

Doplňky

A. Bakteriální cytoskelet

Bakteriální buňka obsahuje řadu **vláknitých proteinů** nutných pro

- regulaci tvaru buňky
- buněčné dělení a
- segregaci chromozomů
- rozdělování plazmidů
- buněčné polaritě

Jsou analogické všem třem cytoskeletárním strukturám eukaryotní buňky, a to nejen svou

- 3D strukturou, ale i
- biochemickými vlastnostmi.

Nedávné technologické pokroky osvětlily vazby mezi buněčným dělením a segregací chromozomů.

([Yu-Ling Shih and Lawrence Rothfield \(2006\)](#)): The Bacterial Cytoskeleton. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, p. 729-754, Vol. 70, No. 3;

Michie KA, Löwe J. (2006): Dynamic filaments of the bacterial cytoskeleton. *Annu Rev Biochem.*;75:467-92).

Bakteriální cytoskeletární proteiny se samouspořádávají ve vláknité struktury *in vitro* a tvoří organizované vláknité struktury *in vivo*.

1. Původ bakteriálního aktinového cytoskeletu

Je dokázáno, že v bakteriálních buňkách funguje **analog tubulinu**, jmenovitě **FtsZ** (**filamentous-temperature sensitive protein Z**).

Pomocí imunofluorescence byl rovněž u druhu *Bacillus subtilis* objeven **analog aktinu** - **protein MreB**. Formuje spirálovité struktury pod cytoplazmatickou membránou (L.J.F. Jones, R. Carballido-Lopez and J. Errington, *Cell*, **104**, 913-922 (2001)). Studie distribuce MreB genů v říši Bacteria ukazují, že nesférické buňky vlastní jeden nebo více těchto genů. Buňky *Bacillus subtilis* bez tohoto genu ztrácí svůj tvar.

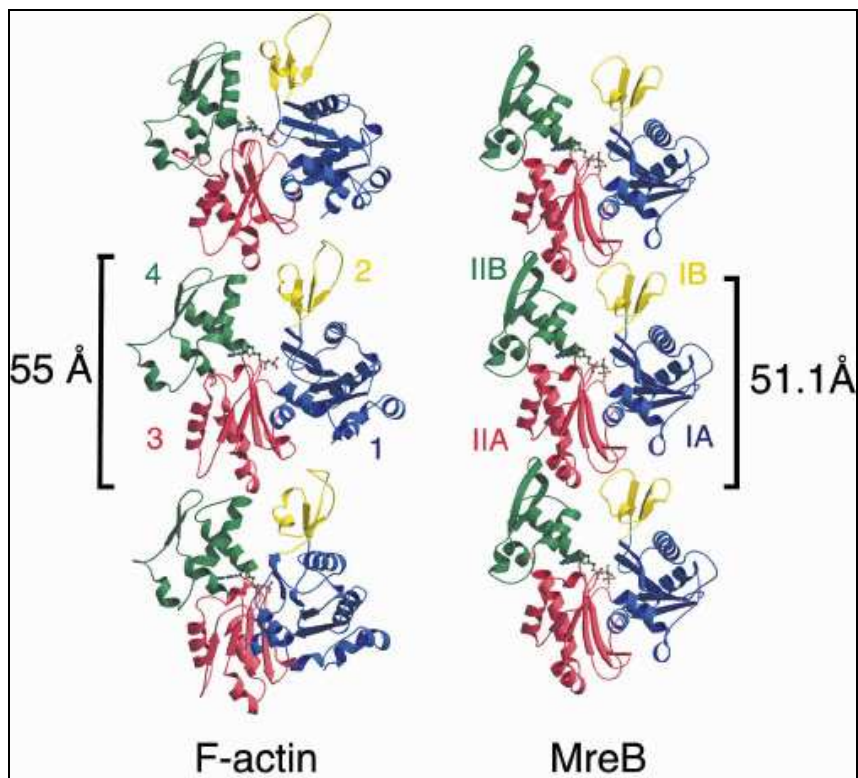
Zbývá pochopit, zda MreB formuje vlákna. Purifikovaný protein **MreB z buněk *Thermotoga maritima* je scopen *in vitro* formovat polymery podobně jako eukaryotní aktin** (F. van den Ent, L.A. Amos and J. Löwe, *Nature*, **413**, 39-44 (2001)). Pohled na polymery pod elektronovým mikroskopem ukázal, že se skládají z **páru filamentů – každý byl vláknem protomeru**. Podobnost mezi MreB a aktinem byla zkoumána na krystalické struktuře proteinu MreB buněk *T. maritima* pomocí MAD (multiple anomalous dispersion). Strukturálně jsou si tedy podobné, i svou orientací. Trigonální krystaly MreB (P3₁21, a = b = 51.58 Å, c = 292.37 Å) formují dvě shodné podjednotky, stejně jako u aktinu. Kombinací rentgenového záření a elektronové mikroskopie se došlo k závěru, že polymerované podjednotky aktinu a MreB formují shodná protofilameta.

