

Received: 2014.04.14
Accepted: 2014.08.21
Published: 2014.12.12

Archeony – drobnoustroje ciągle nieznane*

Archaeons – still unknown microorganisms

Magdalena Efenberger, Ewa Brzezińska-Błaszczyk, Karolina Wódz

Zakład Immunologii Doświadczalnej, Uniwersytet Medyczny w Łodzi

Streszczenie

Archaea są grupą mikroorganizmów opisanych przez Carla Woese w 1977 r. Chociaż pod względem ogólnej budowy archeony przypominają bakterie, to charakteryzują się unikalną strukturą ściany komórkowej oraz błony cytoplazmatycznej. Ściana komórkowa archeonów nie zawiera peptydoglikanu, a w glicerofosfolipidach budujących błonę komórkową są obecne wiązania eterowe - stabilniejsze od występujących u bakterii wiązań estrowych. Mikroorganizmy te mają ponadto pewne swoiste struktury zewnętrzne, takie jak: archaella, pile, haczyki i kaniule. Większość archeonów pozyskuje energię w warunkach beztlenowych z przetwarzania prostych związków nieorganicznych lub organicznych, przy czym niektóre z tych mikroorganizmów są zdolne do syntezy metanu w procesie znanym jako metanogeneza. Archeony rozmnażają się przez podział komórki lub w procesie przypominającym pączkowanie. Niektóre wyniki badań wskazują, że drobnoustroje te mogą przekazywać między sobą informacje genetyczną w procesach koniugacji, transdukcji i naturalnej transformacji. Archeony mogą tworzyć biofilmy, także z bakteriami. Niektóre archeony, w tym *Haloferax mediterranei* i *Sulfolobus islandicus* są zdolne do syntezy substancji przeciwdrobnoustrojowych zwanych archeocynami. W ostatnich latach nastąpił duży postęp w badaniach nad archeonami, jednak wciąż pozostają one słabo znaną grupą mikroorganizmów. W pracy przedstawiono najnowszą wiedzę na temat archeonów, skupiając się głównie na ich morfologii, metabolizmie i rozmnażaniu.

Słowa kluczowe: *Archaea* • drobnoustroje metanogenne • metanogeneza • ekstremofile • halofile • termofile

Summary

Archaea is a group of microorganisms described by Carl Woese in 1977. Although *Archaea* have a similar cellular organization to bacteria, their cell wall and cell membrane are quite unique. Archaeal cell wall lacks peptidoglycan and cell membrane is composed of ether-lipids which are far more stable than bacteria-specific ester-lipids. Besides, *Archaea* have some specific external structures, like: archaella, pili, hami and cannulae but their exact functions are still unclear. Most of *Archaea* obtain energy via anaerobic processes of simple inorganic or organic compounds, however some of these organisms are also able to generate methane in the process known as methanogenesis. They reproduce by cell division or budding-like process and some studies demonstrated the mechanisms of genetic transfer such as conjugation, transduction and natural transformation for the *Archaea*. They are capable of forming biofilms also in interaction with bacteria. Some archaeons, such as *Haloferax mediterranei* and *Sulfolobus islandicus* can synthesize antimicrobial agents which are called archaeocins. In recent years huge progress has been made in understanding of *Archaea* but many aspects of their biology remain still unknown. In this review, we present recent advances in *Archaea* biology focusing mainly on archaeal morphology, metabolism and reproduction.

Keywords: *Archaea* • methanogenic microorganisms • methanogenesis • extremophiles • halophiles • thermophiles

*Praca finansowana przez Uniwersytet Medyczny w Łodzi (grant nr 503/6-164-01/503-01).

Full-text PDF: <http://www.phmd.pl/fulltxt.php?ICID=1131697>

Word count: 5188

Tables: –

Figures: –

References: 117

Adres autorki: prof. dr hab. Ewa Brzezińska-Błaszczyk, Zakład Immunologii Doświadczalnej, Uniwersytet Medyczny w Łodzi, ul. Pomorska 251, 92-213 Łódź; e-mail: ewab@csk.umed.lodz.pl

WPROWADZENIE

Rozwój technik biologii molekularnej i ich zastosowanie w badaniach filogenetycznych pozwolił na lepsze poznanie ewolucji organizmów żywych. Do lat 70 XX w. wszystkie organizmy żyjące na Ziemi były zaklasyfikowane, na podstawie analizy cech morfologicznych, do dwóch grup - prokariotów, do których zaliczano bakterie i sinice oraz eukariotów, do których zaliczano grzyby, rośliny i zwierzęta. W 1970 r. Carl Woese, amerykański mikrobiolog i fizyk, postanowił wykorzystać nowoczesną metodykę biologii molekularnej i na podstawie analizy sekwencji nukleotydowej genu 16S rRNA ponownie zanalizować klasyfikację bakterii. W trakcie prac badano genomy kilkuset gatunków bakterii, w tym także bakterii beztlenowych syntetyzujących metan (bakterie metanogenne). Wyniki przeprowadzonych badań okazały się niezwykle intrygujące, a nawet zaskakujące. Zaobserwowano bowiem, iż w sekwencji nukleotydowej genu 16S rRNA drobnoustrojów metanogennych nie ma długiego fragmentu charakterystycznego dla wszystkich bakterii. Wyniki przeprowadzonych badań opublikowano w 1977 r.; wskazano, iż drobnoustroje metanogenne należy sklasyfikować jako odrębną grupę organizmów [8,108,109]. Badacze zaproponowali utworzenie odrębnego królestwa organizmów żywych - *Archaeobacteria*, do którego zaliczyli drobnoustroje metanogenne, takie jak *Methanosarcina barkeri*, *Methanobacterium thermoautotrophicum*, *Methanobacterium ruminantium* szczep M-1, *Methanobacterium* sp. szczep JR-1 [7,111]. Początkowo koncepcja ta nie zyskała pełnej akceptacji społeczności naukowej. Jednak dalsza analiza sekwencji genu 16S rRNA oraz kolejne badania nad pokrewieństwem filogenetycznym organizmów żywych potwierdziły rezultaty wcześniejszych badań. W 1990 r. Woese i wsp. wprowadzili pojęcie domeny jako jednostki taksonomicznej wyższej od królestwa i zaproponowali podział świata organizmów żywych na trzy domeny: *Bacteria*, *Eucarya* i *Archaea* [110]. Podział ten obowiązuje do dnia dzisiejszego. Badania na poziomie genetycznym wskazały, że u drobnoustrojów z domeny *Archaea* - archeonów - istnieje zestaw unikalnych genów, stanowiących 9-15% całego genomu, kodujących białka o nieznannej do dzisiaj funkcji. Obserwacje te zdecydowanie potwierdzają tezę, iż archeony są całkowicie odrębną grupą organizmów żywych o odmiennej drodze ewolucyjnej niż bakterie. Białka kodowane przez te unikatowe geny nie mają homologów wśród białek bakteryjnych i eukariotycznych, a ich funkcja nie jest jeszcze znana [34].

Archeony pod względem ogólnej budowy przypominają bakterie. W cytoplazmie nie mają mitochondriów, retikulum endoplazmatycznego, lizosomów, aparatu Golgiego; brak jest także błony jądrowej. Komórkę otacza przeważnie ściana komórkowa i błona komórkowa, a u wielu archeonów jest także obecna warstwa S. Należy jednak podkreślić, iż budowa tych struktur jest wyraźnie odmienna od ich budowy u bakterii. Archeony mają szczególne i bardzo charakterystyczne struktury zewnętrzne - archaella, pile, kaniule i haczyki [73]. Drobnoustroje te cechują się również dużą naturalną opornością na antybiotyki, obecnością niespotykanych gdzie indziej nukleotydów w cząsteczkach tRNA oraz nietypową strukturą polimerazy RNA zależnej od DNA. Istotnym wydaje się również, że chociaż geny związane z metabolizmem i podziałami komórkowymi przypominają te u bakterii, to geny uczestniczące w procesach transkrypcji, translacji i replikacji są bardziej zbliżone do eukariotycznych [15].

Drobnoustroje zaliczane do archeonów występują w bardzo różnorodnych środowiskach, przy czym bardzo często zamieszkują w warunkach wyjątkowo ekstremalnych. Stanowią typową mikroflorę gleby, oceanów, mórz, jezior. Wiele z nich należy do grupy termofilów i hipertermofilów, ponieważ żyją w wodach o wyjątkowo wysokiej temperaturze - gorące źródła, położone na dnie oceanów kominy hydrotermalne. Inne archeony są typowymi psychrofilami i psychrotrofami żyjącymi w wodach lub glebie w temperaturach zbliżonych do 0°C. Wśród archeonów znajdują się organizmy halofilne, rozwijające się w miejscach o wyjątkowo dużym zasoleniu, a także żyjące w środowiskach o ekstremalnie niskim lub wysokim pH (acidofile i alkalofile). Niezwykle ciekawą grupą archeonów są beztlenowce wytwarzające metan (archeony metanogenne) zamieszkujące w osadach dennych zbiorników wodnych, na bagnach, torfowiskach i w kopalniach [17,22]. Archeony metanogenne są także składnikiem mikrobiomu wielu zwierząt i człowieka. Metanogeny kolonizują szczególnie przewód pokarmowy, w tym jelito grube [23,63].

Zakłada się, że pierwsze oznaki życia na Ziemi pojawiły się prawdopodobnie 3,5 - 4 miliarda lat temu. W panujących wtedy niezwykle trudnych i ekstremalnych warunkach prawdopodobnie mogły się rozwijać jedynie beztlenowe chemolitoautotroficzne organizmy hipertermofilne. Istnieją teorie, że tymi organizmami mogły

być właśnie archeony [97]. Są także hipotezy, że archeony, szczególnie metanogenne, mogą być obecne na Marsie, gdzie życie wydaje się niemożliwe. Na tej planecie wykryto pewne ilości metanu [29], którego źródłem mogłyby być m.in. archeony metanogenne. Atmosfera Marsa zawiera bowiem duże ilości CO₂ i niewielkie ilości H₂, gazów stanowiących substraty do syntezy metanu przez archeony.

