během sukcese. Toto bylo potvrzeno při studiích kolonizace síťoviny ponořené do jezerní vody. Shannon-Weaver index se během prvních 10 dnů zvyšoval, během toho však některé pionýrské populace zanikly a relativní zastoupení biomasy se přesunulo od heterotrofních bakterií k řasám a sinicím. Diverzita bakteriálních společenstev je dobrým indikátorem znečištění polutanty.

Molekulární indexy diverzity jsou založeny na měření heterogenity DNA celého mikrobiálního společenstva. Např. půda obsahuje až 4000 zcela odlišných genomů bakterií, což je cca 200x vyšší než odhad diverzity pro izolované bakteriální kmeny a odráží problém s nekultivovatelností mnoha mikrobiálních skupin.



## 9. INTERAKCE MEZI MIKROORGANISMY

V přírodě můžeme vidět širokou škálu vztahů mezi organismy, od oboustranně výhodných až po drastické případy kořistnického chování. Termín symbióza představuje jakékoli úzké soužití dvou a více organismů, často se však používá pouze ve smyslu oboustranně výhodného soužití. Pojem symbióza vzešel v roce 1877 od botanika Alberta Bernharda Franka k označení koexistence různých organismů a zahrnoval mutualistické i parazitické vztahy, včetně přechodů mezi nimi.

Symbióza, nebo také symbiotická interakce či asociace je velice častá. Její evoluční význam se ukazuje např. u endosymbiotické teorie, která popisuje vznik eukaryotické buňky symbiózou dvou odlišných prokaryotických buněk. Funkce symbiózy jsou rozličné, někdy si symbionti vyměňují organické a anorganické látky, jindy si poskytují ochranu či další služby. Na mezidruhové úrovni je známo množství asociací mezi autotrofními řasami či vyššími rostlinami s houbami a jinými heterotrofními organismy či třeba lišejníky (z houbové a řasové či sinicové složky).

Interakce mezi mikroby lze považovat za pozitivní nebo negativní, ryzí „neutralismus“ je vzácný. Podle tzv. Alleeho principu (1949), v jedné populaci se mohou vyskytovat pozitivní i negativní interakce v závislosti na hustotě populace, popisuje tedy vztah mezi hustotou populace a jejím růstem. Pozitivní interakce zvyšuje rychlost růstu populace, negativní interakce má opačný efekt. Pozitivní interakce převládá při nízké hustotě populace, negativní při vysoké hustotě populace. Výsledkem je optimální hustota populace s maximální růstovou rychlostí. Pozitivní interakce vedou k efektivnějšímu využití zdrojů a obsazení prostředí, které by jinak nemohlo být osídlené.

Mutualismus (symbióza) vytváří nový konkurenčně výhodnější nástroj, schopný obsadit místo, které by žádný ze zúčastněných organismů nebyl schopen zabrat sám o sobě. Jedná se o kombinaci fyzikálních a metabolických schopností, které podporují růst, přežití anebo pomáhají vypořádat se se stresem.

Negativní interakce jsou velmi důležité, neboť fungují jako seberegulační mechanismus omezující hustotu populace. Z dlouhodobého hlediska jsou velmi užitečné pro ekosystém, brání přeplnění a destrukci prostředí a následné extinkci zúčastněných druhů.

Pozitivní interakce jsou založeny na spolupráci i na hustotě. Např. při použití příliš malého inokula (u náročných organismů) se můžeme setkat s prodlouženou lag fází, případně i kompletní absencí růstu (nekultivovatelné mikroorganismy, VNC – “viable but not culturable”). Je také známo, že u některých patogenů je potřeba minimální infekční dávka patogenních mikroorganismů (např. *Coxiella* - Q horečka, *Salmonella sp.*). V populaci mikrobů se semipermeabilní buněčnou stěnou dochází k úniku nízkomolekulárních meziproductů metabolismu nezbytných pro biosyntézu a růst do okolního prostředí. Větší počet buněk umožní produkci větší koncentrace těchto látek a zároveň umožní jejich zpětnou absorpci a zabrání dalšímu úniku do okolí. Dostatečně velké inokulum změní zpočátku nepříznivé podmínky prostředí (např. redox potenciál), pomůže i sterilní filtrát obohacovací kultury. Výhodou je i růst bakterií v koloniích, dokonce i pohyblivé mikroorganismy rostou v koloniích a někdy využívají pohyb či rotaci kolonií k účinnějšímu využití zdrojů. To má význam hlavně pro využití nerozpustného substrátu (celulóza, lignin), kde extracelulární enzymy zpřístupní takový substrát pro všechny členy společenstva. Při nízké hustotě společenstva může docházet k vyředění a ztrátě uvolněného substrátu.

U některých mikroorganismů dochází po vyčerpání zdrojů potravy ke shlukování amoeboidních buněk do centrálního útvaru, tzv. sorokarpu. Signálem ke shlukování je tvorba cyklického AMP (adenosin monofosfát), uvolnění spor a jejich dispersi. Některé spory se dostanou do prostředí s dostatkem potravy, kde vyklíčí a povedou amoebovitý život.

**Hlenky *Dictyostelium*** jsou amoeboidní fagotrofní eukaryota, která se vyskytují v rámci životního cyklu v jedno i mnohobuněčné podobě. Nalézají se ve většině suchozemských ekosystémů jako běžná složka půdní mikrobioty, která hraje důležitou roli při udržování vyvážených bakteriálních populací v půdě. Hlenky žijí v půdě a na hnilým materiálu především v mírném pásu, a zatím bylo popsáno asi 150 druhů. Jednotlivé améby jsou běžné na detritu či vlhkých půdách a jeskyních. V této fázi jsou améby. Amébovitě buňky rostou odděleně, pohybují se nezávisle a krmí se hlavně bakteriemi. Po vyčerpání zdroje potravy dochází k hladovění a produkci cyklického AMP, který je signálem k vytvoření mnohobuněčného sorokarpu. Alespoň sto hladovějících buněk se může spojit díky chemotaxi za vzniku agregátu, obklopeného extracelulární matricí.



Obr.33: *Dictyostelium* tvořící sorokarp

(zdroj: <https://www.labroots.com/trending/microbiology/2940/microbe-dictyostelium>)

Tento mnohobuněčný, relativně plochý agregát, se přemění do „muldy“, na které se objeví špička, která roste do výšky a poté se skácí na podklad a v podobě „slimáka“ se stěhuje za teplem a světlem, tedy tam, kde jsou vhodné podmínky k vytvoření plodnice - sorokarpu. Z buněk netvořících špičky se ztrátou vody a vytvořením obalu stanou spory, které ve vrcholu plodnice dokážou přežít nepříznivé podmínky. Za příznivých podmínek spory nabobtnají a je zahájen buněčný vývoj. Buňky se množí, živí a volně pohybují, dokud se opět nevyčerpá potrava z jejich okolí. Poté jsou hladovějící buňky nuceny znovu agregovat a zopakovat vývojový cyklus.

Při nižší populační hustotě může pomoci agregace a přenos genů pomocí plasmidů. Recipientní buňky *Dictyostelium* produkují feromon, který indukuje buňky obsahující donorový plasmid. Dochází k produkci aglutininů a vytváření agregátů s recipientními buňkami za účelem výměny genů.

## 9.1 Pozitivní interakce

Výměna genetické informace v populaci přináší šíření užitečných genů k rezistenci vůči antibiotikům, těžkým kovům nebo schopnost využití neobvyklých organických substrátů. Pozitivní mutace může být přenesena do dalších jedinců a genetická výměna také zabrání přílišné specializaci v populaci. Existuje mnoho způsobů genetické výměny (transformace, transdukce, konjugace, sexuální tvorba spor) a i když jde o výměnu informace mezi dvěma buňkami, je potřebná vysoká populační hustota, ke konjugaci dochází až koncentrace buněk od  $10^5$ /ml.

### Komensalismus

Stav kdy jedna populace získává a druhá je neovlivněna. Populace žije z odpadních metabolických produktů druhé, obvykle nejde o obligátní vztah, hostitelská populace může být nahrazena jinou. Neovlivněná populace přizpůsobuje prostředí jiné populaci (fakultativní anaerob spotřebuje kyslík a vytvoří prostředí pro obligátního anaeroba). Častá je také produkce růstových faktorů (vitamíny, AK), např. *Flavobacterium brevis* vylučuje cystein, který využívá *Legionella pneumophila* ve vodném prostředí. Důležitou roli hraje přeměna nerozpustných substrátů v rozpustné a rozpustných v plynné sloučeniny, což umožní transfer do jiného prostředí. Metan produkovaný v sedimentech je využit metanoxidujícími populacemi ve vodním sloupci nad nimi, *Desulfovibrio* vytvoří acetát a vodík ze sulfátů a laktátu (anaerobní respirace a fermentace) a ty jsou využity rodem *Methanobacterium* pro redukci  $\text{CO}_2$  na metan. Produkce kyselin uvolní substrát pro jiný organismus, houby rozloží celulózu na glukózu a ta je využita bakteriemi. Odstraněním nebo neutralizací toxické látky (odstranění  $\text{H}_2\text{S}$ , těžkých kovů) organismus sám o sobě poskytuje vhodné prostředí pro jiné a tento vztah může někdy přerůst až synergismus (např. když řasa neroste bez bakterie), což je časté třeba v půdním prostředí.

### Synergismus (mutualismus)

Mutualismus není obligátní a obě populace těží ze vztahu. Obě populace přežijí samostatně, spolu však získávají další výhody (díky doplnění metabolické dráhy) často založené na schopnosti jedné populace zásobovat populaci druhou významným růstovým faktorem. Např. v minimálním médiu porostou *Lactobacillus arabinosus* a *Enterococcus faecalis* jen dohromady. *E. faecalis* vyžaduje kyselinu listovou, kterou produkuje

*Lactobacillus* a ten zase potřebuje fenylalanin, který produkuje *Enterococcus*. Rod *Chlorobium* za přítomnosti světla fixuje CO<sub>2</sub> a oxiduje sirovodík a produkuje organické látky, rod *Spirillum* za přítomnosti elementární síry a HCOO<sup>-</sup> (formát) produkuje sirovodík a CO<sub>2</sub>. Dohromady se doplňují, také díky detoxikaci sirovodíku, který by eliminoval *Spirillum*. Podobné příklady lze najít mezi bakteriemi v cyklu dusíku. Heterotrofní pseudomonády jsou chemotaxí přitahovány k organickým exkretům heterocytů *Anabaena spiroides*, které oxidují a vytvoří husté agregáty kolem heterocyty a stimulují nitrogenázovou aktivitu snížením tenze kyslíku.

Chemotaxe je důležitá i pro asociaci řas a bakterií ve vodním prostředí. Podobně jako sinice i zde řasy produkují organické sloučeniny, které přitahují bakterie a některé bakterie pak produkují vitamíny využívané řasami, vztah může být i specifický. Řasa využívá světlo a produkuje org. l. a kyslík, které jsou využívány aerobními heterotrofními bakteriemi, které zásobují řasu oxidem uhličitým a někdy růstovými látkami a zlepšují růst řasy odstraněním kyslíku.

Některé druhy *Pseudomonas* rostou na orcinolu, ale vykazují vyšší afinitu k tomuto substrátu a rychlejší růst za přítomnosti jiných bakterií, které nerostou na orcinolu, ale využívají jiné organické látky produkované *Pseudomonas*. Některé rody jsou schopné produkovat enzymy, které by odděleně neprodukovaly - příbuzné rody *Pseudomonas* rostou-li dohromady, produkují enzym lecithinazu, která štěpí lecitin. Podobně dochází k produkci celuláz u jiných bakterií. Degradace zemědělských pesticidů (*Arthrobacter* a *Streptomyces* dohromady degradují organofosfát diazinon, společná degradace organofosfátu parathion *Pseudomonas stutzeri* a *P. aeruginosa*), jiní využívají metabolity produkované při degradaci herbicidu jiným organismem, který však sám o sobě neumí degradovat. *Penicillium piscarium* rozloží herbicid propanil na kyselinu propionovou a 3,4 dichloranilin. K. propionová je dále využita jako zdroj C a energie, ale *Penicillium* neumí degradovat toxický 3,4 dichloranilin. Ten je degradován houbou *Geotrichum candidum*, která zase neumí rozložit původní herbicid. Za nepřítomnosti herbicidu obě houby spolu soutěží o stejné substráty.

Známý je synergický vztah metanogenů s jinými bakteriemi (*Syntrophomonas*), které oxidují organické kyseliny na acetáty a H<sub>2</sub>, který využijí archea k produkci metanu, jinak by byl toxický pro bakterie. V roce 1941 bylo izolováno *Methanobacterium omelianski* a po 26 letech (Bryant, 1967) se zjistilo, že jde o směsnou kulturu *M. bryantii* a „S“ organismu,

později identifikovaného spolu s dalšími syntropickými fermentátory jako archea *Synotrophomonas* a *Synotrophobacterium*.

Syntrofické vztahy jsou usnadňovány agregací bakterií (ve vločkách apod). Např. spolupráce tří organismů - *Desulfovibrio vulgaris* etanol konvertuje na acetát a zároveň bikarbonát na formát. *Methanobacterium formicicum* využije formát a produkuje metan, *Methanosarcina barkeri* konvertuje acetát na metan a CO<sub>2</sub>. Při anaerobním trávení syrovátky se laktát a etanol přeměňuje na metan.

## Symbióza

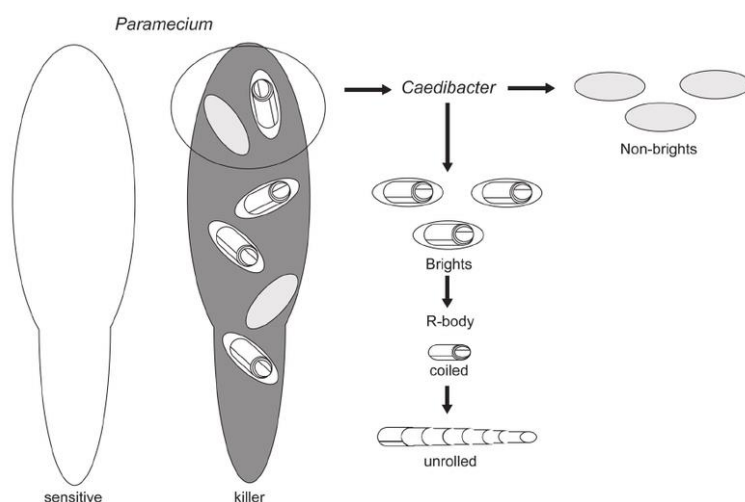
Jde o obligátní vztah mezi dvěma populacemi a obě z něj mají prospěch. Jde o specifický vztah a **jeden organismus nemůže být nahrazen jiným**. Vyžaduje **těsný kontakt** obou populací a umožňuje jim přežít v prostředí, kde by jedna bez druhé nemohla žít. Obě populace pak vystupují jako jeden organismus.

Př. **lišejníky** jsou tvořeny primárním producentem (fykobiont) a konzumentem (mykobiont). Fykobiont poutá sluneční energii a produkuje org. látky, houba využívá org. látky a poskytuje ochranu a transport minerálních živin (případně růstové faktory). Sinice (*Chlorophycophyta*, *Nostoc*, *Xanthophycophyta*) nebo zelené řasy (*Trebouxia*) s houbami (ascomycety, basidiomycety, zygomycety) vytváří primitivní tkáň. Zpravidla se vyskytuje určitá specifická partnerů, jsou známy i záměny a dokonce lišejníky s více fykobionty nebo mykobionty. Lišejníky se množí se „sporami“ - buňky řasy obalené myceliem houby. Lišejníky si osvojily tzv. **kontrolovaný parazitismus** - řasa si vyvinula určitou rezistenci k parazitní houbě a panuje rovnováha mezi buňkami řasy zničenými houbou a produkcí nových buněk řasy. Výhodou soužití je také vyšší rezistence k extrémní zimě, suchu i teplotě. Některé lišejníky se podílejí na fixaci dusíku, např. v tundře lišejník *Peltigera* obsahuje sinici *Nostoc*. Lišejníky jsou velmi citlivé k průmyslovým exhalacím, SO<sub>2</sub> snižuje fotosyntézu fykobionta a houba jej přeroste, zahubí a sama pak také zahyne. Lišejníky jsou tzv. indikátorové druhy znečištění životního prostředí.

**Endosymbionti prvoků**, jako trepka rodu *Paramecium* může v cytoplasmě hostit více buněk (50-100) rodu *Chlorella*. Řasa poskytuje organický uhlík a kyslík, prvok jí poskytuje ochranu, pohyb, CO<sub>2</sub> a možná růstové faktory. Prvok se může dostat i do anaerobního prostředí, kde je však světlo. Ve stresové situaci (delší dobu bez světla) může prvok strávit řasu.

Někteří bičíkatí prvoci obývající bacher přežvýkavců mají endosymbiotické metanogeny (*Methanobacterium*, *Methanocorpusculum*, *Methanoplanus*), kteří se liší se od volně žijících metanogenů. Endosymbionti zřejmě mohou využívat molekulární vodík produkovaný hostitelem – zdá se, že je zde morfoloická interakce mezi hostitelem a endosymbiontem umožňující výměnu látek.

Trepka *Paramecium aurelia* a bakterie *Caedibacter* (symbiont), dříve známý jako kappa částice. *P. aurelia* se vyskytuje ve 2 formách: killers (má endosymbionta) a sensitives (bez). Povaha toxické substance kmene „zabijáka“ a mechanismus, kterým přítomnost endosymbionta zajišťuje imunitu, není plně vysvětlena. *Caedibacter* symbionti (zodpovědní za zabijácký fenotyp) mají světlolomné body – tzv. R body (geny pro toto tělísko jsou na plasmidu v *Caedibacter*). R tělísko se nezdá být toxinem, ale R tělísko i toxin asi kódovány stejnou oblastí na plasmidu a přítomnost R tělíška asi nezbytná pro schopnost zabíjet citlivé buňky. Zástupci *Caedibacter* jsou plně nutričně závislé na hostitelském prvku, přítomnost *Caedibacter* symbiontů dává zabijáckým prvokům výhodu v kompetici s citlivými kmeny prvoků.



Obr. 34: Paramecium a Caedibacter (zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/Sensitive-and-killer-paramecia-differ-only-in-the-presence-of-endosymbiotic\\_fig1\\_235992642](https://www.researchgate.net/figure/Sensitive-and-killer-paramecia-differ-only-in-the-presence-of-endosymbiotic_fig1_235992642))

Mutualismus nalézáme také u fága a bakterie, kdy virus, který napadl buňku či bakterii, se integroval a zapojil do jejího vlastního genomu jako provirus, jehož replikace a množení někdy způsobí rozpad buňky. Bakterie zajistí dlouhodobé přežití fága a fágová DNA přidává novou genetickou informaci a schopnosti bakteriální populaci (bakterie mohou být

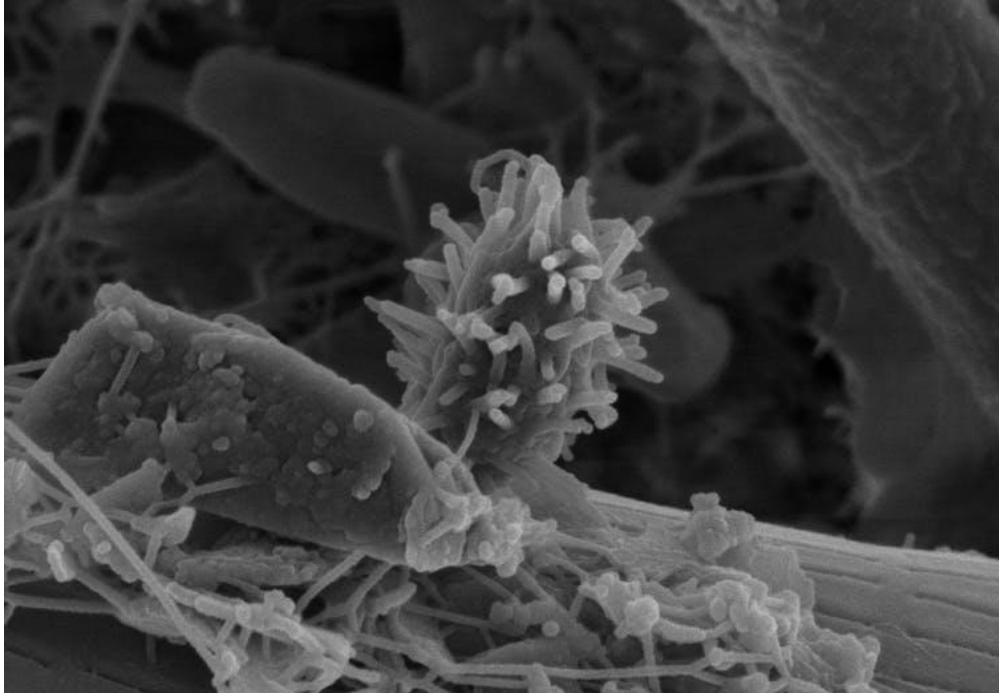
virulentnější nebo produkují nové enzymy). Možnost přenosu bakteriální DNA transdukci, lysogenní populace je pak výhodě oproti nelysogenní, v případě uvolnění fága.

