

8 MIKROBNÍ EKOLOGIE

Mikrobní ekologie je hraniční obor na pomezí mikrobiologie, ekologie a dalších biologických disciplín. Hlavní náplní je zkoumání vzájemných vztahů

- mezi mikroorganismy
- mezi mikroorganismy a jejich životním prostředím
- mezi mikroorganismy a makroorganismy
- funkcí společenstev s účastí mikroorganismů

8.1 ZÁKLADNÍ POJMY MIKROBNÍ EKOLOGIE

Populace je skupina jedinců jednoho druhu obývajících určité území.

Společenstvo je soubor druhů, které se vyskytují ve stejném čase na stejném území. Společenstvo je tvořeno populacemi.

Mikroorganismy nacházíme prakticky všude a není tak divu, že běžně tvoří nejrůznější společenstva. Ty je ale třeba studovat z většího nadhledu (ne jen mikrobiologického), protože jejich součástí bývají i vyšší eukaryotické organismy (houby, rostliny či hmyz) a bez komplexního studia není možné správnou funkci společenstva pochopit.

Mezi členy společenstva je možné nalézt prakticky všechny možné varianty vzájemných vztahů, od vzájemné kooperace až po vzájemné škození. Tyto vzájemné vztahy shrnuje tabulka:

	+	0	-
+	Mutualismus Symbióza		Parazitismus Predace
0	Synergie Syntrofismus	Neutralismus Komezialismus	
-			Antagonismus

Neutralismus a komezialismus znamená vzájemné neovlivňování populací.

Syngií se rozumí stav, kdy činnost jedné populace prospívá jiné populaci bez vlastního užitku. Příkladem může být zvýšení teploty prostředí intenzivním metabolismem (např. v kompostu), což zlepšuje životní podmínky pro přítomné termofilní (teplomilné) populace.

Syntrofismus je synergie uplatňovaná v potravním řetězci. Obvykle se jedná o stav, kdy jedna populace využívá odpadních produktů metabolismu jiné populace. Příkladem může být methanogeneze, kdy methanogenní archea využívají odpadní oxid uhličitý a vodík produkovaný jako konečný produkt fermentačního metabolismu některými rody bakterií (např. *Clostridium*).

Mutualismus znamená vzájemné pozitivní ovlivňování populací.

Symbióza je vyšší forma mutualismu, při které dochází k výhodné spolupráci dvou jedinců různého druhu nebo dvou populací. Často bývá alespoň pro jednoho **symbionta** nepostradatelná popř. výrazně zvyšuje jeho životaschopnost. Některé příklady jsou uvedeny v dalších kapitolách.

Parazitismus znamená využívání látek jednoho organismu (**hostitele**) druhým organismem (**parazitem**). Hostiteli činnost parazita škodí. Rozlišujeme **endoparazity**, kteří žijí v těle hostitele, a **ektoparazity**, kteří žijí na hostitelově povrchu.

Predace je stav, kdy je jeden organismus (**kořist**) zabit a zkonsumován druhým organismem (**predátorem**). Mezi mikroorganismy moc predátorů nenacházíme (např. někteří prvoci), zato role kořisti bývá poměrně častá.

Antagonismus znamená vzájemné negativní ovlivňování populací. Příkladem je např. antagonismus bakterií a saprotrofních hub při kolonizaci opadu (např. spadaného listí). Houba produkuje extracelulární enzymy rozkládající polysacharidy na oligosacharidy až monosacharidy, které pak konzumuje. Bakterie tyto monosacharidy houbě fakticky kradou, čímž jí ochuzují o získané živiny. Mnoho hub proto produkuje do prostředí i antibiotika, která činnost bakterií tlumí.

Příroda je velice variabilní a nabízí mnohem více vzájemných vztahů, než kolik se dá zařadit pod příslušné termíny. Určení přesného typu vzájemného vztahu je proto často obtížné až nemožné. U

některých vztahů je navíc hranice mezi prospěchem a škodením velice vágní. Jeden organismus může druhému jak škodit tak prospívat, přičemž určení převládajícího směru je značně obtížné.

8.2 KONKURENČNÍ STRATEGIE MIKROORGANISMŮ

V reálném životním prostředí panuje velká konkurence mezi organismy, mikroorganismy nevyjímaje. Hlavní „boje“ se vedou o živiny, vodu a životní prostor. Strategií těchto konkurenčních bojů je nepřeborné množství a jejich výzkum přináší pravidelná zajímavá odhalení. Mezi nejobvyklejší strategie mikroorganismů patří:

- růstová strategie
- pohyb
- využívání neobvyklých živin
- negativní působení na konkurenci
- spolupráce s jinými organismy
- ochrana vlastního teritoria

8.2.1 RŮSTOVÁ STRATEGIE MIKROORGANISMŮ

Většina organismů se snaží maximálně rozmnožit a kolonizovat co největší území. Obecně lze v tomto snažení rozeznat tři základní strategie:

K-stratégové mají obvykle pomalejší rozmnožování, tedy i méně vyprodukovaného potomstva za jednotku času, nicméně kvalita tohoto potomstva bývá velká a velká část potomků má šanci na přežití. K-stratégové nemají obvykle velkou tendenci migrovat. Při kolonizaci nového prostředí tvoří zprvu minoritní složku, která ale časem (po uchycení dostatečně velké populace) mohou získat na dominanci.

R-stratégové jsou opakem k-stratégu. Rozmnožují se obvykle velice rychle, tvoří velké množství potomstva jehož kvalita ale není velká a významná část potomstva se nedožije dospělosti. Tyto organismy dávají obvykle velký důraz na mobilitu a velké množství potomstva jim umožňuje rychle kolonizovat nová prostředí. V těch zaujmou zpočátku dominantní postavení, které ale časem obvykle ztrácejí.

S-stratégové se svým způsobem konkurenci vyhýbají a to osidlováním lokalit se stresovými životními podmínkami. Pokud se na dané prostředí adaptují, pak získávají konkurenční výhodu a v prostředí převládou.

Je třeba zdůraznit, že přesné vymezení organismu jako K- či R-stratéga není obvykle jednoznačné. Nejvhodnější je porovnat dva organismy a určit růstovou strategii relativně. Taková houba bude např. ve srovnání s lesní faunou typický R-stratégu, protože chrlí do prostředí milióny spór, z nichž se málokterá uchytí. Ve srovnání s bakteriemi je ale spíše K-stratégu, protože bakterie se rozmnožují daleko rychleji. Uchycené houbové mycelium pak ale v půdě vydrží obvykle několik desetiletí.

8.2.2 POHYB

Pohyb není u mikroorganismů nijak významným faktorem. Většina bakterií stráví celý svůj život na území řádově 1 dm³. Ani pohyblivé bakterie obvykle necestují na velká vzdálenosti. Za mikrobiální pohyb lze považovat i pasivní přesun, např. spór větrem či v těle nebo na těle nějakého vyššího organismu. Za formu transportu lze považovat i přesun živin houbovými mycelii na velké vzdálenosti.

8.2.3 VYUŽÍVÁNÍ NEOBVYKLÝCH ŽIVIN

Monopol je dobrý způsob, kterak nebojovat s konkurencí. Mezi mikroorganismy nacházíme mnoho skupin, které jsou schopné využívat živiny, které jiné organismy využít nedokáží nebo jim dokonce škodí. Mnohé bakterie umí např. rozkládat uhlovodíky a mnohé další organické látky, které jsou pro jiné organismy (zejména pro vyšší) toxické. Do této kategorie lze zařadit např. jedinečnou schopnost některých hub rozkládat lignocelulózu (tj. hlavní složku dřeva) nebo fotosyntézu, která otvírá cestu k téměř nevyčerpatelnému zdroji energie. Týká se to i dalších živin, např. schopnost asimilace anorganických zdrojů uhlíku a síry rostlinami a mikroorganismy je staví před konkurenci živočichů

(které jsou schopné využít pouze organicky vázaný dusík a síru). Některé plísně jsou zase schopné využívat vzdušnou vlhkost a mohou tak růst na suchých substrátech.

8.2.4 NEGATIVNÍ PŮSOBNÍ NA KONKURENCI

Negativní ovlivňování jiných jedinců a populací je v přírodě velice rozšířené. Mikroorganismy často do prostředí produkují inhibující látky (např. antibiotika, toxiny nebo některé rozkladné enzymy), které jiným populacím škodí. U některých hub nacházíme mechanismus inhibice růstu hyf přímým dotykem hyfy konkurenční houby. Do této kategorie patří i aktivita mnohých mikroorganismů vedoucích k úpravě životního prostředí na takové, které jim lépe vyhovuje. Např. bakterie rodu *Thiobacillus* produkují do prostředí kyselinu sírovou, čímž vytvářejí silně kyselé prostředí, na které jsou dobře adaptovány a které většinu konkurenčních mikroorganismů ničí.

