

Rola archeonów w biologicznym rozkładzie węglowodorów

The role of Archaea in hydrocarbon biodegradation

Joanna Brzeszcz

Instytut Nafty i Gazu – Państwowy Instytut Badawczy

STRESZCZENIE: Archeony są grupą mikroorganizmów opisanych po raz pierwszy przez Carla Woese'a w 1977 roku. Od tego czasu nastąpił duży postęp w badaniach nad tymi organizmami. Wciąż jednak pozostają one słabo poznane, gdyż przedstawiciele wielu nowo odkrytych linii filogenetycznych Archaea nie udaje się wyhodować w warunkach laboratoryjnych. Archeony stanowią istotny element mikrobioty zasiedlającej większość morskich i lądowych ekosystemów (również środowisk skrajnych) oraz pełnią ważną rolę w obiegu węgla, azotu i siarki. Drobnoustroje te występują również w miejscach zanieczyszczonych węglowodorami (np. skażone gleby, naturalne wycieki ropy naftowej i gazu), będąc zaangażowane w transformacje tych związków. Organizmy te biorą udział w przemianach tlenowych i beztlenowych, mianowicie w: (1) metanogennej degradacji węglowodorów, (2) beztlenowym utlenianiu metanu, (3) beztlenowym rozkładzie wyższych węglowodorów alifatycznych i aromatycznych oraz (4) tlenowych przemianach obu wymienionych grup substancji. W procesy te zaangażowane są odmienne grupy archeonów, jednakże głównie Euryarchaeota wykazują zdolności metaboliczne umożliwiające udział w każdym z wymienionych obszarów transformacji. Coraz większa liczba doniesień wskazuje, że najprawdopodobniej omawiany potencjał metaboliczny występuje również poza taksonem Euryarchaeota. Determinanty genetyczne związane z beztlenowym metabolizmem *n*-alkanów zostały wykryte w genomach przypisanych do mikroorganizmów z supertypów Asgard i TACK. Obecnie istnieje silna potrzeba, aby poszerzyć wiedzę dotyczącą archeonów zaangażowanych w biotransformację węglowodorów; szczególna uwaga powinna zostać skierowana na mechanizmy degradacji wspomnianych związków oraz na genetyczne i enzymatyczne podstawy tych przemian. W niniejszym artykule przedstawiono najnowszą wiedzę na temat archeonów biorących udział w przemianach węglowodorów.

Słowa kluczowe: archeony, węglowodory, ANME, metanogeny, tlenowe i beztlenowe przemiany węglowodorów.

ABSTRACT: Archaea constitute a microbial group described for the first time by Carl Woese in 1977. Since then, great progress has been made with regard to understanding of Archaea; this group, however, still remains poorly known since the representatives of many novel phylogenetic, archaeal lineages cannot be cultivated under laboratory conditions. These organisms are important members of microbiota occurring in the majority of marine and terrestrial ecosystems (including extreme ones) and play a key role in global cycles of carbon, nitrogen and sulfur. Archaea are also present at sites polluted with hydrocarbons (such as oil-contaminated soils, natural oil seeps, cold seeps) and are involved in hydrocarbon transformation. They take part in both aerobic and anaerobic conversions, namely: (1) methanogenic hydrocarbon degradation, (2) anaerobic methane oxidation, (3) anaerobic degradation of higher aliphatic hydrocarbons and aromatic compounds, and (4) aerobic transformations of these substances. Various archaeal groups possess the necessary metabolic potential; however, mainly the microorganisms belonging to Euryarchaeota reveal the metabolic capabilities to participate in each of these four areas of transformation. The increasing number of papers indicates that this potential also occurs in taxa other than Euryarchaeota. The genetic determinants associated with anaerobic oxidation of *n*-alkanes were found in the genomes belonging to Asgard and TACK superphyla. There is an urgent need to expand our current knowledge of Archaea involved in hydrocarbon biotransformation, especially in the area of degradation mechanisms, genetic and enzymatic background of these conversions. The article presents a review of the recent knowledge on Archaea capable of metabolizing hydrocarbons.

Key words: archaeans, hydrocarbons, ANME, methanogens, aerobic and anaerobic hydrocarbon biotransformation.

Wstęp

Wyniki badań porównawczych sekwencji nukleotydowej konserwatywnego genu kodującego podjednostkę 16S rRNA

były podstawą, zaproponowanego w latach 70. ubiegłego wieku, podziału świata organizmów żywych na trzy domeny: bakterie właściwe (eubakterie), archeony oraz eukarionty. Autorami tych odkryć byli Carl Woese oraz George Fox (1977).

Autor do korespondencji: J. Brzeszcz, e-mail: joanna.brzeszcz@inig.pl

Artykuł nadesłano do Redakcji: 04.01.2022 r. Zatwierdzono do druku: 27.05.2022 r.

Początkowo domenę Archaea tworzyło kilka organizmów metanogennych (*Methanosarcina barkeri*, *Methanobacterium thermoautotrophicum*, *Methanobacterium ruminantium* szczep M-1, *Methanobacterium* sp. szczep JR-1) (Fox et al., 1977; Woese et al. 1978), dziś liczba ta wynosi ponad 2000. Postęp w badaniach nad tymi mikroorganizmami znajduje również odzwierciedlenie w stale rosnącej liczbie sekwencji genomowych należących do tych drobnoustrojów, które zdeponowano w bazie NCBI GenBank. W roku 2016 liczba ta wynosiła 1062 (Adam et al., 2017), zaś z początkiem listopada 2021 roku – 2029. Kolejnym świadectwem zmian w postrzeganiu świata archeonów, ich ekologii, fizjologii i różnorodności jest wzrost liczby ustalonych typów w obrębie tej domeny z początkowo dwóch (Euryarchaeota i Crenarchaeota) do ponad trzydziestu (Spang et al., 2017). Gwałtowny rozwój technik molekularnych, w szczególności metagenomiki, oraz dostępność tych metod umożliwiają intensywną eksplorację trudno dostępnych nisz ekologicznych. Ich badanie zaowocowało odkryciem nieznanymi wcześniej drobnoustrojów, m.in. morskich archeonów Lokiarchaeota, przynależnych do supertypu Asgard (Spang et al., 2015). Co ciekawe, organizmy te posiadają wiele genów kodujących białka, które są charakterystyczne

dla eukariontów (ang. *eukaryotic signature proteins*) (Spang et al., 2015). Obserwacje powyższe wraz z kolejnymi gromadzonymi dowodami wskazującymi na pokrewieństwo między archeonami a eukariontami zmuszają do weryfikacji jeszcze niedawno uznawanej hipotezy pochodzenia komórki jądrowej i przemawiają za dwudomenowym drzewem życia (Doolittle, 2020). Miałoby się ono składać z dwóch głównych grup: bakterii i archeonów (Doolittle, 2020), natomiast organizmy jądrowe najprawdopodobniej wyewoluowały z drobnoustrojów Lokiarchaeota i stanowią siostrzaną grupę dla supertypu Asgard.

Archeony, podobnie jak bakterie, są organizmami jednokomórkowymi. Rozmiary ich komórek zawierają się w przedziale 1–10 µm, mogą przyjmować różnorodne kształty (kuliste, cylindryczne, spiralne lub nieregularne) i występować pojedynczo lub tworzyć zgrupowania. Pod względem ogólnej budowy przypominają bakterie (tabela 1), gdyż pozbawione są uformowanego jądra oraz organelli komórkowych, tj.: mitochondriów, retikulum endoplazmatycznego, aparatu Golgiego oraz lizosomów. Posiadają zaś koliste DNA oraz występujące w cytoplazmie rybosomy, które odpowiadają za syntezę białek. Komórka otoczona jest przeważnie ścianą i błoną komórkową, jednakże struktury te wykazują wyraźnie odmienną budowę

Tabela 1. Porównanie cech strukturalnych i metabolicznych bakterii, eukariontów i archeonów

Table 1. The comparison of structural and metabolic features of Bacteria, Eukarya and Archaea

Cechy	Archeony	Bakterie	Eukarionty
Materiał genetyczny	pojedynczy chromosom	pojedynczy chromosom	wiele chromosomów
Kształt chromosomu	przeważnie kulisty	kulisty	liniowy
Histony	obecne (4 sztuki)	nieobecne	obecne
Struktura genu	brak intronów	brak intronów	obecne introny
Plazmidy	powszechnie występują	powszechnie występują	rzadko występują
Policistronowe mRNA	obecne	obecne	brak
Rozmiar rybosomów	70S	70S	80S w cytozolu, 70S w mitochondriach i chloroplastach
Aminokwas połączony z inicjatorowym tRNA (pierwszy aminokwas w syntetyzowanym białku)	metionina	N-formylometionina	metionina
Kwasy tłuszczowe występujące w błonach	rozgałęzione, połączone wiązaniem eterowym	proste, połączone wiązaniem estrowym	proste, połączone wiązaniem estrowym
Obecność jądra komórkowego	brak	brak	obecne
Organelle wewnątrzkomórkowe	brak	brak	obecne
Miejsce wytwarzania energii	błona cytoplazmatyczna	błona cytoplazmatyczna	mitochondria
Budulec ściany komórkowej	obecna ściana komórkowa, brak mureiny jako budulec ściany	obecna ściana komórkowa, zbudowana z mureiny	brak ściany komórkowej*
Rodzaj błony komórkowej	podwójna lub pojedyncza warstwa lipidowa	podwójna warstwa lipidowa	podwójna warstwa fosfolipidowa
Wrażliwość na streptomycynę i chloramfenikol	nie	tak	nie

* W wykazie nie ujęto roślin, grzybów i glonów, u których obecna jest ściana komórkowa.

niż u bakterii (tabela 1). Cechami charakterystycznymi tych drobnoustrojów są: wysoka naturalna antybiotykooporność, unikatowe nukleotydy tworzące cząsteczki tRNA oraz nietypowa struktura polimerazy RNA zależnej od DNA. Organizmy te cechuje również obecność zestawu unikatowych genów, stanowiących 9–15% całego genomu, które kodują białka o jeszcze niezidentyfikowanej funkcji. Co więcej, brak jest bakteryjnych i eukariotycznych homologów tych makrocząsteczek. Warto dodać, że geny związane z metabolizmem oraz podziałem komórki Archaea przypominają te spotykane u bakterii; z kolei geny zaangażowane w transkrypcję, translację i replikację są podobne do genów występujących u Eukarya. W tabeli 1 zebrano informacje umożliwiające porównanie cech metabolicznych i strukturalnych bakterii, archeonów i eukariontów.

