

UNIKÁTNE LIPIDY A ŠTRUKTÚRY MEMBRÁN ARCHAEBAKTÉRIÍ

EUBOMÍRA ČUBOŇOVÁ a PETER ŠMIGÁŇ

Ústav biochémie a genetiky živočíchov, Slovenská akadémia vied, Moyzesova 61, 900 28 Ivanka pri Dunaji, Slovenská republika

Lubomira.Cubonova@savba.sk

Došlo 24.7.02, prepracované 26.9.03, prijaté 30.9.03.

Kľúčové slová: Archaea, membránové lipidy, membránové proteíny, štruktúra membrán, archaeozómy

Obsah

1. Úvod
2. Chemické zloženie membrán
 - 2.1. Membránové lipidy
 - 2.1.1. Polárne membránové lipidy
 - 2.1.2. Neutrálne lipidické komponenty membrán
 - 2.2. Membránové proteíny
3. Molekulová organizácia archaeobakteriálnych biomembrán
4. Vplyv zloženia membrán na ich funkciu
5. Archaeozómy
6. Záver

1. Úvod

Biologické membrány sú predmetom veľkého záujmu bádateľov, nakoľko sú s nimi úzko späté mnohé, životne dôležité procesy, ako je transport látok, transformácia energie, regulácia metabolizmu, koordinácia biologických procesov či bunková diferenciácia.

Počas evolúcie sa každý živý systém vyvíjal a prispôboval zmenám a existencii v novom prostredí. Aj v prípade bunkových membrán dochádzalo počas tohto procesu nielen k veľkým štruktúrnym zmenám, ale i významným zmenám ich funkcie.

Viditeľné znaky prispôsobenia sa organizmu nehostinným a často extrémnym podmienkam prostredia možno teraz pozorovať u organizmov, ktoré patrili k jedným z prvých obyvateľov Zeme, u Archaea (archaeobaktérie). Extrémne teploty a hodnoty pH, vysoká koncentrácia solí či striktná anaerobióza boli nesporne dôvodom toho, že tieto najstaršie prežívajúce organizmy sú vybavené nezvyčajnými komponentami a jedinečnými biologickými procesmi. Na základe týchto špecifických vlastností, Woese a Fox v roku 1977 zaradili Archaea k tretej, samostatnej ríši, odlišnej od Baktérií a Eukaryotov¹. Prevažnú väčšinu Archaea

tvoria predstavitelia troch základných fenotypických skupín: halofily, metanogénne baktérie a termoacidofily. Ich významným spoločným menovateľom je, že sa nachádzajú v extrémnych ekologických podmienkach².

Jedným z najdôležitejších biochemických rysov Archaea je okrem iného, aj unikátne lipidické zloženie a z toho odvodená špecifická štruktúra membrány, čo tiež slúži ako prioritný taxonomický znak tejto skupiny mikroorganizmov.

Štúdium archaeobakteriálnych membrán otvára nové, fascinujúce a doposiaľ nevyriešené problémy membranológie. Je možné predpokladať, že zavedenie metód molekulyvej biológie, ktoré zatiaľ v Archaea nie sú uspokojivo aplikovateľné, prinesie mnohé významné objavy z teoretického, ale i praktického hľadiska.

2. Chemické zloženie membrán

Základnými zložkami všetkých bunkových membrán sú molekuly bielkovín a lipidov. Mnohé membrány obsahujú menšie množstvo sacharidov vo forme glykoproteínov a glykolipidov a určitý podiel sterolov a iných zložiek lipidických vlastností³.

Archaeobakteriálne membrány sa výrazne odlišujú od membrán baktérií aj eukaryotov, a to nielen zložením a fyzikálno-chemickými vlastnosťami jednotlivých zložiek, ale aj ich vzájomným usporiadaním. Jedinečné membránové lipidy prispievajú Archaea k možnosti existovať v extrémnych podmienkach.