8.2.5 SPOLUPRÁCE

Popisem nejroztodivnějších forem spolupráce mezi organismy by se daly popsat tuny papíru. Mezi mikroorganismy jsou velice rozšířené zejména potravní řetězce (**syntrofie**), kdy organismy v řetězci postupně využívají svých odpadních produktů. Při rozkladu komplexních substrátů se uplatňují různé členové společenstva, izolované populace by tento substrát obvykle nedokázaly sami rozložit. O některých zajímavých symbiózách pojednávají další kapitoly.

8.2.6 OCHRANA TERITORIA

Ochrana vlastního teritoria je záležitost známá spíše u vyšších organismů, zejména živočichů. Různé varianty ale nacházíme i u mikroorganismů. Mnoho bakterií je schopno vytvářet tzv. **biofilmy**, tj. husté a velice odolné vrstvičky buněk a slizu, kterými jsou schopné obalit „svůj“ substrát a zabránit tak dalším mikroorganismům v přístupu k němu. Mnohé houby podobně obalují „svůj“ substrát myceliem, které navíc obvykle produkuje i nějaké inhibující antibiotika. U kvasinek v ovoci bohatém na sacharidy dochází často ke kvašení i v přítomnosti kyslíku (tzv. Crabtreeho efekt, viz kapitola...). Předpokládá se, že vyprodukovaný ethanol brání dalším mikroorganismům ve využití tohoto ovoce, zatímco kvasinky jsou proti ethanolu odolnější.

8.3 MIKROORGANISMY V PŮDĚ

8.3.1 PŮDA

Půda představuje svrchní část zemské kůry. Je to hmota složená zejména ze zvětralých hornin, vody, vzduchu a dalších organických i anorganických látek obývaná společenstvem organismů. Vlivem vnějších podmínek a činností organismů prochází půda neustálými přeměnami.

Půda je vertikálně rozdělena na vrstvy, tzv. horizonty. Různé půdy obsahují různé horizonty, obecně nacházíme tyto (označují se mj. jednopísmennými zkratkami):

- **A – organický (humusový) horizont**, který obsahuje zejména organický materiál ve stádiu rozkladu.
- **B – minerální horizont**, který obsahuje převážně anorganické látky a převážně mineralizovanou organickou hmotu.
- **C – půdotvorný substrát**, což je vlastně zvětralá podložní hornina.
- **R (rock) – matečná hornina**, která zastupuje ještě nezvětralé geologické podloží.

U neoraných (zejména lesních) půd lze v organickém horizontu obvykle rozeznat ještě další podvrstvy:

- **L (litter) – opadanka**, která obsahuje nerozložený organický materiál (spadané listy, větvičky, odumřelé části organismů apod.).
- **F – fermentační vrstva**, která obsahuje částečně rozloženou organickou hmotu (i přes pokročilý rozklad lze obvykle poznat, čím byl materiál původně).
- **H – humusová vrstva**, která obsahuje organickou hmotu už značně rozloženou na tzv. **humusové látky**, bez známek původních tvarů.

8.3.2 VÝSKYT MIKROORGANISMŮ V PŮDĚ

Mikroorganismy tvoří dominantní část živých organismů v půdě. V jednom gramu půdy nacházíme typicky 10^8 - 10^9 bakterií, 10^5 - 10^6 hub, 10^4 - 10^5 prvoků a 10^4 - 10^5 eukaryotických řas.

Množství mikroorganismů, jejich druhová skladba, bohatost společenstva i jeho aktivita jsou značně proměnlivé u různých půd. Obecně lze ale vysledovat tyto zákonitosti:

- Počty mikroorganismů klesají s hloubkou, zdaleka nejvíce mikroorganismů nacházíme u povrchu. Toto pravidlo souvisí s mnoha faktory, zejména s množstvím dostupných živin.
- Většina půdních mikroorganismů je mezofilních popř. mírně psychofilních, termofilních mikroorganismů je v půdě málo (jsou např. v kompostu).
- Bakterie jsou obvykle vázány na pevné částice, např. prach či zbytky původní horniny.
- Mikroorganismy se obvykle kumulují v okolí rostlinných kořenů v tzv. **rhizosféře** (viz kapitola 8.9.1).
- Mycelia půdních druhů hub bývají velice dlouhá, což houbě mj. umožňuje transport látek na velkou vzdálenost, např. v době nepříznivých podmínek.
- V orných půdách nacházíme jen velmi málo hub. Problém souvisí pravděpodobně s trháním jejich mycelií orbou.

8.3.3 EKOLOGICKÁ ROLE PŮDNÍCH MIKROORGANISMŮ

Mikroorganismy plní v půdě různé funkce v rámci půdních společenstev, mezi nejdůležitější (ale ne zdaleka všechny) patří tyto:

- **Rozklad a mineralizace organických látek.** Stěžejní ekologická role mikroorganismů; odhaduje se, že na rozkladu organických látek se mikroorganismy podílejí přibližně z 90%.
- **Produkce látek.** Mnohé mikroorganismy produkují do půdy nejrůznější látky, zejména extracelulární enzymy, antibiotika či odpadní produkty svého metabolismu.
- **Tvorba a odbourávání humusových látek.** Mikroorganismy se svou činností podílejí na vzniku i rozkladu humusových látek (viz dále).
- **Fixace vzdušného dusíku.** Jen některé rody bakterií mají schopnost fixovat vzdušný dusík a zabudovávat ho do organických látek. Touto činností obohacují půdu o dusík, často v symbióze s rostlinami.
- **Asimilace minerálních látek.** Většina mikroorganismů dokáže pokrýt svoje nutriční potřeby z anorganických (minerálních) zdrojů. Jedná se zejména o dusík, síru a fosfor, asimilace anorganického uhlíku není u půdních mikroorganismů tak obvyklá.
- **Úprava životního prostředí.** Organismy jsou otevřené systémy, které vyměňují se svým okolím látky i energii. Tato výměna pak ovlivňuje dané prostředí. Jedná se např. o okyselení půdy v důsledku produkce kyselin či její oteplení v důsledku silného metabolismu.
- **Patogenní působení.** Mnoho mikroorganismů je patogenních, tj. způsobují choroby vyšších živočichů, např. půdních živočichů a kořenů rostlin.
- **Symbióza s jinými organismy.** Různé formy spolupráce jsou v půdě velice rozšířené, viz dále.
- **Potrava pro jiné organismy.** Mnoho mikroorganismů funguje jako potrava pro další organismy, zejména ty s větším rozměrem těla. Bakteriemi se živí např. mnozí prvoci. Ty zase mohou sloužit jako potrava pro půdní hmyz atd.

8.3.4 AKTIVITA PŮDNÍCH MIKROORGANISMŮ

Půdní mikroorganismy se mohou nacházet v různě aktivním stavu od vysoké aktivity (např. na podzim po spadu čerstvého listí) až po téměř nulovou aktivitu (např. v zimě nebo za vysokého sucha). Mikrobiální aktivita je ovlivněna mnoha faktory, mezi nejdůležitější patří:

- **Teplota.** Zvýšení teploty o 10°C znamená obvykle zdvojnásobení až ztrojnásobení mikrobiální aktivity. Toto zvýšení má ale limit v teplotní odolnosti půdních mikroorganismů, který je obvykle cca 30°C . Oteplení přes tuto teplotu už nevyvolává zvýšení mikrobiální aktivity, ale naopak její snížení v důsledku stresového působení popř. smrti mikroorganismů. Konkrétní limit odolnosti je samozřejmě u každého druhu jiný.

- **Obsah vody.** Obsah vody silně ovlivňuje mikrobiální aktivitu. Při velkém suchu se aktivita snižuje a mikroorganismy spíše jen přežívají s minimálním metabolismem. Citlivost různých skupin mikroorganismů k suchu klesá přibližně v řadě: heterotrofní bakterie > kvasinky > vláknité houby > aktinomycety. Vláknité mikroorganismy jsou tedy k suchu nejodolnější.
- **Živiny** ovlivňují mikrobiální aktivitu velice silně. Určující je zejména množství živin, jejich kvalita a poměr mezi klíčovými živinami (např. poměr uhlíku a dusíku).
- **pH** ovlivňuje silně fyziologii mikroorganismů. Nejširší interval tolerance mají mikroskopické vláknité houby (plísně), nejužší naopak patogenní bakterie živočichů.
- **Složení půdního vzduchu.** V půdě je výrazně zpomalena difúze plynů a složení půdního vzduchu je proto jiné než složení běžného atmosférického vzduchu. Největší rozdíl je v zastoupení CO₂, který je produkován jako odpad mnoha mikroorganismy. Zatímco ve vzduchu je jeho koncentrace v řádu desetin procenta, v půdě je běžné koncentrace cca 1%, ale mohou vznikat i místa s daleko větším podílem CO₂ na úkor kyslíku. Není neobvyklé, že v některých půdních dutinkách je prakticky anaerobní prostředí.
- **Činnost jiných organismů.** Stimulační či inhibiční činnost jiných organismů má pochopitelně vliv i na aktivitu mikroorganismů.

8.4 MIKROORGANISMY JAKO ROZKLADAČI

Rozklad organické hmoty je stěžejní ekologická role mikroorganismů. Zástupci nejružnějších skupin mikroorganismů (bakterie, houby...) jsou schopné rozkladu velkého množství organických látek z nichž mnohé nejsou odbouratelné jinými organismy.