Występowanie archeonów

Archeony stanowią istotny wkład w biomasę mikrobiologiczną większości ekosystemów. Szacuje się, że tworzą one ponad 20% wszystkich organizmów prokariotycznych żyjących w wodach oceanicznych (za Offre et al., 2013). W przypadku powierzchniowych warstw gleby poziom ten waha się w przedziale 1–5% (za Offre et al., 2013). Początkowo uważano, że drobnoustroje te bytują jedynie w siedliskach, gdzie warunki abiotyczne są szczególnie ekstremalne, np.: gorące, silnie zakwaszone wody (Baker i Banfield, 2003; Korzhenkov et al., 2019), solanki (Duarte et al., 2020; Giudice et al., 2021), kominie hydrotermalne (Canganella et al., 1998; Takai i Nakamura, 2011) i osady towarzyszące tym kominom (Wang et al., 2019b), jak również jeziora alkaliczne (Xin et al., 2001). Jednakże zgromadzone dotychczas dowody świadczą o tym, że ta grupa drobnoustrojów jest naturalnym elementem większości ekosystemów, tj. gleb, wód oceanicznych i zbiorników słodkowodnych (Spang et al., 2017). Ich siedliskami są również złoża ropy naftowej (Piubeli et al., 2014; Zhou et al., 2019; Sierra-Garcia et al., 2020), powierzchniowe, lądowe wycieki ropy (Shlimon et al., 2020) oraz gleby i wody antropogenicznie zanieczyszczone węglowodorami (Liu et al., 2009; Zhou et al., 2017; Yan et al., 2018).

Zgodnie z obecnie obowiązującą systematyką w obrębie domeny Archaea wyróżnia się cztery filogenetycznie zróżnicowane supertypy (ang. *superphyla*; Spang et al., 2017; MacLeod et al., 2019): DPANN, TACK, Asgard oraz Euryarchaeota.

Zdolności metaboliczne archeonów

Archeony pełnią ważną rolę w obiegu węgla, siarki i azotu (Offre et al., 2013). W niniejszym artykule ograniczono się

jedynie do omówienia roli tych mikroorganizmów w procesach degradacji węglowodorów, które są częścią globalnego cyklu węgla na Ziemi. W tym kontekście szczególne znaczenie mają procesy syntezy metanu oraz beztlenowego rozkładu tego prostego związku. Znacznie mniejszy udział w krążeniu węgla wnoszą procesy degradacji wyższych węglowodorów zachodzące w warunkach tlenowych i beztlenowych (wyłączając procesy metanogennej degradacji węglowodorów). Drobnoustroje należące do taksonu Euryarchaeota pełnią istotną rolę w przemianach związanych z wytwarzaniem metanu oraz jego beztlenowym rozkładem.

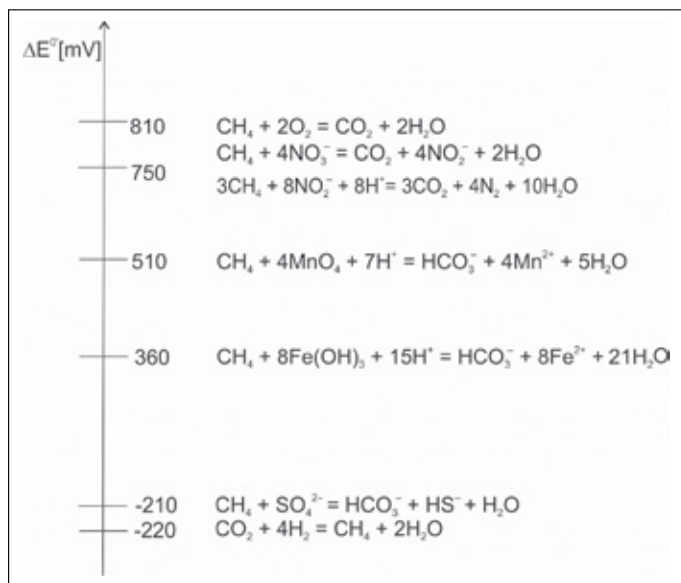
Zdolności rozkładu węglowodorów przez archeony

Poza bakteriami i grzybami procesy biodegradacji ropy naftowej prowadzone są również przez archeony. Niektóre z nich są w stanie rozkładać metan w warunkach beztlenowych, inne – drobnoustroje degradujące węglowodory, należące do typu Halobacteriota (supertyp Euryarchaeota) – metabolizują wyższe węglowodory w obecności tlenu. Organizmy te wykorzystują metan, wyższe liniowe i rozgałęzione węglowodory alifatyczne jako substraty wzrostowe. Jako że substancje te są bardziej zredukowane niż produkty ich rozkładu, biodegradacja zachodzi w obecności akceptorów elektronów o potencjale redoks wyższym niż wyjściowego związku organicznego (węglowodoru). Wartość tego potencjału decyduje o kolejności wykorzystywania końcowych akceptorów elektronów (patrz wartość ΔE^0 na rysunku 1).

W warunkach tlenowych funkcję końcowego akceptora pełni tlen (rysunek 1), a gdy go brak (warunki beztlenowe), rolę tę przejmują azotany, jony żelaza(III) i manganu(IV) oraz siarczany (Froelich et al., 1979).

W przypadku braku wyżej wymienionych związków mikroorganizmy prowadzą procesy fermentacji i metanogenezy. Ten typ biodegradacji węglowodorów zależy od aktywności bakterii fermentacyjnych i acetogennych oraz metanogennych archeonów. Pierwsze z wymienionych drobnoustrojów dostarczają niezbędnych akceptorów elektronów (H_2/CO_2 , mrówczan/octan) dla procesu syntezy metanu odbywającej się przy udziale archeonów. Kończącym produktem jest metan.

Niektóre archeony posiadają białka enzymatyczne, katalizujące transfer elektronów pomiędzy utlenioną a zredukowaną formą końcowego akceptora, inne zaś pozbawione są tego łańcucha reakcji. Wówczas mikroorganizmy te wchodzi w szczególny typ międzygatunkowych relacji symbiotycznych – syntrofię. Przykładowo, niektóre Archaea rozkładające węglowodory tworzą konsorcja syntroficzne z bakteriami redukującymi siarczany (ang. *sulfate reducing bacteria*, SRB) (rysunek 2). W ramach tych interakcji, na skutek aktywności



Rysunek 1. Wartość potencjału oksydoredukcyjnego dla różnych rodzajów końcowych akceptorów elektronów. W celu łatwiejszego odbioru prezentowanych danych podział na osi potencjału E^0 nie został wyskalowany

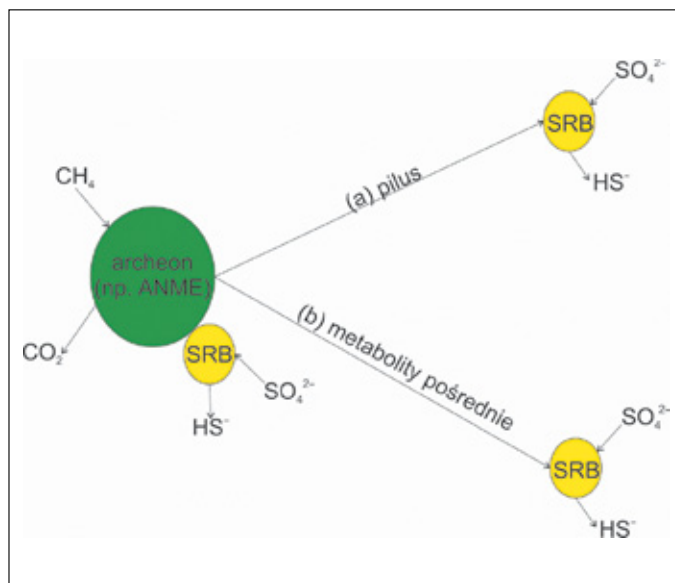
Figure 1. Redox potential for different types of terminal electron acceptors. For the simplicity, the E^0 potential axis bar was not scaled

bakterii SRB, wodór powstający w trakcie przemian związku organicznego utleniany jest do jonu H^+ w H_2S .

Większość archeonów należy do grupy drobnoustrojów żywych, lecz niedających się hodować na podłożach sztucznych (ang. *viable but not culturable*, VBNC). Jest zatem oczywiste, że procesy metaboliczne tych mikroorganizmów są jeszcze słabo poznane. Ustalenia dotyczące zdolności katabolicznych archeonów ukierunkowanych na rozkład węglowodorów bazują na wynikach analizy: (a) genomowej, niekiedy popartej obserwacjami degradacji (w przypadku gdy dostępny jest wyizolowany organizm), lub (b) metagenomowej (w przypadku organizmów VBNC) – i na poszukiwaniu determinant genetycznych kodujących odpowiednie enzymy uczestniczące w poszczególnych etapach przemian.

Archeony rozkładające węglowodory w warunkach tlenowych

Tlenowy metabolizm węglowodorów wykazują halofilne mikroorganizmy należące do rodzajów *Haloferax*, *Halobacterium*, *Halococcus*, *Halorubrum*, *Haloarcula*, *Haloorientalis* i *Natrialba* w obrębie taksonu Halobacteriota (supertyp Euryarchaeota) (tabela 2). Drobnoustroje te zostały wyizolowane ze środowiska cechującego się wysokim poziomem zasolenia oraz wysoką zawartością substancji ropopochodnych, np. skażonej, zasolonej wody jeziornej (Al-Mailem et al., 2010; Erdoğmuş



Rysunek 2. Schemat przedstawiający syntroficzne zależności pomiędzy archeonami (np. beztlenowymi archeonami metanotroficznymi, ang. *anaerobic methane oxidizers*, ANME) a bakteriami redukującymi siarczany (SRB). Zależności te odgrywają istotną rolę w procesach rozkładu węglowodorów, które prowadzone są przez niektóre archeony. W tym układzie transfer elektronów może odbywać się: (a) bezpośrednio w ramach międzygatunkowego transferu elektronu pomiędzy archeonem a SRB za pomocą cytochromów typu c lub pilusa lub (b) za pomocą metabolitów pośrednich (octanu, mrówczanu lub wodoru). Opracowano na podstawie: Bhattarai et al., 2019

Figure 2. Syntrophic interactions between Archaea (i.e. anaerobic methane oxidizers, ANME) and sulfate-reducing bacteria (SRB). These relations play a crucial role in hydrocarbon degradation catalyzed by some Archaea. In the presented association, ANME can transfer (a) directly by interspecies electron transfer between ANME and SRB mediated by c-type cytochromes or via pilus; or (b) via intermediate metabolites (acetate, formate, hydrogen). The Figure was made based on Bhattarai et al., 2019

et al., 2013; Djeridi et al., 2013; Khemili-Talbi et al., 2015), solanki towarzyszącej złożom ropy (Kulichevskaya et al., 1992; Bonfá et al., 2011) oraz zanieczyszczonej gleby (Al-Mailem et al., 2010). Podobnie środowisko pozbawione wspomnianych zanieczyszczeń może być siedliskiem sprzyjającym rozwojowi Halobacteriota, wykazujących potencjał degradacji węglowodorów (Bertrand et al., 1990; Tapilatu et al., 2010). Zarówno węglowodory alifatyczne (liniowe i rozgałęzione), jak i aromatyczne (mono- i wielopierścieniowe) są metabolizowane przez te archeony (tabela 2). Bertrand et al. (1990) oraz Al-Mailem et al. (2010) wykazali, że niektórzy przedstawiciele Halobacteriota są w stanie wykorzystywać oba rodzaje węglowodorów jako substrat wzrostowy. Większość badaczy jednak skoncentrowała swoje działania na określeniu preferencji katabolicznych mikroorganizmów względem jednego rodzaju węglowodorów (np. tylko węglowodorów aromatycznych). Stąd też brak jest dodatkowych dowodów, które wskazywałyby na rozpowszechn-

nienie potencjału rozkładu zarówno *n*-alkanów, jak i związków aromatycznych wśród omawianej grupy.