2.1. Membránové lipidy

Podstatnú časť lipidov, nachádzajúcich sa v biomembránach eukaryotov, tvoria fosfoglyceridy, sfingofosfolipidy (klasifikované ako fosfolipidy) a cholesterol. U fosfoglyceridov je hydrofóbná časť tvorená masnými kyselinami s rôznou dĺžkou reťazca a stupňom nasýtenia, naviazanými esterovou väzbou na glycerol. U sfingofosfolipidov je glycerol nahradený sfingozínom. Rôzne membrány sa líšia zastúpením jednotlivých amfifilných lipidov, ako aj ich pomerom k lipidom neutrálnym³⁻⁵.

Základné rozdiely medzi lipidickým zložením membrán u baktérií, eukaryotov a u Archaea možno zhrnúť nasledovne:

1. Rozdielny charakter uhľovodíkových reťazcov. Kým baktérie a eukaryoty obsahujú masné kyseliny s rôznym stupňom nasýtenia, u Archaea nachádzame silne metylované izoprenoidné reťazce.
2. Rozdielny charakter väzby medzi glycerolom a masnými kyselinami resp. izoprenoidnými reťazcami. U baktérií a eukaryotov sa jedná o esterovú väzbu (-CH₂-OCOR), u Archaea o éterovú väzbu (-CH₂OR). Výnimku tvoria plazmalogény u eukaryotov, kde sa tiež vyskytuje éterová väzba.

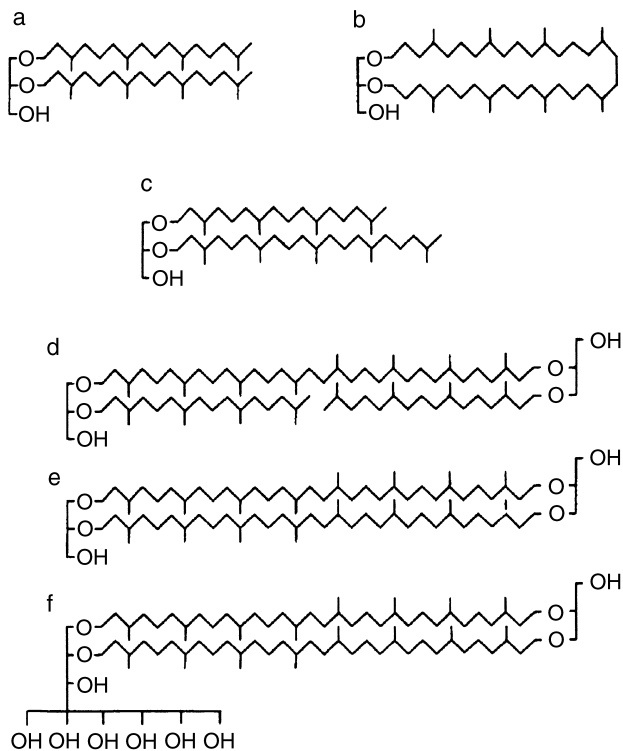
3. Ďalšou zvláštnosťou u Archaea je to, že izoprenoidy sú vo fosfolipidoch membrán viazané v pozíciách *sn*-2,3 na fosfoglycerolovú kostru, zatiaľ čo u baktérií a eukaryotov sú masné kyseliny viazané na fosfoglycerolovú kostru fosfolipidov v pozíciách *sn*-1,2.
4. Z hľadiska štruktúry membrány je pozoruhodné, že u Archaea sa zistila prítomnosť tetraéterových lipidov typu 2,2',3,3'-tetra-*O*-bisfytandiyl-*sn*-diglycerol. Podrobnosti budú uvedené ďalej^{3,6}.

Prítomnosť éterových lipidov v membránach extrémnych halofilov bola objavená v roku 1978 (Kates a spol. identifikovali glycerol-diéterové lipidy u *Halobacterium cutirubrum*)⁷. Neskôr sa ukázalo, že unikátnosť archaeobakteriálnych lipidov je jedným z faktorov, ktoré umožňujú zaradenie týchto organizmov do samostatnej ríše. Analýza polárnych lipidov sa stala bežne používanou metódou pri klasifikácii a druhovom zatriedení nových izolátov archaeobaktérií⁸.

80–95 % membránových lipidov archaeobaktérií tvoria polárne éterové lipidy a 5 – 20 % neutrálne skvalény (C₃₀) a iné izoprenoidy⁹.