Příklad vazeb mezi mikroorganismy dobře ilustruje **společenstvo biofilmů**. Volně plovoucí mikrob po přisednutí k povrchu změní fenotyp v důsledku změny v expresi genů a začne produkovat polysachridy do svého okolí. V biofilmu se objevuje široká škála pozitivních a negativních interakcí. Populace je v konstantním pohybu, dochází k sukcesi populace. Reverzibilní přichycení buněk k povrchu částí povrchu buňky či bičíky za neustálého pohybu buněk. Speciální systémy bičíků zabezpečují přichycení k různým povrchům, vibria mají laterální bičíky k přichycení a disperzi ve vysoce viskózních prostředích a polární bičíky aktivní v méně viskózních prostředích. Specifické interakce mezi buňkami, které umožňují mikrobiálním populacím koexistovat v prostředích, kde by individuální populace existovat nemohly – kooperace.

Fyziologická spolupráce tvoří hlavní faktor ve formování struktury a založení prostorových vztahů, pro přichycení mikrobiální komunity k povrchu, vytváření chemicky vhodných mikroprostředí a prostorové uspořádání syntrofických partnerů. Společenství je schopné metabolické aktivity nad rámec aktivit vykonávaných jednotlivými populacemi, může být odstraněna represe různých genů (adhezi k povrchu, podmínkami na povrchu, růstem v biofilmu). Matrice biofilmu (polysacharidy s uronovými kyselinami) je kondenzovaná kolem mikrokolonií buněk produkujících tyto látky, mikrobiální populace v biofilmu umožňuje udržet metabolickou spolupráci a živiny jsou poskytovány sousedními buňkami a difuzí. Produkty jsou stejným způsobem odstraňovány a antagonismy jsou zmírňovány difúzními bariérami. Primární kolonizátoři mohou fyzikálně zabránit kolonizaci dalšími organismy.

Biofilm vytváří a zachovává podmínky, které umožňují růst specifických populací, které by jinak nepřežily chemické podmínky (pH, gradient O<sub>2</sub>) a umožňují přežití náročných organismů s jedinečnými metabolickými schopnostmi. Obligátní anaerobní organismy (bakterie a archee) mohou růst spolu s obligátně aerobními asociací řas s bakteriemi. Řasy jsou zde místem přichycení i zdrojem živin pro heterotrofní bakterie, které využívají extracelulární produkty řas.





Obr. 35: Biofilm (zdroj: <https://theconversation.com/biofilms-the-bacterial-wound-communities-that-protect-themselves-from-attack-42218>)

Zajímavým příkladem biofilmů jsou tzv. **snotity**, slizovité kolonie tvořené jednobuněčnými extremofilními bakteriemi. Lze je nalézt, jak visí ze skal či stropů jeskyní a vypadají jako malé stalaktity. Bakterie získávají energii chemosyntézou z vulkanických sloučenin síry obsahujících sirovodík a produkují kyselinu sírovou (pH produktu se blíží nule).

## 9.2 Negativní interakce

### Kompetice

Kompetice je vztah, kdy členové jedné populace využívají stejné živiny i prostředí. Zvýšená hustota populace soutěží o dostupné zdroje (živina, predátor-kořist, parazit-hostitel). Infekce hostitelské buňky, zpravidla vylučuje další infekci této buňky jiným členem populace. Formou kompetice je také produkce či akumulace toxických látek, např. LMW mastné kyseliny, sirovodík, etanol. Jedná se o negativní zpětnou vazbu (zastavení růstu populace i za přítomnosti vhodného substrátu). Např. akumulace kys. mléčné (a jiných

mastných kyselin) zastaví aktivitu laktobacilů, etanol eliminuje kvasinky a akumulace mastných kyselin zastaví degradaci uhlovodíků.

Kompetice je negativní vztah, kdy se dvě populace nepřátelsky ovlivňují, a tím dosahují nižší hustoty populace nebo růstové rychlosti. Obě populace používají stejné zdroje, prostor nebo limitující prvek. Princip kompetického vyloučení spočívá v tom, že dvě populace nebudou sdílet jeden prostor, protože jedna vyhraje soutěž a eliminuje druhou populaci. Např. *Paramecium caudatum* a *P. aurelia* porostou dobře zvlášť, dohromady ale *P. aurelia* potlačí *P. caudatum*, ačkoli nepoužívá fyzický útok nebo toxiny. *P. aurelia* roste rychleji a potlačí *P. caudatum* tím, že mu vyžere potravu. Dvě populace přežijí ve stejném prostoru a čase, pouze pokud budou používat jiné zdroje. Směsná kultura *Paramecium caudatum* a *P. bursaria* může dosáhnout rovnováhy, i když používají stejné živiny, ale využívají jiný prostor v kultivační nádobě - tím se minimalizuje kompetice a zabrání se extinkci jednoho z druhů (viz paradox planktonu).

Kompetici pozorujeme i u purpurových sirných bakterií a je založena na efektu střídání délky osvětlení. *Chromatium vinosum* při stálém světle a přítomnosti sulfidu eliminuje *C. weissei*. Při přerušovaném osvětlení porostou obě. Dva druhy rozsivek přežijí vedle sebe jen tehdy, když každá bude mít jiný limitující faktor (fosfát a silikát), pokud ne, dojde ke kompetitivnímu vyloučení. Někdy záleží také na koncentraci substrátu, např. při vysoké koncentraci substrátu *E. coli* vytlačí *Spirillum*, naopak nízká koncentrace substrátu způsobí, že *E. coli* je potlačena. I míra stresu může změnit výsledek kompetice a vyhraje odolnější druh (jde spíš o situaci, kdy jde o přežití v době zastaveného růstu).

Zajímavým genetickým základem pro negativní interakce jsou geny kódující peptidy nebo proteiny s letální funkcí *E. coli* – na jednom plazmidu spolu. Hok (host-killing) gen, jehož produkt (peptid) poškozují membránové proteiny, což vede ke smrti buňky. Sok (suppression of killing) gen naopak kóduje mRNA blokující expresi hok genu (produkt labilnější než hok). Když buňka ztratí plazmid je sok degradován, hok je stabilnější a způsobí smrt buňky. Protože plazmid nese i další důležité geny (např. rezistence), obrana proti ztrátě plazmidu důležitá z dlouhodobého hlediska, i když krátkodobě limituje hustotu populace (část je usmrcena).

Pro udržení plazmidů existují i další mechanismy, např. geny pro restriktázy a geny pro metylaci, kde je opět restriktázní enzym je stabilnější než DNA metylázy. Hladověním

indukované sebeobětování (autolyze) části populace zachrání zbývající buňky, vzdušné mycélium a spóry u streptomycet a myxobakterií. Programovaná smrt, vedoucí k lyzi a využití živin zbývajícími buňkami.

## **Amenzalizmus**

Vztah, v němž jeden ze symbiontů (inhibitor) svými metabolity brzdí růst a rozmnožování druhého symbionta (amenzála) a získává prostor, potravní zdroje apod. Komplexní amenzalizmu je představován virucidními faktory v mořské vodě či fungistatickými faktory v půdě.

**Antibiotika**, resp. jejich produkci, je také možno považovat za formu amenzalizmu, ale přesná chemická povaha není známa, např. štetičkovec (*Penicillium*) a bakterie. Produkce antibiotik a jejich role v přirozeném prostředí stále nejasná. Podmínky podporující tvorbu antibiotik nejsou časté v přirozeném prostředí (potřebují přebytek substrátu). Ve vodním prostředí jsou antibiotika rychle vyředěna, v půdním prostředí jsou sorbována na jílové minerály. Producenti antibiotik nejsou dominantní v akvatických habitatech a rezistentních kmenů v půdě není mnoho i když tu jsou producenti. Význam antibiotik je vyšší ve speciálních „mikroprostředích“, kde je zvýšená koncentrace živin (zymogenní mikroorganismy na organické hmotě v půdě mohou produkovat antibiotika a získat tak výhodu).

**Bakteriociny** jsou látky podobné antibiotikům, ale účinné jen na velmi příbuzné druhy. Destabilizují membránu a naruší její funkce a tím získávají převahu nad těmito příbuznými. Bakteriociny jsou možná důležitější než antibiotika, bakterie díky nim vítězí nad pravděpodobnými kompetitory. Bakteriociny byly detekovány i u G+ bakterií, např. laktobakterie produkují nisin, o kterém se uvažovalo jako o prostředku k prodloužení trvanlivosti některých mléčných výrobků.

**Koliciny** jsou produkovány mikroorganismy čeledi *Enterobacteriaceae*, genetická informace o produkci kolicinů je nesena Col plasmidy a mají antibiotický účinek. Dalším případem amenzalizmu je případ, kdy jeden organismus brání jiným populacím přežít v tomto prostředí, např. produkci kyseliny mléčné nebo nízkomolekulárních mastných kyselin. *E. coli* neporoste v bachoru pravděpodobně díky přítomnosti těkavých mastných kyselin produkováných anaeroby. Mastné kyseliny produkovány mikroby na

povrchu kůže zabrání kolonizaci jinými mikroby (kvasinky), kyseliny ve vagíně brání rozvoji patogenů (*C. albicans*) či kyseliny produkované *Thiobacillus thiooxidans* zabrání růstu jiných bakterií v důlních vodách. Podobně funguje produkce nebo spotřeba kyslíku, amoniaku či produkce etanolu kvasinkami.

Novozélandský ježek má na kůži houbu *Trichophyton mentagrophytes* produkující penicilín. *Staphylococcus* žijící ve stejném prostředí je rezistentní na penicilín. Produkce penicilínu umožní *Trichophyton* vstoupit do amensalistického vztahu s nerezistentními populacemi, které by chtěly kolonizovat stejné prostředí, tedy kůži ježka. Rezistentní stafylokok zde poroste a dochází zde ke koevoluci koexistujících mikrobiálních populací.

## Parazitismus

Parazitismus značí stav, kdy parazit získává živiny z hostitele, který je tím poškozován. Parazitismus lze rozlišit na ektoparazitismus, parazit žije vně hostitele, a endoparazitismus, kde parazité vnikají do hostitele. Vztah hostitel-parazit obvykle specifický. Např. viry patří mezi obligátní intracelulární parazity s vysokou hostitelskou specificitou, kteří mohou zcela eliminovat populaci hostitele. Bakteriofágy mají krátký životní cyklus, již za 20 minut po infekci lyze buňky (vs. mutualismus). Míra působení virů, může být modifikována prostředím, vazba bakterií anebo fágů na jílové částice způsobuje imobilizaci a chrání bakterie před fágy.

**Parazitické *Bdellovibrio*** je vysoce pohyblivé (100 buněčných délek za vteřinu, *E. coli* jen 10 délek), napadá jiné G- bakterie. Setkání probíhá asi náhodně bez chemotaxe a jen malé procento skončí permanentním spojením. *Bdellovibrio* zůstává v periplazmatickém prostoru, modifikuje buněčné obaly hostitele a ty pak zadrží buněčný obsah pro parazita, celá akce trvá cca 1 hodinu. *Bdellovibrio* ztratí bičíky a vyroste ve vlákna, ale nedělí se. Buněčný obsah hostitele je využit až do vyčerpání, poté dojde k dělení filamentů parazita na jednotlivé buňky, které opět získají bičíky. Výnos buněk ve smyslu produkce parazitů: 4 *bdellovibria* v *E. coli*, 20 ve *Spirillum serpens*. Ačkoli je *Bdellovibrio* obligátní parazit, obsahuje celý set katabolických, anabolických a energii generujících genů/enzymů. V laboratorních podmínkách, *bdellovibria* zcela zlikvidují populaci *E. coli*, v přirozených podmínkách však nikoliv, zřejmě díky ochraně jílem.

Některé bakterie mohou způsobit lyzi i bez přímého kontaktu, pomocí exoenzymů. Myxobakterie lyzují G+ i G- půdní bakterie i vzdálené od jejich buněk a využijí materiál

uvolněný lyzí. Populace *Cytophaga* (G-) je schopna lýze citlivých řas. Produkce bakter. chitináz způsobí degradaci buněčné stěny hub. Odolnost bakt. populace vůči lýzi může být specifická. Produkce spor a cyst, které jsou odolnější ataku, slouží jako ochrana populace před eradikací parazitem.

Na prvocích parazitují mnohé houby, bakterie a i jiní prvoci. Např. *Legionella pneumophila* parazituje na prvocích a prvoci pomáhají jejich přežití i rozšíření. Někdy může být obtížné rozlišit mezi endoparazitismem a mutualismem, třeba když endoparazit přežívá po delší dobu v hostiteli.

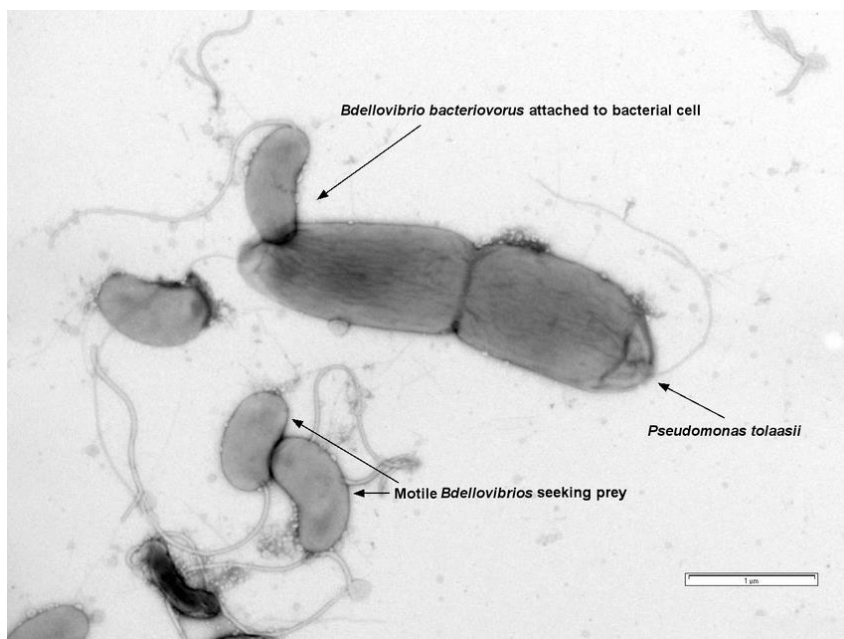
Speciální kategorií parazitismu je tzv. **hyperparasitismus**. Např. *Bdellovibrio* parazitující na jiných bakteriích může mít temperovaného fága anebo houby, parazitující na řasách, mohou mít bakteriální nebo virové parazity.

Parazitismus může fungovat jako užitečný nástroj ke kontrole populace. Parazitu se daří jen na husté populaci, snížením její hustoty umožní obnovu zdrojů v životním prostředí, které jsou využívány hostitelem. Snížením hustoty hostitele se sníží i populace parazita, obě ale přežijí. Jedná se o několikanásobnou zpětnou vazbu bránící zániku všech zúčastněných populací.

## **Predátorství**

Predátorství je případ negativní vazby, kdy predátor pohltí a stráví jiný organismus, kořist. Predátorství někdy splývá s parazitismem, např. u *Bdellovibria*. Predátor je obvykle větší než kořist. V přírodě můžeme často pozorovat cyklické fluktuace v populacích predátora i kořisti, experimentálně pro 2 populace neprokázáno protože predátor napřed zlikvidoval kořist a pak sám vyhladoval. Faktory, které ovlivňují tento proces, jsou saturační kinetika a možný úkryt kořisti. Predátor zničí pár jedinců, ale populace kořisti může těžit z urychleného cyklu živin a udržuje se dynamický růst.

Diverzita skutečného životního prostředí umožňuje kořisti nacházet úkryty a dochází k soužití a oscilaci populací, zde se ukazuje význam jílu a fyzikálních struktur v půdě. Někteří predátoři z řad prvoků jsou 1000-10000x větší než bakterie, které konzumují filtrací. Filtrace se ovšem zastaví, když je v prostředí jen  $10^5$ - $10^6$  bakterií a filtrace je energeticky nevýhodná. Bakteriální populace tak regeneruje, případně produkuje bakteriální spory, které jsou rezistentnější k predaci. Někteří prvoci se dokonce vyskytují ve dvou formách - bez ostnů a s ostny, které slouží na obranu proti větším prvokům.



Obr. 36: Bdellovibrio na hranici mezi parazitismem a predárstvím (zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/Transmission-electron-microscope-image-of-Bdellovibrio-bacteriovorus-HD100-showing\\_fig1\\_292816670](https://www.researchgate.net/figure/Transmission-electron-microscope-image-of-Bdellovibrio-bacteriovorus-HD100-showing_fig1_292816670))

## Neutralismus

Typ vztahu, kde nenacházíme žádnou interakci mezi dvěma populacemi. To lze pozorovat u populací s extrémně odlišnými metabolickými schopnostmi, u populací vzdálených nebo při nízké hustotě populace (jedna populace „necítí“ druhou), např. u oligotrofních mořských a jezerních populací s malou hustotou v půdě a sedimentech, kde se populace nachází na oddělených mikrohabitátech – částice půdy, sediment) nebo tam kde podmínky prostředí neumožňuje aktivní růst populací (led). Také v případě, pokud se obě populace nachází mimo své přirozené prostředí (ve vzduchu – zde žádná populace přirozeně neroste). Odpočinková stádia mikroorganismů (utlumený metabolismus, komplexní obaly) jsou zpravidla v neutrálních vztazích, ačkoli i zde existují mikroorganismy produkující enzymy schopné degradovat odpočinková stádia jiných organismů.

## 10. ROSTLINY A MIKROORGANISMY

Široká škála různých typů vztahů se během evoluce nevyvinula pouze mezi mikroby, ale také mezi mikroorganismy a jejich a okolím, zvířaty a rostlinami a samozřejmě i člověkem. U rostlin můžeme označit jako „hot spot“ mikrobiálního života podzemní části, kořeny, resp. rhizosféru. Rhizosféra je vrstva kolem kořenů, kde dochází k výraznému mikrobiálnímu osídlení a vytváření převážně komensálních a mutualistických vztahů mezi mikroby a rostlinami. Obzvláště důležitou roli hrají mykorrhizní houby, které poskytují rostlinám minerální látky a vodu, a rostliny na oplátku poskytují fotosyntetické asimiláty. Významné jsou také asociace mezi fixátory dusíku a rostlinami. Ke kolonizaci nadzemních částí rostlin dochází převážně komensálními mikroby, ale můžeme zde najít také patogeny, jako třeba virové, bakteriální a houbové choroby.