Rozkládané látky je možné rozdělit na přírodní a vyprodukované člověkem (antropogenní). Ty bývají také nazývány **polutant**y a zabývá se jimi kapitola 11.

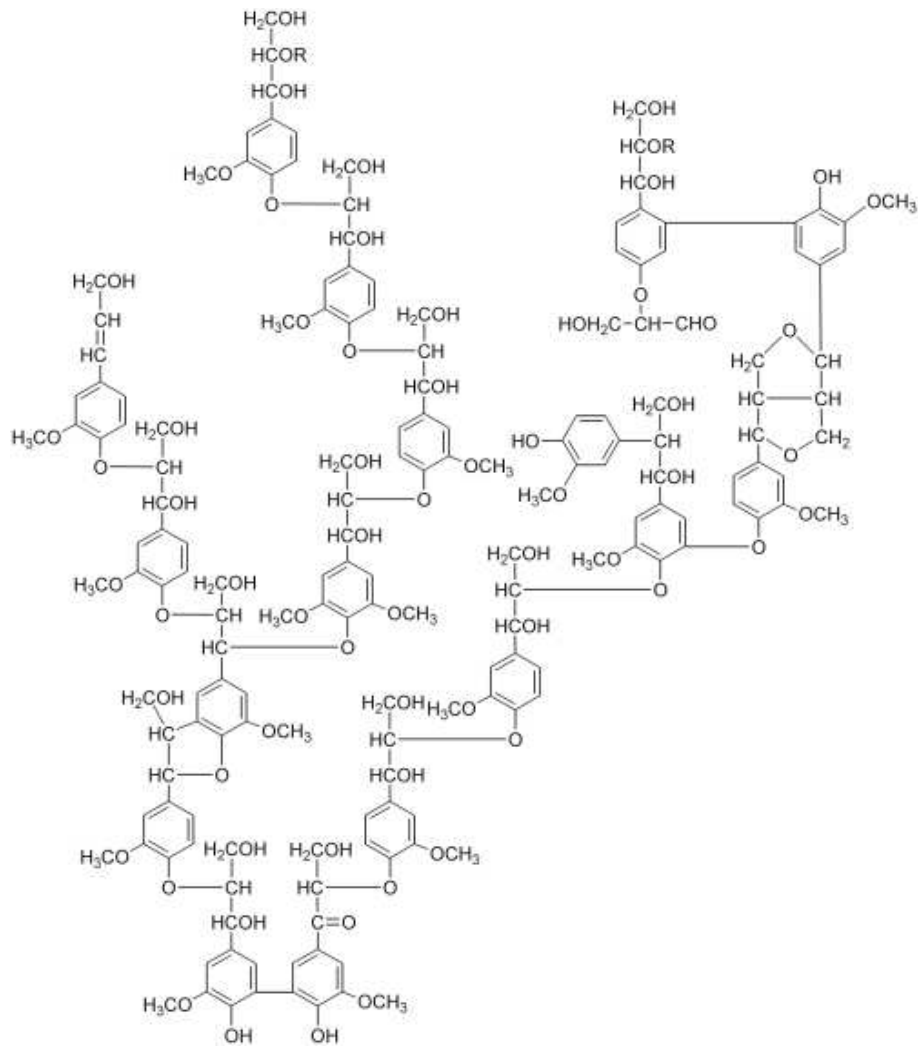
8.4.1 ROZKLAD DŘEVA

Dřevo je jeden z nejrozšířenějších přírodních materiálů na zemi. Jeho rozklad ale není nijak jednoduchý. Dřevo se skládá ze tří hlavních složek – celulózy (40-50%), ligninu (20-30%) a hemicelulóz (20-30%) a mnoha minoritních látek, organických (1-3%) a minerálních (0,1-0,5%). Dřeva různých stromů se liší poměrem hlavních složek, např. tropická dřeva mají obvykle mnohem více organických látek než dřeva stromů mírného pásu.

Celulóza (poly-β-1,4-glukopyranóza) je krystalický polysacharid složený z glukózových jednotek spojených β-1,4-glykosidickou vazbou. Běžná molekula celulózy má relativní molekulovou hmotnost 300 000 – 500 000, její řetězce nejsou rozvětvené a je nerozpustná ve vodě.

Hemicelulózy jsou polysacharidy o řádově nižší molekulové hmotnosti než celulóza s variabilnější strukturou. Molekuly hemicelulóz jsou lineární i rozvětvené. Převládající monosacharidy jsou D-xylóza, glukóza a manóza, ale nacházíme i minoritní složky, např. arabinózu, galaktózu nebo kyselé sacharidy. Nejběžnějšími hemicelulózami jsou **xylany** (poly-D-xylóza) a **glukomanany** (kopolymer D-glukózy a D-manózy).

Lignin je nepravidelný kovalentní polymer, jehož dominantní složkou jsou fenoly různě substituované zejména alkylovými a alkoxylovými skupinami. Lignin je tmavé až černé barvy a je nerozpustný ve vodě.



Obr.1. Schématická struktura ligninu

Lignin a celulóza tvoří ve dřevě obtížně oddělitelný tzv. **lignocelulózový komplex**, někdy nazývaný jen **lignocelulóza**. Celulóza udává dřevu pevnost, hemicelulózy spoluovlivňují tvrdost dřeva a lignin ovlivňuje tvrdost a dodává dřevu hydrofobicitu (vodoodpudivost).

Na rozkladu dřeva se podílejí bakterie a nejvýraznější mírou houby. Některé **bakterie** disponují celulytickými enzymy, které mohou rozkládat celulózu, zejména tu, která není příliš vázána na lignin. Mnohé bakterie jsou také schopné rozkládat hemicelulózy. Není dosud známa bakterie schopná kompletního rozkladu dřeva bez spoluúčasti jiných mikroorganismů.

V říší **hub** najdeme skupiny, které jsou schopné daleko účinnějšího rozkladu dřeva popř. dokonce kompletního rozkladu dřeva. Jako **dřevokazné** houby nazýváme ty se schopností rozkládat dřevo alespoň částečně. Podle rozkládaných složek dělíme dřevokazné houby na několik skupin:

- **Houby měkké hnilyby** (soft rot fungi) rozkládají celulózu a hemicelulózy a lignin napadají jen mírně (např. odštěpují methoxyskupiny apod.). Ve dřevu díky nim vznikají prázdné prostory (dutiny) a proto měkne. Houby měkké hnilyby jsou aktivní jen v extrémních podmínkách (např. trvale mokré dřevo). Typickými zástupci jsou rody *Chaetomium* a *Phialophora*.
- **Houby hnědé hnilyby** (brown rot fungi) rozkládají jen celulózu a hemicelulózy, lignin nechávají netknutý. Dřevo po jejich napadení ztrácí pevnost a hnědne v důsledku převládnutí ligninu. Typickým zástupcem je rod *Serpula* (dřevomorka).
- **Houby bílé hnilyby** (white rot fungi) jsou schopné rozkládat všechny složky dřeva. Dřevo jejich působením získává bílou barvu v důsledku prorůstání bílého houbového mycelia. Typickými zástupci jsou rody *Phanerochete* nebo *Pleurotus* (hlíva).

Odbourávání dřeva je aerobní proces, který probíhá zejména působením **extracelulárních** enzymů. Rozkládající organismy je produkují do prostředí, kde působí rozkladné procesy. Rozložené nízkomolekulární komponenty jsou pak organismem absorbovány a slouží jako výživa.

Odbourávání ligninu je přísně aerobní proces, při kterém hrají hlavní roli oxidační enzymy dřevokazných hub, zejména oxidázy a peroxidázy. Jejich specifita bývá velice nízká a rozkládají nejrůznější chemické struktury. Mezi nejdůležitější enzymy patří:

- **Lakáza**, která oxiduje nejrůznější látky (zejména fenolické) kyslíkem. Lakázy nacházíme téměř výhradně u hub, nicméně byly nalezeny i u několika druhů bakterií.
- **Manganová peroxidáza**, která oxiduje manganaté ionty Mn^{2+} na manganité Mn^{3+} peroxidem vodíku. Manganité ionty jsou silná oxidovadla a oxidují nejrůznější nespécificky organické látky. Stabilita manganitých iontů v prostředí je zvyšována **chelataci** (vazbou do komplexu) organickými kyselinami.
- **Lignin peroxidáza**, která oxidačně štěpí nefenolické části ligninu peroxidem vodíku.

Potřebný peroxid vodíku vzniká jako produkt oxidačních reakcí za účasti kyslíku.

Odbouráváním ligninu vznikají tzv. **humínové látky** (viz dále) s nižší molekulovou hmotností než měl výchozí lignin. Houba nezískává rozkladem ligninu žádnou energii a prakticky ani jiné živiny (výjimkou jsou některé dusíkaté látky vázané v ligninu, nicméně se jedná o minoritní zdroj), naopak musí na štěpení energii vydávat. Hlavním důvodem rozkladu ligninu je obnažení celulózy, kterou pak houba rozkládá a využívá jako zdroj uhlíku a energie.