Obecny stan wiedzy dotyczący tlenowego metabolizmu węglowodorów prowadzonego przez archeony jest bardzo ograniczony. Brakuje pełnego obrazu tych przemian na poziomie genetycznym, biochemicznym, metabolomicznym i transkryptycznym. Jedynie dla kilku szczepów obserwowane zdolności degradacyjne zostały potwierdzone wynikami analiz chromatograficznych (Tapilatu et al., 2010; Bonfá et al., 2011; Erdoğan et al., 2013; Zhao et al., 2017) oraz biochemicznych (Tapilatu et al., 2010; Erdoğan et al., 2013; Khemili-Talbi et al., 2015).

Spośród omawianych mikroorganizmów (tabela 2) pełną sekwencję genomu uzyskano dotychczas jedynie dla *Halorientalis hydrocarbonoclasticus* IM1011 (Kumar et al., 2020). Dane te umożliwiły określenie u IM1011 obecności większości genów kodujących enzymy pełnego szlaku degradacji *n*-alkanów. Cytowani badacze wykazali u wspomnianego drobnoustroju brak typowego dla bakterii enzymu katalizującego hydroksylację *n*-heksadekanu. Przypuszczalnie aktywacja tego związku zachodzi z wykorzystaniem alternatywnych białek, np.

lucyferazy lub cytochromów. Obecność genów kodujących te enzymy została potwierdzona u IM1011 (Kumar et al., 2020). W świetle skąpych informacji genetycznych, biochemicznych oraz proteomicznych dotyczących tlenowego metabolizmu *n*-alkanów przez przedstawicieli Halobacteriota przywołane tutaj obserwacje Kumara et al. (2020) wytyczają kierunek dalszych badań.

Obecnie obraz przemian węglowodorów aromatycznych prowadzonych przez halofilne archeony jest również niekompletny. Brak jest informacji dotyczących kluczowego etapu biodegradacji, tj. aktywacji substratu. Większość cytowanych autorów określiła obecność enzymów zaangażowanych w dalsze etapy przemian węglowodorów aromatycznych, np. dioksygenazy 1,2-katecholu (Khemili-Talbi et al., 2015) czy dioksygenazy 3,4-protokatecholanu (Erdoğan et al., 2013). Enzymy te katalizują otwarcie pierścienia aromatycznego odpowiednio katecholu i kwasu protokatechowego, będących metabolitami pośrednimi rozkładu związków aromatycznych. Jednakże informacje te są niewystarczające, aby wskazać sposób aktywacji naftalenu i pirenu oraz wnioskować o pełnym szlaku tych przemian.

Tabela 2. Zdolności metaboliczne Halobacteriota ukierunkowane na węglowodory alifatyczne i aromatyczne

Table 2. Aliphatic and aromatic hydrocarbon-degrading capabilities of Halobacteriota

Mikroorganizm	Zdolności metaboliczne	Źródło literaturowe
<i>Halobacterium</i> sp. H-352	wzrost w obecności surowej ropy naftowej	Kulichevskaya et al., 1992
<i>Halobacterium</i> sp. HA-3	wzrost w obecności <i>n</i> -alkanów C ₈ –C ₂₁ , benzenu, toluenu i bifenyłu	Al-Mailem et al., 2010
<i>Halobacterium piscisalsi</i> C-37	wzrost w obecności naftalenu, fenantrenu i pirenu	Erdoğan et al., 2013
<i>Halobacterium salinarum</i> C-51		
<i>Haloferax</i> sp. HA-1	wzrost w obecności <i>n</i> -alkanów C ₈ –C ₃₄ , benzenu, toluenu, fenantrenu, naftalenu i bifenyłu	Al-Mailem et al., 2010
<i>Haloferax</i> sp. HA-2	wzrost w obecności <i>n</i> -alkanów C ₈ –C ₃₄ , toluenu, fenantrenu, naftalenu i bifenyłu	Al-Mailem et al., 2010
<i>Haloferax</i> sp. C-24	wzrost w obecności naftalenu, fenantrenu i pirenu	Erdoğan et al., 2013
<i>Haloferax</i> sp. C-27		
<i>Haloferax alexandrinus</i> B07	degradacja naftalenu, antracenu, fenantrenu, pirenu i benzo[a]antracenu	Bonfá et al., 2011
<i>Haloferax</i> sp. AA35	degradacja naftalenu, antracenu, pirenu i benzo[a]antracenu	Bonfá et al., 2011
<i>Haloferax sulfurifontis</i> CL47	degradacja naftalenu	Bonfá et al., 2011
<i>Haloferax volcanii</i> DSMZ 3757		
<i>Haloferax alexandrinus</i> PR13		
<i>Haloferax alexandrinus</i> MM17		
<i>Halococcus</i> sp. HA-4	wzrost w obecności <i>n</i> -alkanów C ₈ –C ₁₈ , benzenu, toluenu, naftalenu	Al-Mailem et al., 2010
<i>Haloferax volcanii</i> MSNC14	wzrost w obecności C ₁₆ , C ₁₇ , pristanu, fenantrenu	Tapilatu et al., 2010; Djeridi et al., 2013
<i>Halorubrum</i> sp. C-43	wzrost w obecności naftalenu, fenantrenu i pirenu	Erdoğan et al., 2013
<i>Halorubrum ezzemoulense</i> C-41		
<i>Halorubrum ezzemoulense</i> C-46		

cd. Tabela 2/cont. Table 2

Mikroorganizm	Zdolności metaboliczne	Źródło literaturowe
<i>Halorubrum</i> sp. C-43	wzrost w obecności naftalenu, fenantrenu i pirenu	Erdoğmuş et al., 2013
<i>Halorubrum ezzemoulense</i> C-41		
<i>Halorubrum ezzemoulense</i> C-46		
<i>Haloarcula</i> sp. EC4	wzrost w obecności C ₁₄ , C ₁₆ , C ₁₉ , C ₂₀ , pristanu, acenaftenu, antracenu, fenantrenu	Bertrand et al., 1990
<i>Haloarcula</i> sp. IRU1	wzrost w obecności ropy naftowej	Taran, 2011
<i>Haloarcula</i> sp. C-52	wzrost w obecności naftalenu, fenantrenu i pirenu	Erdoğmuş et al., 2013
<i>Haloarcula hispanica</i> C-50		
<i>Halorientalis hydrocarbonoclasticus</i>	degradacja heksadekanu	Zhao et al., 2017; Kumar et al., 2020
<i>Natrialba</i> sp. C21	wzrost w obecności naftalenu i pirenu	Khemili-Talbi et al., 2015

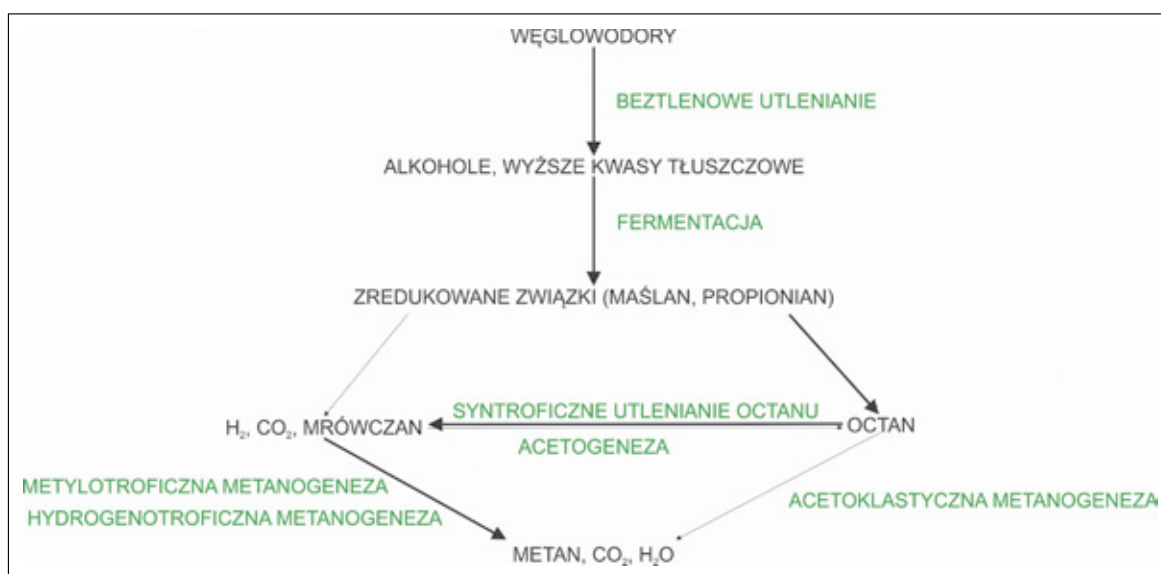
Metanogenne archeony

Metan jest najprostszym, a zarazem najpowszechniej występującym na Ziemi węglowodorem. Ponadto jest gazem cieplarnianym, który odpowiada za około 20% wymuszenia radiacyjnego (wyłączając parę wodną), przyczyniając się tym do powstawania efektu cieplarnianego. W środowiskach naturalnych (np. obszary podmokłe, osady morskie, zimne wysięki, jeziora i zbiorniki wody słodkowodnej) w produkcję tego związku zaangażowane są metanogenne archeony.

Mikrobiologiczna transformacja węglowodorów do metanu jest istotnym środowiskowo procesem, zachodzącym w różnorodnych habitatach o ograniczonej dostępności końcowych akceptorów elektronów, takich jak np. złoża ropy naftowej i węgla oraz gleby skażone węglowodorami (Jiménez et al., 2012; Meslé et al., 2013; Yang et al., 2018; Shlimon et al.,

2020; Sierra-Garcia et al., 2020). Uważa się, że te powolne przemiany, zachodzące w długiej skali czasu geologicznego, doprowadziły do powstania złóż tzw. ciężkiej ropy naftowej (ang. *heavy oil*), której zasoby przewyższają zasoby ropy niezdegradowanej (Head et al., 2003), oraz piasków roponośnych. W wyniku metanogennej biodegradacji węglowodorów dochodzi do usunięcia lekkich, łatwo rozkładanych substancji (*n*-alkany, izoalkany, proste węglowodory aromatyczne), co skutkuje tworzeniem się ropy naftowej bogatej w ciężkie frakcje asfaltenowe oraz obniżeniem jej jakości i wartości ekonomicznej (Head et al., 2003; Jiménez et al., 2012).