Woese i wsp. [110] zaproponowali podział domeny *Archaea* na dwa królestwa (dzisiaj typy): *Euryarchaeota* oraz *Crenarchaeota*. Typ *Euryarchaeota* obejmuje zróżnicowaną grupę archeonów; zaliczono tu archeony termofilne, psychrofilne, metanogenne, a także halofilne i acidofilne. Typ *Euryarchaeota* podzielono na 7 klas (*Methanobacteria*, *Methanococci*, *Halobacteria*, *Thermoplasmata*, *Thermococci*, *Archaeoglobi*, *Methanopyri*), w tym 9 rzędów, 16 rodzin i 55 rodzajów. Typ *Crenarchaeota* obejmuje tylko jedną klasę - *Thermoprotei*, a w tym 4 rzędy, 6 rodzin i 25 rodzajów. Do typu *Crenarchaeota* należą przede wszystkim archeony hipertermofilne. W 1996 r. w gorących źródłach Parku Narodowego Yellowstone wykryto sekwencje rRNA archeonów niepasujące do dwóch opisanych wcześniej typów. Zaproponowano więc utworzenie trzeciego typu - *Korarchaeota* [11]. W 2008 r. opisano genom pierwszego i jedyne go znanego dotychczas archeonu należącego do tej grupy - *Candidatus Korarchaeum cryptofilum* [25]. W 2002 r. opisano małe (średnica około 400 nm) kuliste archeony żyjące prawdopodobnie w symbiozie z dużymi kulistymi archeonami rodzaju *Ignicoccus*. Sekwencja nukleotydów genu 16S rRNA tego małego archeonu okazała się homologiczna jedynie w 69-83% w stosunku do sekwencji u opisanych wcześniej trzech pozostałych typów (*Euryarchaeota*, *Crenarchaeota*, *Korarchaeota*). Uwzględniono więc czwarty typ archeonów o nazwie *Nanoarchaeota*, a jej jedynym opisanym do dzisiaj przedstawicielem jest *Nanoarchaeum equitans*. Drobnoustrój ma jeden z najmniejszych poznanych u archeonów genomów; składa się z około 500 000 par zasad (500 kbp) [45]. W 2008 r. wprowadzono kolejną zmianę w klasyfikacji archeonów. Analiza sekwencji nukleotydów genu 16S rRNA oraz sekwencji aminokwasowej białek rybosomalnych archeonu *Cenarchaeum symbiosum* wykazała, że drobnoustrój ten mylnie zaliczono do typu *Crenarchaeota*. Wyróżniono więc piąty typ archeonów - *Thaumarchaeota*, do którego zaliczono wszystkie mezofilne gatunki *Cenarchaeota* cechujące się zdolnością utleniania amoniaku [85]. Interesujące są informacje, że u przedstawicieli *Thaumarchaeota* - *Cenarchaeum symbiosum* i *Nitrosopumilus maritimus* - jest obecna, charakterystyczna dla eukariontów, topoizomeraza IB [13].

MORFOLOGIA ARCHEONÓW

Komórki archeonów mają kształt kulisty (ziarniaki), cylindryczny (pałeczki), spiralny lub nieregularny i mogą występować pojedynczo lub też tworzyć większe ugrupowania. Ziarniaki występują jako dwoinki, łańcuszki i grona, a pałeczki mogą tworzyć łańcuszki.

Niektóre archeony budują wyjątkowo duże nitkowate skupiska. *Staphylothermus marinus* tworzy grona składające się nawet ze 100 komórek. Średnica komórek archeonów waha się w granicach 0,1-15 µm, ale najczęściej wynosi około 1 µm, natomiast długość waha się w granicach 0,1-20 µm, chociaż komórki *Candidatus Korarchaeum cryptofilum* mogą osiągać nawet 100 µm długości [14,25,28,50,54,69]. Wyjątkowy kształt mają komórki *Haloquadratum walsbyi*; są prostokątne lub kwadratowe o wymiarach 2 µm na 2-4 µm i grubości jedynie 0,25 µm [98]. Ciekawą grupę stanowią archeony z rodzaju *Pyrobaculum*; organizmy te mają kształt prawie prostokątnych pałeczek o długości 1,5-8 µm i szerokości 0,5 µm, przy czym mogą tworzyć ugrupowania w kształcie litery V [46]. Komórki niektórych archeonów są pleomorficzne z powodu braku ściany komórkowej. Do tej grupy należą archeony klasy *Thermoplasmata*, w tym *Ferroplasma acidiphilum* i *Thermoplasma* sp. [32,33].

Ściana komórkowa archeonów ma unikalną budowę, całkowicie odmienną od budowy ściany komórkowej u bakterii. Nie zawiera bowiem peptydoglikanu (mureiny) [14,46], a jej sztywność i stabilność jest warunkowana obecnością innych polimerów. U wielu metanogenów jest to specyficzny polimer - pseudomureina. Pseudomureina nie zawiera D-aminokwasów oraz kwasu N-acetylmuraminowego, natomiast jest zbudowana z kwasu N-acetyltaloazaminouronowego i N-acetyloglukozaminy połączonych wiązaniem β-1,3-glikozydowym [51,54]. U metanogenów z rodzaju *Methanosarcina* polimerem ściany komórkowej jest metanochondroityna zawierająca N-acetylo-D-galaktozaminę i kwas D-glukuronowy lub D-galakturnowy w stosunku 2:1 oraz niewielkie ilości D-glukozy i śladowe ilości D-mannozy [53]. Metanochondroityna budową przypomina jeden z glikozaminoglikanów, tj. siarczan chondroityny, będący typowym polimerem występującym w tkance chrzęstnej u kręgowców. Głównym polimerem ściany komórkowej archeonów halofilnych *Halococcus morrhuae* jest heteropolisacharyd zbudowany z monosacharydów (glukoza, mannoza, galaktoza), kwasów uronowych (kwas glukuronowy, kwas galakturonowy), N-acetyloaminocukrów (N-acetyloglukozamina, N-acetylogalaktozamina) i glicyny. Glicyna pełni funkcję mostka łączącego grupę aminową glukozaminy z grupą karboksylową kwasu uronowego w łańcuchach heteropolisacharydu. Do heteropolisacharydu jest przyłączonych ponadto wiele grup siarczanowych związanych z grupami hydroksylowymi kwasu uronowego, galaktozy lub galaktozaminy [94]. W ścianie komórkowej archeonów alkalofilnych *Natronococcus occultus* jest obecny polimer o masie cząsteczkowej 54 kDa. Polimer ten jest zbudowany z łańcucha poli-γ-L-glutaminianu składającego się z 60 monomerów. Do tego łańcucha, poprzez wiązanie N-amidowe, mogą być przyłączone dwa rodzaje oligosacharydów zbudowanych z N-acetylogalaktozaminy i glukozy lub N-acetyloglukozaminy i kwasu galakturonowego [75]. Należy podkreślić jednak, iż niektóre archeony nie mają ściany komórkowej [32,33].

Zdecydowana większość archeonów ma powierzchniową warstwę S o grubości 5-25 nm, która otacza komórkę, chroni ją przed niekorzystnymi zmianami w środowisku oraz pomaga zachować kształt. U archeonów niemających ściany komórkowej warstwa S stanowi jedyną warstwę ochronną komórki. W większości przypadków warstwa S jest połączona z błoną komórkową, ale u niektórych archeonów warstwa S jest związana z polisacharydem, np. pseudomureiną. Warstwa S jest zbudowana, podobnie jak u niektórych bakterii, z białek i/lub glikoprotein charakteryzujących się dużą zawartością aminokwasów kwaśnych i hydrofobowych. Do cząsteczek białek/glikoprotein mogą być przyłączone reszty cukrowe związane z aminokwasami wiązaniem O-glikozydowym lub N-glikozydowym. U archeonów występuje nawet 31 miejsc glikozylacji, przy czym dominują wiązania N-glikozydowe [86]. U niektórych archeonów warstwa S jest złożona z białek ułożonych na dwóch poziomach [103]. Sieć krystaliczną warstwy S archeonów charakteryzuje symetria ukośna (1 lub 2 podjednostki), kwadratowa (4 podjednostki) lub, najczęściej, heksagonalna (3 lub 6 podjednostek) [4,50,103]. Podjednostki te są ułożone w odstępach 10-36 nm. W warstwie S znajdują się także pory o średnicy 2-8 nm, które zajmują nawet 70% całej powierzchni.

Nieliczne archeony mają dodatkowo otoczki zbudowane z substancji polimerycznych wydzielanych poza-komórkowo, najczęściej polisacharydów i/lub białek. Występowanie otoczek stwierdzono u archeonów *Sulfolobus solfataricus* i *Haloferax mediterranei*. Polisacharydowe otoczki *Sulfolobus solfataricus* są zbudowane z glukozy, galaktozy, mannozy oraz N-acetyloglukozaminy, a otoczki *Haloferax mediterranei* z mannozy i kwasu 2-acetamido-2-deoksyglukuronowego [83,115]. Komórki *Methanopyrus kandleri* pokryte są lepkiem, klejącym śluzem, który prawdopodobnie pomaga w tworzeniu kolonii [54]. U ekstremalnie halofilnego archeonu *Haloquadratum walsbyi* występuje dodatkowo unikatowa kapsuła, stanowiąca najbardziej zewnętrzną warstwę komórki. Zbudowana jest z białka o wyjątkowo dużej masie cząsteczkowej - halomucyny, białka homologicznego do mucyn występujących u wielu ssaków. Prawdopodobnie osłona ta pełni funkcję rezerwuaru wody [99].