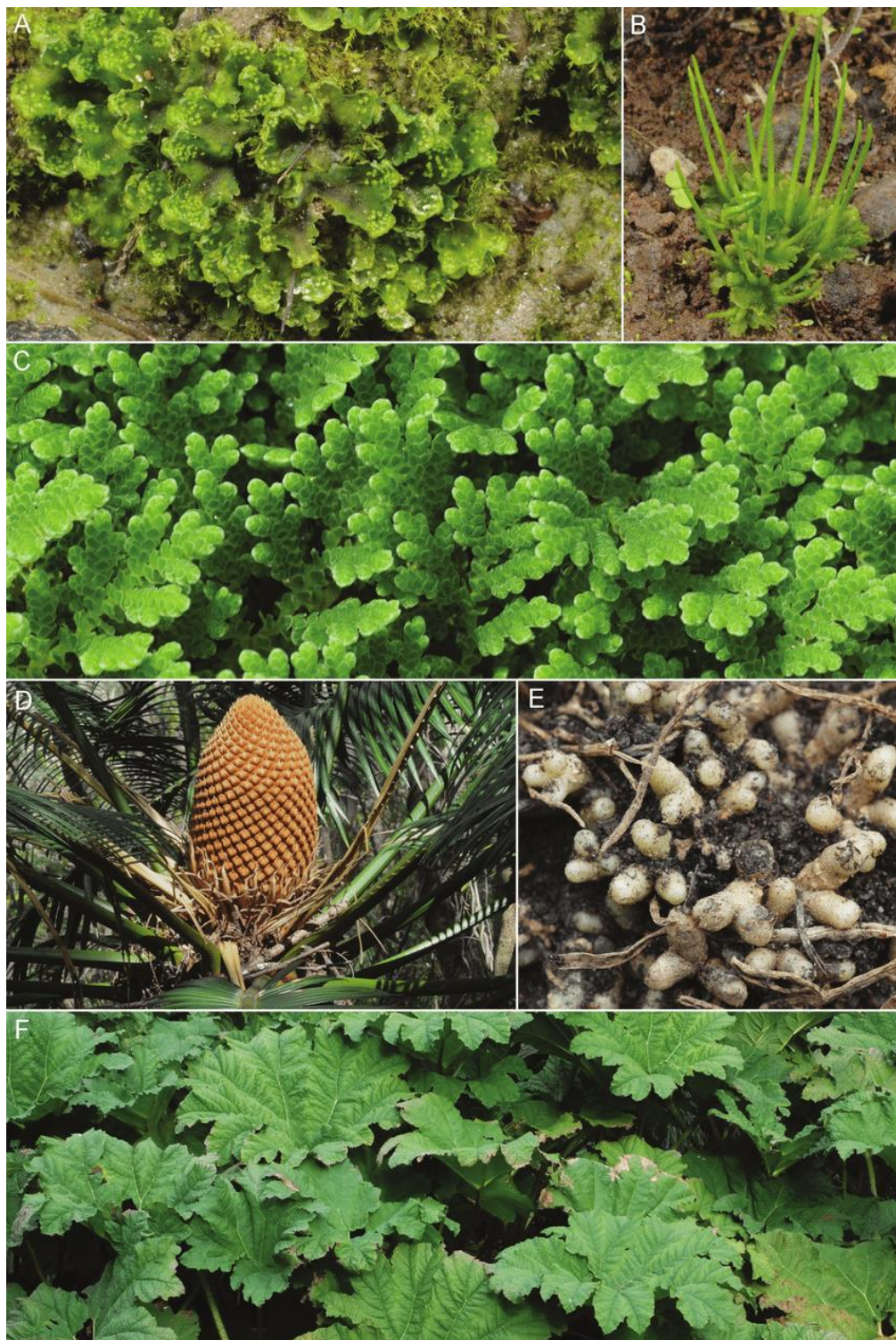
Mutualismus se vyvinul jako vysoce specializované interakce, rostliny poskytují uhlíkaté látky bakteriím pro růst. Kořenové exudáty poskytují živiny bakteriím rostoucím na povrchu nebo v bezprostřední blízkosti, bakterie a houby zvyšují příjem minerálů. Komenzalismus je běžnější než mutualismus nebo parazitismus. Také symbióza mikrobů s mnoha rostlinami zaručuje lepší přežívání v asociaci s dalším partnerem. Tuto strategii používají rozsivky, obrněnky, mořské houby, lišejníky, mechy.

Je známa symbióza mezi sinicemi *Nostoc* nebo *Anabaena* a jaterníky, mechy či kapradinami. Cykasy jsou nahosemenné rostliny běžné v tropech a jediné nahosemenné rostliny fixující dusík a to díky kořenových hlízkám, kde je prokaryotickým partnerem sinice. Cykasy mají na kořenech specializovanou strukturu zvané korálovité kořeny, které vytvářejí ještě před invazí sinic. Také neobvyklá krytosemenná rostlina *Gunnera* má na stonku dusík fixující sinice *Nostoc* v nodulech na bázi řapíku. *Gunnera* má jedny z největších listů na Zemi, častá je v jižní a centrální Americe, kde se nazývá „nalca“ a mladé řapíky se často loupou a jí. Sinice vytváří filmy na listech i jiných tropických krytosemenných rostlinách.

Významný vztah se utvořil také mezi kapradinkou *Azolla* a sinicí *Anabaena*. Vodní kapradina *Azolla* rostoucí na povrchu vody v tropických a subtropických oblastech a na spodní straně listů dutiny obsahující sinice *Anabaena*. *Anabaena* může fixovat několik kg N za den, ročně 50-150 kg/ha, Tato symbióza je tajemství pěstování rýže na rýžových polích. Sinice také produkuje neurotoxiny, které by mohly hypoteticky sloužit jako ochrana rostliny



před spásáním. Fixace dusíku není potlačena ani dusíkatým hnojením, není citlivá k pH a salinitě.



Obr.37: Rostliny v symbióze se sinicemi (zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/Plant-hosts-of-symbiotic-cyanobacteria-some-of-which-can-share-Nostoc-symbionts-with\\_fig3\\_236316484](https://www.researchgate.net/figure/Plant-hosts-of-symbiotic-cyanobacteria-some-of-which-can-share-Nostoc-symbionts-with_fig3_236316484))



## 10.1 Rhizosféra

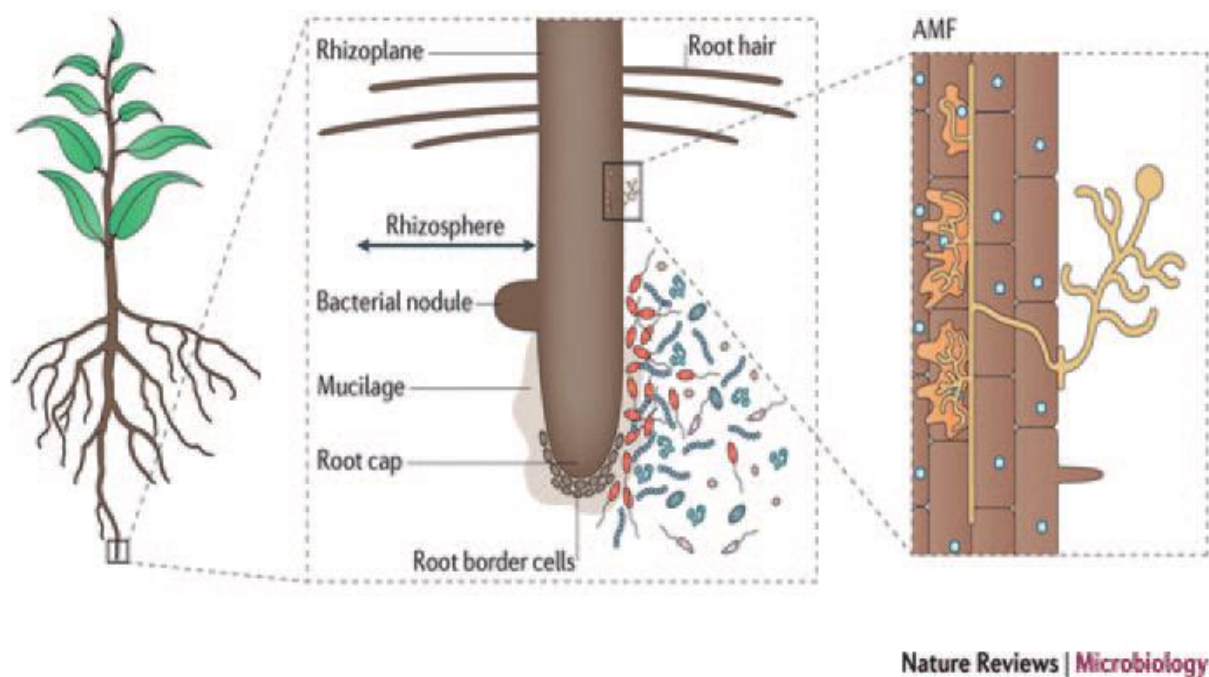
Kořeny rostlin poskytují výborné prostředí pro růst mikroorganismů, protože na kořenech a v jejich okolí se nachází velké množství živin a interakce mezi mikroby a kořeny uspokojuje nutriční požadavky obou partnerů. Rhizosféra je tenká vrstva půdy, která zůstane na kořenech po jejich otřepání, síla vrstvy záleží na druhu rostliny, resp. struktuře kořenů, protože kořenové vlášení značně zvyšuje plochu kořenů v porovnání s kulovým kořenem.

Např. jedna rostlina pšenice má přes 200 m kořenů s průměrným průměrem kořenů 0.1 mm, povrch kořenů je pak přes 6 m<sup>2</sup>. Jen 4-10% plochy kořenů (rhizoplan) je v přímém kontaktu s mikroby, víc mikrobů je pak v celé rhizosféře. Rhizoplan je představován plochou kořenů pokrytý tenkou vrstvičkou půdy. V některých prostředích můžeme spatřit modifikaci rhizosféry, relativně tlustý cylindr půdy lpící na kořenech, typický u pouštních trav. Zrnka písku jsou spojená dohromady extracelulárním mucigelem, který slouží pravděpodobně ke konzervaci vláhy, soustředí se zde mikrobiální činnost a byla tu naměřena zvýšená fixace dusíku. Mucigel je slizovitá viskózní substance vylučovaná kořeny rostlin, tvořená hydratovanými polysacharidy. Lubrikuje kořenovou špičku při pronikání půdou a půdní částice se tu přichytí, dojde ke zlepšení příjmu vody a živin a podnícení růstu prospěšných hub a bakterií fixujících dusík.

Interakce v rhizosféře jsou založené na hospodaření s vodou, uvolňování org. látek kořeny i na mikrobiální produkci rostlinných růstových faktorů a minerálních živin. Tento tzv. rhizosferní efekt vysvětluje, proč je v zde až 100x víc mikrobů než ve volné půdě (podle rostliny a jejího fyziologického stavu). Také se zde nachází víc G- tyčinkovitých bakterií a méně G+ tyček, koků a pleomorfních bakterií než ve volné půdě a více pohyblivých bakterií jako *Pseudomonas* - organismy s vyšší rychlostí růstu.

Kořeny obklopené mikroby uvolňují mnohokrát víc látek než sterilní kořeny a ačkoliv některé způsobují inhibici, většina stimuluje růst mikrobů. Mikroorganismy v rhizosféře mají jiné požadavky na výživu než mikrobi z volné půdy a mnohé vyžadují k růstu aminosy, které získává pravděpodobně z kořenových exudátů. Sukcese mikrobiálních společenstev na kořenech se odvíjí od růstových fází rostliny. Během vývoje rostliny se výrazná rhizosferní sukcese odrazí ve vývoji mikrobiální populace rychle rostoucích mikrobů, vyžadujících růstové faktory. Kořenové exudáty obsahují aminokyseliny, ketokyseliny, vitamíny, cukry, taniny, alkaloidy a fosfatidy.

Sukcese mikrobiálních společenstev na kořenech odráží změny ve složení látek uvolňovaných kořeny. Nejprve karbohydráty a slizovité látky způsobí růst velké bakteriální populace ve žlábkách epidermálních buněk na povrchu kořenů a slizové vrstvě. S dozráváním kořenů dochází k lyzi části kořenového materiálu a uvolňují se jednoduché cukry a aminokyseliny a dominují *Pseudomonas* a další rychle rostoucí bakterie. Během stárnutí rostliny dochází úbytek bakterií. U měsíc starých rostlin kukuřice bylo 7% fotosyntetátů uvolněno v kořenových exudátech (25% fotosyntetátů doručených do kořenů).



Obr. 38: Rhizosféra

(zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/The-rhizosphere-is-region-of-soil-typically-few-millimetres-wide-that-covers-and-is\\_fig7\\_265467454](https://www.researchgate.net/figure/The-rhizosphere-is-region-of-soil-typically-few-millimetres-wide-that-covers-and-is_fig7_265467454) )

## 10.2 Fixace dusíku

V průběhu 19. století se postupně zvyšovala poptávka po dusičnanech a amoniaku využitelných jako hnojivo a výbušniny. Zjevným zdrojem byl atmosférický dusík, který tvoří téměř 80 % vzduchu. Vzdušný dusík je velmi stabilní a nereaguje přímo s jinými chemikáliemi. V současnosti je hlavním postupem pro průmyslovou výrobu amoniaku Haber-Boschův proces, umělý proces fixace dusíku. Proces přeměňuje atmosférický dusík na amoniak reakcí s vodíkem za vysokého tlaku a teploty, a za přítomnosti kovového katalyzátoru. Množství dusíku z průmyslové fixace je podobné biologické fixaci, cca 100 mil tun N/rok.

**Biologická fixace dusíku**, neboli **diazotrofie**, je schopnost některých prokaryotických organismů (bakterií včetně sinic) redukovat trojnou vazbu v molekule atmosférického dusíku a začlenit jej do organické sloučeniny (amoniaku). Symbiotická fixace dusíku je jeden z nejdůležitějších symbiotických vztahů mezi bakteriemi a rostlinami. Tento proces se děje pomocí enzymu nitrogenázy a za dodání energie (ATP). Diazotrofní organismy jsou klíčové v koloběhu dusíku v přírodě, protože umožňují fixaci atmosférického dusíku do organických sloučenin organismu. Bakterie, které umí fixovat dusík, vstupují často do symbiotického svazku s vyššími rostlinami. Tyto symbiotické bakterie se často označují jako hlízkové bakterie, protože žijí v specializovaných orgánech, hlízkách. Mnoho dusík fixujících bakterií však nemá tendence asociovat se s kořeny vyšších rostlin a žijí volně. K fixačním reakcím je potřeba velké množství dodané energie a proto mají největší význam autotrofové (zejména sinice). Heterotrofní bakterie většinou vstupují do relativně úzké symbiózy s rostlinou, která jim energii dodává. Reakce se odehrává v několika krocích, vychází z molekulárního dusíku a končí u amoniaku. Amoniak je kvůli své jedovatosti (při vyšších koncentracích) ihned zabudováván do neškodných aminokyselin (např. glutaminu) a v této formě dále rozváděn po těle. Tato reakce spotřebuje obrovské množství energie - 16 molekul ATP, nutné k redukcí jediné molekuly dusíku. Až 20% veškeré energie produkované při fotosyntéze v hostitelské rostlině se prý spotřebovává v hlízkách k hlízkové fixaci. S každým fixovaným dusíkem je také vytvořen vodík a může být redukován na substrát jako acetylen na etylen. Jen některé kmeny rhizobií a bradyrhizobií mají hydrogenázu a mohou využít vytvořený vodík, který je jinak uvolňován jako odpad.

Diazotrofové se nalézají v mnoha bakteriálních taxonomických skupinách, ale i v *Archaea*. Také u druhů, které fixují dusík, mohou být kmeny nalezeny kmeny nefixující.

Fixace je zastavena, pokud je k dispozici jiný zdroj dusíku a u mnoha druhů i za přítomnosti většího množství kyslíku.

Diazotrofní organismy se dají obecně rozčlenit do několika skupin. Diazotrofové žijící volně v půdě – rody (*Azotobacter*, *Azomonas*, *Azotococcus*, *Beijerinckia*), žijící v asociaci s kořeny rostlin jako aerobní (nebo mikroaerofilní) spirily - například rod *Azospirillum* nebo žijící v symbióze s kořeny bobovitých rostlin - rody *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*, souhrnně hlízkové bakterie. Dále jsou fixace vzdušného dusíku schopné některé sinice (*Nostoc*, *Anabaena*) a aktinomycety (*Frankia*), některé bakterie oxidující síru a enterobakterie (*Escherichia*).



Obr.39: Anabaena

(zdroj: [http://cfb.unh.edu/phycokey/Choices/Cyanobacteria/cyano\\_filaments/cyano\\_unbranched\\_fil/untapered\\_filaments/heterocysts/no\\_visible\\_sheath/ANABAENA/Anabaena\\_Image\\_page.html](http://cfb.unh.edu/phycokey/Choices/Cyanobacteria/cyano_filaments/cyano_unbranched_fil/untapered_filaments/heterocysts/no_visible_sheath/ANABAENA/Anabaena_Image_page.html))

Mechanismy ochrany proti kyslíku jsou nutné, neboť exprese enzymů probíhá jen v anaerobních podmínkách. Exprese enzymu probíhá v tkáních oddělených od fotosyntetických (některé sinice) nebo dochází k časovému oddělení fotosyntézy a fixace dusíku. Využívá se proteinů odstraňujících kyslík – leghemoglobin, jenž je nezbytný při plnění funkce enzymu nitrogenázy.

Volně žijící diazotrofové jsou méně prozkoumané, často obligátní anaerobové netolerující kyslík i když nefixují dusík. Žijí v prostředí s nízkým obsahem kyslíku – půdy, rozkládající se organická hmota (*Clostridium*). Sulfát redukující bakterie jsou důležité v mořských sedimentech (*Desulfovibrio*), a také některá methanogenní Archea dokáží fixovat dusík v bahně a zažívacím traktu zvířat. Fakultativní anaerobové rostou v prostředí s i bez

kyslíku, ale fixace probíhá jen v anaerobních podmínkách. Často rychlost respirace kyslíku odpovídá rychlosti jeho doplňování, výsledkem je nízká koncentrace volného kyslíku (*Klebsiella pneumoniae*, *Bacillus polymyxa*, *B. macerans* a *Escherichia intermedia*).

Aerobové vyžadují kyslík k růstu, ale jejich nitrogeináza je stále ke kyslíku citlivá.

*Azotobacter vinelandii* má vysokou rychlost respirace a vytváří ochranné sloučeniny. Další druhy používají stejný způsob, ale rychlost respirace je nižší. I fotosyntetické bakterie, produkující kyslík při fotosyntéze mohou fixovat dusík pomocí tzv. heterocyst, které nemají část fotosyntézy produkující kyslík - *Anabaena cylindrica* a *Nostoc commune*. Jiné sinice nemají heterocyty a fixují dusík jen za nízké úrovně osvětlení a kyslíku (např. *Plectonema*).

### Fixace dusíku v rhizosféře

Fixace dusíku pomocí symbiotických bakterií má své místo také v rhizosféře tropických trav *Digitaria* (listy plazící se po zemi), *Panicum* (spíš vysoké trávy) a *Paspalum*, kde se pravidelně nachází mikroaerofilní *Azospirillum* i aerobní *Azotobacter paspali*, které v polních pokusech byli schopné zafixovat až 40 kg N/ha. Také v mírném pásmu se objevují fixátoři u trav či kukuřice, např. *Azospirillum*, ale tato fixace je zanedbatelná. Vedlejší produktem této reakce může být i vodík a některé rody *Rhizobium* a *Bradyrhizobium* mají hydrogenázu, která vodík využije, stejně jako třeba rod *Acinetobacter*.