2.1.1. Polárne membránové lipidy

Polárne archaeobakteriálne lipidy pozostávajú z glycerol-éterovej časti, na ktorú sú naviazané polárne „hlavičky“.



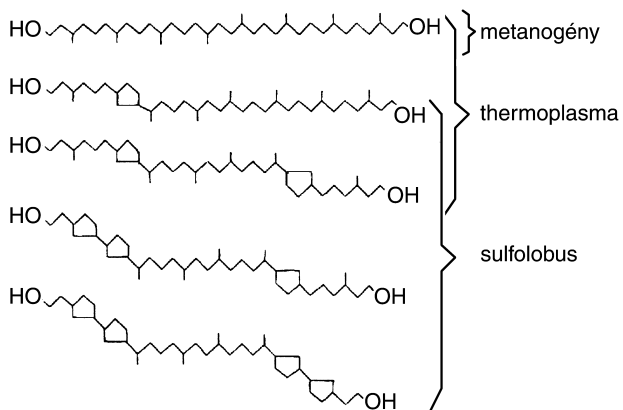
Obr. 1. Membránové lipidy archaeobaktérií. a) fytanyl-diéter, b) bifytanyl-diéter (makrocyclický), c) fytanyl/sesterterpanyl-diéter, d) bifytanyl/fytanyl/fytanyl/diglycerol-tetraéter, e) bisfytandiyl/diglycerol-tetraéter, f) bisfytandiyl/nonitolglycerol-tetraéter¹¹

Tieto sú tvorené organickými fosfátovými esterami alebo sacharidovými zvyškami, podobné baktériám a eukaryotom.

Na základe éterových „chvostíkov“ rozoznávame u archaeobaktérií tzv. archaeolové a caldarchaeolové lipidy (ďalej diéterové a tetraéterové lipidy)⁶.

Diéterové lipidy predstavujú C_{20,20}-diétery (ide o 2,3-di-*O*-difytanyl-*sn*-glycerol, označované tiež D_S), v ktorých sú dva uhľovodíkové reťazce éterovou väzbou viazané na glycerol v polohe *sn*-2,3^{10,11} (obr. 1a). Extrémne halofily obsahujú okrem C_{20,20}-diéterov aj variabilné množstvá C_{20,25}-diéterov (obr. 1c) a C_{25,25}-diéterov¹¹. V membránach metanogénov *Methanococcus jannaschii* sa dokázala makrocyclická forma diéterových lipidov¹¹ (obr. 1b). Charakteristickou črtou niektorých metanogénov je i výskyt hydroxylovaných diéterov, v ktorých je na 3 uhlíku *sn*-2 alebo *sn*-3 alkylového reťazca naviazaná OH skupina¹⁰.

Tetraéterové lipidy predstavujú C_{40,40}-tetraétery (2,2',3,3'-tetra-*O*-bisfytandiyl-*sn*-diglycerol, označované T_S). Je to jedinečná forma lipidov, ktorej existencia bola dokázaná len u archaeobaktérií. Tetraéterové lipidy sú diméry, ktoré vznikajú kondenzáciou dvoch diéterových lipidov a väčšinou obsahujú dve oproti sebe stojace molekuly glycerolu spojené 40-uhlíkovými bisfytandiylovými reťazcami (obr. 1e). Vo všeobecnosti ich možno nájsť u termoacidofilov, extrémnych termofilov a metanogénov. Doposiaľ ne-



Obr. 2. Štruktúra bifytanylových reťazcov tetraéterových lipidov a ich distribúcia v rámci Archaea. Termofilné archaeobaktérie rodov *Sulfolobus* a *Thermoplasma* môžu v reťazci obsahovať 1 až 4 cyklopentánové kruhy²

boli dokázané u extrémnych halofilov. U niektorých Archaea sa v malých množstvách vyskytujú aj tetraétery, ktoré obsahujú jeden C₄₀ fytanylový reťazec a dva C₂₀ fytanylové reťazce, u ktorých nedošlo ku kondenzácii a nevytvorili druhý C₄₀ reťazec¹¹ (obr. 1d). Špecifikom termoacidofilov rodu *Sulfolobus* je výskyt nonitolglycerol-tetraéterov s 9-uhlíkovým alkoholom nonitolom, ktorý nahrádza jednu molekulu glycerolu v štruktúre tetraéteru¹¹ (obr. 1f). Typickou vlastnosťou termofilov je prítomnosť 1 až 4 cyklopentánových kruhov v bifytanylových reťazcoch² (obr. 2).

