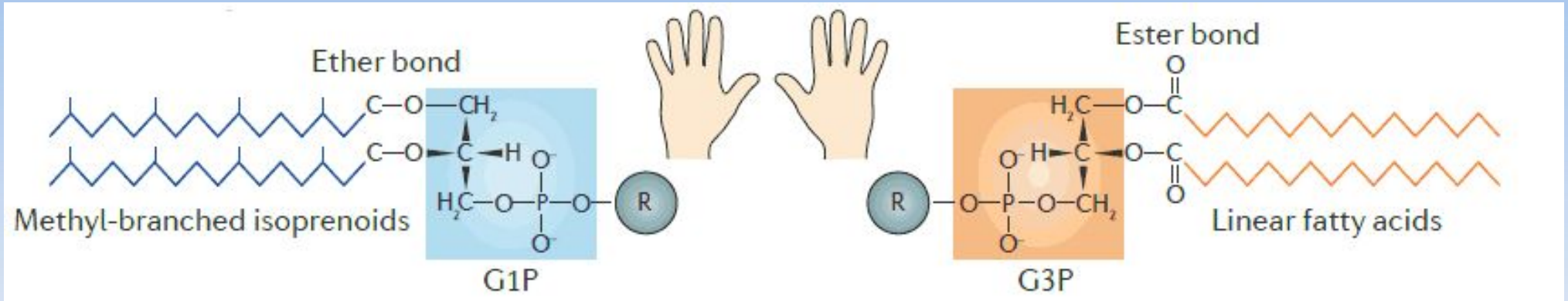
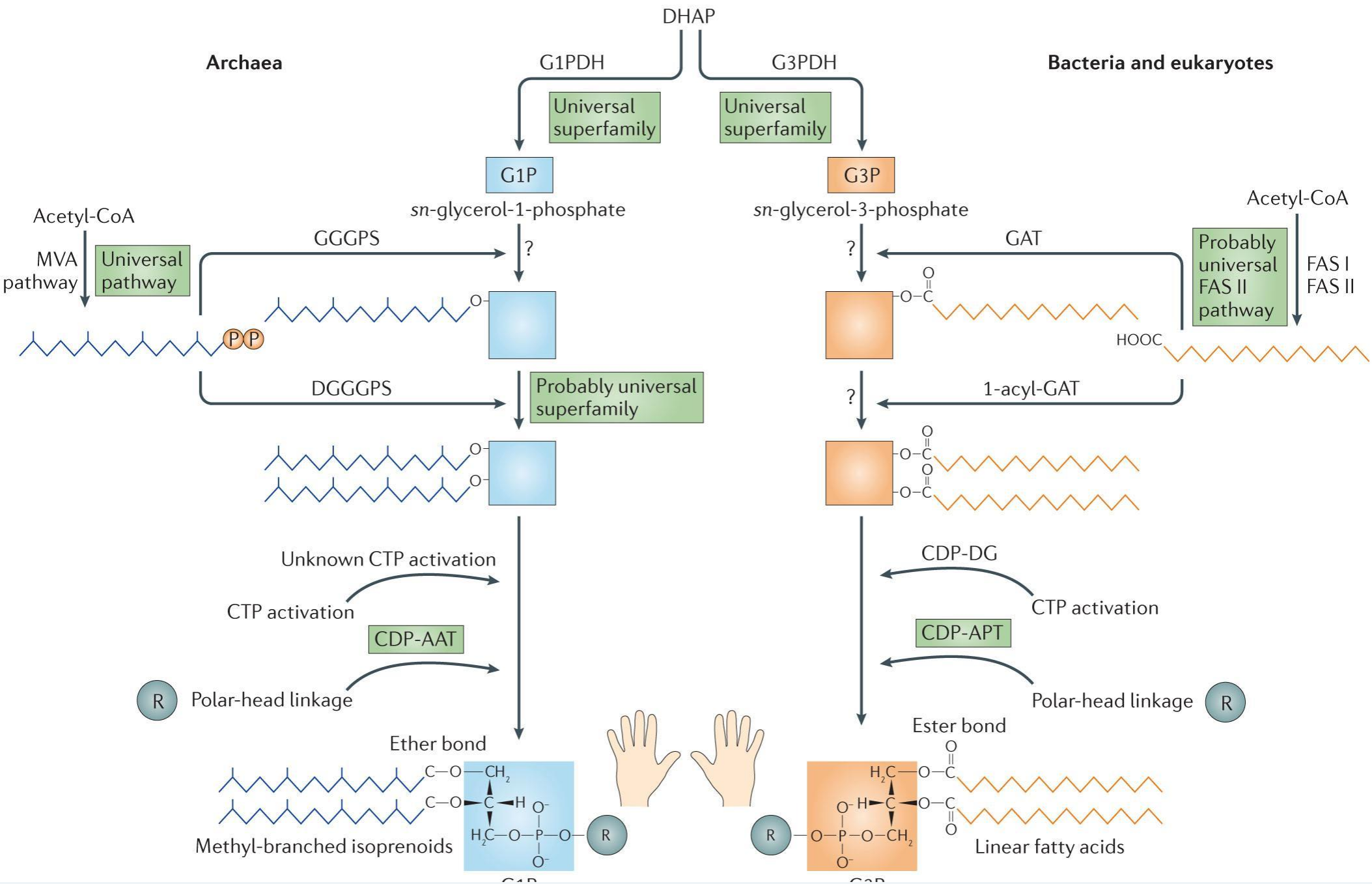
СТРОЕНИЕ КЛЕТОЧНЫХ МЕМБРАН