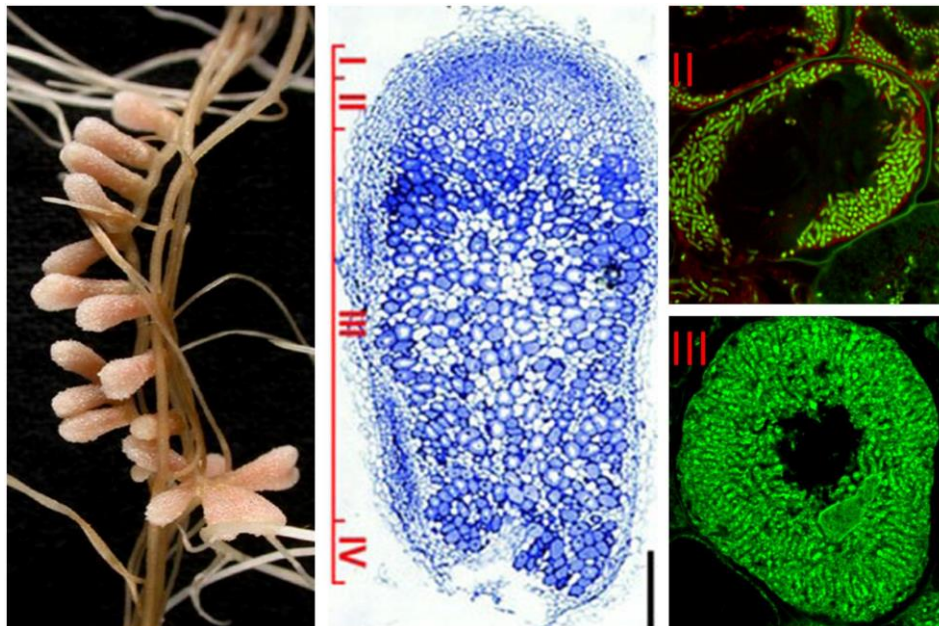
Také mořské a přímořské rostliny se podílejí výrazně na fixování dusíku. Mělké mořské pobřeží v mírném pásmu často porůstají trávy *Zostera marina* (mořská tráva, vocha mořská), v tropických mořích najdeme želví trávu *Thalassia testudinum*. *Spartina alterniflora* fixuje dusík ve slaniskách s trávou, v biofilmu tvořeném bakteriemi a sinicemi, který se vyskytuje epifytně na mrtvých stoncích trávy. *Spartina alterniflora* je slanomilná rostlina invazně se šířící na tichomořském pobřeží USA, která byla dovezená z Evropy v 19. století. Z původního záplavového ekosystému učinila hustě porostlou slanou bažinu a zmizelo mnoho míst, kde hledali potravu migrující ptáci. Některé vodní toky se zcela zanesly sedimenty, kterým hustý porost brání v odplavování. Efekt rhizosféry populace na rostliny se projevuje jako zesílený růst rostlin, zvýšená recyklace a rozpouštění minerálních látek, syntéza vitamínů, AK, auxinů, cytokininů, giberelinů. Projevuje se zde také antagonismus k patogenům, založený na kompetici a vývoji amensálních vztahů, např. produkce antibiotik.

V záplavových půdách kořeny musí přivést vzduch, ale v anaerobních podmínkách se musí vypořádat i se sirovodíkem. Rýže a možná i další rostliny, využívají k ochraně

mutualistickou asociaci s bakterií *Beggiatoa*. Ta využívá kyslík a enzym katalázu z kořenů rýže a na oplátku oxiduje sirovodík na síru nebo sulfát a tím ochraňuje cytochromové systémy v kořenech. Látky produkované mikroby podporují bujný růst kořenů, auxiny a gibereliny, zvyšují rychlost klíčení a rozvoj kořenového vlášení.

Nejznámějším auxinem je kyselina indol-3-octová (IAA), která zvyšuje růst kořenů a v rhizosféře pšenice se nacházejí bakterie, která IAA také produkovat (*Arthrobacter*, *Pseudomonas*, *Agrobacterium*).

Alelopatické (antagonistické) látky uvolňované mikroby v rhizosféře jedné rostliny mohou bránit růstu rostliny jiné. Rhizosferní mikroflóra mladé pšenice brání růstu hrachu a salátu. Při dozrávání pšenice dochází k ústupu této mikroflóry a nahrazení společenstvím, které produkuje růst podporující látky podobné giberelinům. Mikroby zlepšují příjem fosfátů, mikrobiální kyseliny rozpustí apatit, železo a mangan jsou chelatační mikrobiální látky. Díky zvýšenému obsahu CO<sub>2</sub> se zvýší rozpustnost vápníku a transport těžkých kovů. V jiných případech dochází naopak k poutání minerálů, třeba jako bakteriální imobilizace zinku (nemoc „malých listů“ ovocných stromů) či oxidace manganu, způsobující šedé skvrny na dubu, nebo imobilizace dusíku do biomasy (i přes ztráty denitrifikací).



Obr. 40: Rhizobia (zdroj: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmicb.2014.00326/full>)

**Hlízková symbióza** se vyskytuje především v čeledi bobovitých, citlivkovitých a sapanovitých. Bobovité rostliny se často sázejí na polích za účelem zvýšení obsahu dusíku v půdě. Fixátorem dusíku jsou gramnegativní bakterie, souhrnně zvané hlízkové bakterie

(rhizobia). Je známo 57 druhů v 12 rodech, nejznámější jsou rody *Rhizobium*, *Bradyrhizobium* či *Sinorhizobium*. Bakterie a bobovité rostliny tvoří vnitrobuněčnou symbiózu. Rostlinné buňky obsahují váčky s bakteroidy, kterým jsou dodávány energeticky bohaté organické látky (např. kyselina jablečná a sukcinát) a ionty železa, molybdenu a síry a rostlina naopak přijímá amonný kationt (mutualismus). U hlízkové symbiózy se vyvinula silná hostitelská specifita, jež je zprostředkována lektiny, proteiny na povrchu kořene, které jsou rozpoznávány bakteriálními receptory produkovanými geny Nod. Hlízka (nodul) je uměle vytvořený orgán v kořeni, který vzhledem k vysokému obsahu proteinu leghemoglobinu, jenž je nezbytný při plnění funkce enzymu nitrogenázy, dostává růžové zbarvení. Vzniku hlízky předchází soubor interakcí mezi bakteriemi a hostitelskou rostlinou.

Bakterie najdou svou rostlinu po směru koncentračního spádu flavonoidů, sekundárních metabolitů, které aktivují některé bakteriální geny (tzv. Nod geny). Díky tomu, bakterie začne syntetizovat vlastní chemikálie patřící do skupiny lipooligosacharidů a rostlina reaguje diferenciací speciálních dělivých pletiv (hlízkové meristémy), které zahájí tvorbu hlízky. Bakteriálními signály dochází k ohnutí kořenového vlásku, narušení buněčné stěny a kontaktu bakterie s endoplazmatickým retikulem hostitele. Prorůstáním membrány infikovaným kořenovým vláskem vzniká infekční vlákno, které proniká do dalších rostlinných buněk, kde se odškrucují váčky s jednotlivými bakteriemi (tzv. bakteroidy) se následně zvětšují a mění tvar.

Rod *Rhizobium* vytváří symbiotické vztahy s bobovitými rostlinami, čeleď *Fabaceae*. V kořenových hlízkách je kyslík vázán na leghemoglobin a dodáván v množství, které nepoškodí nitrogenázu.

Rod *Frankia* vytváří např. v kořenech olší hlízkám podobné struktury, v nich bakterie vytváří struktury podobné heterocystám, které slouží k fixaci dusíku. Frankie také produkují hemoglobiny, ale jejich role méně prozkoumaná než u rhizobia.

Ač na první pohled se může zdát, že tato symbióza se týká nepříbuzných rostlin (olše, přesličník přesličkolistý -*Casuarina equisetifolia*, latnatec, vřesna bahenní, dryádky), revize fylogeneze kvetoucích rostlin prokázala těsný vztah těchto druhů a leguminóz (bobovité).

Mutualistické vztahy rostlin a dusík fixujících rhizobií, sinic a aktinobakterií se vyvinuly u mnoha druhů rostlin. Např. *Rhizobium* pomáhá osídlovat nové území tropickému stromu rodu *Trema*. V tropických a subtropických oblastech se také *Frankia* také

tvorí hlízky na kořenech stromů *Myrica* (vavřík- nové koření) nebo u rakytníku řešetlákového. Dryádka je trvalka arktických a alpských oblastí Evropy, Asie a Severní Ameriky. Hyfy aktinobakterie pronikají kořenem, stimulují buňky kortexu, ten se dělí a vytváří klastry a vezikula na koncích hyf. V okolí infikovaných buněk je indukováno kořenové primordium, které roste do kortexu. Aktinobakterie vnikne do meristemických buněk primordia a látky produkované aktinobakterií stimulují další vývoj kořenového primordia. Dichotomické dělení vrcholu meristému vytvoří klastry laloků zvaných rhizothamnoion.

Také **sinice** mají symbiotické vztahy s některými houbami a vytváří těla lišejníků, s játrovkami, kapradinami a cykasy. Nevytváří hlízky, mnohdy tyto rostliny ani nemají kořeny. Také asociace s kapradinami jsou významné i ze zemědělského hlediska, např. vodní kapradina *Azolla* se sinicí *Anabaena* se významně podílí na zvýšení produkce rýže díky fixaci dusíku. *Azorhizobium* vytváří hlízky na kořenech a stoncích rostlin *Sesbania rostrata* v tropech. Rhizobia jsou schopá využívat atmosferický dusík a mohou žít i volně v půdě a nefixují dusík.

Vztah *Rhizobium* a hostitelská rostlina je oboustranně specifický. Rhizobia a bradyrhizobia jsou přitahována amino- a dikarboxylovými kyselinami v kořenových exudátech a také velmi nízkými koncentracemi flavonoidů. Lektiny, rostlinné proteiny s vysokou afinitou ke karbohydrátovým skupinám, na povrchu vhodných rhizobií vytvářejí specifické mediátory, které umožňují přichycení rhizobií ke kořenovým vláskům. Flavonoidy a isoflavonoidy, vylučované rostlinou, indukují expresi nod genů v rhizobiích. Enzymy biosyntézy Nod faktorů jsou exkretovány a způsobí ohnutí kořenových vlásků i dělení meristemických buněk vedoucí k vytvoření hlízky. V hlízce jsou buňky s bakteroidy tetraploidní, mezi nimi i normální buňky, které spojují hlízky s kořenovým cévním systémem. Při přeměně rhizobiální buňky na bakteroid dochází k degeneraci bakteriálního chromozómu – bakteroid se pak už nemnoží. Tvorba nitrogenázy v bakteroidu – rostlina hraje roli v zahájení a kontrole její syntézy. Hlízky mají červenohnědou barvu díky leghemoglobinu, který zásobuje bakteroid kyslíkem pro tvorbu ATP a zároveň chrání nitrogenázu proti kyslíku. Hemová část je kódována rhizobiem, globinová část rostlinou.

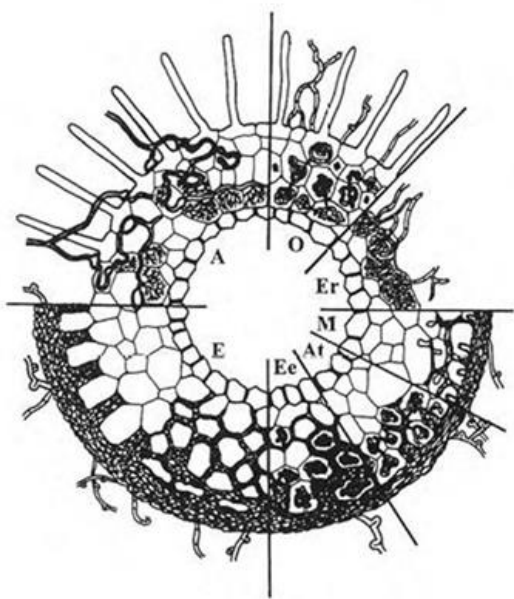
### 10.3 Mykorhiza

Mykorhiza je symbiotické soužití hub s kořeny vyšších rostlin, mutualismus, který v případě porušení rovnováhy vede až k parazitismu. Pokud dochází k pronikání houbových



vláken do kořenových buněk primární kůry, jedná se o endomykorhizu, pokud se vlákna nachází jen v mezibuněčném prostoru, jde o tzv. ektomykorhizu. Houbové mycelium nezasahuje nikdy do středního válce kořenu rostliny, v travnatých porostech najdeme až 100 m mycelia na 1 g půdy. Až 90% rostlin má mykorhizu jedná se zpravidla o velmi specifický vztah, poskytující rostlině zvýšený příjem vody a živin, především dusíku a fosforu. Mykorhizní houby stimulují rhizosférní mikrofloru a její enzymatické aktivity, což je významné pro výživu, růst a zdravotní stav rostlin.

**Ektomykorhizní houby vytvářejí** zevní pseudoparenchymatická pochvy víc než 40 $\mu$ m silné a mohou tvořit až 40% suché hmoty kořenů. Hyfy se nacházejí v mezibuněčných prostorech epidermis a kortexu, ale nikdy uvnitř v buňce. Dochází také ke změně v morfologii kořenů a tvoří se kořeny kratší s dichotomickým větvením.



Obr. 41: Typy mykorhiz schematicky znázorněné v příčném řezu kořenem. (E) - ektomykorhiza (kořen je obalen hustým hyfovým pláštěm, hyfy nevstupují do buněk, ale prorůstají mezibuněčnými prostory a tvoří tak Hartigovu síť), (A) - arbuskulární mykorhiza (v buňkách jsou keříčkovité arbuskuly, mezi buňkami váčkovité vezikuly), (O) - orchideoidní mykorhiza (hyfy tvoří charakteristické smotky v primární kůře, v některých buňkách jsou již tyto smotky odumřelé a zvolna se ztrácejí), (Er) - erikoidní mykorhiza (hyfy tvoří také smotky, ale převážně v krycích vrstvách kořene) (M), (At), (Ee) - přechodné typy mezi endo- a ektomykorhizami (Gryndler, 2004)

Ektomykorhiza se nachází u nahosemenných i krytosemenných (kvetoucích) rostlin. Většina stromů mírného pásma má ektomykorhizu s ascomycetami a basidiomycetami. Především v acidofilní pH 4-6 Houby někdy vyžadují vitamíny a naopak uvolňují auxiny, gibbereliny, cytokininy, vitamíny, antibiotika, mastné kyseliny a někdy i enzymy, např. celulázy, které jsou ale v symbióze potlačeny.

Přínos mykorhízy pro rostlinu je zřejmý, prodloužený růst a životnost kořenů, lepší příjem živin z půdy díky větší ploše kořenů, také rezistence k patogenům (fyzická bariéra + antibiotika) a zvýšená tolerance k teplotě, suchu, pH. Houba využívá rostlinné fotosyntetáty

a tím unikne lépe konkurenci o živiny a často bez rostliny netvoří plodnice (i když roste). Způsobuje dichotomické větvení a prodloužený růst kořínků, tvorba vlasových kořínků je potlačena a nahrazena hyfami. Způsobuje to zvýšený příjem P a K, který primárně hromadí v mycéliu. Někdy kořeny uvolňují těkavé org. kyseliny s fungistatickým účinkem, aby udržely rovnováhu s mykorrhizní houbou i na ochranu proti houbovým patogenům.

## Endomykorrhiza

Endomykorrhiza má unikátní postavení v symbióze, buňky houby se nachází vně i uvnitř hostitele. Hyfy vnikají do buněk a nevytváří se pochva kolem kořenů.

**VAM vesikulo- arbuskulární mykorrhiza** se projevuje přítomností arbuskulárních mycelií hub v půdě či v kořenech rostlin není, na rozdíl od hub ektomykorrhizních, rozpoznatelná pouhým okem. Arbuskulární mykorrhizní houby vstupují do kortikálních buněk kořenů hostitelské rostliny a vytvářejí zde typické útvary – arbuskuly a vesikuly. Krátkověké arbuskuly, které svou podobou připomínají malé stromečky, jsou místem intenzivní výměny živin mezi hostitelskou rostlinou a houbovým symbiontem. Vesikuly, kulovité nebo ztlustěliny vytvářené na koncích nebo uprostřed hyf, plní zásobní funkci. VAM mykorrhizu představují zástupci tři čeledi hub: *Glomaceae*, *Acaulosporaceae* a *Gigasporaceae*. Tyto houby se objevily zhruba před 383-462 milióny let a asi pomohly rostlinám kolonizovat zemi. VAM typ nezmění strukturu kořenu, proto je hůře detekovatelný. Častý u pšenice, kukuřice, brambor, bobu, sóje, rajčat, jahod, jablek, pomerančů, hroznů, bavlny, tabáku, čaje, kávy, kakaa, cukrové třtiny, javoru, gumovníku, a různých bylin. VAM houby se nepodařilo pěstovat v čisté kultuře.

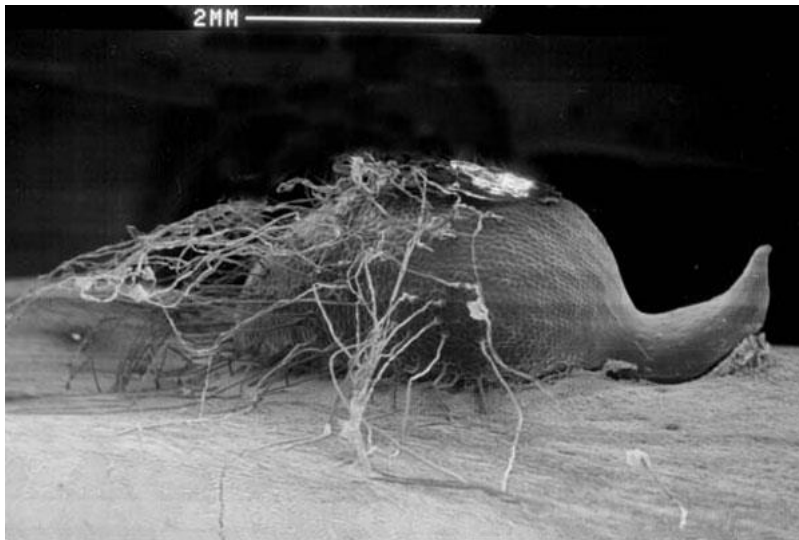
Např. největší známé houbové spory velké 20-400  $\mu\text{m}$  má *Gigaspora margarita*. Ve spoře se může nacházet až 250 tis bakteriálních endosymbiontů, které byli identifikovány jako *Burkholderia*. Mycelium je odolnější vůči stresům (sucho, kovy, pH) než kořeny a zajišťuje lepší růst rostlin, díky zvýšenému příjmu P, Zn, sulfátů a amonného iontu. VAM je důležitá zvláště v tropických půdách deficitních na fosfor, častý problém prostředí po vykácení tropických pralesů. Bujnost tropických pralesů je založena na mykorrhize. V porovnání s lesy mírného pásma zde není téměř humus, opad a téměř žádné minerální soli, vše je vymyté tropickými dešti. Po vykloučení pralesa je zpravidla udržitelná jedna nebo maximálně pár úrod a pak jsou živiny vyplaveny a dochází k opuštění půdy a erozi. Klučení

může fungovat jen v malém měřítku s nízkou hustotou lidské populace, kdy prales po 2-3 úrodách opět zaroste a pohlí malá políčka.

Endomykorhiza je mnohem méně nápadná než ektomykorhiza. Oba typy mají externí hyfy, endomykorhiza netvoří hyfový obal kolem kořene a endomykorhiza se vyskytuje na stále rostoucích i dočasně rostoucích kořenech. Ektomykorhiza naopak jen na dočasně rostoucích bočních krátkých kořenech, ale ani jedna mykorhiza neproniká cytoplasmatickou membránou za endodermis. Ektomykorhiza je obecně známá u dubu, borovice, eukalyptu, břízy či olivy, jen pár stromů v mírných oblastech jsou jen endomykorhizální (douglaska, osika, liliovník tulipánovitý). Nejméně několik těchto druhů (douglaska, osika) mohou vytvářet oba typy.

**Erikoidní endomykorhizu** najdeme u pár řádů rostlin, například vřesovcotvaré (borůvka, drchnička, rododendrony), které rostou na rašeliništích a vřesovištích. Hyfy pronikají do buněk rostliny, ale nejde o typ VAM. Houba kolonizuje rhizodermis a vytváří v buňkách klubka a smyčky, kde dochází k výměně látek. Houba nefixuje vzdušný dusík, ale rostlina má lepší přístup k dusíku, fosforu a ostatním minerálům, což významné v půdách s nízkým obsahem minerálních látek a nízkým pH. Houba čerpá také živiny z odumřelých houbových hyf i živočichů, díky produkci enzymů chitinázy a proteázy.

