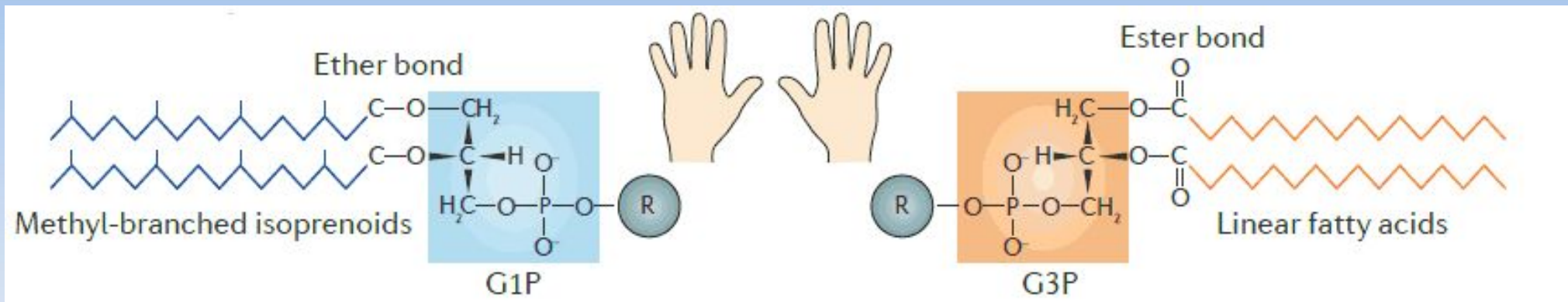


СТРОЕНИЕ КЛЕТОЧНЫХ МЕМБРАН



- Общий план строения — полярная голова и два неполярных хвоста
- Отличаются все детали — природа хвостов (жирные кислоты и терпеновые спирты), тип связи хвостов с головой (сложноэфирная и простая эфирная) и хиральность глицерола

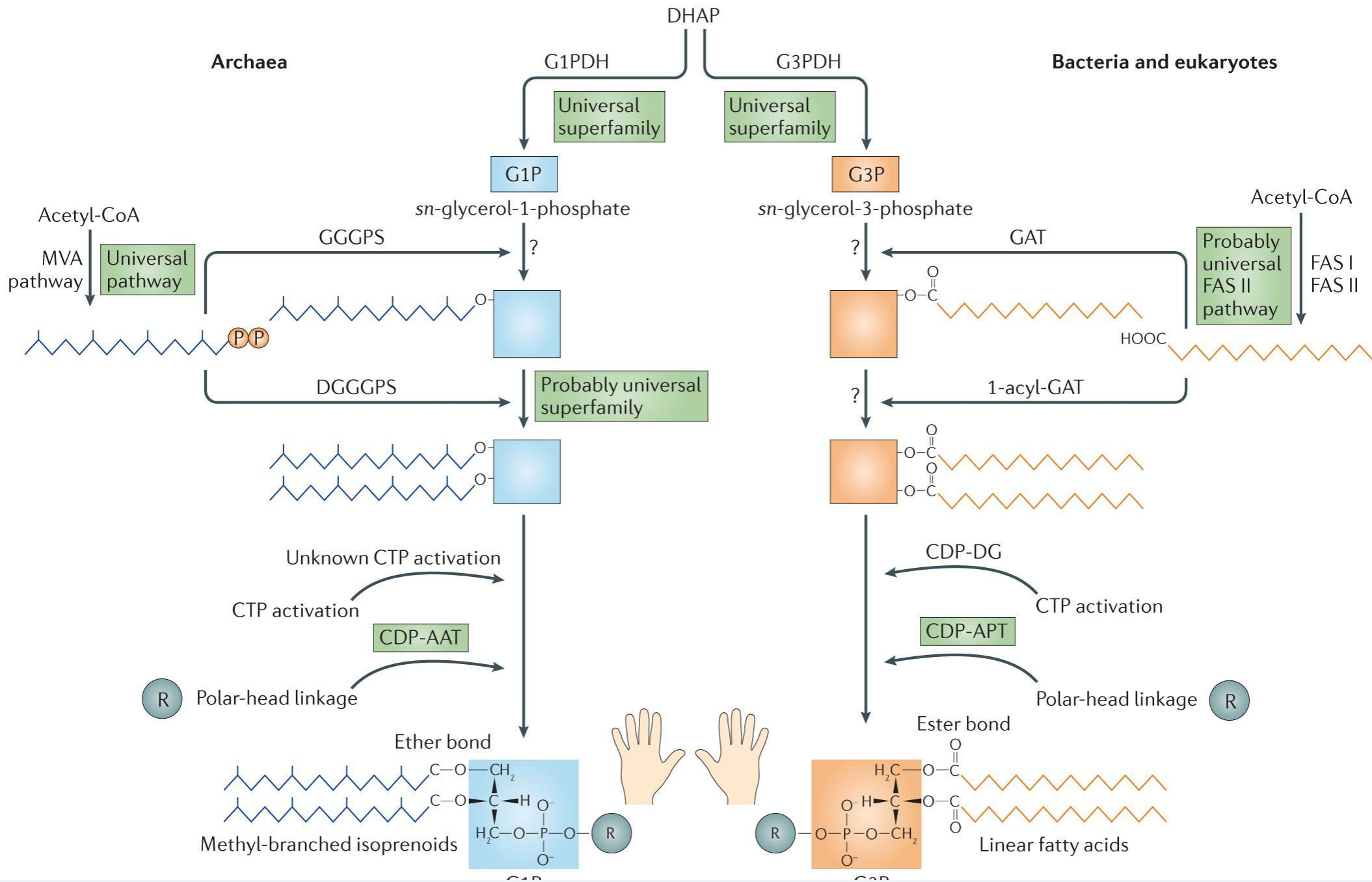
Что из этого следует?

Общий предок не имел мембран?

Общий предок имел мембраны совсем другого состава?

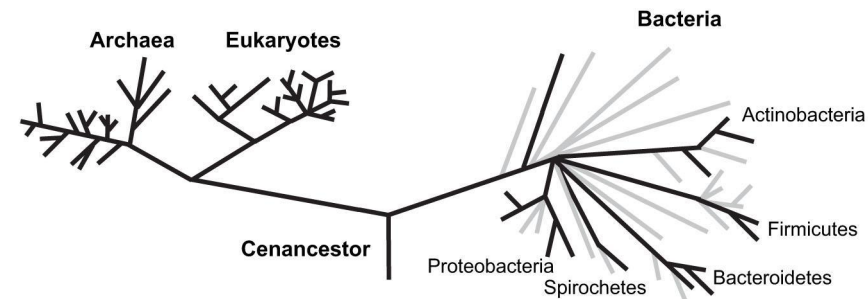
Общий предок имел мембраны из смеси «архейных» и «бактериальных» липидов?

ПУТИ СИНТЕЗА ЛИПИДОВ

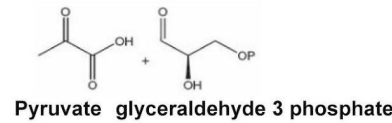


ПУТИ СИНТЕЗА ТЕРПЕНОВ

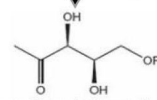
Филогенетическое распределение мевалонатного пути