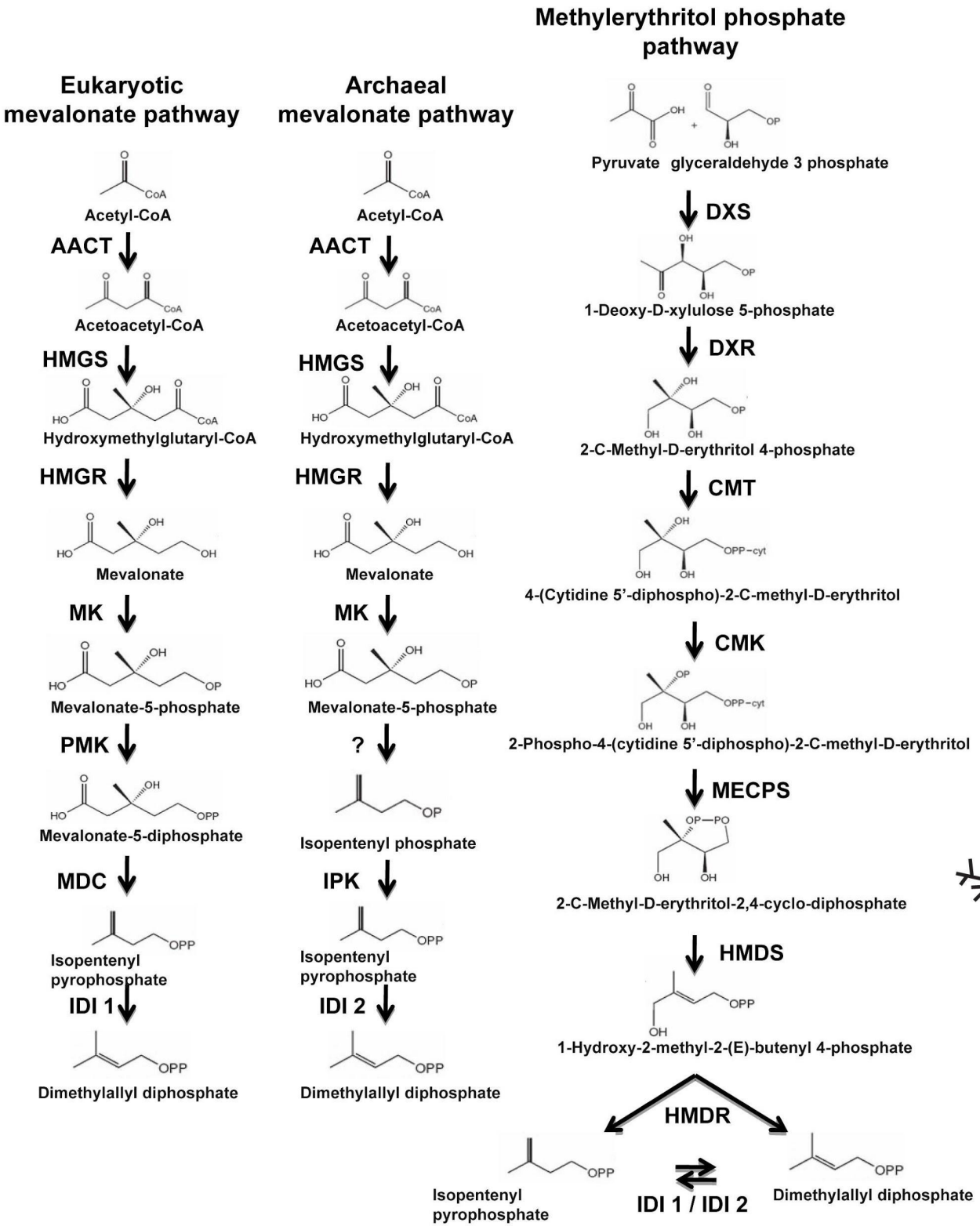
- Общий план строения — полярная голова и два неполярных хвоста
- Отличаются все детали — природа хвостов (жирные кислоты и терпеновые спирты), тип связи хвостов с головой (сложноэфирная и простая эфирная) и хиральность глицерола