Błona komórkowa archeonów ma niespotykaną u innych organizmów strukturę, chociaż - podobnie jak u bakterii i eukariontów - jest zbudowana z glicerofosfolipidów. U archeonów w skład fosfolipidów wchodzi L-glicerol, a nie jak u pozostałych organizmów żywych D-glicerol. W błonie cytoplazmatycznej archeonów występuje glicerolo-1-fosforan (a nie glicerolo-3-fosforan), do którego w pozycjach sn-2 i sn-3 są przyłączone rozgałęzione łańcuchy izoprenoidowe. Izoprenoidy są przyłączone do glicerolo-1-fosforanu przez wiązania eterowe (a nie wiązania estrowe). Występowanie wiązań eterowych w glicerofosfolipidach budujących błonę cytoplazmatyczną archeonów wydaje się niezwykle ważne. Wiadomo, że połączenia eterowe są bardziej stabilne niż estrowe, co może tłumaczyć dlaczego wiele archeonów jest zdol-

nych do zasiedlania środowisk o wyjątkowo wysokich temperaturach, a także środowisk o bardzo niskim lub bardzo wysokim wskaźniku pH [35]. U archeonu *Methanopyrus kandleri* izoprenoidowe lipidy są połączone z dwoma, trzema a nawet pięcioma resztami cukrowymi glukozy, mannozy lub galaktozy [35]. Najpowszechniej spotykany wśród archeonów lipid diety fitanylowy (archaeol) zawiera resztę fitanylową składającą się z 20 atomów węgla, ale występują także lipidy, których reszty fitanylowe zawierają 25 atomów węgla. Błony cytoplazmatyczne niektórych archeonów są zbudowane z lipidów zawierających nawet cztery wiązania eterowe, tj. tetraeterów fitanylowych. W lipidach tych dwie cząsteczki fosfoglicerolu związane są z resztami difitanyłowymi zawierającymi aż 40 atomów węgla w cząsteczce. Reszty difitanylowe mogą mieć budowę liniową (kaldarchaeol) lub tworzyć cykliczne pierścienie (krenarchaeol). Tetraetery fitanylowe opisano u archeonów termofilnych *Sulfolobus solfataricus* i *Metallosphaera sedula* [20,43]. Obecność tetraeterowych lipidów tłumaczy, dlaczego błona komórkowa wielu archeonów jest zbudowana z pojedynczej warstwy fosfolipidów, podczas gdy u innych organizmów żywych składa się z podwójnej warstwy fosfolipidów.

W błonie komórkowej niektórych archeonów halofilnych znajdują się związki o barwie fioletowej, czerwonej lub purpurowej. U *Halobacterium halobium*, *Halobacterium salinarum*, *Haloquadratum walsbyi* w błonie cytoplazmatycznej znajduje się głównie barwnik czerwony z grupy karotenoidów - bakterioruberyna [1,49,98]. U *Halobacterium halobium* w błonie występuje barwnik purpurowy - bakteriorodopsyna; białko to stanowi aż 75% całkowitej masy „purpurowej błony komórkowej” [31].

U większości archeonów przestrzeń zawarta między błoną cytoplazmatyczną a warstwą S przypomina przestrzeń periplazmatyczną bakterii. U *Ignicoccus hospitalis* periplazma znajduje się między dwoma błonami cytoplazmatycznymi. Wewnętrzna błona cytoplazmatyczna jest falista. Przestrzeń periplazmatyczna ma różną szerokość, 35-400 nm i jest wypełniona okrągłymi pęcherzykami periplazmatycznymi o średnicy 30-90 nm; wyjątkowo pęcherzyki są wydłużone i osiągają długość 300 nm. Interesujące, periplazma *Ignicoccus hospitalis* ma olbrzymią objętość w porównaniu z objętością cytoplazmy; stosunek objętości periplazmy do cytoplazmy wynosi około 300%. U archeonów z rodzaju *Metallosphaera*, *Pyrolobus* i *Pyrobaculum* stosunek ten wynosi odpowiednio 0,06, 0,2 i 30% [91].

Wiele drobnoustrojów z domeny *Archaea* ma zewnątrz-komórkowe organella ruchu, które początkowo przez analogię do organelli ruchu występujących u bakterii, nazywano wiciami. Obecnie wiadomo, że organella mają budowę odmienną nie tylko od budowy bakteryjnych wici, ale także od budowy rzęsek charakterystycznych dla wielu komórek organizmów eukariotycznych. Organella te nazywano archaellami [48]. Archaellum jest zbu-

dowane z rdzenia oraz filamentu. W przeciwieństwie do bakteryjnych rzęsek archaella nie mają pierścieni umożliwiających zakotwiczenie w błonie i ścianie komórkowej. Sposób zakotwiczenia archaellum w komórce nie jest jeszcze dokładnie opisany. Wydaje się jednak, że w tym procesie mogą brać udział swoiste białka obecne jedynie u archeonów. Filament archaellum ma średnicę 10-14 nm i charakterystyczną strukturę prawoskrętnej helisy [57,101]. Filament jest zbudowany z białek archaelin, które mogą się łączyć z resztami cukrowymi za pośrednictwem azotu [107]. Interesujące wydaje się odkrycie, że archaella są w istocie bardziej podobne do bakteryjnych pili typu IV niż bakteryjnych wici. Istnieje bowiem wysoki stopień homologii w sekwencji aminokwasowej archaeliny oraz białek budujących pile typu IV, natomiast wyjątkowo niski między sekwencjami archaeliny i flageliny bakterii. Archaeolina ma bowiem silnie konserwatywną sekwencję aminokwasową na N-końcu dojrzałego białka, czym przypomina bakteryjne pile typu IV [26]. Mechanizm wydzielania poza komórkę białek budujących archaellum oraz bakteryjne pile typu IV jest podobny. Białka są syntetyzowane w postaci prebiałek z krótkimi aminokwasowymi sekwencjami sygnałowymi. Peptyd sygnałowy jest rozpoznawany i odcinany przez swoistą peptydazę, dzięki czemu powstaje funkcjonalne białko, które jest wydzielane poza komórkę. Badania nad aktywnością peptydazy u *Methanococcus voltae* i *Sulfolobus solfataricus* wykazały, że enzym ten należy do grupy proteaz serynowych i wymaga do swojej aktywności dwóch reszt kwasu asparaginowego w centrum aktywnym, podobnie jak w przypadku bakteryjnej peptydazy prepilinowej typu IV. Proces ten jest wysoce energochłonny, a energia jest uzyskiwana w wyniku hydrolizy ATP [10,100]. Interesujące jest, że archaella pełnią nie tylko rolę organelli ruchu archeonów, ale także umożliwiają adhezję tych drobnoustrojów do powierzchni i kontakt między komórkami, a w konsekwencji tworzenie biofilmów [57,96]. Archaella występują w wielu gatunków archeonów, szczególnie z grupy *Crenarcheota* i *Euryarcheota*, ale ich liczebność i rozmieszczenie jest bardzo różne. Na przykład u *Methanococcus jannaschii* organella te są skupione w dwóch wiązkach położonych na jednym biegunie komórki, utworzonych przez liczne archaella o długości nieprzekraczającej 5 µm [50]. U *Sulfolobus solfataricus* archaella są liczne i rozmieszczone pojedynczo na całej komórce [101].

U archeonów występują również inne zewnątrzkomórkowe organella, czyli pile [56,105]. Nieliczne, jak dotychczas, badania wydają się wskazywać, iż chociaż białka tworzące pile u bakterii i archeonów są podobne, to struktura tych organelli jest odmienna. Dwie podjednostki tworzące pile archeonów są upakowane w formie pierścieni i/lub helisy [105]. Pile archeonów biorą udział w agregacji komórek i tworzeniu biofilmów [40]. Niezwykle ciekawe wydają się informacje, że u archeonów mogą występować dwa rodzaje pili. W warunkach wysokiego natężenia promieniowania UV dochodzi do tworzenia Ups pili; dzięki nim komórki tworzą agregaty, co pozwala na zwiększoną wymianę materiału

genetycznego i ułatwioną naprawę DNA. Tworzenie tych organelli opisano u *Sulfolobus solfataricus* i *Sulfolobus acidocaldarius* [2,30]. U *Sulfolobus acidocaldarius* w środowisku bogatym w składniki odżywcze mogą się tworzyć długie, proste filamenty - Aap pile, które nie tylko umożliwiają adhezję komórek do różnych powierzchni, ale także biorą udział w tworzeniu rozbudowanej struktury biofilmów. Aap pile umożliwiają ponadto optymalną wymianę płynów i składników odżywczych między komórkami [39,40].

U archeonów *Sulfolobus solfataricus* odkryto struktury przypominające pilus - „bindosome”. Organellum to umiejscowione w błonie komórkowej lub zintegrowane z warstwą S jest połączone z pięcioma białkami (trzy prepiliny typu IV, ATP-aza oraz białko transbłonowe wiążące cukier) i najprawdopodobniej pełni ważną rolę w pobieraniu przez komórki cukrów [116,117].

Kolejną interesującą strukturą zewnątrzkomórkową archeonów są haczyki („hami”). Obecność takich organelli opisano u archeonów żyjących w zimnych, siarkowych mokradłach Sippenauer Moor w Niemczech. Są to białkowe, helikalne wypustki o masie cząsteczkowej około 120 kDa, długości 1-3 µm i średnicy 7-8 nm. Wyglądem przypominają drut kolczasty, ponieważ od filamentu, w odstępach co 46 nm, odchodzą trzy kolce o średnicy 4 nm każdy, a wierzchołek filamentu to trójka kolców o łącznej średnicy 60 nm. Pojedyncza komórka zawiera około 100 haczyków, które wykazują dużą stabilność w szerokim zakresie temperatur (0-70°C) oraz pH (0,5-11,5). Prawdopodobnie te organella odgrywają ważną rolę w tworzeniu biofilmów [42,70].

Unikalną strukturą powierzchniową archeonów z rodzaju *Pyrodictum* są kaniule - puste rurki o średnicy zewnętrznej 25 nm. Zbudowane są z trzech glikoprotein o masach cząsteczkowych 20, 22 i 24 kDa i identycznych sekwencjach 25-aminokwasowych na N-końcu. Kaniule są połączone z przestrzenią periplazmatyczną komórki, ale nie z cytoplazmą. Struktury te są odporne na działanie wysokich temperatur i środków denaturujących. W wyniku podziałów komórkowych *Pyrodictum abyssi* TAG11 dwie potomne komórki pozostają połączone za pomocą kaniul. W wyniku kolejnych podziałów tworzy się coraz gęstsza sieć komórek połączonych kaniulami, a łączna długość kaniul może wynosić 30-150 µm. Tempo wydłużania się kaniul wynosi 1,0-1,5 µm/min. Rola kaniul nie jest jeszcze poznana. Być może biorą udział w wymianie składników odżywczych lub materiału genetycznego między poszczególnymi komórkami; mogą mieć również znaczenie we wzroście *Pyrodictum sp.* Nie jest także wykluczona ich rola w procesach adhezji [44,74]. U *Ignicoccus hospitalis* opisano niespotykane u innych archeonów filamenty nazwane włóknami Iho670. Są to niezwykle delikatne filamenty o średnicy około 14 nm, osiągające długość nawet 20 µm. Zbudowane są z białka o masie cząsteczkowej 33 kDa i wykazują podobną do filamentów archaellum symetrię budowy, ale ich rola jest wciąż nieznana [71,113].

