

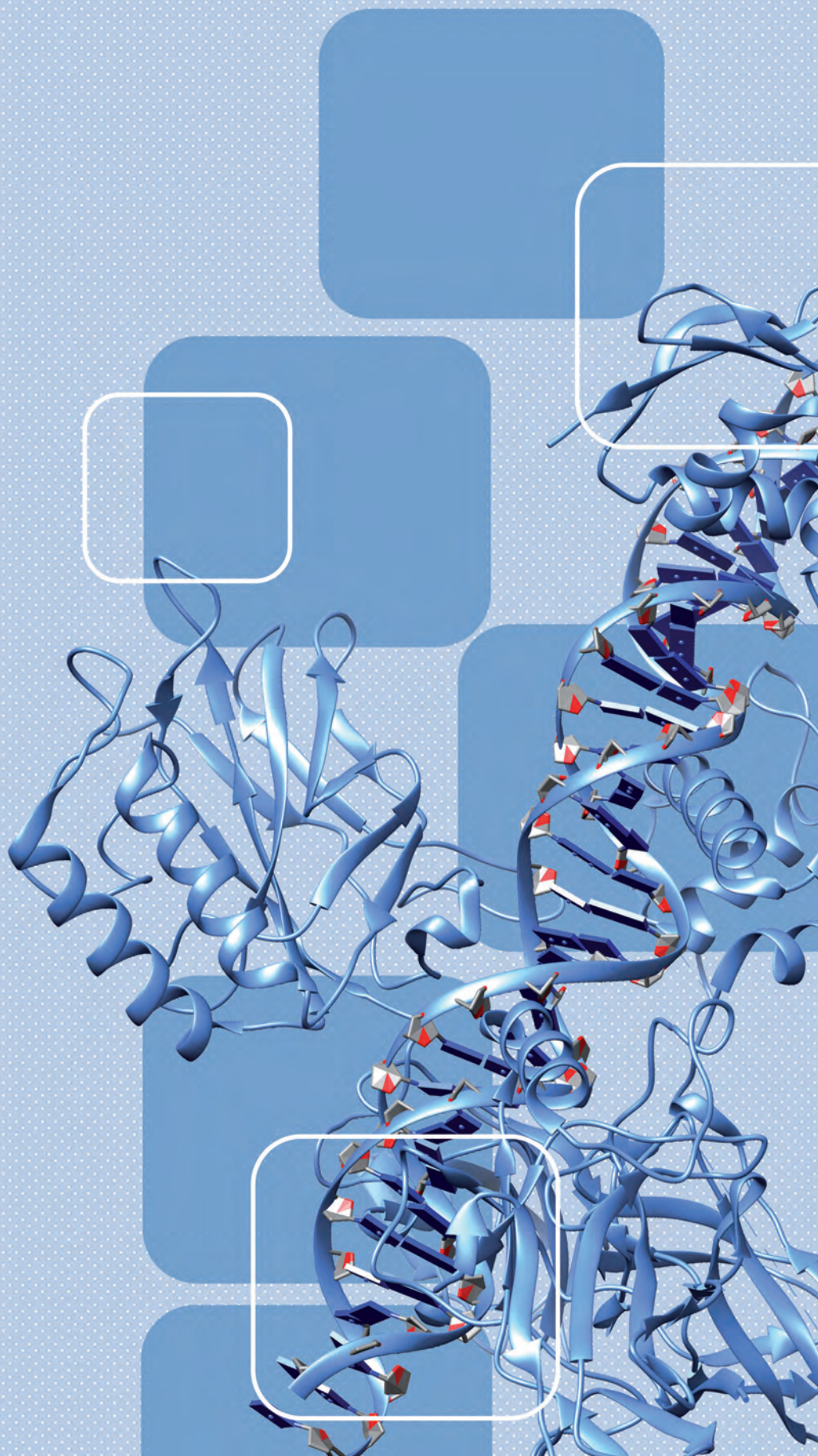
Bio

Ročník 35 • Číslo 1/2025

prospect

**BULLETIN
BIOTECHNOLOGICKÉ
SPOLEČNOSTI**

zakládajícího člena
Českého svazu
vědeckotechnických
společností (ČSVTS)
a
člena „European
Federation
of Biotechnology“
(EFB)



Bio prospect

Society address: University of Chemistry and Technology, Technická 3, 166 28 Prague 6, Czech Republic.
Tel.: 420-220 443 151, fax: 420-233 334 769, e-mail: danka.pokorna@vscht.cz, IČO 00570397,
account No.: 19534-061/0100 Komerční banka Praha 6, Dejvická 52, SWIFT CODE: COMBCZTPP

Czech Republic Regional Branch Office as a bridge between European Federation of Biotechnology and Czech Biotechnology Society is located in the Centre of the Region Hana for Biotechnological and Agricultural Research, Šlechtitelů 21, 783 71 Olomouc, Czech Republic

BULLETIN OF CZECH BIOTECHNOLOGY SOCIETY

**founding member of the Czech Association of Scientific
and Technical Societies – <http://en.csvts.cz>**

**and
member of European Federation of Biotechnology
<http://www.efbiotechnology.org>**

Bioprospect, the bulletin of the Biotechnology Society is a journal intended to inform the society members about the most recent developments in this field. The bulletin should supply the vitally important knowledge directly to those who need it and to those who are able to use it properly. In accordance with the rules of the Society, the Bulletin also deals with both theoretical and practical questions of biotechnology. Articles will be published informing about the newest theoretical findings, but many planned papers are devoted to fully practical topics. In Czech Republic there is a growing gap between basic research and production. It is extremely important to reverse as soon as possible the process of further opening of the scissors, and we hope the Bulletin will help in this struggle by promoting both research and practice in our biotechnology. The Bulletin should facilitate the exchange and targeted delivery of information. The editorial board welcome advertisements of products such as chemicals, diagnostics, equipment and apparatus, which have already appeared

on the Czech market, or are projected, enter it. Services, free R&D or production facilities can also be advertised. The editorial board, together with the executive committee of the Biotechnology Society, hope that maybe some information published in the Bulletin, or some new contacts based on it, will give birth to new cooperation with domestic or foreign research teams, to collaborations, joint ventures or strategic alliances providing access to expertise and financing in international markets.

The editorial board invites all of You, who are involved in the field called biotechnology, and who are seeking contacts in Czech Republic, to advertise in the Bulletin BIOPROSPECT, which is mailed directly to more than one and a half thousand Czech biotechnologists.

For more information contacts the editorial board or directly:

Assoc. Prof. Dana Pokorna, PhD
UCT Prague
+420 220 443 151

ÚVODEM

Vážení přátelé,

vítáme vás v letošním prvním čísle našeho Bioprospectu a zároveň v roce významného výročí 80 let od skončení strašné 2. světové války. Ta skončila 8. května 1945 podepsáním kapitulace Německa. Je to dlouhá doba, takže většina z vás si tento den nemůže pamatovat. Byla to hrozná doba až do samého konce. Pomníčky a pamětní desky rozesté po celé Praze připomínají krutost německých okupantů. Hrozné dozvuky 2. světové války pokračovaly ještě po dlouhou dobu po celé naší zemi.

Za těch 80 let se většina věcí neuvěřitelně změnila. Je na každém z nás abychom si sami vyhodnotili, jaké změny považujeme za pozitivní a jaké za negativní.

V tomto ohledu bychom mohli diskutovat o způsobech sdílení informací. Máme přestat vydávat knihy, časopisy, noviny či publikace jako náš Bioprospect? Knihy, časopisy i nejrůznější noviny a vědecké časopisy stále vycházejí, tak proč bychom měli rušit náš Bioprospect. Děkujeme všem, kteří v Bioprospectu publikují skvělé články a pomáhají stmelit zájemce o biotechnologie.

Zároveň si dovoluujeme oslovit všechny členy Biotechnologické společnosti, aby se zamysleli na tím, jak udržet nebo zlepšit úroveň tohoto recenzovaného periodika. V biotechnologiích je celá řada oblastí, takže autorské příspěvky z řad členů Biotechnologické společnosti by jistě přispěli k pestrosti publikovaných článků. Pokud máte z vašeho oboru něco, s čím byste se rádi podělili s ostatními členy společnosti, Bioprospect je tu. Pokyny pro autory jsou uveřejněny v každém čísle Bioprospectu.

Vaše příspěvky, prosím, zasílejte na adresu
Danka.Pokorna@vscht.cz.

Všem čtenářům a autorům Bioprospectu přejeme
nádherné jaro.

Se srdečnými pozdravy

Vaši

Jan Káš, Dana Pokorná
a kolektiv redakce Bioprospectu



HYDROGENOZOMY ANAEROBNÍCH HUB

Kateřina Olša Fliegerová

Ústav živočišné fyziologie a genetiky AV ČR, Vídeňská 1083, Praha 4;
fliegerova@iapg.cas.cz

Úvod

Anaerobní houby se taxonomicky řadí do samostatného kmene Neocallimastigomycota a patří k nejčasněji se oddělující linii zoosporických hub. Osidlují zaživací trakt býložravců, kde se rozhodující měrou podílejí na rozkladu rostlinného materiálu. Produkují celý soubor enzymů nezbytných pro degradaci buněčných stěn rostlin včetně celuláz, xylanáz, manáz, esteráz, glukosidáz a glukánáz. Tyto hydrolázy umožňují střevním houbám pronikat stěnami rostlinných buněk, zpřístupňovat fermentovatelné substráty, které nejsou pro povrchově působící bakterie dostupné, kolonizovat pevné rostlinné struktury a degradovat rostlinnou biomasu včetně odolných částí, jako je sklerenchym a vaskulární systém. Anaerobní houby jsou však atraktivní pro vědecký výzkum i z evolučního hlediska. Jsou to dosud jediné známé houby, pro něž je kyslík toxický, a adaptace na jejich životní podmínky zahrnuje hluboké změny ve funkci jejich energetického metabolismu. Mitochondrie jsou pozměněné na tzv. hydrogenosomy, které ztratily typické metabolické dráhy, především Krebsův cyklus, respirační komplexy a syntézu ATP na bázi oxidativní fosforylace. Tyto organely za anoxických podmínek dekarboxylují malát na acetát, CO_2 a H_2 se současnou fixací energie ve formě ATP. Hydrogenozomy anaerobních hub jsou jedinečné, významně se liší od hydrogenozomů jiných protistů a s největší pravděpodobností podstoupily alternativní cestu k adaptaci na anaerobní podmínky. Hydrogenosomy tedy pravděpodobně vnikly v různých eukaryotických liniích nezávisle v důsledku adaptací k anoxickým podmínkám. Tato práce přináší přehled o studiu hydrogenozomů anaerobních hub od jejich objevení po současnost se speciálním akcentem na jejich mitochondriální původ.

Anaerobní houby

Neocallimastigomycota jsou unikátní mikroorganismy adaptované na anoxické podmínky a dosud jsou jedinými známými členy říše Hub vyžadující striktní anaerobiózu. Anaerobní houby osidlují trávicí trakt býložravých zvířat, přežvýkavců i nepřežvýkavců, a jsou aktivně zapojeny do nejrozvinutějšího kooperativního vztahu hostitel-mikrobiota (Mackie, 2002). Anaerobní houby však byly detekovány i na skládkách (Lockhart a kol., 2006) a hlubokomořských sedimentech (Ivarsson a kol., 2016), takže jejich působení může být ještě širší. Poslední výzkum přinesl řadu nových poznatků a znalosti o těchto zajímavých prokaryotech se významně rozšířily. Nedávno popsáných jedenáct nových rodů (Hanafy a kol., 2020, 2021; Pratt a kol., 2023; Stabel a kol., 2020) zvýšilo počet známých anaerobních hub až na 21 taxonů. Celosvětové úsilí vědců zahrnující 661 vzorků trusu od 34 druhů zvířat vedlo dokonce

k identifikaci 88 rodů anaerobních hub, což poukazuje na neočekávanou rozmanitost mykobiomu býložravců (Meili a kol., 2023, 2024).

Zájem o anaerobní houby je dán především jejich vynikající schopností rozkládat rostlinnou biomasu včetně rezistentních lignocelulózových struktur (Lankiewicz a kol., 2023). Tato schopnost souvisí s celulozomy, což jsou extracelulární multienzymové komplexy, které spojují dohromady řadu celuláz a dalších hydrolytických enzymů, umožňují jejich synergickou aktivitu a oproti volným enzymům zvyšují celulólytickou aktivitu až 12× (Lillington a kol., 2021; Hess a kol., 2020). Celulozomy jsou známy u anaerobních bakterií, jako je například *Clostridium thermocellum*, avšak Neocallimastigomycota jsou jediné známé houby vybavené touto „enzymatickou továrnou“, což z nich činí atraktivní potenciální organismy pro přeměnu odpadní biomasy na cenné produkty, jako jsou chemikálie a paliva. Zájem o biotechnologickou aplikaci je dán také mikrobiální interakcí anaerobních hub a metanogenních bakterií, která je založena na přenosu vodíku produkovaného fungálními hydrogenozomy na hydrogenotrofní metanogeny, což vede k produkci metanu (Flad a kol., 2020; Vinzelj a kol., 2020). Neocallimastigomycota jsou opět jediné známé houby vybavené touto energetickou organelou, která se však liší od všech ostatních známých nemitochondriálních organismů, jak je popsáno níže.

Hydrogenozomy

Hydrogenozomy jsou pozoruhodné organely, které byly prokázány v řadě anaerobních eukaryot. Tyto energetické organely produkují za anoxických podmínek ATP a molekulární vodík a jsou považovány za evoluční adaptaci na anaerobní prostředí. Hydrogenozomy byly objeveny u parazitických bičíkovců *Tritrichomonas fetus* (Lindmark a Müller, 1973) a *Trichomonas vaginalis* (Lindmark a kol., 1975) a později byly popsány i v různých jiných organismech, jako jsou protozoa *Trimyema compressum*, *Plagiopyla nasuta*, *Dasytricha ruminantium*, *Nyctotherus ovalis* či améba *Psalteriomonas lanterna*. Až v roce 1986 se objevila první zmínka o organelu podobné hydrogenozomu u bachorové anaerobní houby *Neocallimastix patriciarum* (Yarlett a kol., 1986). Houby třídy Neocallimastigomycetes jsou dosud jediné známé anaerobní houby a jediné houby, u nichž byly mitochondrie pozměněny na hydrogenozomy. Přestože se výzkum v této oblasti soustřeďuje především na protista patogenních prvků, zejména na trichomonády (Tachezy a kol., 2022), hydrogenozomům anaerobních hub se v současné době věnuje zvýšená pozornost.