Odbourávání celulózy je doménou bakterií a hub. Štěpení probíhá pomocí extracelulárních enzymů, tzv. celuláz:

- **Endocelulázy** štěpí celulózu uvnitř řetězců, čímž se snižuje relativní molekulová hmotnost.
- **Celobiohydrolázy** odštěpují z konce celulózových řetězců disacharid **celobiózu**.
- **β -glukosidázy** štěpí molekuly celobiózy na dvě molekuly glukózy. Houby tento enzym nemají a mechanismu kompletního štěpení u nich není dosud plně objasněn.

Některé houby jsou schopné alternativního neenzymatického štěpení celulózy radikálovými reakcemi za účasti peroxidu vodíku a železnatých iontů. Toto štěpení je značně nespécifické a štěpí i hemicelulózy a další složky dřeva.

Odbourávání hemicelulózy je záležitost mnoha extracelulárních enzymů. Mezi nejdůležitější patří:

- **Endoxylanáza** štěpící xylanové řetězce na kratší.
- **Xylosidáza** odštěpující xylózu z konce řetězců.
- **Endomananázy** štěpící glukomanan uprostřed řetězce.
- **Galaktosidáza** odštěpující galaktózu z konce řetězců.
- **Glukosidáza** odštěpující glukózu z konce řetězců.

U těchto enzymů dochází k častému překrývání aktivit (např. glukosidáza je schopna s nižší rychlostí odštěpovat i galaktózu) a jsou velice variabilní mezi jednotlivými rody mikroorganismů.

8.4.2 ROZKLAD OPADU

Opadem se myslí odumřelé části zejména rostlin, jako např. spadané listí, větvičky, uhynulé rostliny a další materiál, který už nelze označit za plně živý. Rozklad opadu stojí na začátku důležitého potravního řetězce, který je nazýván **detritový**¹. Organismy rozkládající opad se nazývají **saprotrofní** nebo **saprophytické** a mají zástupce mezi bakteriemi, houbami, prvoky i vyššími živočichy. U mikroorganismů probíhá rozklad opadu opět pomocí extracelulárních enzymů, přičemž enzymová výbava různých saprotrofních mikroorganismů je značně variabilní. Protože součástí opadu bývá i dřevo resp. dřevu podobné struktury, uplatňují se mj. i lignolytické a celulólytické enzymy.

Složení běžného opadu je uvedeno v tabulce:

Složka	Obvyklé zastoupení
Celulóza	50%
Hemicelulózy	20%
Lignin	15%
Bílkoviny	6%
Nižší sacharidy	6%

¹ z latiny *detritus* = drť

Pektin	1,5%
Vosky a pigmenty	1,5%

Složení se pochopitelně mění podle toho, z které rostliny opad pochází. Např. v jehličí bývá více vosku. Pouze cca 12% opadu patří mezi snadno odbouratelné látky (bílkoviny a nižší sacharidy, v tabulce označeno tučně), ostatní složky jsou obtížně odbouratelné.

Rychlost odbourávání opadu záleží na mnoha faktorech, mezi nejdůležitější patří:

- **kvalita opadu:** záleží zejména na poměru živin a podílu snadno odbouratelných látek
- **dostupnost dalších živin,** zejména minerálních. Opad je bohatý na uhlík, ale obvykle chudý na dusík.
- **vnější podmínky,** zejména vlhkost (za mokra probíhá rychleji), teplotě (vyšší teploty urychlují rozklad) atd.

V našich podmínkách trvá rozklad listů obvykle 1-3 roky, jehličí 8-10 let (jehličí má na povrchu obtížně překonatelnou voskovou kutikulu). Zbytky dřeva (pařezy, padlé kmeny apod.) se mohou rozkládat i několik desítek let. V tropických lesích je rychlost podstatně vyšší, listy jsou odbourány za několik měsíců a prakticky veškerý opad (s výjimkou velkých kusů dřeva) je rozložen ještě v tom samém vegetačním období.

Strategie postupného odbourávání souvisí s dostupností živin:

1. Nejprve jsou rozloženy jednodušší sacharidy a bílkoviny. Tento proces začíná často ještě zaživa (např. u listů na stromě), jedná se tedy o částečný parazitizmus. Na prvotním rozkladu se podílí zejména plísně, kvasinky a bakterie.
2. Dále jsou rozkládány snadněji odbouratelné polysacharidy, např. škrob a pektiny. Tohoto rozkladu se účastní nejvíce plísně a bakterie.
3. Po vyčerpání snadněji využitelných sacharidů přechází rozklad na hůře odbouratelné sacharidy, zejména celulózu. V této fázi začínají dominovat saprotrofní houby, celulózu ale rozkládají i mnohé bakterie.
4. Poslední fází rozkladu je rozklad ligninu a lignocelulózy a je téměř výhradní doménou saprotrofních hub.

Je třeba dodat, že v posledních fázích, kdy rozkladu dominují saprotrofní houby, se uplatňují i bakterie, které zneužívají extracelulárních houbových enzymů a odčerpávají houbě rozložené oligosacharidy a monosacharidy. Mnoho hub proto produkuje různé látky inhibující bakterie (např. antibiotika), kterými se snaží toto vykrádání zastavit.

8.4.3 TVORBA A ODBOURÁVÁNÍ HUMUSOVÝCH LÁTEK

Termínem **humus** je označována nejrůdnější část půdy. Jedná se o soubor převážně organických látek v různé fázi rozkladu. Humus je tvořen zejména **humusovými látkami**. Humusové látky mají kladný vliv na kvalitu půdy, zlepšují její strukturu, zvyšují absorpční schopnost pro vodu a minerální živiny, mají pufovací schopnost (udržují pH) a v neposlední řadě svou tmavší barvou zvyšují absorpci světla, což vede mj. ke zvýšení teploty půdy.

Chemickou strukturu humusových látek nelze přesně definovat. Jedná se o polymerní látky s různou molekulovou hmotností, převládajícími prvky jsou uhlík, kyslík a vodík, ale vyskytují se i dusík a síra. Nacházené strukturální motivy často připomínají lignin, obsahují hodně aromatických kruhů a alifatických řetězců, dále četné hydroxylové, alkoxylové a karboxylové skupiny. Disociované karboxyly tvoří často komplexy s ionty kovů.

Humusové látky dělíme podle rostoucí molekulové hmotnosti na několik typů:

- **fulvokyseliny** s nejnižší molekulovou hmotností. Jsou převážně žluté, rozpustné v hydroxidu i kyselinách a poměrně snadno odbouratelné.
- **huminové kyseliny** mají středě velké molekuly, jsou hnědé, obtížněji odbouratelné a rozpustné pouze v silně zásaditých roztocích.
- **huminy** mají nejvyšší molekulovou hmotnost, jsou černé, prakticky nerozpustné a neodbouratelné.

Vznik humusových látek není dosud plně objasněn a existuje mnoho teorií, které ho vysvětlují. Pravděpodobně se ale na jejich tvorbě podílí mnoho různých procesů, ve kterých hrají důležitou roli i mikroorganismy a jejich extracelulární enzymy. Část humusových látek vzniká z nerozložených zbytků dřeva a opadu, zejména z neodbouraného, částečně odbouraného nebo chemicky modifikovaného ligninu. Tomu napovídá i podobná struktura huminových látek a ligninu. Část humusových látek vzniká pravděpodobně polymerací nízkomolekulárních látek, zejména působením extracelulárních oxidativních enzymů produkovaných mikroorganismy. Podíl na tvorbě humusových látek mají nepochybně i neenzymatické chemické reakce probíhající i bez účasti mikroorganismů.

Odbourávání humusových látek je velmi pomalé a je tím pomalejší, čím vyšší je molekulová hmotnost. Humusové látky obvykle neslouží jako zdroj uhlíku a energie, byť by představovaly velice bohatý zdroj. To evokuje hypotézu, že rozklad humusových látek probíhá spíše neúmyslně, jen jako vedlejší produkt působení extracelulárních enzymů. Vzhledem k nedefinované proměnlivé struktuře se uplatňují zejména málo specifické enzymy, např. lignolytické (lakáza, peroxidázy, oxidázy). Působení těchto enzymů ale může vést i k opačnému procesu, tedy k polymeraci nízkomolekulárních látek. Při rozkladu jsou molekuly humusových látek štěpeny náhodně na různých místech a postupně se snižuje jejich molekulová hmotnost. Při analýze pak zjišťujeme postupné snížení podílu huminů a huminových kyselin a naopak zvýšení podílu fulvokyselin.

8.5 MIKROORGANISMY VE VZDUCHU

Mikroorganismy se vyskytují prakticky všude a tedy i ve vzduchu. Množství mikroorganismů ve vzduchu ale není velké. Mikroorganismy ve vzduchu nejsou obvykle volné, ale bývají vázané na pevné částice, zejména prachové, popř. jsou součástí kapének tekutin. S tím souvisí i jejich výskyt v různých prostředích, zjednodušeně se dá napsat, že více organismů je tam, kde se více práší. Ve volné přírodě proto bývá obvykle méně vzdušných mikroorganismů ve srovnání např. s rušnou ulicí či průmyslovou oblastí. Podobně nad mořem je méně mikroorganismů než nad pevninou. V uzavřených místnostech se nachází méně mikroorganismů než venku.