2.1.2. Neutrálne lipidické komponenty membrán

Ďalšie významné zložky membrán predstavujú neutrálne lipidy, ktoré sú u eukaryotov reprezentované hlavne sterolmi.

Keďže membrány prokaryotických buniek neobsahujú steroly, predpokladá sa, že u prokaryotov sa v dôsledku neprítomnosti kyslíka v atmosfére, evolúcia sterolov zastavila na úrovni skvalénu. Prokaryotické bunky si však aj za anaeróbných podmienok dokázali zo skvalénu nasyntetizovať štruktúrne a funkčné ekvivalenty sterolov, tzv. hopanoidy. Hopanoidy sú, podobne ako steroly, päťcyklické uhľovodíky s rôznym počtom nasubstituovaných OH skupín. Dokázalo sa, že sa vo zvýšenej miere vyskytujú najmä u acidofilov a v membránach tvoriacich veľký protónový elektrochemický gradient³.

Neutrálne lipidy Archaea sú zastúpené najmä C₃₀ izoprenoidmi (skvalénmi), ale aj inými izoprenoidnými uhľovodíkmi. Archaeobakteriálne neutrálne lipidy, ale aj fytyanové reťazce ich polárnych lipidov, majú v podstate rovnaký izoprénový štruktúrny základ, ako eukaryotické steroly či prokaryotické hopanoidy. Predpokladá sa, že tieto látky majú v membránach Archaea podobnú funkciu, ako steroly v membránach eukaryotov a hopanoidy v membránach prokaryotov^{11,12}.

2.2. Membránové proteíny

Membránové proteíny majú okrem štruktúrnej, aj mnohé špecifické enzymatické funkcie v transporte látok cez membránu, ale i vo vnútri bunky, v prenose informácie prostredníctvom receptorov a iné. Zdá sa pravdepodobné, že variabilita membrány archaeobaktérií v zložení lipidov zodpovedá aj variabilita v zložení proteínov. V tejto súvislosti sú zaujímavé najmä proteíny, ktoré sa podieľajú na transporte látok cez membrány.

Napriek odlišnej štruktúre lipidov v membránach Archaea, membránové transportné kanály sú veľmi podobné bakteriálnym a eukaryotickým. Sú tvorené polypeptidovým reťazcom, ktorý je v membráne ukotvený pomocou jedného alebo viacerých transmembránových úsekov so štruktúrou α -helixu¹³.

Vzhľadom na fylogenetické postavenie archaeobaktérií je zaujímavá i komplexita elektrón-transportného systému. Predpokladalo sa totižto, že archaeobakteriálne cytochrómy a respiračné enzýmy by mali mať oveľa jednoduchšiu štruktúru, ako ich bakteriálne či eukaryotické ekvivalenty. Ukázalo sa však, že u viacerých Archaea dochádza ku vzniku neobvyklých asociácií medzi cytochrómami a inými respiračnými proteínmi za vzniku tzv. superkomplexov¹⁴⁻¹⁶.

Vplyvom extrémnych životných podmienok sa počas evolúcie vytvorili už u Archaea viaceré adaptačné mechanizmy, ktoré zahŕňajú i zmeny v charaktere membránových proteínov. Ide hlavne o ovplyvnenie celkového náboja proteínu, zmeny v charaktere väzieb v rámci proteínu ako i interakcií proteínu s inými molekulami, či zmeny v procese samotného skladania proteínu¹⁷.

Doposiaľ nie je úplne objasnený spôsob, akým dokážu niektoré extremofilné Archaea predchádzať degradácii aminokyselín, nakoľko mnohé z týchto aminokyselín majú za extrémnych teplôt polčas života kratší, ako je generačná doba termofilu. Existuje viacero možností; môže ísť napr. o modifikácie aminokyselín, ktoré bránia ich degradácii (deaminácia, β eliminácia, oxidácia, hydrolýza a iné), ďalej o využívanie špecifických ochranných látok, alebo dochádza vo zvýšenej miere k samotnej syntéze aminokyselín¹⁷.