Hydrogenozomy jsou nyní obecně přijímány jako modifikované mitochondrie, a to na základě velkého množství biochemických a fylogenetických dat (Dyall

a Johnson, 2000; Hackstein a kol., 2006; Lewis a kol., 2020). Podobně jako u mitochondrií jsou hydrogenozomy obklopeny dvojitou membránou (Benchimol a de Souza, 2019), produkují ATP a obsahují mitochondriální dráhu pro syntézu železo-sírných klastrů. Na rozdíl od mitochondrií, hydrogenozomy produkují molekulární vodík, chybí jim cytochromy a chybí DNA. Jediné hydrogenozomy obsahující vlastní DNA byly nalezeny v roce 1998 (Akhmanova a kol., 1998a) a popsány později u prvoka *Nyctotherus ovalis* (Boxma a kol., 2005) a předpokládá se, že to je chybějící článek mezi hydrogenozomy a mitochondriemi (Martin, 2005). Absence organelárního genomu ve většině hydrogenozomů se vysvětluje ztrátou v důsledku nadbytečnosti. Mitochondriální genomy se enormně liší v kódovací kapacitě (od 1 do 100 genů), ale vždy obsahují geny zapojené do dýchání a/nebo oxidativní fosforylace. Vzhledem k tomu, že hydrogenozomy nejsou zapojeny do těchto procesů, nejsou zřejmě potřebné odpovídající geny (van Der Giezen a kol., 2005).

Hydrogenozomy anaerobních hub

Mitochondriální původ hydrogenozomů je také předpokládán u anaerobních hub, a to na základě přítomnosti enzymů mitochondriálního původu a celogenomové analýzy rodů *Piromyces*, *Neocallimastix* a *Orpinomyces*. V cytosolu houby rodu *Piromyces* byla lokalizována malátdehydrogenáza, akonitáza a reduktoizomeráza pro obousměrnou transformaci ketokyseliny (Akhmanova a kol., 1998 b), na hydrogenozomální malátdehydrogenáze houby *Neocallimastix frontalis* byl detekován mitochondriální cílený signál (van Der Giezen a kol., 1997) a v hydrogenozomálním proteomu *Neocallimastix frontalis* byly popsány mitochondriálními enzymy biosyntézy argininu (karbamoylfosfátsyntetáza a ornithintranskarbamoyláza) (Gelius-Dietrich a kol., 2007). Mitochondriální původ také podpořila funkční a fylogenetická analýza nosiče ADP/ATP (AAC) lokalizovaného v hydrogenozomálních membránách *Neocallimastix* sp. (Voncken a kol., 2002a) a srovnávací analýza sukcinyl-CoA syntetázy u houby *N. frontalis* (Brondijk a kol., 1996) a *N. patriciarum* (Dacks a kol., 2006). V genomu houby *Neocallimastix patriciarum* byla popsána přítomnost genů pro proteiny tepelného šoku 60 (Hsp 60) a 70 (Hsp 70) (van der Giezen a kol., 2003) a Youssef a kol. (2013) popsali, že genom houby *Orpinomyces* sp. kóduje proteiny pro vnější mitochondriální membránové translokázové komponenty (TOM), mitochondriální vnitřní membránovou peptidázu (IMP), mitochondriální procesní peptidázu (MPP), mitochondriální intermediární peptidázu (MIP), mitochondriální signální peptidázu (PCP1), mitochondriální distribuci a morfologické proteiny (MDM) a membránové transportéry rodiny mitochondriálních přenašečů (MCF). Nedávno byl detekován komplex 2 mitochondriálního elektronového transportního řetězce u *Neocallimastix lanati* spolu s deseti dalšími enzymy s původní mitochondriální lokalizací (Wilken a kol., 2021).

Hydrogenozomy AH se však liší od všech ostatních známých hydrogenozomů, a to v několika aspektech. Zmíněný AAC nosič u houby *Neocallimastix* je mitochondriálního typu, ale je jasně odlišný od AAC nosičů

anaerobních nálevníků i trichomonád (van Der Giezen a kol., 2005; Voncken a kol., 2002a). Také studium proteinů chaperoninu 60 (Hsp 60) ukazuje, že hydrogenozomy anaerobních hub a anaerobních nálevníků měly nezávislý původ, ačkoli oba pocházely z mitochondrií (Horner a Embley, 2001; van der Giezen a kol., 2003). V anaerobních houbách je pyruvát buď importován z cytosolu do hydrogenozomů, nebo by mohl být produkován uvnitř hydrogenozomů z malátu působením hydrogenozomálního jablečného enzymu podobně jak je tomu u trichomonád (Youssef a kol., 2013). U *Neocallimastigomycetes* by pak pyruvát mohl být dekarboxylován na acetyl-CoA a formiát pomocí hydrogenosomální pyruvát:formiát lyázy (PFL), což je rozdílné od většiny ostatních známých hydrogenozomálních metabolismů, které pyruvát oxidativně dekarboxylují aktivitou enzymu pyruvát:ferredoxin oxidoreduktázu (PFO) na acetyl-CoA a CO₂ (Boxma a kol., 2004; Youssef a kol., 2013).

PFL kódující cDNA již popsala Akhmanova a kol. (1999) u hub rodu *Piromyces* a *Neocallimastix*, ale tyto sekvence neobsahovaly typické hydrogenosomální cílené signály. Na druhou stranu Marvin-Sikkema a kol. (1993) detekovali u *Neocallimastix* sp. vysoké aktivity cytosolické PFL a PFO asociované s hydrogenozomovou membránou. Byl učiněn závěr, že PFL sekvence popsané Ahkmanovou a kol. (1999) pravděpodobně kódují cytosolový protein a acetyl-CoA z cytosolové PFL aktivity byl transportován do hydrogenosomu (Marvin-Sikkema a kol., 1993; Van Der Giezen, 2009). Nejnovější model hydrogenosomu anaerobních hub založený na genomické, transkriptomické a metabolické analýze *Neocallimastix lanati* zahrnuje oba enzymy (Wilken a kol., 2021). Autoři uvádějí, že PFL je v hydrogenozomu aktivnější než PFO, ale poukazují na to, že fermentační dráha produkující vodík je spojena pouze s PFO, protože pouze aktivita PFO uvolňuje elektrony nezbytné pro syntézu molekulárního vodíku. Po konverzi pyruvátu na acetyl-CoA, jak aktivitou PFL tak PFO, je energeticky bohatá část CoA z acetyl-CoA převedena na acetát a prostřednictvím kombinovaného působení hydrogenozomální acetát:sukcinát CoA transferázy/sukcinyl-CoA syntázy dochází k produkci ATP prostřednictvím fosforylace na úrovni substrátu. Redukující ekvivalenty z oxidativní dekarboxalace pyruvátu aktivitou PFO (redukovaný koenzym CoA-SH) jsou převedeny přes ferredoxin na hydrogenázu, což vede k produkci molekulárního vodíku (van der Giezen a kol. 2005). [FeFe]-hydrogenáza kódovaná nejspíše genem *hydL2* byla prokázána v hydrogenozomu *Neocallimastix frontalis* (Davidson a kol., 2002; Voncken a kol., 2002 b) a nedávno bylo nalezeno několik genů kódujících [FeFe]hydrogenázu v genomech 5 kmenů *Neocallimastigomycetes*, včetně *Anaeromyces robustus*, *Neocallimastix californiae*, *Orpinomyces* sp., *Piromyces finnis*, *Piromyces* sp. E2 (Kameshwar a Qin, 2018). Produkce vodíku v AH hydrogenosomech však dosud nebyla uspokojivě vyřešena a je zapotřebí dalšího výzkumu k objasnění hydrogenozomálního metabolismu.

Wilken a kol. (2021) navrhli pro *Neocallimastix lanati* spekulativní přítomnost bifurkační hydrogenázy spojené s identifikovanou NuoE/F podobnou pojednotkou respiračního komplexu I. Tato hypotéza je zalo-

žena na vysoce homologních sekvencích nalezených v *N. lanati* a *T. vaginalis*, které jsou homologní se třemi bifurkačními hydrogenázovými podjednotkami enzymaticky charakterizovanými v *Thermotoga maritima*, což je anaerobní hypertermofilní bakterie, která produkuje vodík (Schut a Adams, 2009). Podobně jako u *T. vaginalis* (Hrdý a kol., Nature 2024) i v genomu *N. lanati* nebyly nalezeny žádné homology membránově vázaných podjednotek komplexu I nebo ATP syntázy (Wilken a kol., 2021). Na druhou stranu, Youssef a kol. (2013) identifikovali v genomu houby rodu *Orpinomyces* čtyři podjednotky ATP syntázy typu F_0F_1 , která má pumpovat protony do cytosolu a udržovat luminální pH mírně alkalické. Opakovaná analýza však ukázala, že membránové subjednotky F_0 přítomny nejsou, takže tento problém není zcela vyřešen. ATP syntáza pravděpodobně funguje ve spojení s nosičem ADP/ATP. Podle Wilkena a kol. (2021) by bifurkační hydrogenáza a/nebo mechanismus čerpání protonů mohly naznačovat, že se u anaerobních hub vyvinul složitější systém uchování energie, který jim umožňuje soutěžit s rychleji rostoucími střevními bakteriemi.

Závěr

Biotechnologická aplikace anaerobních hub a jejich vysoce aktivních celulolytických a hemicelulolytických

enzymů je v posledním desetiletí rychle rostoucí oblast výzkumu a vývoje. Posun k pochopení anaerobních hub pomocí genomických, transkriptomických a proteomických přístupů začíná přinášet cenné poznatky o jedinečných buněčných procesech, evoluční historii, metabolických schopnostech a adaptacích hub kmene *Neocallimastigomycota*. Téma hydrogenozomů je součástí tohoto výzkumu a je obzvláště náročné z důvodu obtížnosti získání čistých hydrogenozomálních frakcí nekontaminovaných cytosolem. Hydrogenozomy si vyžadují další hloubkový průzkum zahrnující enzymatické a proteomické analýzy zejména k objasnění vlastní produkce vodíku. Zvýšený zájem o výrobu energie z obnovitelných zdrojů je také důvodem pro prohloubení výzkumu hydrogenozomů anaerobních hub, protože tvorba a využití vodíku má velký potenciál zvýšit degradaci biomasy a ve spolupráci s mikrobiálním konsorciem může vyústit v produkty s přidanou hodnotou (Ma a kol., 2022), které budou ekonomicky a ekologicky přínosné.

Poděkování

Tento příspěvek vznikl v rámci programu podpory mezinárodní spolupráce ve výzkumu, vývoji a inovacích INTER-EXCELLENCE II Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy ČR: projekt č. LUAUS23052.

Literatura

- Akhmanova, A., Voncken, F., Van Alen, T., Van Hoek, A., Boxma, B., Vogels, G., Veenhuis, M., & Hackstein, J. H. P. (1998a). A hydrogenosome with a genome. *Nature*, 396(6711), 527–528. <https://doi.org/10.1038/25023>
- Akhmanova, A., Voncken, F. G. J., Harhangi, H., Hosea, K. M., Vogels, G. D., & Hackstein, J. H. P. (1998 b). Cytosolic enzymes with a mitochondrial ancestry from the anaerobic chytrid *Piromyces* sp. E2. *Molecular Microbiology*, 30(5), 1017–1027. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2958.1998.01130.x>
- Akhmanova, A., Voncken, F. G. J., Hosea, K. M., Harhangi, H., Keltjens, J. T., Op Den Camp, H. J. M., Vogels, G. D., & Hackstein, J. H. P. (1999). A hydrogenosome with pyruvate formate-lyase: Anaerobic chytrid fungi use an alternative route for pyruvate catabolism. *Molecular Microbiology*, 32(5), 1103–1114. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2958.1999.01434.x>
- Benchimol, M., & de Souza, W. (2019). Structure of the Hydrogenosome. In *Hydrogenosomes and Mitosomes: Mitochondria of Anaerobic Eukaryotes*, pp. 85–110. https://doi.org/10.1007/978-3-030-17941-0_4
- Boxma, B., Voncken, F., Jannink, S., Van Alen, T., Akhmanova, A., Van Weelden, S. W. H., Van Hellemond, J. J., Ricard, G., Huynen, M., Tielens, A. G. M., & Hackstein, J. H. P. (2004). The anaerobic chytridiomycete fungus *Piromyces* sp. E2 produces ethanol via pyruvate: formate lyase and an alcohol dehydrogenase E. *Molecular Microbiology*, 51(5), 1389–1399. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2958.2003.03912.x>
- Boxma, B., De Graaf, R. M., Van Der Staay, G. W. M., Van Alen, T. A., Ricard, G., Gabaldón, T., Van Hoek, A. H. A. M., Moon-Van Der Staay, S. Y., Koopman, W. J. H., Van Hellemond, J. J., Helens, A. G. M., Friedrich, T., Veenhuis, M., Huynen, M. A., & Hackstein, J. H. P. (2005). An anaerobic mitochondrion that produces hydrogen. *Nature*, 434(7029), 74–79. <https://doi.org/10.1038/nature03343>
- Brondijk, T., van der Giezen, M., Gottschal, J. C., Prins, R. A., & Fèvre M. (1996). scsB, a cDNA encoding the hydrogenosomal protein β -succinyl-CoA synthetase from the anaerobic fungus *Neocallimastix frontalis*. *Molecular and General Genetics*, 253, 315–323. <https://doi.org/10.1007/PL00008598>
- Dacks, J. B., Dyal, P. L., Embley, T. M., & van der Giezen, M. (2006). Hydrogenosomal succinyl-CoA synthetase from the rumen-dwelling fungus *Neocallimastix patriciarum*; an energy-producing enzyme of mitochondrial origin. *Gene*, 373(1–2), 75–82. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2006.01.012>
- Davidson, E. A., Van der Giezen, M., Horner, D. S., Embley, T. M., & Howe, C. J. (2002). An [Fe] hydrogenase from the anaerobic hydrogenosome-containing fungus *Neocallimastix frontalis* L2. *Gene*, 296(1–2), 45–52. [https://doi.org/10.1016/S0378-1119\(02\)00873-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1119(02)00873-9)
- Dyall, S. D., & Johnson, P. J. (2000). Origins of hydrogenosomes and mitochondria: Evolution and organelle biogenesis. *Current Opinion in Microbiology*, 3(4), 404–411. [https://doi.org/10.1016/S1369-5274\(00\)00112-0](https://doi.org/10.1016/S1369-5274(00)00112-0)
- Flad, V., Young, D., Seppälä, S., Hooker, C., Youssef, N., Nagler, M., Reilly, M., Li, Y., Fliegerova, K. O., Cheng, Y., Griffith, G. W., Elshahed, M. S., Solomon, K., O'Malley, M. A., & Theodorou, M. K. (2020). The Biotechnological Po-