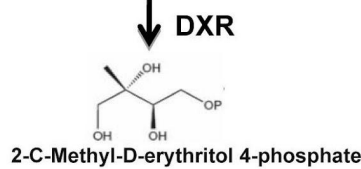
Methylerythritol phosphate pathway



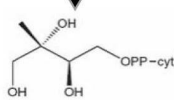
↓ **DXS**



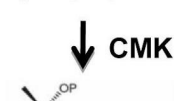
↓ **DXR**



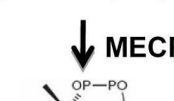
↓ **CMT**



↓ **CMK**



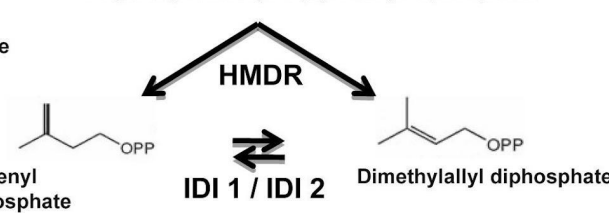
↓ **MECPS**



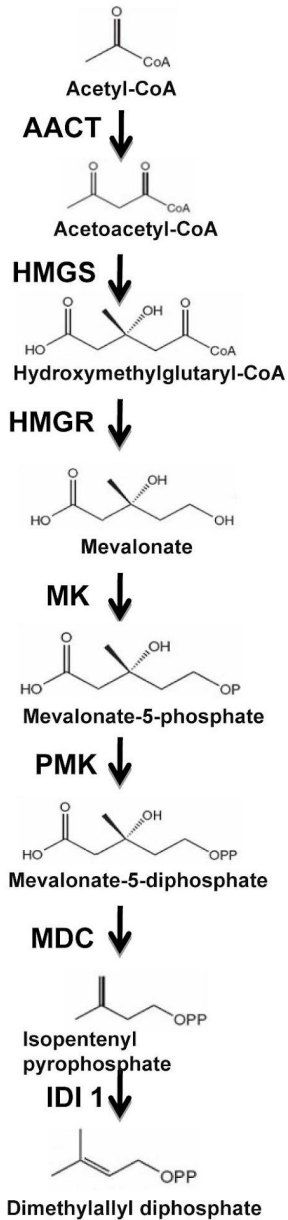
↓ **HMDS**



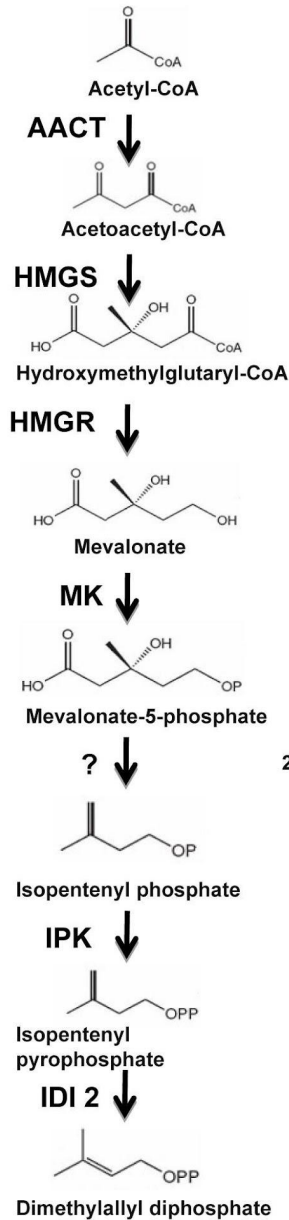
↓ **HMDR**



Eukaryotic mevalonate pathway

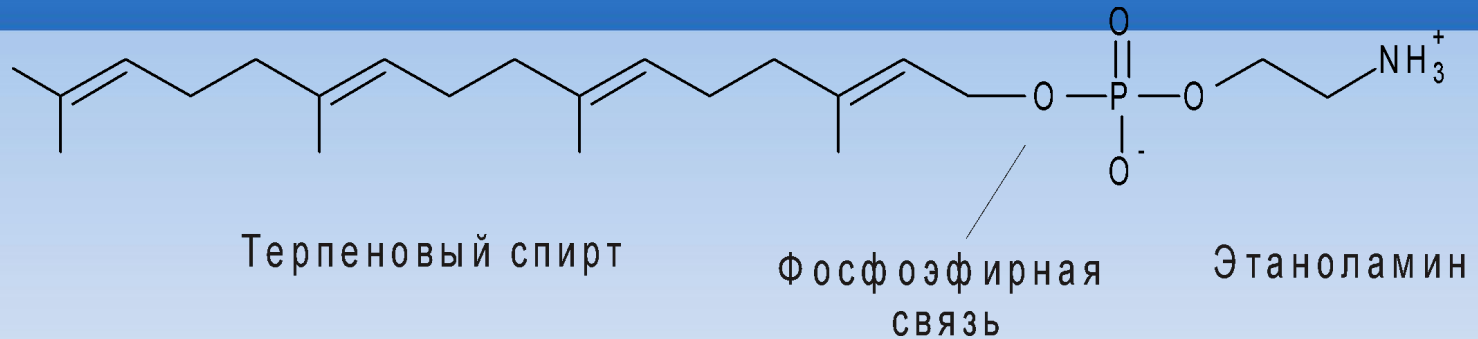


Archaeal mevalonate pathway



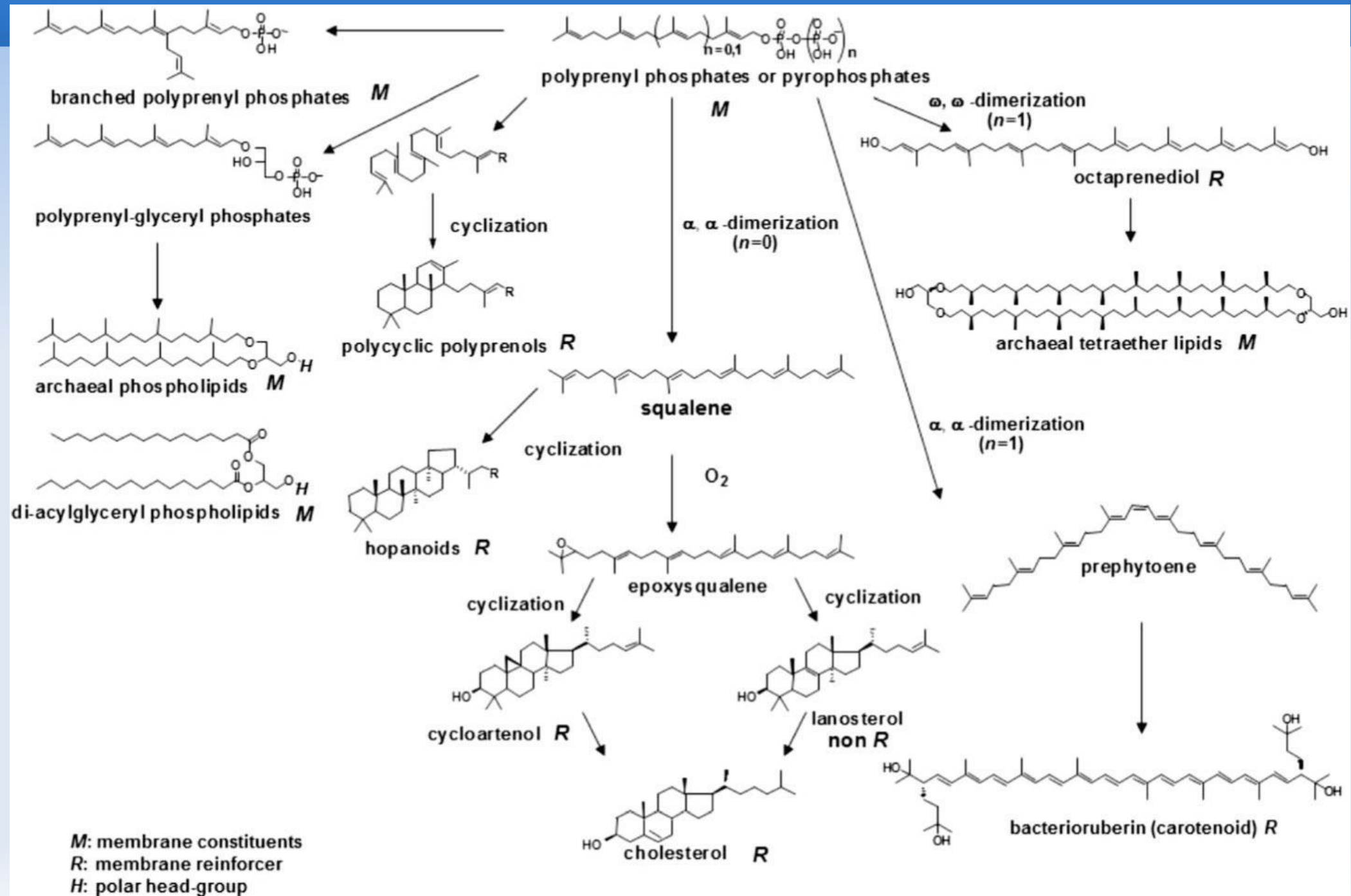
Ферменты	Наличие у архей	Наличие у бактерий	Родственные отношения
Путь мевалоновой КИСЛОТЫ (биосинтез терпенов)	+	+	Унаследованы от LUCA. У бактерий терпеновые остатки входят, например, в состав хинонов и хлорофилла
Синтез жирных кислот	—	+	У архей обычно отсутствуют,
Глицерол-1-фосфат-синтаза	+	редко	Бактериальная глицерол-1-фосфат синтаза не участвует в синтезе мембранных липидов и перенесена горизонтально от архей
Глицерол-3-фосфат-синтаза	редко	+	Архейная глицерол-3-фосфат синтаза, получена недавним горизонтальным переносом от бактерий, функции неизвестны
Геранилгеранил-глицеролфосфат-синтаза (пришивание первого терпенового хвоста)	+	редко	Есть только у нескольких семейств бактерий >, получена от архей путем горизонтального переноса
Дигеранилгеранил-глицеролфосфат-синтаза (пришивание второго терпенового хвоста)	+	—	Входит в большое семейство, другие ферменты которого пришивают терпеноспирты к хинонам, хлорофиллу и другим ароматическим соединениям. Семейство было у LUCA, но этого конкретного фермента не было
Цитидиндифосфат-диглицерид-синтаза (первый шаг пришивания боковых голов)	+	+	Унаследован от LUCA

РЕКОНСТРУИРОВАННЫЕ ЛИПИДЫ LUSA



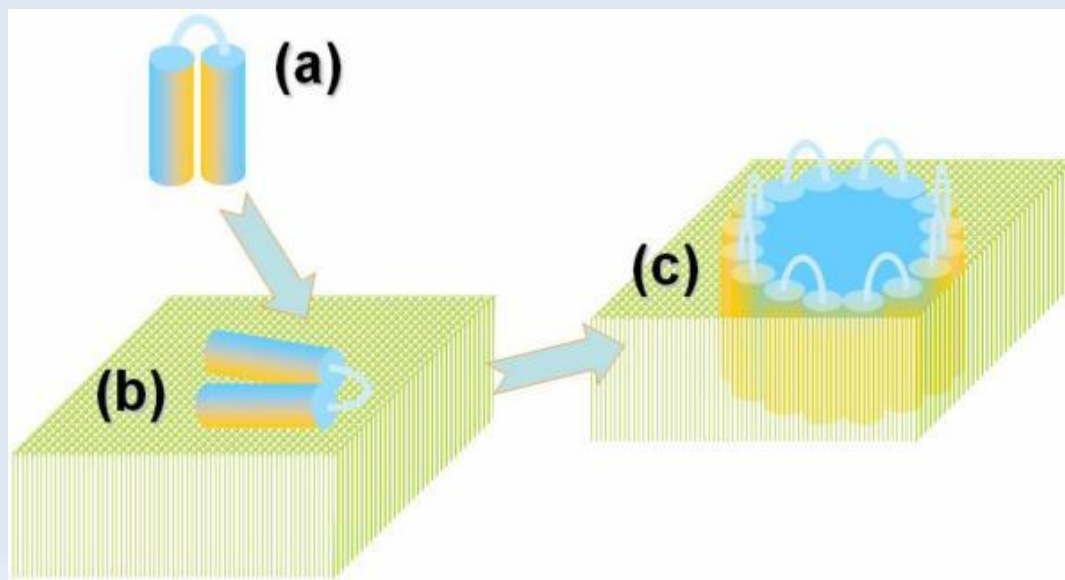
- Один терпеновый хвост
- Нет глицерола, терпен прямо соединяется с полярной головой
- Искусственные мембраны из таких липидов высоко проницаемы для солей, сахаров и аминокислот → возможно питание без мембранных насосов
- Двухвостые липиды с глицеролом — более поздняя адаптация, независимо возникли у бактерий и архей

РАЗНООБРАЗИЕ И БИОСИНТЕЗ ТЕРПЕНОВ

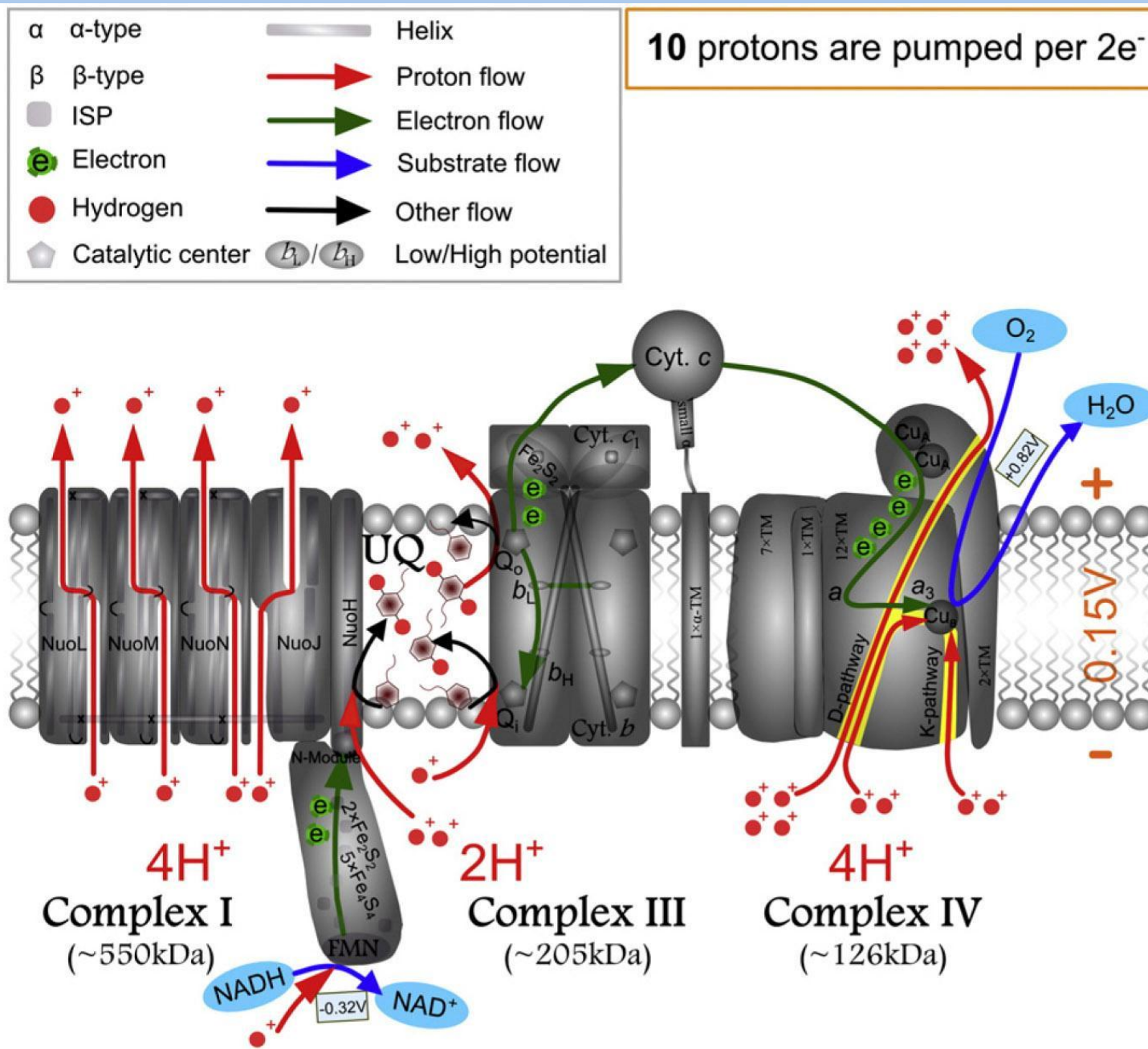


МЕМБРАННЫЕ БЕЛКИ

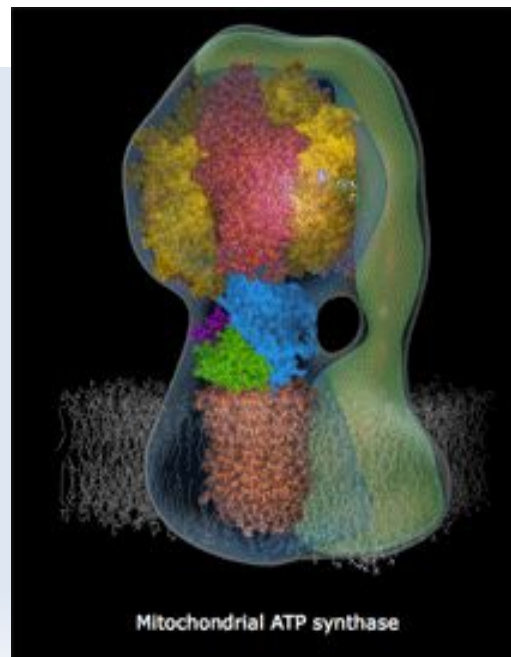
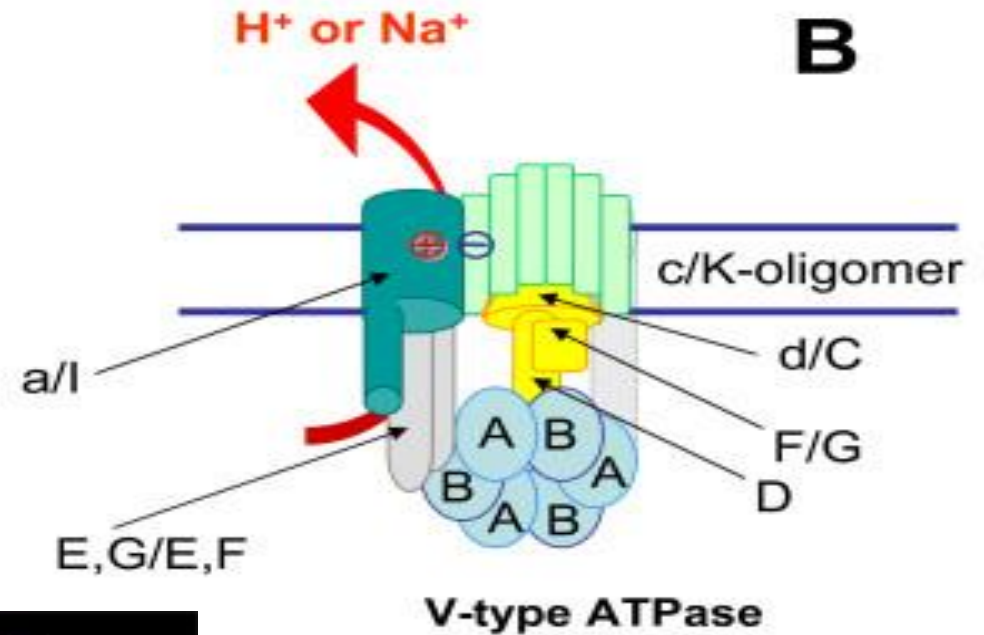
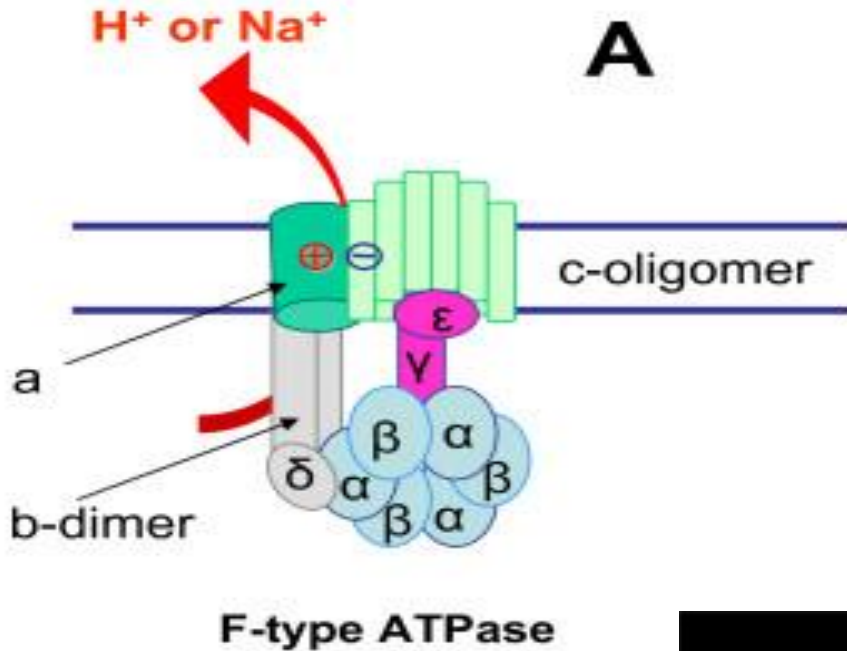
- Синтез трансмембранных белков обычно требует SRP и транслокон — иначе гидрофобный пептид застревает на выходе из рибосомы
- Некоторые амфифильные альфа-спиральные белки могут образовывать растворимую глобулу в воде и выворачиваться при контакте с мембраной (токсины, бактериородопсин, С-субъединицы АТФ-синтетазы)