**Orchideoidní mykorhiza** je obligátní a mají ji téměř všechny orchideje. Zcela mykotrofní jsou nezelené heterotrofní orchideje – např. hlístník hnízdák, a klíčící stádia všech druhů orchidejí protože mají malá semena s málo živinami. Často se vyskytuje symbióza s *Armillaria mellea*, *Rhizoctonia solani*, houba proniká do buněk vnějšího kortexum a vytváří zde klubíčka hyf a později zaniká a je využita rostlinou. Houby mohou být i parazité hostitelů a naopak hostitel může strávit houbu způsobit kolaps klubíček, jedná se přesně vyvážený vzájemný parasitismus.



Obr. 42: Semeno orchideje obklopené spory hub  
(zdroj: <https://www.kings.co.nz/gardening-news/the-wonderful-world-of-orchids>)

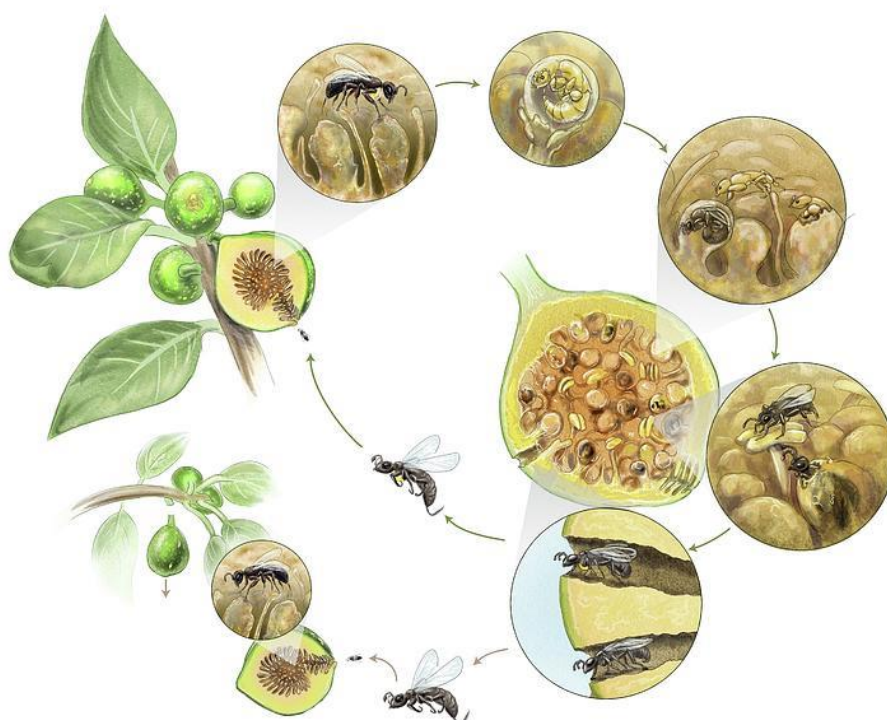
#### 10.4 Interakce mikroorganismů se vzdušnými částmi rostlin

Mezi vzdušné části rostlin patří stonky, listy a ovoce, které bývá pokryto epifytní mikroflórou, tvořenou heterotrofními a fotosyntetickými bakteriemi, houbami (především kvasinky), lišejníky a také řasami. Prostředí (habitat) kolem povrchu listů, se nazývá fylosféra, fyloplán pak přímo povrch listů. Na jehličí jehličnanů se často vyskytuje např. *Pseudomonas (fluorescens)*. Populace bakterií z jehličnanů využívají jako zdroje uhlíku cukry a alkoholy a zde víc lipolytické a proteolytické aktivity ve srovnání s mikroflórou hrabanky pod stromy.

Během sezóny probíhá sukcese mikrobiálního společenstva, např. žito převládají z jara a na podzim xanthomonády a růžové chromogeny, přes léto převládají pseudomonády a v říjnu listerie či stafylokoky. Kvasinky jsou také častou mikroflórou listů, např. *Sporobolomyces roseus*, *Rhodotorula glutinis* R. *mucilaginosa*, *Cryptococcus laurentii*, *Torulopsis ingeniosa*, *Aureobasidium pullulans*. Mikroflóra listů včetně kvasinek bývá často pigmentovaná jako ochrana proti UV. Mikroflóra na listech musí vydržet i další stresy jako sucho a teplo a má k tomu vytvořené ochranné mechanismy buněčné stěny. Někteří mikroby využívají speciální způsoby rozšiřování na další listy, např. hmyz přenáší mikroorganismy z plodu na plod (octomilka a kvasinky).

Někdy se tak během evoluce vyvine velmi těsný synergický vztah mezi mikroorganismem, hmyzem a rostlinou jako u fíkovníku (*Calimyrna*). Fíkovník musí být

opylen speciální fíkovou vosou (*Blastophaga psenes*), která zároveň infikuje fík kvasinkou *Candida guilliermondii* var. *carpophila* a *Serratia plymuthica*. Kvasinky se zde pomnoží, ale nezpůsobují kažení fíku. Samice vosy s pylem fíkovníku vstupuje do fíku, což je vlastně uzavřené květenství (tzv. sykonium), kde klade vajíčka do některých samičích květů. Současně tyto i ostatní květy opyluje. Po naklazení vosy zahyne a v sykoniu se vyvíjejí její larvy obou pohlaví i několik semen fíkovníku. Po nějaké době se vylíhnou mladé vosičky, které spolu kopulují a oplozené samice opouštějí fík a nesou na sobě pyl fíkovníku.



Obr. 43: Fíková vosička (zdroj: <http://yousense.info/6c696665/life-cycle-of-the-wasp-wasp-removal-uk.html>)

Jedna z velmi častých hub, která se vyskytuje na povrchu listů je *Sporobolomyces* produkující ballistospory, které rozšiřuje střílením z listu na list. Z fylosféry bylo izolováno mnoho dalších hub, třeba *Ascomycota*, *Basidiomycota* či *Deuteromycota*. Počet a druhové složení mikroflóry se mění dle ročního období a věku listů. Alochtonní zástupci *Ascochyta*, *Leptosphaeria*, *Pleospora*, *Phoma* jsou saprofyty, jejich rozvoj se objeví až na začátku

senescence listů a normálně se nachází v půdě. Za příznivých podmínek se objevují také některé patogenní rody *Alternaria*, *Epicoccum*, *Stemphyliu*.

Květy představují krátkodobý habitat pro epifytní mikrofloru, zde často *Candida reukaufii* a *C. pulcherrima*, *Torulopsis*, *Kloeckera*, *Rhodotorula*). Po opylení květu a během zrání se podmínky a s nimi i mikrobiální populace mění a často pak dominantní *Saccharomyces*.

List rostliny představuje širokou mozaiku ekologických vztahů, negativních i pozitivních, podílejících se na udržení ekosystému fylosféry. Osmofilní kvasinky snižují koncentraci cukrů a připraví prostředí pro jiné mikroorganismy. Nenasycené mastné kyseliny produkované kvasinkami inhibují G+ bakterie. Bakterie na ovoci jsou závislé na růstových faktorech (thiamin, kys. nikotinová) produkovaných kvasinkami a kvasinky potřebují růstové faktory produkované bakteriemi.

Fixace dusíku probíhá také ve fylosféře terestriálních rostlin včetně konifer, také lišejníky se podílejí na fixaci dusíku v korunách stromů. Část dusíku fixovaného na povrchu listu zůstane v korunách stromů a je recyklována zdejší mikroflórou, část se spláchne do půdy, část přijata přímo listy, část zkonsumována býložravci. Některé bakterie mohou infikovat listy čeledi *Myrsinaceae* a *Rubiaceae*, vytvořit na nich listové hlízky, některé schopné fixace N.

## 10.5 Patogeny rostlin

Některé houby mohou růst intercelulárně v travách čeledi *Poaceae* a chránit je proti herbivorům, kostřava rákosovitá (*Festuca arundinacea*) a jílek vytrvalý (*Lolium perenne*) s houbami *Acremonium coenophialum* a *A. lolii*. Endofyt nezpůsobuje žádné příznaky nemoci, získává fotosyntetáty a syntetizuje alkaloidy jako ergopeptidy, loliny, lolitremy a peraminy. Tyto látky jsou jedovaté nebo alespoň odpudivé pro nematody, mšice a další hmyz a býložravce. **Lolitremy** jsou zvláště silné neurotoxiny, které mohou způsobit ztráty na dobytku.

Mikroskopická houba *Acremonium* (Deuteromycota) se množí díky semenům trav, která tato endofyta obsahují. *Acremonium* není infekční a není známé sexuální stádium ani volně žijící forma, dá se odstranit skladováním semen při vyšší teplotě. Velice podobná je *Epichloe typhina* - plíseň dusivá, která parazituje na stéblech a pochvách trav a vytváří žluté

zbarvení. *Epichloe* je také asymptomatický endofyt až do kvetení trávy, kdy se projeví, mycelium se objeví vně a zastaví kvetení.



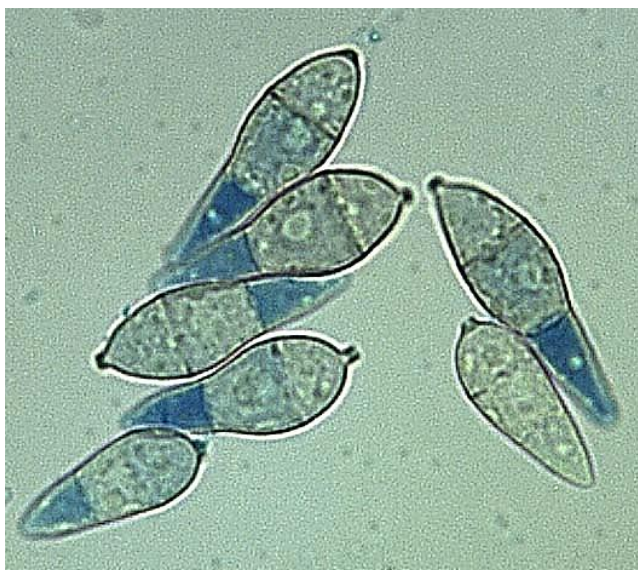
Obr .44: Epichloe typhina(zdroj: <https://atrium.lib.uoguelph.ca/xmlui/handle/10214/5750>)

Některé kmeny *Pseudomonas syringae* a *Erwinia herbicola* produkují povrchový protein, který může zahájit tvorbu ledových krystalů na rostlinách. Při teplotě  $-2/-4$  °C se formují ledové krystaly, které způsobují poškození, a narušené pletivo může bakterie konzumovat. Při osídlení povrchu běžnou mikroflórou vznikají krystaly až při teplotách o 5°C nižších. Těchto „ice-minus“ bakterií se také využívá genetické inženýrství, např. *P. syringae*.

Patogenní mikroorganismus se dostane do styku s rostlinou v rhizosféře nebo častěji ve fylosféře. Většina houbových patogenů se šíří vzduchem a má proto přímý kontakt s listy, stonkem, nebo kmenem. Viroví patogeni bývají přenášeni především hmyzem a také vstupují fyloféroou. Půdní fauna, např.nematoda, také přenáší patogeny. Pohybliví bakteriální (*Pseudomonas*) a houboví (*Oidium*) patogeni přítomní v půdě také vstupují kořeny (chemotaxe).

Houbové spory, přenášené větrem se přichytí k hydrofobním povrchům jako je listová kutikula pomocí slizu ve vrcholu spory. Vlhký vzduch nebo rosa způsobí bobtnání slizu, vrchol spory praskne a přilepí sporu ke kutikule. Např. konidiospory askomycety *Magnaporthe grisea* zničí ročně tolik rýže, co by stačilo k obživě 60 mil. lidí.





Obr. 45: Magnaporthe grisea

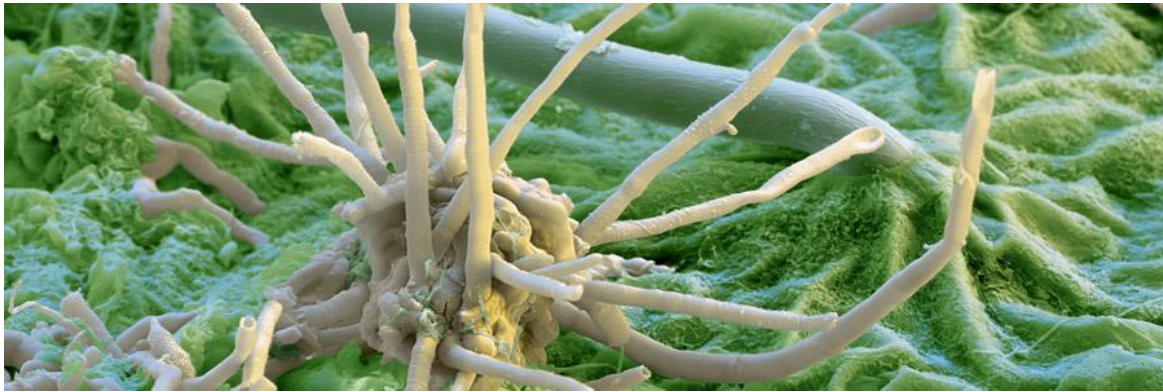
(zdroj: <http://hatri.org/en/news/-countrys-news/cyclic-lipopeptides-fengycins-from-marine-bacterium-bacillus-subtilis-kill-plant-pathogenic-fungus-magnaporthe-grisea-by-inducing-reactive-oxygen-species-production-and-chromatin-condensation/n947.mt24h>)

Plíseň *Botrytis cinerea* produkuje hydratované, ale neklíčící konidiospory, které se přichytí k povrchu listů slabými hydrofobními interakcemi. Hydrofobnost povrchu podporuje počáteční uchycení a za několik hodin konidiospory začnou klíčit a jsou vylučovány látky přilnavé k hydrofobním i hydrofilním povrchům (glukóza, galaktózamin, proteiny).

Poranění rostlinné pokožky umožňuje vstup patogenům, ačkoliv někteří patogeni jsou schopni překonat kutikulu bez cizí pomoci. Mnohé viry vstupují ranami způsobenými jejich hmyzími přenašeči, jiné vstupují kořeny s vodou. Dalšími přirozenými otvory umožňující vstup patogena jsou stomata. Způsob, jakým mikroorganismy mohou rozeznat otvor, ukázala *Uromyces appendiculatus* (rez na fazolích). Ta používá topografický signál, asi 0,5  $\mu\text{m}$  vysoký hřeben buněk stomata. Když byl vymodelován z polystyrenu, došlo k morfologické diferenciaci a vytvořily se hyfy, nezbytné k proniknutí do stomata. Pokud je hřeben nižší než 0,25  $\mu\text{m}$  nebo vyšší než 1  $\mu\text{m}$ , k diferenciaci nedojde.

Kutikula a další tkáně jsou často atakovány enzymaticky a změkčeny (padlí – *Erysiphe sp.*; *Botrytis cinerea* – plíseň šedá, nebo také ušlechtilá plíseň na vinné révě; *Fusarium solani* – suchá hniloba hlíz). Po vstupu do hostitele naruší normální funkci rostlin produkcí degradativních enzymů, toxinů a růstových regulátorů.





Obr. 46: Botrytis cinerea (zdroj: [http://www.cannagardening.com/botrytis\\_cinerea\\_in\\_detail](http://www.cannagardening.com/botrytis_cinerea_in_detail))

Půdní patogeny produkují pektinázy, celulázy, hemicelulázy jejichž výsledkem jsou hniloby a jiné poranění. Destrukce rostlinných růstových regulátorů má za následek trpasličí formy rostlin, produkce IAA, giberelinů a cytokininů, tvorbu nádorů (puchýřů) a nadměrný růst stonků do délky. Produkce toxinů narušuje metabolismus rostliny. Někdy jde o nízkomolekulární cyklické peptidy a lineární polyketoly, které narušují mitochondrie a buněčné membrány, což umožní šíření infekce. Rezistence bývá založena na modifikaci receptoru. Rostliny vykazují často různé metabolické nebo morfologické abnormality, jako je tvorba papil.

## 11. ŽIVOČICHOVÉ A MIKROORGANISMY

Interakce mikrobů s živočichy bývají zpravidla pozitivní, jedná se často o výměnu živin a udržování vhodného prostředí. Mikrobi často pomáhají při trávení obtížných komponentů potravy, jako je třeba celulóza, další komenzálové se podílejí na produkci vitamínů nebo ochraně živočichů proti patogenům. Bezobratlí se živí mikroby za použití speciálních strategií k překonání disproporce mezi velikostí živočichů (predátorů) a mikrobů, kteří jsou výrazně menší a mezi hlavní strategie patří spásání biofilmů nebo filtrace planktonu.

Například Gastropoda (šneci), Echinodermata (mořští ježci), *Patellidae* (přílipky) oškrabávají a stravují mikrobiální krustu z ponořených povrchů, kde se mikrobiální populace namnoží, díky fyzikální adsorpci rozpuštěných živin k těmto povrchům. Řasy korálových polypů a dalších bezobratlých poskytují hlavní část potravy živočichů vlastní fotosyntézou. Endosymbiotické bakterie produkují světlo pro některé mořské bezobratlé a ryby. Hlubokomořské termální prameny hostí chemoautotrofní bakterie umožňují bezobratlým život s využitím geotermální energie bez užití fotosynteticky produkovaného organického uhlíku.

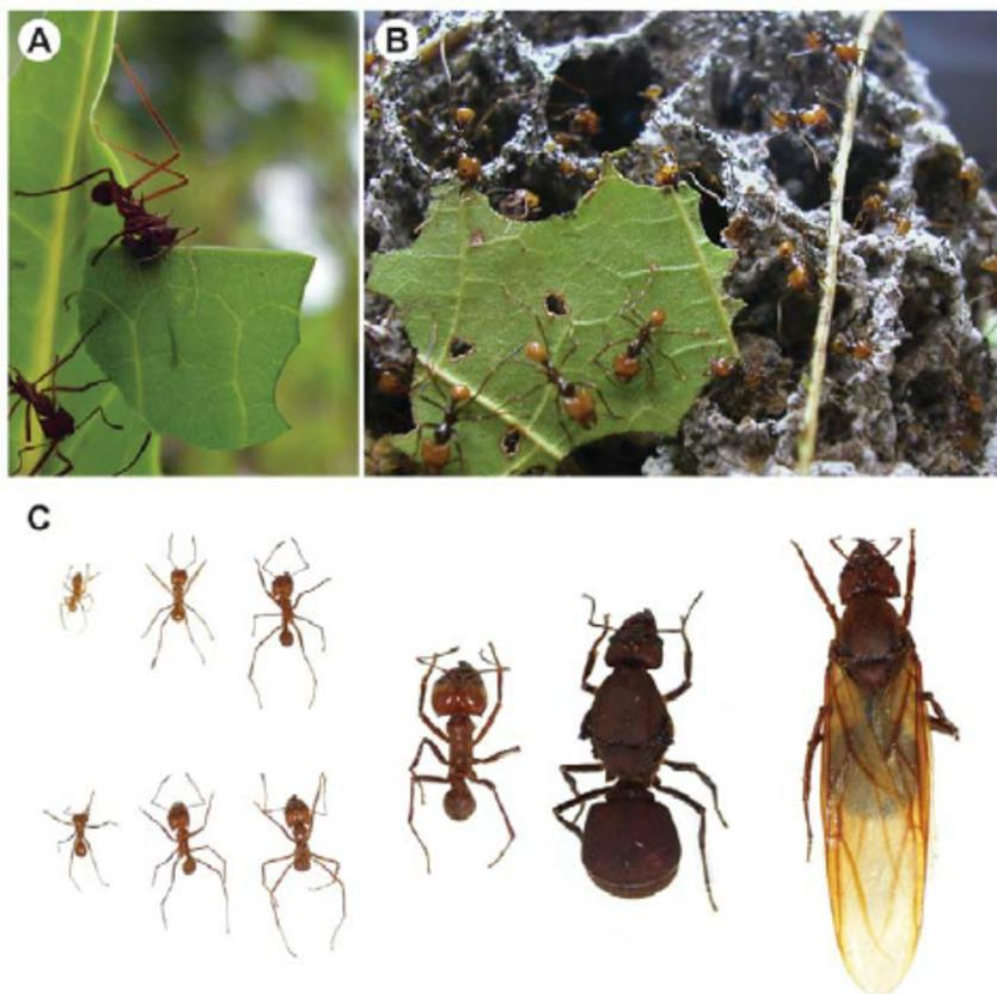
Mezi živočichy a mikrobi vznikají také negativní vazby, např. houby mohou parazitovat na nematodách a vířnících nebo mikrobi způsobují nemoci živočichů (mikrobiální toxiny, patogenní mikroorganismy).