Literatura (pokračování)

- tential of Anaerobic Gut Fungi. In J. Philipp Benz & K. Kerstin Schipper (Eds.), *Mycota* (third, pp. 413–437). Springer, Cham.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-49924-2_17
- Gelius-Dietrich, G., Braak, M. Ter, & Henze, K. (2007). Mitochondrial steps of arginine biosynthesis are conserved in the hydrogenosomes of the chytridiomycete *Neocallimastix frontalis*. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 54(1), 42–44.
https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2006.00146.x
- Hackstein, J. H. P., Tjaden, J., & Huynen, M. (2006). Mitochondria, hydrogenosomes and mitosomes: products of evolutionary tinkering! *Current Genetics*, 50, 225–245.
https://doi.org/10.1007/s00294-006-0088-8
- Hanafy, R. A., Lanjekar, V. B., Dhakephalkar, P. K., Callaghan, T. M., Dagar, S. S., Griffith, G. W., Elshahed, M. S., & Youssef, N. H. (2020). Seven new Neocallimastigomycota genera from wild, zoo-housed, and domesticated herbivores greatly expand the taxonomic diversity of the phylum. *Mycologia*, 112(6), 1212–1239.
https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1696619
- Hanafy, R. A., Youssef, N. H., & Elshahed, M. S. (2021). *Paucimyces polynucleatus* gen. nov., sp. nov., a novel polycentric genus of anaerobic gut fungi from the faeces of a wild blackbuck antelope. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 71(6).
https://doi.org/10.1099/ijsem.0.004832
- Hess M, Paul SS, Puniya AK, van der Giezen M, Shaw C, Edwards JE, Fliegerová K. (2020). Anaerobic Fungi: Past, Present, and Future. *Frontiers in Microbiology*, 11:84893. doi: 10.3389/fmicb.2020.584893.
- Horner, D. S., & Embley, T. M. (2001). Chaperonin 60 phylogeny provides further evidence for secondary loss of mitochondria among putative early branching eukaryotes. *Molecular Biology and Evolution*, 18, 1970–1975.
https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003737
- Hrdý, I., Hirt R., Doležal P., Bardoňová L., Tachezy J., Embley M. 2004. *Trichomonas* hydrogenosomes contain the NADH dehydrogenase module of mitochondrial complex I. *Nature*, 432: 618- DOI: 10.1038/nature03149
- Ivarsson, M., Schnürer, A., Bengtson, S., & Neubeck, A. (2016). Anaerobic fungi: A potential source of biological H₂ in the oceanic crust. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1–8. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00674
- Kameshwar, A. K. S., & Qin, W. (2018). Genome Wide Analysis Reveals the Extrinsic Cellulolytic and Biohydrogen Generating Abilities of Neocallimastigomycota Fungi. *Journal of Genomics*, 6, 74–87.
https://doi.org/10.7150/jgen.25648
- Lankiewicz, T. S., Choudhary, H., Gao, Y., Amer, B., Lillington, S. P., Leggieri, P. A., Brown, J. L., Swift, C. L., Lipzen, A., Na, H., Amirebrahimi, M., Theodorou, M. K., Baidoo, E. E. K., Barry, K., Grigoriev, I. V., Timokhin, V. I., Gladden, J., Singh, S., Mortimer, J. C., O'Malley, M.A. (2023). Lignin deconstruction by anaerobic fungi. *Nature Microbiology*, 8(4), 596–610.
https://doi.org/10.1038/s41564-023-01336-8
- Lillington SP, Chrisler W, Haitjema CH, Gilmore SP, Smallwood CR, Shutthanandan V, Evans JE, O'Malley MA. (2021). Cellulosome Localization Patterns Vary across Life Stages of Anaerobic Fungi. *mBio*. 29;12(3): e0083221. doi: 10.1128/mBio.00832-21.
- Lindmark, D.G. & Müller, M. (1973) Hydrogenosome, a cytoplasmic organelle of the anaerobic flagellate *Trichomonas foetus*, and its role in pyruvate metabolism. *Journal of Biological Chemistry*, 248, 7724–7728.
- Lindmark, D.G., Müller, M. & Shio, H. (1975) Hydrogenosomes in *trichomonas vaginalis*. *The Journal of Parasitology*, 61, 552–554.
- Lewis, W. H., Lind, A. E., Sendra, K. M., Onsbring, H., Williams, T. A., Esteban, G. F., Hirt, R. P., Ettema, T. J. G., & Embley, T. M. (2020). Convergent Evolution of Hydrogenosomes from Mitochondria by Gene Transfer and Loss. *Molecular Biology and Evolution*, 37(2), 524–539.
https://doi.org/10.1093/molbev/msz239
- Lockhart, R. J., Van Dyke, M. I., Beadle, I. R., Humphreys, P., & McCarthy, A. J. (2006). Molecular biological detection of anaerobic gut fungi (Neocallimastigales) from landfill sites. *Applied and Environmental Microbiology*, 72(8), 5659–5661.
https://doi.org/10.1128/AEM.01057-06
- Mackie, R. I. (2002). Mutualistic fermentative digestion in the gastrointestinal tract: Diversity and evolution. *Integrative and Comparative Biology*, 42(2), 319–326.
https://doi.org/10.1093/icb/42. 2. 319
- Martin, W. (2005). The missing link between hydrogenosomes and mitochondria. *Trends in Microbiology*, 13(10), 457–459.
https://doi.org/10.1016/j.tim.2005. 08. 005
- Marvin-Sikkema, F. D., Pedro Gomes, T. M., Grivet, J. P., Gottschal, J. C., & Prins, R. A. (1993). Characterization of hydrogenosomes and their role in glucose metabolism of Neocallimastix sp. L2. *Archives of Microbiology*, 160(5), 388–396. https://doi.org/10.1007/BF00252226
- Meili, C. H., Jones, A. L., Arreola, A. X., Habel, J., Pratt, C. J., HanAHy, R. A., Wang, Y., Yassin, A. S., TagElDein, M.A., Moon, C. D., Janssen, P. H., Shrestha, M., Rajbhandari, P., Nagler, M., Vinzelj, J. M., Podmirseg, S. M., Stajich, J. E., Goetsch, A. L., Hayes, J., a kol. (2023). Patterns and determinants of the global herbivorous mycobiome. *Nature Communications*, 14(1).
https://doi.org/10.1038/s41467-023-39508-z
- Müller, M. 1993. The hydrogenosome. *Journal of General Microbiology*. 139: 2879–2889.
- Pratt, C. J., Chandler, E. E., Youssef, N. H., & Elshahed, M. S. (2023). *Testudinimycetes gracilis* gen. nov., sp. nov. and *Astrotestudinimycetes divisus* gen. nov., sp. nov., two novel, deep-branching anaerobic gut fungal genera from tortoise faeces. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 73(5), 1–14.
https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005921
- Schut, G. J., & Adams, M. W. W. (2009). The iron-hydrogenase of *Thermotoga maritima* utilizes ferredoxin and NADH synergistically: A new perspective on anaerobic hydrogen production. *Journal of Bacteriology*, 191(13), 4451–4457.
https://doi.org/10.1128/JB.01582-08
- Stabel, M., HanAHy, R. A., Schweitzer, T., Greif, M., Aliyu, H., Flad, V., Young, D., Leubhn, M., Elshahed, M. S.,

Literatura (pokračování)

- Ochsenreither, K., & Youssef, N. H. (2020). *Aestipascuomyces dupliciliberans* gen. nov, sp. nov., the first cultured representative of the uncultured SK4 clade from aoudad sheep and alpaca. *Microorganisms*, 8(11), 1–17. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8111734>
- Tachezy, J., Makki, A., Hrdý, I. (2022). The hydrogenosome of *Trichomonas vaginalis*. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 69, e12922. <https://doi.org/10.1111/jeu.12922>
- van der Giezen, M., Birdsey, G. M., Horner, D. S., Lucocq, J., Dyal, P. L., Benchimol, M., Danpure, C. J., & Embley, T. M. (2003). Fungal hydrogenosomes contain mitochondrial heat-shock proteins. *Molecular Biology and Evolution*, 20(7), 1051–1061. <https://doi.org/10.1093/molbev/msg103>
- van Der Giezen, M., Tovar, J., & Clark, C. G. (2005). Mitochondrion-derived organelles in protists and fungi. *International Review of Cytology*, 244(SUPPL.), 175–225. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(05\)44005-X](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(05)44005-X)
- van Der Giezen, M., Sjollem, K. A., Artz, R. R. E., Alkema, W., & Prins, R. A. (1997). Hydrogenosomes in the anaerobic fungus *Neocallimastix frontalis* have a double membrane but lack an associated organelle genome. *FEBS Letters*, 408(2), 147–150. [https://doi.org/10.1016/S0014-5793\(97\)00409-2](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(97)00409-2)
- van Der Giezen, M. (2009). Hydrogenosomes and mitochondria: Conservation and evolution of functions. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 56(3), 221–231. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2009.00407.x>
- Vinzeli, J., Joshi, A., Insam, H., & Podmirseg, S. M. (2020). Employing anaerobic fungi in biogas production: challenges & opportunities. *Bioresource Technology*, 300, 122687. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122687>
- Voncken, F., Boxma, B., Tjaden, J., Akhmanova, A., Huynen, M., Verbeek, F., Tielens, A. G. M., Haferkamp, I., Neuhaus, H. E., Vogels, G., Veenhuis, M., & Hackstein, J. H. P. (2002a). Multiple origins of hydrogenosomes: Functional and phylogenetic evidence from the ADP/ATP carrier of the anaerobic chytrid *Neocallimastix* sp. *Molecular Microbiology*, 44(6), 1441–1454. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2958.2002.02959.x>
- Voncken, F. G. J., Boxma, B., Van Hoek, A. H. A. M., Akhmanova, A. S., Vogels, G. D., Huynen, M., Veenhuis, M., & Hackstein, J. H. P. (2002 b). A hydrogenosomal [Fe]-hydrogenase from the anaerobic chytrid *Neocallimastix* sp. L2. *Gene*, 284(1–2), 103–112. [https://doi.org/10.1016/S0378-1119\(02\)00388-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1119(02)00388-8)
- Wilken, S. E., Monk, J. M., Leggeri, P. A., Lawson, C. E., Lankiewicz, T. S., Seppälä, S., Daum, C. G., Jenkins, J., Lipzen, A. M., Mondo, S. J., Barry, K. W., Grigoriev, I. V., Henske, J. K., Theodorou, M. K., Palsson, B. O., Petzold, L. R., & O'Malley, M.A. (2021). Experimentally Validated Reconstruction and Analysis of a Genome-Scale Metabolic Model of an Anaerobic Neocallimastigomycota Fungus. *MSystems*, 6(1). <https://doi.org/10.1128/msystems.00002-21>
- Yarlett, N., C G Orpin, E A Munn, N C Yarlett, C A Greenwood; Hydrogenosomes in the rumen fungus *Neocallimastix patriciarum*. (1986). *Biochemical Journal*, 236 (3): 729–739. doi: <https://doi.org/10.1042/bj2360729>
- Youssef, N. H., Couger, M. B., Struchtemeyer, C. G., Ligenstoffer, A. S., Prade, R. A., Najjar, F. Z., Atiyeh, H. K., Wilkins, M. R., & Elshahed, M. S. (2013). The genome of the anaerobic fungus orpinomyces sp. strain c1a reveals the unique evolutionary history of a remarkable plant biomass degrader. *Applied and Environmental Microbiology*, 79(15), 4620–4634. <https://doi.org/10.1128/AEM.00821-13>

Souhrn

Hydrogenozomy jsou evolučně zajímavé organely, které byly prokázány v řadě anaerobních eukaryot. Tyto organely produkují za anoxických podmínek ATP a molekulární vodík a jsou považovány za evoluční adaptaci mitochondrií na anaerobní prostředí. Hydrogenozomy byly objeveny v roce 1973 u parazitických bičíkovců a jsou studovány zejména u protistů. V roce 1986 se objevila první zmínka o organelu podobné hydrogenozomu u bachorové anaerobní houby *Neocallimastix patriciarum*. Houby třídy Neocallimastigomycetes jsou dosud jediné známé houby, pro něž je kyslík toxický, a adaptace na jejich životní podmínky zahrnuje absenci cytochromů a dalších biochemických znaků dráhy oxidativní fosforylace. Hydrogenozomy za anoxických podmínek metabolizují malát a pyruvát na acetát, formát, CO₂ a H₂ se současnou fixací energie ve formě ATP. Hydrogenozomy anaerobních hub jsou jedinečné, liší se od ostatních hydrogenozomů v řadě aspektů a s největší pravděpodobností podstoupily alternativní cestu k adaptaci na anoxické podmínky.