Existuje však markantní rozdíl mezi polymery MreB a F-aktinem. **Eukaryotní aktin je tvořen dvěma protofilamenty jemně propletenými do helikálního vlákna, zatímco bakteriální „aktin“ sestává z páru rovných protofilament**

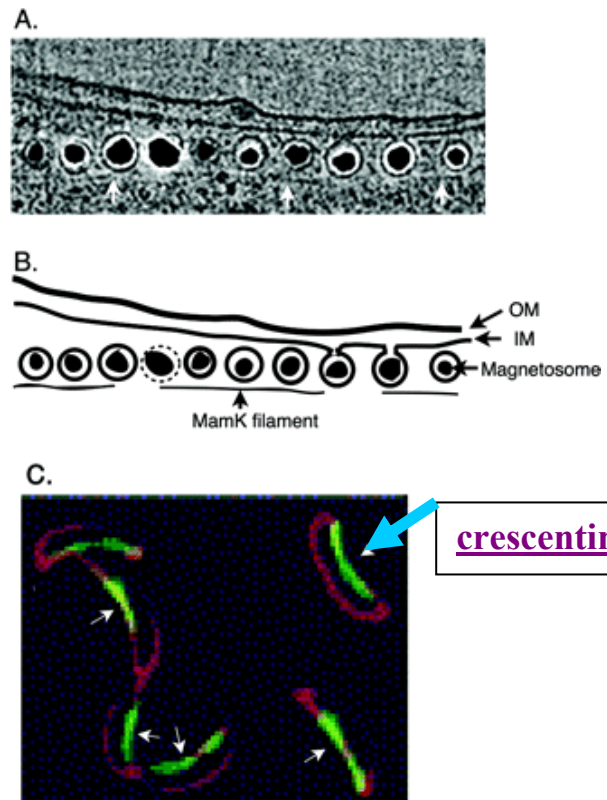
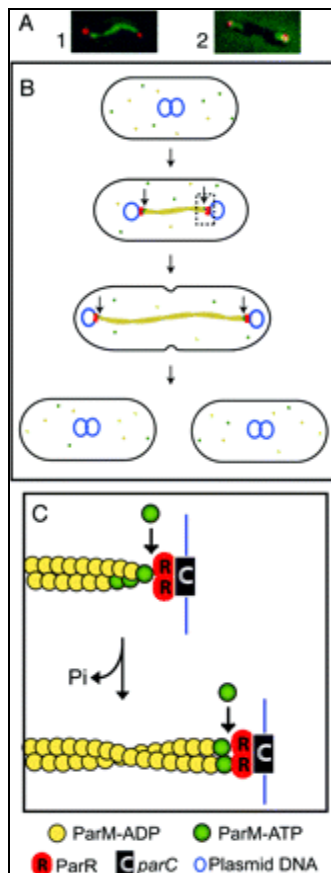
(F. van den Ent, L.A. Amos a J. Löwe (2007): Bacterial Origin of the Actin Cytoskeleton. MRC-Laboratory of Molecular Biology, Cambridge (UK)
<http://www.esrf.eu/UsersAndScience/Publications/Highlights/2001/life-sciences/LS10.html>)

Obr:

Srovnání protofilament F-aktinu a proteinu MreB. Jsou znázorněny tři podjednotky obou polymerů, každá ze čtyř domén různé barvy. Podélné uspořádání je podobné:



Dalšími podrobně studovanými proteiny s vlastnostmi aktinu jsou **ParM (*E. coli*) a MamK (*Magnetospirillum magneticum*) a crescentin** – podobnost intermediálním filamentům (*Caulobacter crescentus*).



Obrázky: (Yu-Ling Shih and Lawrence Rothfield (2006): The Bacterial Cytoskeleton. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, p. 729-754, Vol. 70, No. 3).
<http://mmbr.asm.org/cgi/content/full/70/3/729?view=long&pmid=16959967>

2. *Caulobacter crescentus* proteiny homologické tubulinu

www.yale.edu/jacobswagner/research.htm:

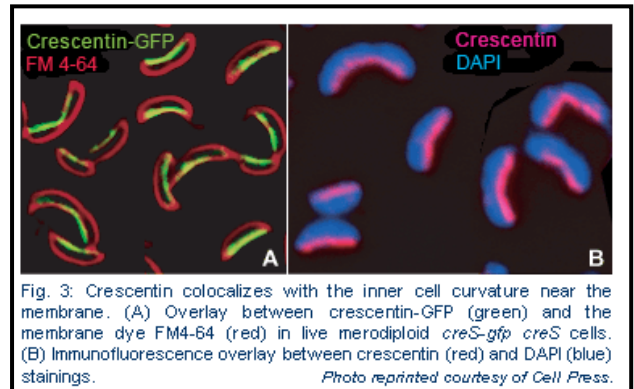
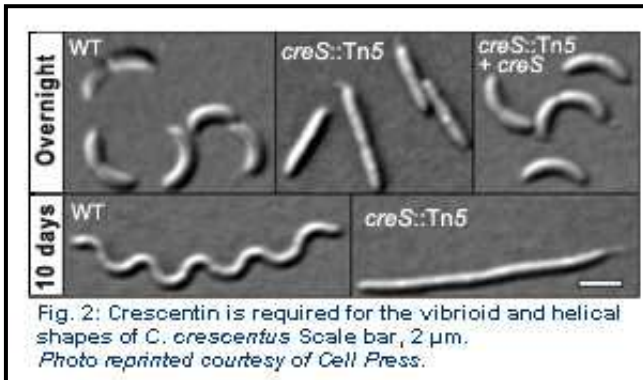
- ❖ **Strukturální analog aktinu (MreB)** - předurčení tvaru buněk *C. crescentus*, *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis*. Koordinuje **buněčnou morfogenezi**, ve spojení s **MreC** (proteinem obalujícím buňku uvnitř periplazmatického prostoru).
- ❖ V buňkách *Caulobacter crescentus*, je protein **MreC** spojen s penicilin vázajícím proteiny (PBPs), které katalyzují inzerci intracelulárně syntetizovaných prekurzorů do buněčné stěny. Protein **MreC** je podstatný pro **prostorovou organizaci složek holoenzymů** v periplazmě syntetizujících peptidoglykan (**MreB** řídí lokalizaci prekurzorů **peptidoglykanu v cytosolu**).
- ❖ Fluorescenční značení vankomycinem (Van-FL) také dokazuje, že cytoskeletární proteiny **MreB** a **FtsZ**, stejně jako **MreC** a **RodA** působí **při syntéze PG**. Je dokázáno, že proteiny **MreB** a **FtsZ** jsou vyžadovány **pro morfogenezi polární stélky**. **FtsZ** (filamentous-temperature sensitive protein Z) je vyžadován pro **start časné syntézy peptidoglykanu vedoucí k tvorbě mezivrstev**, zatímco **MreB** je nutný pro **prodlužování stélky**. Bakteriální cytoskelet a proteiny určující tvar buněčné stěny jako **MreC** spolupracují při lokalizaci komplexů koordinovaně syntetizujících buněčnou stěnu.