Należy pamiętać, że końcowa faza omawianych przemian poprzedzona jest szeregiem złożonych biotransformacji (rysunek 3), których produktami są związki będące substratami dla metanogennych archeonów (metanogeny). Są to organizmy ściśle beztlenowe, należące do taksonu Euryarchaeota



Rysunek 3. Schemat przedstawiający metanogenną degradację węglowodorów. Pogrubionymi strzałkami zaznaczono prawdopodobną sekwencję przemian tych związków zgodnie z wynikami przedstawionymi przez Dolfling et al. (2008)

Figure 3. The schematic view of methanogenic hydrocarbon degradation. The bold arrows indicate the probable route of hydrocarbon biodegradation suggested by Dolfling et al. (2008)

(Methanomicrobiales, Methanococcales, Methanobacteriales oraz Methanosarcinales) (Offre et al., 2013), aczkolwiek potencjał biochemicznego wytwarzania metanu został również rozpoznany wśród mikroorganizmów Bathyarchaeota i Verstraetearchaeota. Jak wspomniano, finalnym produktem ich metabolizmu jest metan, który każdego roku w ilości blisko $1 \cdot 10^9$ t powstaje na drodze przemian mikrobiologicznych (Offre et al., 2013). Odpowiada to około 74% rocznej emisji netto wspomnianego gazu do atmosfery (Offre et al., 2013).

Ze względu na preferencje metaboliczne wyróżnia się trzy grupy mikroorganizmów, mianowicie:

- metanogeny hydrogenotroficzne, które redukują CO_2 i utleniają H_2 ;
- metanogeny acetoklastyczne, które rozcinają wiązanie C–C w octanie i wytwarzają metan z fragmentu metylowego;
- metanogeny metylotroficzne, które wykorzystują związki jednowęglowe – np. metanol, metyloaminę – do produkcji metanu.

Metanogeneza acetoklastyczna jest najbardziej powszechna na Ziemi i biorą w niej udział archeony z rodzaju *Methanosarcina* i *Methanosaeta*, należące do rzędu Methanosarcinales. Do tego samego taksonu należą również mikroorganizmy prowadzące metanogenezę metylotroficzną, zaś drobnoustroje z rzędów Methanopyrales, Methanococcales i Methanobacteriales uczestniczą w metanogenezie hydrogenotroficznej. Ponadto w przemiany związków jednowęglowych zawierających grupę metylową prawdopodobnie zaangażowane są też drobnoustroje Bathyarchaeota i Verstraetearchaeota.

Omawiany typ konwersji węglowodorów wymaga aktywności kilku grup mikroorganizmów: bakterii fermentacyjnych, acetogennych, syntroficznych oraz metanogenów (rysunek 3). Jednakże kluczową rolę w tych przemianach pełnią bakterie syntroficzne, które uczestniczą w transformacji produktów pośrednich do substratów koniecznych dla procesu metanogenezy (CO_2 , octanu, mrówczanu), oraz wspomniane archeony, które przekształcają te związki do metanu (rysunek 3). Z drugiej strony, najnowsze doniesienia zespołu Zhou et al. (2021) rzucają nowe światło na problematykę wspomnianej symbiozy. Autorzy ci wskazali bowiem, że archeon *Candidatus Methanoliparum* może potencjalnie samodzielnie prowadzić metanogenną degradację długołańcuchowych alkanów.

Jakkolwiek procesy te są w dalszym ciągu zagadkowe, doniesienia zespołu Dolflinga et al. (2008) dostarczają nowych danych. Otóż najbardziej korzystny termodynamicznie cykl przemian zachodzących w ramach metanogennej biodegradacji węglowodoru obejmuje sekwencję trzech następujących po sobie etapów. Mianowicie: transformacje zapoczątkowuje beztlenowe utlenianie do octanu z jednoczesną produkcją wodoru, po czym zachodzi konwersja związku organicznego do CO_2 prowadzona przez mikroorganizmy syntroficzne, zaś

powstające produkty pośrednie wykorzystywane są przez metanogenne archeony (rysunek 3).

Archeony rozkładające metan w warunkach beztlenowych

Metan, podobnie jak inne węglowodory, ulega biodegradacji, która zachodzi zarówno w środowisku tlenowym, jak i beztlenowym. Mikrobiologiczne utlenianie metanu występujące w warunkach beztlenowych (ang. *anaerobic oxidation of methane*, AOM) przyczynia się do istotnego usunięcia tego związku (ponad 90%) z dna morskiego (za Knittel et al., 2018). Tym samym przemiany te stanowią kluczowy element obiegu węgla w środowisku morskim, jak również ograniczają emisję metanu do atmosfery. Pierwsze doniesienia dotyczące usuwania metanu w strefie mikrobiologicznej redukcji siarczanów w osadach morskich pochodzą z lat 70. ubiegłego wieku (za Knittel et al., 2018). Najnowsze dowody wskazują, że proces AOM występuje powszechnie, zachodząc w różnych ekosystemach wodnych (tabela 3) oraz glebowych.

Zdolnościami utleniania metanu w warunkach beztlenowych cechują się jedynie beztlenowe metanotroficzne archeony (ang. *anaerobic methane oxidizers*, ANME). Wśród tych mikroorganizmów wyróżnia się trzy filogenetycznie zróżnicowane grupy: ANME-1, ANME-2 i ANME-3 (Knittel et al., 2018). Wyłączając ANME-3, wśród pozostałych grup wyodrębnia się odpowiednie podgrupy, mianowicie: a i b (*Candidatus Methanophagales*) w grupie ANME-1; a, b, c i *Methanoperedenaceae* (dawniej ANME-2d) w grupie ANME-2. Omawiane archeony należą do klasy Methanomicrobia i są spokrewnione z drobnoustrojami produkującymi metan. Nie są to monofiletyczne grupy: organizmy ANME-2 i ANME-3 są powiązane z rzędem Methanosarcinales, zaś ANME-1 tworzy oddzielną gałąź – klasę *Candidatus Syntropharchaeia* (Parks et al., 2020). Dotychczas nie udało się uzyskać dającego się hodować reprezentanta ANME. Przyczyną tego stanu może być fakt, że występowanie tych organizmów uwarunkowane jest relacją bezwzględnej syntrofii. Jedynie we wzbogaconych kulturach stwierdzono obecność ANME, które określono mianem *Candidatus*.

Drobnoustroje ANME-1 i ANME-2, w szczególności ANME-2a, są szeroko rozpowszechnione w przyrodzie. Powierzchniowe warstwy osadów morskich, bogate w siarczan, siarczki i metan, obfitują w grupę ANME-2, zaś głębsze partie tych osadów, cechujące się wysoką zawartością siarkowodoru i brakiem siarczanów, są zajmowane przez ANME-1 (za Li et al., 2020). Z kolei występowanie organizmów ANME-3 ogranicza się do aktywnych wulkanów błotnych emitujących metan (Niemann et al., 2006; Lösekann et al., 2007; Lee et al.,

2018) oraz naturalnych oceanicznych wypływów tego gazu (Vigneron et al., 2013; Schnakenberg et al., 2021). Ostatnie doniesienia wskazują jednak, że mikroorganizmy te mogą się również rozwijać w warunkach charakteryzujących się niskim ciśnieniem parcjalnemu metanu (~0,45 MPa) (Bhattarai et al., 2017).

Omawiana grupa archeonów tworzy konsorcja z bakteriami należącymi do *Desulfobulbus*. Poza dostępnością końcowych akceptorów elektronów również temperatura wpływa na dystrybucję drobnoustrojów ANME. Mianowicie ANME-2 i ANME-3 zasiedlają środowiska, których temperatura nie przekracza 20°C, z kolei grupa ANME-1 wykazuje szerszy zakres tolerancji, tj. 4–70°C (za Bhattarai et al., 2017).

Według obecnego stanu wiedzy proces AOM zachodzi szlakiem odwróconej metanogenezy (Knittel et al., 2018). Organizmy ANME wykorzystują reduktazę metylo-koenzymu M (MCR), aby katalizować proces aktywacji metanu. Produktem tej przemiany jest metylo-CoM. W wyniku kolejnych konwersji grupa metylowa ulega całkowitemu utlenieniu do CO₂ (Wang et al., 2020). Elektrony uwalniane podczas AOM są przenoszone za pomocą odpowiednich białek bezpośrednio na końcowy akceptor elektronu lub do partnera bakteryjnego (Wang et al., 2020).

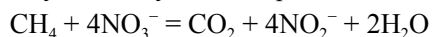
Mechanizmy biologiczne i szlaki biochemiczne opisywanych przemian nie są jeszcze w pełni wyjaśnione. Mikroorganizmy ANME mogą sprzęgać utlenianie metanu z redukcją różnych akceptorów elektronów. W zależności od rodzaju końcowego akceptora elektronów proces beztlenowego utleniania metanu może być połączony:

1) z redukcją siarczanu(VI) do siarkowodoru (ang. *sulfate-dependent AOM*, S-AOM):

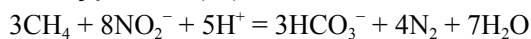


2) z redukcją azotanów:

a) redukcją azotanu(V) do azotanu(III) prowadzoną przez archeony z rodziny *Methanoperedenaceae*:

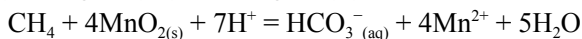


b) redukcją azotanu(III) do azotu:

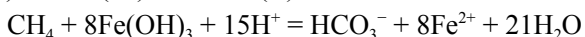


3) z redukcją metali:

a) manganu(IV) do manganu(II):



b) żelaza(III) do żelaza(II):



Proces AOM sprzężony z redukcją siarczanów zachodzi w ramach interakcji syntroficznych, w których uczestniczą zarówno drobnoustroje ANME, jak i bakterie SRB. Mikroorganizmy z grup ANME-2-a-c oraz ANME-3 degradują metan, tworząc konsorcja z bakteryjnymi partnerami należącymi najczęściej do taksonów, odpowiednio: *Desulfosarcina*/*Desulfococcus* i *Desulfobulbaceae*. Najprawdopodobniej

symbioza ta nie jest jedynym sposobem realizacji przemian AOM zależnych od redukcji siarczanów. Otóż stwierdzono, że występowanie niektórych morskich archeonów ANME nie jest uzależnione od bakterii SRB, gdyż pewne drobnoustroje ANME-3 mogą prowadzić ten metabolizm samodzielnie (za Bhattarai et al., 2019).

Niezależnie od obligatoryjnej syntrofii udokumentowano proces AOM sparowany z denitryfikacją oraz redukcją żelaza(III) (Cai et al., 2018) i manganu(IV) (Leu et al., 2020), choć prawdopodobnie nie jest to ogólna zasada, na co wskazują wyniki zespołu Li et al. (2019). Wspomniane przemiany prowadzone są przez metabolicznie wszechstronne drobnoustroje należące do rodziny *Methanoperedenaceae* (dawna nazwa grupy ANME-2d). Archeony te są w stanie funkcjonować bez ścisłej współpracy z organizmem bakteryjnym. Organizm *Candidatus Methanoperedens nitroreducens* wykazuje potencjał genetyczny umożliwiający redukcję azotanu(V) do azotanu(III). Jednakże korzysta on z obecności bakterii, które prowadzą redukcję azotanu(III) (np. *Candidatus Methyloirabilis oxyfera*). Z kolei Leu et al. (2020) wykazali u *Candidatus Methanoperedens manganireducens* i *Candidatus Methanoperedens manganicus* potencjał związany z przemianami AOM sprzężonymi z redukcją manganu(IV). Drobnoustroje *Candidatus Methanoperedens ferrireducens* i *Candidatus Methanoperedens nitroreducens* zaangażowane są w utlenianie metanu połączone z redukcją żelaza(III) (Ettwig et al., 2016; Cai et al., 2018). Obserwacje te zostały potwierdzone wynikami badań molekularnych, które wykazały u wymienionych mikroorganizmów obecność i indukcję zarówno genów kodujących białka umożliwiające przeprowadzenie całkowitej degradacji metanu, jak i genów związanych z transferem elektronów (Cai et al., 2018; Leu et al., 2020).