Klíčová slova: hydrogenozomy, mitochondrie, anaerobní houby

Summary

Hydrogenosomes are evolutionarily interesting organelles that have been identified in a number of anaerobic eukaryotes. These organelles of energy metabolism produce ATP and molecular hydrogen under anoxic conditions and are considered an evolutionary adaptation of mitochondria to anoxic environments. Hydrogenosomes were discovered in 1973 in parasitic flagellates and are mainly studied in protists. In 1986, a hydrogenosome-like organelle was first mentioned in the anaerobic rumen fungus *Neocallimastix patriciarum*. Fungi of the class Neocallimastigomycetes are the only known fungi for which oxygen is toxic, and adaptation to their living conditions includes the absence of cytochromes and other biochemical features of the oxidative phosphorylation pathway. The fungal hydrogenosomes convert malate and pyruvate to acetate, formate, CO₂ and H₂ under anoxic conditions with concomitant ATP synthesis. Hydrogenosomes of anaerobic fungi are unique and differ in various aspects from hydrogenosomes of protists. They have probably taken an independent route to adapt to anoxic conditions.

Key words: hydrogenosomes, mitochondria, anaerobic fungi

ADAPTOGENY: PŘÍRODNÍ LÁTKY, KTERÉ POMÁHAJÍ ZVLÁDAT STRES

Petra Lovecká, Vendula Pavelková

Vysoká škola chemicko-technologická v Praze, Ústav biochemie a mikrobiologie, Technická 3, Praha 6

Petra.Lovecka@vscht.cz

Úvod

Rostliny využívají lidé i zvířata od nepaměti. Již od pravěku sbírali listy, plody, květy nebo kořeny a z generace na generaci si předávali získané vědomosti o použitých rostlinách. Při zkoumání zubních pozůstatků (zubního kamene) neandrtálců byla zjištěna přítomnost DNA topolu, který obsahuje kyselinu salicylovou. Jedna z možných teorií, proč DNA topolu byla nalezena u některých jedinců, je, že nejspíš trpěli bolestmi zubů (Weyrich et al., 2017).

První dochované písemnosti o léčivých rostlinách pochází z města Nagpur (Indie), které jsou přibližně 5000 let staré. Bylo zde popsáno 12 receptů na přípravu léčiv, které odkazovaly na více než 250 různých rostlin (Summer, 2000). Čínská kniha Pen T'Sao, která byla napsána 2500 př. n. l., popisovala přes 300 druhů léčiv (většinou z nasušené části rostlin), mnoho z nich se používá i dnes jako například reveň dlanitá, list čajovníku, ženšen pravý a další (Sewell a Rafieian-Kopaei, 2014). Indické svaté knihy Vědy zmiňují ošetření ran pomocí rostlin, které jsou v této zemi hojně zastoupené. Do dneška se používá muškátový oříšek, pepř, hřebíček a jiné. Ebersův papyrus pocházející z Egypta, který byl sepsán okolo roku 1550 př. n. l., byl nalezen v Luxoru a patří mezi nejcennější egyptské papyry. Obsahuje zmínky o aloe, česneku, cibuli, jalovci či granátovém jablku. V knize Ílias a Odysseia bylo zmíněno 63 druhů rostlin z minojské, mykénské a egyptské farmakoterapie. Některé z nich dostaly jména podle mytologických postav z eposů, například oman pravý (*Inula helenium*) byl pojmenován po Heleně, která byla středem problému Trojské války. Hippokratés byl „otcem medicíny“. Jeho práce obsahovala informace o 300 léčivých rostlinách klasifikovaných podle fyziologického působení, např. česnek proti parazitům střeva; pelyněk proti horečce; jako narkotika byly používány opium, blín černý a mandragora. Další významní lidé, jako byli Hérodotos, Orfeus nebo Pythagoras, odkazovali na různé druhy rostlin a jejich účinky. Theofrastos (371 – 287 př. n. l.), „otec botaniky“, sepsal dvě knihy *De Causis Plantarum* (Etiologie rostlin) a *De Historia Plantarum* (Historie rostlin). Klasifikoval více než 500 léčivých rostlin. Zdůrazňoval, že je důležité, aby si lidé zvykli na toxickou látku postupným zvyšováním dávek. Ve starověku mezi nejznámější spisovatele patřil Pedanius Dioscorides, který napsal pětidílnou encyklopedii *De Materia Medica* používanou až do pozdního středověku. Encyklopedie popisovala 944 léčiv, z toho 657 bylo rostlinného původu. Uveden zde byl jejich vzhled, místo výskytu a způsob sběru. Například heřmánek pravý (*Marticaire chamomilla* L.) známý pod názvem Chameleon, našel jako antiflogistikum využití v léčbě ran, popálenin a vředů, očištění očí, uší, nosu

a úst (Petrovská, 2012). Plinius starší napsal *Historia naturalis*. Své zkušenosti nasbíral na cestách po Německu a Španělsku. Jeho dílo spolu s Dioscoridesovým zahrnovalo všechny dosavadní znalosti o léčivých rostlinách v té době. Galén patřil mezi nejvýznamnější římské lékaře. Sepsal první seznam léků s podobným nebo identickým účinkem, které lze zaměnit – *De succedaneis* (Petrovská, 2012). Karel Veliký (742 – 814) založil lékařskou fakultu v Salernu. V jeho spisech uvedl nařízení, které nakazovaly pěstování určitých léčivých rostlin na státních pozemcích, jako je šalvěj, máta, mák, česnek, koriandr, fenykl, pažitka, celer, libeček a další. Yuhanna ibn Masawaih (anglicky John Mesue (777 – 857) přezdívaný princ medicíny sepsal tři hlavní farmaceutické pojednání, které byly publikovány dohromady jako *Opera medicinalia*. Jedna z jeho knih *De simplicibus* popisovala základní znalosti o rostlinách, zvířatech a minerálních látkách, které mají léčivé vlastnosti zvané „virtues“ (česky – síla nebo potenciál). Další kniha *Grabadin* (řecky *graphidion*, česky – seznam) byla o léčivých sloučeninách nebo léčivech složených ze dvou a více látek. Poslední kniha se jmenovala *Canones universales*, která pojednávala o základních pravidlech jak připravit projímadla, aby měly co nejlepší účinek (De Vos, 2013). Ibn Síná neboli Avicenna (980 – 1037) napsal *Canon medicinae*, který se skládal z pěti knih. Každá kniha pojednávala o něčem jiném. První byla o základních léčivých prostředcích, druhá byla o materiálech a třetí o terapii, která byla uspořádána v pořadí od hlavy k patě. O nemocech postihujících celé tělo bylo napsáno ve čtvrté knize. V páté knize se psalo o přípravě přibližně 650 léků (Cambra, 2016).

Paracelsus (1493 – 1541) byl jedním ze zastánců chemicky připravených léků z rostlin a minerálních látek. Vymyslel označení léčivých látek, které poukazovalo na použití na určité nemoci. Například kopytník evropský připomíná játra, proto musí být pro ně prospěšný. Třezalka tečkovaná by měla být prospěšná pro léčení ran, protože listy vypadají, jako by byly zaschlé (Srivastava, 2018).

V 18. století Linnaeus (1707 – 1788) uvedl ve své knize *Species Plantarum* stručný popis a klasifikaci dosud popsaných rostlin. Druhy byly popsány a pojmenovány bez ohledu na to, zda některé z nich byly dříve již popsány. Pro pojmenování použil polynomiální systém, kde první slovo označuje rod a zbývající polynomiální fráze vysvětluje další rysy rostlin. Linnaeus změnil systém na binominální. Jméno každého druhu se skládalo z rodového jména s počátečním velkým písmenem a druhového jména s počátečním malým písmenem (Petrovská, 2012).

Koncem 19. století zde bylo velké nebezpečí z eliminace léčivých rostlin v terapii. Mnoho autorů napsalo, že léky z nich získané mají několik nedostatků v dů-

sledku destruktivního působení enzymů, které způsobují zásadní změny během procesu sušení, to znamená, že léčivá schopnost rostlin závisí na způsobu sušení. Alkaloidy a glykosidy izolované v čisté formě stále více nahrazovaly rostlinná léčiva, z nichž byly izolovány. Brzy bylo zjištěno, že účinek čistých alkaloidů byl rychlejší, za to působení alkaloidních léčiv bylo dlouhodobé.

Na počátku 20. století byly navrženy stabilizační metody pro čerstvé léčivé rostliny, zejména pro ty, které mají labilní složky. Bylo také vynaloženo úsilí na studium podmínek pro výrobu a pěstování léčivých rostlin.

V dnešní době většina lékopisů na světě obsahuje bylinné léky s patrnou léčivou hodnotou. Některé státy mají své vlastní lékopisy. Ve skutečnosti existuje vyšší výskyt a používání neoficiálních bylinných léčiv. Jejich použití je založeno na tradiční medicíně nebo na základně výsledků současného vědeckého výzkumu. Mnoho léčivých rostlin se používá v samoléčení nebo na doporučení lékaře či lékárníka. Používají se samostatně nebo v kombinaci jako doplňková léčiva k syntetickým lékům.

Někteří výrobci rostlinných přípravků dodržují požadavky na kvalitu léčiv bez ohledu na to, jestli jsou rostlinné nebo syntetické. V některých zemích jsou bylinné přípravky vydávány bez lékařského předpisu (Sewell a Rafieian-Kopaei, 2014).

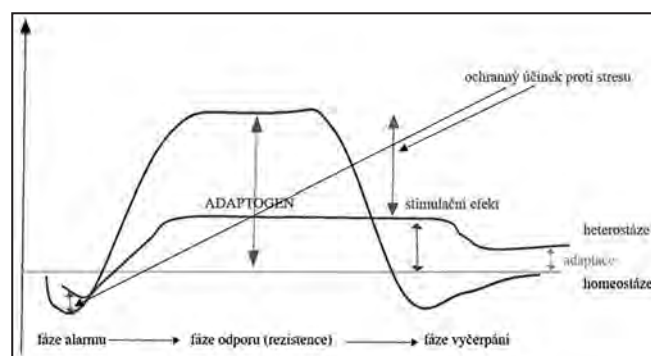
Podle světové zdravotnické organizace (WHO) okolo 75 – 80 % celkové populace stále používá léčivé rostliny, jedná se hlavně o rozvojové země. Používají je kvůli kulturní přijatelnosti (náboženství a pověry), lepšímu splynutí s lidským tělem a menším vedlejším účinkům (Kamboj, 2000).

Okolo 10 % ze všech rostlinných druhů je použito pro léčebné účely. Jejich rozšíření ve světě není stejné, například Indie a Čína mají větší zastoupení léčivých rostlin ve svém způsobu léčby než ostatní země, především kvůli historii a tradicím (Obr. 1) (Dwivedy et al., 2019). Botanický výzkum odhadl, že existuje více než 2,5·10⁵ rostlinných druhů, z nichž u více než 70 000

bylo zjištěno, že mají léčivé vlastnosti používané v lidové medicíně. Ovšem přesné číslo druhů na světě není známo a pouze malé procento bylo testováno pro léčivé účinky. V roce 1913 Henri Leclerc poprvé použil termín fytotherapie a poté v roce 1922 vydal knihu *Précis de phytothérapie* (Příručka fytotherapie). Do anglického jazyka pojem fytotherapie byl uveden Ericem Frederickem Williamem Powellem v roce 1934, který praktikoval bylinkářství a homeopatii (Encyklopedia Britannica, 2013).

Rostliny jako adaptogeny

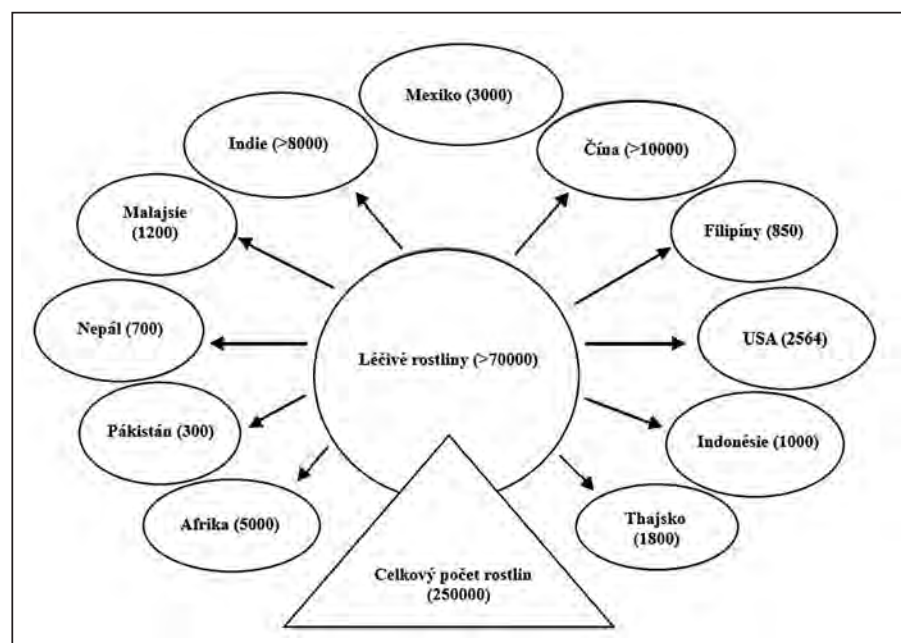
Adaptogen je netoxická látka, zejména rostlinný extrakt, která se používá ke zvýšení schopnosti těla odolávat škodlivým účinkům stresu a podporuje nebo obnovuje normální fyziologické fungování.



Obr. 2: Adaptogeny zvyšují stav nespecifické rezistence při stresu a snižují citlivost na stresory – což má za následek ochranu před stresem – prodloužení fáze rezistence. Místo vyčerpání je dosažena vyšší úroveň rovnováhy (homeostáze) – heterostáze. Čím vyšší je rovnováha, tím lepší je adaptace na stres (upraveno podle Pannossian a Wikman, 2010)

Termín adaptogen použil jako první ruský vědec Nikolay Lazarev v roce 1947 pro označení látek, které zvyšují stav nespecifické rezistence při stresu. Vycházel z teorie stresu a obecného adaptačního syndromu Hanse Selyeho, který má tři fáze: fáze alarmu, fáze odporu a fáze vyčerpání (Obr. 2). Israel Brekhman a Igor Dardymov následovali práci Lazareva a formulovali definici adaptogenů (Brekhman a Dardymov, 1969):

1. Adaptogen způsobuje nespecifickou reakci, zvyšuje odolnost vůči stresovým faktorům, včetně fyzikálních, chemických a biologických faktorů.
2. Adaptogen má normalizační dopad na fyziologii, bez ohledu na to, ve kterém směru od normálu působí stresor.
3. Adaptogen neinterferuje s normálními fungováním organismu více, než je nutné ke zvýšení nespecifické rezistence (Brekhman a Dardymov, 1969).