(Arun V. Divakaruni, Cyril Baida, Courtney L. White and James W. Gober (2007): The cell shape proteins MreB and MreC control cell morphogenesis by positioning cell wall synthetic complexes. *Molecular Microbiology*, Volume 66, Issue 1, Page 174-188, doi: 10.1111/j.1365-2958.2007.05910.x)

- ❖ Protein buněčného dělení: **FtsZ** (filamentous-temperature sensitive protein Z), je **homologem tubulinu** (bakterie tedy vlastní struktury vláknitého cytoskeletu). U *caulobactera* hraje roli i v **prodlužování buňky** – reguluje **prostorové umístění enzymu MurG produkujícího lipid II (prekurzor peptidoglykanu)**.
- ❖ Časné umístění **FtsZ** do kruhové struktury během prodlužování buňky je následováno převedením **MurG** a **přesměrování syntézy prekurzorů peptidoglykanu** do středu buňky. Děje se tak **před buněčnou konstrikcí s přispěním k elongaci buňky**. Za nepřítomnosti **FtsZ** se enzym **MurG** neakumuluje **uprostřed buňky** a **buněčná elongace pokračuje inzercí peptidoglykanu i po okrajích buněčné stěny**. Buňka tedy k elongaci využívá systém syntézy buněčné stěny závislý i nezávislý na **FtsZ**; důležitost jednoho nebo druhého režimu závisí na načasování uspořádání **FtsZ** během elongace buňky.

(Aaron M, Charbon G, Lam H, Schwarz H, Vollmer W, Jacobs-Wagner C. (2007) The tubulin homologue FtsZ contributes to cell elongation by guiding cell wall precursor synthesis in *Caulobacter crescentus*. *Mol Microbiol.* 64:938-52.)

- ❖ **Crescentin** – podobný intermediálním filamentům – helixy a zakřivení buněk *Caulobacter* – asymetrické samsopřádávání molekuly – tvar b.



3. Gliding motility

Makoto Miyata, profesor Osaka City University zkoumal **klouzavý pohyb *Mycoplasma mobile***. Za pomoci cytoskeletárních filament udržují nesférický tvar. (They look like schmoos that are pulled along by their heads. How they are able to glide is a mystery.)

Miyata, M., Ryu, W.S., and Berg, H.C. „Force and velocity of *Mycoplasma mobile* gliding.“ *J. Bacteriol.* 184, 1827-1831 (2002).

4. Hydrofobní proteiny streptomycet opora vzdušného mycelia

Microarrays analýzami – identifikace hydrofobních proteinů – **chaplíny** = kostra pro vzdušné hyfy. Sekretovány z cytoplazmy a ukládány do buněčné stěny. 8 druhů

Chaplíny – kovalentní vazba na PG, hydrofobní a odolná vrstva – studium cytoskeletu *S. coelicolor*

Studium – exprese a funkční specializace jednotlivých druhů chaplínů, jejich polymerizace, interakce se složkami buněč. stěny a morfogeneze

Související články:

I.
Molecular Microbiology

The cell shape proteins MreB and MreC control cell morphogenesis by positioning cell wall synthetic complexes

Arun V. Divakaruni, Cyril Baida, Courtney L. White, James W. Gober

II.

Tamimount Mohammadi, Aneta Karczmarek, Muriel Crouvoisier, Ahmed Bouhss, Dominique Mengin-Lecreulx and Tanneke den Blaauwen. (2007) The essential peptidoglycan glycosyltransferase MurG forms a complex with proteins involved in lateral envelope growth as well as with proteins involved in cell division in *Escherichia coli*. *Molecular Microbiology* 65:4, 1106–1121


III.

Understanding the shapes of bacteria just got more complicated

Terry J. Beveridge

Molecular Microbiology, Volume 62, Issue 1, Page 1-4, Oct 2006, doi: 10.1111/j.1365-2958.2006.05358.x

IV.


1: Trends Microbiol. 2007 Mar;15(3):101-8. Epub 2007 Feb 1.  Links
Exploration into the spatial and temporal mechanisms of bacterial polarity.

Ebersbach G, Jacobs-Wagner C.

Department of Molecular, Cellular and Developmental Biology, Yale University, New Haven, CT 06520, USA.

The recognition of bacterial asymmetry is not new: the first high-resolution microscopy studies revealed that bacteria come in a multitude of shapes and sometimes carry asymmetrically localized external structures such as flagella on the cell surface. Even so, the idea that bacteria could have an inherent overall polarity, which affects not only their outer appearance but also many of their vital processes, has only recently been appreciated. In this review, we focus on recent advances in our understanding of the molecular mechanisms underlying the establishment of polarized functions and cell polarity in bacteria.

V.

doi:10.1016/j.ceb.2006.12.010  [Cite or Link Using DOI](#)

Copyright © 2006 Elsevier Ltd All rights reserved.

Diversification and specialization of the bacterial cytoskeleton

Zemer Gitai^a, 

^aPrinceton University, Department of Molecular Biology, Washington Road, Princeton, NJ 08544

Available online 18 December 2006.