Przemiany beztlenowego utleniania metanu związanego z redukcją zarówno siarczanów, jak i metali mają znaczenie w: (a) naturalnych podmorskich wypływach węglowodorów, (b) osadach towarzyszących kominom hydrotermalnym, (c) osadach przybrzeżnych, (d) osadach głębokomorskich oraz (e) ekosystemach słodkowodnych (tabela 3). Zjawisko AOM sprzężone z redukcją azotanów ma istotne znaczenie w tych ostatnich miejscach, natomiast marginalne w miejscach wymienionych w punktach (a)–(d).

Jak wspomniano powyżej, zdolności beztlenowego utleniania metanu są stosunkowo dobrze rozpoznane u przedstawicieli Euryarchaeota. Niedawno omawiany potencjał kataboliczny został zidentyfikowany również u niedających się hodować organizmów *Verstraetearchaeota* oraz *Brockarchaeota* (Vanwonterghem et al., 2016; De Anda et al., 2021), jednak metabolizm tych ostatnich ukierunkowany jest na związki jednowęglowe inne niż metan, tj. formaldehyd, metanol czy trimetyloaminę (De Anda et al., 2021).

Tabela 3. Rozpowszechnienie archeonów ANME (ang. *anaerobic methane oxidizers*) oraz proponowane zdolności metaboliczne tych mikroorganizmów
Table 3. The distribution of ANME and the metabolic capabilities of these Archaea

Lokalizacja	Charakterystyka osadu kolonizowanego przez archeony	Archeony ANME	Sugerowany szlak AOM (ang. <i>anaerobic oxidation of methane</i>)	Źródło literaturowe
Zatoka Kalifornijska, Basen Guaymas	bogate w węglowodory osady towarzyszące kominom hydrotermalnym	ANME-1 ANME-2c	proces AOM sprzężony z redukcją siarczanów, archeony utleniające alkanany inne niż metan	Dombrowski et al., 2017
Zatoka Meksykańska	osady związane z wyciekami biogenicznego metanu	ANME-1(b) ANME-2c	proces AOM sprzężony z redukcją siarczanu, niezależny od obecności bakterii SRB proces AOM sprzężony z redukcją siarczanu, syntrofia z bakteriami SRB	Vigneron et al., 2017 Vigneron et al., 2019
Morze Południowochińskie, obszar Dongsha, obfitujący w hydraty metanu	bogate w tlenki żelaza(III) osady, znajdujące się powyżej strefy przejściowego współwystępowania siarczanu i metanu (ang. <i>sulfate-methane transition zone</i> , SMTZ), gdzie wpływ metanu jest wysoki	ANME-1b	procesy AOM zależne od redukcji siarczanu i żelaza(III), przypuszczalnie symbioza ANME z bakteriami redukującymi żelazo(III)	Li et al., 2019
Morze Południowochińskie, wypływ metanu Jiaolong	bogate w tlenki żelaza(III) osady o niskiej zawartości siarczanów (znajdujące się poniżej strefy SMTZ)	ANME-2 ANME-3	procesy AOM zależne od redukcji żelaza(III)	Li et al., 2020
Morze Japońskie, basen Ulleung	osady bogate w tlenki żelaza(III)	ANME-1b	proces AOM zależny od redukcji siarczanu	Lee et al., 2016
Obszar wodno-blotny w okolicach wyspy Helgoland	osady bogate w tlenki żelaza(III) i metan	ANME-2a	proces AOM zależny od redukcji żelaza(III)	Aromokeye et al., 2020
Zatoka Cumberland, Georgia Południowa	bogate w żelazo(III) osady związane z podmorskimi wypływami metanu	ANME-1 ANME-2a	proces AOM zależny od redukcji żelaza(III)	Schnakenberg et al., 2021
Obszary Church Trough i Royal Trough, Georgia Południowa	bogate w siarczany osady związane z podmorskimi wypływami metanu	ANME-1 ANME-2c	proces AOM zależny od redukcji siarczanów	
Jezioro Grevelingen, zasilane wodami morskimi	osad przybrzeżny	ANME-3	proces AOM zależny od redukcji siarczanów	Cassarini et al., 2019

Archeony rozkładające węglowodory inne niż metan w warunkach beztlenowych

Potencjał beztlenowych przemian węglowodorów innych niż metan został dotychczas udokumentowany wśród organizmów Euryarchaeota, TACK oraz Asgard (tabela 4). Do tej chwili jedynie w przypadku kilku wyizolowanych, hipertermofilnych drobnoustrojów Euryarchaeota przedstawiono dowody sugerujące wykorzystanie omawianej grupy związków (tabela 4). Mardanov et al. (2009) jako jedni z pierwszych wskazali na możliwość wykorzystania *n*-heksadekanu jako substratu pokarmowego przez archeon *Thermococcus sibiricus* MM 739. Co więcej, autorzy ci stwierdzili, że mikroorganizm ten prawdopodobnie wykazuje nieznaną dotąd mechanizm aktywacji *n*-alkanu. Kolejne badania przynosiły informacje dotyczące różnorodnych węglowodorów degradowanych przez omawianą grupę organizmów oraz dystrybucji tych zdolności wśród Euryarchaeota. Pierwszym wyizolowanym szczepem Archaea, dla którego potwierdzono beztlenowy rozkład węglowodorów połączony z redukcją siarczanów i/lub tiosiarczanu, był *Archaeoglobus fulgidus* szczep VC-16 (Khelifi et al., 2014). Jest on zdolny do wzrostu w obecności liniowych węglowodorów nasyconych (C₁₀–C₂₁) i nienasyconych (*n*-alk-1-enów z zakresu C₁₂–C₂₁) w temperaturze 70°C (Khelifi et al., 2014). Z kolei zasiedlający wysięki hydrotermalne hipertermofilny drobnoustroj *Ferroglobus placidus* degraduje benzen w warunkach beztlenowych, wykorzystując jon żelaza(III) jako końcowy akceptor elektronów (Holmes et al., 2011). Taki sam typ redukcji został odkryty również u hipertermofilnego organizmu *Geoglobus acetivorans* SBH6^T, który wykazuje genetyczny potencjał metabolizmu alkanów (Mardanov et al., 2015). Obserwacje cytowanych autorów wymagają jednak jeszcze jednoznacznej weryfikacji eksperymentalnej.

Poza termofilnymi archeonami zdolności metabolizowania homologów metanu zostały stwierdzone u mezofilnych drobnoustrojów należących do Euryarchaeota. Odkrycie to nastąpiło po ponad 15 latach od ujawnienia mikroorganizmów ANME. Laso-Pérez et al. (2016) wykazali zachodzącą w warunkach beztlenowych degradację *n*-butanu, która odbywała się w ramach współpracy pomiędzy drobnoustrojami *Candidatus* Syntrophoarchaeum (Euryarchaeota) i *Candidatus* Desulfofervidus. Ten pierwszy organizm utlenia *n*-alkan, natomiast uwalniane elektrony przenoszone są na bakterię *Candidatus* Desulfofervidus, która redukuje siarczany. Całkowicie odmienny sposób prowadzenia rozkładu długołańcuchowych *n*-alkanów został zaproponowany dla *Candidatus* Methanoliparia, drobnoustroju znalezione go w osadach dennych związanych z naturalnymi wyciekami ropy występującymi w Zatoce Meksykańskiej (Laso-Pérez et al., 2019). Wyniki zaawansowanych badań genetycznych sugerują,

że organizm ten prowadzi dysproporcjonowanie węglowodoru wraz z syntezą metanu, które to reakcje zachodzą w obrębie pojedynczej komórki bakteryjnej. Cytowani autorzy sugerują, że archeony te mogą być odpowiedzialne za przekształcenie alkanów w metan w warunkach złożowych.

Aktywacja węglowodoru katalizowana jest przez reduktazę alkilo-koenzymu M (ang. *alkyl-coenzyme M reductase*, ACR). Enzym ten jest homologiem reduktazy metylo-koenzymu M (ang. *methyl-coenzyme M reductase*, MCR). Gen *acr*, kodujący analogiczne białko, został również zidentyfikowany u archeonu *Candidatus* Agroarchaeum, który wraz z bakterią SRB bierze udział w beztlenowym utlenianiu etanu (tabela 4). U większości archeonów ANME oraz tych beztlenowo utleniających wielowęglowe alkany wspomniane geny są konserwatywne, dlatego mogą być wykorzystywane jako markery filogenetyczne. Badania metagenomiczne wykazały obecność determinanty *mcr* w ustalonych genomach (ang. *metagenome assembled genomes*, MAGs) przynależnych do taksonów Bathyarchaeota, Hadesarchaeota, Archaeoglobi (Wang et al., 2019a) i *Candidatus* Methanoliparia (Laso-Pérez et al., 2019). Homolog tego genu został znaleziony u Korarchaeota, Nezharchaeota, Thaumarchaeota należących do typu Verstraetearchaeota (supertyp TACK; Wang et al., 2019b). Drobnoustroje te zaliczane są do grupy szczepów VBNC, zajmują głównie nisze związane z gorącymi wysiękami.

To ostatnie podejście – ustalenie genomów z danych metagenomowych uzyskanych w wyniku sekwencjonowania puli środowiskowego DNA – jest jedynym źródłem informacji o niedających się jak dotychczas wyhodować drobnoustrojach Asgard. Seitz et al. (2019) wykazali obecność genu *mcr* w genomach Helarchaeota występujących w osadach towarzyszących kominom hydrotermalnym. Od czasu obserwacji zespołu Seitz et al. (2019) liczba doniesień dotyczących omawianego potencjału metabolicznego wśród grupy Asgard wzrosła (tabela 4). Według obecnego stanu wiedzy, poza wspomnianymi organizmami Helarchaeota, archeony Hermodarchaeota, Lokiarchaeota, Thorarchaeota oraz Heimdallarchaeota również są w stanie degradować węglowodory (patrz tabela 4). Co ciekawe, najprawdopodobniej różne mikroorganizmy prowadzą rozkład tych substancji, korzystając z odmiennych szlaków metabolicznych. Poza opisanym powyżej mechanizmem związanym z enzymem MCR/ACR grupa metylowa alkanu czy pochodnej węglowodoru aromatycznego może być aktywowana poprzez przyłączenie fumaranu. Zhang J.-W. et al. (2021) wskazują, że taką strategię mogą wykazywać Lokiarchaeota, Thorarchaeota oraz Heimdallarchaeota. Biorąc pod uwagę złożoność procesów beztlenowej degradacji węglowodorów oraz rozpowszechnienie tych zdolności, Zhang J.-W. et al. (2021) sugerują, że archeony utylizują węglowodory od bardzo długiego czasu.