Membránové proteíny Archaea sú v súčasnosti predmetom záujmu mnohých pracovných skupín. Ich snahou je identifikovať spôsob, akým si z nášho pohľadu aj za extrémnych podmienok, archaeobakteriálne proteíny dokážu udržiavať svoju stabilitu. Výsledky doterajších experimentov priniesli niekoľko možných mechanizmov tohto prispôsobenia sa. Analýzou proteínov niektorých termofilov sa zistilo, že majú znížený obsah glycínu a znížený pomer povrchu proteínu k jeho objemu. Dokázalo sa, že k zvýšeniu stability proteínov u termofilov môže prispieť zväčšenie množstva slabých interakcií (vodíkových mostíkov, iónových a hydrofóbných väzieb) v rámci proteínu, obzvlášť ale vytváranie iónových párov^{18,19}. Mnohé proteíny extrémnych halofilov obsahujú väčší podiel kyslých aminokyselín a menšie množstvo zásaditých aminokyselín¹⁸.

Záujem o tieto skupiny proteínov je jasný, pretože poznanie ich zloženia a štruktúry môže mať významné biotechnologické aplikácie. Súčasný trend v spoznávaní kompletných genómových sekvencií a ich funkčná analýza u Archaea vytvárajú dobré predpoklady na to, aby sa v rámci komparatívnej genomiky a proteomiky dali rozpoznať princípy vedúce k rozdielom medzi membránovými proteínmi Archaea, baktérií a eukaryotov. Treba podotknúť, že v súčasnosti sú naše znalosti archaeobakteriálnych membránových proteínov len obmedzené.

3. Molekulová organizácia archaeobakteriálnych biomembrán

Všetky doposiaľ študované membrány z eukaryotických alebo z prokaryotických buniek majú v podstate podobné zloženie, a sú aj veľmi podobné v štruktúrnej organizácii.

Bunkové membrány sú supramolekulárne štruktúry, ktorých základnou zložkou je fosfolipidová dvojvrstva. Dvojvrstva má vnútornú a vonkajšiu stranu, a molekuly lipidov sú v nej orientované tak, že hydrofóbne reťazce smerujú do stredu a polárne skupiny na povrch dvojvrstvy. Časť povrchu pokrývajú periférne proteíny, ktoré sa dajú z membrány relatívne ľahko uvoľniť. Integrované proteíny môžu byť ponorené vo fosfolipidovej dvojvrstve rozlične hlboko³.

Jednotlivé štruktúrne elementy biologickej membrány sú spolu viazané hydrofóbnymi a elektrickými interakciami ako aj van der Waalsovými silami. Navzájom spolu geometricky a termodynamicky interagujú². Elektrostatickými silami sa môžu spolu viazať polárne skupiny fosfolipidov s polárnymi skupinami bielkovín, ale rozhodujúcou silou, ktorá drží membránové kontinuum pospolu, je práve hydro-

fõbna vãzba, ktorã sa vytvãra medzi uhlovodíkovými reťazcami membrãnových lipidov a transmembrãnovými úsekmi membrãnových proteínov²⁰.

Z tohto hľadiska bolo prekvapujúce zistenie, že membrãny Archaea sa chemicky zásadne odlišujú od membrãny prokaryotov a eukaryotov.

Archaea dokãzali prispõsobiť zloženiu, ale i štruktúru membrãny podmienkam vonkãjšieho prostredia. Účelom bolo udržanie membrãnovej fluidity, ktorej kvapalno-kryštalický stav závisí od teploty, charakteru alkánových reťazcov, pH či prítomnosti divalentných iónov²¹.

Jedinečné zloženie a štruktúra lipidov v membrãnach Archaea zabezpečuje jej optimãlnu funkčnosť.

Diéterové lipidy archaeobaktérií sú schopné vytvãrať „klasickú“ lipidickú dvojvrstvu vďaka interakciãm oproti sebe orientovaných fytylyových reťazcov.