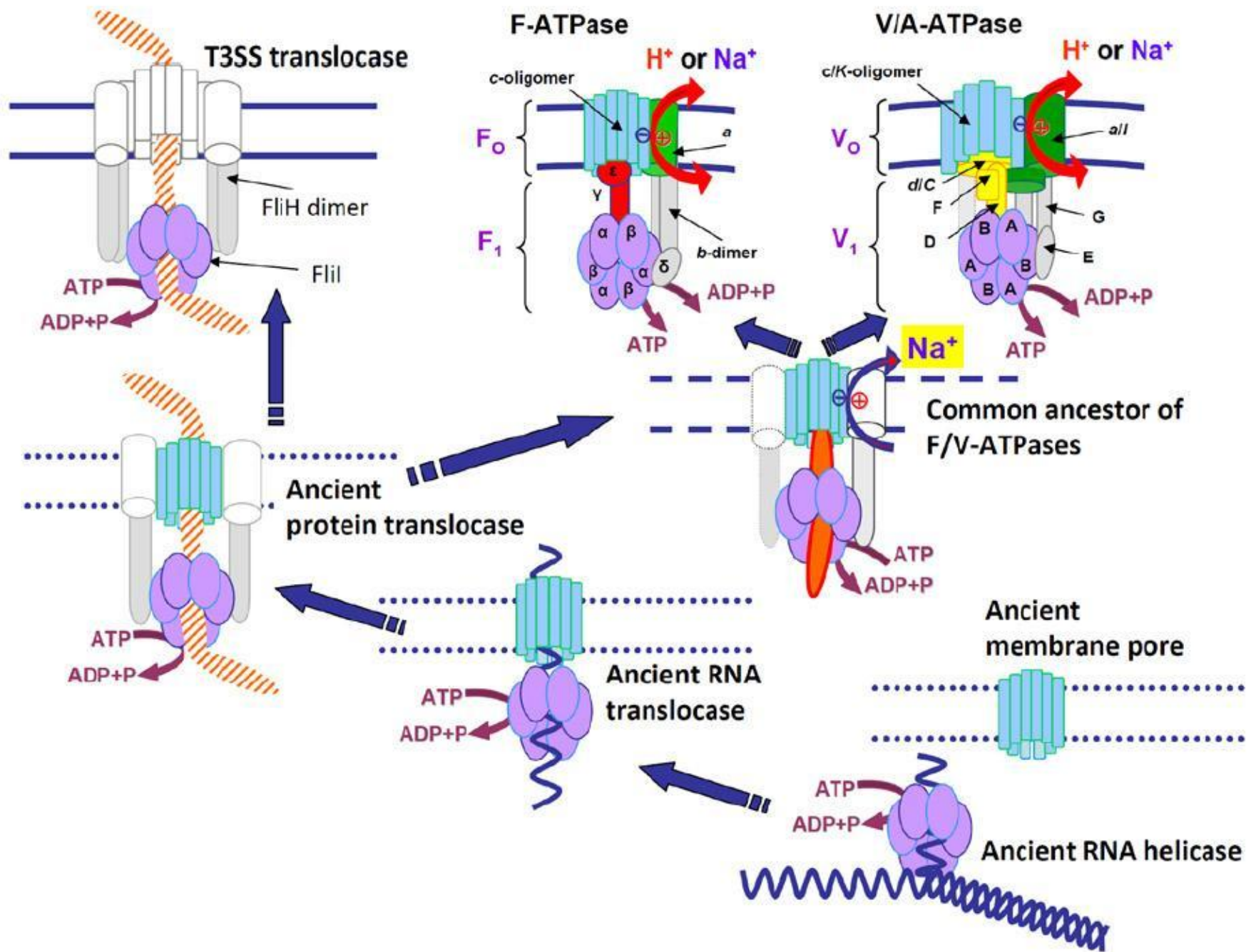
МЕМБРАННАЯ ЭНЕРГЕТИКА



СТРУКТУРА МЕМБРАННЫХ АТФаз

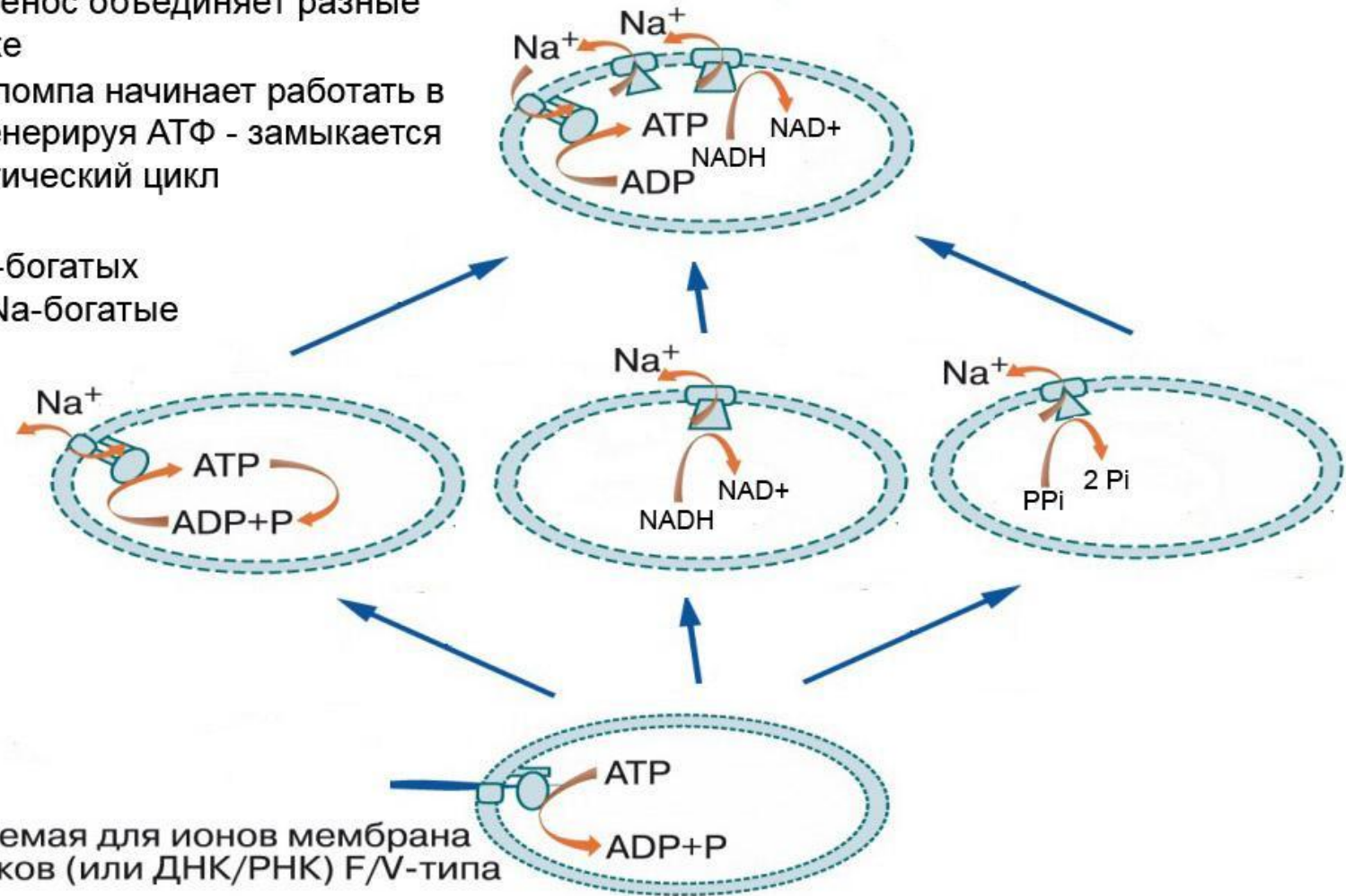


ПРОИСХОЖДЕНИЕ МЕМБРАННЫХ АТФаз



ПРОИСХОЖДЕНИЕ МЕМБРАННОГО ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ЦИКЛА

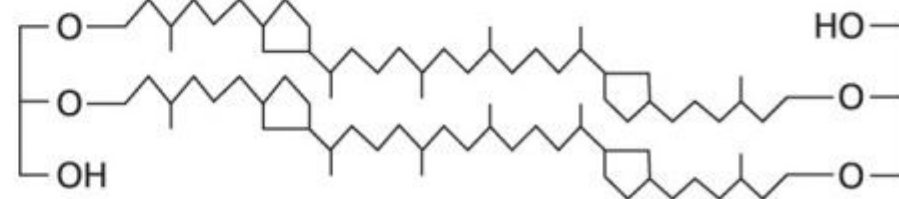
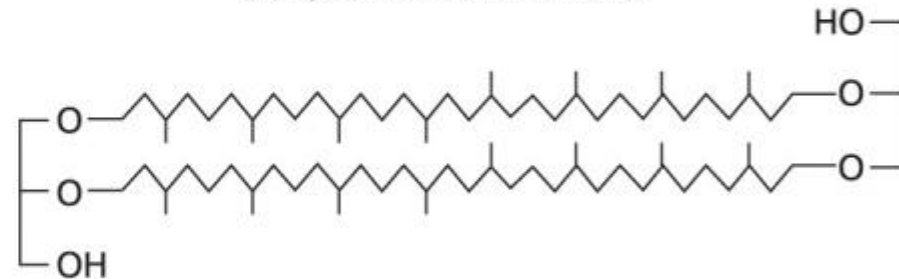
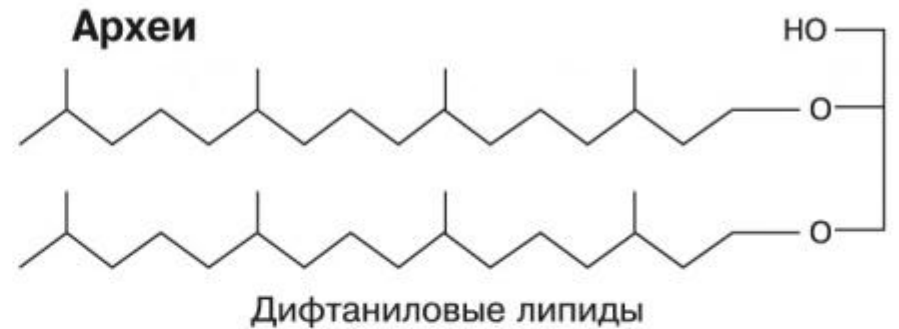
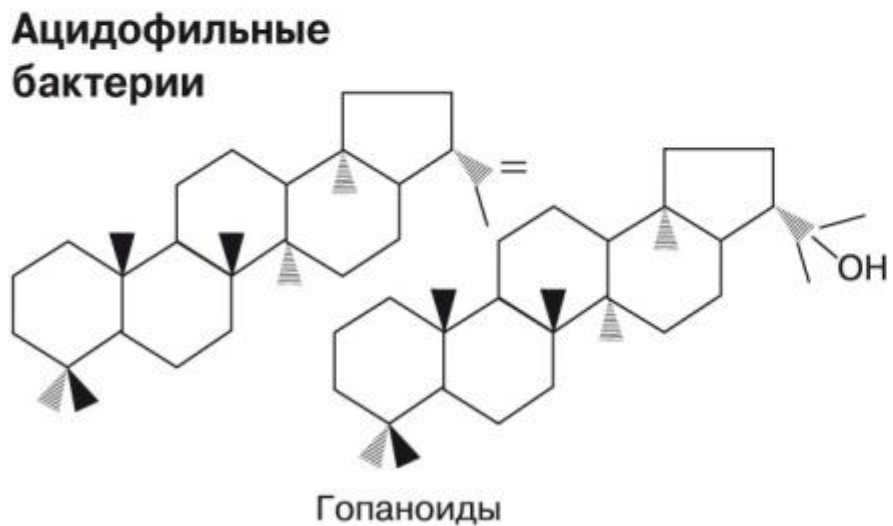
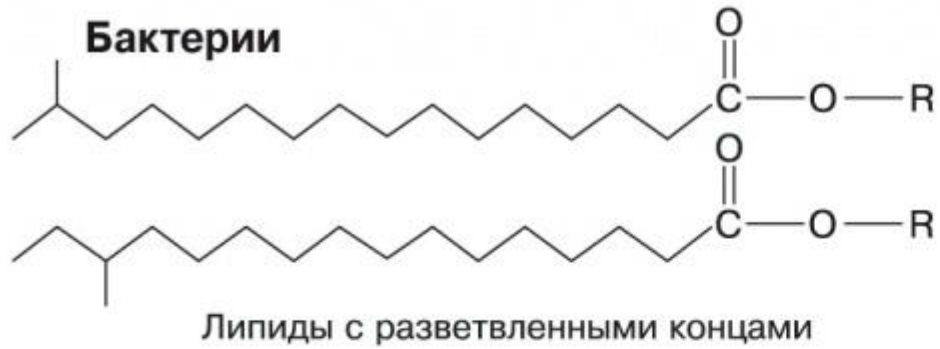
Горизонтальный перенос объединяет разные помпы в одной клетке
Роторная АТФазная помпа начинает работать в обратную сторону, генерируя АТФ - замыкается мембранный энергетический цикл