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?

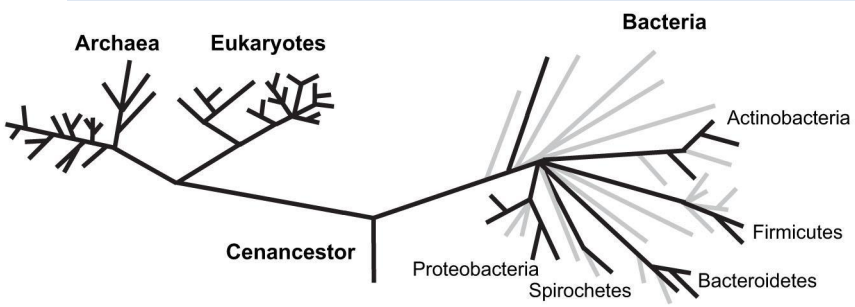
ПУТИ СИНТЕЗА ЛИПИДОВ



ПУТИ СИНТЕЗА ТЕРПЕНОВ

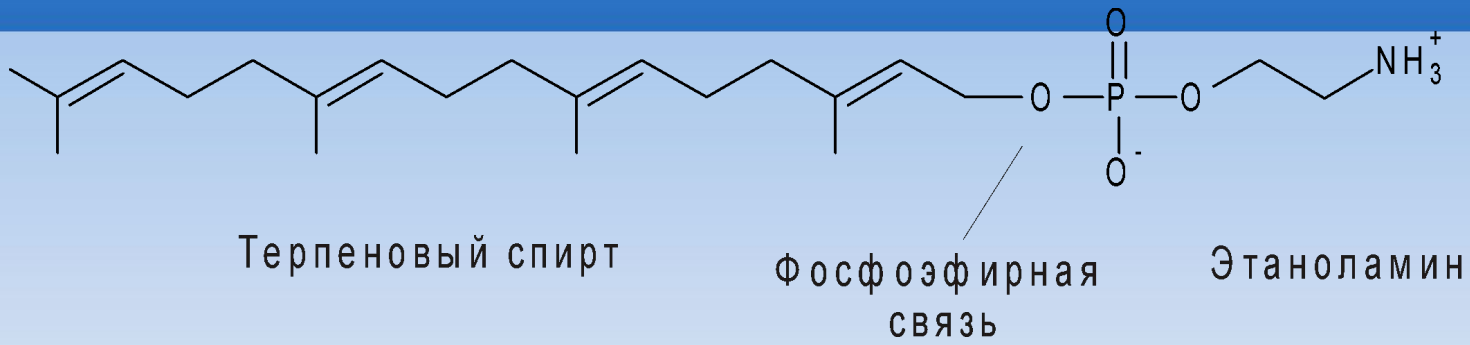


Филогенетическое распределение мевалонатного пути



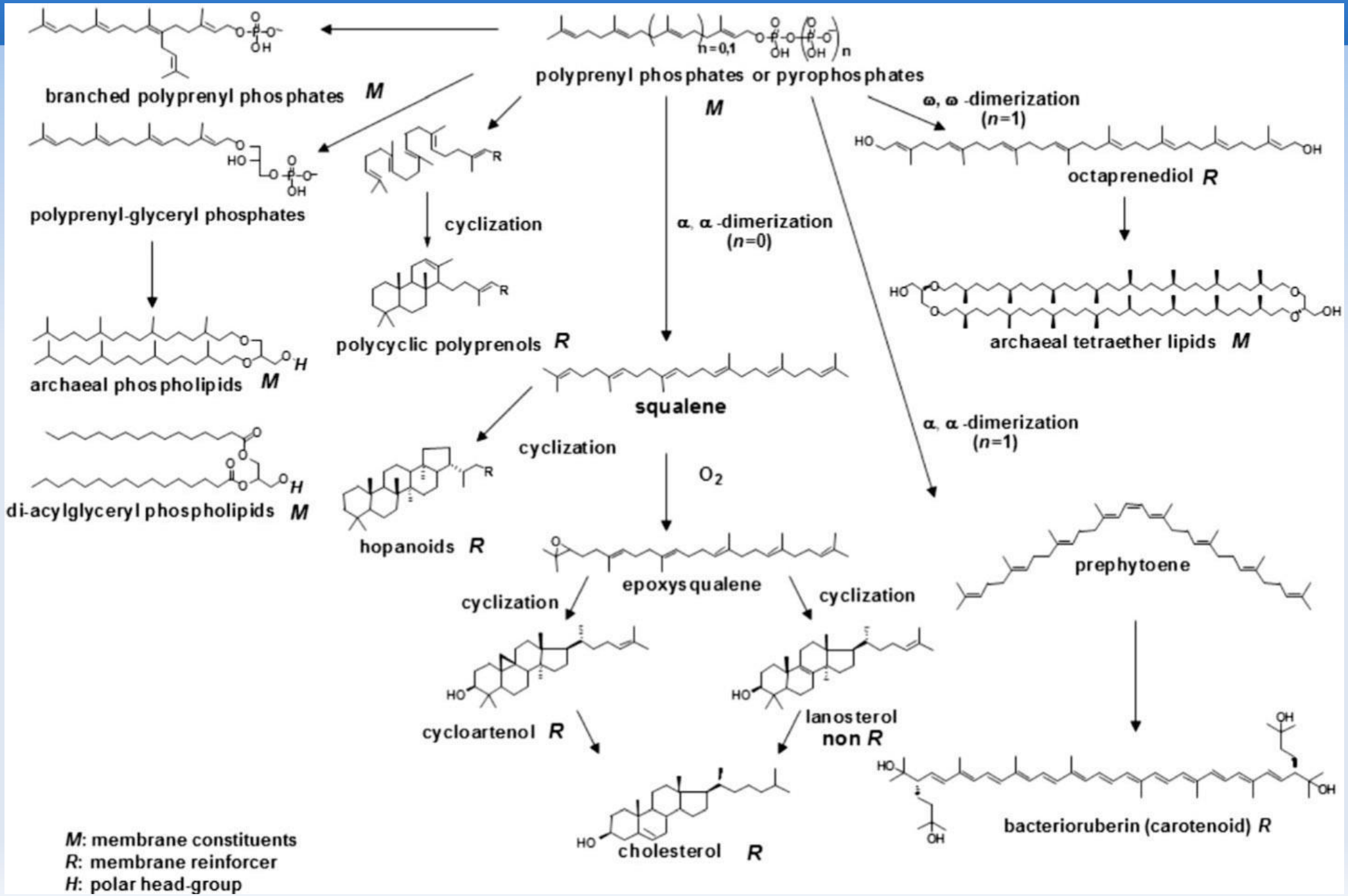
Ферменты	Наличие у архей	Наличие у бактерий	Родственные отношения
Путь мевалоновой кислоты (биосинтез терпенов)	+	+	Унаследованы от LUCA. У бактерий терпеновые остатки входят, например, в состав хинонов и хлорофилла
Синтез жирных кислот	–	+	У архей обычно отсутствуют,
Глицерол-1-фосфат-синтаза	+	редко	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 полярных голов)	+	+	Унаследован от LUCA