Cytoplazma komórek archeonów, podobnie jak u bakterii, nie jest podzielona systemem błon; nie ma retikulum endoplazmatycznego, aparatu Golgiego, mitochondriów i lizosomów. Znajdują się natomiast liczne rybosomy [50,98]. Są to rybosomy 70S składające się z dwóch podjednostek – dużej (50S) zawierającej dwie cząsteczki rRNA (5S rRNA i 23S rRNA) oraz małej (30S) zawierającej jedną cząsteczkę rRNA (16S rRNA). W skład rybosomów wchodzi również 50-70 białek. Interesująca wydaje się obserwacja, że sekwencja białek rybosomalnych występujących u archeonów jest podobna do sekwencji białek eukariotycznych [5,12]. W cytoplazmie są umiejscowione także proteasomy 20S zbudowane z czterech pierścieni złożonych z siedmiu podjednostek. U archeonów brak jest ubikwityny, a białka są znakowane małymi ubikwitynopodobnymi białkami SAMP. Odpowiednikiem proteasomu 19S jest kompleks PAN zbudowany z 6 ATP-az [47,64].

W komórkach archeonów brak jest błony jądrowej, a materiał genetyczny jest ściśle upakowany w postaci nukleoidu. Co istotne, DNA nawinięty jest na tetramer histonowy zbudowany z 4 białek histonowych [3,106]. Stopień upakowania DNA zależy od fazy wzrostu archeonów. W fazie intensywnego wzrostu wykładniczego u większości komórek nukleoid jest zorganizowany w złożone, nitkowate sieci, a w końcowej fazie stacjonarnej wzrostu nukleoid charakteryzuje się bardziej zwartą strukturą, prawdopodobnie z powodu spadku tempa transkrypcji i translacji [60]. Nośnikiem informacji genetycznej są również plazmidy, pozachromosomowe DNA zdolne do samoreplikacji, autonomiczne lub zintegrowane z chromosomem. Plazmidy archeonów występują w postaci kolistej, w różnej liczbie. U niektórych archeonów stwierdzono obecność plazmidów kryptycznych. U archeonów *Sulfolobus sp.* NOB8H2 odkryto plazmid koniugacyjny, który może być przekazywany w wyniku koniugacji między komórkami archeonów. Występuje on w wyjątkowo dużej liczbie kopii, tj. 20-40 na komórkę [95]. U archeonów halofilnych *Haloferax volcanii* obserwowano megaplazmidy: pHV1 wielkości 86 kbp, pHV3 wielkości 442 kbp oraz największy pHV4 wielkości 690 kbp [36]. Wydaje się także niezwykle ważne, że niektóre archeony mają tzw. minichromosomy, czyli megaplazmidy wielkości 365 kbp i 191 kbp, które zawierają geny umożliwiające funkcjonowanie komórki. Takie plazmidy wykryto u archeonów *Halobacterium sp.* NRC-1 [19].

Niektóre archeony halofilne, szczególnie z rodziny *Halobacteriaceae*, w cytoplazmie mają pęcherzyki gazowe – puste struktury zbudowane z podjednostek białkowych [16,77,98,99]. Pęcherzyki te są długości 0,2-1,5 μm , a ich średnica wynosi około 0,2 μm . Przeważnie mają kształt cylindryczny lub wrzecionowaty, chociaż u *Halobacterium salinarum* dominują pęcherzyki o kształcie cytryny [76]. Ich liczebność jest wysoka; w jednej komórce *Halobacterium salinarum* znajduje się nawet 80 pęcherzyków gazowych [38]. Rola pęcherzyków/wakuoli gazowych nie jest jeszcze do końca poznana [79]. U *Haloquadratum walsbyi* w cytoplazmie znajdują się ziarna poli-b-hydroksyalkanianu (PHA) [16], a także bardzo liczne ziarna poli-b-hydroksymaślanu (PHB) [99].

METABOLIZM ARCHEONÓW

Większość archeonów należy do grupy drobnoustrojów żywych, ale niedających się hodować na podłożach sztucznych (viable but nonculturable; VBNC). Jest więc oczywiste, że procesy metaboliczne mikroorganizmów z domeny *Archaea* są jeszcze słabo poznane. Znacznie więcej wiadomo przy tym o sposobach pozyskiwania energii niż o reakcjach metabolicznych.

Zdecydowana większość archeonów pozyskuje energię w warunkach beztlenowych z przekształcania prostych związków nieorganicznych lub organicznych. Najlepiej poznano unikalny proces metanogenezy, w którym energia użyteczna biologicznie jest zdobywana podczas syntezy metanu z różnych substratów. Większość archeonów metanogennych jako substraty dla tego procesu wykorzystuje CO_2 i H_2 [6,50,54,69]. W niektórych przypadkach donorem wodoru może być metanol, propanol, butanol lub mrówczan [93]. Ciekawą grupę stanowią archeony z rodzaju *Methanosarcina*, które w przeciwieństwie do pozostałych archeonów, mają aż trzy szlaki metanogenezy, a dany substrat mogą wykorzystywać w zależności od jego dostępności. Gdy w środowisku dostępne są różne substraty, do zdobycia energii w procesie wytworzenia metanu archeony *Methanosarcina sp.* w pierwszym rzędzie wykorzystują związki prostsze (CO_2 i H_2) i dopiero po ich wyczerpaniu uzyskują energię w procesie dekarboksylacji octanów czy też redukcji metanolu [6,27]. Należy podkreślić, że proces metanogenezy może zachodzić w szerokim zakresie temperatur, a jego wydajność zależy od warunków środowiska życia poszczególnych archeonów. Metan jest syntetyzowany głównie przez hipertermofilne gatunki, np. *Methanococcus jannaschii*, który wytwarza metan w temperaturze 90°C i *Methanopyrus kandleri* [54,68]. Jednak synteza metanu może przebiegać także w znacznie niższych temperaturach. Mezofilny gatunek *Methanoculleus submarinus* syntetyzuje metan w postaci hydratów już w temperaturze 15-16°C [67]. Zrozumiałe jest, że metanogeny, syntetyzując metan z różnych prostych związków nieorganicznych i organicznych, odgrywają istotną rolę w obiegu węgla w przyrodzie.

Niektóre archeony są zdolne do zdobywania energii w procesie utleniania metanu, czyli tzw. odwróconej metanogenezy. Metan utleniany jest do wodorowęglanu lub CO_2 przy jednoczesnej redukcji siarczanów pełniących rolę akceptora elektronów. Reakcja taka możliwa jest dzięki oddziaływaniom symbiotycznym między archeonami oraz bakteriami redukującymi siarczany (*Desulfosarcina sp.* i *Desulfococcus sp.*) tworzącymi wspólnie biofilm [80]. Należy pamiętać, iż metan jest zaliczany do tzw. gazów cieplarnianych. Z ekologicznego punktu widzenia proces metanogenezy jest więc niekorzystny, bo zwiększa efekt cieplarniany, natomiast reakcje utleniania metanu prowadzą do redukcji ilości tego gazu w atmosferze.

Oprócz metanu, alkoholi i octanów archeony pozyskują energię z przetwarzania innych związków organicznych w warunkach beztlenowych. *Acidilobus aceticus* uzyskuje energię podczas przetwarzania nie tylko prostych związków organicznych, takich jak jabłczan, mrówczan, pirogronian, aminokwasy czy monosacharydy (glukoza, galaktoza, fruktoza), ale także związków bardziej złożonych - skrobi, celulozy, pektyn i innych polisacharydów [90]. Dzięki obecności „bindosome” *Sulfolobus solfataricus* jest zdolny do wykorzystywania wielu różnych cukrów, jako jedyne źródła węgla, m.in. monosacharydów (glukoza, arabinoza), disacharydów (celobioza, maltoza, laktoza, trehaloza). Białko transbłonowe jest aktywowane przez prepilinę i wiąże substrat, a energia z hydrolizy ATP jest wykorzystywana do transportu substratu przez błonę cytoplazmatyczną do wnętrza komórki [116,117]. Opisanano także archeony pozyskujące energię z metabolizmu związków aromatycznych. Drobnoustroje z rodzaju *Archaeoglobus* czerpią energię z redukcji aminokwasów aromatycznych - feniloalaniny i tryptofanu [84], *Ferroglobus placidus* wykorzystuje benzoesany, fenole, benzaldehydy lub kwas cynamonowy, przekształcając je do CO₂ przy jednoczesnej redukcji jonów Fe³⁺ do jonów Fe²⁺ [102].

Niezwykle interesujące wydaje się to, że archeony mogą uzyskiwać energię w wyniku oddychania siarczanowego. *Archaeoglobus* sp. redukuje siarczany (VI) do siarczanów (IV) a następnie do siarczków [84]. Niektóre archeony zdobywają energię przez redukcję, w warunkach beztlenowych, siarki elementarnej do H₂S [46,54,90]. *Haloferax mediterranei* i *Ferroglobus placidus* pozyskują energię za pośrednictwem oddychania azotanowego przez redukcję azotanów (V) do azotanów (III), tlenków azotu lub azotu cząsteczkowego. Jednocześnie mogą prowadzić reakcję denitryfikacji i uczestniczą tym samym, razem z niektórymi bakteriami, w obiegu azotu w przyrodzie [61,104].

Zdecydowanie mniej wiadomo o archeonach pozyskujących energię w warunkach tlenowych. Typowym przykładem oddychania tlenowego archeonów jest I etap reakcji nitryfikacji. Jony amonowe są utleniane do azotanów (III) przy jednoczesnym przeniesieniu elektronów z jonów amonowych na tlen. Taki sposób zdobywania energii obserwowano m.in. u *Nitrosopumilus maritimus* [52,112]. Inne archeony uzyskują energię w wyniku utleniania metali, np. *Ferroplasma acidophilum* utlenia jony Fe²⁺ lub jony Mn²⁺, przy czym wydajność energetyczna tego drugiego procesu jest znacznie niższa [32].