С выходом протоклеток из K-богатых геотермальных водоемов в Na-богатые биотопы развивается Na-изолирующая мембрана и различные помпы, откачивающие Na из клетки

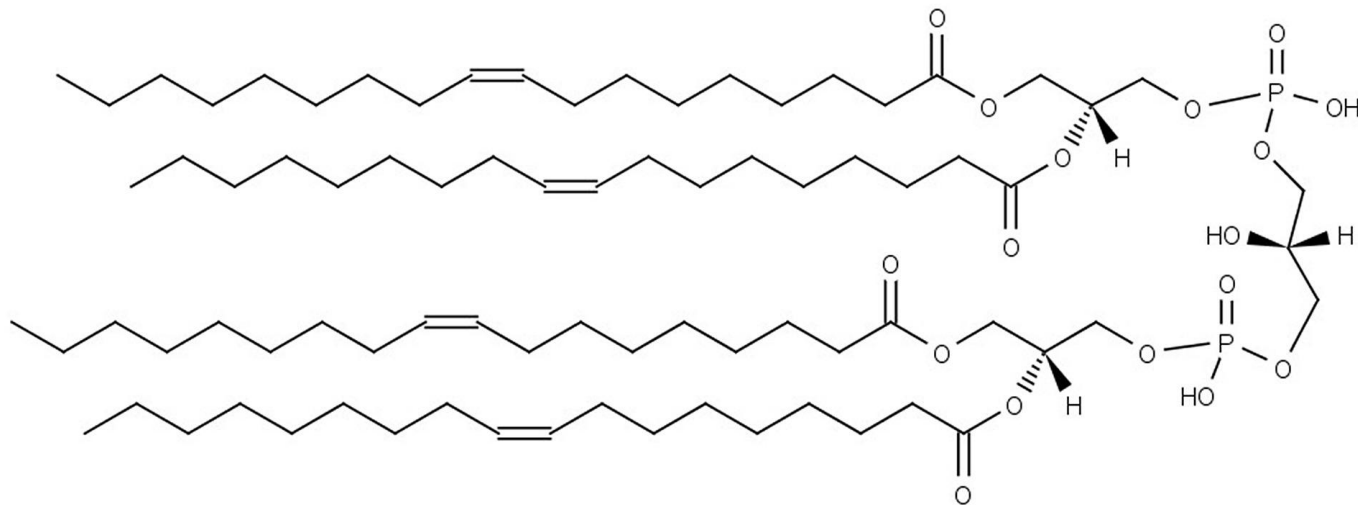
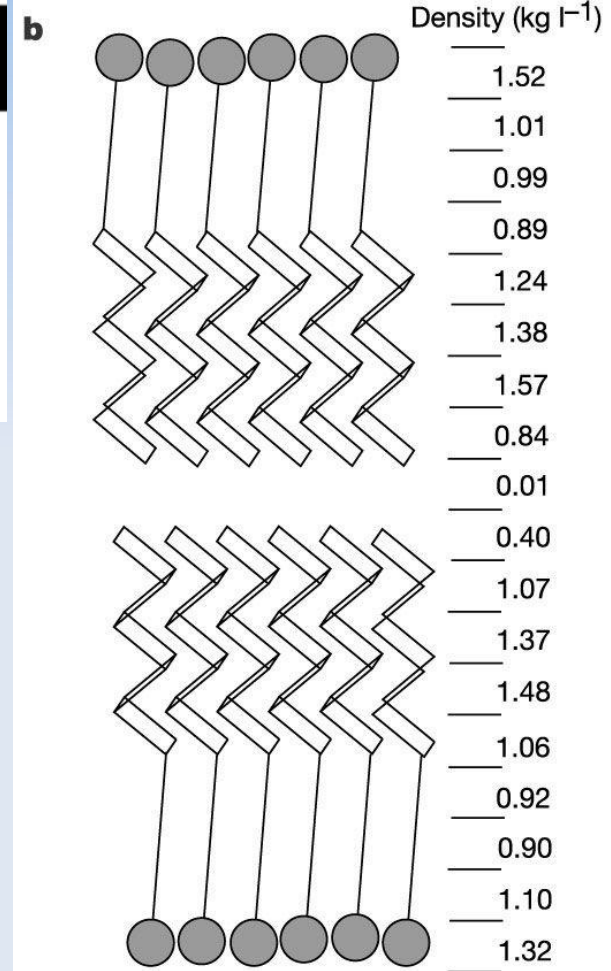
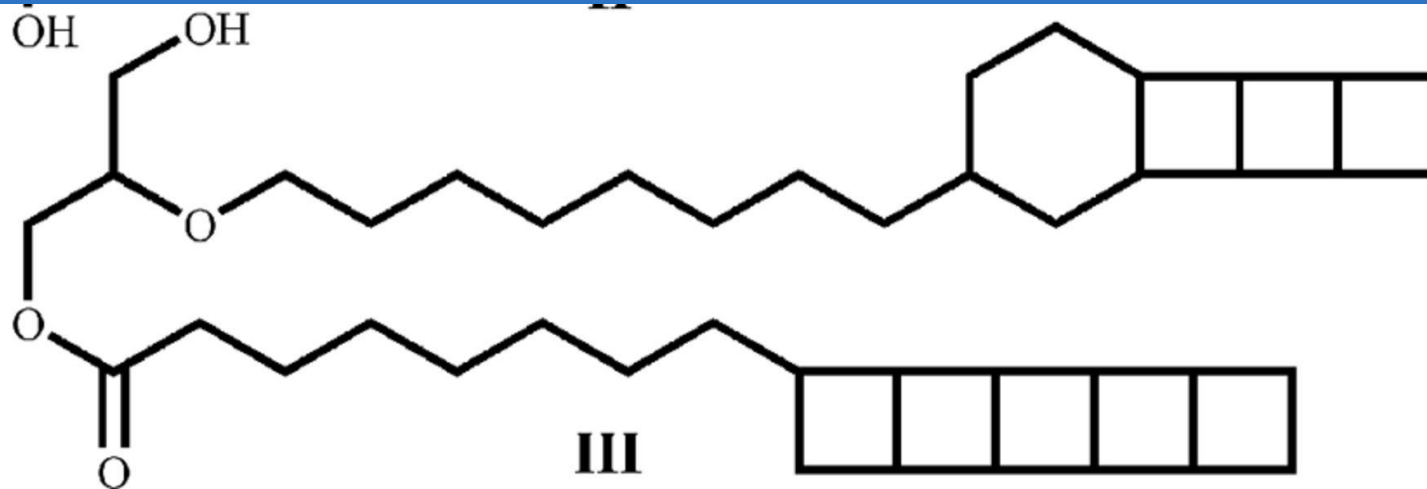
Общий предок: проницаемая для ионов мембрана и система секреции белков (или ДНК/РНК) F/V-типа

Изолирующие липиды бактерий и архей



Дифтаниловые липиды, ковалентно соединенные концами жирных цепей

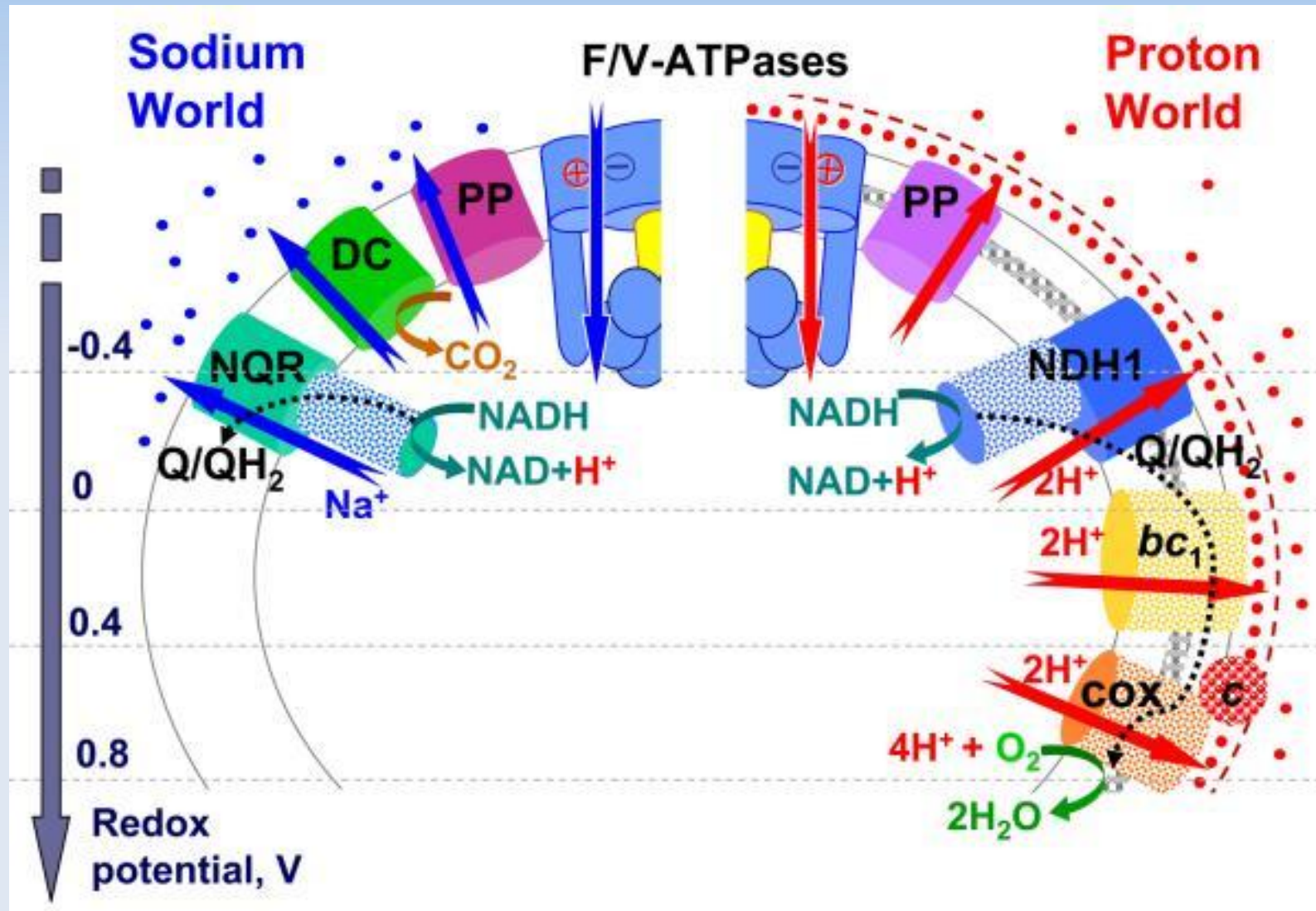
Больше странных липидов!