8.6 MIKROORGANISMY VE VODĚ

Voda je jedna ze základních složek živé hmoty a je proto i vhodným prostředím pro mnoho organismů, mikroorganismy nevyjímaje. Voda se na Zemi vyskytuje v mnoha podobách, např. povrchová, podpovrchová, půdní atd. Voda může mít také různý obsah rozpuštěných látek, **sladké vody** jich mají poměrně málo, **slané vody** jsou bohaté zejména na minerální látky, **splaškové vody** bývají bohatší na organické látky apod.

Výskyt a množství mikroorganismů v různých vodách závisí zejména na jejich složení, obsahu živin a intenzitě proudění. V **proudících vodách** je obecně méně mikroorganismů než ve stojatých, protože jsou intenzivněji odplavovány pryč. Ve **stojatých vodách** se také lépe kumulují živiny, což mikroorganismům svědčí. Bohatá společenstva vodních mikroorganismů bývají ve splaškových vodách, které jsou na živiny velmi bohaté. V moři je více mikroorganismů v mělkých vodách než v hloubkách a více při pobřeží než v širém moři. V obou případech hraje hlavní roli faktor živin, kterých je při hladině a při pobřeží více.

Proudění vody má také vliv na její provzdušňování. V tekoucích vodách je tak více aerobních mikroorganismů. Ve stojatých vodách obecně obsah kyslíku klesá s hloubkou. To souvisí jak s provzdušňováním (bez promíchávání prochází kyslík od hladiny do hloubky jen pomalou difúzí). Dále obsah kyslíku ovlivňuje činnost vodních organismů (mikroorganismů i makroorganismů), kteří kyslík spotřebovávají. Je-li společenstvo bohaté a metabolicky aktivní, může docházet i k tomu, že se u dna tvoří až anaerobní prostředí. Prakticky anaerobní prostředí je také v bahenních sedimentech.

V aerobní oblasti stojatých vod převažují aerobní heterotrofní bakterie, které rychle rozkládají organické látky. Proto je voda u hladiny obvykle čistší. V anaerobní oblasti u dna pak probíhají různé anaerobní procesy v závislosti na dostupných živinách. Může to být jak fermentace organických látek, tak anaerobní respirace. V případě anaerobní respirace síranů, které jsou ve vodě obvykle přítomny, vzniká sulfan, který má charakteristický zápach. V anaerobní oblasti dna bývají také časté methanogenní archea, která provádějí methanogenezi a produkují methan.

Na obsah kyslíku mají také vliv fotosyntetizující organismy. Ty, které provádějí oxygenní fotosyntézu (sinice, řasy, někteří prvoci, vodní rostliny) dokáží rybník zásobit vyprodukovaným kyslíkem. Velkou roli v tomto procesu hrají právě sinice, které jsou velmi nenáročné na fyzikální faktory prostředí, zejména teplotu a tlak. Sinice jsou fotoautotrofní organismy a vystačí si s minerálními živinami, za předpokladu dostatečné intenzity světla. Jako zdroj uhlíku využívají vzdušný oxid uhličitý, jako zdroj dusíku jsou schopné využít plynný dusík. Dostane-li se do vody přílišné množství minerálních látek (např. prosakem ze zemědělství či z odpadních vod), zejména fosforečnanů a dusičnanů, můžou se sinice velice rychle přemnožit. Tomuto obohacování vody o minerální živiny říkáme **eutrofizace** a je postrachem všech provozovatelů koupališť. Přemnožené sinice mohou mít různé negativní následky na lidské zdraví (často produkují toxiny, tzv. **cyanotoxiny**) a takové koupaliště je třeba obvykle zavřít.

8.7 EXTRÉMofilní MIKROORGANISMY

Jako **extrémofilní**² mikroorganismy označujeme takové mikroorganismy, které obývají prostředí, které se z lidského hlediska jeví být extrémním a pro člověka by bylo nepochybně neobyvatelné. Jak už ale z názvu vyplývá, tyto mikroorganismy jsou na své prostředí dobře adaptované a vyhledávají ho, často ani nejsou schopné v jiném prostředí žít. Do jisté míry je to jejich konkurenční výhoda před jinými organismy. Většina známých extrémofilů pochází z domény Archea, některé z domény Bacteria. Extrémofilní Eukarya jsou zastoupena některými houbami. Extrémofilní mikroorganismy je velice obtížné pěstovat v laboratoři, nejsou proto zdaleka tak prozkoumané jako jiné skupiny mikroorganismů. Nové a často překvapující objevy jsou tak velice časté.

Mezi hlavní skupiny extrémofilních mikroorganismů patří:

- **Extrémní termofilové**, jejichž minimální teplota růstu je vyšší než 50°C, optimum se pohybuje kolem 100°C a maximální teplota se blíží ke 120°C. Žijí často v blízkosti podmořských vulkánů v hloubkách, kde voda díky vyššímu tlaku nevrhne ani při teplotách vyšších než 100°C. Obvyklé jsou také v termálních pramenech, hodně popsány jsou např. termofilové z Yellowstone.
- **Extrémní psychofilové**, adaptované na život pod bodem mrazu. Známé jsou z polárních krajín, Antarktidy či nejvyšších partií velehor.
- **Extrémní barofilové**, adaptované na vysoké tlaky. Obývají zejména hlubokomořské příkopy.
- **Extrémní halofilové** vyžadují v prostředí vysoké koncentrace rozpuštěných solí, často i nasycené roztoky. Vhodných prostředí není moc (potřebná koncentrace solí je vyšší než v běžné mořské vodě). Jedná se zejména o velmi slaná jezírka či silně zasolené půdy. Známé jsou např. z Mrtvého moře.
- **Extrémní alkalofilové**, adaptované na silně zásadité prostředí (přes 9, často i 12). Nacházíme je v jezírkách, kde je díky rozpuštěným minerálům vysoké pH. Také často obývají zásadité půdy bohaté na uhličitany.
- **Extrémní acidofilové**, adaptované na silně kyselá prostředí (pH pod 3, často i mnohem níže). Nacházíme je na nejrůznějších místech s kyselým pH, často si kyselé prostředí sami vytvářejí.

8.8 GEOCHEMICKÉ CYKLY ZÁKLADNÍCH PRVKŮ

Různé chemické prvky se nacházejí v životním prostředí v různých chemických formách (oxidačních stavech), ve sloučeninách i nesloučené. Část těchto prvků podléhá cyklickým změnám vlivem činnosti živých organismů (**biologickou cestou**) i bez vlivu živých organismů (**abiotickou cestou**). Tyto cyklické přeměny nazýváme **geochemické cykly** nebo též **koloběhy**. Pro život jsou nejdůležitější cykly makrobiotických prvků, uhlíku, kyslíku, dusíku, síry a fosforu.

Klíčovou roli v těchto cyklech hrají právě mikroorganismy, většinu přeměn totiž dokáží provést právě jen mikroorganismy. Bez nich by se tedy cyklus zastavil a došlo by k rychlému vyčerpání některých forem prvku.

² Z latinského *extremus* = krajní, nejvzdálenější a *filio* = miluji. Další názvy extrémofilních organismů jsou tvořeny analogicky, *thermae* = lázně (teplo), *baros* = tíha (tlak), *psychros* = chladný,

8.8.1 KOLOBĚH UHLÍKU A KYSLÍKU

Koloběhy uhlíku a kyslíku jsou natolik těsně spojené, že stojí za to je probrat dohromady.

Kyslík se v přírodě vyskytuje jak nesloučený (atmosférický kyslík O_2 , ozón O_3), tak zejména ve sloučeninách v oxidačním stavu -2. Kyslík je podstatnou součástí většiny významných organických látek živého i neživého původu (sacharidy, bílkoviny, alkoholy atd.). Vyskytuje se také jako součást mnoha minerálů, zejména ve formě oxidů a solí (sírany, uhličitany, fosforečnany atd.).

Uhlík se v přírodě vyskytuje jak nesloučený (grafit, diamant), tak zejména ve sloučeninách. Z anorganických sloučenin jsou nejdůležitější uhličitany a oxid uhličitý. Uhlík tvoří základní kostru organických sloučenin a vyskytuje se proto v každé z nich. Organické látky v přírodě jsou až na výjimky biologického původu, ať už se jedná o fosilní formy (ropa, zemní plyn) nebo o současné formy (sacharidy, bílkoviny, lipidy atd.).

Koloběhy uhlíku a kyslíku jsou velmi těsně spojeny a mají jen dvě hlavní fáze (viz obrázek).