U większości archeonów substraty procesów energetycznych jednocześnie stanowią źródła węgla. Azot pozyskiwany jest natomiast w wyniku asymilacji lub rozkładu związków azotu. *Haloferax mediterranei* jest zdolny do asymilacji azotanów (V), które mogą stanowić dla niego jedyne źródło azotu [62]. *Methanococcus thermolithotrophicus* jest jedynym znanym dotychczas archeonem zdolnym do asymilacji azotu cząsteczkowego, przy czym proces ten jest wysoko energetyczny [65]. Źródłem azotu dla *Methanococcus maripaludis* są aminokwasy, co ciekawe zarówno w konfiguracji D, jak i L [41]. Niewiele wiadomo o sposo-

bach pozyskiwania fosforu i siarki. Ostatnie badania wskazują, że źródłem fosforu mogą być fosfoniany [21].

Wyjątkowo interesującą grupę stanowią archeony używające energię użyteczną biologicznie w procesie fotochemicznym odmiennym od klasycznej fotosyntezy. Jest to możliwe dzięki obecnym w purpurowej błonie cytoplazmatycznej bakteriorodopsynie i halorodopsynie. Bakteriorodopsyna pod wpływem światła zielonego zachowuje się jak pompa protonowa przenosząc protony z cytoplazmy poza komórkę i tym samym dostarczając komórce energii w postaci ATP [31]. Halorodopsyna pod wpływem światła zielonego zachowuje się jak pompa chlorkowa, a pod wpływem światła niebieskiego pełni funkcję pompy protonowej [9].

ROZMNAŻANIE ARCHEONÓW

Archeony rozmnażają się bezpłciowo przez podział komórki lub pączkowanie, wymieniają także materiał genetyczny w sposób podobny do transdukcji uogólnionej u bakterii, a także w procesie koniugacji i transformacji. Jest to możliwe, ponieważ archeony mają, podobnie jak bakterie, dodatkowy materiał genetyczny w postaci plazmidów.

Większość znanych dotychczas archeonów rozmnaża się przez podział komórek [54,69]. U przedstawicieli archeonów z typu *Euryarchaeota*, podobnie jak u bakterii, ważną rolę w procesie podziału komórkowego odgrywa białko FtsZ, stanowiące składnik cytoszkieletu. Białko to jest podobne do eukariotycznej tubuliny uczestniczącej w procesie mitozy przez tworzenie wrzeciona kariokinetycznego. Białko FtsZ bierze udział we wczesnym etapie podziału komórki i jest odpowiedzialne za budowę przegrody oddzielającej komórki siostrzane. W czasie podziału białko FtsZ umiejscawia się w centrum komórki, wiąże GTP i ulega stopniowej polimeryzacji tworząc tzw. pierścień Z (przegrodę) [78]. U archeonów z typu *Crenarchaeota* opisano inny mechanizm podziału komórkowego, odmienny niż u bakterii. Archeony te nie mają genu kodującego białko FtsZ, lecz geny kodujące białka cdV, które podobnie jak białka FtsZ, ulegają polimeryzacji i tworzą w centrum dzielącej się komórki pasmo oddzielające zreplikowany uprzednio materiał genetyczny. Powodują przy tym stopniowe obkurczenie komórki, aż do utworzenia dwóch komórek potomnych. Aktywność genów *cdv* jest regulowana przez promieniowanie UV, które powoduje zahamowanie podziałów komórkowych w odpowiedzi na degradację DNA. Stwierdzono także, że białka cdV są podobne do białek wchodzących w skład eukariotycznych kompleksów ESCRT-III (endosomal sorting complexes required for transport III) oraz VPS4A (vacuolar protein sorting-associated protein 4A) [59,92]. Interesujące wydaje się, że niektóre archeony, np. *Ignicoccus* sp., *Sulfolobus* sp. i *Pyrobaculum* sp. oraz pozbawiony ściany komórkowej *Ferroplasma acidophilum*, rozmnażają się w procesie przypominającym pączkowanie. Proces ten przebiega zazwyczaj z oddzieleniem się komórek

potomnych przez septy, jednak szczegóły tego procesu pozostają niejasne. Oddzielające się pączki mają zazwyczaj kształt cylindryczny lub pęcherzykowaty [14,28,46,91]. Na szczególną uwagę zasługują niektóre gatunki z rodzaju *Thermoplasma*, które najprawdopodobniej rozmnażają się przez wąskie strzępki [14].

Nieliczne badania wskazują na możliwość szerzenia się informacji genetycznej między archeonami w procesie koniugacji. Taki sposób przekazywania genów zaobserwowano dotychczas u archeonów z rodzaju *Sulfolobus*, które przekazują sobie plazmid PNOB8, ale w odróżnieniu od bakterii proces ten zachodzi nie między pojedynczymi komórkami, ale w dużych skupiskach, składających się z 2-30 komórek połączonych ze sobą za pomocą pili. Komórka będąca biorcą plazmidu może dalej przekazywać plazmid, który w czasie kolejnych koniugacji może ulegać mutacjom. Mechanizm koniugacji, zachodzący jednocześnie między wieloma komórkami, nie został dotychczas zaobserwowany u żadnych innych organizmów żywych [95]. U archeonów możliwa jest także wymiana genów w wyniku naturalnej transformacji, co powoduje rozprzestrzenianie się genów między populacjami archeonów. Proces ten jest opisany głównie u archeonów tworzących biofilmy [66]. Należy również podkreślić, że transdukcja genów u archeonów jest w zasadzie podobna do ogólnej transdukcji u bakterii, ale wektorami nie są bakteriofagi. Wykazano, że u *Methanococcus voltae* zastępują je cząsteczki wirusopodobne VTA (voltae transfer agent) przenoszące odporny na DNazy fragment DNA wielkości 4,4 kpz, pochodzący wyłącznie lub prawie wyłącznie z chromosomu archeonu [24].

Ekologia archeonów

Podobnie jak wiele innych drobnoustrojów archeony bardzo często tworzą biofilmy, szczególnie w warunkach stresu środowiskowego. W tworzeniu takich biofilmów biorą udział archaella, kaniule i haczyki, ale także polisacharydy macierzy pozakomórkowej (EPS) [72,74,96]. Biofilmy są często tworzone przez jeden gatunek archeonu; takie konsorcja opisano dla *Archaeoglobus fulgidus*, *Archaeoglobus profundus*, *Sulfolobus solfataricus*, *Methanococcus jannaschii* i *Methanobacterium thermoautotrophicum* [55,83,115]. Opisano także strukturę utworzoną przez dwa odrębne gatunki archeonów - *Methanopyrus kandleri* i *Pyrococcus furiosus* [72,96]. Biofilm może być również tworzony przez archeony oraz bakterie redukujące siarczany (*Desulfosarcina sp.* i *Desulfococcus sp.*) lub bakterie z rodzaju *Thiorrhix* utleniające siarkę. W tworzeniu takich kolonii biorą udział haczyki, a biofilm morfologicznie przypomina sznur pereł, gdzie zewnętrzną warstwę pereł stanowią bakterie, natomiast wewnętrzną archeony [42]. Należy podkreślić, że w obrębie biofilmów archeony mogą komunikować się przez system quorum sensing, w którym cząsteczkami sygnałowymi są laktony acylo-homoseryny. System ten opisano dokładnie u *Methanosaeta harundinacea* i *Natronococcus occultus* [82,114].

Niezwykłe intrygujące są dane, że wiele archeonów może syntetyzować substancje funkcjonalnie podobne do bakteriocyn - archeocyn. Archeocyny nie wpływają na bakterie czy komórki eukariontów, ale na archeony blisko spokrewnione z gatunkami syntetyzującymi te białka. Z pewnością archeocyny w znacznym stopniu regulują współzależności między różnymi gatunkami archeonów wchodzącymi w skład biofilmów. Związki te są syntetyzowane w postaci prepeptydów i dopiero po odcięciu peptydu sygnałowego przez enzymy proteolityczne powstaje białko funkcjonalne. Archeocyny dzieli się na dwie grupy - halocyny i sulfolobocyny. Halocyny wytwarzane są przez niektóre ekstremalne halo-fily, głównie *Haloferax mediterranei*. Znanych jest wiele typów tych związków, różniących się mechanizmem i zakresem działania, masą cząsteczkową, stabilnością temperaturową oraz aktywnością w środowisku o różnej zawartości soli [18,87]. Opisano również halocyny o wyjątkowo małej masie cząsteczkowej, tzw. mikro-halocyny [37, 89]. Sulfolobocyny są wytwarzane przez hipertermofilne szczepy *Sulfolobus islandicus*. Mają stosunkowo małą masę cząsteczkową i są niezwykle odporne na temperaturę [88].

Chociaż informacji jest jeszcze bardzo mało należy wskazać, iż istnieją wirusy wykazujące powinowactwo do archeonów. Wiele z tych wirusów jest całkowicie unikalnych, ale część z nich ma wyraźne pokrewieństwo do wirusów bakterii i eukariontów. W zdecydowanej większości należą one do grupy otoczkowych DNA wirusów i charakteryzują się niespotykaną morfologią. Są one również unikalne w tym sensie, że geny kodujące białka strukturalne wirusa są transkrybowane w sposób ciągły, natomiast replikacja DNA wydaje się procesem indukowanym. Należy jednak podkreślić, że podstawowy cykl replikacji tych wirusów nie został do końca wyjaśniony [58,81].