The past decade has witnessed the identification and characterization of bacterial homologs of the three major eukaryotic cytoskeletal families: actin, tubulin and intermediate filaments. These proteins play essential roles in organizing bacterial subcellular environments. Recently, the ParA/MinD superfamily has emerged as a new bacterial cytoskeletal class, and imaging studies hint at the existence of even more, as yet unidentified, cytoskeletal systems. Much as the cytoskeleton is used for different purposes in different eukaryotic cells, the specific identities, functions and regulatory mechanisms of cytoskeletal proteins can vary between different bacterial species. In addition, extensive cross-talk between bacterial cytoskeletal systems may represent an important mode of cytoskeletal regulation. These themes of

diversity, species-specificity and crosstalk are emerging as central properties of cytoskeletal biology.

VI.

The Bacterial Cytoskeleton

Yu-Ling Shih and Lawrence Rothfield*

Department of Molecular, Microbial and Structural Biology, University of Connecticut Health Center, 263 Farmington Avenue, Farmington, Connecticut 06032

SUMMARY

INTRODUCTION

BACTERIAL CYTOSKELETAL ELEMENTS

Actin Homologs

MreB and MreB homologs.

- (i) Cytoskeletal organization of MreB proteins.
- (ii) MreB polymerization and depolymerization.
- (iii) Cellular functions of MreB and MreB homologs.

Plasmid partitioning by an actin homolog: the ParM system.

- (i) ParM polymer assembly and disassembly.
- (ii) Mechanism of ParM function.
- (iii) Filament disassembly and plasmid migration.

MamK.

Tubulin Homologs

FtsZ.

- (i) The FtsZ ring.
- (ii) Membrane attachment of the Z-ring.
- (iii) FtsZ spiral structures.
- (iv) FtsZ polymerization and depolymerization.
- (v) Regulation of Z-ring assembly and stability.

BtubA/B.

- (i) BtubA/B polymerization.

Microtubule-like structures in *Verrucomicrobia*.

Intermediate Filament Protein Homologs

Crescentin.

The MinD/ParA Class of Bacterial Cytoskeletal Proteins

Subgroup 1: MinD. (i) The MinCDE system.

- (ii) The MinD cytoskeleton.
- (iii) MinD structure.
- (iv) MinD polymerization.
- (v) Membrane targeting of MinD.
- (vi) MinD-bilayer interactions.
- (vii) Dynamic rearrangements of the MinD cytoskeleton.

Subgroup 2: type I plasmid partitioning proteins.

- (i) ParA/B proteins in plasmid partitioning.
- (ii) ParA cytoskeletal structures.
- (iii) ParA polymerization.
- (iv) ParA oscillation.

Soj.

Other Filamentous Intracellular Structures

Spiroplasma melliferum fibrillar structures.

Treponema phagodenis cytoplasmic filaments.

Myxococcus xanthus intracellular filaments.

Mycoplasma pneumoniae filamentous structures.

Miscellaneous intracellular structures.

HELICES, HELICES, AND MORE HELICES

SetB

Sec Proteins

Tar
Outer Membrane Components
Why Is the Helical Distribution Pattern So Popular?
EUKARYOTIC AND PROKARYOTIC CYTOSKELETAL ELEMENTS
Properties and Functional Relationships
Membrane-Associated Cytoskeletal Structures
CONCLUSIONS AND SUMMARY
ACKNOWLEDGMENTS
REFERENCES