Obr. 1: Zastoupení druhů léčivých rostlin ve světě (Dwivedy et al., 2019)

Jako farmakoterapeutická skupina byly adaptogeny také definovány jako rostlinné přípravky, které zvyšují pozornost a vytrvalost při únavě a snižují poruchy vyvolané stresem a poruchy související s neuroendokrinním a imunitním systémem. Tato definice byla založena na důkazech získaných při klinických studiích, které byly hodnoceny v souladu s měřítkem Evropské agentury pro léčivé přípravky (Panossian et al., 2021).

Adaptogenní přípravky mohou být podle jejich aktivní složky rozděleny do tří základních skupin:

1. Fenolové sloučeniny, jako jsou fenylopanoidy, deriváty fenylethanu a lignany, jejichž strukturní podobnost s katecholaminy může naznačovat účinek na sympatoadrenální systém. Patří sem extrakty z kořene a oddenků ženšenu sibiřského a rozchodnice růžové.
2. Tetracyklické triterpeny, jako je například kukurbitacin R diglukosid, ginsenosidy, které se strukturně podobají kortikosteroidům, které inaktivují stresový systém na ochranu proti nadměrné reakci na stresory. Tyto sloučeniny lze nalézt v posedu bílém a vitání snodárné.
3. Oxylipiny, nenasycené trihydroxy nebo epoxy mastné kyseliny strukturně podobné leukotrienům a lipoxinům. Tato skupina byla nalezena v posedu bílém a lékořici lysé (Panossian, 2003).

I když byly adaptogeny uznány jako samostatná skupina, jsou nadále klasifikovány jako skupina stimulantů CNS nebo jako jiné léky (Tab. I).

Tab. I: Rozdíl mezi stimulanty a adaptogeny (Panossian, 2003)

	Stimulant	Adaptogen
Zotavení po fyzické zátěži	Nízká	Vysoká
Vyčerpání energie	Ano	Ne
Výkon při stresu	Nižší	Vyšší
Přežití při stresu	Nižší	Vyšší
Kvalita vzruchu	Slabá	Dobrá
Nespavost	Ano	Ne
Vedlejší účinky	Ano	Ne
DNA/RNA a syntéza proteinů	Nižší	Vyšší

Princip aktivity a molekulární mechanismy působení adaptogenů

Za antistresovým účinkem adaptogenů stojí osa hypothalamus-hypofýza-nadledviny a regulace klíčových mediátorů stresové reakce společně pro všechny buňky, jako jsou proteiny tepelného šoku Hsp70 a Hsp16 (molekulární chaperony podílející se na cytoprotekci vyvolané stresem), β -endorfin, oxid dusný, stresem aktivovaná c-Jun N-koncová proteinkinasa 1 (JNK1) (ATP:protein fosfotransferasa, EC 2. 7. 11.24) a biosyntéza ATP (Panossian a Wikman, 2010).

Mitochondrie generují radikály obsahující kyslík, které mohou poškodit proteiny narušením jejich struktury, takže již nemohou plnit své funkce v buňce. Na regulaci homeostázy se podílí mnoho faktorů, například:

– stresový hormon kortizol;

- GR (glukokortikoidní receptor), který moduluje/reguluje sekreci kortizolu;
- NO, intracelulární signální molekula;
- FOXO (protein Forkhead), který je přítomen v cytoplazmě buňky, produkuje bílkoviny podílející se na růstu a vývoji buněk. Jakmile se FOXO translokuje do jádra a váže se na DNA, buňka začíná produkovat proteiny, které se podílejí na odolnosti proti stresu a zvyšují přežití a dlouhověkost.

Ve stresu vnější stresový signál aktivuje kaskádu proteinů, včetně JNK, který hraje důležitou roli v regulaci vývoje neuronů, aktivaci imunitního systému a apoptosy. Dále JNK dokáže potlačit glukokortikoidní receptor tak, že přestane fungovat inhibice sekrece kortizolu a tím se zvýší jeho hladina. Kortizol inhibuje imunitní systém a má protizánětlivé účinky. Také dochází ke stimulaci biosyntézy Hsp70 a p-FOXO1. Stimulace biosyntézy Hsp70 je klíčovým bodem v mechanismu účinku adaptogenů, protože Hsp70 zvyšuje regeneraci poškozených proteinů, inhibuje stresem indukovanou expresi genů pro NO syntasu a inhibuje JNK (Panossian a Wagener, 2011).

Fenolové sloučeniny, mezi které patří fenylopanoidy a deriváty fenylethanu, jako je salindrosid, rosin, syringin, tyrosol a lignany, jsou strukturně podobné katecholaminům (mediátory sympatoadrenálního systému) podílející se na aktivaci stresového systému v raných fázích stresové reakce. Tyrosol zvyšuje fosorylaci syntasy oxidu dusnatého eNOS (L-arginin, NADPH:kyslík – oxidoreduktasa, EC 1. 14. 13.39) a transkripčního faktoru FOXO3a a zvyšuje expresi proteinu jaderné dlouhověkosti SIRT1 (sirtuin1). Proteiny FOXO jsou rozhodujícími regulátory různých buněčných procesů, jako je apoptosa, progresse buněčného cyklu a odolnost vůči oxidačnímu stresu. Protein FOXO3a je schopen zprostředkovat stresovou reakci tím, že působí jako senzor buněčných stresů. Transkripční aktivita FOXO3a je modulována Akt (proteinkinasa B) (fosfatidylinositol-3-kinasa, EC 2. 7. 1.137) a SIRT1 (sirtuin1) (Samuel et al., 2008).

Účinky adaptogenů

Adaptogeny mají širokou škálu působení. Mají pozitivní vliv prakticky na všechny orgány a dokážou zlepšit veškeré smysly. Mají neuroprotektivní, hepatoprotektivní, kardioprotektivní, protizánětlivé, antioxidační a antimikrobiální účinky. Působí proti kašli, průjmům, stresu, rakovině, dermatitidám a různým nemocem. Například klanoplaška čínská (*Schizandra chinensis*) zlepšuje noční vidění (Trusov, 1953), zvyšuje fyzickou pracovní kapacitu až o 222 % ve srovnání s kontrolní skupinou (Yefimova et al., 1954) a má spoustu dalších pozitivních účinků. Studie na zvířatech a izolovaných neuronových buňkách odhalily, že adaptogeny vykazují neuroprotektivní, protiúnavovou, antidepresivní, anxiolytickou, nootropní a CNS stimulační aktivitu (Panossian a Wikman, 2010). ADAPT-232 je kombinace extraktů z *Eleutherococcus senticosus*, *R. rosea* a *Schizandra chinensis*, která zvyšuje krátkodobou paměť, rychlost a spolehlivost v porozumění informacím (Bogatova a Malozemov, 1994). Extrakt z eleuterokoku ostnitého ve stresových podmínkách snižuje aktivitu kůry nadledvin a sympatického nervového systému a zvyšuje tonus parasympatického nervového systému (Berdyshev, 1995). Salindrosid snižuje koncentraci MDA (malondialdehyd) a dusičnanů a snižuje expresi genů pro TNF- α (z angl. tumor necrosis factor- α) a IL-6 (interleukin 6)

v hipokampu myši s Alzheimerovou chorobou (Li et al., 2018). U transgenních modelů *Drosophila salidosid* chrání před neurotoxicitou indukovanou amyloid- β peptidem a snižuje jeho hladinu. Tento neuroprotektivní účinek byl spojen se zvýšenou regulací signalizace fosfatidylinositol-3-kinasy (ATP:1-fosfatidyl-1D-myo-inositol 3-fosfotransferasa, EC 2. 7. 1.137) (PI3K)/Akt (proteinkinasa B) (Chen et al., 2016).

Maslova et al. (1993) zkoumali účinky extraktu rozhodnice na kardiovaskulárním systému potkanů, kde zjistili, že extrakt zabraňuje stresu vyvolanému zvýšením hladiny cAMP a snížením obsahu cGMP v srdci. Ženšen pravý dokáže působit jak antihypertenzivně (Shin et al., 2013), tak antihypotenzivně (Chen et al., 2012), tyto účinky závisí na dávce. Nižší dávky mají silnější antihypertenzivní účinky než vyšší dávky

Literatura

Baek E. B., Yoo H. Y., Park S. J., Chung Y.-S., Hong E.-K., Kim S. J. (2009): Inhibition of Arterial Myogenic Responses by a Mixed Aqueous Extract of *Salvia Miltiorrhiza* and *Panax Notoginseng* (PASEL) Showing Antihypertensive Effects, *The Korean Journal of Physiology & Pharmacology*, 13, 287-293, doi: 10.4196/kjpp.2009. 13. 4.287.

Berdyshev V. V. (1995): Some specific effects of single doses of adaptogens, In: *Valeology: Diagnosis, Means and Practice in Health Care*, 2nd. ed., 105-117.

Bogatova R. I., Malozemov V. V. (1994): Experimental research on estimation of influence of single dose of phytoadaptogens in short memory. The Report on ADAPT 232, Institute of Medical and Biological Problem (IMBP): Moscow, 1-151.

Brekhman I. I., Dardymov I.V. (1969): New substances of plant origin which increase nonspecific resistance, *Annual review of pharmacology*, 9, 419-430.

De Vos P. (2013): The "Prince of Medicine": Yūḥannā ibn Māsawayh and the Foundations of the Western Pharmaceutical Tradition. *Isis*, 104, 667-712.

Dwivedy A.K., Singh V.K., Das S., Chaudhari A. K., Upadhyay N., Singh Ak., Singh Ar., Dubey N.K. (2019): Biodiversity Bioprospection with Respect to Medicinal Plants, In: *Entnopharmacology and Biodiversity of Medicinal Plants*. 1st. ed., (Patra J.K., Das G., Kumar S., Thatoi H.), Apple Academic Press Inc., 1-28.

Encyklopedia Britannica web page: <https://www.britannica.com/science/phytotherapy#ref312372> (26. 2. 2020).

Chen I. J., Chang M. Y., Chiao S. L., Chen J. L., Yu C. C., Yang S. H., Liu J. M., Hung C. C., Yang R. C., Chang H. C., Hsu C. H., Fang J. T. (2012): Korean red ginseng improves blood pressure stability in patients with intradialytic hypotension, *Evidence-based complementary and alternative medicine*, <https://doi.org/10.1155/2012/595271>.

Kamboj V.P. (2000): Herbal medicine, *Current Science*. 78, 35-39.

Maslova L. V., Lishmanov Y. B., Maslov L. N. (1993): Cardioprotective effects of adaptogens of plant origin, *Biulleten' Eksperimental'noi Biologii i Meditsiny*, 115, 269-271.

(Baek et al., 2009). Diabetická kardiomyopatie je porucha funkce myokardu způsobená cukrovkou a je charakterizována jak systolickou, tak diastolickou dysfunkcí v důsledku snížené kontraktility. Léčba salindrosidem významně zlepšila srdeční dysfunkci, hypertrofii a fibrosu vyvolanou diabetem, kdy docházelo k regulaci expresi HO-1 (hemové oxygenasy 1) (protohem, NADPH-hemoprotein reduktasa:kyslík oxidoreduktasa) EC 1. 14. 14.18) aktivací signální dráhy Akt (neboli PI3K/Akt signální dráha) (Ni et al., 2020).

Adaptogeny mají pozitivní (povzbuzující) účinky na organismus, což není snadné laboratorně prokázat, proto se k jejich hodnocení využívá řada testů. Mezi takové testy patří hodnocení antimikrobiální, antioxidační, antidiabetické, cytotoxické, protizánětlivé aktivity a stanovení inhibice acetylcholinesterové aktivity.

Ni J., Li Y., Xu Y., Guo R. (2020): Salindroside protects against cardiomyocyte apoptosis and ventricular remodeling by AKT/HO-1 signaling pathways in a diabetic cardiomyopathy mouse model, *Phytomedicine*, <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2020.153406>.

Panossian A.G. (2003): Adaptogens: Tonic Herbs for Fatigue and Stress, *Alternative and Complementary Therapies*, 9, 327-331.

Panossian A.G., Efferth T., Shikov A.N., Pozharitskaya, O.N., Kuchta K., Mukherjee, P. K., Banerjee S., Heinrich M., Wu W., Guo D.A., Wagner H. (2021): Evolution of the adaptogenic concept from traditional use to medical systems: Evolution of the adaptogenic concept from traditional use to medical systems: Pharmacology of stress- and aging-related diseases, *Medicinal research reviews*, 41, 630-703, <https://doi.org/10.1002/med.21743>.

Panossian A.G., Wagener H. (2011): Adaptogen. A Review of their History, Biological Activity, and Clinical Benefits, *Herbal Gram*, 90.

Panossian A.G., Wikman G. (2010): Effects of Adaptogens on the Central Nervous System and the Molecular Mechanisms Associated with Their Stress-Protective Activity, *Pharmaceuticals*, 3, 188-224.

Panossian A.G., Wikman G., Sarris J. (2010): Rosenrot (*Rhodiola rosea*): Traditional use, chemical composition, pharmacology and clinical efficacy, *Phytomedicine*, 17, 481-493, <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2010. 02. 002>.

Petrovska B.B. (2012): Historical review of medicinal plants usage, *Pharmacognosy Reviews*, 6, 1-5.

Samuel S.M., Thirunavukkarasu M., Penumathsa S.V., Paul D., Maulik N. (2008): Akt/FOXO3a/SIRT1-mediated cardioprotection by n-tyrosol against ischemic stress in rat in vivo model of myocardial infarction: switching gears toward survival and longevity, *Journal of agricultural and food chemistry*, 56, 9692-9698, <https://doi.org/10.1021/jf802050h>.

Sewell R.D.E., Rafieian-Kopaei M. (2014): The history and ups and downs of herbal medicines usage, *Journal of HerbMed Pharmacology*, 3, 1-3.