Tabela 4. Archeony związane z beztlenowym rozkładem węglowodorów innych niż metan**Table 4.** Archaea involved in anaerobic degradation of non-methane hydrocarbons

Supertypy	Mikroorganizmy	Zdolności metaboliczne	Źródło literaturowe
Euryarchaeota	<i>Ferroglobus placidus</i>	degradacja benzenu sprzężona z redukcją żelaza(III) w temperaturze 85°C	Holmes et al., 2011
	<i>Archaeoglobus fulgidus</i>	degradacja alkanu poprzez przyłączenie fumaranu	Khelifi et al., 2014
	<i>Candidatus Syntrophoarchaeum</i>	degradacja butanu związana z aktywacją za pomocą alkilo-koenzymu M, rozkład odbywa się w konsorcjum syntroficznym z <i>Candidatus Desulfofervidus</i>	Laso-Pérez et al., 2016
	<i>Candidatus Agroarchaeum ethanivorans</i>	rozkład etanu związany z aktywacją za pomocą etylo-koenzymu M, konsorcjum syntroficzne z bakteriami redukującymi siarczany	Chen et al., 2019
	<i>Candidatus Methanoliparia</i>	rozkład długołańcuchowych alkanów sprzężony z metanogenezą	Laso-Pérez et al., 2019
	<i>Candidatus Ethanoperedens</i>	rozkład etanu związany z aktywacją za pomocą etylo-koenzymu M, w konsorcjum syntroficznym z <i>Candidatus Desulfofervidus auxilii</i>	Hahn et al., 2020
	Hadesarchaeota	potencjał degradacji <i>n</i> -alkanów	Wang et al., 2019a
Asgard	Helarchaeota	potencjał rozkładu krótkołańcuchowych alkanów	Seitz et al., 2019
	Lokiarchaeota	potencjał degradacji alkanów	Farag et al., 2020; Zhang Ch. et al., 2021
	Hermodarchaeota	potencjał degradacji alkanów i związków aromatycznych sprzężony z redukcją azotanów	Zhang J.-W. et al., 2021
	Thorarchaeota	potencjał degradacji węglowodorów	Zhang Ch. et al., 2021
	Heimdallarchaeota	potencjał degradacji węglowodorów	
TACK	Bathyarchaeota	potencjał degradacji węglowodorów	Dong et al., 2019
	Nezhaarchaeota	potencjał degradacji węglowodorów	Wang et al., 2019a
	Korarchaeota	potencjał degradacji węglowodorów sprzężony z redukcją siarczanów	
	Verstraetearchaeota	potencjał degradacji węglowodorów	

Niektóre archeony wykazujące omawiane zdolności metaboliczne wykorzystują utlenione formy różnych związków nieorganicznych (jony Fe(III), siarczany(VI)) jako końcowe akceptory elektronów. Przykładowo, *Ferroglobus placidus* utylizuje węglowodory, jednocześnie redukując Fe(III) do Fe(II) (Holmes et al., 2011). U mikroorganizmów *Archaeoglobi* i *Korarchaeota* stwierdzono obecność determinant *mcr* oraz tej związanej z reduktazą siarczanu. Spostrzeżenie to wskazuje na możliwość utleniania metanu sprzężonego z redukcją siarczanu bez konieczności zaangażowania syntroficznego partnera (Wang et al., 2019b). Podobną strategię najprawdopodobniej realizują drobnoustroje *Hermodarchaeota*, posiadając potencjał zarówno metabolizmu *n*-alkanów, związków aromatycznych, jak i redukcji azotanów(V) (Zhang J.-W. et al., 2021). Co więcej, cytowanym badaczom nie udało się potwierdzić obecności determinant genetycznych związanych z układem zewnątrzkomórkowego transferu elektronów. Odmienny sposób, oparty na symbiozie z komponentą bakteryjną, najprawdopodobniej

wykazują niektóre archeony *Asgard* metabolizujące węglowodory, choć obecny stan wiedzy dotyczący możliwych organizmów współuczestniczących w omawianych przemianach jest wyjątkowo ograniczony. Dowody genetyczne wskazują na brak genów kodujących białka związane z transferem elektronu pomiędzy utlenioną a zredukowaną formą ostatecznego akceptora u organizmów *Lokiarchaeota*, *Thorarchaeota*, *Heimdallarchaeota* (Zhang Ch. et al., 2021). Z drugiej strony, Farag et al. (2020) wykazali, że drobnoustroje należące do taksonu *Lokiarchaeota* mogą prowadzić pełną mineralizację węglowodorów w symbiozie z organizmami redukującymi siarczany(IV), azotany(III) i azotany(V).

Podsumowanie

Archeony stanowią grupę prokariotów, które wciąż odkrywamy. Obraz ich zdolności metabolicznych ukierunkowanych

na węglowodory jest niepełny i wiele kwestii wymaga wyjaśnienia. W artykule przedstawiono rolę tych drobnoustrojów w rozkładzie wspomnianych związków. Wyszczególniono kluczowe obszary, w których archeony pełnią istotną rolę, tj.: tlenową degradację węglowodorów, metanogeny rozkład tych substancji oraz beztlenowe utlenianie metanu (AOM), wyższych alkanów i węglowodorów aromatycznych. Potencjał metaboliczny związany z tymi przemianami jest silnie rozdystrybuowany wśród Euryarchaeota, choć dane genetyczne wskazują, że udział w tych procesach mogą również mieć niedające się dotychczas hodować mikroorganizmy Asgard. W niniejszej pracy udokumentowano również najnowsze dane dotyczące omawianych zdolności metabolicznych wśród archeonów. Wiele z opisywanych mikroorganizmów nie zostało jeszcze wyizolowanych, a obecna wiedza dotycząca przemian metabolicznych jest słabo poznana. Konieczne jest zatem zwiększenie wysiłku w tym obszarze, gdyż umożliwi to eksperymentalną weryfikację przewidywań opierających się na danych „omicznych”.

Artykuł powstał na podstawie pracy statutowej pt. *Wstępne badania populacji archeonów występujących w glebach związanych z miejscami naturalnych wycieków ropy naftowej*, praca INiG – PIB; nr zlecenia: 0081/SM/2021, nr archiwalny: DK-4100-0069/2021.

Literatura

- Adam P., Borrel G., Brochier-Armanet C., Gribaldo S., 2017. The growing tree of Archaea: new perspectives on their diversity, evolution and ecology. *ISME Journal*, 11: 2407–2425. DOI: 10.1038/ismej.2017.122.
- Al-Mailem D.M., Sorkhoh N.A., Al-Awadhi H., Eliyas M., Radwan S.S., 2010. Biodegradation of crude oil and pure hydrocarbons by extreme halophilic archaea from hypersaline coasts of the Arabian Gulf. *Extremophiles*, 14: 321–328. DOI: 10.1007/s00792-010-0312-9.
- Aromokeye D.A., Kulkarni A.C., Elvert M., Wegener G., Henkel S., Coffinet S., Eickhorst T., Oni O.E., Richter-Heitmann T., Schnakenberg A., Taubner H., Wunder L., Yin X., Zhu Q., Hinrichs K.-U., Kasten S., Friedrich M.W., 2020. Rates and microbial players of iron-driven anaerobic oxidation of methane in methanic marine sediments. *Frontiers in Microbiology*, 10: 3041. DOI: 10.3389/fmicb.2019.03041.
- Baker B.J., Banfield J.F., 2003. Microbial communities in acid mine drainage. *FEMS Microbiology Ecology*, 44: 139–152. DOI: 10.1016/S0168-6496(03)00028-X.
- Bertrand J.C., Almallah M., Acquaviva M., Mille G., 1990. Biodegradation of hydrocarbons by an extremely halophilic archaeobacterium. *Letters in Applied Microbiology*, 11: 260–263. DOI: 10.1111/j.1472-765X.1990.tb00176.x.
- Bhattarai S., Cassarini C., Gonzalez-Gil G., Egger M., Slomp C.P., Zhang Y., Esposito G., Lens P.N.L., 2017. Anaerobic methane-oxidizing microbial community in a coastal marine sediment: anaerobic methanotrophy dominated by ANME-3. *Microbial Ecology*, 74: 608–622. DOI: 10.1007/s00248-017-0978-y.
- Bhattarai S., Cassarini C., Lens P.N.L., 2019. Physiology and distribution of archaeal methanotrophs that couple anaerobic oxidation of methane with sulfate reduction. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 83: e00074-18. DOI: 10.1128/MMBR.00074-18.
- Bonfá M.R.L., Grossman M.J., Mellado E., Durrant L.R., 2011. Biodegradation of aromatic hydrocarbons by Haloarchaea and their use for the reduction of the chemical oxygen demand of hypersaline petroleum produced water. *Chemosphere*, 84: 1671–1676. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2011.05.005.
- Cai C., Leu A.O., Xie G.J., Guo J., Feng Y., Zhao J.X., Tyson G.W., Yuan Z., Shihu H., 2018. A methanotrophic archaeon couples anaerobic oxidation of methane to Fe(III) reduction. *ISME Journal*, 12: 1929–1939. DOI: 10.1038/s41396-018-0109-x.
- Canganella F., Jones W.J., Gambacorta A., Antranikian G., 1998. *Thermococcus guaymasensis* sp. nov., and *Thermococcus aggregans* sp. nov., two novel thermophilic archaea isolated from the Guaymas Basin hydrothermal vent site. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 48: 1181–1185.
- Cassarini C., Zhang Y., Lens P.N.L., 2019. Pressure selects dominant anaerobic methanotrophic phylotype and sulfate reducing bacteria in coastal marine lake Grevelinge sediment. *Frontiers in Environmental Science*, 6: 162. DOI: 10.3389/fenvs.2018.00162.
- Chen S.C., Musat N., Lechtenfeld O.J., Pascke H., Schmidt M., Said N., Popp D., Calabrese F., Stryhanyuk H., Jaekel U., Zhu Y.G., Joye S.B., Richnow H.H., Widdel F., Musat F., 2019. Anaerobic oxidation of ethane by archaea from a marine hydrocarbon seep. *Nature*, 568: 108–111. DOI: 10.1038/s41586-019-1063-0.
- De Anda V., Chen L.X., Dombrowski N., Hua Z.S., Jiang H.C., Banfield J.F., Li W.J., Baker B.J., 2021. Brockarchaeota, a novel archaeal phylum with unique and versatile carbon cycling pathways. *Nature Communications*, 12: 2404. DOI: 10.1038/s41467-021-22736-6.
- Djeridi I., Milton C., Grossi V., Cuny P., 2013. Evidence of surfactant production by the haloarchaeon *Haloferax* sp. MSNC14 in hydrocarbon-containing media. *Extremophiles*, 17: 669–675. DOI: 10.1007/s00792-013-0550-8.
- Dolfing J., Larter S.R., Head I.M., 2008. Thermodynamic constraints on methanogenic crude oil biodegradation. *ISME Journal*, 2: 442–452. DOI: 10.1038/ismej.2007.111.
- Dombrowski N., Seitz K.W., Teske A.P., Baker B.J., 2017. Genomic insights into potential interdependencies in microbial hydrocarbon and nutrient cycling in hydrothermal sediments. *Microbiome*, 5: 106. DOI: 10.1186/s40168-017-0322-2.
- Dong X., Greening C., Rattray J.E., Chakraborty A., Chuvochina M., Mayumi D., Dolfing J., Li C., Brooks J.M., Bernard B.B., Groves R.A., Lewis I.A., Hubert C.R.J., 2019. Metabolic potential of uncultured bacteria and archaea associated with petroleum seepage in deep-sea sediments. *Nature Communications*, 10: 1816. DOI: 10.1038/s41467-019-09747-0.
- Doolittle W.F., 2020. Evolution: two domains of life or three? *Current Biology*, 30: R177–R179. DOI: 10.1016/j.cub.2020.01.010.
- Duarte C.M., Røstad A., Michoud G., Barozzi A., Merlino G., Delgado-Huertas A., Hession B.C., Mallon F.L., Afifi A.M., Daffonchio D., 2020. Discovery of Afifi, the shallowest and southernmost brine pool reported in the Red Sea. *Scientific Reports*, 10: 910. DOI: 10.1038/s41598-020-57416-w.
- Erdoğan S.F., Mutlu B., Korcan S.E., Güven K., Konuk M., 2013. Aromatic hydrocarbon degradation by halophilic Archaea isolated from Çamaltı Saltern, Turkey. *Water, Air, and Soil Pollution*, 224: 1449. DOI: 10.1007/s11270-013-1449-9.
- Ettwig K.F., Zhu B., Speth D., Keltjens J.T., Jetten M.S.M., Kartal B., 2016. Archaea catalyze iron-dependent anaerobic oxidation of methane. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 113: 12792–12796. DOI: 10.1073/pnas.1609534113.