Půčící buňky Hyphomycrobium

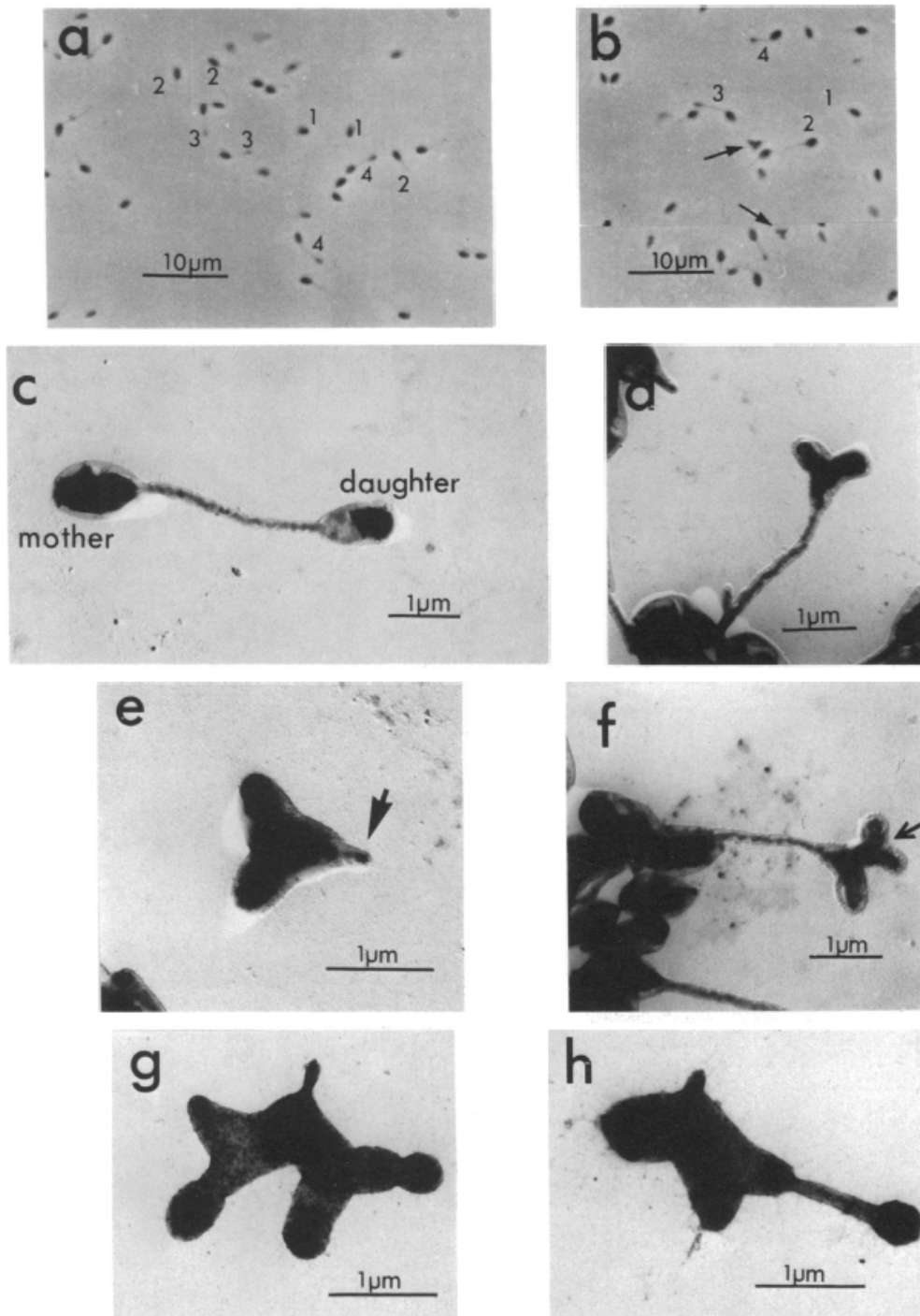


FIG. 3. Phase-contrast photomicrographs. (a) Aerobic growth on methanol. Characteristic *Hyphomicrobium* cell cycle (33, 45). (b) Induction of Y-cell formation (arrowed) on substitution of methanol by methylamine. 1, Swarm cell; 2, stalk development; 3 and 4, daughter cell formation. Gold-palladium-shadowed electron micrographs. (c) Normal daughter cell development in *Hyphomicrobium* strain C (3). (d) Y-cell formation. (e) Released Y-shaped cell showing retention of a portion of the mother cell filament (arrow). (f) Dichotomous branching (arrow). Negatively stained (1% [wt/vol] phosphotungstic acid) electron micrographs. (g) Development of a Y-shaped cell grown on methylamine as the sole carbon source. Dichotomous branching yields one cell that "buds off" a daughter cell, whereas the other continues the branching process. (h) On readdition of methanol, Y-shaped cells produce filaments of "normal" dimensions, which subsequently give rise to "normal" motile cells. It should be noted, however, that recent studies (A. Lawrence, unpublished data, this laboratory) have shown that similar morphogenetic variations can be induced by altering the intracellular ionic environment. A similar dependence of morphogenetic expression on the intracellular ionic environment has been recorded for *Geodermatophilus* species (37). (Media and growth conditions as described in Fig. 2.)