Podsumowanie

Drobnoustroje zaklasyfikowane do domeny *Archaea* bez wątpienia stanowią bardzo ciekawą grupę organizmów żywych. Wydaje się przy tym niezwykle ważne, że zamieszkują właściwie wszystkie środowiska, a więc stanowią istotny składnik naturalnych ekosystemów. W niektórych siedliskach, zwłaszcza tam, gdzie czynniki abiotyczne są wyjątkowo ekstremalne - niezwykle wysoka lub bardzo niska temperatura, bardzo niskie lub szczególnie wysokie pH, wysokie zasolenie - archeony mogą stanowić bardzo znaczący składnik biomasy. Tak więc archeony istotnie wpływają na wszelkie procesy zachodzące w danym biosystemie i z pewnością współuczestniczą w obiegu pierwiastków w przyrodzie. Co więcej, przekonywające dane wskazują, że archeony wchodzą w skład fizjologicznej mikroflory nie tylko niektórych zwierząt, ale także człowieka. U człowieka mikroorganizmy te są ważnym składnikiem mikrobiomu jamy ustnej i kieszonek przyzębnych, dolnych odcinków przewodu pokarmowego, pochwy i skóry. Tak więc biorą udział w utrzymywaniu homeostazy

i być może stanowią, wspólnie z innymi drobnoustrojami, barierę ochronną przed patogenami, szczególnie w jelicie. Dostępne są również intrygujące informacje, że archeony mogą odgrywać rolę w etiopatogene-

zie niektórych chorób u człowieka. Z pewnością więc niezbędne są dalsze pogłębione badania mające na celu lepsze poznanie morfologii tych mikroorganizmów, a zwłaszcza ich fizjologii oraz wymagań życiowych.

PIŚMIENICTWO

- [1] Abbes M., Baati H., Guerrazi S., Messina C., Santulli A., Gharsallah N., Ammar E.: Biological properties of carotenoids extracted from *Halobacterium halobium* isolated from a Tunisian solar saltern. *BMC Complement. Altern. Med.*, 2013; 13: 255
- [2] Ajon M., Fröls S., van Wolferen M., Stoecker K., Teichmann D., Driessen A.J., Grogan D.W., Albers S.V., Schleper C.: UV-inducible DNA exchange in hyperthermophilic archaea mediated by type IV pili. *Mol. Microbiol.*, 2011; 82: 807-817
- [3] Ammar r., Torti D., Tsui K., Gebbia M., Durbic T., Bader G.D., Giaever G., Nislow C.: Chromatin is an ancient innovation conserved between Archaea and Eukarya. *Elife*, 2012; 1: e00078
- [4] Arbing M.A., Chan S., Shin A., Phan T., Ahn C.J., Rohlin L., Gunsalus R.P.: Structure of the surface layer of the methanogenic archaeon *Methanosarcina acetivorans*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2012; 109: 11812-11817
- [5] Armache J.P., Anger A.M., Márquez V., Franckenberg S., Fröhlich T., Villa E., Berninghausen O., Thomm M., Arnold G.J., Beckmann r., Wilson D.N.: Promiscuous behaviour of archaeal ribosomal proteins: implications for eukaryotic ribosome evolution. *Nucleic Acids Res.*, 2013; 41: 1284-1293
- [6] Aschenbach K., Conrad r., Řeháková K., Doležal J., Janatková K., Angel r.: Methanogens at the top of the world: occurrence and potential activity of methanogens in newly deglaciated soils in high-altitude cold deserts in the Western Himalayas. *Front. Microbiol.*, 2013; 4: 359
- [7] Balch W.E., Fox G.E., Magrum L.J., Woese C.R., Wolfe r.S.: Methanogens: reevaluation of a unique biological group. *Microbiol. Rev.*, 1979; 43: 260-296
- [8] Balch W.E., Magrum L.J., Fox G.E., Wolfe r.S., Woese C.R.: An ancient divergence among the bacteria. *J. Mol. Evol.*, 1977; 9: 305-311
- [9] Bamberg E., Tittor J., Oesterhelt D.: Light-driven proton or chloride pumping by halorhodopsin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1993; 90: 639-643
- [10] Bardy S.L., Jarrell K.F.: Cleavage of preflagellins by an aspartic acid signal peptidase is essential for flagellation in the archaeon *Methanococcus voltae*. *Mol. Microbiol.*, 2003; 50: 1339-1347
- [11] Barns S.M., Delwiche C.F., Palmer J.D., Pace N.R.: Perspectives on archaeal diversity, thermophily and monophyly from environmental rRNA sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1996; 93: 9188-9193
- [12] Blombach F., Brouns S.J., van der Oost J.: Assembling the archaeal ribosome: roles for translation-factor-related GTPases. *Biochem. Soc. Trans.*, 2011; 39: 45-50
- [13] Brochier-Armanet C., Gribaldo S., Forterre P.: A DNA topoisomerase IB in Thaumarchaeota testifies for the presence of this enzyme in the last common ancestor of Archaea and Eucarya. *Biol. Direct*, 2008; 3: 54
- [14] Brock T.D., Brock K.M., Belly r.T., Weiss r.L.: *Sulfolobus*: a new genus of sulfur-oxidizing bacteria living at low pH and high temperature. *Arch. Microbiol.*, 1972; 84: 54-68
- [15] Bult C.J., White O., Olsen G.J., Zhou L., Fleischmann r.D., Sutton G.G., Blake J.A., FitzGerald L.M., Clayton r.A., Gocayne J.D., Kerlavage A.R., Dougherty B.A., Tomb J.F., Adams M.D., Reich C.I. et al.: Complete genome sequence of the methanogenic archaeon, *Methanococcus jannaschii*. *Science*, 1996; 273: 1058-1073
- [16] Burns D.G., Janssen P.H., Itoh T., Kamekura M., Li Z., Jensen G., Rodríguez-Valera F., Bolhuis H., Dyall-Smith M.L.: *Haloquadratum walsbyi* gen. nov., sp. nov., the square haloarchaeon of Walsby, isolated from saltern crystallizers in Australia and Spain. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2007; 57: 387-392
- [17] Chaban B., Ng S.Y., Jarrell K.F.: Archaeal habitats - from the extreme to the ordinary. *Can. J. Microbiol.*, 2006; 52: 73-116
- [18] Cheung J., Danna K.J., O'Connor E.M., Price L.B., Shand r.F.: Isolation, sequence, and expression of the gene encoding halocin H4, a bacteriocin from the halophilic archaeon *Haloferax mediterranei* R4. *J. Bacteriol.*, 1997; 179: 548-551
- [19] Coker J.A., DasSarma P., Capes M., Wallace T., McGarrity K., Gesler r., Liu J., Xiang H., Tatusov r., Berquist B.R., DasSarma S.: Multiple replication origins of *Halobacterium* sp. strain NRC-1: properties of the conserved *orc7*-dependent *oriC1*. *J. Bacteriol.*, 2009; 191: 5253-5261
- [20] Damsté J.S., Schouten S., Hopmans E.C., van Duin A.C., Geenevasen J.A.: Crenarchaeol: the characteristic core glycerol dibiphytanyl glycerol tetraether membrane lipid of cosmopolitan pelagic crenarchaeota. *J. Lipid Res.*, 2002; 43: 1641-1651
- [21] Dang H., Zhou H., Yang J., Ge H., Jiao N., Luan X., Zhang C., Klotz M.G.: Thaumarchaeotal signature gene distribution in sediments of the northern South China Sea: an indicator of the metabolic intersection of the marine carbon, nitrogen, and phosphorus cycles? *Appl. Environ. Microbiol.*, 2013; 79: 2137-2147
- [22] DeLong E.F., Pace N.R.: Environmental diversity of Bacteria and Archaea. *Syst. Biol.*, 2001; 50: 470-478
- [23] Dridi B., Raoult D., Drancourt M.: Archaea as emerging organisms in complex human microbiomes. *Anaerobe*, 2011; 17: 56-63
- [24] Eiserling F., Pushkin A., Gingery M., Bertani G.: Bacteriophage-like particles associated with the gene transfer agent of *Methanococcus voltae* PS. *J. Gen. Virol.*, 1999; 80: 3305-3308
- [25] Elkins J.G., Podar M., Graham D.E., Makarova K.S., Wolf Y., Randa L., Hedlund B.P., Brochier-Armanet C., Kunin V., Anderson I., Lapidus A., Goltsman E., Barry K., Koonin E.V., Hugenholtz P. i wsp.: A korarchaeal genome reveals insights into the evolution of the Archaea. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2008; 105: 8102-8107
- [26] Faguy D.M., Jarrell K.F., Kuzio J., Kalmokoff M.L.: Molecular analysis of archaeal flagellins: similarity to the type IV pilin-transport superfamily widespread in bacteria. *Can. J. Microbiol.*, 1994; 40: 67-71
- [27] Feist A.M., Scholten J.C., Palsson B.Ø., Brockman F.J., Ideker T.: Modeling methanogenesis with a genome-scale metabolic reconstruction of *Methanosarcina barkeri*. *Mol. Syst. Biol.*, 2006; 2: 2006.0004
- [28] Fiala G., Stetter K.O., Jannasch H.W., Langworthy T.A., Madon J.: *Staphylothermus marinus* sp. nov. represents a novel genus of extremely thermophilic submarine heterotrophic Archaeobacteria growing up to 98 °C. *Syst. Appl. Microbiol.*, 1986; 8: 106-113
- [29] Formisano V., Atreya S., Encrenaz T., Ignatiev N., Giuranna M.: Detection of methane in the atmosphere of Mars. *Science*, 2004; 306: 1758-1761
- [30] Fröls S., Ajon M., Wagner M., Teichmann D., Zolghadr B., Folea M., Boekema E.J., Driessen A.J., Schleper C., Albers S.V.: UV-inducible cellular aggregation of the hyperthermophilic archaeon *Sulfolobus solfataricus* is mediated by pili formation. *Mol. Microbiol.*, 2008; 70: 938-952