Shin W., Yoon J., Oh G. T., Ryoo S. (2013): Korean red ginseng inhibits arginase and contributes to endothelium-dependent vasorelaxation through endothelial nitric oxide synthase coupling, *Journal of ginseng research*, 37, 64-73.

Literatura (pokračování)

Srivastava A.K. (2018): Significance of medicinal plant in human life. In: Synthesis of Medicinal Agents from Plants. 1st. ed., (Tewari A., Tiwari S.), Elsevier, 1-24.

Summer J. (2000): The natural history of medicinal plants. 1st ed., Timber Press, London, 252 stran.

Trusov M. S. (1953): The effect of the far east Schizandra chinensis on some visual functions, Voenno-Medotsinskij Zhurnal, 10, 57-62.

Weyrich L., Duchene S., Soubrier J., et al. (2017): Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus. Nature, 544, 357-361.

Yefimova V.A., Kokhanova A.I., Majburd E.D. (1954): On the problem of Schizandra chinensis effect on the cerebral cortex activity, Khabarovsk Medical Institute, Khabarovsk Collection, 13, 52-57.

Souhrn

Lidské tělo je schopno odolávat škodlivým účinkům stresu, čímž podporuje nebo obnovuje normální fyziologické fungování. Tato jeho schopnost je podporována činností adaptogenů, což jsou netoxické látky, zejména rostlinné extrakty. Působí tak, že pozitivně ovlivňují prakticky všechny orgány a dokážou zlepšit veškeré smysly. Mají neuroprotektivní, hepatoprotektivní, kardioprotektivní, protizánětlivé, antioxidační a antimikrobiální účinky. Působí proti kašli, průjmům, stresu, rakovině, dermatitidám a různým nemocem. Laboratorně není jednoduché tyto účinky prokázat, proto se k jejich hodnocení využívá řada testů. Mezi takové testy patří hodnocení antimikrobiální, antioxidační, antidiabetické, cytotoxické, protizánětlivé aktivity a stanovení inhibice acetylcholinesterové aktivity.

Klíčová slova: aktivita adaptogenů, molekulární mechanismy adaptogenů, rostlinné extrakty

Summary

The human body is able to resist the harmful effects of stress, thereby supporting or restoring normal physiological functioning. This ability is supported by the activity of adaptogens, which are non-toxic substances, especially plant extracts. They act in such a way that they positively affect virtually all organs and can improve all the senses. They have neuroprotective, hepatoprotective, cardioprotective, anti-inflammatory, antioxidant and antimicrobial effects. They act against cough, diarrhea, stress, cancer, dermatitis and various diseases. It is not easy to prove these effects in the laboratory, so a number of tests are used to evaluate them. Such tests include evaluation of antimicrobial, antioxidant, antidiabetic, cytotoxic, anti-inflammatory activity and determination of acetylcholinesterase inhibition. Keywords: adaptogen activity, molecular mechanisms of adaptogens, plant extracts

BIOLOGICKÁ REDUKCE SÍRANŮ JAKO SOUČÁST BIOGEOCHEMICKÉHO CYKLU SÍRY

Dana Pokorná

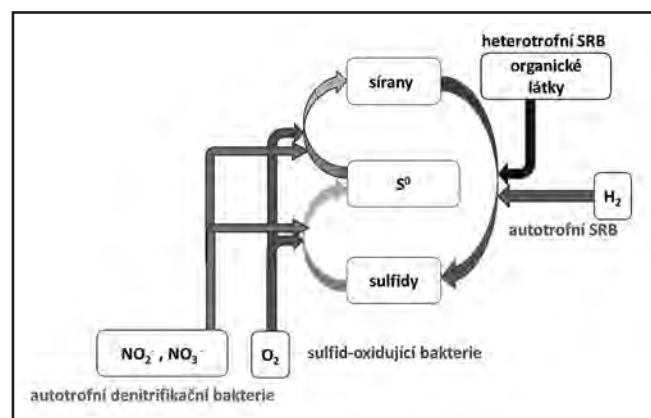
Ústav technologie vody a prostředí, VŠCHT Praha, Technická 5, 166 28 Praha 6 – Dejvice

Danka.Pokorna@vscht.cz

Mikroorganismy hrají důležitou roli v globálním cyklu různých prvků jako jsou dusík, síra, uhlík nebo železo. Síra se vyskytuje v různých oxidačních stupních. Nejčastěji se v přírodě vyskytuje síra v oxidačních stavech -2 (sulfidy a organická síra), 0 (elementární síra) a 6+ (sírany). Vlivem chemických nebo biologických činitelů dochází k transformaci síry z jednoho stupně do druhého. Bakterie koloběhu síry, konkrétně sulfát-redukující a sulfid-oxidující bakterie, hrají důležitou roli v mnoha environmentálních a průmyslových oblastech. Aktivita těchto bakterií v některých případech způsobuje závažné problémy v oblasti životního prostředí nebo průmyslu, zatímco jejich využití za pečlivě kontrolovaných podmínek může vyřešit a zmírnit jiné problémy, zejména ty, které se vyskytují v ropném a těžebním průmyslu. Například sulfát-redukující bakterie jsou známy jako mikroorganismy způsobující biogenní produkci sulfanu v ropných nádržích a související korozi, ke které dochází při těžbě, přepravě a zpracování ropy a různých ropných produktů.

Biogeochemický cyklus, který tyto transformace popisuje, se skládá z několika oxidačně-redukčních reakcí. H_2S jako maximálně redukovaná forma síry může být oxidován činností sulfid-oxidujících bakterií (SOB) na elementární síru nebo sírany. Na druhou stranu, sírany jako maximálně oxidovaná forma síry mohou být redukovány na sulfid sulfát-redukujícími bakteriemi

(SRB). Sírany fungují jako elektronový akceptor v metabolických cestách různých mikroorganismů, které využijí různé látky jako elektronový donor.



Obr. 1: Biogeochemický cyklus síry

Situace, kdy redukční a oxidační strana tohoto cyklu nejsou v rovnováze, může vést k hromadění meziproduktů, jako je síra, sulfid železa a sulfan. Disproporcio-nace síry, prováděná některými druhy sulfát-redukujících bakterií a dalšími vysoce specializovanými bakteriemi, je proces generující energii, při němž elementární síra nebo thiosírany fungují jako donor i akceptor elektro-

nů. Disproporcionace síry vede k současné tvorbě síranů a sulfidů (Bak F 1987).



Kromě anorganických sloučenin síry je mikroorganismy syntetizováno velké množství organických sloučenin síry (tj. bílkovin obsahujících síru), které jsou považovány za součást mikrobiálního cyklu síry. Mikrobiální cyklus síry ovlivňují i další organické sloučeniny, jako je dimethylsulfid, dimethyldisulfid, dimethylsulfoxid, methanethiol a disulfid uhlíku.

Sulfát-redukující bakterie – producenti sulfidické síry

Sírany jsou jedny z nejhojněji zastoupených aniontů v životním prostředí. Vznikají a jsou vypouštěny z mnoha průmyslových výrobníků.

Přestože se do prostředí uvolňuje velké množství síranů, byla dosud zmiřňování emisí síranů věnována jen malá pozornost kvůli jejich relativně nízkému přímému množství a environmentálnímu riziku ve srovnání s ostatními znečišťujícími látkami. V prostředí s vysokým ORP působí sírany jako zdroj znečištění, při absenci kyslíku nebo oxidovaných forem dusíku se přeměňují na sulfid nebo plynný sulfan, který způsobuje zápach a korozi a pro člověka je smrtelně jedovatý a způsobuje smrt do 30 minut v plynném stavu při koncentraci pouhých 800 – 1 000 mg/l.

Horní mezní koncentrace sulfidů ve vodě určeného k lidské spotřebě se doporučuje 250 mg/l. Proto vody bohaté na sírany vyžadují před vypouštěním do životního prostředí úpravu.

Biologická redukce síranů je využívána pro úpravu odpadních vod obsahujících významné množství síranů, kdy jsou tyto sloučeniny redukovány činností sulfát-redukujících bakterií (SRB) na sulfidy. Tento proces je vhodný pro odpadní vody, které současně obsahují vysoké koncentrace těžkých kovů, které se současně odstraňují ve formě nerozpustných sulfidů. Pokud i po vysrážení veškerých těžkých kovů zůstane na odtoku významná koncentrace sulfidů, je vhodné zařadit reaktor obsahující SOB, aby byly přebytečné sulfidy biologicky zoxidovány na elementární síru.

Biologické odstraňování síranů

K redukci síranů může docházet buď asimilační, nebo disimilační cestou. Asimilační cestou vznikají redukováné sloučeniny síry pro biosyntézu aminokyselin a proteinů, přičemž sulfidy přímo nevznikají. Při disimilační redukci jsou sírany (nebo síra) redukovány na anorganický sulfid obligátními anaerobními sulfát-redukujícími nebo síru-redukujícími bakteriemi. Asimilační a disimilační redukce síranů začíná aktivací sulfátu adenosintrifosfátem (ATP). Navázání sulfátu na ATP, jehož výsledkem je vznik adenosinfosulfátu (APS), pak katalyzuje enzym ATP sulfuryláza. Při disimilační redukci se sulfátová část APS redukuje přímo na siřičitan (SO_3^{2-}) enzymem APS reduktázou. Při asimilační redukci se k APS přidává další atom fosforu za vzniku fosfoadenosinfosulfátu (PAPS). PAPS je pak redukován na siřičitan. Jakmile se vytvoří siřičitan, je enzymem sulfitreduktázou přeměněn na sulfid. Při disimilativní redukci se tvoří sulfid, zatímco při asimilativní redukci se sulfid zabudovává do organických

sloučenin síry (Madigan and Martinko 2006, Maestre, Rovira et al. 2010).

Biologické odstranění síranů probíhá ve dvou stupních. Nejprve dojde v anaerobním prostředí činností SRB k jejich redukci na sulfidy. Ve druhém stupni jsou takto vzniklé sulfidy biologicky oxidovány sulfid-oxidujícími bakteriemi (SOB) na elementární síru.

Sulfát-redukující bakterie je možno rozdělit na tři základní skupiny:

- Proteobakterie (s více jak 25 rody)
- Gram-pozitivní bakterie (*Desulfotomaculum*, *Desulfosporosinus*)
- skupina tvořená *Thermodesulfobacterium* a *Thermodesulfobacterium*

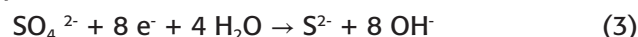
Třetí skupina tvoří, jak název napovídá, termofilní mikroorganismy, první dvě skupiny mohou být jak psychrofilní, tak mezofilní i termofilní.

Vedle sulfát redukujících bakterií existuje ještě skupina bakterií, které jsou schopny redukovat elementární síru na sulfidy (*Desulfuromonas*, *Desulfurella*, *Sulfurospirillum* a *Campylobacter*). Tyto bakterie mohou redukovat síru na sulfid, ale nejsou schopny redukovat sírany na sulfid.

Pokud jde o metabolickou funkčnost, dělí se SRB do dvou skupin na úplné oxidátory (acetátové oxidátory), které mají schopnost oxidovat organickou sloučeninu až na CO_2 , a neúplné oxidátory (neacetátové oxidátory), které provádějí neúplnou oxidaci organické sloučeniny na acetát a CO_2 . Některé druhy rodů *Desulfobacter*, *Desulfobacterium*, *Desulfococcus*, *Desulfonema*, *Desulfosarcina*, *Desulfoarculus*, *Desulfoacinum*, *Desulforhabdus*, *Desulfomonile*, stejně jako *Desulfotomaculum acetoxidans*, *Desulfotomaculum sapomandens* a *Desulfovibrio baarsii* patří do skupiny kompletních oxidantů (Colleran, Finegan et al. 1995, Lens, Visser et al. 1998, Rabus R 2006). Mezi neúplné oxidátory patří *Desulfovibrio*, *Desulfomicrobium*, *Desulfobotulus*, *Desulfofustis*, *Desulfotomaculum*, *Desulfomonile*, *Desulfobacula*, *Archaeoglobus*, *Desulfobulbus*, *Desulforhopalus* a *Thermodesulfobacterium* (Colleran, Finegan et al. 1995, Madigan and Martinko 2006).

Sulfát-redukující bakterie je možno rozdělit na heterotrofní SRB využívající jako substrát organické sloučeniny a autotrofní SRB, které využívají CO_2 jako zdroj uhlíku a elektrony pro redukci získávají z oxidace H_2 .

V případě redukce síranů na sulfidy se jedná o reakci, kdy je síran, tj. sloučenina síry v nejvyšším oxidačním stupni, akceptorem elektronů, které jsou poskytovány jejich donorem. Celkem je k redukci síranu až na sulfid vyžadováno 8 elektronů.



Teoreticky vyžaduje 1 mol síranu 0,67 molu elektro-nového donoru, což znamená, že na úplné teoreticky možnou redukci síranů je potřebný molární poměr $ChSK/SO_4^{2-}$ 0,67. Na sírany bohaté odpadní vody však většinou potřebné množství elektronového donoru neobsahují, takže je nutné jej do systému dodávat.

Výběr vhodného donoru se řídí jednak jeho schopností za daných podmínek redukovat přítomné sírany, aniž by vznikaly druhotné polutanty, a jednak náklady na jeho pořízení (van Houten, Hulshoff Pol et al. 1994, van Houten, Elferink et al. 1995).

Ekonomická proveditelnost procesu redukce síranů pak závisí na dvou podmínkách:

- (1) náklady na přidání donoru elektronů na jednotku síranu přeměněného na sulfid

(2) přidání donor elektronů by neměl způsobovat žádné nebo co nejmenší zbytkové znečištění.

Jak již bylo řečeno, může jako donor elektronů sloužit organická látka nebo vodík, přičemž SRB mají různou afinitu k jednotlivým substrátům (H_2 > kyselina propionová > ostatní organické látky (methanol, ethanol)). V případě anaerobních reaktorů zpracovávajících organické látky na bioplyn, slouží tyto látky i jako substrát pro SRB, čímž snižují jejich potenciál využitelný pro tvorbu bioplynu, protože termodynamika redukčních reakcí SRB je většinou výhodnější než termodynamika rozkladných reakcí anaerobních mikroorganismů (Choi and Rim 1991). Redukce síranů tak převažuje nad tvorbou methanu. Význam této soutěže roste s klesajícím poměrem $CHSK/SO_4^{2-}$, tzn., že záleží na koncentraci síranů (Omil, Lens et al. 1998).