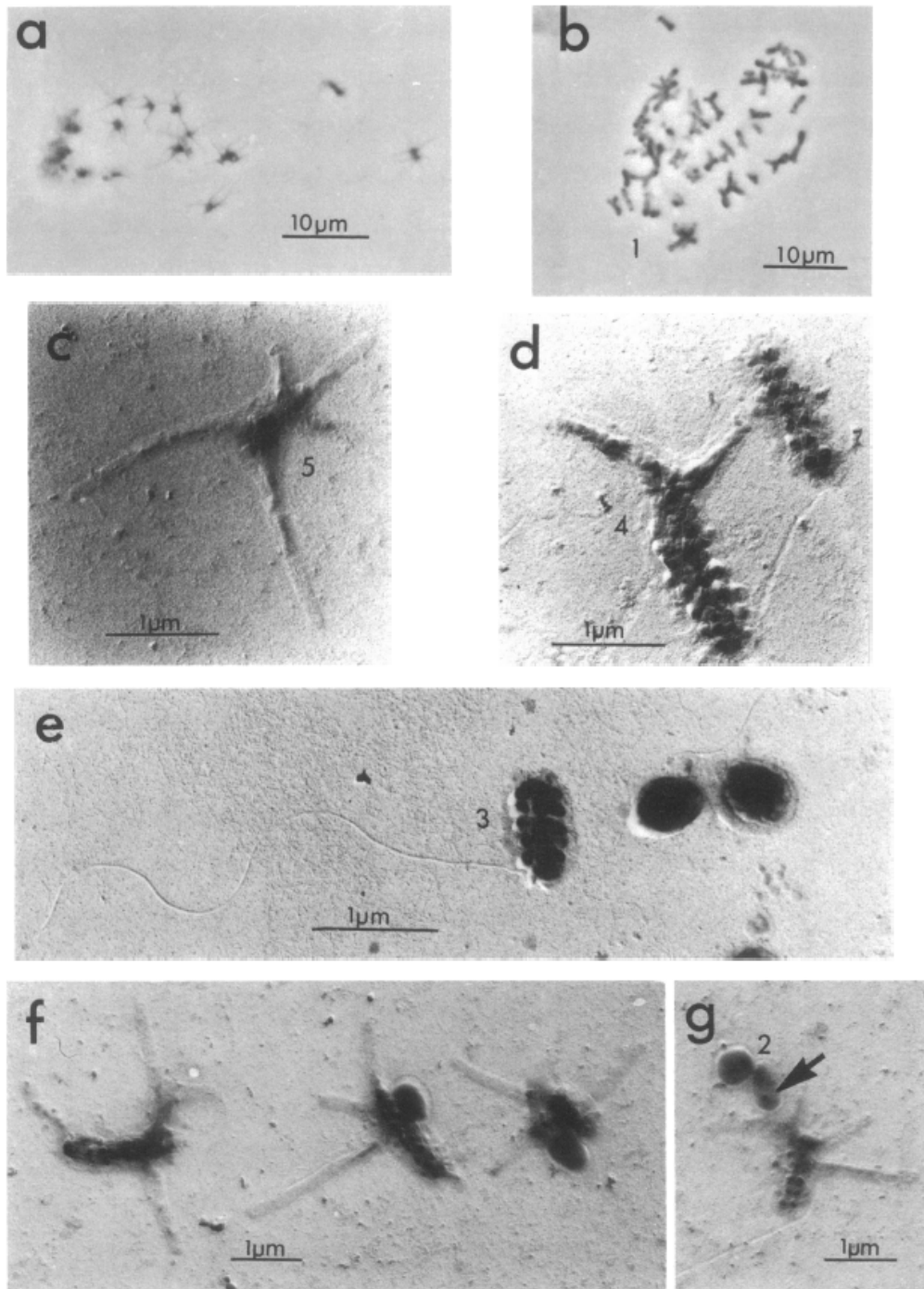
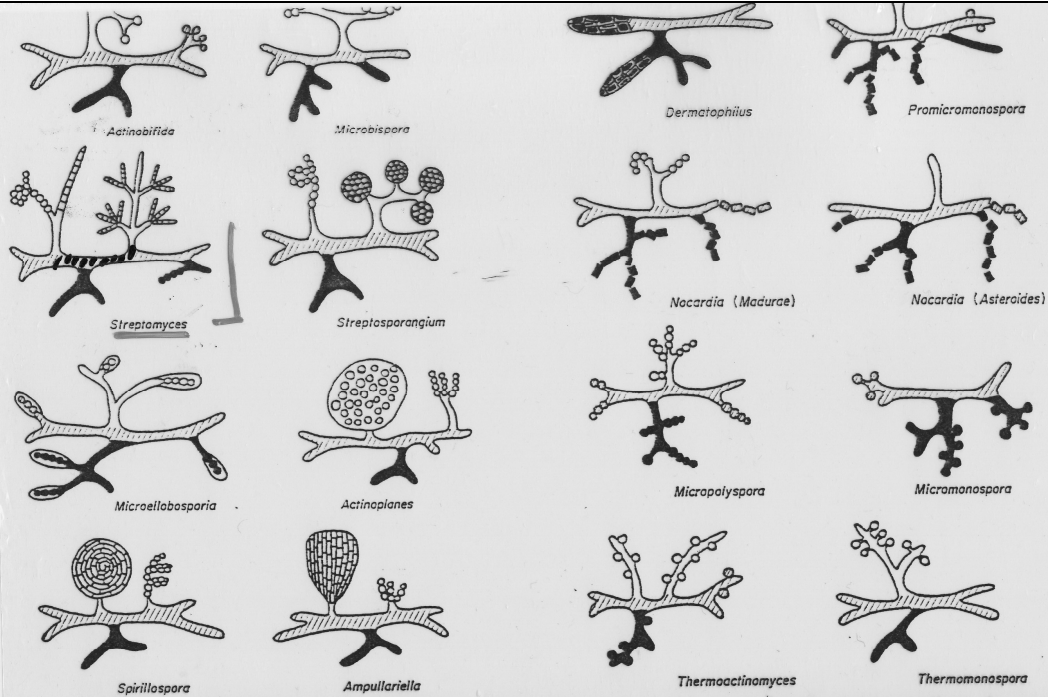


FIG. 4. A prosthecate bacterium, isolated from freshwater, which responds to environmental stimuli by the induction or repression of the formation of cellular appendages (prosthecae) and by marked phenotypic changes. Phase-contrast photomicrographs. (a) Expression of multiple cellular appendages when grown at 25°C under dilute organic nutrient conditions, i.e., 50 μg of peptone per ml in distilled water. This phenotype is analogous to that previously described for *Ancalomicrobium* species (79). Growth is unidirectional and polar. Division is by binary fission. (b) When cultured at 25°C under high nutrient conditions, i.e., 175 μg of peptone per ml in distilled water, the cells become nonappendaged and assume an alternative distinctive morphology. Gold-palladium-shadowed electron micrographs. (c) Multiappendaged cell, which is characteristic of cultures grown in dilute medium as described in (a). Considerable phenotypic variation is shown in cultures grown at 25°C on 75 to 100 μg of peptone per ml. The majority of cells have a very characteristic knobbed appearance and may or may not be appendaged (d). In addition, nonappendaged motile cells (e), which have a similar knobbed wall structure, are apparent. There are also small, nonmotile, ovoid cells present, which lack the knobbed wall (e and f) but which can be found in the process of its formation (g). Numbers on figures refer to phenotypes shown in Fig. 5.

Charakter sporangii aktinomycet



FIGS 1 and 2. Schematic illustrations of actinomycete genera. The white portion represents the aerial mycelium, the cross-hatching identifies the substrate mycelium which is on the surface of the medium, and the dark filaments and spores represent the parts of the culture located in the agar. (After Echevalier, 1964.)

Životní cykly s pravou diferenciací

A. vláknité sinice

- heterocysty
- akinety
- vegetativní buňky

Heterocysty

- ◆ nejsou v pravém smyslu součástí cyklu – dead-end cells
 - ◆ nejsou schopny dělení ani klíčení
- ◆ slouží k fixaci molekulárního dusíku – ochrana anaerobní, ke kyslíku citlivé nitrogenázy
 - ◆ existují v těsném spojení s vegetativními buňkami

Heterocysty

- buněčná stěna je chráněna obalem s glykolipidovou a polysacharidovou vrstvou
- mikroplazmodesmata spojují obě buňky
 - ◆ přesun disacharidů do heterocystyredukovaný ferredoxin přenáší elektrony nitrogenáze