Dĺžka fytylyového reťazca je zhodná s dĺžkou reťazca mastných kyselín u „klasických“ lipidov baktérií a eukaryotov, a tak i celková hrúbka dvojvrstvy je podobná^{10,22}.

Zvlãštnosťou Archaea je všãk membrãna zloženã z tetraéterových lipidov, prípadne zo zmesi diéterových a tetraéterových lipidov. Lipid zložený z diglyceroltetraéteru má dve polãrne skupiny a aj svojou dĺžkou splňa predpoklady na to, aby prestúpil archaeobaktériãlnu membrãnu po celej jej hrúbke, a tak dokãzal nahradiť obe polovice „klasickej“ lipidickej dvojvrstvy. Tento zaujímavý fakt bol základom fyzikãlno-chemických experimentov, ktoré potvrdili, že v prítomnosti tetraéterov mõže archaeobaktériãlna membrãna existovať vo forme „monovrstvy“. Monovrstva je tvorenã tetraéterom, ktorého dve polãrne skupiny nachãdzajúce sa oproti sebe, vytvãrajú dve opačné strany membrãny^{10,22}. U metanogénov a termoacidofilov, u ktorých sú membrãnové lipidy tvorené zmesou diéterov a tetraéterov, sa mõže aj membrãna nachãzãť vo forme zmesi monovrstvy a dvojvrstvy¹⁰.

4. Vplyv zloženã membrãn na ich funkciu

Alkylovã éterovã štruktúra dodãva stabilitu lipidom v prostredí s extrémnymi hodnotami pH. Netypická konfigurãcia zvyšuje rezistenciu lipidov voči fosfolipãzam²³. Tetraéterové lipidy svojim usporiãdaním v membrãne ovplyvňujú pohyb menších susediacich molekúl a pôsobia i na celkovú vertikãlnu stabilitu dvojvrstvy²⁴.

Optimãlnou rastovou teplotou značného množstva Archaea organizmov je teplota vãčšia ako 45 °C. Predpokladã sa, že kvapalno-kryštalický stav membrãny v prostredí s vysokými teplotami pomãhãjú udržiavať aj rozvetvené izoprenoidné reťazce diéterových a tetraéterových lipidov. Rast v prostredí s vysokými teplotami vyžaduje nielen tepelnú stabilitu enzýmov a iných makromolekúl, ale aj určité obmedzenia v membrãnovej permeabilite. Pri vysokých teplotãch sa vo všeobecnosti zvyšuje rýchlosť chemických reakcií. To sa týka aj pohybu iónov cez membrãny. Ak spriahajúci (coupling) ión (protón alebo sodný ión) nešpecificky difunduje príliš rýchlo, organizmus si nie je schopný vytvãriť adekvãtný elektrochemický gradient tohto iónu cez

membrãnu, ktorý je dõležitý z bioenergetického hľadiska. V membrãnach, zložených z tetraéterových lipidov, je protónovã permeabilita limitovãná, čo umõžňuje termofilným Archaea udržiavať stabilnú protónmotívnu silu^{25,26}.

Za účelom vytvãrania optimãlneho elektrochemického potenciãlu protónov cez membrãny sú mnohé baktérie a vãčšina Archaea schopné meniť a prispõsobovať lipidické zloženie svojej membrãny. Tento jav sa nazýva „homeoprotónovã permeabilná adaptãcia“^{25,26}.

U metanogénov mõže byť výskyt archaeobaktériãlných lipidov výhodou v prostredí s vysokými koncentraciãmi metãnu, ktorý má na klasickú bunkovã membrãnu nepriãznivý rozpúšťãci vplyv²³.

5. Archaeozõmy

Lipozõmy sú umelã sfãrickã uzatvorenã vezikuly, ktoré sú tvorenã jednou alebo viacerými fosfolipidovými dvojvrstvami a je v nich zachovãná bariãrovã schopnosť membrãny.