- [31] Gerber G.E., Gray C.P., Wildenauer D., Khorana H.G.: Orientation of bacteriorhodopsin in *Halobacterium halobium* as studied by selective proteolysis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1977; 74: 5426-5430
- [32] Golyshina O.V., Pivovarova T.A., Karavaiko G.I., Kondratéva T.F., Moore E.R., Abraham W.R., Lünsdorf H., Timmis K.N., Yakimov M.M., Golyshin P.N.: *Ferroplasma acidiphilum* gen. nov., sp. nov., an acidophilic, autotrophic, ferrous-iron-oxidizing, cell-wall-lacking, mesophilic member of the *Ferroplasmaceae* fam. nov., comprising a distinct lineage of the *Archaea*. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2000; 50: 997-1006
- [33] Golyshina O.V., Timmis K.N.: *Ferroplasma* and relatives, recently discovered cell wall-lacking archaea making a living in extremely acid, heavy metal-rich environments. *Environ. Microbiol.*, 2005; 7: 1277-1288
- [34] Graham D.E., Overbeek r., Olsen G.J., Woese C.R.: An archaeal genomic signature. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000; 97: 3304-3308
- [35] Hafenbradl D., Keller M., Stetter K.O.: Lipid analysis of *Methanopyrus kandleri*. *FEMS Microbiol. Lett.*, 1996; 136: 199-202
- [36] Hartman A.L., Norais C., Badger J.H., Delmas S., Haldenby S., Madupu r., Robinson J., Khouri H., Ren Q., Lowe T.M., Maupin-Furlow J., Pohlschroder M., Daniels C., Pfeiffer F. i wsp.: The complete genome sequence of *Haloferax volcanii* DS2, a model archaeon. *PLoS One*, 2010; 5: e9605
- [37] Haseltine C., Hill T., Montalvo-Rodriguez r., Kemper S.K., Shand r.F., Blum P.: Secreted euryarchaeal microhalocins kill hyperthermophilic Crenarchaea. *J. Bacteriol.*, 2001; 183: 287-291
- [38] Hechler T., Pfeiffer F.: Anaerobiosis inhibits gas vesicle formation in halophilic *Archaea*. *Mol. Microbiol.*, 2009; 71: 132-145
- [39] Henche A.L., Ghosh A., Yu X., Jeske T., Egelman E., Albers S.V.: Structure and function of the adhesive type IV pilus of *Sulfolobus acidocaldarius*. *Environ. Microbiol.*, 2012; 14: 3188-3202
- [40] Henche A.L., Koerdt A., Ghosh A., Albers S.V.: Influence of cell surface structures on crenarchaeal biofilm formation using a thermostable green fluorescent protein. *Environ. Microbiol.*, 2012; 14: 779-793
- [41] Hendrickson E.L., Kaul r., Zhou Y., Bovee D., Chapman P., Chung J., Conway de Macario E., Dodsworth J.A., Gillett W., Graham D.E., Hackett M., Haydock A.K., Kang A., Land M.L., Levy r. i wsp.: Complete genome sequence of the genetically tractable hydrogenotrophic methanogen *Methanococcus maripaludis*. *J. Bacteriol.*, 2004; 186: 6956-6969
- [42] Henneberger r., Moissl C., Amann T., Rudolph C., Huber r.: New insights into the lifestyle of the cold-loving SM1 Euryarchaeon: natural growth as a monospecies biofilm in the subsurface. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2006; 72: 192-199
- [43] Hopmans E.C., Schouten S., Pancost r.D., van der Meer M.T., Sinninghe Damsté J.S.: Analysis of intact tetraether lipids in archaeal cell material and sediments by high performance liquid chromatography/atmospheric pressure chemical ionization mass spectrometry. *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, 2000; 14: 585-589
- [44] Horn C., Paulmann B., Kerlen G., Junker N., Huber H.: In vivo observation of cell division of anaerobic hyperthermophiles by using a high-intensity dark-field microscope. *J. Bacteriol.*, 1999; 181: 5114-5118
- [45] Huber H., Hohn M.J., Rachel r., Fuchs T., Wimmer V.C., Stetter K.O.: A new phylum of *Archaea* represented by a nanosized hyperthermophilic symbiont. *Nature*, 2002; 417: 63-67
- [46] Huber r., Kristjansson J.K., Stetter K.O.: *Pyrobaculum* gen. nov., a new genus of neutrophilic, rod-shaped archaeobacteria from continental solfataras growing optimally at 100°C. *Arch. Microbiol.*, 1987; 149: 95-101
- [47] Humbard M.A., Miranda H.V., Lim J.M., Krause D.J., Pritz J.R., Zhou G., Chen S., Wells L., Maupin-Furlow J.A.: Ubiquitin-like small archaeal modifier proteins (SAMPs) in *Haloferax volcanii*. *Nature*, 2010; 463: 54-60
- [48] Jarrell K.F., Albers S.V.: The archaeallum: an old motility structure with a new name. *Trends Microbiol.*, 2012; 20: 307-312
- [49] Jehlička J., Edwards H.G., Oren A.: Bacterioruberin and salinixanthin carotenoids of extremely halophilic *Archaea* and *Bacteria*: a Raman spectroscopic study. *Spectrochim. Acta A Mol. Biomol. Spectrosc.*, 2013; 106: 99-103
- [50] Jones W.J., Leigh J.A., Mayer F., Woese C.R., Wolfe r.S.: *Methanococcus jannaschii* sp. nov., an extremely thermophilic methanogen from a submarine hydrothermal vent. *Arch. Microbiol.*, 1983; 136: 254-261
- [51] König H., Kandler O.: N-acetylglucosaminuronic acid a constituent of the pseudomurein of the genus *Methanobacterium*. *Arch. Microbiol.*, 1979; 123: 295-299
- [52] Könneke M., Bernhard A.E., de la Torre J.R., Walker C.B., Waterbury J.B., Stahl D.A.: Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon. *Nature*, 2005; 437: 543-546
- [53] Kreisl P., Kandler O.: Chemical structure of the cell wall polymer of methanosarcina. *Syst. Appl. Microbiol.*, 1986; 7: 293-299
- [54] Kurr M., Huber r., König H., Jannasch H.W., Fricke H., Trincone A., Kristjansson J.K., Stetter K.O.: *Methanopyrus kandleri*, gen. and sp. nov. represents a novel group of hyperthermophilic methanogens, growing at 110°C. *Arch. Microbiol.*, 1991; 156: 239-247
- [55] LaPaglia C., Hartzell P.L.: Stress-induced production of biofilm in the hyperthermophile *Archaeoglobus fulgidus*. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1997; 63: 3158-3163
- [56] Lassak K., Ghosh A., Albers S.V.: Diversity, assembly and regulation of archaeal type IV pili-like and non-type-IV pili-like surface structures. *Res. Microbiol.*, 2012; 163: 630-644
- [57] Lassak K., Neiner T., Ghosh A., Klingl A., Wirth r., Albers S.V.: Molecular analysis of the crenarchaeal flagellum. *Mol. Microbiol.*, 2012; 83: 110-124
- [58] Lawrence C.M., Menon S., Eilers B.J., Bothner B., Khayat r., Douglas T., Young M.J.: Structural and functional studies of archaeal viruses. *J. Biol. Chem.*, 2009; 284: 12599-12603
- [59] Lindås A.C., Karisson E.A., Lindgren M.T., Ettema T.J., Bernander r.: A unique cell division machinery in the *Archaea*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2008; 105: 18942-18946
- [60] Malandrini L., Huber H., Bernander r.: Nucleoid structure and partition in *Methanococcus jannaschii*: an archaeon with multiple copies of the chromosome. *Genetics*, 1999; 152: 1315-1323
- [61] Mancinelli r.L., Hochstein L.I.: The occurrence of denitrification in extremely halophilic bacteria. *FEMS Microbiol. Lett.*, 1986; 35: 55-58
- [62] Martínez-Espinoza r.M., Marhuenda-Egea F.C., Bonete M.J.: Assimilatory nitrate reductase from the haloarchaeon *Haloferax mediterranei*: purification and characterization. *FEMS Microbiol. Lett.*, 2001; 204: 381-385
- [63] Matarazzo F., Ribeiro A.C., Faveri M., Taddei C., Martinez M.B., Mayer M.P.: The domain *Archaea* in human mucosal surfaces. *Clin. Microbiol. Infect.*, 2012; 18: 834-840
- [64] Medalia N., Beer A., Zwickl P., Mihalache O., Beck M., Medalia O., Navon A.: Architecture and molecular mechanism of PAN, the archaeal proteasome regulatory ATPase. *J. Biol. Chem.*, 2009; 284: 22952-22960
- [65] Mehta M.P., Butterfield D.A., Baross J.A.: Phylogenetic diversity of nitrogenase (*nifH*) genes in deep-sea and hydrothermal vent environments of the Juan de Fuca Ridge. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2003; 69: 960-970
- [66] Metcalf W.W., Zhang J.K., Apolinario E., Sowers K.R., Wolfe r.S.: A genetic system for *Archaea* of the genus *Methanosarcina*: liposome-mediated transformation and construction of shuttle vectors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1997; 94: 2626-2631
- [67] Mikucki J.A., Liu Y., Delwiche M., Colwell F.S., Boone D.R.: Isolation of a methanogen from deep marine sediments that contain