РЕКОНСТРУИРОВАННЫЕ ЛИПИДЫ LUCA



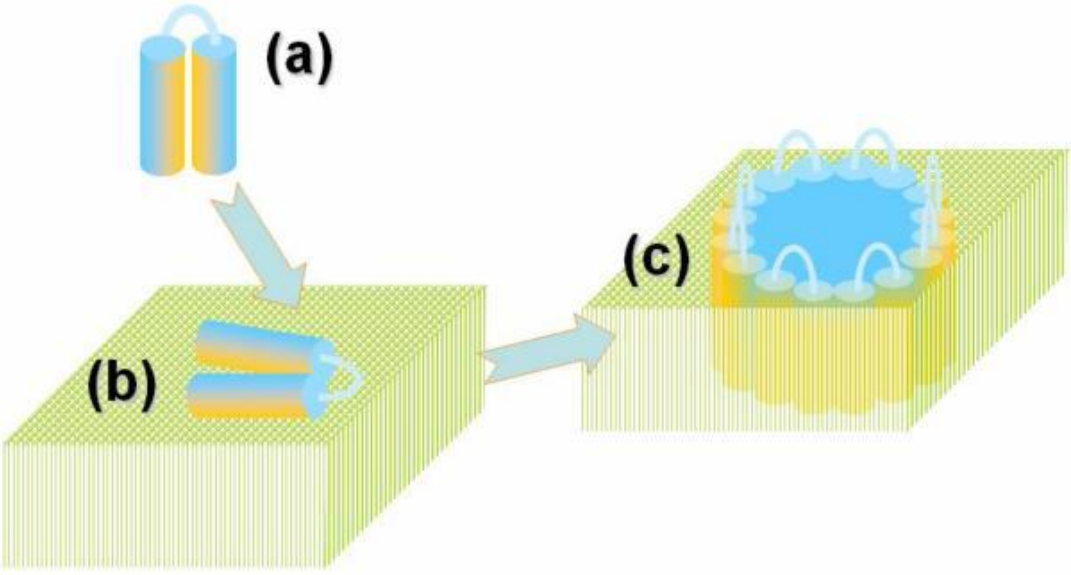
- Один терпеновый хвост
- Нет глицерола, терпен прямо соединяется с полярной головой
- Искусственные мембраны из таких липидов высоко проницаемы для солей, сахаров и аминокислот → возможно питание без мембранных насосов
- Двухвостые липиды с глицеролом — более поздняя адаптация, независимо возникли у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