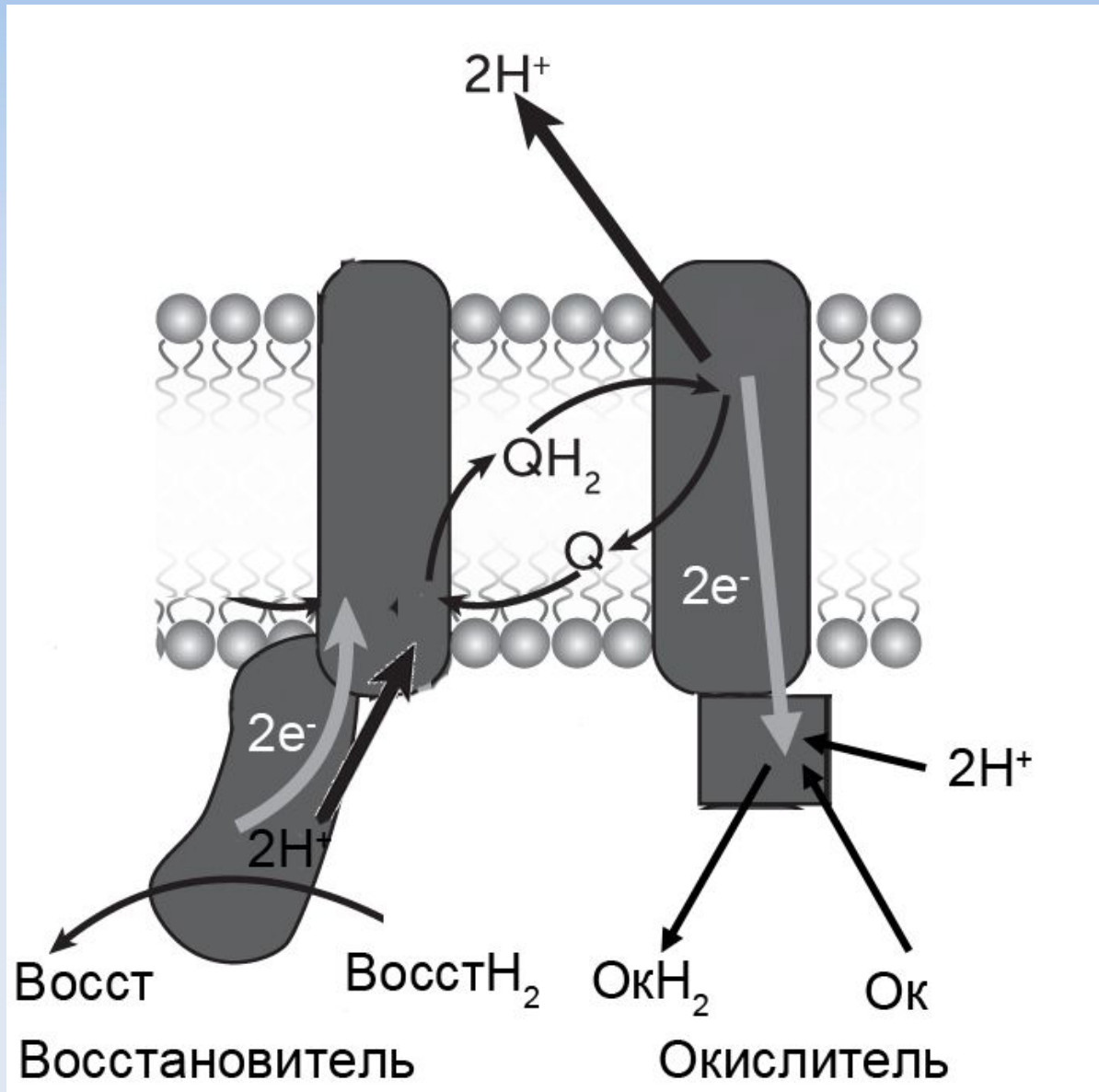
Cardiolipin

1',3'-Bis-[1,2-di-(9Z-octadecenoyl)-sn-glycero-3-phospho]-sn-glycerol

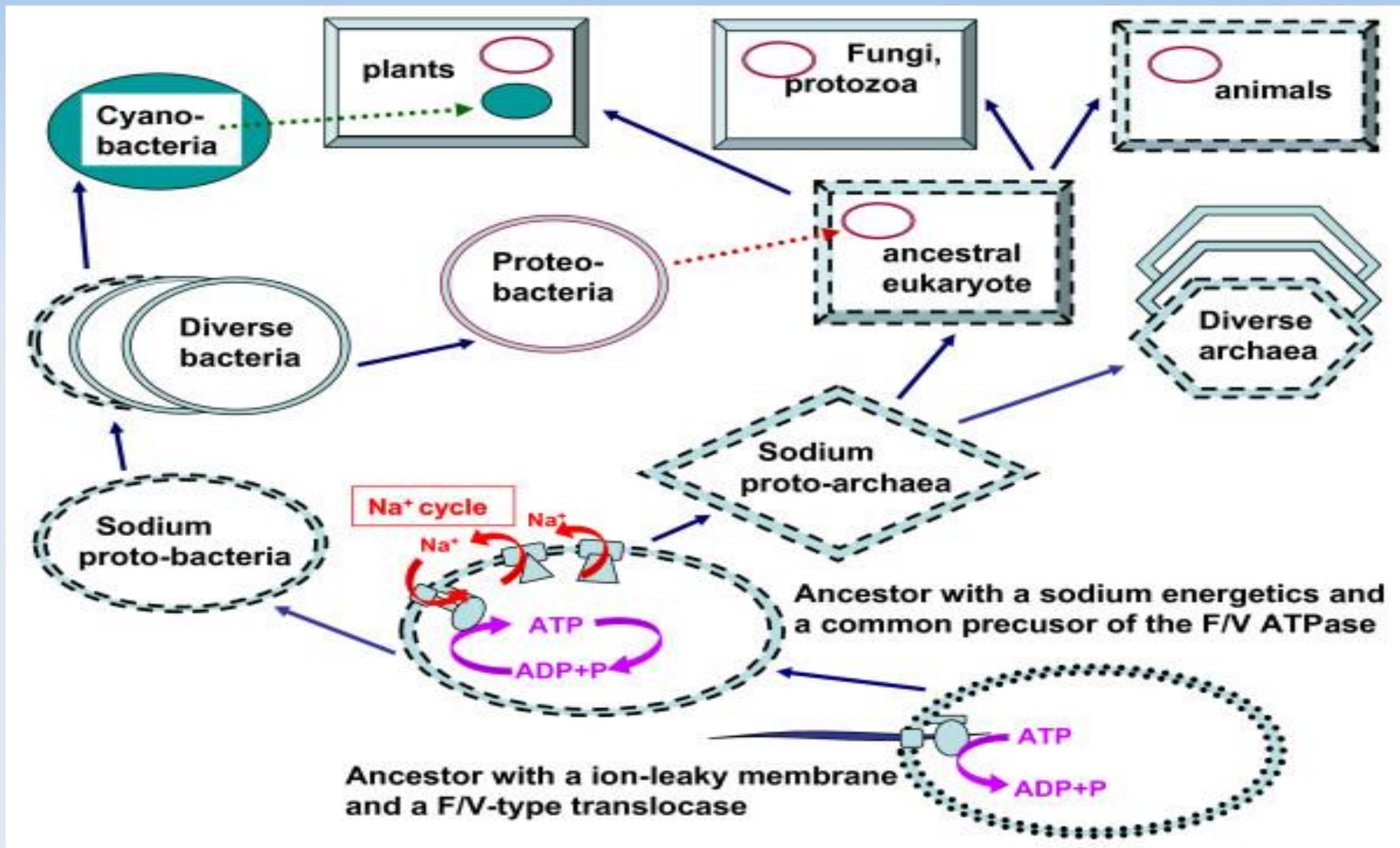
ВОЗМОЖНОСТИ ПРОТОННОЙ И НАТРИЕВОЙ ЭНЕРГЕТИКИ



Q-ЦИКЛ



ИСТОРИЯ МЕМБРАН

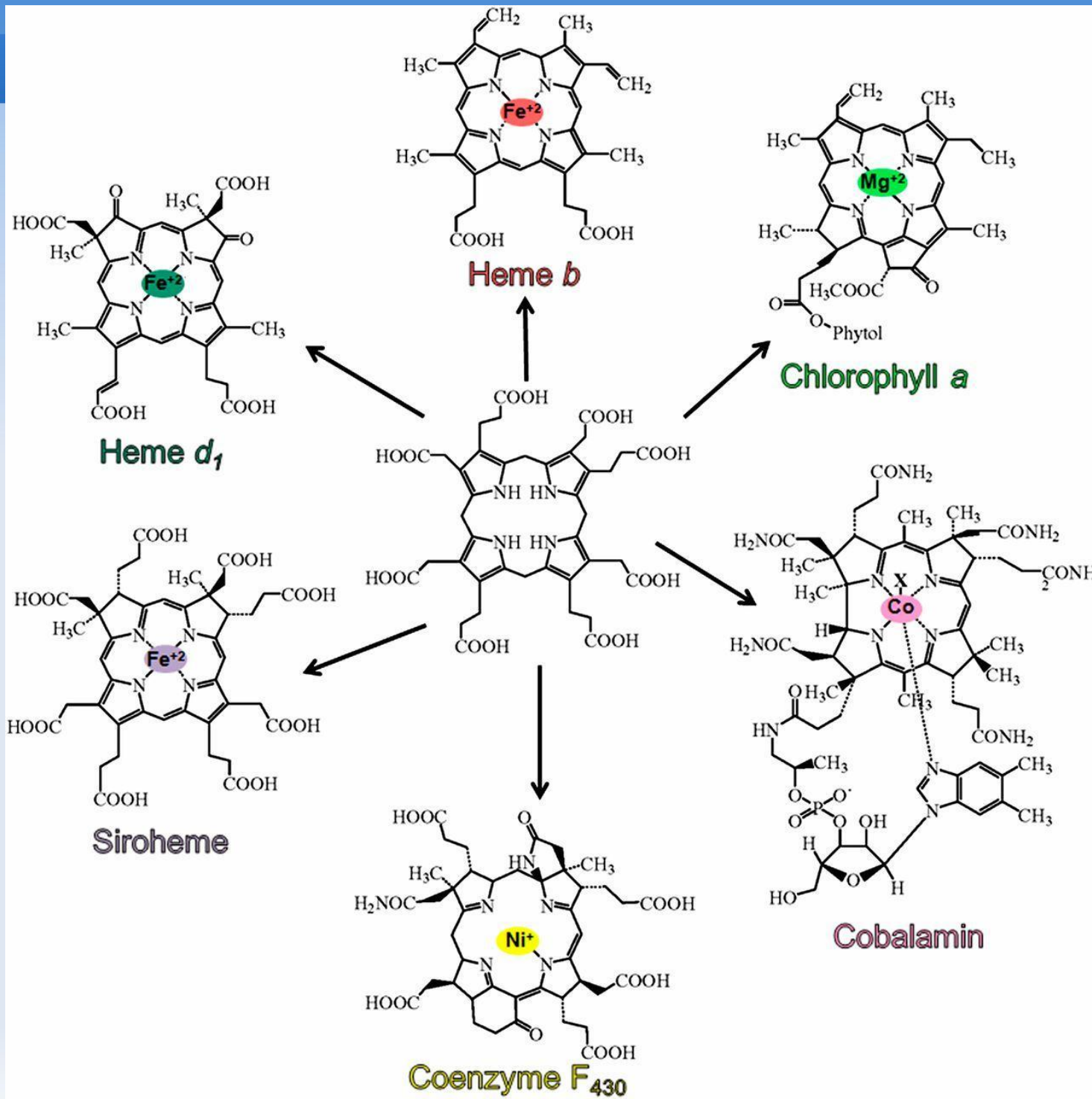


ВАРИАНТЫ АНАЭРОБНОГО МЕТАБОЛИЗМА

electron donor	source	metabolism
H ₂	subaerial and subaqueous volcanoes	methanogenesis, anoxygenic photosynthesis, sulphate reduction, sulphur reduction, iron reduction, acetogenesis, denitrification
H ₂ S	subaerial and subaqueous volcanoes	anoxygenic photosynthesis, nitrate reduction
S ₀	subaerial volcanoes (atmospheric reactions)	anoxygenic photosynthesis, sulphur disproportionation, nitrate reduction
Fe ²⁺	subaqueous volcanoes, weathering	anoxygenic photosynthesis, nitrate reduction
CH ₄	subaqueous volcanoes	anaerobic methane oxidation
NH ₃	subaqueous volcanoes	anammox
CH ₂ O	subaqueous volcanoes	heterotrophic metabolisms

electron acceptor	source	metabolism
CO ₂	subaerial and subaqueous volcanoes	methanogenesis, anoxygenic photosynthesis, acetogenesis
CO	atmospheric reactions	acetogenesis
SO ₄ ²⁻	subaerial volcanoes (atmospheric reactions)	sulphate reduction
S ₀	subaerial volcanoes (atmospheric reactions)	sulphur reduction
NO (NO ₂ ⁻ and NO ₃ ⁻)	lightning	denitrification, anammox, nitrate reduction

СИНТЕЗ ПОРФИРИНОВ



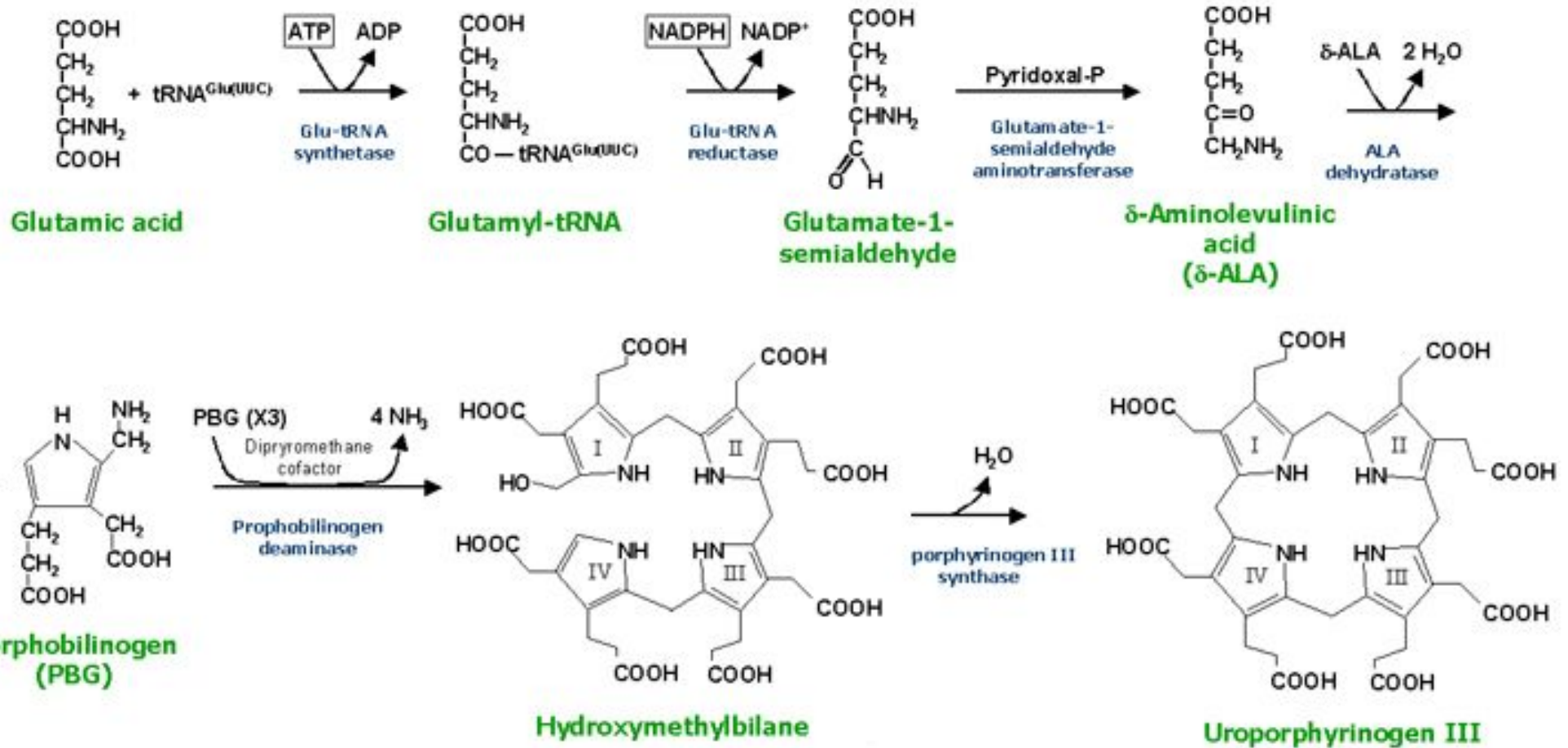
Аэробные пути:

Металл вставляется в последнюю очередь

Анаэробные пути:

Металл вставляется на ранних этапах и направляет модификации кольца

СИНТЕЗ ПОРФИРИНОВ: ОБЩАЯ ЧАСТЬ



СИНТЕЗ ПОРФИРИНОВ: РАЗВЕТВЛЕНИЕ ОТ УРОПОРФИРИНОГЕНА III

Пути синтеза сирогема и гема *b* в кислородной среде

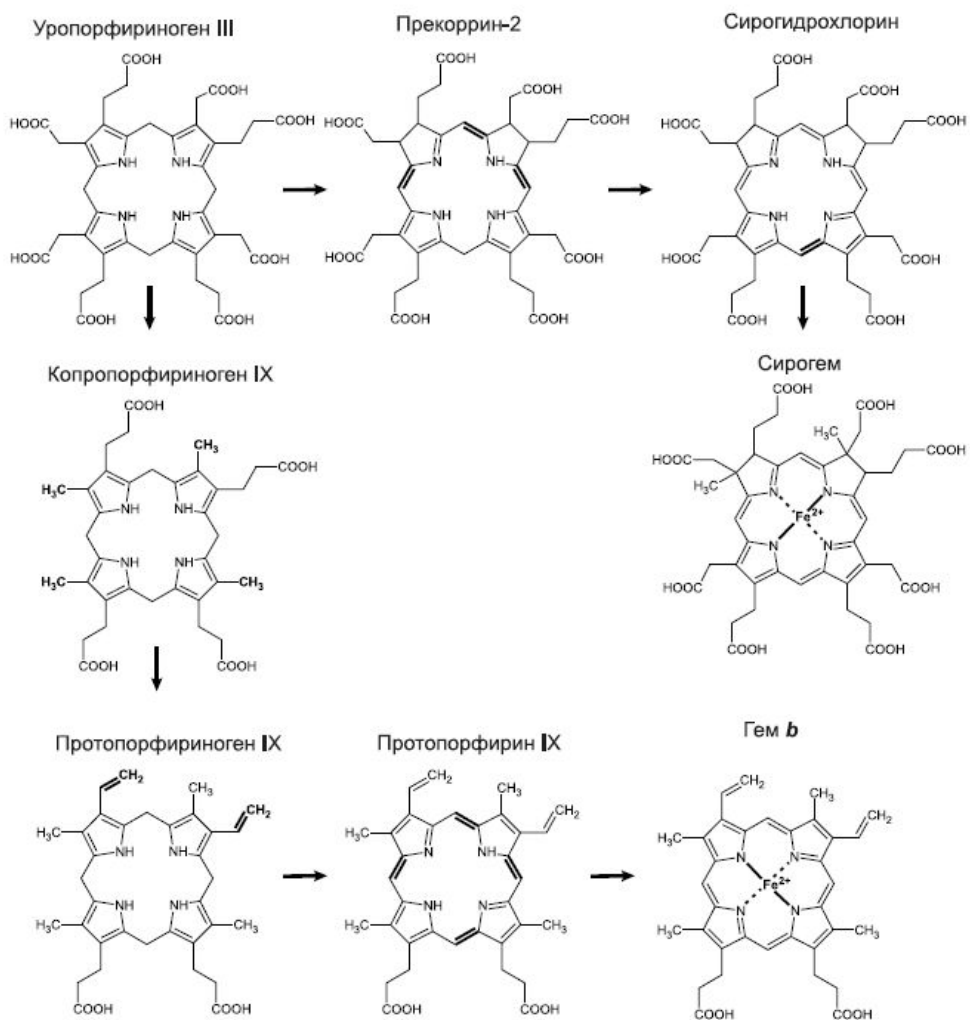
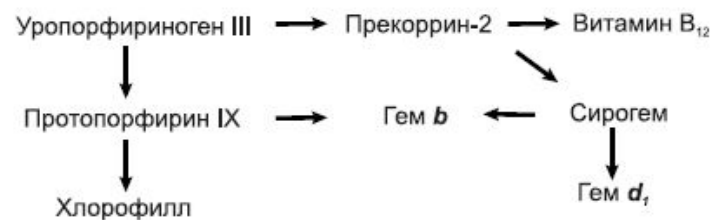
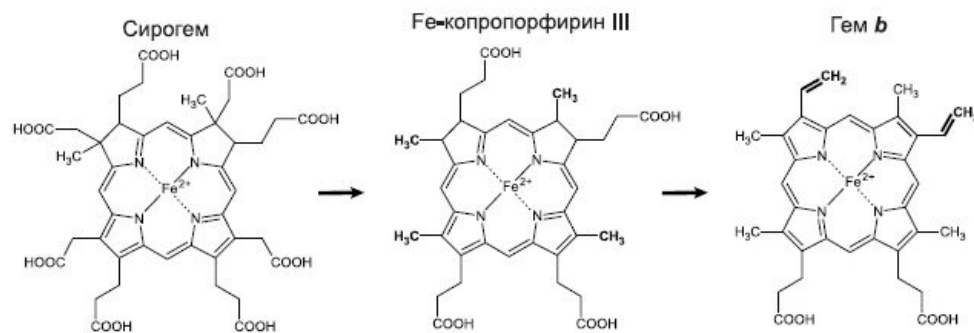


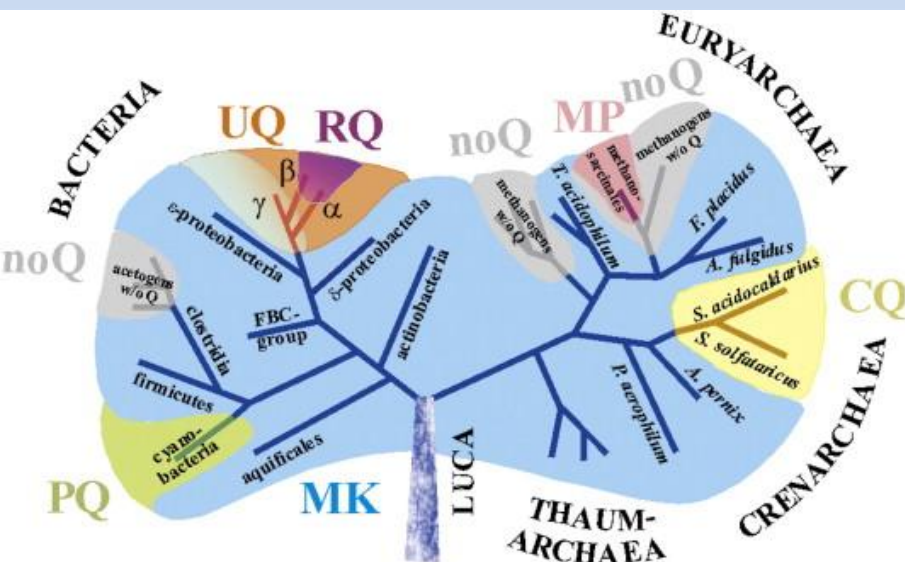
Схема синтеза различных порфиринов из уропорфириногена III



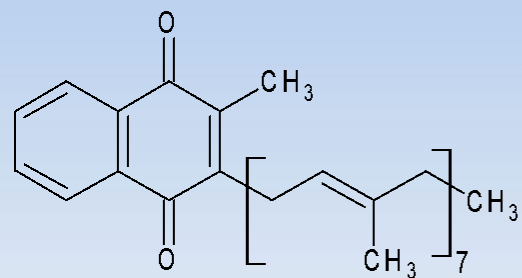
Древний путь синтеза гема *b* из сирогема