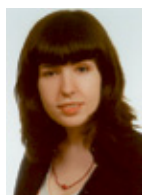
- Farag I.F., Biddle J.F., Zhao R., Martino A.J., House C.H., Leon-Zayas R.I., 2020. Metabolic potentials of archaeal lineages resolved from metagenomes of deep Costa Rica sediments. *ISME Journal*, 14: 1345–1358. DOI: 10.1038/s41396-020-0615-5.
- Fox G.F., Magrum L.J., Balch W.E., Wolfe R.S., Woese C.R., 1977. Classification of methanogenic bacteria by 16S ribosomal RNA characterization. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 74: 4537–4541. DOI: 10.1073/pnas.74.10.4537.
- Froelich P.N., Klinkhammer G.P., Bender M.L., Luedtke N.A., Heath G.R., Cullen D., Dauphin P., Hammond D., Hartman B., Maynard V., 1979. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 43(7): 1075–1090. DOI: 10.1016/0016-7037(79)90095-4.
- Giudice A.L., Conte A., Papale M., Rizzo C., Azzaro M., Guglielmin M., 2021. Prokaryotic diversity and metabolically active communities in brines from two perennially ice-covered Antarctic lakes. *Astrobiology*, 21: 551–565. DOI: 10.1089/ast.2020.2238.
- Hahn C.J., Laso-Pérez R., Vulcano F., Vaziourakis K.-M., Stokke R., Steen I.H., Teske A., Boetius A., Liebeke M., Amann R., Knittel K., Wegener G., 2020. “*Candidatus* Ethanoperedens”, a thermophilic genus of Archaea mediating the anaerobic oxidation of ethane. *mBio*, 11(2). DOI: 10.1128/mBio.00600-20.
- Head I.M., Jones D.M., Larter S.R., 2003. Biological activity in the deep subsurface and the origin of heavy oil. *Nature*, 426: 344–352. DOI: 10.1038/nature02134.
- Holmes D.E., Risso C., Smith J.A., Lovley D.R., 2011. Anaerobic oxidation of benzene by the hyperthermophilic archaeon *Ferroglobus placidus*. *Applied and Environmental Microbiology*, 77(17): 5926–5933. DOI: 10.1128/AEM.05452-11.
- Jiménez N., Morris B.E.L., Cai M., Gründger F., Yao J., Richnow H.H., Krüger M., 2012. Evidence for in situ methanogenic oil degradation in the Dang oil field. *Organic Geochemistry*, 52: 44–54. DOI: 10.1016/j.orggeochem.2012.08.009.
- Khelifi N., Ali O.A., Roche P., Grossi V., Brochier-Armanet C., Valette O., Ollivier B., Dolla A., Hirschler-Réa A., 2014. Anaerobic oxidation of long-chain *n*-alkanes by the hyperthermophilic sulfate-reducing archaeon *Archaeoglobus fulgidus*. *ISME Journal*, 8: 2153–2166.
- Khemili-Talbi S., Kebbouche-Gana S., Akmuoussi-Toumi S., Angar Y., Gana M.L., 2015. Isolation of an extremely halophilic archaeon *Natrialba* sp. C21 able to degrade aromatic compounds and to produce stable biosurfactant at high salinity. *Extremophiles*, 19: 1109–1120. DOI: 10.1007/s00792-015-0783-9.
- Knittel K., Wegener G., Boetius A., 2018. Anaerobic methane oxidizers. [W:] McGenity T.J. (ed.). *Microbial communities utilizing hydrocarbons and lipids: members, metagenomics and ecophysiology. Handbook of hydrocarbon and lipid microbiology. Springer, Cham*: 1–15. DOI: 10.1007/978-3-319-60063-5_7-1.
- Korzhakov A.A., Toshchakov S.V., Bargiela R., Gibbard H., Ferrer M., Teplyuk A.V., Jones D.L., Kublanov I.L., Golyshin P.N., Golyshin O.V., 2019. Archaea dominate the microbial community in an ecosystem with low-to-moderate temperature and extreme acidity. *Microbiome*, 7: 11. DOI: 10.1186/s40168-019-0623-8.
- Kumar S., Zhou J., Li M., Zhao D., 2020. Insights into the metabolism pathway and functional genes of long-chain aliphatic alkane degradation in haloarchaea. *Extremophiles*, 24: 475–483. DOI: 10.1007/s00792-020-01167-z.
- Kulichevskaya I.S., Milekhina E.I., Borzenkov I.A., Zvyagintseva I.S., Belyaev S.S., 1992. Oxidation of petroleum hydrocarbons by extremely halophilic archaeobacteria. *Microbiology*, 60: 596–601.
- Laso-Pérez R., Wegener G., Knittel K., Widdel F., Harding K.J., Krukenberg V., Meier D.V., Richter M., Tegetmeyer H.E., Riedel D., Richnow H.H., Adrian L., Reemtsma T., Lechtenfeld O.J., Musat F., 2016. Thermophilic archaea activate butane via alkyl-coenzyme M formation. *Nature*, 539: 396–401. DOI:10.1038/nature20152
- Laso-Pérez R., Hahn C., van Vliet D.M., Tegetmeyer H.E., Schubotz F., Smit N.T., Pape T., Sahling H., Bohrmann G., Boetius A., Knittel K., Wegener G., 2019. Anaerobic degradation of non-methane alkanes by “*Candidatus* Methanoliparia” in hydrocarbon seeps of the Gulf of Mexico. *mBio*, 10: e01814-19. DOI: 10.1128/mBio.01814-19.
- Lee J.W., Kwon K.K., Bahk J.J., Lee D.H., Lee H.S., Kang S.G., Lee J.H., 2016. Metagenomic analysis reveals the contribution of anaerobic methanotroph-1b in the oxidation of methane at the Ulleung Basin, East Sea of Korea. *Journal of Microbiology*, 54: 814–822. DOI: 10.1007/s12275-016-6379-y.
- Lee D.-H., Kim J.-H., Lee Y.-M., Stadnitskaia A., Jin Y.K., Niemann H., Kim Y.-G., Shin K.-H., 2018. Biogeochemical evidence of anaerobic methane oxidation on active submarine mud volcanoes on the continental slope of the Canadian Beaufort Sea. *Biogeosciences*, 15: 7419–7433. DOI: 10.5194/bg-15-7419-2018.
- Leu A.O., Cai C., McIlroy S.J., Southam G., Orphan V.J., Yuan Z., Hu S., Tyson G.W., 2020. Anaerobic methane oxidation coupled to manganese reduction by members of the *Methanoperedenaceae*. *ISME Journal*, 14: 1030–1041. DOI: 10.1038/s41396-020-0590-x.
- Li J., Li L., Bai S., Ta K., Xu H., Chen S., Pan J., Li M., Du M., Peng X., 2019. New insight into the biogeochemical cycling of methane, S and Fe above the sulfate-methane transition zone in methane hydrate-bearing sediments: a case study in the Dongsha area, South China Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 145: 97–108. DOI: 10.1016/j.dsr.2019.01.011.
- Li H., Yang Q., Zhou H., 2020. Niche differentiation of sulfate- and iron-dependent anaerobic methane oxidation and methylotrophic methanogenesis in deep sea methane seeps. *Frontiers in Microbiology*, 11: 1409. DOI: 10.3389/fmicb.2020.01409.
- Liu R., Zhang Y., Ding R., Li D., Cao Y., Yang M., 2009. Comparison of archaeal and bacterial community structures in heavily oil-contaminated and pristine soils. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 108: 400–407. DOI: 10.1016/j.jbiosc.2009.05.010.
- Lösekannt T., Knittel K., Nadalig T., Fuchs B., Niemann H., Boetius A., Amann R., 2007. Diversity and abundance of aerobic and anaerobic methane oxidizers at the Haakon Mosby Mud Volcano, Barents Sea. *Applied and Environmental Microbiology*, 73: 3348–3362. DOI: 10.1128/AEM.00016-07.
- MacLeod F., Kindler G.S., Wong H.L., Chen R., Burns B.P., 2019. Asgard archaea: diversity, function, and evolutionary implications in a range of microbiomes. *AIMS Microbiology*, 5: 48–61. DOI: 10.3934/microbiol.2019.1.48.
- Mardanov A.V., Ravin N.V., Svetlitchnyi V.A., Beletsky A.V., Miroshnichenko M.L., Bonch-Osmolovskaya E.A., Skryabin K.G., 2009. Metabolic versatility and indigenous origin of the archaeon *Thermococcus sibiricus*, isolated from a Siberian oil reservoir, as revealed by genome analysis. *Applied and Environmental Microbiology*, 75: 4580–4588. DOI: 10.1128/AEM.00718-09.
- Mardanov A.V., Slododkina G.B., Slobodkin A.I., Beletsky A.V., Gavrillov S.N., Kublanov I.V., Bonch-Osmolovskaya E.A., Skryabin K.G., Ravin N.V., 2015. The *Geoglobus acetivorans* genome: Fe(III) reduction, acetate utilization, autotrophic growth, and degradation of aromatic compounds in a hyperthermophilic archaeon. *Applied and Environmental Microbiology*, 81: 1003–1012. DOI: 10.1128/AEM.02705-14.
- Meslé M., Dromart G., Oger P., 2013. Microbial methanogenesis in subsurface oil and coal. *Research in Microbiology*, 146: 959–972. DOI: 10.1016/j.resmic.2013.07.004.