### 11.1 Kultivace mikroorganismů za účelem získávání živin

Někteří živočichové si dokonce kultivují mikroorganismy za účelem získání potravy nebo jejího zpracování. Tito mikrobi často obývají intestinální trakt (přežvýkavci) nebo dochází přímo k pěstování mikrobiální biomasy a její následná konzumace. Celulóza je nejhojnější rostlinný produkt, ale většina býložravců ji neumí strávit. Proto spoléhají na enzymatické schopnosti mikrobů, kteří biodegradují látky za produkce monomerů, které jsou živočichové schopni asimilovat. Mnohé druhy býložravého hmyzu kultivují čisté kultury mikrobů na rostlinných tkáních (symbiotický vztah). Tato na proteiny bohatá mikrobiální biomasa je pak použita jako hlavní zdroj potravy a mikrob je hmyzem rozšiřován a je mu poskytováno prostředí, ve kterém se mu daří.

**Mravenci Atta** se nazývají také „leaf-cutting ants“ nebo listoví mravenci. Tito tropičtí mravenci si udržují již 50 milionů let starou symbiózu s houbou z rodiny *Lepiotaceae* v centrální a jižní Americe. Zdá se, že získání houby a vytvoření symbiotického vztahu se v historii událo vícekrát, i když jde o velice řídký jev. Některé současné kmeny pěstovaných hub byly rozmnožovány stejnými kmeny mravenců po více než 23 miliónů let.

Basidiomycety, která jsou kultivovaná mravenci Atta, jsou deficitní v proteázách a těžko můžou bez mravenců soutěžit s jinými houbami. List je v mraveništi macerován, promíchán se slinami a výkaly (oboje obsahuje proteázy) a inokulován houbovým myceliem. Houba roste a produkuje gongylidia, která jsou konzumována mravenci. V roce 1999 byl popsán třetí mikroorganismus v této symbióze, aktinobakterie rodu *Streptomyces*, které žijí ve speciálních útvarech na těle mravence a produkují antimykotika. Mravenci přinesou do hnízda části rostlin, na nich pak vyrostou houby a mravenci je spolu s rostlinným materiálem zkonsumují, čímž získají celulázy, které sami neumí vytvořit, a stráví tak více rostlinného materiálu. Když neoplozená (panenská) královna opouští hnízdo na snubní let, bere s sebou kousek houby ve speciální malé dutině v ústech. Po páření a vyhloubení nory se pečlivě stará o zahrádku i první potomstvo. Potom převezme péči o zahradu nová generace mravenců. Pokud houba zahyne, kolonie zhyne, mravenci ani houba sami nepřezijí. Kolonie mohou být považovány za vysoce užitečné, nebo zcela destruktivní - některé rostliny si vyvinuly obranu proti mravencům, u jiných částečná defoliace podporuje jejich růst. Chodby mravenců provzdušňují půdu, zlepšují její drenáž, mravenci zanášejí do půdy organickou hmotu. Dokáží ale také „sklidit“ zemědělské plodiny, jejich nájezd je náhlý a často přichází z velké vzdálenosti a pole dokážou sklidit přes noc (zemědělské plodiny zpravidla nedisponují ochranou ve formě chemických látek ani tuhou kutikulu).



Obr. 47: Mravenci Atta

(zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/The-leaf-cutter-ant-Atta-cephalotes-Leaf-cutter-ants-harvest-fresh-leaf-material-which\\_fig1\\_49967958](https://www.researchgate.net/figure/The-leaf-cutter-ant-Atta-cephalotes-Leaf-cutter-ants-harvest-fresh-leaf-material-which_fig1_49967958))

**Ambróziový brouci** jsou kůrovci, kteří hloubí chodby do dřeva a pěstují symbiotické houby, které jsou jejich jediným zdrojem potravy. Jejich podhoubím se živí nejen larvy, ale i vylíhnutí dospělí brouci, kteří ve svých chodbách houby vysévají a dokonce se o ně starají. Svou zahrádku čistí, větrají a přenášejí podhoubí do dalších chodeb. Někteří ambróziovní kůrovci ani nejsou schopní vytvářet chodby a žijí ve starých chodbách jiných druhů kůrovců. Vzhledem k tomu, že houby preferují vyšší vlhkost, vyskytují se nejčastěji v tropech, kde mají širokou škálu hostitelů.

Ambróziové jsou však významní i v mírném pásmu. Třeba **dřevokaz čárkovaný** (*Trypodendron lineatum*) působí v Evropě vyšší škody pro dřevozpracující průmysl než lýkožrout. Kůrovci si pěstují houby a ke vzniku symbiotického vztahu došlo cca dvanáctkrát v minulosti. Kůrovci zavrhli konzumaci hostitelských tkání a začali pěstovat jako výhradní

potravu symbiotické houby. Každá tato „inovace“ v evoluci kůrovců byla provázena explozí druhové rozmanitosti a nevybíravosti v druhu hostitele.

Typickým zástupcem může být drtník *Xylosandrus crassiusculus*, jehož velikost je kolem 1,5-3 mm. Imaga i larvy se zavrtávají do různých částí stromu a uvolňují spory houby spolu se sekrety, které poskytují živiny pro klíčení spor. Každý druh drtníku je v asociaci pouze s jedním druhem houby: *Monilia*, *Ceratocystis*, *Cladosporium*, *Penicillium*, *Endomyces*, *Cephalosporium*, *Endomycopsis*. Brouci houbu uchovávají a brání proti vysychání ve zvláštním orgánu nazývaném **mykangia** nebo **mycetangia**, které je tvořeno kapsovitou vchlípeninou (má ho jen jedno pohlaví brouků Ambrosia). Výskyt drtníka je typický tím, že houby ucpou xylém a způsobí odumření části nebo celého stromu a z chodeb vyčnívají ven křehké piliny jako párátko. Růst houby je velmi citlivý na vlhkost dřeva (přes 35%) a teplotu. Brouci čistí chodbičky od zbytků dřeva a výkalů a podle počasí otvírá či zavírá otvory v kmeni, aby udržel vhodné podmínky. Monokultura houby je zajišťována sekrety brouka, který potlačuje růst oportunistických mikrobiálních vetřelců. Po opuštění tunelu proto dochází velmi rychle kolonizaci jinými houbami, které přerostou původní kulturu. Brouci sami neumí rozkládat celulózu, a proto jsou striktně závislí na houbě. Houba přemění celulózu na proteinově bohatou mikrobiální biomasu a některé druhy brouků, zvláště v larválním stádiu, jsou zcela odkázány na ambrosiální houby jako zdroj potravy. Houby také produkují vitamíny využívané brouky a i zakuklení larvy může být částečně závislé na ergosterolu produkovaném houbou. Brouk houbě zabezpečuje vhodné růstové podmínky - kousky dřeva a výkaly v udržované vlhké atmosféře tunelů.

Kůrovci s pomocí hub zabíjí milióny stromů v celé holoarktické oblasti (mimo tropickou část severní polokoule). V současné době velmi často dochází v důsledku narušení rovnováhy lesních ekosystémů k jejich přemnožení. Lýkožrout má však v tomto ekosystému významnou funkci. Ještě než se přemnožil a začal napadat i zdravé stromy, patřil ke druhům, které zajišťovaly omlazení lesa a jeho dobrý zdravotní stav, protože napadal jen staré, slabé a nemocné stromy. Kůrovci se vyskytovaly už v druhohorách (před 250-66 mil. let) a živili lýkem araukárií, na kterých se vyskytovaly vřeckovýtrusné houby z řádu Ophiostomatales. Kůrovci i houby měli stejný zájem a zároveň byli vybaveni schopnostmi, které ti druhí postrádali. Většina kůrovců si „své“ houby přenáší v mykangiích, mikroskopických žláznatých prohlubních vyplněných olejovitými tekutinami. Do mykangií se kůrovcům zachytávají spory symbiotických hub rostoucích v jejich rodném požerku a ven

jsou vyplavovány jen tehdy, když kůrovec tvoří závrt v novém hostitelském stromě a jeho mykangia vylučují zvýšené množství olejovitých látek. Kromě toho bývají spory hub přenášeny i roztoči, kteří se na kůrovce přichytávají.

Původním účelem spolupráce kůrovců a hub byla snaha oslabit obranné mechanizmy stromů a usnadnit si cestu k jejich tkáním. Po náletu kůrovce se strom snaží produkovat pod tlakem pryskyřici, která je jedovatá pro brouka (obsahuje terpenoidy nebo fenolické látky). Kolem napadeného místa může strom začít produkovat i tzv. druhotnou pryskyřici, která je ještě jedovatější a vytváří nekrózy a nepropustné buněčné vrstvy či pryskyřičné valy. Před natrávením mimobuněčnými enzymy hub se rostlinné tkáně brání přeměnou škrobu na hůře stravitelné nepolárních sloučeniny, také silný proud pryskyřice může také kůrovce zastavit i mechanicky.

K dorozumívání a lákání samic, využívají kůrovci feromony, které si však zpravidla netvoří sami, ale díky přítomnosti symbiotických bakterií a kvasinek ve stěvě, nebo hub žijících ve stěnách požerků. Jsou známy také feromony, v nichž každý stupeň produkce provádí jiná skupina symbiontů. Většina feromonů kůrovců jsou jen mikrobiálně zmetabolizované produkty hostitelského stromu, nejčastěji jde o jedovaté terpenoidy, které původně sloužily jako nástroj na detoxifikaci pryskyřice bránícího se stromu.

Např. *Scolytus multistriatus* se symbionty rodu *Ophiostoma*, kteří jsou odpovědní za téměř celoevropské vyhubení jilmů, jihoevropský *Orthotomicus erosus* zase ohrožuje borovice.

Většina hub spojených s kůrovci je neškodná a živí se jen hnilým dřevem. Některé mohou být i silně agresivní, např. symbiont lýkožrouta smrkového *Ceratocystis polonica*. Brouci hloubením chodeb rozvrátí vodní režim stromu, a pokud jich je hodně, vysuší i pryskyřičné kanálky a většina pryskyřice se vyplaví už během prvních několika hodin. Houby přerušují transport vody, protrhnou membrány mezi tracheidami, ucpou cévy smůlou a navíc produkují jedovaté izokumariny. Nejprve je obsazeno lýko až 1 cm za den, pak napadnou houby dřevo, které se zbarví (v případě *Ceratocystis polonica* zmodrá).

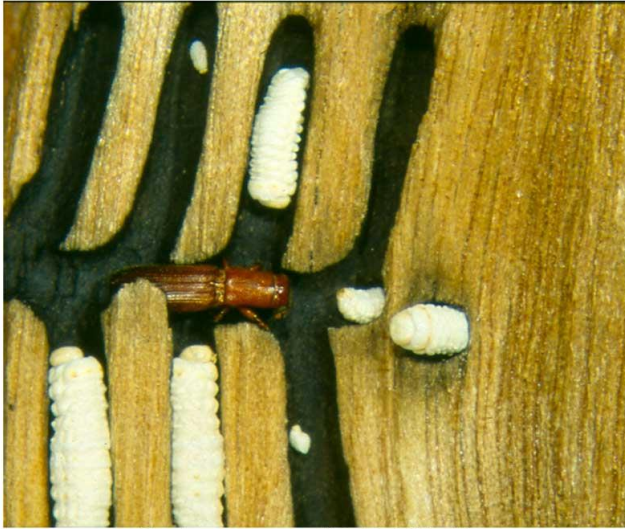


Photo courtesy of Dr Debbie Kent

Obr. 48: Ambrosiové

(zdroj: [https://www.westernsydney.edu.au/hie/projects/fungal\\_farmers\\_ambrosia\\_beetles\\_and\\_their\\_microbial\\_diversity](https://www.westernsydney.edu.au/hie/projects/fungal_farmers_ambrosia_beetles_and_their_microbial_diversity))

Tato fáze je pomalejší, pro růst do centimetrové hloubky trvá houbám i několik týdnů. S kůrovci žije často víc druhů hub najednou, jen některé pomáhají při kolonizaci stromů. U některých severoamerických agresivních kůrovců houba odpovědná za usmrcování stromu je asi škodlivá i pro samotného brouka. Samice nosí v mykangiích jiné druhy hub, které tomuto patogenu úspěšně konkurují, když už je lýko mrtvé, a tím umožňují larvám kůrovce nerušený vývoj.

V roce 2005 byla zjištěna symbióza mezi novým druhem *Streptomyces* a samotářsky lovcí vosou květolibem včelím. Květolib ochromí včelu žihadlem do hrudi, vysaje nektar z jejich úst a odnese ji do komůrky vyhrabané v zemi jako potravu pro své budoucí larvy. Samička kultivuje bakterie *Streptomyces* ve speciálních žlázách v tykadlech a aplikuje je na buňky plodu před kladením. Bakterie se objevují se na stěně kukly a chrání ji proti infekci houbami. Larvy samotářských vos přečkávají i několik měsíců ve stádiu kukly, než se promění v dospělé. Během této vývojové etapy jsou snadno zranitelné, ale ochranu jim poskytují mikrobiální symbionti, kteří produkují dostatek antibiotik. Pomocí zobrazovací metody, založené na hmotnostní spektrometrii, lze antibiotika na hmyzích kuklách zviditelnit. Pseudobarvy dávají přehled o místech s jejich rozličnou koncentrací.

Také **pilořítka velká** má podobné asociace hub, stejně jako i zástupci mnoha jiných čeledí. Hmyz fyzicky vyhrabe cestu do dřevních substancí, které inokuluje spory hub

přenášených ve vnější vakovité struktuře. Houba roste ve dřevě, degraduje rostlinný materiál, který se tak stane přístupný pro přijetí hmyzem. Zástupci pilořítek kladou vajíčka do čerstvě poražených stromů, jejich larvy se vyvíjejí 2-3 roky a zpravidla teprve po opracování dřeva se kuklí. Vylíhlý dospělec se provrtává ven a zanechává kulatý výletový otvor o průměru 5-7mm. Dospělé pilořítky vzdáleně připomínají velké vosy, měří 12-40 mm a jsou kovově modré, černé nebo černožluté anebo připomínají sršně. Samice pilořítky fialové klade vajíčka, která jsou chráněna slizem, který obsahuje spory dřevokazných hub, do mrtvého dřeva. Spory se s vajíčkem dostávají do dřeva a rostoucí houbová vlákna jsou potravou larev.

**Termiti** často udržují mutualistický vztah s externí nebo interní mikrobiální populací. Někteří kultivují vnější populace hub, které přispívají k jejich schopnosti žít na dřevě a bez hub by nepřežili, jiní jsou schopni užít jen dřevě, které prošlo značnou houbovou degradací - houby přispívají enzymy do zažívacího traktu termitů. Některé celulázy produkované v zažívacím traktu termitů jsou získány konzumací hub žijících v hnízdě termitů. Mnohé druhy z vyšších termitů kultivují specifické druhy hub, např. basidiomycety *Termitomyces* jsou podobné mravencům a termiti aktivně shromažďují a rozsévají spory hub, aby založili nové hnízdo. Termiti také udržují mutualistický vztah s vnitřní populací protozoí, která se zaslouží o degradaci celulózy a produkce metabolitů, které jsou termiti schopni asimilovat. Bakterie a protozoa v zažívacím traktu nižších termitů a dřevo-konzumujících švábů fermentují celulózu anaerobně, za vzniku oxidu uhličitého, vodíku a acetátu. Část oxidu a vodíku je přeměněna zástupci *Archaea* na metan, což představuje ztráty pro hmyz. Acetogenní bakterie přemění většinu plynu na acetát, který je absorbován skrz stěnu zažívacího traktu termitů a oxidován aerobně za tvorby oxidu uhličitého a vody. V zažívacím traktu termitů *Enterobacter agglomerans* dochází také k fixaci dusíku, což je velmi příznivé z důvodu celulózové diety.

*Limnoria* je mořský bezobratlý živočich, který získává nějaké živiny z mořských hub žijících v tunelech, které vyvrtal v dřevěných pilířích. Houby mohou živočichům poskytovat růstové faktory a jiné metabolity. Pravděpodobně *Limnoria* může syntetizovat svoje vlastní celulázy a tak být nezávislý na houbě v ohledu trávení celulózy.





Obr. 49: Limnoria (zdroj: <http://taxondiversity.fieldofscience.com/2015/04/limnoriidea.html>)

### 11.2 Asociace diazotrofovů se zvířaty

Šášeň lodní, měkkýši z čeledi *Teredinae* připomínající červa dlouhého až 50 cm, mají endosymbiotické proteobakterie v tkáních. Je to možná jediný druh, který získává od symbionta v zaživací soustavě významné množství dusíku. Šášeň nemá pevnou vápenitou schránku, ale dvě trojúhelníkové destičky na hlavě, které používá k vrtání chodeb ve dřevě. Dokáže vyvrtat díru až 60 cm dlouhou o průměru 1 cm. Šášeň vylučuje sekret, který pokrývá vnitřek vyvrtané chodby. Později ztuhne a je možné najít vápenité trubičky. Původ šášeň je patrně v severovýchodním Atlantiku, odkud se díky lodní dopravě rozšířila dále. Historicky bývala šášeň postrachem námořníků, protože vrtá díry ve dřevě a každá loď musela být čas od času vytažena na souš a vyspravena.

Diazotrofové byli detekováni v zaživacím traktu mnoha zvířat, ačkoliv tu často bývá dost amoniaku, který potlačuje fixaci dusíku. Již v 19. st zkoumal Marc Brunel tunel pod Temží – první tunel pod splavnou řekou – a zjistil, že bakterie produkují celulázy a jsou i schopné fixace dusíku. Dřevo je deficitní v obsahu dusíku, a proto je endosymbióza nezbytná pro přežití.

### 11.3 Komensální a mutualističtí intestinální symbionti

Většina teplokrevných živočichů má extrémně bohatou mikrobiotu v jejich gastrointestinálním traktu. Ve spodní části zaživacího traktu každý gram výkalů obsahuje cca  $10^{11}$  mikrobů patřících do 400 různých druhů. V lidském zaživacím traktu jsou

nejčtenější striktní anaerobové rodů *Bacteroides*, *Fusobacterium*, *Bifidobacterium* a *Eubacterium*. U některých zvířat (prasata) intestinální mikroflora přispívá k výživě fermentací karbohydrátů. Existují určité důkazy, že u starších prasat mikroorganismy tráví celulózu a zvířata využívají produkty jejího rozkladu. Některé mikrobiální aktivity např. degradace aminokyselin, mohou mít škodlivý účinek na zvířata. U monogastričních živočichů hlavní přínos produkce růstových faktorů, zvířata absorbují produkty odvozené z mikrobiálního metabolismu spolknuté potravy, není ale vždy jasné, zda tyto produkty jsou potřebné. Někdy se mikroby podílí na tvorbě vitamínů, např. vitamín K, a sterilní zvířata vykazují příznaky vitamínové deficiencie. Kromě jejich přispění k trávení a výživě je důležitá jejich úloha bariéry proti infekci intestinálními patogeny (stav po dlouhodobém léčení antibiotiky, sterilní zvířata vystavená nesterilnímu prostředí. Pokud ale živočichové získávají většinu nebo všechnu výživu z těžko stravitelných sloučenin, jejich intestinální symbionti se stávají specifitější a vztah jasně mutualistický.

Hmyz sající krev se během raných stádií hmyz téměř vždy živí mikroby (bakterie  $\gamma$ Proteobacteria a houby), která jsou přenášeny na vajíčka. Mikrobi jsou udržováni ve speciálním organu – **mycetomes**, a doplňují dietu produkcí růstových faktorů. Odstraníme-li tuto mikroflóru, tak například veš se nebude rozmnožovat (vývoj larev a reprodukce dospělců). Přidáme-li vitamíny B a kvasnicový extrakt, reprodukce bude obnovena.