Akinety

- klidové rezistentní stadium
- větší buňky s tlustou stěnou
- rezistence vůči vysychání a fyzikálnímu porušení
- často v řetězcích
- vegetativní buňky se přeměňují v akinety na konci exponenciální fáze

Životní cyklus

- akinety klíčí a vyrůstají z nich vegetativní buňky, v řetězcích
- za nedostatku využitelného dusíku se v řetězku tvoří heterocysty – zhruba každá sedmá buňka
- po průchodu exponenciální fází se vegetativní buňky mění v akinety

B. *Pleurocapsaceae*

1. *Dermocarpa*

- baeocyt – buňka s tlustým obalem

- ◆ roste, zvětšuje svoji velikost až 1000x
- ◆ když dosáhne maximální velikosti, dojde k mnohonásobnému dělení uvnitř útvaru
- ◆ rodičovská buňka praská
- ◆ uvolňují se nové baeocyty – drobné, pohyblivé klouzavým pohybem, fototaktické
- vytvoření pochvy – přisednutí k pevnému podkladu

1. Dermocarpella

- asymetrické dělení ovoidního baeocytu
- větší buňka prochází mnohonásobným dělením za vzniku baeocytů, menší buňka zůstává obalena pochvou a přisedlá
- praská pouze větší buňka

Tvary bakteriální buňky

Tyčky:

- malé: *Serratia marcescens*
- velké: *B. cereus*
- řetízky: *B. mycoides*
- koryneformní – *Corynebacterium*
- tyčky ---- koky: *Arthrobacter crystallopoietes*

Vlákná: *Streptomyces griseus*
Caulobacter crescentus

Kolonie:

- hladké smooth – *S. marcescens*, *P. fluorescens*
- drsné rough: *B. subtilis*
- mukoidní: *Azobacter vinelandii*
- rhizoidní: *B. mycoides*

Životní cyklus *Arthrobacter*

- G+, 0,6-1,0 x 1-3, *Micrococcaceae*, může se rychle odbarvovat
- Rostou 10-35°C, největší podíl při stanovení počtu bakterií v půdě. Počet klesá s rostoucí kyselostí půdy

- **Růstový cyklus: tyčka – kok**

Grampozitivní tyčka se v průběhu cyklu mění v kok (ve stac.fázi 2-7dní). Po přenesení do čerstvého media „pučí“ a produkují další buňky – nepravidelné tyčky (exponenciální fáze). Některé buňky tvoří dvojice ve tvaru L nebo V, většinou pravoúhlé. Může se objevovat primární větvení, ne pravé mycelium.

V některých kulturách se **při určitých poměrech N/C tvoří velké, kulaté buňky**, spory (klidová stadia?)

Růstový cyklus je morfologickým znakem – ke sledování musí být použito vhodných medií (yeast pepton agar)

Ancylobacter aquatis

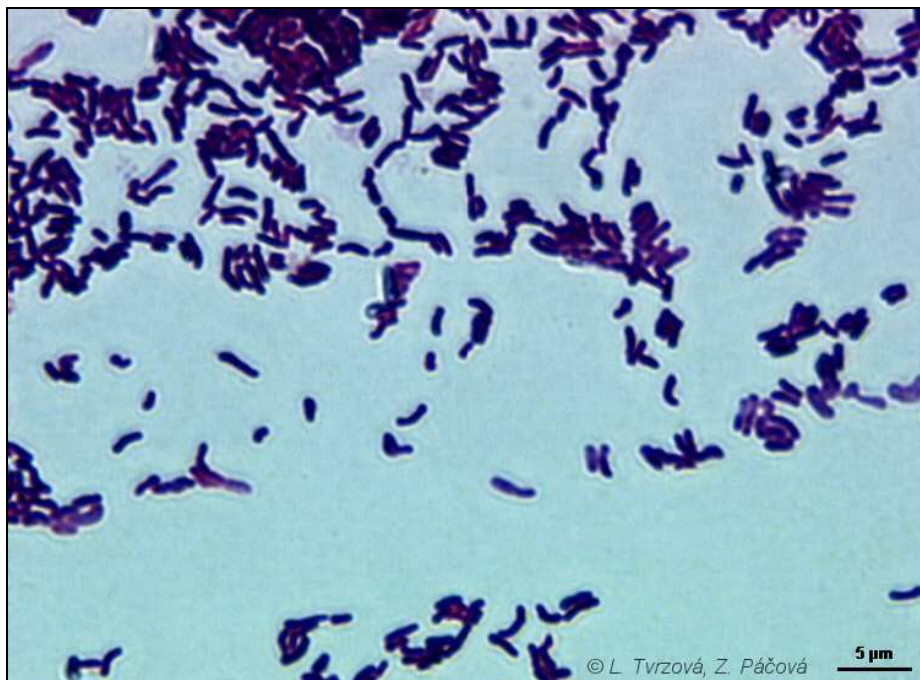
Alphaproteobacteria, čeleď *Xanthobacteraceae*, rod *Ancylobacter*

- nepohyblivé G- zakřivené bakterie, 0,3-1 x 1-3, starý název: *Microcycclus*, sk. I B
 - I: respirační metabolismus, zakřivený C tvar, mohou tvořit prstýnky – za běžných kultivačních podmínek překryvem buněk
 - B: příležitostně tvoří prstýnky, netvoří šroubovice a vlákna, mohou tvořit plynové Vakuoly – při 20°C
- enkapsulované buňky, nejsou klidovými stadii. Využívají methanol a formiát, aerobní
- 5-37°C
- kolonie: průsvitné – opalescentní – bílé
- kultivace: definované medium: (NH₄)₂ SO₄