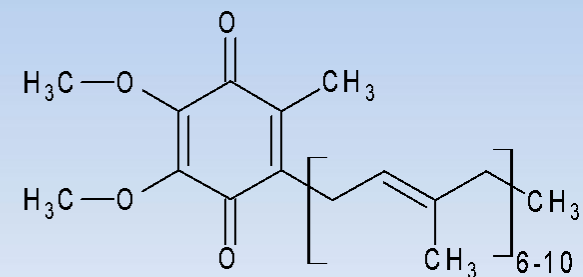
ЭВОЛЮЦИЯ ХИНОНОВ



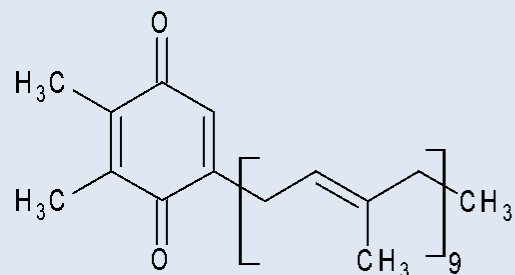
Менахинон



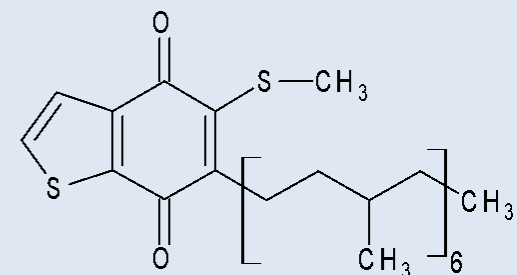
Убихинон



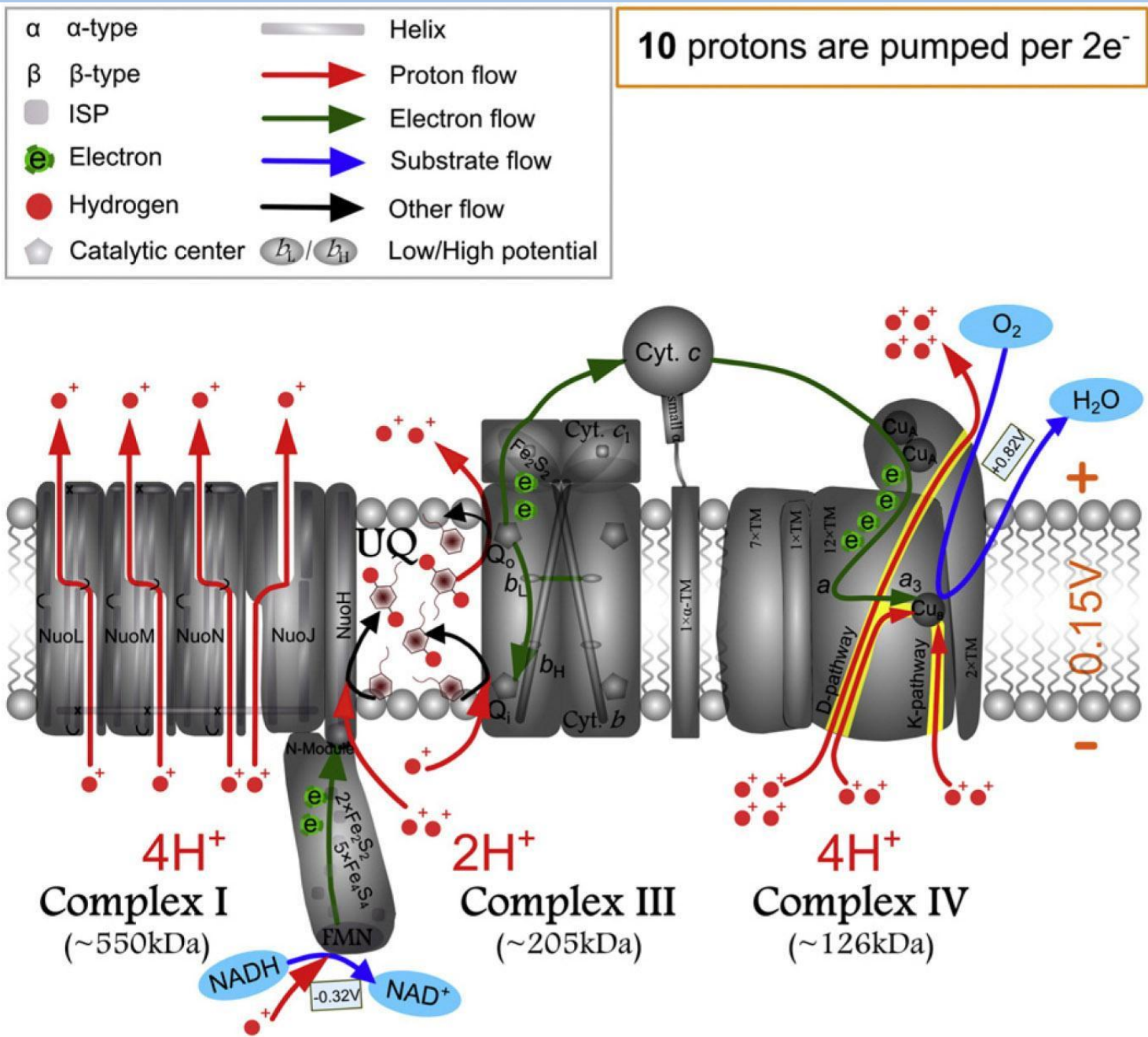
Пластохинон



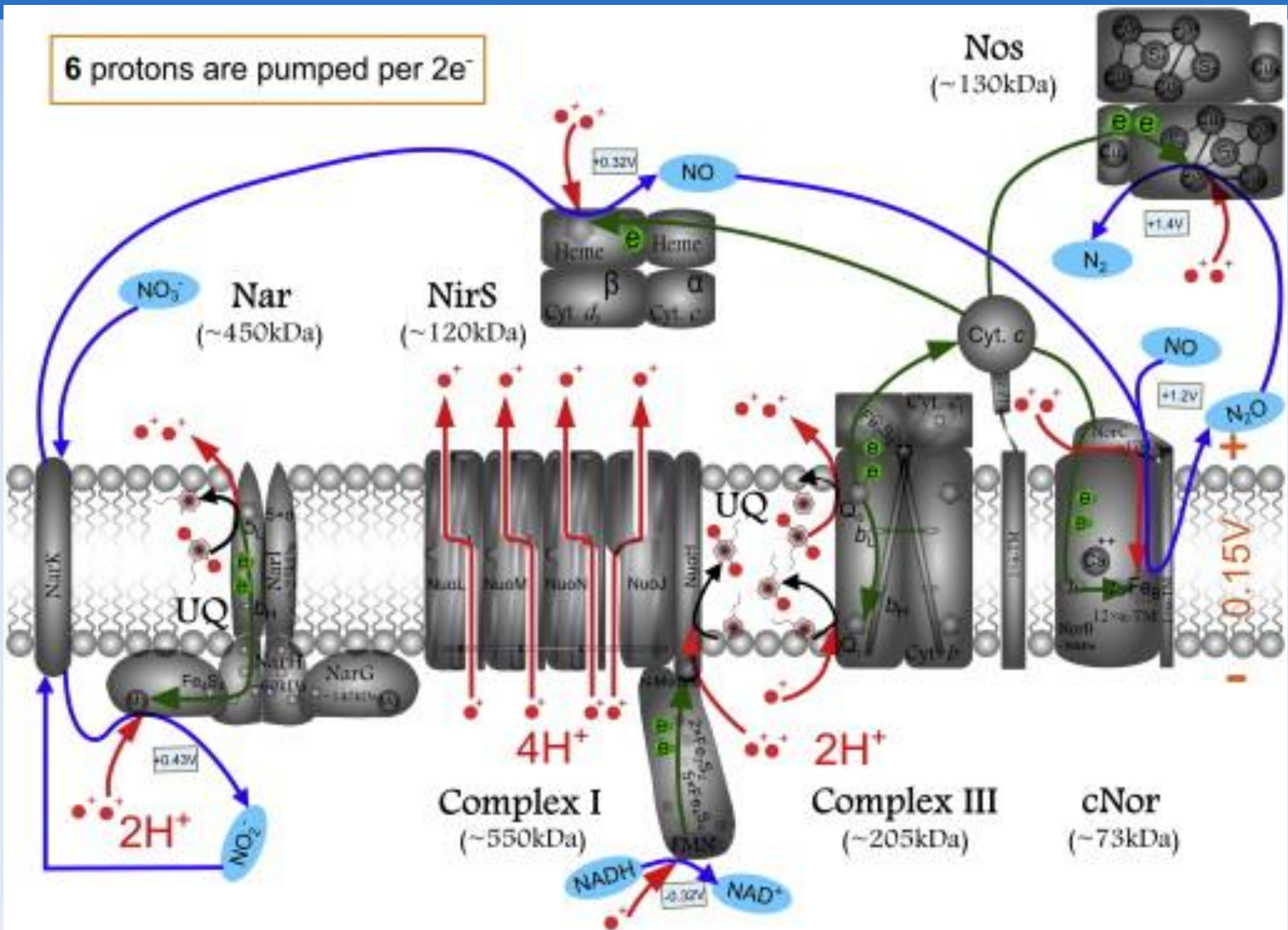
Кальдареллахинон



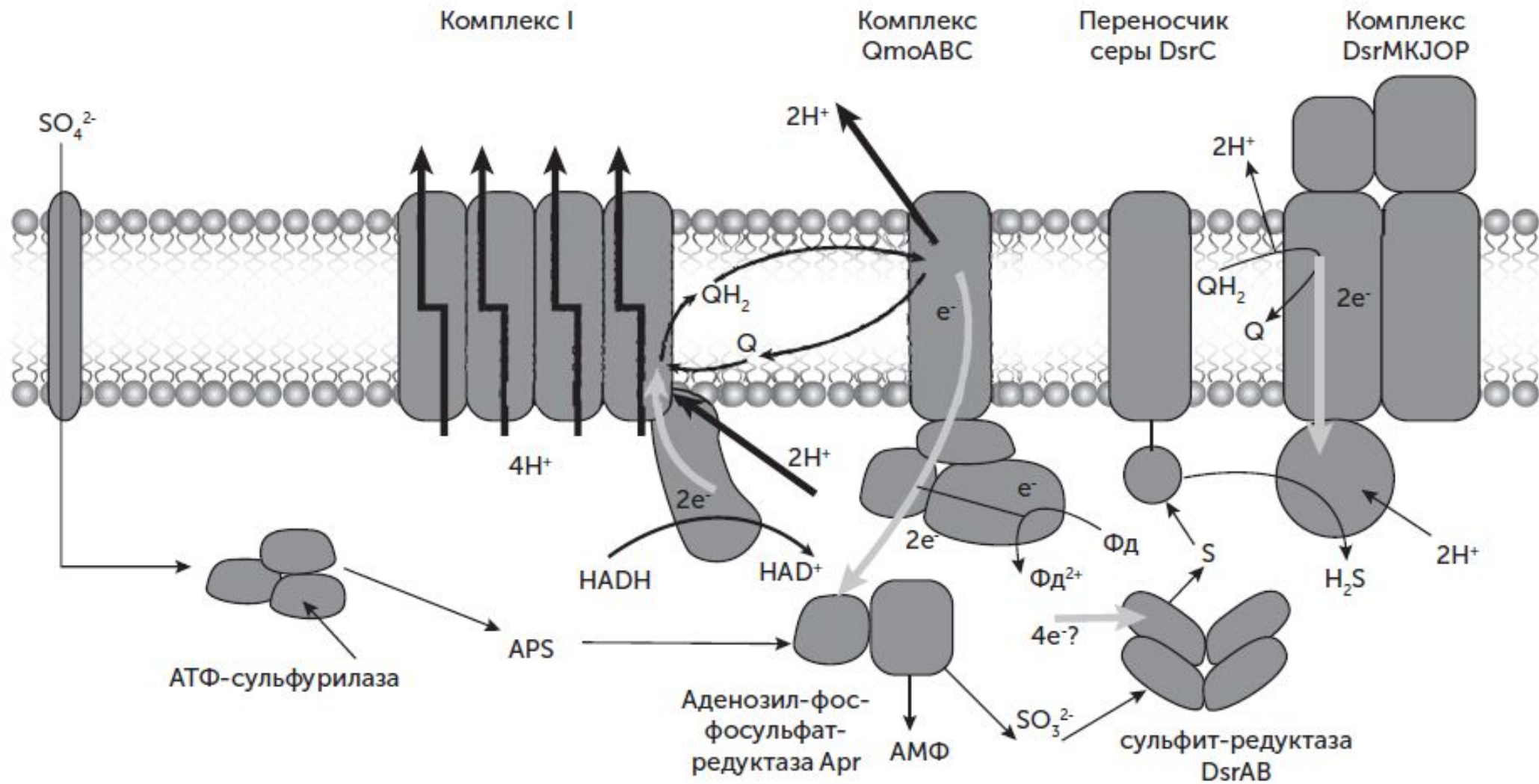
ЭЛЕКТРОН-ТРАНСПОРТНАЯ ЦЕПЬ КИСЛОРОДНОГО ДЫХАНИЯ



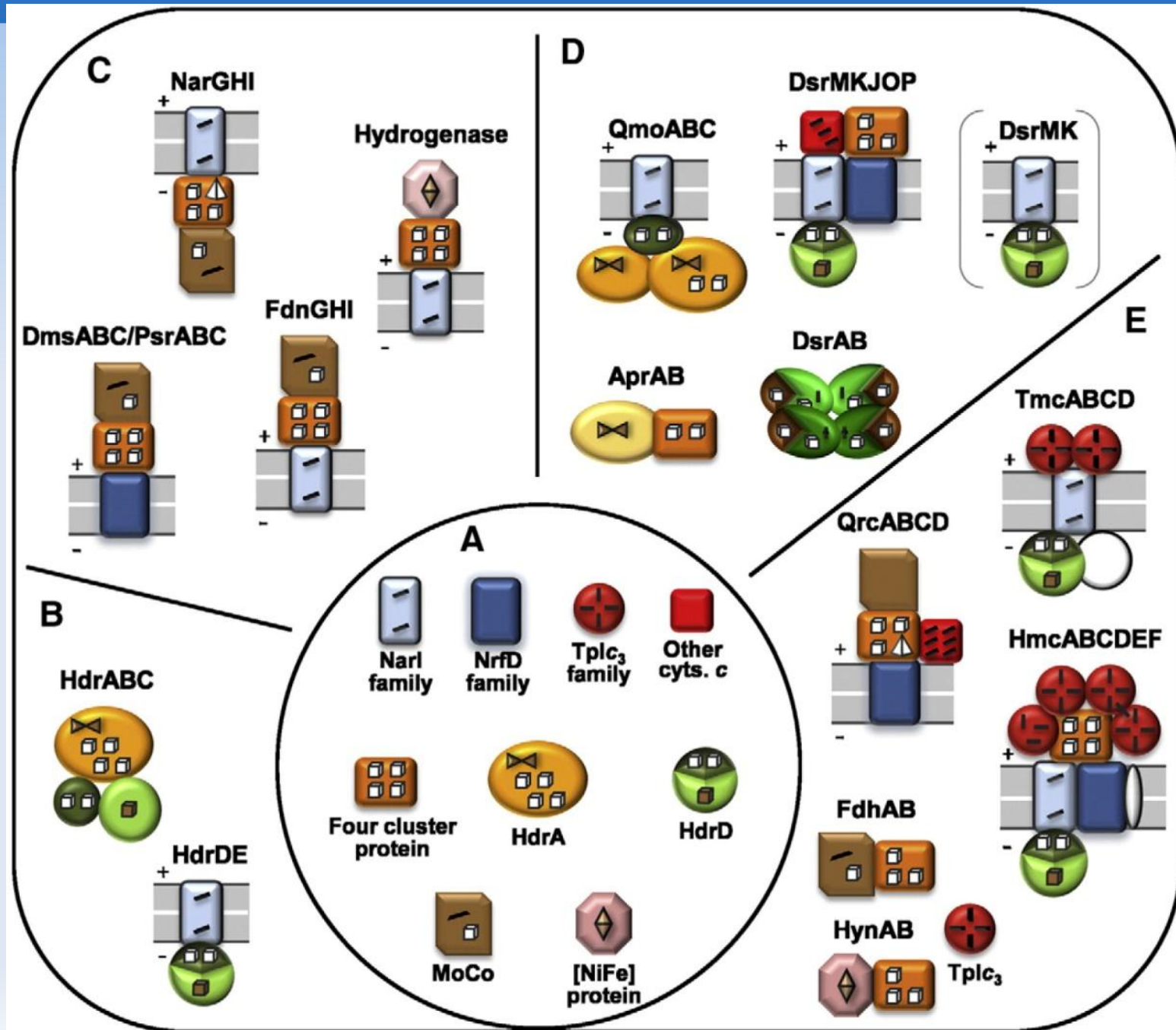
ЭЛЕКТРОН-ТРАНСПОРТНАЯ ЦЕПЬ НИТРАТНОГО ДЫХАНИЯ



ЭЛЕКТРОН-ТРАНСПОРТНАЯ ЦЕПЬ СУЛЬФАТНОГО ДЫХАНИЯ

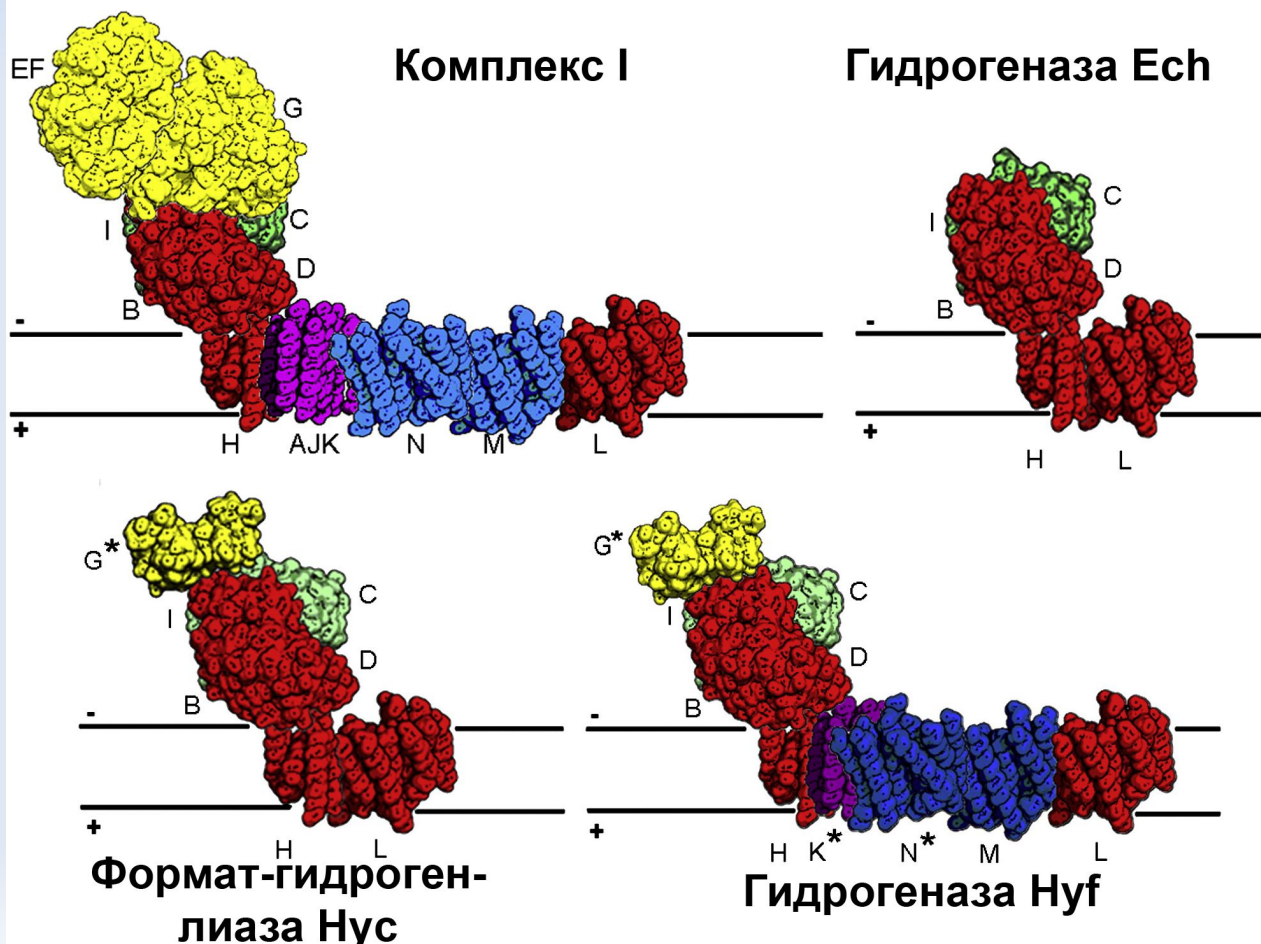


МОДУЛЬНАЯ СТРУКТУРА ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ



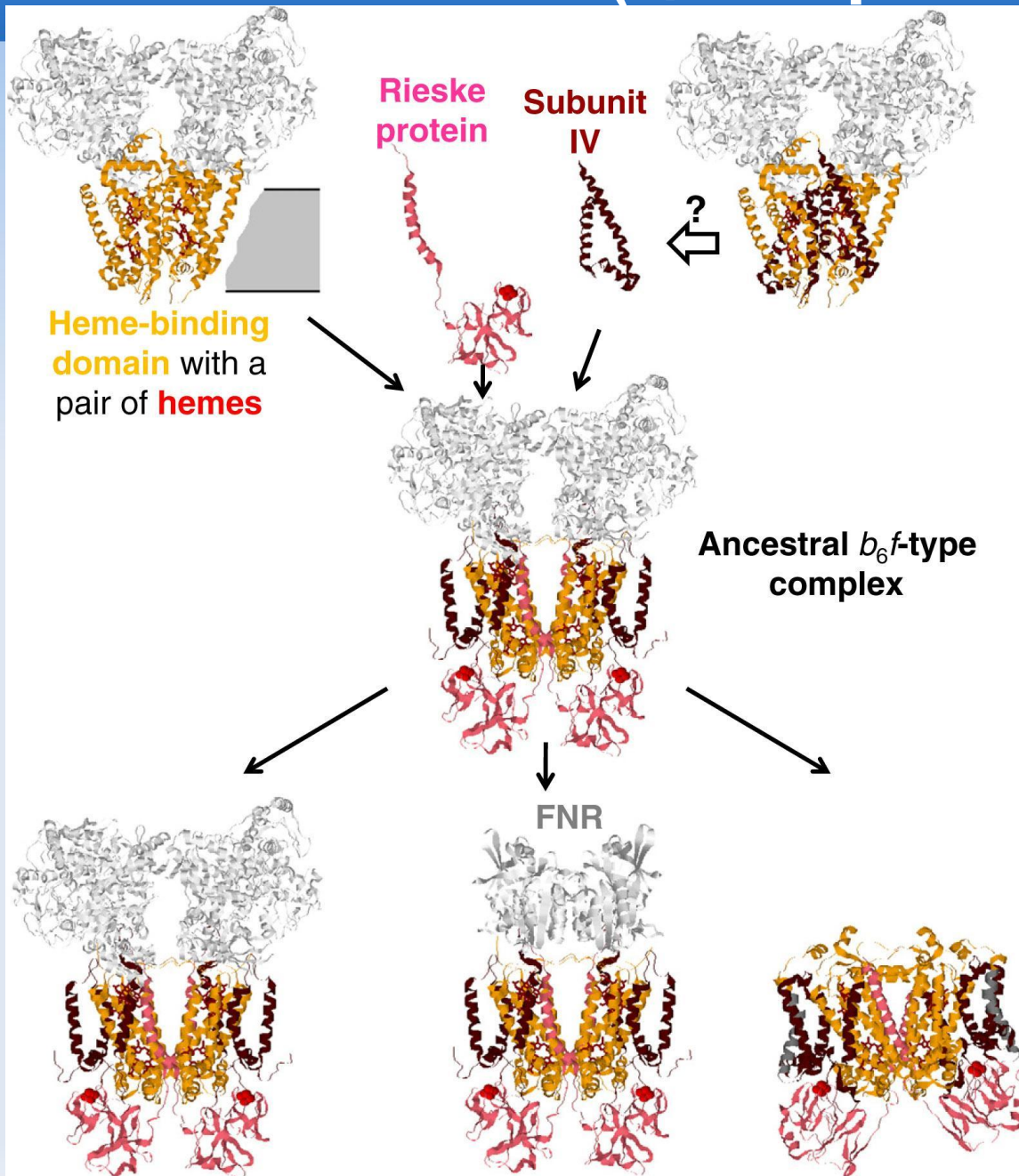
ПРОИСХОЖДЕНИЕ КОМПЛЕКСА I (NADH-дегидрогеназа)

- Простейшие похожие комплексы – гидрогеназы Esh, перенос ферредоксин \rightarrow H^+ , с переносом ионов, 6 субъединиц, все имеют гомологи в комплексе I
- Формат-гидрогенлиаза Huf, перенос $HCOOH \rightarrow H^+$, качает ионы, 8 субъединиц
- Другие ферменты: $CO \rightarrow H^+$, ферредоксин \rightarrow НАДН



- Субъединица G комплекса I – инактивированная формат-дегидрогеназа
- Субъединица D – инактивированная гидрогеназа

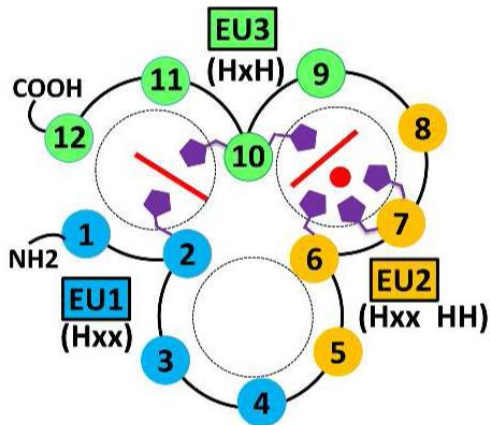
ПРОИСХОЖДЕНИЕ КОМПЛЕКСА III (цитохром bc_1)



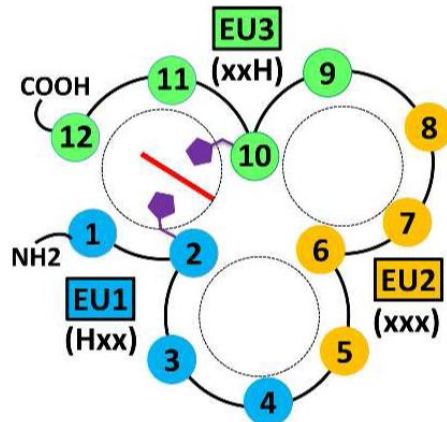
- Обеспечивает разветвление электронного тока для более полного использования редокс-потенциала сильных окислителей
- Комплексы bc_1 работают в дыхании, родственные b_6f – в фотосинтезе, на филогенетическом дереве они перемешаны.