Vzhledem k tomu, že SRB mají různou afinitu k jednotlivým organickým substrátům, soutěží o substrát s různými trofickými skupinami anaerobního společenství (Chen Y., Cheng J. J. et al. 2008). Soutěž mezi SRB a rychle rostoucími fermentačními a acidogenními mikroorganismy prakticky neprobíhá, protože SRB nedokáží rozkládat složitější organické látky. Výjimku tvoří pouze několik zástupců SRB, kteří dokáží metabolizovat cukry a aminokyseliny (Hansen T.A. 1993).

Donor elektronů – kyselina mravenčí

Podobně se chovají hydrogenotrofní SRB v přítomnosti kyseliny mravenčí (De Smul A. and Verstraete W. 1999). V přítomnosti methanolu mohou sírany redukovat jen některé druhy SRB rodu *Desulfotomaculum*, *Desulfoviobrio* nebo *Desulfobacterium*. Jejich růstové rychlosti jsou však ve srovnání s methanogeny a homoacetogeny za mezofilních podmínek velice nízké. Bylo zjištěno, že 90 % metanolu je při této teplotě využito hydrogenotrofními methanogeny a jen 10 % SRB (Weijma, Chi et al. 2003), zatímco při termofilních podmínkách SRB dominují (Weijma J., Bots et al. 2000 b).

Donor elektronů – ethanol

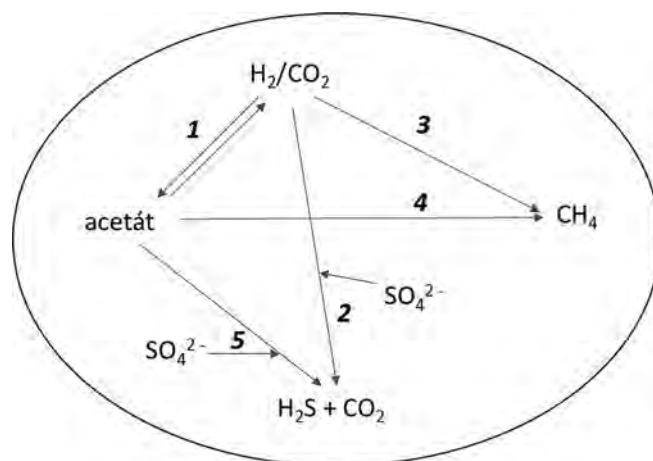
Významným elektronovým donorem při redukci síranů je ethanol. Při vysokých koncentracích síranů je možno dosáhnout až 80 % účinnosti jejich redukce za přítomnosti tohoto substrátu (Kalyuzhnyi, de Leon Fragoso et al. 1997). Nemenší význam mají NMK – kyseliny octová, propionová a máselná, které jsou produkovány během acidogenese a acetogenese jako meziprodukty anaerobního rozkladu organického substrátu. Co se týče kyseliny octové, je potvrzeno její využití v kontinuálně míchaném reaktoru, kde acetotrofní SRB svoji termodynamikou přerůstají methanogeny (Gupta, Flora et al. 1994). Chování SRB v reaktorech s imobilizovanou biomasou není jednoznačné. Některé studie uvádí, že veškerou kyselinu octovou využijí acetotrofní methanogeny a to i při vysokých koncentracích síranů (Hoeks, Ten Hoopen et al. 1984), zatímco jiné zdroje uvádí jasnou převahu SRB nad methanogeny (Omil, Lens et al. 1996). Kromě růstové kinetiky ovlivňuje soutěž mezi SRB a acetotrofními methanogeny řada dalších faktorů uvedených souhrnně v literatuře (Lens, Omil et al. 2000). Rychlost spotřeby kyseliny propionové a máselné je velice závislá na koncentraci síranů a jejich poměru k CHSK. Při vyšších koncentracích síranů ($CHSK/SO_4^{2-} < 1.7$) je jejich využití účinnější SRB než syntrofními acetogeny, v případě $CHSK/SO_4^{2-} > 2.7$ vítězí syntrofní methanogeny. V rozmezí $CHSK/SO_4^{2-}$ 1.7 až 2.7 probíhá konkurence o substrát, při které hraje velkou roli zastoupení SRB v anaerobní kultuře (Choi

E. and Rim J. M. 1991, Colleran, Finegan et al. 1995). V případě kyseliny máselné syntrofní acetogeny mohou konkurovat SRB i v případě přebytku síranů. Pokud je limitujícím faktorem koncentrace síranů převládá činnost syntrofních acetogenů (Visser, Beeksmas I. et al. 1993). Jako substrát mohou SRB využívat při redukci síranů na sulfidy i celou řadu složitějších organických látek jako jsou ethylbenzen (Kniemeyer O., Fischer T. et al. 2003), fenol a kyselina benzoová (Fang H.H.P., Liu Y. et al. 1997).

Jelikož nedokáží rozkládat složitější organické látky, až na několik zástupců SRB metabolizujících cukry a aminokyseliny, soutěží o substrát s rychle rostoucími fermentačními a acidogenními mikroorganismy, které jsou součástí anaerobní biocenózy, neprobíhá (Pokorná and Zábranská 2015).

Donor elektronů – vodík

Výhodným donorem elektronů je vodík, o který soutěží hydrogenotrofní SRB v anaerobním prostředí s hydrogenotrofními methanogeny a homoacetogeny. V případě, že není v systému limitující koncentrace síranů, dochází ke kompletnímu spotřebování vodíku hydrogenotrofními SRB, jejichž reakce je energeticky výhodnější než reakce hydrogenotrofních methanogenů (Omil, Lens et al. 1996). Koncentrace vodíku klesá pod prahovou koncentraci využitelnou hydrogenotrofními methanogeny, což vysvětluje jejich vysokou inhibici v přítomnosti vysokých koncentrací síranů, limitní koncentrace vodíku pro hydrogenotrofní SRB je vyšší (Oude Elfering, Visser et al. 1994, Colleran, Finegan et al. 1995, Oude Elferink, Vorstman et al. 1998). Důležitou roli v kompetici mezi hydrogenotrofními methanogeny a SRB o vodík hraje teplota. Zatímco za mezofilních podmínek (36 °C) vítězí SRB, v termofilních podmínkách (55 °C) dominují methanogeny (Colleran E. and Pender S. 2002). V případě použití tohoto donoru elektronů, je třeba dodávat např. CO_2 jako zdroj uhlíku. Možné je i použití syngasu nebo pyrolyzního plynu, protože oba plyny obsahují jak vodík, tak CO_2 příp. CO (van Houten, Hulshoff Pol et al. 1994).



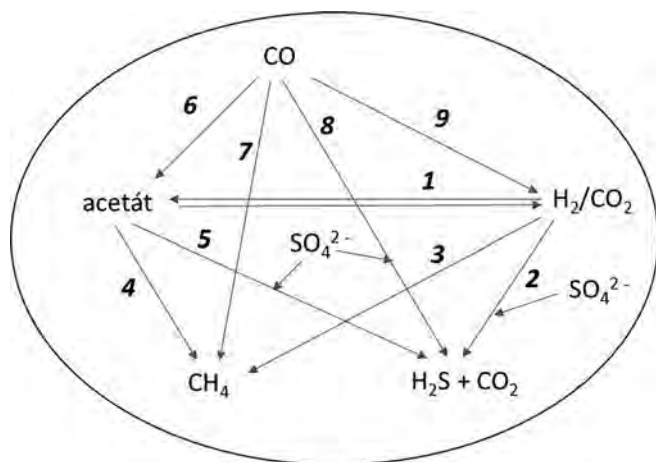
Obr. 2: Využití H_2 různými skupinami mikroorganismů anaerobního konsorcia

1 – homoacetogeny, 2 – hydrogenotrofní SRB, 3 – hydrogenotrofní methanogeny, 4 – acetotrofní methanogeny, 5 – acetotrofní SRB (podle Sinharoy et al. 2020)

Donor elektronů – oxid uhelnatý

Některé SRB jsou schopné jako zdroj uhlíku a energie využívat oxid uhelnatý, a to i navzdory tomu, že pro

většinu SRB je toxický (Sinharoy, Baskaran et al. 2019). V literatuře jsou popsány jak mezofilní, tak termofilní druhy např. *Desulfotomaculum thermoacetoxidans* strain, *Thermodesulfovibrio yellowstonii*, *Desulfotomaculum kuznetsovii*, *Desulfotomaculum thermo- benzoicum* sub.sp. *thermosyntrophicum* mají optimální teplotu v rozmezí 55 – 60 °C, většina mezofilních karboxydotrofních SRB má potom optimální teplotu mezi 30 – 37 °C.



Obr. 3: Využití CO různými skupinami mikroorganismů anaerobního konsorcia

1 – homoacetogeny, 2 – hydrogenotrofní SRB, 3 – hydrogenotrofní methanogeny, 4 – acetotrofní methanogeny, 5 – acetotrofní SRB, 6 – karboxydotrofní acetogeny, 7 – karboxydotrofní methanogeny, 8 – karboxydotrofní SRB, 9 – karboxydotrofní hydrogenogeny (podle Sinharoy A. et al. 2020)

Literatura

Bak F, P. N. (1987). „Chemolithotrophic growth of *Desulfovibrio sulfodismutans* sp. nov. by disproportionation of inorganic sulfur compounds.“ *Arch. Microbiol.* **147**: 184-189.

Colleran, E., S. Finegan and P. Lens (1995). „Anaerobic treatment of sulphate-containing waste streams.“ *Antoine van Leeuwenhoek* **67**: 29-47.

Colleran E. and Pender S. (2002). „Mesophilic and thermophilic anaerobic digestion of sulphate-containing wastewaters.“ *Water Sci. Technol.* **45**(10): 231-235.

De Smul A. and Verstraete W. (1999). „Retention of Sulphate-Reducing Bacteria in Expanded Granular-Sludge-Blanket Reactors.“ *Water Environment Research* **71**(4): 427-431.

Fang H.H.P., Liu Y. and C. T. (1997). „Effect of sulfate on anaerobic degradation of benzoate in UASB reactors.“ *J. Environ. Eng.* **123**(4): 320-328.

Gupta, A., J. R. V. Flora, M. Gupta, G. D. Sayles and M. T. Suidan (1994). „Methanogenesis and sulfate reduction in Chemostats – I. Kinetic studies and experiments.“ *Water Research* **28**: 781-793.

Hansen T.A. (1993). Carbon metabolism of sulfate-reducing bacteria. In: Odom, J.M., Rivers-Singleton, J. R. (Eds.), *The Sulfate-reducing Bacteria: Contemporary Perspectives*. Springer-Verlag, NY.

Redukce síranů probíhá v přítomnosti CO podle rovnice 4



Toxicita CO pro některé druhy karboxydotrofních SRB může být potlačena v kokultuře s mikroorganismy, které dovedou CO také využívat, např. homoacetogenní bakterie, které jej metabolizují podle rovnice na směs H_2 a CO_2 , což jsou substráty pro hydrogenotrofní methanogeny.



Donor elektronů – methan

Biologická redukce síranů může probíhat i v přítomnosti methanu jako elektronového donoru, což je typické pro anaerobní oxidaci methanu v hlubkových mořských sedimentech.



Podmínky činnosti SRB

Činnost SRB je ovlivněna několika faktory (Tang, Baskaran et al. 2009).

pH je pro činnost SRB optimální v rozmezí 5 – 9. Mimo tento rozsah se snižuje jejich aktivita.

Co se týká vlivu teploty, tak existují jak mezofilní, tak termofilní druhy SRB, které ve své oblasti fungují v poměrně širokém teplotním rozmezí.

Významně inhibiční vliv na SRB mají ionty těžkých kovů už v nízkých koncentracích: Cu 50 mg/l, Zn 13 – 40 mg/l, Pb 75 – 125 mg/l, Cd 4 – 54 mg/l, Ni 10 – 20 mg/l, Cr 60 mg/l, Hg 74 mg/l. Toxické působení se ještě zvyšuje, pokud je v prostředí více těžkých kovů. Např. směs Cu a Zn vykazuje významně vyšší toxické působení než lze očekávat, pokud by se tyto kovy vyskytovaly samostatně.

Hoeks, F. W. J. M. M., H. J. G. Ten Hoopen, J. A. Roels and J. G. Kuenen (1984). „Anaerobic treatment of acid water (methane production in a sulfate rich environment).“ *Progr. Ind Microbiol.* **127**: 113-119.

Chen Y., Cheng J.J. and Creamer K.S. (2008). „Inhibition of anaerobic digestion process: A review.“ *Bioresource Technology* **99**: 4044-4064.

Choi, E. and J. M. Rim (1991). „Competition and inhibition of sulfate reducers and methane producers in anaerobic treatment.“ *Water Sci. Technol.* **23**(7-9): 1259-1264.

Choi E. and Rim J.M. (1991). „Competition and inhibition of sulfate reducers and methane producers in anaerobic treatment.“ *Water Sci Technol* **23**: 1259-1264.

Kalyuzhnyi, Z. V., C. de Leon Fragoso and Rodriguez Martinez J. (1997). „Biological sulfate reduction in a UASB reactor fed with ethanol as the electron donor.“ *Microbiology* **66**(5): 565-567.

Kniemeyer O., Fischer T., Wilkes H. and W. F. Glöckner F.O. (2003). „Anaerobic degradation of ethylbenzene by a new type of marine sulfate-reducing bacterium.“ *Applied and Environmental Microbiology* **69**(2): 760-768.