- methane hydrates, and description of *Methanoculleus submarinus* sp. nov. Appl. Environ. Microbiol., 2003; 69: 3311-3316
- [68] Miller J.F., Shah N.N., Nelson C.M., Ludlow J.M., Clark D.S.: Pressure and temperature effects on growth and methane production of the extreme thermophile *Methanococcus jannaschii*. Appl. Environ. Microbiol., 1988; 54: 3039-3042
- [69] Miller T.L., Wolin M.J.: *Methanosphaera stadtmaniae* gen. nov., sp. nov.: a species that forms methane by reducing methanol with hydrogen. Arch. Microbiol., 1985; 141: 116-122
- [70] Moissl C., Rachel r., Briegel A., Engelhardt H., Huber r.: The unique structure of archaeal 'hami', highly complex cell appendages with nano-grappling hooks. Mol. Microbiol., 2005; 56: 361-370
- [71] Müller D.W., Meyer C., Gürster S., Küper U., Huber H., Rachel r., Wanner G., Wirth r., Bellack A.: The Iho670 fibers of Ignicoccus hospitalis: a new type of archaeal cell surface appendage. J. Bacteriol., 2009; 191: 6465-6468
- [72] Näther D.J., Rachel r., Wanner G., Wirth r.: Flagella of Pyrococcus furiosus: multifunctional organelles, made for swimming, adhesion to various surfaces, and cell-cell contacts. J. Bacteriol., 2006; 188: 6915-6923
- [73] Ng S.Y., Zolghadr B., Driessen A.J., Albers S.V., Jarrell K.F.: Cell surface structures of Archaea. J. Bacteriol., 2008; 190: 6039-6047
- [74] Nickell S., Hegerl r., Baumeister W., Rachel r.: Pyrodictium cannulae enter the periplasmic space but do not enter the cytoplasm, as revealed by cryo-electron tomography. J. Struct. Biol., 2003; 141: 34-42
- [75] Niemetz r., Kärcher U., Kandler O., Tindall B.J., König H.: The cell wall polymer of the extremely halophilic archaeon Natronococcus occultus. Eur. J. Biochem., 1997; 249: 905-911
- [76] Offner S., Wanner G., Pfeifer F.: Functional studies of the gvpAC-NO operon of Halobacterium salinarum reveal that the GvpC protein shapes gas vesicles. J. Bacteriol., 1996; 178: 2071-2078
- [77] Offner S., Ziese U., Wanner G., Typke D., Pfeifer F.: Structural characteristics of halobacterial gas vesicles. Microbiology, 1998; 144: 1331-1342
- [78] Oliva M.A., Huecas S., Palacios J.M., Martín-Benito J., Valpuesta J.M., Andreu J.M.: Assembly of archaeal cell division protein FtsZ and a GTPase-inactive mutant into double-stranded filaments. J. Biol. Chem., 2003; 278: 33562-33570
- [79] Oren A.: The function of gas vesicles in halophilic Archaea and Bacteria: theories and experimental evidence. Life, 2013; 3: 1-20
- [80] Orphan V.J., House C.H., Hinrichs K.U., McKeegan K.D., DeLong E.F.: Multiple archaeal groups mediate methane oxidation in anoxic cold seep sediments. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2002; 99: 7663-7668
- [81] Ortmann A.C., Wiedenheft B., Douglas T., Young M.: Hot cretarchaeal viruses reveal deep evolutionary connections. Nat. Rev. Microbiol., 2006; 4: 520-528
- [82] Paggi r.A., Martone C.B., Fuqua C., De Castro r.E.: Detection of quorum sensing signals in the haloalkaliphilic archaeon Natronococcus occultus. FEMS Microbiol. Lett., 2003; 221: 49-52
- [83] Parolis H., Parolis L.A., Boán I.F., Rodríguez-Valera F., Widmalm G., Manca M.C., Jansson P.E., Sutherland I.W.: The structure of the exopolysaccharide produced by the halophilic archaeon Haloferax mediterranei strain R4 (ATCC 33500). Carbohydr. Res., 1996; 295: 147-156
- [84] Parthasarathy A., Kahnt J., Chowdhury N.P., Buckel W.: Phenylalanine catabolism in Archaeoglobus fulgidus VC-16. Arch. Microbiol., 2013; 195: 781-797
- [85] Pester M., Schleper C., Wagner M.: The Thaumarchaeota: an emerging view of their phylogeny and ecophysiology. Curr. Opin. Microbiol., 2011; 14: 300-306
- [86] Peyfoon E., Meyer B., Hitchen P.G., Panico M., Morris H.R., Haslam S.M., Albers S.V., Dell A.: The S-layer glycoprotein of the cretarchaeote Sulfolobus acidocaldarius is glycosylated at multiple sites with chitobiose-linked N-glycans. Archaea, 2010; 2010: 1
- [87] Platas G., Meseguer I., Amils r.: Purification and biological characterization of halocin H1 from Haloferax mediterranei M2a. Int. Microbiol., 2002; 5: 15-19
- [88] Prangishvili D., Holz I., Stieger E., Nickell S., Kristjansson J.K., Zillig W.: Sulfolobins, specific proteinaceous toxins produced by strains of the extremely thermophilic archaeal genus Sulfolobus. J. Bacteriol., 2000; 182: 2985-2988
- [89] Price L.B., Shand r.F.: Halocin S8: a 36-amino-acid microhalocin from the haloarchaeal strain S8a. J. Bacteriol., 2000; 182: 4951-4958
- [90] Prokofeva M.I., Miroshnichenko M.L., Kostrikin N.A., Chernykh N.A., Kuznetsov B.B., Tourova T.P., Bonch-Osmolovskaya E.A.: Acidilobus acetatus gen. nov., sp. nov., a novel anaerobic thermoacidophilic archaeon from continental hot vents in Kamchatka. Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2000; 50: 2001-2008
- [91] Rachel r., Wyschkony I., Riehl S., Huber H.: The ultrastructure of Ignicoccus: evidence for a novel outer membrane and for intracellular vesicle budding in an archaeon. Archaea, 2002; 1: 9-18
- [92] Samson r.Y., Obita T., Freund S.M., Williams r.L., Bell S.D.: A role for the ESCRT system in cell division in Archaea. Science, 2008; 322: 1710-1713
- [93] Schirmack J., Mangelsdorf K., Ganzert L., Sand W., Hillebrand-Voiculescu A., Wagner D.: Methanobacterium movilense sp. nov., a hydrogenotrophic, secondary-alcohol-utilizing methanogen from the anoxic sediment of a subsurface lake. Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2014; 64: 522-527
- [94] Schleifer K.H., Steber J., Mayer H.: Chemical composition and structure of the cell wall of Halococcus morrhuae. Zentralbl. Bakteriell. Microbiol. Hyg., 1982; 3: 171-178
- [95] Schleper C., Holz I., Janekovic D., Murphy J., Zillig W.: A multicopy plasmid of the extremely thermophilic archaeon Sulfolobus effects its transfer to recipients by mating. J. Bacteriol., 1995; 177: 4417-4426
- [96] Schopf S., Wanner G., Rachel r., Wirth r.: An archaeal bi-species biofilm formed by Pyrococcus furiosus and Methanopyrus kandleri. Arch. Microbiol., 2008; 190: 371-377
- [97] Stetter K.O.: Hyperthermophiles in the history of life. Philos. Trans. r. Soc. Lond. B Biol. Soc., 2006; 361: 1837-1842
- [98] Stoekenius W.: Walsby's square bacterium: fine structure of an orthogonal prokaryote. J. Bacteriol., 1981; 148: 352-360
- [99] Sublimi Saponetti M., Bobba F., Salerno G., Scarfato A., Corcelli A., Cucolo A.: Morphological and structural aspects of the extremely halophilic archaeon Haloquadratum walsbyi. PLoS One, 2011; 6: e18653
- [100] Szabó Z., Albers S.V., Driessen A.J.: Active-site residues in the type IV prepilin peptidase homologue PibD from the archaeon Sulfolobus solfataricus. J. Bacteriol., 2006; 188: 1437-1443
- [101] Szabó Z., Sani M., Groeneveld M., Zolghadr B., Schelert J., Albers S.V., Blum P., Boekema E.J., Driessen A.J.: Flagellar motility and structure in the hyperthermoacidophilic archaeon Sulfolobus solfataricus. J. Bacteriol., 2007; 189: 4305-4309
- [102] Tor J.M., Lovley D.R.: Anaerobic degradation of aromatic compounds coupled to Fe(III) reduction by Ferroglobus placidus. Environ. Microbiol., 2001; 3: 281-287
- [103] Veith A., Klingl A., Zolghadr B., Lauber K., Mentele r., Lottspeich F., Rachel r., Albers S.V., Kletzin A.: Acidianus, Sulfolobus and Metallosphaera surface layers: structure, composition and gene expression. Mol. Microbiol., 2009; 73: 58-72
- [104] Vorholt J.A., Hafenbradl D., Stetter K.O., Thauer r.K.: Pathways of autotrophic CO₂ fixation and of dissimilatory nitrate reduction to N₂O in Ferroglobus placidus. Arch. Microbiol., 1997; 167: 19-23
- [105] Wang Y.A., Yu X., Ng S.Y., Jarrell K.F., Egelman E.H.: The structure of an archaeal pilus. J. Mol. Biol., 2008; 381: 456-466
- [106] Warnecke T., Becker E.A., Facciotti M.T., Nislow C., Lehner B.: Conserved substitution patterns around nucleosome footprints in eukaryotes and archaea derive from frequent nucleosome reposi-

tioning through evolution. PLoS Comput. Biol., 2013; 9: e1003373

[107] Wieland F., Paul G., Sumper M.: Halobacterial flagellins are sulfated glycoproteins. J. Biol. Chem., 1985; 260: 15180-15185

[108] Woese C.R., Fox G.E.: The concept of cellular evolution. J. Mol. Evol., 1977; 10: 1-6

[109] Woese C.R., Fox G.E.: Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1977; 74: 5088-5090

[110] Woese C.R., Kandler O., Wheelis M.L.: Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1990; 87: 4576-4579

[111] Woese C.R., Magrum L.J., Fox G.E.: Archaeobacteria. J. Mol. Evol., 1978; 11: 245-251

[112] Wuchter C., Abbas B., Coolen M.J., Herfort L., van Bleijswijk J., Timmers P., Strous M., Teira E., Herndl G.J., Middelburg J.J., Schouten S., Sinningh Damsté J.S.: Archaeal nitrification in the ocean. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2006; 103: 12317-12322

[113] Yu X., Goforth C., Meyer C., Rachel r., Wirth r., Schröder G.F., Egelman E.H.: Filaments from *Ignicoccus hospitalis* show diversity of

packing in proteins containing N-terminal type IV pilin helices. J. Mol. Biol., 2012; 422: 274-281

[114] Zhang G., Zhang F., Ding G., Li J., Guo X., Zhu J., Zhou L., Cai S., Liu X., Luo Y., Zhang G., Shi W., Dong X.: Acyl homoserine lactone-based quorum sensing in a methanogenic archaeon. ISME J., 2012; 6: 1336-1344

[115] Zolghadr B., Klingl A., Koerdt A., Driessen A.J., Rachel r., Albers S.V.: Appendage-mediated surface adherence of *Sulfolobus solfataricus*. J. Bacteriol., 2010; 192: 104-110

[116] Zolghadr B., Klingl A., Rachel r., Driessen A.J., Albers S.V.: The bindosome is a structural component of the *Sulfolobus solfataricus* cell envelope. Extremophiles, 2011; 15: 235-244

[117] Zolghadr B., Weber S., Szabó Z., Driessen A.J., Albers S.V.: Identification of a system required for the functional surface localization of sugar binding proteins with class III signal peptides in *Sulfolobus solfataricus*. Mol. Microbiol., 2007; 64: 795-806

Autorki deklarują brak potencjalnych konfliktów interesów.