- В комплексах b_6f – короткий 4-спиральный цитохром b с 2 гемами b и 4-спиральный белок $PetD$ с хлорофиллом, каротином и гемом c .
- В комплексах bc_1 длинный 8-спиральный цитохром b – продукт слияния короткого цит b и $PetD$, хлорофилла и каротина нет

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КОМПЛЕКСА IV (цитохром-с-оксидаза)

Гем-медные оксидазы

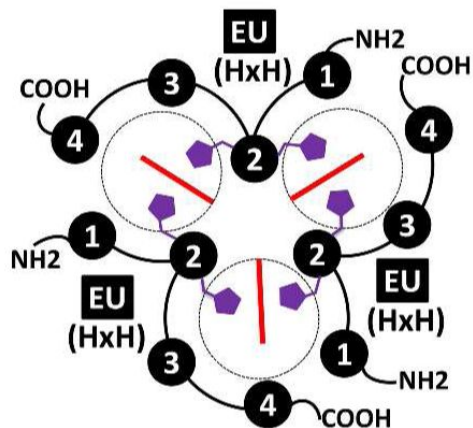


NnrS и другие 12-спиральные гомологи гем-медных оксидаз

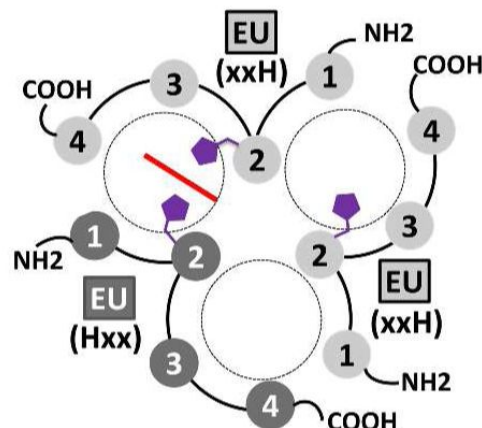





4-спиральные гомологи гем-медных оксидаз

3 одинаковых субъединицы



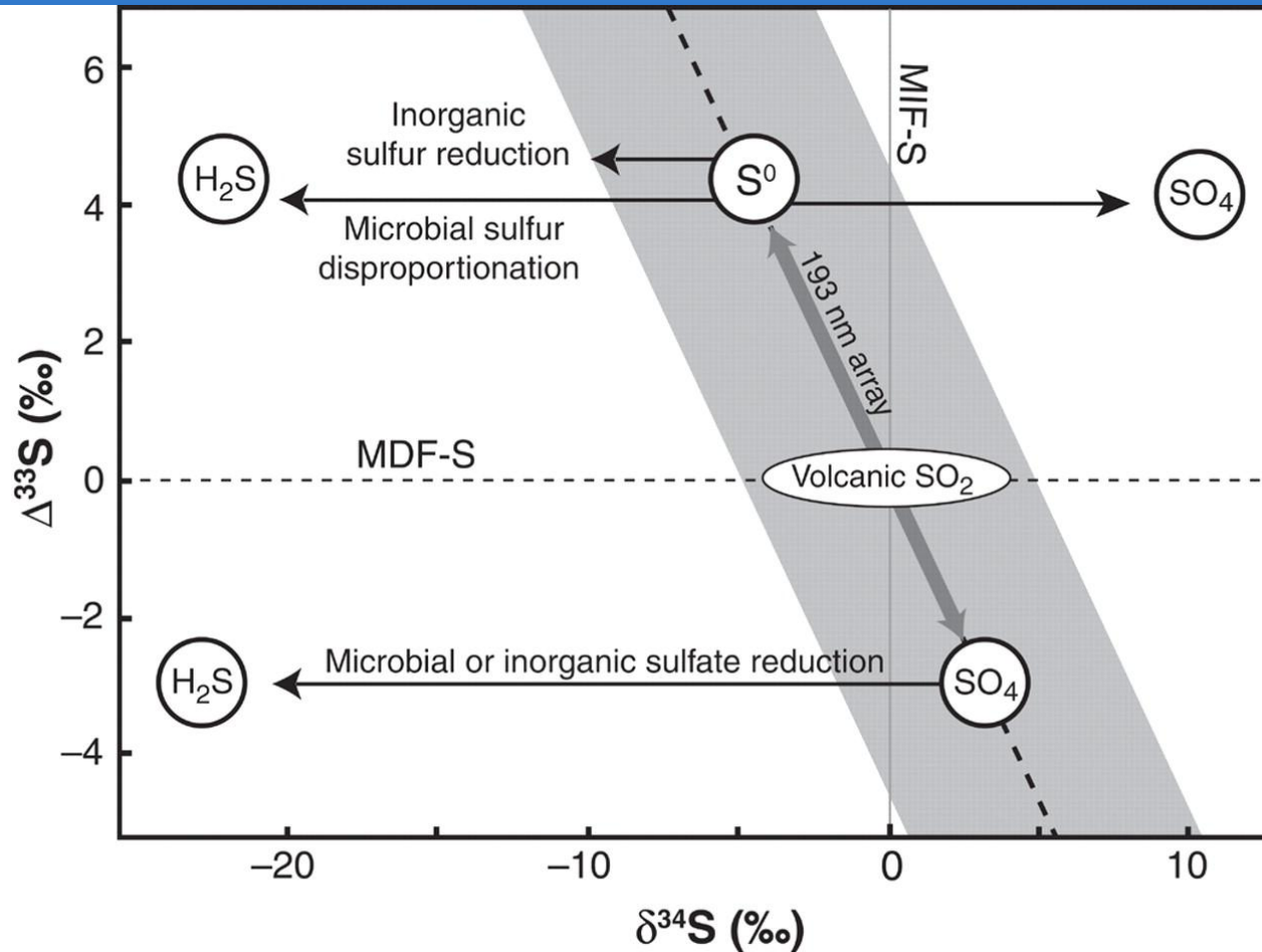
2+1 субъединица



-  Гем (вид с ребра)
-  Гистидин, связывающий гем и металлы
-  Негемовый металл (Cu или Fe)

- 3D-структура комплекса IV указывает на слияние 3 похожих субъединиц в его истории
- Гомологи отдельных предковых субъединиц недавно найдены в геномах ряда бактерий
- Их функции неизвестны, но по геномному контексту похоже, что связаны с защитой от NO и нитритов

ДОСТУПНОСТЬ ОКИСЛИТЕЛЕЙ В АРХЕЕ



- O_2 , NO_3^- - не было
- NO_2^- , NO – слишком мало для дыхания
- CO_2 , S , SO_4^{2-} - были
- H^+ - был, но для него нужны сильные восстановители

- Фотолиз: $H_2S \rightarrow S$; $SO_2 \rightarrow S + SO_4^{2-}$
- Микробное диспропорционирование $S \rightarrow H_2S + SO_4^{2-}$
- Сульфатное и серное дыхание
- H^+ - был, но для него нужны сильные восстановители ($HCOOH$, CO , фосфит)