Literatura (pokračování)

- Lens, P., F. Omil, J. M. Lema and L. W. Hulshoff Pol (2000). Biological treatment of sulfate-rich wastewaters. In *Environmental technologies to treat sulfur pollution*. (Eds.: Lens P. and Hulshoff Pol L.W.), IWA Publishing, London: 153-173.
- Lens, P., A. N. L. Visser, A. J. H. Janssen, L. W. Hulshoff Pol and G. Lettinga (1998). „Biotechnological treatment of sulfate-rich wastewaters.” *Environ. Sci. Technol.* **28**(1): 41-48.
- Madigan, M. T. and J. M. Martinko (2006). *Brock Biology of Microorganisms*. Upper Sadle River, NJ.
- Maestre, J. P., R. Rovira, F. J. Álvarez-Hornos, M. Fortuny, J. Lafuente, X. Gamisans and D. Gabriel (2010). „Bacterial community analysis of a gas-phase biotrickling filter for biogas mimics desulfurization through the rRNA approach.” *Chemosphere* **80**(8): 872-880.
- Omil, F., P. Lens, L. Hulshoff Pol and G. Lettinga (1996). „Effect of upward velocity and sulphide concentration on volatile fatty acid degradation in a sulphidogenic granular sludge reactor.” *Process Biochemistry* **31**(7): 699-710.
- Omil, F., P. Lens, A. Visser, L. W. Hulshoff Pol and G. Lettinga (1998). „Long-term competition between sulfate reducing and methanogenic bacteria in UASB reactors treating volatile fatty acids.” *Biotechnol. Bioeng.* **57**(6): 676-685.
- Oude Elferink, S. J. W. H., A. Visser, P. L. W. Hulshoff and A. J. M. Stams (1994). „Sulfate reduction in methanogenic bioreactors.” *FEMS Microbiology Reviews* **15**(2-3): 119-136.
- Oude Elferink, S. J. W. H., W. J. C. Vorstman, A. D. Sopjes and A. J. M. Stams (1998). „Characterization of the sulfate-reducing and syntrophic population in granular sludge from a full-scale anaerobic reactor treating papermill wastewater.” *FEMS Microbiology Ecology* **27**: 185-194.
- Pokorná, D. and J. Zábranská (2015). „Sulfur-oxidizing Bacteria in Environmental Technology.” *Biotechnology advances*.
- Rabus R, H. T., Widdel F (2006). *Dissimilatory sulfate- and sulfur-reducing*, Springer, New York.
- Sinharoy, A., D. Baskaran and K. Pakshirajan (2019). „Sustainable biohydrogen production by dark fermentation using carbon monoxide as the sole carbon and energy source.” *International Journal of Hydrogen Energy* **44**(26): 13114-13125.
- Sinharoy, A., Pakshirajan K., Lens PNL (2020) „Biological Sulfate Reduction Using Gaseous Substrates To Treat Acid Mine Drainage.” *Curr. Pollut. Reports.* **6**: 328-344.
- Tang, K., V. Baskaran and M. Nemati (2009). „Bacteria of the sulphur cycle: An overview of microbiology, biokinetics and their role in petroleum and mining industries.” *Biochem. Eng. J.* **44**(1): 73-94.
- van Houten, R. T., S. J. W. H. O. Elferink, S. E. van Hamel, L. W. H. Pol and G. Lettinga (1995). „Sulphate reduction by aggregates of sulphate-reducing bacteria and homo-acetogenic bacteria in a lab-scale gas-lift reactor.” *Bioresour. Technol.* **54**(1): 73-79.
- van Houten, R. T., L. W. Hulshoff Pol and Lettinga G. (1994). „Biological sulphate reduction using gas-lift reactors fed with hydrogen and carbon dioxide as energy and carbon source.” *Biotechnology and Bioengineering* **44**: 586-594.
- van Houten, R. T., L. W. Hulshoff Pol and Lettinga G. (1994). „Biological sulphate reduction using gas-lift reactors fed with hydrogen and carbon dioxide as energy and carbon source.” *Biotechnol. Bioeng.* **44**: 586-594.
- Visser, A., Beeksmá I., F. P. van der Zee, Stams A.J.M. and L. G. (1993). „Anaerobic degradation of volatile fatty acids at different sulphate concentrations.” *Applied and Environmental Microbiology* **40**(4): 549-556.
- Weijma, J., T. M. Chi, L. W. Hulshoff Pol, A. J. M. Stams and G. Lettinga (2003). „The effect of sulphate on methanol conversion in mesophilic upflow anaerobic sludge bed reactors.” *Process Biochemistry* **38**(9): 1259-1266.
- Weijma J., E. A. A. Bots, Tandlering G., Stams A.J.M., L. W. Hulshoff Pol and G. Lettinga (2000 b). „Optimization of sulphate reduction in a methanol-fed thermophilic bioreactor.” *Water Research* **36**: 1825-1833.

Souhrn

V prostředí se síra vyskytuje v různých formách a oxidačních stavech. Maximálně oxidovaná forma síry jsou velmi stabilní sírany. Maximálně redukovanou formou jsou sulfidy, které jsou stabilní pouze v anaerobním prostředí. Jinak jsou oxidovány sulfid-oxidujícími bakteriemi v prostředí oxidačního činidla na elementární síru nebo sírany. Biologická redukce síranů je poměrně rozšířený způsob úpravy odpadních vod s vysokou koncentrací síranů. Je dná se např. o odpadní vody z koželužského, papírenského a textilního průmyslu a důlní vody. Sírany jsou činností sulfát-redukujících bakterií redukovány v přítomnosti vhodného donoru elektronů (organické sloučeniny – methanol, ethanol, acetat aj. nebo plynné substráty jako je vodík, CO nebo methan) na sulfidy. Je to tedy metoda vhodná pro odpadní vody obsahující také těžké kovy, které jsou vysráženy jako sulfidy.

Klíčová slova: Sírany, sulfát-redukující bakterie, biologické odstraňování, podmínky činnosti

Summary

In the environment, sulfur occurs in various forms and oxidation states. The most oxidized forms of sulfur are the very stable sulfates. The maximally reduced form is sulfides, which are only stable under anaerobic conditions. Otherwise, they are oxidized by sulfide-oxidizing bacteria in the presence of an oxidizing agent to elemental sulfur or sulfates. The biological reduction of sulfates is a relatively common method of treating wastewater with high sulfate concentrations. It is used, for example, for wastewater from the tanning, paper and textile industries and mine water. Sulphates are reduced to sulphides by the action of sulfate-reducing bacteria in the presence of a suitable electron donor (organic compounds such as methanol, ethanol, acetate, etc. or gaseous substrates such as hydrogen, CO or methane). It is therefore a method suitable for wastewater containing also heavy metals which are precipitated as sulfides.

Key words: sulfate, sulfide, biological removal, operation condition

OBSAH

Úvodem	1
Olša Fliegrová K.: Hydrogenozomy anaerobních hub	2
Lovecká P., Pavelková V.: Adaptogeny: Přírodní látky, které pomáhají zvládat stres	7
Pokorná D.: Biologická redukce síranů jako součást biogeochemického cyklu síry	11

CONTENT

Editorial	1
Olša Fliegrová K.: Hydrogenosomes of anaerobic fungi	2
Lovecká P., Pavelková V.: Adaptogens: Natural substances helping manage stress	7
Pokorná D.: Biological sulfate reduction as part of sulphur biogeochemical cycle	11

REDAKČNÍ RADA

doc. Ing. Dana Pokorná, CSc., VŠCHT Praha, Technická 3, 166 28 Praha 6 (vedoucí redaktor)
doc. Ing. Petra Lipovová, Ph.D., VŠCHT Praha, Technická 3, 166 28 Praha 6 (redaktor)
prof. Ing. Jan Káš, DrSc., VŠCHT Praha, Technická 3, 166 28 Praha 6 (redaktor)
doc. Ing. Pavel Ulbrich, Ph.D., VŠCHT Praha, Technická 3, 166 28 Praha 6 (redaktor)
Ing. Michaela Marková, Ph.D., VŠCHT Praha, Technická 3, 166 28 Praha 6 (redaktor)
doc. RNDr. Petr Skládal, CSc., Ústav biochemie, PřF MU v Brně, Kamenice 753/5, Bohunice, 601 77 Brno (redaktor)
doc. RNDr. Marek Petřivalský, Ph.D., Katedra biochemie, PřF Palackého univerzity, Šlechtitelů 11, 783 71 Olomouc (redaktor)
RNDr. Ivan Babůrek, CSc., Ústav experimentální botaniky AV ČR, v.v.i., Rozvojová 263, 165 02 Praha 6
doc. Ing. Radovan Bílek, CSc., Endokrinologický ústav, Národní 8, 116 94 Praha 1
prof. Ing. Alena Čejková, CSc., VŠCHT Praha, Technická 3, 166 28 Praha 6
prof. RNDr. Gustav Entlicher, CSc., Katedra biochemie PřF UK, Albertov 6, 128 43 Praha 2
RNDr. Milan Fránek, DrSc., Výzkumný ústav veterinárního lékařství, Hudcova 70, 621 32 Brno
prof. Ing. Ladislav Fukal, CSc., VŠCHT Praha, Technická 3, 166 28 Praha 6
Ing. Jan Kopečný, DrSc., Ústav živočišné fyziologie a genetiky, AV ČR, v.v.i., Vídeňská 1083, Praha 4
prof. RNDr. Pavel Peč, CSc., Katedra biochemie, Univerzita Palackého v Olomouci, Šlechtitelů 11, 783 71 Olomouc
doc. RNDr. Jana Pěkníková, Ph.D., Biotechnologický ústav AV ČR, v.v.i., Průmyslová 59/5, Vestec, 252 42 Jesenice
RNDr. Vladimír Vala, Teva Czech Industries, s.r.o., Ostravská 29, 747 70 Opava – Komárov
doc. RNDr. Petr Zbořil, CSc., Ústav biochemie, PřF MU, Kotlářská 267/2, 611 37 Brno

POKYNY PRO AUTORY

Rukopis musí být opatřen plným jménem autorů, jejich pracovištěm a e-mailovými adresami. Text se předkládá jako soubor MS Word (doc, docx, rtf) ve formátu jednoduchého řádkování písmem fontu Arial o velikosti 11. Rozsah není při dodržení správné publikační praxe omezen.

Článek má tyto části: Název práce, jména autorů a pracoviště, e-mailová adresa autora, úvod, vlastní text členěný do kapitol, závěr, příp. poděkování, citace literatury, český souhrn a klíčová slova a anglický souhrn a klíčová slova. Odkazy na literaturu jsou uváděny ve formě Author-Date v příslušném místě textu, včetně tabulek a obrázků (McKnight et al. 2022). V seznamu literatury jsou potom uváděny v abecedním pořadí. Zkratky časopisů se používají podle zvyklosti Chemical Abstract Service Source Index.

Příklady citací: Horgan AM, Moore JD, Noble JE, et al.: *Trends Biotechnol.* 28, 485 (2010).

Lowestein KA: *Silicones. A Story of Research.* Wiley, New York 2006.

Fujiki M (2008): Helix generation, amplification, switching, and memory of chromophoric polymers.

In: *Amplification of Chirality, Topics in Current Chemistry* 248 (Soai K ed.), Springer, Berlin, 119–201.

Novák Z: Disertační práce, VŠCHT Praha 2008.

<http://www.fs.fed.us/research/>, staženo 3. září 2011.

Tabulky se označují arabskými číslicemi (příklad formátu **Tab. 1:**). Každá tabulka je opatřena názvem a popisem umístěným nad tabulkou. Obrázky se číslují arabskými číslicemi (příklad formátu **Obr. 1:**). Každý obrázek musí být opatřen legendou, která jej činí jednoznačně srozumitelným (tj. bez nutnosti hledat nezbytné informace v textu). Obrázky nevkládějte do textu rukopisu, ale zasílejte je samostatně v některém z běžných formátů např. tif, jpg (rozlišení 300 dpi).

Rukopisy je třeba zaslat e-mailem na adresu jan.kas@vscht.cz nebo na Danka.Pokorna@vscht.cz. Bližší informace naleznete na <http://bts.vscht.cz>.

INSTRUCTIONS FOR AUTHORS

The manuscript must be provided with the full name of authors, the institutions name and with e-mail addresses. Text is presented in a MS Word (doc, docx, rtf) format, single line spacing, font Arial, font size 11. The size is not restricted.

The article contains the following sections: title, authors and institutions, e-mail address of the corresponding author, introduction, text divided into chapters, conclusions, references, summary and keywords in English, summary and keywords in Czech. References to the literature are referenced in Author-Date form at the appropriate point in the text, including tables and figures (McKnight et al. 2022). They are then listed in alphabetical order in the reference list. Journal abbreviations are used according to Chemical Abstract Service Source Index convention.

Examples: Horgan AM, Moore JD, Noble JE, et al.: *Trends Biotechnol.* 28, 485 (2010).

Lowestein KA: *Silicones. A Story of Research.* Wiley, New York 2006.

Fujiki M (2008): Helix generation, amplification, switching, and memory of chromophoric polymers.

In: *Amplification of Chirality, Topics in Current Chemistry* 248 (Soai K ed.), Springer, Berlin, 119–201.

Novák Z.: Diploma thesis, UCT Prague 2008.

<http://www.fs.fed.us/research/>, downloaded 1st September 2011.

Tables are identified by Arabic numerals (example format **Tab. 1:**). Each table is provided with a name and description placed above the table. Pictures are numbered in Arabic numerals (example format **Fig. 1:**). Each image must be provided with a legend. Pictures should be sent separately in a common format such as tif, jpg (resolution 300 dpi). Manuscripts should be sent to the e-mail address jan.kas@vscht.cz or Danka.Pokorna@vscht.cz. More information can be found on <http://bts.vscht.cz>.

BIOPROSPECT

Vydavatel:
BIOTECHNOLOGICKÁ SPOLEČNOST
Technická 3
166 28 Praha 6
IČ: 00570397

Zapsán do evidence periodického tisku a bylo mu přiděleno evidenční číslo:
MK ČR E 19409

Zařazen do Seznamu recenzovaných neimpaktovaných periodik
vydáváných v ČR

Tiskne:
VENICE Praha, s.r.o.
Za Hanspaulkou 13/875
160 00 Praha 6

ISSN 1210-1737 (Print)
ISSN 2570-8910 (Online) – <http://bts.vscht.cz/bioprospect.html>

Neprodejné – jen pro členy Biotechnologických společností.

Stránky biotechnologické společnosti (<http://bts.vscht.cz>)
jsou archivovány Národní knihovnou ČR (www.webarchiv.cz).