- Niemann H., Lösekann T., de Beer D., Elvert M., Nadalig T., Knittel K., Amann R., Sauter E.J., Schlüter M., Klages M., Foucher J.P., Boetius A., 2006. Novel microbial communities of the Haakon Mosby mud volcano and their role as a methane sink. *Nature*, 443: 854–858. DOI: 10.1038/nature05227.
- Offre P., Spang A., Schleper C., 2013. Archaea in biogeochemical cycles. *Annual Review of Microbiology*, 67: 437–457. DOI: 10.1146/annurev-micro-092412-155614.
- Parks D.H., Chuvochina M., Chaumeil P.A., 2020. A complete domain-to-species taxonomy for Bacteria and Archaea. *Nature Biotechnology*, 38: 1079–1086. DOI: 10.1038/s41587-020-0501-8.
- Piubeli F., Grossman M.J., Fantinatti-Garbozzini F., Durrant L.R., 2014. Phylogenetic analysis of the microbial community in hypersaline petroleum produced water from the Campos Basin. *Environmental Science and Pollution Research*, 21: 12006–12016. DOI: 10.1007/s11356-014-3155-6.
- Schnakenberg A., Aromokeye D.A., Kulkarni A., Maier L., Wunder L.C., Richter-Heitmann T., Pape T., Ristova P.P., Bühring S.I., Dohrmann I., Bohrmann G., Kasten S., Friedrich M.W., 2021. Electron acceptor availability shapes anaerobically methane oxidizing archaea (ANME) communities in South Georgia sediments. *Frontiers in Microbiology*, 12: 617280. DOI: 10.3389/fmicb.2021.617280.
- Seitz K.W., Dombrowski N., Erme L., Spang A., Lombard J., Sieber J.R., Teske A.P., Ettema T.J.G., Baker B.J., 2019. Asgard archaea capable of anaerobic hydrocarbon cycling. *Nature Communications*, 10: 1822. DOI: 10.1038/s41467-019-09364-x.
- Shlimon A.G., Mansurbeg H., Othman R.S., Gittel A., Aitke C.M., Head I.M., Finster K.W., Kjeldsen K.U., 2020. Microbial community composition in crude oils and asphalts from the Kurdistan region of Iraq. *Geomicrobiology Journal*, 37: 635–652. DOI: 10.1080/01490451.2020.1753131.
- Sierra-Garcia I.N., Belgini D.R.B., Torres-Ballesteros A., Paez-Espino D., Capilla R., Santos Neto E.V., Gray N., de Oliveira V.M., 2020. In depth metagenomic analysis in contrasting oil wells reveals syntrophic bacterial and archaeal associations for oil biodegradation in petroleum reservoirs. *Science of the Total Environment*, 715: 136646. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.136646.
- Spang A., Saw J., Jørgensen S., Zaremba-Niedzwiedzka K., Martijn J., Lind A.E., van Eijk R., Schleper C., Guy L., Ettema T.J., 2015. Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes. *Nature*, 521: 173–179. DOI: 10.1038/nature14447.
- Spang A., Caceres E.F., Ettema T.J., 2017. Genomic exploration of the diversity, ecology, and evolution of the archaeal domain of life. *Science*, 357: eaaf3883. DOI: 10.1126/science.aaf3883.
- Takai K., Nakamura K., 2011. Archaeal diversity and community development in deep-sea hydrothermal vents. *Current Opinion in Microbiology*, 14: 282–291. DOI: 10.1016/j.mib.2011.04.013.
- Tapilatu Y.H., Grossi V., Acquaviva M., Milton C., Bertrand J.C., Cuny P., 2010. Isolation of hydrocarbon-degrading extremely halophilic archaea from an uncontaminated hypersaline pond (Camargue, France). *Extremophiles*, 14: 225–231. DOI: 10.1007/s00792-010-0301-z.
- Taran M., 2011. Poly(3-hydroxybutyrate) production from crude oil by *Haloarcula* sp. IRU1: optimization of culture conditions by Taguchi method. *Petroleum Science and Technology*, 29: 1264–1269. DOI: 10.1080/10916466.2010.499405.
- Vanwonterghem I., Evans P., Parks D., Jensen P.D., Woodcroft B.J., Hugenholtz P., Tyson G.W., 2016. Methylophilic methanogenesis discovered in the archaeal phylum Verstraetearchaeota. *Nature Microbiology*, 1: 16170. DOI: 10.1038/nmicrobiol.2016.170.
- Vigneron A., Cruaud P., Pignet P., Caprais J.C., Cambon-Bonavota M.A., Godfroy A., Toffin L., 2013. Archaeal and anaerobic methane oxidizer communities in the Sonora Margin cold seeps, Guaymas Basin (Gulf of California). *ISME Journal*, 7: 1595–1608. DOI: 10.1038/ismej.2013.18.
- Vigneron A., Alsop E.B., Cruaud P., Philibert G., King B., Baksmaty L., Lavallée D., Lomas B.P., Kyrpides N.C., Head I.M., Tsesmetzis N., 2017. Comparative metagenomics of hydrocarbon and methane seeps of the Gulf of Mexico. *Scientific Reports*, 7: 16015. DOI: 10.1038/s41598-017-16375-5.
- Vigneron A., Alsop E.B., Cruaud P., Philibert G., King B., Baksmaty L., Lavallée D., Lomas B.P., Eloë-Fadrosh E., Kyrpides N.C., Head I.M., Tsesmetzis N., 2019. Contrasting pathways for anaerobic methane oxidation in Gulf of Mexico cold seep sediments. *mSystems*, 4: e00091-18. DOI: 10.1128/mSystems.00091-18.
- Wang Y., Wegener G., Hou J., Wang F., Xiao X., 2019a. Expanding anaerobic alkane metabolism in the domain of Archaea. *Nature Microbiology*, 4: 595–602. DOI: 10.1038/s41564-019-0364-2.
- Wang Y., Feng X., Natarajan V.P., Xiao X., Wang F., 2019b. Diverse anaerobic methane- and multi-carbon alkane-metabolizing archaea coexist and show activity in Guaymas Basin hydrothermal sediment. *Environmental Microbiology*, 21: 1344–1355. DOI: 10.1111/1462-2920.14568.
- Wang H., Bier R., Zgleszewski L., Peipoch M., Omondi E., Mukherjee A., Chen F., Zhang C., Kan J., 2020. Distinct distribution of Archaea from soil to freshwater to estuary: implications of archaeal composition and function in different environments. *Frontiers in Microbiology*, 11: 576661. DOI: 10.3389/fmicb.2020.576661.
- Woese C.R., Fox G.E., 1977. The concept of cellular evolution. *Journal of Molecular Evolution*, 10: 1–6. DOI: 10.1007/BF01796132.
- Woese C.R., Magrum L.J., Fox G.E., 1978. Archaeobacteria. *Journal of Molecular Evolution*, 11: 245–252. DOI: 10.1007/BF01734485.
- Xin H., Utoh T., Zhou P., Suzuki K., Nakase T., 2001. *Natronobacterium nitratireducens* sp. nov., a haloalkaliphilic archaeon isolated from a soda lake in China. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 51: 1825–1829. DOI: 10.1099/00207713-51-5-1825.
- Yan L., Yu D., Hui N., Naanuri E., Viggor S., Gafarov A., Sokolov S.L., Heinaru A., Romantschuk M., 2018. Distribution of archaeal communities along the coast of the Gulf of Finland and their response to oil contamination. *Frontiers in Microbiology*, 9: 15. DOI: 10.3389/fmicb.2018.00015.
- Yang J., Li G., Qian Y., Zhang F., 2018. Increased soil methane emissions and methanogenesis in oil contaminated areas. *Land Degradation and Development*, 29: 563–571. DOI: 10.1002/ldr.2886.
- Zhang Ch., Meckenstock R.U., Weng S., Wei G., Hubert C.R.J., Wang J.-H., Dong X., 2021. Marine sediments harbor diverse Archaea and bacteria with potentials for anaerobic hydrocarbon degradation via fumarate addition. *FEMS Microbiology Ecology*, 97: fiab045. DOI: 10.1093/femsec/fiab045.
- Zhang J.-W., Dong H.-P., Hou L.-J., Liu Y., Ou Y.-F., Zheng Y.-L., Han P., Liang X., Yin G.-Y., Wu D.-M., Liu M., Li M., 2021. Newly discovered Asgard archaea Hermodarchaeota potentially degrade alkanes and aromatics via alkyl/benzyl-succinate synthase and benzoyl-CoA pathway. *ISME Journal*, 15: 1826–1843. DOI: 10.1038/s41396-020-00890-x.
- Zhao D., Kumar S., Zhou J., Wang R., Li M., Xiang H., 2017. Isolation and complete genome sequence of *Halorientalis hydrocarbonoclasticus* sp. nov., a hydrocarbon-degrading haloarchaeon. *Extremophiles*, 21: 1081–1090. DOI: 10.1007/s00792-017-0968-5.
- Zhou Z.-F., Wang M.-X., Zuo X.-H., Yao Y.-H., 2017. Comparative investigation of bacterial, fungal, and archaeal community structures in soils in a typical oilfields in Jiangnan, China. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 71: 65–77. DOI: 10.1007/s00244-016-0333-1.

Zhou L., Zhou Z., Lu Y.-W., Ma L. Bai Y., Li X.-X., Mbadinga M., Liu Y.-F., Yao X.-C., Zhang Z.-R., Liu J.-F., Yang S.-Z., Wang W.-D., Gu J.-D., Mu B.-Z., 2019. The newly proposed TACK and DPANN archaea detected in the production waters form a high-temperature petroleum reservoir. *International Biodeterioration and Biodegradation*, 143: 104729. DOI: 10.1016/j.ibiod.2019.104729.

Zhou Z., Zhang C.J., Liu P.F., Laso-Perez R., Yang L., Bai L.P., Yang M., Lin J.Z., Wang W.D., Wegner G., Li M., Cheng L., 2021. Non-syntrophic methanogenic hydrocarbon degradation

by an archaeal species. *Nature*, 601: 257–262. DOI: 10.1038/s41586-021-04235-2.



Dr Joanna BRZESZCZ

Adiunkt w Zakładzie Mikrobiologii
Instytut Nafty i Gazu – Państwowy Instytut Badawczy
ul. Lubicz 25 A
31-503 Kraków
E-mail: joanna.brzeszcz@inig.pl

OFERTA BADAWCZA ZAKŁADU MIKROBIOLOGII

- badania procesów mikrobiologicznych w środowisku złożowym podziemnych magazynów gazu ziemnego (PMG);
- działania prewencyjne – zastosowanie biocydów, środków typu neutralizatory H_2S oraz inhibitorów bakterii redukujących siarczany (SRB), generowanie biogenego H_2S ;
- bioremediacja gruntów skażonych związkami ropopochodnymi;
- biodegradacja związków polimerowych wchodzących w skład płynów wiertniczych;
- mikrobiologiczne technologie stymulacji eksploatacji złóż węglowodorów;
- mikrobiologiczne metody poszukiwawcze: metodą powierzchniową oraz mikrobiologicznego profilowania odwiertów;
- badania testowe preparatów antibakteryjnych (biocydów);
- badania bakteriologiczne wody pitnej;
- analizy mikrobiologiczne wód termalnych.



Kierownik: dr Piotr Kapusta Adres: ul. Lubicz 25 A, 31-503 Kraków
Telefon: 12 617 76 90 Faks: 12 430 38 85 E-mail: piotr.kapusta@inig.pl



INSTYTUT NAFTY I GAZU
– Państwowy Instytut Badawczy