Asimilace je proces, při kterém jsou z jednoduchých anorganických sloučenin uhlíku (zejména oxidu uhličitého) syntetizovány složitější organické sloučeniny. Tento proces vyžaduje dodání energie (je **endergonický**), která může být získána jak chemickou cestou, tak častěji ze světla. Nejrozšířenějším asimilačním procesem je fotosyntéza, při které fotosyntetizující organismy využívají světelnou energii k asimilaci oxidu uhličitého. Při tomto procesu je kromě energie potřebné i redukční činidlo. Tím mohou být např. redukované sírné sloučeniny (sulfan, síra), pak hovoříme o **anoxygenní fotosyntéze** (nevzniká při ní kyslík). Pokročilejší je **oxygenní fotosyntéza**, při které je oxid uhličitý redukován vodou. Aby se z vody mohlo stát redukční činidlo, je opět třeba dodat světelnou energii. Cenným odpadem je pak plynný kyslík. Anoxygenní fotosyntézu provádějí anoxygenní fototrofní bakterie. Oxygenní fotosyntéza je nejrozšířenějším biochemickým pochodem na Zemi, provádějí jí zejména zelené rostliny, význam má i mezi bakteriemi (např. cyanobakterie = sinice) a najdou se i fotosyntetizující prvoci. Předpokládá se, že chloroplasty zelených rostlin se vyvinuly endosymbiózou právě z cyanobakterií. Asimilaci uhlíku provádějí i mnohé nefotosyntetizující organismy, energii pro fixaci získávají obvykle oxidací anorganických látek (**litotrofie**).

Disimilace je opakem asimilace, jedná se o souhrn všech procesů, které rozkládají složité organické látky na jednodušší, obvykle až konečné anorganické produkty, zejména oxid uhličitý. Tyto procesy vyžadují obvykle dodání oxidačního činidla, nejlepším a nejčastějším oxidačním činidlem je kyslík. Při disimilačních procesech se uvolňuje energie (**exergonické** procesy), čehož využívají všechny heterotrofní organismy, jak mikroorganismy, tak vyšší organismy (zvířata, člověk).

8.8.2 KOLOBĚH DUSÍKU

Dusík se v přírodě vyskytuje v mnoha formách. Nesloučený dusík (N_2) tvoří cca 78% vzduchu a je tedy velmi rozšířený. Ve vzduchu dále najdeme v malém množství anorganické oxidy dusíku (NO a NO_2), které se do něj dostaly činností člověka. Anorganické formy dusíku v přírodě zahrnují zejména dusičnany, dusitany a amonné sole. V organických látkách biologického původu má dusík nezastupitelné místo. Je součástí bílkovin, nukleových kyselin, biogenních aminů a mnoha dalších látek nacházených v živých soustavách.

Na přeměnách nejrůznějších forem dusíku se podílejí rostliny, živočichové i mikroorganismy, přičemž většinu přeměn ale umí právě jen mikroorganismy. **Živočichové** přijímají jen organický dusík, jako odpadní produkt produkují nejčastěji amoniak (často ovšem převedený na méně toxické odpadní formy, např. močovinu) popř. některé formy organického dusíku, např. kyselinu močovou. **Rostliny** naopak přijímají jen anorganický dusík, buď v podobě amonných iontů nebo dusičnanů. Výjimkou jsou parazitující rostliny, které ze svého hostitele přijímají i hotové dusíkaté organické látky a také masožravé rostliny, které využívají organický dusík svých obětí.

Ostatní přeměny jsou doménou mikroorganismů.

Amonifikace je proces, při kterém jsou uvolňovány amonné ionty z organických látek. Tyto procesy nejsou u mikroorganismů příliš obvyklé, protože mikroorganismy disponují velice ekonomickým metabolismem. Zbavování se organického dusíku, který by se dal úsporněji využít ve vázané podobě, tak představuje v podstatě plýtvání. S amonifikací se proto setkáváme jen tehdy, roste-li kultura na substrátu, ve kterém je přebytek dusíku nad uhlíkem. Druhý případ je tehdy, není-li organický substrát

přímo zabudovatelný do buněk mikroorganismů a proto je ho třeba dočasně rozložit. Uvolněné amonné ionty jsou pak ale znovu asimilovány.

Asimilace amonných iontů je opakem amonifikace, jedná se o zabudování amonných iontů do organických látek. Tento proces provádí naprostá většina mikroorganismů, mají-li amonné ionty jako zdroj dusíku. Jsou-li v prostředí dostupné hotové aminokyseliny, dává většina mikroorganismů přednost jim před amonnými ionty, protože na jejich zabudování do svých buněk spotřebují méně energie. Amonné ionty jsou naopak preferovány před ostatními využitelnými formami dusíku.

Asimilace dusičnanů a dusitanů je proces, při kterém mikroorganismy (zejména bakterie) zabudovávají dusičnany a dusitany ve formě aminoskupin do svých organických látek. Většina bakterií je schopná tento proces provádět. Asimilace probíhá několikastupňovou redukcí (dusičnany → dusitany → amonné ionty → organické látky) a vyžaduje dodání energie a redukčních činidel. Proto většina bakterií dává přednost využívání organických látek a fixaci amonných iontů před asimilací dusičnanů a dusitanů.

Nitrifikace je proces oxidace amonných iontů na dusitany a v dalším kroku až na dusičnany pomocí kyslíku. Provádí ho tzv. **nitrifikační bakterie**, které tímto způsobem získávají energii (litotrofie). Tento proces má velký význam při čištění odpadních vod, protože amoniak (resp. amonné ionty) jsou v odpadních vodách hojně zastoupené. Nitrifikaci provádějí např. rody *Nitrobacter*, *Nitrosomonas* či *Nitromonas*.

Denitrifikace je proces rozkladu dusičnanů a dusitanů na redukovanější formy dusíku, hlavně na plynný dusík N_2 . Jedná se proces, který nevyžaduje kyslík a kyslíkem je obvykle reprimován. Jsou nicméně známy i bakteriální rody, které denitrifikaci provádí i v přítomnosti kyslíku. Při těchto procesech slouží dusičnany a dusitany jako oxidační činidla pro organické látky a organismus tak získává energii (anaerobní respirace). Proces probíhá podobně jako aerobní respirace, jen konečným akceptorem elektronů v dýchacím řetězci není kyslík, ale právě dusičnany či dusitany. Protože kyslík je silnější oxidační činidlo, dává většina mikroorganismů přednost aerobní respiraci před touto anaerobní (tzv. **kyslíkový efekt** viz kapitola...). Denitrifikace má význam při čištění odpadních vod jako doplněk nitrifikace. Kombinací obou procesů je poměrně jedovatý amoniak převeden až na neškodný plynný dusík. Denitrifikaci provádí zejména heterotrofní bakterie, často gramnegativní. Mnoho bakterií je schopno redukovat dusičnany na dusitany, redukuje až na plynný dusík je vzácnější schopnost (např. rod *Paracoccus*).

Fixace vzdušného dusíku je proces, při kterém je dusík ve formě N_2 redukován až na amoniak a obvykle zabudován do organických látek buňky. Protože plynný dusík N_2 je termodynamicky velice stabilní molekula, vyžaduje tento proces dodání velkého množství energie (12-16 ATP na fixaci jedné molekuly N_2). Tento proces má klíčový význam v uzavření koloběhu dusíku, protože jinak by se většina dusíku postupně přeměnila na plynný dusík. Tento proces provádí jen některé skupiny bakterií. Rod *Rhizobium* fixuje dusík v symbióze s luskovinami (viz kapitola 8.9.1.1) a má tak velký význam pro úrodnost půdy. V symbióze s některými rostlinami dále fixují vzdušný dusík i některé aktinomyce (vláknité půdní bakterie), např., rod *Frankia*. Nesymbioticky (pro sebe) fixuje vzdušný dusík rod *Azotobacter* a také *Cyanobacterie* (sinice).

8.8.3 KOLOBĚH SÍRY

Síra se v přírodě nachází v různých formách. Je možné narazit na čistou nesloučenou síru. Z anorganických forem síry jsou nejrozšířenější sírany, sulfidy a také sulfan (např. v některých ropách). V organických látkách biologického původu je síry poměrně málo, nicméně její význam je obrovský hlavně pro strukturu a funkci bílkovin a buněčné dýchání. Jedná se zejména o sирné aminokyseliny (cystein, methionin) a komplexy síry a železa vázané v bílkovinách dýchacího řetězce. Stejně jako v případě dusíku i v koloběhu síry hrají klíčovou roli mikroorganismy. **Živočichové** jsou schopni využívat pouze organickou síru a jsou tak závislí na rostlinách (buť masožravci nepřímě). Naopak **rostliny** asimilují pouze anorganickou síru, zejména sírany. Ostatní procesy provádí pouze mikroorganismy.

Asimilace síranů je pochod, který provádějí nejen rostliny, ale i většina mikroorganismů. Principem je postupná redukce a zabudování výsledné $-SH$ skupiny do organických látek. Proces pochopitelně vyžaduje energii a redukční činidlo.