V súčasnosti sa lipozõmy využívãjú nielen ako umelã membrãnovã modely pri získãvaní nových poznãtkov o transporte látok, transportných mechanizmoch a funkciãch zabudovaných proteínov, ale nachãdzajú stále vãčšie využitie aj v medicíne a farmãcii. Pri pokusoch o ich aplikãciu v živých systãmoch všãk často nie sú schopné odolãvať vysokej teplote pri sterilizãcii, kyslým hodnotãm pH v žalúdku, či koncentracii solí v močovom mechúre, ktoré spôsobujú napríklad zvýšenã agregãciu vezikúl, hydrolyzu fosfolipidov alebo nežiãduce uvoľnenie prenášãnej látky²⁷⁻²⁹.

Niektorã „nedostatky“ klasických lipozõmov úspešne pomãha riešiť využívanie archaeobaktériãlných lipidov a tzv. archaeozõmov.

Sú to lipozõmy pozostãvajúce vylúčne z archaeobaktériãlných lipidov, alebo sa tieto nachãdzajú v zmesi s inými esterovými lipidmi. Doterãjšie experimenty preukãzali, že archaeozõmy tvorenã polãrnymi archaeobaktériãlnymi lipidmi sú relatívne stabilnejšie ako klasické lipozõmy. Ide najmä o stabilitu voči zmenãm pH, vysokej teplote, zvýšenej koncentracii žlčových solí, účinku fosfolipãz, sú stabilnejšie i po dlhšom skladovaní na vzduchu. Stupeň stability závisí od zdroja polãrných lipidov^{10,27,30}.

Archaeozõmy, priprãvenã z vybraných archaeobaktériãlných lipidov, i po tepelnej sterilizãcii v autoklãve nepodliehãjú fúzií či agregãcii jednotlivých vezikúl, ktorã je v tomto prípade problémom klasických lipozõmov. Takto si archaeozõmy aj pri vysokej teplote dokãžu udržiãť zabudovanã prenášãnanã látku. Zvýšenã záujem o archaeozõmy podnietila aj ich schopnosť interagovať s fagocytytujúcimi bunkami niekoľko násobne intenzívnejšie ako konvenčné lipozõmy, čím sa otvorili nové možnosti použitia ich adjuvantnej schopnosti pri príprãve vakcín^{30,31}.

Predpokladã sa, že archaeozõmy, podobne ako lipozõmy, pomõžu v budúcnosti vyriešiť ešã mnoho nezodpovedaných otãzok spojených s existenciã samotných archaeobaktérií. Nesporne nãjdu využitie aj ako proteolipozõmy pri štúdiu transportu látok cez archaeobaktériãlne membrãny a spôsobu zabudovania a funkcie membrãnových proteínov.

6. Záver

Cieľom tejto práce bolo ukázať, čím sa Archaea výrazne odlišujú od ostatných organizmov, z hľadiska membrán. Archaeobaktérie sú však charakteristické nielen unikátnym zložením bunkových membrán a povrchových obalov, ale zároveň obsahujú radu enzýmov a biochemických komponentov nezvyčajných vlastností. V ich bunkách prebiehajú jedinečné metabolické procesy a navyše majú rozdielny genetický a proteosyntetický aparát.

S existenciou Archaea sa doposiaľ spája množstvo nezodpovedaných otázok. Dôvodom je i to, že ich izolácia a kultivácia prináša aj v súčasnosti mnohé experimentálne ťažkosti. Spoznávanie pozoruhodných vlastností týchto organizmov má však obrovský význam. Štúdium biochemickej, genetickej a molekulárno-biologickej podstaty Archaea môže nielen pomôcť porozumieť procesu bunkovej evolúcie, ale nadobudne určite význam i pri ich ďalšej biotechnologickej aplikácii.

Autori práce ďakujú za finančnú podporu VEGA finančným grantom 2/7134/20. Táto práca bola podporovaná Agentúrou na podporu vedy a techniky prostredníctvom finančnej podpory č. APVT -51-016502.