Také někteří býložraví ptáci mají intestinální mikroflóru bakterií a hub, která produkuje celulólytické enzymy, např. *Micrococcus cerolyticus* nebo *Candida albicans*, kteří využijí včelí vosk, pokud mají kofaktory od ptáků a ptáci pak asimilují produkty rozkladu včelího vosku. Medozvěstka včelí často přivede živočicha nebo člověka ke včelám, kde vezme med, vosk zůstane pro ptáka. Medozvěstky zanáší svá vejce do cizích hnízd, kde napřed zničí vejce hostitele.

Také ryby a vodní bezobratlí mají v zažívacím traktu mikroflóru přispívající k trávení potravy. Různonožci (amphipoda) mají mnoho druhů bakterií rodu *Vibrio* produkujících chitinázy, monomery vzniklé degradací chitinu, které jsou stráveny těmito živočichy. Některé ryby jako sumec a kapr mají také mikrobiální populaci produkující celulózy, která jim pomáhají rozkládat schránky drobných korýšů.

#### 11.4 Trávení v bachoru

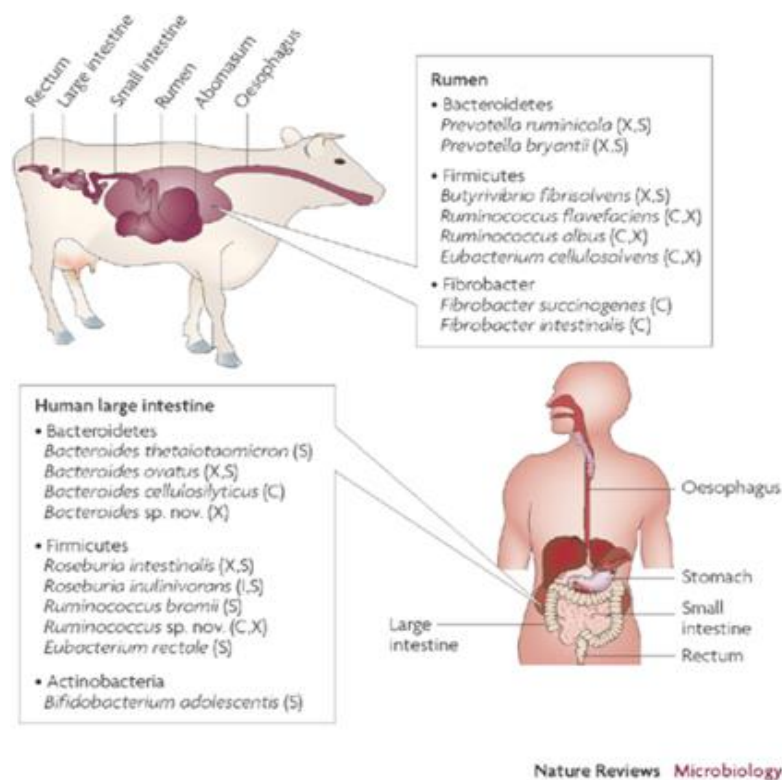
Přežvýkavci využívají potravu bohatou na celulózu. Savci, včetně přežvýkavců, neprodukují celulolytické enzymy a výhradně spoléhají na mikrofloru bachoru. V bachoru se nachází velké populace protozoí a bakterií, které přispívají k trávení potravy. Bachor je anaerobní, o teplotě 30-40°C a pH 5,5-7,0 a tak poskytuje ideální podmínky pro tamní mikroflóru o hustotě cca  $10^9$ - $10^{10}$ /ml. Trávení rostlinné stravy je komplikované a proto se u přežvýkavců vyvinul složitý trávicí systém s několika předžaludky (čepec, kniha, slez). Bachorová mikroflóra vyprodukuje za 24 hodin 200 – 600 l metanu.

Proteiny produkované mikroflórou jsou využity hostitelem a organické kyseliny jsou absorbovány do krve zvířat, kde jsou aerobně oxidovány k produkci energie. Oxid uhličitý a metan, jako finální produkty metabolismu, jsou uvolňovány bez užitku. I přes anaerobní podmínky jen malé procento kalorické hodnoty potravy není využito zvířetem (10%). Část „ztrátové“ energie je využita k udržování tělesné teploty zvířete. Přežvýkavci výborně využívají nízkokvalitní krmivo s vysokým obsahem celulózy, ale nejsou ekonomičtí ve využití kvalitního proteinového krmiva použitého v krmných dávkách. Cross-linking (zesíťení) proteinů je zajištěno ošetřením formaldehydem, dimethylolureou a jinými činidly, které blokují jejich degradaci mikroflórou bachoru. To zajistí jejich trávení a absorpci ve spodnějších částech gastrointestinálního traktu (a není ztracen produkcí metanu).

**Mikroflóra bachoru** zahrnuje bakterie trávící celulózu, hemicelulózu, škrob, cukry, mastné kyseliny, proteiny, lipidy. Mnohé bakterie produkují acetát, který je hlavní kyselinou v bachoru. Některé bakterie produkují propionát, jedinou fermentační kyselinu, kterou přežvýkavci umí přeměnit na karbohydráty. Nalezneme zde i fixátory dusíku, ale produkují jen 10 mg na hlavu a den a přítomný amoniak potlačuje fixaci. Amoniak může být využit mikroflórou bachoru a následně stráven zvířetem. Teoreticky lze chovat přežvýkavce na celulóze a amoniaku, ten je ale toxický. Někdy se do krmných směsí se přidává močovina, která je využita po zapracování do mikrobiální biomasy.

Bakterie v bachoru zajišťují různé stupně rozkladu materiálu. Celulolytické bakterie *Butyrivibrio fibrisolvens* produkují acetát, formiát a laktát. Např. *Rumicoccus albus* produkuje acetát, formiát, vodík a *Clostridium lochheadii* acetát, formiát, H<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>. Amylolytické bakterie, např. *Ruminobacter amylophilus* produkuje formiát, acetát, sukcinát. *Selenomonas ruminantium* acetát, propionát, laktát a *Succinomonas amylolytica* acetát, propionát, sukcinát a *Streptococcus bovis* laktát. Pektolytické bakterie *Lachnospira*

*multiparus* produkuje acetát, formiát, laktát, H<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>. Na transformaci laktátu na acetát, sukcinát se podílí *Selenomonas lactilytica*, transformace sukcinátu zajišťuje *Schwartzia succinovorans* propionát, CO<sub>2</sub>. Metanogeny *Methanobrevibacter ruminantium* či *Methanobacterium mobile* vytváří metan z H<sub>2</sub> a CO<sub>2</sub> nebo formiátu.



Obr. 50: Intestinální mikrobiom

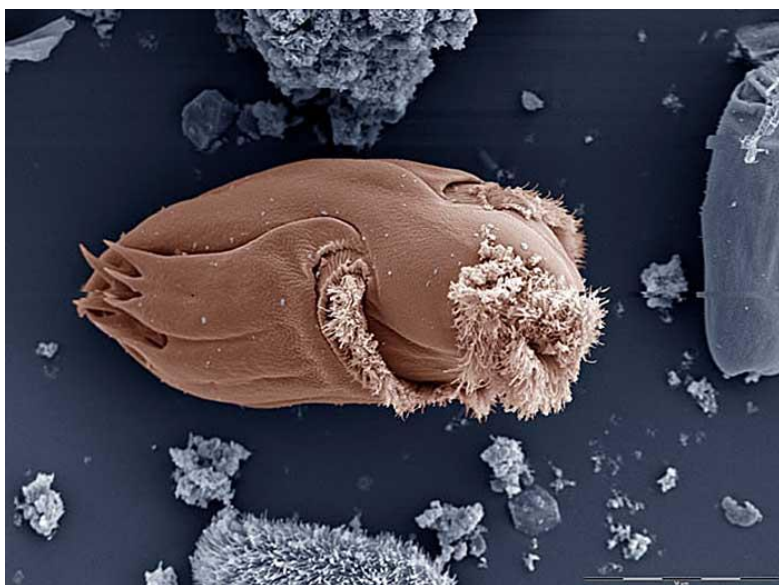
(zdroj: [https://www.researchgate.net/profile/Harry\\_Flint/publication/5669093\\_Polysaccharide\\_utilization\\_by\\_gut\\_bacteria\\_Potential\\_for\\_new\\_insights\\_from\\_genomic\\_analysis/links/00b7d530b471bd3eb5000000.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Harry_Flint/publication/5669093_Polysaccharide_utilization_by_gut_bacteria_Potential_for_new_insights_from_genomic_analysis/links/00b7d530b471bd3eb5000000.pdf))

**Houby** představují menšinovou populaci v batoru a především anaerobní chytridie se podílí depolymeraci celulózy. V batoru se nachází také výrazná **populace protozoí**, tvořená především nálevníky a bičíkovci, jako *Eutodinium*, *Diplodinium* a *Sarcodina*. Nálevníci v batoru jsou vysoce specializovaná skupina, rostoucí anaerobně, energii získávají fermentací rostlinného materiálu a tolerují přítomnost početné bakteriální populace. Některá protozoa schopná trávit celulózu a škrob, jiné fermentují rozpuštěné karbohydráty, někteří se živí bakteriemi. Jejich proteiny jsou pak zase stráveny přežvýkavcem.

Protozoa v batoru skladují velké množství karbohydrátů, které přežvýkavci stráví spolu s proteiny protozoální biomasy, v knize a čepci. Transport uhlíku z bakterií do

protozoí a následně do přežvýkavce je krátký, ale velmi účinný, potravní řetězec. Protozoa jsou asi tráveny lépe než bakterie, které mají rezistentní buněčnou stěnu a vysoký obsah nukleových kyselin. Vztah mikrobů a přežvýkavce je mutualistický, některé bakterie lze najít jen v bachoru. Mikroorganismy tráví rostlinný materiál a produkují nízkomolekulární mastné kyseliny a mikrobiální proteiny přístupné zvířeti.

Někteří mikrobi potřebují růstové faktory, jiné produkují vitamíny pro mikroflóru bachoru. Bachor poskytuje vhodné prostředí pro bakterie a stálý přísun substrátu pro mikroby. Přežvýkávání rozmělnuje rostlinný materiál, zvětšuje jeho povrch pro mikroby, mikrobům pomáhají i sliny zvířete, pohyb bachoru pak permanentně promíchává substrát pro mikroby. Odstranění nízkomolekulárních mastných kyselin absorpcí do krevního oběhu zvířete zabrání jejich inhibiční působení na mikroby. Diverzita mikroflóry se lehce přizpůsobí změně potravy, ale ne prudké změně (např. přechod z čerstvého krmení na suchou stravu a naopak). Nadměrná tvorba metanu může způsobit nadýmání bachoru, stlačit plíce a i udusit zvíře (jediná léčba je pak propíchnutí bachoru).



Obr. 51: Endosymbiotické protista (zdroj: <http://www.morning-earth.org/Graphic-E/SymbiosisCrossKingProtists.html>)

I jiná zvířata než přežvýkavci, mají bachoru podobné trávení, např. jeden druh „listových opic“, lenochodi, hroši, velbloudi a někteří vačnatci. Jejich mikroflóra je schopná rozkládat celulózu a jiný rostlinný materiál a produkovat těkavé mastné kyseliny, které zvíře může využít. U nepřežvýkavých savců, kteří se živí především rostlinným materiálem, jako

koně, prasata a králíci, probíhá mikrobiální trávení celulózy ve zvětšeném slepém střevě (kůň až 50l) s produkcí těkavých mastných kyselin, které jsou absorbovány do krevního oběhu a nakonec oxidovány v buňkách živočicha za produkce vody a oxidu uhličitého. Velryby živící se planktonickými korýši, mají vícekomorové žaludky, kde se tráví hlavně chitin, probíhá zde fermentace a tvoří se mnoho mastných kyselin.

### 11.5 Mutualistické vztahy bezobratlých mikroorganismy

Někteří bezobratlí mají mutualistický vztah s fotosyntetizujícími organismy s řasami nebo sinicemi, tzv. **endozoické řasy**. např. zooxantely (žluté - červenohnědé řasy, včetně dinoflagellates) nebo zoochlorelly, kdy je řasa bledá až jasně zelená. Nejčastější výskyt řas je u láčkovců, např. u nezmara, asasanky nebo korálů. Mořské houby mají nejčastěji symbiotické sinice, *Chlorophycophyta* se nalézají především ve sladkovodních bezobratlých. Dinoflagellates jsou nejčastější řasoví symbionti mořských bezobratlých. Jen pár endosymbiotických řas může být kultivováno vně jejich hostitele.

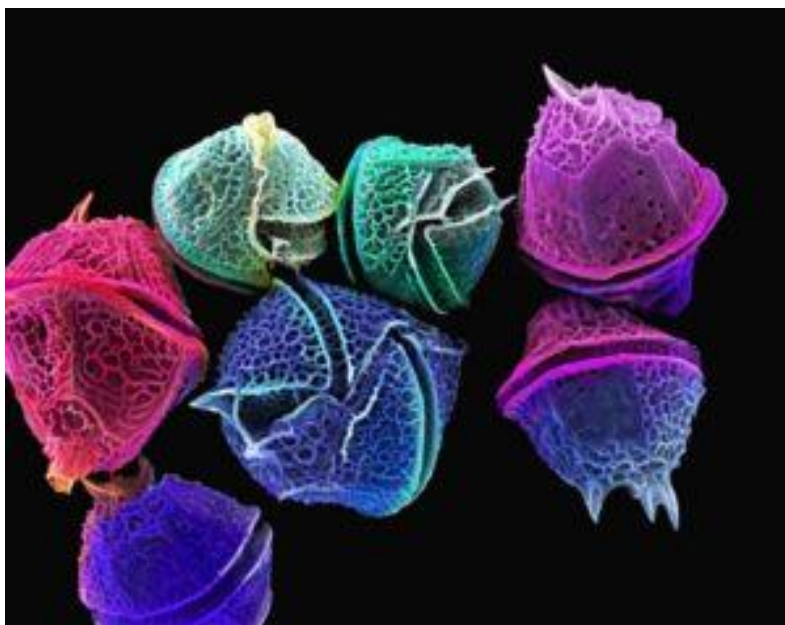
Mutualistický vztah popsán pro různé druhy polychaetů (mořští červi – příbuzní žížalám), měkkýšů (včetně škeblí), také u pláštěnců, mořských ježků, nezmara, medúzy, sasanky, korály. Např. mořský vějíř, který roste ukotvený v bahně nebo písku a každý polyp má devět chapadel. Mutualistický vztah, kdy mikroorganismus zásobuje živočicha organickými živinami a živočich poskytuje fyziologicky a nutričně vhodné prostředí pro mikroby, můžeme pozorovat i u ploštěnky *Convoluta roscoffensis* a řasy *Platymonas convolutae*. Řasa poskytuje živočichu aminokyseliny, mastné kyseliny, steroly a kyslík, živočich poskytuje řase CO<sub>2</sub> a kyselinu močovou.

Jedná se tedy o uzavřený systém, kde dochází k cyklus C, N, P, O<sub>2</sub> ve formě, kterou jeden partner umí syntetizovat a druhý využívat. Mikroskopické studie juvenilní formy ***Convoluta roscoffensis*** objevila v zaživacích orgánech a parenchymatických buňkách fotosyntetickou řasu rodu *Tetraselmis*. Řasa je v juvenilním období přijata, ale není degradována a stává se fotosyntetizujícím endosymbiontem a získává tak energii pro svého hostitele. V jednom jedinci bylo napočítáno až 25.000 jedinců řas. V dospělosti červ ztrácí funkční parenchym a ústa, je zcela závislý na endosymbiontu a v podstatě se stal fotoautotrofním organismem, který využívá cukr produkovaný symbiotickou řasou.

**Dinoflagellates – obrněnky** jsou mixotrofní organismy (ale nalezneme u nich i obligátní heterotrofy), které mají chloroplasty získané sekundární či terciární

endosymbiózou. Nejčastější jsou řasové symbionty mořských bezobratlých, většinou se jedná o mořský plankton, ale lze nalézt i sladkovodní zástupce. Až polovina symbiontů je fotosyntetických, největší skupinou jsou eukaryotické řasy (vedle rozsivek). Koráli (láčkovci) vytváří mutualistický vztah s Dinoflagellates, což jsou bičíkatá protista, na kterých závisí život korálů. Endozoické řasy korálům předávají organické látky přímo tkáním polypa a přijímají z tkání fosfor. Korálové útesy také poskytují vhodné prostředí pro růst vnější synergické populace řas a srážejí vápník z mořské vody především během období maximální fotosyntézy řas.

Asimilace  $\text{CO}_2$  posunuje rovnováhu z lépe rozpustného bikarbonátu (kyselého uhličitanu) na méně rozpustný uhličitan. Korálový polyp se prodlužuje ke světlu a využívá produkci organických látek řasou, která také odstraní amoniak, který se hromadí v těle živočicha. Jedná se o výměnu látek obsahujících sloučeniny C, N, P a O. Volně plovoucí živočichové se přesunou do hloubek s penetrací světla optimální pro fotosyntézu.



Obr. 52: Dinoflagellata (zdroj: <http://scienceoholic.com/dinoflagellates/>)

Mutualismus může být zvláště výhodný během určitých ročních období. Ploštěnky pravděpodobně vyžadují účinný mechanismus pro udržení a recyklaci živin během zimy, kdy je menší přísun živin z terestriálních systémů. Symbióza mezi *Euglena* a nymfy šídla se vyskytuje jen v zimě, kdy se *Euglena* nachází ve spodní části zažívacího traktu nymfy šídla. Takto přežijí oba symbionti zimu, kdy je jezero zamrzlé, ale v létě žijí oba nezávisle na sobě.



Mutualistický vztah bezobratlých s chemolitotrofními mikroby se vyskytují především v hlubokomořském prostředí u oceánských příkopů, kde geotermální voda z hlubokomořských hydrotermálních prúdů obsahuje redukované minerály. Výrony sirovodíku podporují komunitu, která je 500-1000x hustší než je biomasa okolního hlubokomořského dna. Některé redukované minerály jsou oxidovány volně žijícími bakteriemi, které slouží za potravu pro různé bezobratlé pasoucí se či filtrující živočichy. Zde se vyskytuje i skupina bezobratlých žijících s endosymbiotickými chemolitotrofními bakteriemi, např. *Riftia pachyptila*, *Vesicomya chordata*, *Calyptogenia magnifica*, *Mytilid*, *Bathymodiolus thermophilus*.

***Riftia pachyptila*** patří do kmene kroužkovců, žije cca 1500 m pod mořem v Tichém oceánu v blízkosti černých kouřících prúdů a toleruje vysoké teploty a koncentraci sirných sloučenin. Roftie dorůstají až 2,4 m, o průměru 10-15cm. Mají svalnatý zatažitelný červený chochol ("žábry") na volném konci, orgán kde dochází k výměně plynů s prostředím. Plyny slouží jako živiny pro bakterie žijící uvnitř jejich těla v tzv. trophozómu. Roftie nemají žádný zažívací trakt a bakterie tvoří až polovinu hmotnosti těla a přeměňují kyslík, sirovodík a oxid uhličitý na organické látky, které slouží jako výživa živočicha. Červená barva chocholu je zajištěna díky zvláštní formě **hemoglobinu**, který přenáší kyslík i za přítomnosti sulfidů, které dokonce také dokáže přenášet (normálně by měly sulfidy živočicha otrávit). Díky **trophosomu** mikrobi využívají chemickou energii uvolněnou při oxidaci sirovodíku na fixaci ox.uhličitého, díky čemuž se syntetizují organické látky pro mikroby i červa. Živočich se množí volně žijícími larvami, které se nejspíš živí planktonem, který filtrují. Zažívací soustava se ztratí po přisednutí larvy, ale zatím není mnoho informací o způsobu získání endosymbionta, který se nedá pěstovat v laboratoři.

***Calyptogenia magnifica*** jsou hlubokomořské škeble, 30-40 cm dlouhé, jejichž tkáň je krvavě zbarvená hemoglobinem. Škeble se živí filtrací a endosymbiont v „žábrech“ jen doplňuje potravu.