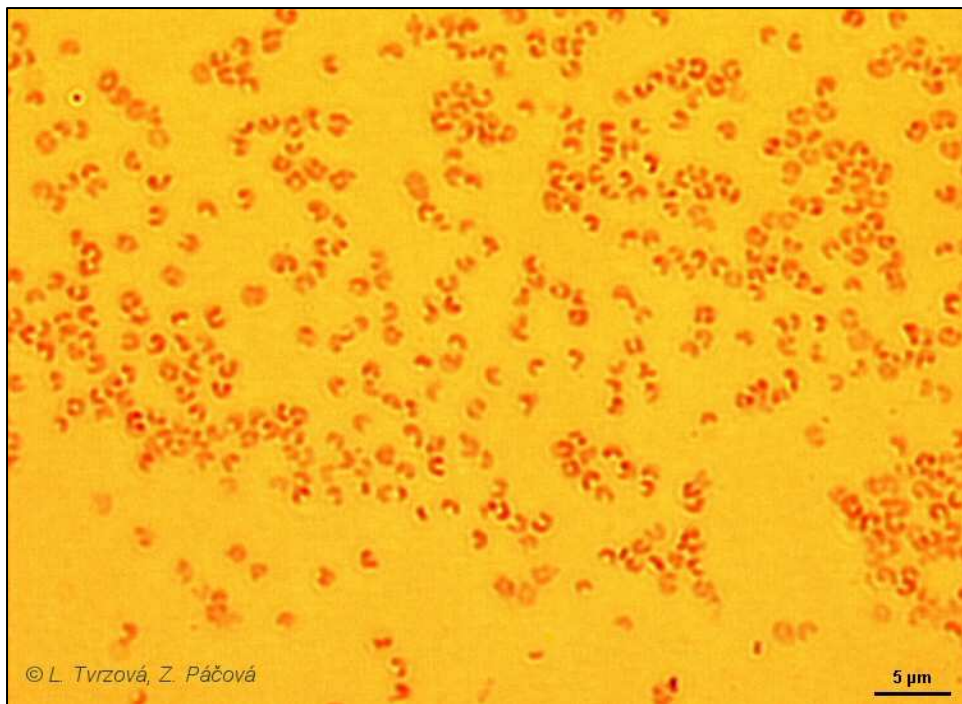
© L. Tvřzová, Z. Páčová

Arthrobacter crystallopoietes CCM 2386, médium č.1, 30°C, 2 dny.



© L. Tvřzová, Z. Páčová

Arthrobacter crystallopoietes CCM 2386, Gramovo barvení, médium č.1, 30°C, 24h.



Ancylobacter aquaticus CCM 2549, Gramovo barvení, médium č.46, 28°C, 3 dny



Ancylobacter aquaticus CCM 2549, médium č.46 (Ancylobacter - Spirosoma medium) 28°C, 4 dny.

B. Pohyb bakteriální buňky

Spirochety – axiální filamenta v periplazmatickém prostoru

Klouzavý pohyb – sinice (cyanobacteria), Myxobacterales, Cytophagales, mykoplazmata

- nemá předurčeny speciální struktury
- 3 $\mu\text{m/s}$
- myxobakterie: 3 genové oblasti – pohyb individuální buňky, společný pohyb buněk a usídlení – agregace (tato třetí skupina genů je úzce příbuzná genům pro MCP systém!

Pohyb je odpověď na: chemické látky, teplotu, světlo, gravitaci, kyslíkový gradient

Chemotaxe:

Pohyb bez atraktantu – střídání přímého a otáčivého, vrtivého. Náhodný.

Pohyb s atraktantem – nižší frekvence otáčení na místě

Bakterie disponuje pamětí na okamžitou koncentraci atraktantu: porovnává prostředí s předchozí koncentrací – ve směru zvyšující se koncentrace se **snižuje frekvence otáčení na místě**.

- Pozitivní (pohyb k atraktantu) a negativní – pozorování na Petriho misce
- Koncentrační gradient
- Chemoreceptory – v periplazmě nebo na cytoplazmatické membráně
- Atraktanty:
 - cukry (odpověď už na 10^{-8} M koncentraci), aminokyseliny;
 - 20 chemoreceptorů
- Repelenty
 - bakt.odpadní produkty, inhibiční agens, barviva, chemické látky
 - 10 chemoreceptorů

Závislost na prostředí:

MCP systém čeledi *Enterobacteriaceae* je urč.způsobem vyvinut u druhů žijících v prostředí bohatém na živiny, liší se tedy od systémů recepce např.u oceánských bakterií:

Vibrio furnissii – žíví se chitinem, vykazuje, silná odpověď na nízké koncentrace oligosacharidů chitinu, nikoli na silné atraktans např.pro enterobakterie (aspartát).

Fotosyntetické *Chromatium* – přitahováno H_2S (donor elektronů), což je repelent pro většinu bakterií.

H. halobium přitahováno leucinem, což je repelent pro enterobakterie.

Rhodospseudomonas putida – chemoatraktantem jsou repelenty enterobakterií (benzoát)

MCP systém není ovlivněn růstovým cyklem buňky, , není zahrnut v údržbě buňky, ale při zvýšené intenzitě růstu. – pohyb hraje roli při kompetici limitujících zdrojů.

Chemotaxe hraje roli u adherovaných buněk

Caulobacter – volné plovoucí buňky – není syntéza DNA, ani dělení, ale exprese MCP – podobných receptorů – silná chemotaxe. Pohyb za signály, dokud nenarazí na povrch bohatý na substrát – osídlení a iniciace buněčného dělení.

Aerotaxe:

Jedna z nejdříve popsanych taxí. (1883, Engelmann).

Fototaxe:

Fotokineze je snížení či zvýšení rychlosti odpovědi na změny intenzity světla.

Pozitivní fototaxe ve směru nižší intenzity světla.

Akumulace ve stinném prostředí.

Sinice – velikost buňky umožňuje vnímat směr světla.

Bakterie – fotofobní.