LITERATÚRA

1. Woese C. R., Fox G. E.: Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 74, 5088 (1977).
2. Langworthy T. A., Tornabene T. G., Holzer G.: Zbl. Bakt. Hyg., I. Abt. Orig. C 3, 228 (1982).
3. Ferencík M., Škárka B., Novák M., Turecký L.: *Biochémia*. Slovak Academic Press, Bratislava 2000.
4. Šubík J.: Chem. Listy 65, 180 (1971).
5. Hayes J. M.: Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 97, 14033 (2000).
6. Koga Y., Nishihara M., Morii H., Akagawa-Matsushita M.: Microbiol. Rev. 57, 164 (1993).
7. Kates M.: Prog. Chem. Fats Lipids 15, 301 (1987).
8. Ross H. N. M., Grant W. D., Harris J. E., v knihe: *Chemical Methods in Bacterial Systematics* (Goodfellow M., Minnikin D. E., ed.), str. 289. Academic Press, New York 1985.
9. Sprott G. D.: J. Bioenerg. Biomembr. 24, 555 (1992).
10. Patel B. P., Sprott G. D.: *Encyclopedia of Life Sciences*. Macmillan Publishers, London 2001.
11. Langworthy T. A., Pond J. L.: Syst. Appl. Microbiol. 7, 253 (1986).
12. Haines T. H.: Prog. Lipid Res. 40, 299 (2001).
13. Saier M. H., Jr.: J. Membr. Biol. 175, 165 (2000).
14. Schäfer G., Engelhard M., Müller V.: Microbiol. Mol. Biol. Rev. 63, 570 (1999).
15. Schäfer G., Purschke W., Schmidt Ch. L.: FEMS Microbiol. Rev. 18, 173 (1996).
16. Schütz M., Brugna M., Baymann E. L. F., Huber R., Stetter K. O., Toci G. H. R., Lemesle-Maunier D., Schmidt P. T. Ch., Nitschke W.: J. Mol. Biol. 300, 663 (2000).
17. Jaenicke R., Böhm G.: Curr. Opin. Struct. Biol. 8, 738 (1998).
18. Madigan M. T., Oren A.: Curr. Opin. Microbiol. 2, 265 (1999).
19. Jaenicke R.: FEMS Microbiol. Rev. 18, 215 (1996).
20. Yeagle P. L.: *Horizons in Membrane Biotechnology*. Wiley-Liss, New York 1990.
21. Driessen A. J. M., Van de Vossenberg J. L. C. M., Konings W. N.: FEMS Microbiol. Rev. 18, 139 (1996).
22. Bullock C.: Biochem. Mol. Biol. Educ. 28, 186 (2000).
23. Kates M.: Biochem. Soc. Symp. 58, 51 (1992).
24. Beveridge T. J., Choquet C. G., Patel G. B., Sprott G. D.: J. Bacteriol. 175, 1191 (1993).
25. Van de Vossenberg J. L. C. M., Driessen A. J. M., Konings W. N.: Extremophiles 2, 163 (1998).
26. Albers S. V., Van de Vossenberg J. L. C. M., Driessen A. J. M., Konings W. N.: Front. Biosci. 5, 796 (2000).
27. Choquet Ch. G., Patel G. B., Sprott G. D.: Can. J. Microbiol. 42, 183 (1995).
28. Szoka F., Jr.: Annu. Rev. Biophys. Bioeng. 9, 467 (1980).
29. Yamauchi K., Doi K., Kinoshita M.: Biochim. Biophys. Acta 1283, 163 (1996).
30. Patel G. B., Sprott G. D.: Crit. Rev. Biotechnol. 19, 317 (1999).
31. Sprott G. D., Brisson J. R., Dicaire Ch. J., Pelletier A. K., Deschatelets L. A., Krishnan L., Patel G. B.: Biochim. Biophys. Acta 1440, 275 (1999).

E. Čuboňová and P. Šmigáň (*Institute of Animal Biochemistry and Genetics, Slovak Academy of Sciences, Ivanka pri Dunaji, Slovak Republic*): **Unique Lipids and Structures of Membranes in Archaeobacteria**

The most striking chemical differences between Archaea membrane lipids and lipids of living organisms are as follows. The former contain (1) 2,3-di-*O*-difityanyl-*sn*-glycerol instead of 1,2-diacyl-*sn*-glycerol, (2) ether bonds instead of ester bonds, (3) isoprenoid chains instead of fatty acids, (4) branched isoprenoids. The structure of Archaea membranes is also unique. Lipid vesicles prepared from archaeal lipids (archaeosomes) are more stable than liposomes and are useful for medical and biotechnological applications.