***Bathymodiolus thermophilus*** obsahuje chemolitotrofní oxidátory sirovodíku i metanotrofní endosymbionty. Žádný z endosymbiontů se nedá kultivovat, ale analýza DNA svědčí o tom, že každý druh živočicha má unikátního endosymbionta. Ti jsou si velice blízcí příbuzní a patří do gamma proteobakterií a rod *Thiomicrospira* je jejich nejbližší volně žijící



příbuzný. V některých hlubokomořských prostředích vyvěrají také uhlovodíky spolu se sulfidy.

Škeble čeledi **Mytilidae** mají v tkáni žáber symbiotické metanotrofní bakterie. Podle isotopického rozboru škeblí je většina jejich uhlíku odvozena z této symbiózy využívající fosilní metan, např. *Mytilis californianus*.



Obr. 53: *Riftia pachyptila* (zdroj: <https://zoologik.naukas.com/2014/10/01/alienigenas-en-el-fondo-del-mar/>)

Hlubokomořské objevy inspirovaly výzkum společenstev sedimentů říčních ústí, kde se také při anaerobní degradaci organické hmoty tvoří velká množství sirovodíku. Tak byly objeveny sulfid-oxidující bakterie v žábrách mnohých škeblí, např. ***Solemya reidi***, nebo zástupců rodů *Lucinina*, *Myrta* a *Thyasura*. Někteří symbionti jsou intracelulární, jiní jsou lokalizováni v oddělených bakteriocystách mezi kutikulou a tkání živočicha. Některé škeble si uchovaly způsob přijímání potravy filtrací, jiné jsou zcela závislé na symbiontu. U *S. reidi* probíhá oxidace sulfidů nejen v symbiotické bakterii, ale i v mitochondriích hostitele.

## 11.6 Symbiotická produkce světla

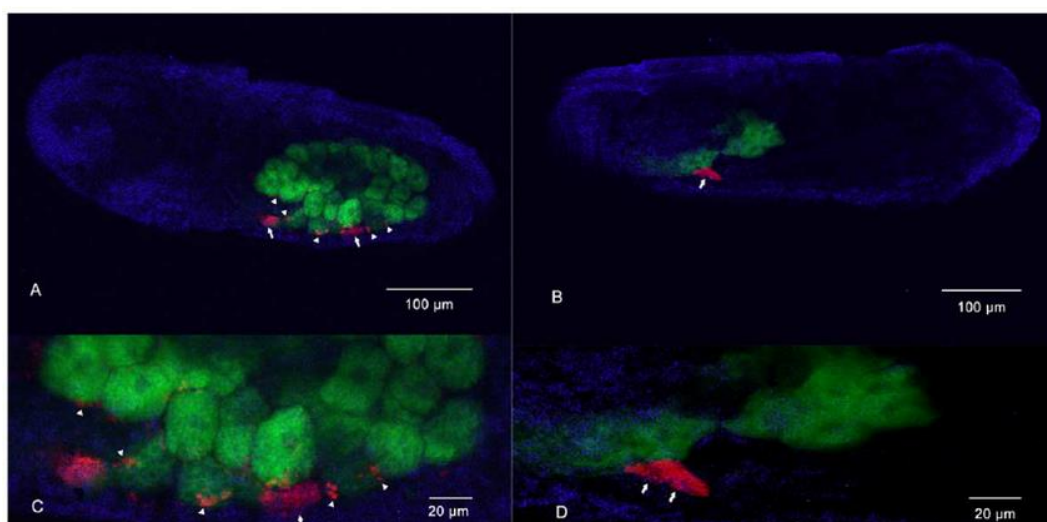
Někteří mořští bezobratlí a ryby ustanovili mutualistický vztah s luminiscenčními bakteriemi. Tyto bakterie jsou ve specializovaném orgánu, který může být blízko oka, na břiše, u konečníku nebo čelistí. U chobotnice se nacházejí luminiscenční bakterie ve dvou žlázách v dutině pláště blízko inkoustových vaků. Luminiscenční bakterie rodu *Vibrio* a *Photobacterium* jsou ve speciálních vakovitých orgánech, které mívají externí póry pro vstup bakterií a výměnu s vnějším mořským prostředím.

Ryby zásobují bakterie živinami a chrání je proti kompetici. Luminiscenční bakterie emitují světlo kontinuálně, ale některé ryby jsou schopné manipulovat tyto orgány tak, aby emitovaly záblesky světla. Ryba rodu *Photoblepharon* „vypne“ světlo zatažením tmavého závěsu přes světelný orgán. Ryba rodu *Anomalops* světelný orgán vevnitř vystlaný reflexními guanin-obsahujícími buňkami se otáčí jako oko o téměř 180°. Tato ryba má světelný orgán umístěn pod očima a jsou používány těmito nočními rybami nejspíš jako světlomet. Jedná se o stádní živočichy, světelný orgán tak možná i napomáhá učení, nebo odrazuje nepřítel. Bakterie z těchto orgánů se nepodařilo pěstovat vně ryby. Tyto ryby žijí v mělkých vodách, ale většina mutualistických asociací s luminiscenčními bakteriemi je s hlubokomořskými rybami žijícími mimo dosah světla. Emise světla napomáhá druhovému rozlišení těchto ryb. Tvar a umístění světelných orgánů na rybě a skutečnost, že se často vyskytují jen na jednom pohlaví, naznačují, že tyto bakterie mohou hrát kritickou roli pro páření. Některé světelné orgány umístěné blízko očí mají konkávní zrcadla z guanidine obsahujících buněk a čočky podobné ostřící struktury (asi jako pátrací světlomet). Pohyb těchto orgánů může také přitahovat kořist, nebo napomáhat komunikaci s ostatními rybami.

Hlubkovodní druhy nelze získat a studovat živé, proto nemáme jasnou představu, jak se vytváří světelné orgány, dosavadní poznatky pochází jen ze studia mělkovodních druhů. U chobotnice *Euprymna scolopes* se nachází vakovitý světelný orgán s póry po vylíhnutí bez endosymbionta, který má složitou epiteliální strukturu s ciliemi a mikrovilly, které transportují kompatibilní buňky *Vibrio fischeri* do vznikajícího vaku světelného orgánu. Jakmile dojde k infekci, cilia i mikrovilly zmizí, u neinfikovaných živočichů přetrvávají. Ve vodě se nachází cca 200-400 kompatibilních buněk na jeden mililitr.

**Nově objevení prokaryotičtí endosymbionti** jsou většinou objeveni na základě mikroskopických studií v kombinaci fluorescenčních oligonukleotidových sondami specifických pro prokaryotické sekvence (FISH aj.). Pokud je možné endosymbionty eliminovat ošetřením antibiotiky nebo jinými látkami a má to za následek poškození nebo smrt hostitele v důsledku silně vyvinutého mutualismu.

Např. všechny mšice mají klastr buněk zvaný mycetomes skládající se z buněk (mycetocytes), které neobsahují houby, ale bakterie. Po ošetření antibiotiky bakterie zmizí, mšice se přestanou množit a hynou. Bakterie zřejmě produkují aminokyseliny, které chybí v rostlinné šťávě. Byl potvrzen proporcionální růst mšice *Schizaphis graminum* a jejího endosymbionta *Buchnera aphidicola* srovnáním váhového přírůstku mšice a počtu kopií bakteriálního genu přítomného ve mšici.



Obr. 54: Endosymbiont mšic *Buchnera aphidicola*  
(zdroj: [https://www.researchgate.net/figure/Whole-mount-in-situ-hybridization-of-aphid-embryos-Buchnera-aphidicola-green-SMLS\\_fig2\\_51521237](https://www.researchgate.net/figure/Whole-mount-in-situ-hybridization-of-aphid-embryos-Buchnera-aphidicola-green-SMLS_fig2_51521237))

Ryba *Acanthurus nigrofuscus* obsahuje bakterie *Epulopiscium* v zažívacím traktu, jejichž role je zatím neznámá, ale nejspíš se podílí na trávení celulózy.

### 11.7 Houby a živočichové

Jsou známé houby, která chytají rotifera (vířníky) a nematoda (hlístice). Houby, žijící se na nematodech, patří především mezi zástupce rodů *Arthrobotrys*, *Dactylaria*, *Dactylella*, *Trichothecium*.

Mechanismus chytání kořisti spočívá v tvorbě pletiva z vláken, která jsou adhezivní a vytváří stahující se kruhy. Když se hlístice pohybuje kolem houbových adhezivních struktur, přilepí se k nim, je chycena, a většinou se jí už nepodaří uniknout. Při pohybu kruhem vláken se celý systém stáhne náhlým osmotickým zduřením a polapí hlístici. Houbová vlákna proniknou do nematoda a enzymaticky ho rozloží. Pokud houby rostou za absence nematod, některé pak neprodukují pastové struktury, přítomnost nematod tedy indukuje jejich tvoření. Většina hub chytajících nematoda patří do deuteromycet, ale je i pár basidiomycet schopných dělat totéž. Druhy *Hohenbuehelia* a *Resupinatus* produkují adhezivní pasti.



Obr. 55: Nematoda chycená v síti houbových vláken  
(zdroj: [http://www.davidmoore.org.uk/21st\\_Century\\_Guidebook\\_to\\_Fungi\\_PLATINUM/Ch15\\_06.htm](http://www.davidmoore.org.uk/21st_Century_Guidebook_to_Fungi_PLATINUM/Ch15_06.htm))

***Pleurotus ostreatus*** (hlíva) a příbuzné druhy neprodukují pastové struktury, ale toxin, který rychle paralyzuje nematoda. Poté hyfy proniknou do nematoda a stráví ho. Popsané basidiomycety často rostou na rozkládajícím se dřevě, substrátu chudém na dusík a chycené nematody by pak mohly doplnit chybějící prvek.

Parazitická oomyceta ***Haptoglossa mirabilis*** útočí na vířníky. Zoospora této houby vytvoří speciální cystu, která téměř okamžitě vyklíčí ve speciální buňku (připomínající kuželku). Když se vířník dotkne špičky této struktury, ve zlomku vteřiny buňka vystřelí střelu, která pronikne kutikulou hostitele a infekční sporidium se dostane dovnitř hostitele, kde vyklíčí ve stélku a zabije hostitele. Nakonec jsou uvolněny nové zoospory, cyklus se opakuje a sporidia vypadají jako bílé elipsoidní kapičky uvnitř hostitelského vířníka.

**Červci** jsou rostlinní parazité, kteří sají rostlinné šťávy. Mohou být infikované houbami (*Septobasidium*) během líhnutí. Houbové hyfy obklopí dospívající jedince, uvězní je, ale nezabijí všechny. Hmyz žije a produkuje potomstvo uvnitř mycelia, které drží dospělé jedince, zatímco mladí sají rostlinnou šťávu mezi hyfami houby. Houba tak ochraňuje hmyz

od dalších parazitů a predátorů a hmyz poskytuje houbě výživu. Pohyb mladého hmyzu z rostliny na rostlinu zajistí rozšíření houby. Houba dospělé jedince nakonec zabije a stráví. Houba hraje také roli v určení pohlaví hmyzu (mechanismus neznám). Vajíčka s houbou se vyvinou v samičky, vajíčka bez houby v samečky. Houba pravděpodobně zabraňuje ztrátě sex chromozómu.

### 11.8 Ekologické aspekty nemocí zvířat

Patogenní mikroorganismy mohou způsobovat mnoho druhů nemocí svým hostitelům. V zásadě existují dva typy mechanismů interakcí mezi organismy. Patogen roste na nebo ve zvířeti a způsobuje nemoc nebo patogen roste vně zvířete a produkuje toxické substance, které způsobují nemoc zvířete nebo změni nepříznivě jeho životní prostředí, čímž může způsobit až smrt hostitele.

Eutrofické podmínky v jezeře způsobí velký nárůst řas s produkcí velkého množství organické hmoty, během následné degradace této hmoty se spotřebuje kyslík, což může mít za následek úhyn aerobní populace v jezeře (ryby). Produkce sirovodíku může být toxická pro ostatní organismy (vyšší živočichy) v sedimentech. Produkce aflatoxinů rodem *Aspergillus* na krmivu může zase zabít drůbež.

**Rudý příliv** je fenomén známý z přímořských oblastí, který způsobuje nemoc a úhyn citlivých živočišných populace. Organismy jsou vystaveny toxinům produkovaným díky masovému nárůstu obrněnek rodu *Dinoflagellates*. Některé produkují toxiny zabíjející ryby, jiné zabíjejí především bezobratlé. Navíc se toxin šíří potravním řetězcem může se dostat až do potravy lidí a způsobit paralytickou otravu konzumentů škeblí.



Obr. 56: Rudý příliv a jeho důsledky (zdroj: <https://abcnews.go.com/Health/people-pets-stay-safe-red-tide/story?id=57197905>)

Při posuzování ekologických aspektů nemoci je důležité vzít v úvahu vhodnost podmínek pro růst mikroorganismu a produkci toxinu. Dále schopnost toxinu zůstat v prostředí v aktivní formě, jeho koncentraci toxinu nutnou pro manifestaci choroby i faktory způsobující koncentrování nebo ředění toxinů

Mikroby způsobující nemoci živočichů jsou infekční patogeny nebo parazité, které musí být schopny růst na nebo v živočichu. Někteří patogeny jsou obligátní intracelulární parazité a jsou na svém hostiteli zcela závislí (přežití, invaze, reprodukce). Většinou však infekční organismus roste v hostiteli jen po určitou dobu, než hostitel pojde, nebo si vyvine obranu (imunitní odezvu), která zabrání dalšímu růstu patogenu, patogen pak musí být přenesen na dalšího citlivého hostitele. Důležitý je způsob transmise, jak dlouho může patogen přežít vně hostitele, vliv faktorů vnějšího prostředí, možný rezervoár nebo přítomnost alternativního hostitele.

Ke vstupu patogenů do hostitele dochází často přirozenými otvory, jako je respirační a gastrointestinální trakt. Většina patogenů neprojde přes kůži, ale jsou tu výjimky. Např. nálevník *Ichthyophthirius multifiliis* pronikne kůží ryby a způsobí chorobu zvanou ich, která je často fatální a pozná se podle bílých skvrn na kůži, ploutvích a očích). Také poranění kůže nebo hmyzí kousnutí umožňuje průnik patogenů. Většina patogenů využívá jen jeden typ vstupu do hostitele (limitováno pH, imunní odezvou hostitele, antagonistickou aktivitou normální mikroflóry). Někdy může být mikrob neškodný a stane se patogenem až za určitých podmínek. Např. *E. coli* je normální obyvatel intestinálního traktu lidí, ale vstoupí-li do močového traktu, způsobí zde infekci. Tkáně zdravých živočichů jsou sterilní, na povrchu ale mnoho mikroorganismů. Loupání epidermálních buněk a sekrece mazových a potních žláz poskytuje kreatin, lipidy a mastné kyseliny jako potenciální růstový substrát. Zároveň převážně suché podmínky, salinita a inhibiční účinky některých mastných kyselin vytváří nepřátelské prostředí, které je nejlépe tolerováno některými G+ bakteriemi, korynebakteriemi a některými kvasinkami. Kvasinky jsou většinou neškodní komensálové, ale některé (*Candida albicans*) mají potenciál stát se oportunistickými patogeny oslabených nebo imonokompromitovaných jedinců, nebo v případě poškození kůže. Nejčastější kvasinka *Pityrosporum ovale* a *C. albicans*.



Velké rozdíly v kolonizaci jednotlivých oblastí kůže (vlhkost, sekrety žlázek), nejméně mikrobů se nachází na předloktí a zádech, nejvíce pak v podpaží, slabinách, ve vlasech a mezi prsty. Nejčastější jsou rody *Staphylococcus* a *Corynebacterium*, G- bakterie dominují na vlhčích partiích.

Nakažlivost patogenních mikrobů závisí na jejich schopnosti uniknout z hostitele, kontaktovat nového a úspěšně vstoupit do jeho tkáně. Důležitá je také schopnost přežít období bez hostitele. Patogeny jsou normálně přenášeni přímým kontaktem, vodou nebo vzduchem, potravou a biologickým vektorem. Přenos vzduchem je založen na odolnosti k vysychání a uvolnění velkého množství mikrobů. Pokud nemůže patogen přežít vně hostitele, potřebuje přenašeče a zpravidla existuje striktní specifita hostitele a přenašeče. Geografický výskyt určité choroby je samozřejmě dán také výskytem vhodného přenašeče. Podmínky životního prostředí často určují distribuci patogenů ovlivněním citlivosti hostitele, reprodukcí patogenů, jejich přežíváním a možnými způsoby přenosu.

Také teplota, pH, redox potenciál i koncentrace organických živin ovlivňuje dobu přežití, distribuci patogena v prostředí i vnímavost populací hostitele i přenašeče. Přenos nemoci je ovlivněn také změnami v rovnováze populací původce, reservoáru, přenašeče a hostitele. Např. výskyt legionářské nemoci je spojen s výparem vodních těles, jako jsou klimatizační systémy, které slouží jako reservoár a zároveň jako mechanismus, kterým se patogen dostane do vzduchu ve formě aerosolu. Významnou roli hraje také imunitní systém, který způsobí, že některá zvířata nejsou citlivá k určitému patogenu. I patogenní mikroorganismy, které úspěšně vniknou do hostitele a způsobí infekci, mohou být eliminovány, když se imunitní odezva hostitele plně aktivuje. Naopak poškozený imunitní systém (AIDS), špatný fyziologický stav zvířete (špatná výživa, stresy) má za následek citlivost k mnoha infekcím a neschopnost přežít v nesterilním prostředí.

### **11.9 Ekologie nových infekčních chorob**

Se změnou životního prostředí vlivem antropogenní aktivity společnosti, se může změnit úroveň populace patogena a přenašeče a zvýší se tak pravděpodobnost přenosu patogena na člověka. Během budování dálnice v amazonském pralese do nového hlavního města brzy propukly mnohé infekční nemoci mezi dělníky. V roce 1961 způsobil virus horečky Oropouche chřipce podobnou epidemií, bylo nakaženo 11000 lidí. Díky narušení pralesa se nesmírně pomnožily malé mušky, které slouží jako přenašeč tohoto viru.

Podobně také výskyt hemorrahgické horečky způsobené virem Ebola, Marburgské hemorrahgické horečky nebo žluté zimnice, lze spojit se změnami životního prostředí (tyto viry se vyskytovaly původně jen v opicích). I tzv. Rift Valley fever se původně nacházela pouze v hovězím dobytku, ovcích a komárech, nemoc Muerto Canyon Fever zase v hlodavcích.

Onemocnění zvané Kyasanur je příklad spojení populace patogena (flaviviridae), reservoáru patogena, přenašeče a zvířecího hostitele. V roce 1957 byl zaznamenán výskyt této horečky v Indii a byl spojován s několika faktory. Infekce je přirozeně udržována v lese v reservoáru ptáků a savců a přenášena klíšťaty. Zvýšení lidské populace v oblasti mělo za následek zvýšené pasení dobytka v lese, což vedlo k nárůstu populace klíšťat (dospělé stadium klíšťat kontroluje celkovou populace a je závislé na velkých savcích, kteří poskytují dostatek potravy). Populace klíšťat byla infikována virem, ten se přenesl na opice, pomnožil se a virus byl přenesen na lidi.

*Borrelia burgdorferi* je spirocheta způsobující lymfskou borliózu. K přenosu dochází kousnutím klíštěte *Ixodes dammini* a prvotními příznaky jsou chřipka, případně zarudnutí kolem kousnutí. V počátečních stádiích se dá lehce zvládnout antibiotiky, neléčená může silně poškodit klouby, srdce a nervovou soustavu. Mladé klíště saje na malých hlodavcích, dospělé hlavně na vysoké zvěři. Infekce je právě z těchto infikovaných divokých zvířat, které nemají žádné příznaky. Sáním klíštěte dochází k přenosu na lidi nebo dobytek, kde se objeví popsané příznaky. Jako hlavní příčina zvýšeného výskytu se uvádí obnovení populace jelena v blízkosti měst.