Anaerobní sirná respirace je proces, při kterém jsou organické látky oxidovány oxidovanými sloučeninami síry (zejména sírany, ale i siřičitany a thiosírany). Sirné látky slouží jako konečné akceptory elektronů v dýchacím řetězci, vzniká obvykle sulfan. Sirnou respiraci provádějí např. bakteriální rody *Desulfovibrio* a *Desulfotomaculum*.

Oxidace sirných látek je aerobní proces, při kterém jsou redukované sloučeniny síry oxidovány kyslíkem na oxidovanější formy. Nejčastěji se setkáváme s oxidací sulfanu na síru a s oxidací síry na sírany resp. kyselinu sírovou. Tyto reakce provádějí tzv. **sirné bakterie**, např. rody *Beggiatoa*, *Thiothrix* či *Thiobacillus*, které tímto způsobem získávají energii (jedná se tedy o lithotrofii). U těchto bakterií se často setkáváme s ukládáním zrníček síry jako zásobní látky. Některé rody (např. *Thiobacillus*) produkují odpadní kyselinu sírovou a silně tak okyselují okolní prostředí. Na nízké pH jsou přitom dobře adaptované. To může mít značné negativní důsledky např. na korozi potrubí.

Sirnou fotosyntézu provádějí některé fotoautotrofní mikroorganismy, zejména anoxygenní fototrofní bakterie. Tyto mikroorganismy syntetizují své organické látky z anorganických, hlavně z CO₂ (autotrofie), přičemž energie pro tyto syntézy pochází ze světla a elektrony potřebné pro redukce ze sirných látek, zejména ze sulfanu. Sirná fotosyntéza se dá shrnout do souhrnné rovnice vzniku glukózy:



Thermofilní redukce síry je poněkud méně obvyklý proces prováděný hypertermofilními organismy z domény Archea. Principem je redukce síry plynným vodíkem H₂ popř. organickými látkami za vzniku sulfanu. Uvolněnou energii organismy využívají pro svou potřebu. Tyto procesy jsou anaerobní a probíhají obvykle při teplotách kolem 100°C (někdy i přes) tam, kde je k dispozici vodík i síra, např. v blízkosti podmořských sopek.

8.9 VZÁJEMNÉ SYMBIÓZY MIKROORGANISMŮ

8.9.1 SOUŽITÍ MIKROORGANISMŮ A ROSTLIN

Soužití nejrůznějších mikroorganismů s rostlinami je velice časté. Nejvíce interakcí probíhá v oblasti kořenů, kde vymezujeme tzv. **rhizosféru**. Ta představuje oblast půdy, která je bezprostředně ovlivněna kořeny.

Rhizosféra představuje druhotně bohaté společenstvo mikroorganismů (zejména bakterií, hub a prvoků) a makroorganismů (kromě kořenů rostlin tu nacházíme běžnou půdní faunu, např. hlístice či hmyz). V rámci společenstva existuje mnoho vzájemných vztahů. V rhizosféře bývá obvykle zvýšená koncentrace organismů a zejména mikroorganismů. Důvodem je větší nabídka živin využitelných mikroorganismy. Jedná se např. o odumřelé části kořenů, ale i o látky produkované kořeny do prostředí, hlavně nízkomolekulární zdroje uhlíku. V rhizosféře vznikají četné potravní řetězce, ve kterých mikroorganismy hrají jak roli konzumenta (např. rozkládají nejrůznější odpadní látky), tak roli potravy (pro prvoky či vyšší organismy).

Rhizosféra působí na rostlinu obvykle celkově pozitivně, hlavně proto, že přítomné (mikro)organismy obohacují půdu o vázané minerální živiny. Pozitivně také působí bohatost společenstva. Do bohatého společenstva mají další mikroorganismy ztížený vstup, což představuje pro rostlinu např. ochranu proti vnějším patogenním MO. Mnohé procesy probíhající v rhizosféře (např. odbourávání odumřelých buněk) nemají pro rostlinu žádný význam. Rhizosféra může působit na rostlinu i negativně. I když je průnik patogenních mikroorganismů ztížen, tak pokud proniknou, zůstávají dlouhodobě usazení a rostlině škodí.

8.9.1.1 HLÍZKOVITÁ SYMBIÓZA

Některé rostliny hlavně luskoviny (hrách, fazole, jetel, sója apod.) žijí v zajímavé symbióze s bakteriemi rodu *Rhizobium*³. Bakterie žijí přímo v kořenech rostlin, kde je rostlina zásobuje výživou (organickými kyselinami a přiměřeným množstvím kyslíku). Bakterie naoplátku fixují vzdušný dusík a produkují amonné ionty přímo do kořene. Fixace dusíku je energeticky náročný proces a volně

³ Podle nejnovějších výzkumů, založených na analýze genetických sekvencí, byl rod *Rhizobium* rozdělen na několik dalších rodů. Jako *Rhizobia* jsou nově nazývány všechny bakterie schopné fixovat vzdušný dusík v symbióze s rostlinou.

bakterie ho obvykle neprovádí. Redukci dusíku na amonné ionty zajišťuje enzymový nitrogenázový komplex, který je citlivý na kyslík. Pravděpodobně i proto izoluje rostlina bakterii v kořenech a dává jí kyslík.

Limitaci kyslíkem využívá rostlina i jako mechanismus pro trestání „neposlušných“ bakterií. Může se stát, že bakterie zneužije rostlinných živin, přestane fixovat vzdušný dusík a ušetřenou energii věnuje nekontrolovanému buněčnému dělení. Rostlina měří množství produkovaného amoniaku a málo výkonné bakterie omezuje kyslíkem. „Neposlušné“ bakterie tím sice přímo nezlikviduje, ale značně omezí jejich potomstvo. Rostlina tak vlastně ovlivňuje evoluci směrem k větší symbióze a závislosti bakterie na rostlině.

8.9.1.2 MYKORHÍZA

Mykorhíza⁴ představuje symbiózu vláknitých hub s kořeny rostlin. Nemusí jít vždy o mikroskopické houby, mykorhíza je běžná i u vyšších hub, které se běžně sbírají k jídlu či jiným účelům. Odhaduje se, že mykorhízy je schopno až 95% rostlinných druhů a je tedy velice rozšířená.

Mykorhíza představuje oboustranně prospěšné soužití. Houbové mycelium funguje vlastně jako prodloužení rostlinných kořenů, přičemž toto prodloužení je mnohonásobné ve srovnání s kořenem rostliny. Mycelium lesních hub může mít délku i v kilometrech a může fungovat fakticky jako „potrubí“ a transportovat živiny z jednoho konce lesa na druhý. Houbové mycelium umí lépe přijímat z prostředí minerální látky a vodu a ty dodává rostlině. Kromě toho se projevuje i ochranná funkce mycelia – kořen obalený houbovým myceliem je hůře napadnutelný parazity či patogenními mikroorganismy. Přítomnost houby navíc stimuluje život v rhizosféře, z čehož rostlina obvykle těží. Houba jako heterotrofní organismus naoplátku získává od rostliny uhlíkaté látky (hlavně sacharidy), kterých má rostlina jako autotrof obvykle přebytek.

Je mnoha pokusy prokázáno, že po uskutečnění mykorhízy se oběma symbiontům lépe daří. Např. ve školkách vysazované stromky mají v přítomnosti houby větší pravděpodobnost uchycení a také rychleji rostou. Podobně i houba rychleji roste při soužití s rostlinou. Mnohé houby jsou pak na rostlině úplně závislé a nejsou schopné dlouhého přežití bez kontaktu s kořeny. Typické je to právě pro velkou část sbíraných hub, např. rod *Leccinum* (zahrnující mj. oblíbené houby křemenáče a kozáky) je schopen růstu jen v kontaktu s kořeny některých rostlin, např. břízy. I proto jsou tyto houby nacházeny téměř výhradně pod břízami. Úplná závislost rostliny na houbě není tak obvyklá.

Z hlediska způsobu kontaktu houbového mycelia s kořenem rozeznáváme tzv. **endomykorhízu** a **ektomykorhízu**. Při **endomykorhíze** proniká houbové mycelium až mezi buněčnou stěnu a cytoplazmatickou membránu rostlinných buněk. Tento typ označovaný často také jako **arbuskulární mykorhíza** je nejčastější (cca 85% rostlin). **Ektomykorhíza** představuje stav, kdy houbové mycelium neproniká pod buněčnou stěnu kořenových buněk, ale ve většině případů pouze obaluje kořen. Tento typ mykorhízy je znám u přibližně 10% rostlin (převážně dřevin), a má proto značný hospodářský význam.

8.9.2 LIŠEJNÍKY

Lišejníky⁵ představují zajímavé soužití houby (tzv. **mykobiont**) a fotosyntetizujícího mikroorganismu (**fotobiont**, **fykobiont**). Mykobiont je obvykle askomycetní houba (cca 98% lišejníků), výjimečně basidiomycetní houba (cca 2%). Fotobiont je nejčastěji eukaryotická zelená řasa, méně často sinice (cca 8%), výjimečně jiná (nezelená) eukaryotická řasa. Soužití je obvykle párové, výjimečně je lišejník tvořen více partnery, častěji je více fotobiontů než mykobiontů. Lišejníky jsou pojmenovávány podle mykobionta.

Vzájemné vztahy mezi mykobiontem a fotobiontem jsou různé a obecně jsou označovány termínem **lichenismus**. Vztah je obvykle oboustranně prospěšný, fotobiont poskytuje organické látky, mykobiont naopak vodu, minerální látky a vhodné životní prostředí. U některých lišejníků se utváří vztah připomínající spíše kontrolovaný parazitismus houby než symbiózu. Ze vzájemného vztahu pak těží více mykobiont, který z fotobionta vysává většinu organických látek a může ho někdy i zahubit. Častá je také vzájemná závislost obou partnerů.

⁴ Z latinského *myces* = houba a *rhiza* = kořen

⁵ Z řeckého *leichen* = lízat

Lišejníky patří mezi velice pomalu rostoucí organismy, roční přírůstek není obvykle větší než několik milimetrů. Lišejník může obvykle vzniknout i smícháním čisté kultury mykobionta a fotobionta, jsou-li samostatně izolovatelné.

8.9.3 BIOFILM

Biofilm je společenstvo mikroorganismů tvořících odolnou slizkou vrstvu na pevném podkladu. V biofilmu je vysoká hustota mikrobiálních buněk spojených vhodným pojivem. Pojivo je tvořeno nejčastěji polysacharidy (např. dextransy) a bílkovinami. Biofilm může být tvořen jedním druhem mikroorganismu nebo se může jednat o společenstvo mikroorganismů. V jednom biofilmu mohou být pohromadě i zástupci různých domén, např. bakterie, prvoci a archea.

Hlavní význam biofilmu je v tom, že představuje pro zúčastněné mikroorganismy dodatečnou ochranu. Mikroorganismy sdružené do biofilmu jsou obecně odolnější než volné mikroorganismy. To má mnoho negativních dopadů zejména na člověka a jeho činnosti. Některé patogenní mikroorganismy tvoří biofilmy v těle. Zatímco volné mikroorganismy jsou prakticky neškodné, tvorbou biofilmu se aktivuje jejich patogenní působení. Odolný biofilm je navíc těžké zničit, chrání mikroorganismy jak před imunitním systémem, tak před účinkem léčiv. Antibiotika často nezabírají ani ve vysokých dávkách. Zubní plak také není nic jiného než biofilm mikroorganismů. Při nedostatečném čištění se může tvořit biofilm na kontaktních čočkách a následně způsobovat oční infekce. Biofilmy mikroorganismů se také mohou tvořit v různých zařízeních, např. v potrubí, klimatizacích, na vlhkých površích apod. Tvorby biofilmu naopak využívají tzv. biofilmové reaktory (např. při čištění odpadních vod). V takovém případě se vhodný povrch nechá záměrně zarůst biofilmem a takto imobilizované mikroorganismy pak provádějí příslušné žádoucí přeměny (např. rozklad organických látek v odpadní vodě).

Vznikem biofilmu se mikroorganismy dostávají do odlišného fyziologického stavu. Obvykle se v biofilmech uplatňuje **quorum sensing**, tedy fyziologická odpověď mikroorganismů na zvýšenou koncentraci buněk. Buňky začnou produkovat pojivo a své chování a metabolismus podřizují celému společenstvu. Např. buňky v kontaktu s podkladem se snaží na tento co nejlépe upevnit, naopak buňky na povrchu plní spíše obranné funkce.

V biofilmech je vysoká koncentrace mikrobiálních buněk a díky tomu dochází k diferenciaci metabolismů. Na buňky v hlubších částech vrstvy se obvykle nedostanou všechny živiny z povrchu, protože jsou zkonzumovány výše umístěnými organismy. Běžné tak je, že povrchové mikroorganismy provádějí aerobní respiraci, zatímco mikroorganismy ve spod už žádný kyslík nemají a nezbyvá jim než fermentovat nebo provádět anaerobní respirace. Spodní buňky také často využívají odpadních produktů vyšších buněk a obvykle mají nižší metabolickou aktivitu.

8.9.4 MIKROBNÍ SPOLEČENSTVO V ŽALUDCÍCH SKOTU

Zažívací trakt vyšších organismů představuje dobré životní prostředí a proto je obýván bohatou mikroflórou. Ta nejenže těží z pravidelného přísunu živin, ale hostitelskému organismu obvykle vylepšuje trávení. Symbióza mezi přežvýkavci (skot, jeleni, velbloudi apod.) a jejich žaludeční mikroflórou je ale poměrně unikátní a umožňuje trávení stravy obsahující velký podíl celulózy. Přežvýkavci mají tři tzv. předžaludky: bachor (rumen), čepce (reticulum), kniha (slez) a jeden vlastní savčí žaludek nazývaný slez (abomasum). Přežvýkavci rostlinou stravu nejprve rychle hltají a hromadí v bachoru a teprve později ji v klidu přežvýkají a stráví.

Přežvýkavci sami nejsou schopni celulózu trávit, protože jim chybí celulólytické enzymy. Těmi ale disponují symbiózní mikroorganismy. Ty celulózu (polysacharid) postupně rozkládají až na glukózu (monosacharid), kterou dále fermentují až na organické kyseliny. Teprve ty představují vlastní potravu přežvýkavců. Zvíře kromě toho tráví i vlastní mikroorganismy, které představují cenný zdroj dalších látek, hlavně bílkovin, cukrů a vitamínů.

Když má přežvýkavec plný bachor, potravu pomalu přežvýkává a narušuje tak její mechanickou konzistenci. Tím se stává dostupnější pro mikrobiální rozklad, potrava se stává tekutou a postupně odtéká do dalších žaludků. Ve slezu a střevech pak probíhá normální savčí trávení pomocí vlastních enzymů zvířete.

Za rozklad celulózy není odpovědný jeden mikroorganismus, ale celé společenstvo. Různé skupiny mikroorganismů provádějí část metabolických procesů od celulózy až po organické kyseliny, jediný

mikroorganismus by to nezvládl. Společenstvo je druhově bohaté, najdeme tu bakterie, methanogenní archea, mikroskopické houby a četné prvoky. Zároveň je také velice početné (až 10^{12} mikroorganismů v 1 ml bachorové šťávy). V žaludcích skotu je anaerobní prostředí (vzhledem k vysoké koncentraci mikroorganismů je případně proniklý kyslík okamžitě spotřebován) a mikrobiální metabolismus je proto anaerobní, převážně fermentační. Rozklad rostlinné potravy lze rozdělit na několik podprocesů:

1. **Rozklad polysacharidů** provádí zejména bakterie, kvasinky a prvoci. Celulóza je štěpena na celobiózu (disacharid) a následně na glukózu. Hemicelulózy jsou rozkládány na disacharidy (např. xylobiózu) a následně na monosacharidy (hlavně xylózu a glukózu). Pektiny jsou štěpeny na galakturonovou kyselinu a doprovodné minoritní monosacharidy. Škrob je štěpen na maltózu a následně glukózu. Velkou roli v těchto procesech hrají extracelulární enzymy.
2. **Fermentaci sacharidů** provádí zejména anaerobní bakterie, které fermentují monosacharidy na nejrůznější fermentační produkty, hlavně kyselinu máselnou, octovou a propionovou a také plyny (hlavně vodík a oxid uhličitý).
3. **Transformaci plynů** provádí methanogenní archea, která převádí vodík a oxid uhličitý na methan.

Souhrnně je symbióza oboustranně prospěšná. Mikroorganismy získávají od zvířete pravidelný přísun kvalitních živin. Zvíře získává hodnotnější živiny z hůře stravitelné potravy, organické kyseliny z celulózy, vitamíny produkované mikroorganismy a četné další látky (bílkoviny, sacharidy apod.) ze strávených mikroorganismů.

8.9.5 SYMBIÓZA LUMINISCENČNÍCH BAKTERIÍ S MOŘSKÝMI ORGANISMY

Ve velkých hloubkách moří je absolutní tma. Schopnost aktivního svícení (luminiscence) proto může přinést organismu četné výhody proti konkurenci (při útoku, obranně, komunikaci apod.). Mnohé hlubokomořské organismy nemají ale vlastní schopnost svítit, nicméně si vytvořily zajímavou symbiózu s luminiscenčními bakteriemi (např. *Vibrio fischeri*), které tuto schopnost mají. Mají proto dokonce speciální orgány, ve kterých tyto bakterie bohatě vyživují (kultivují) a dosahují tak vysoké bakteriální koncentrace a vysoké intenzity světla. Vztah je oboustranně prospěšný. Bakterie získávají snadný přísun živin, organismus získává světlo.

U těchto luminiscenčních bakterií se projevuje zajímavá regulace svícení, které je zapínáno jen pokud jich je vysoká koncentrace (quorum sensing). Tato regulace umožňuje bakteriím šetřit energií. Luminiscence je energeticky náročný proces a pro bakterie nemá jiný význam než v získání symbiotického vztahu. Signálem symbiózy je vyšší koncentrace mikroorganismů, ke které přirozeně dochází právě jen ve světelných orgánech symbiotických organismů.