РАЗНООБРАЗИЕ И БИОСИНТЕЗ ТЕРПЕНОВ

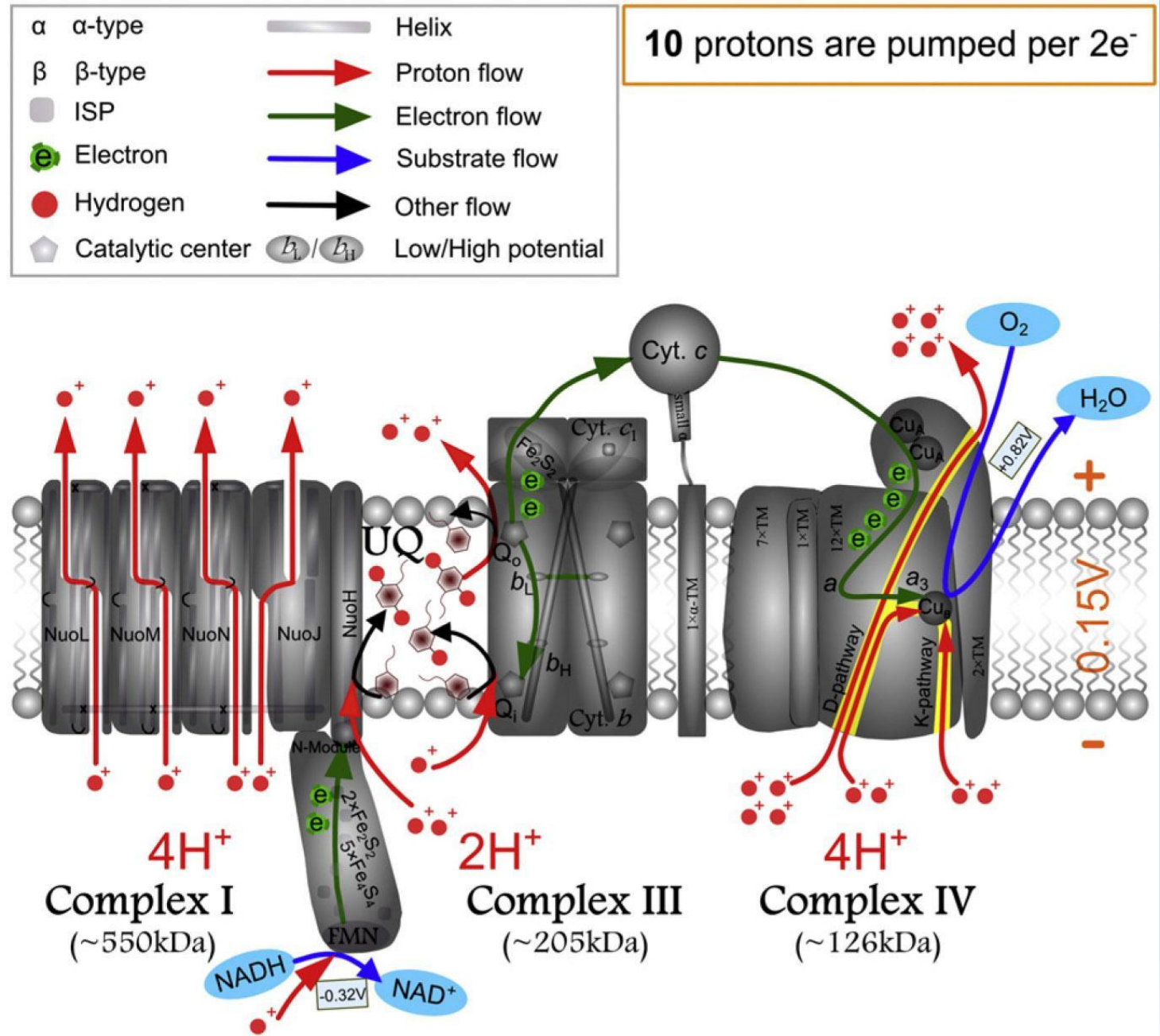


МЕМБРАННЫЕ БЕЛКИ

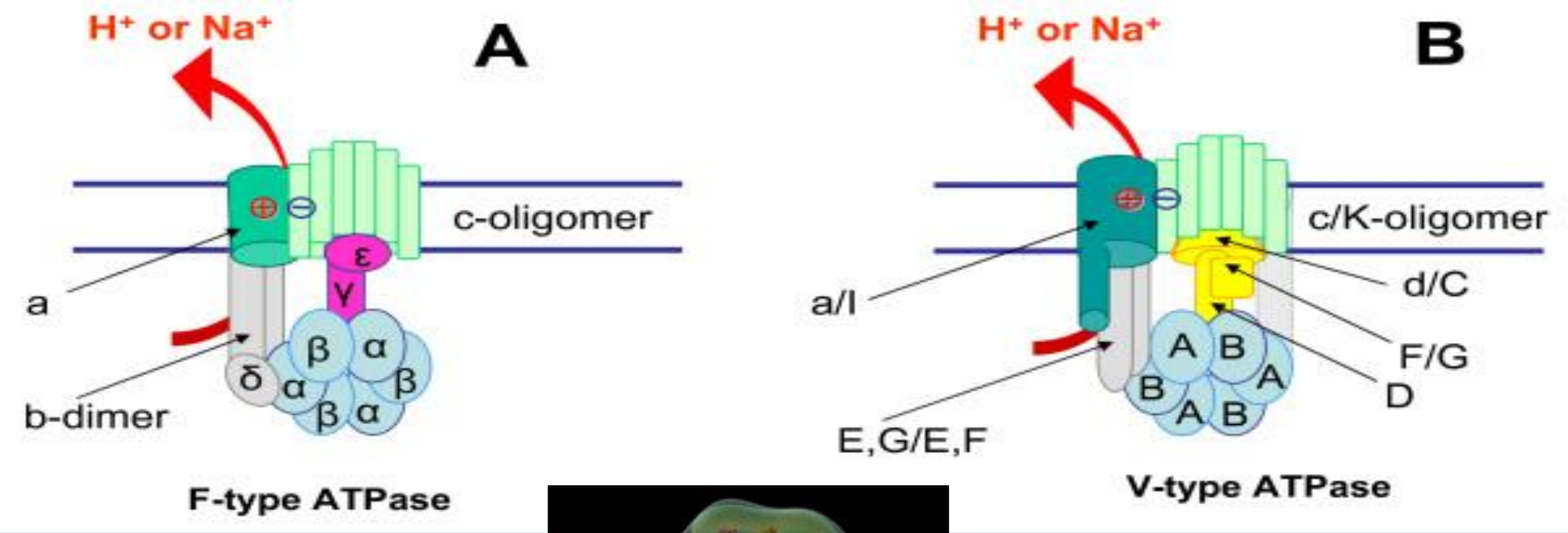
- Синтез трансмембранных белков обычно требует SRP и транслокон — иначе гидрофобный пептид застревает на выходе из рибосомы
- Некоторые амфифильные альфа-спиральные белки могут образовывать растворимую глобулу в воде и выворачиваться при контакте с мембраной (токсины, бактериородопсин, С-субъединицы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

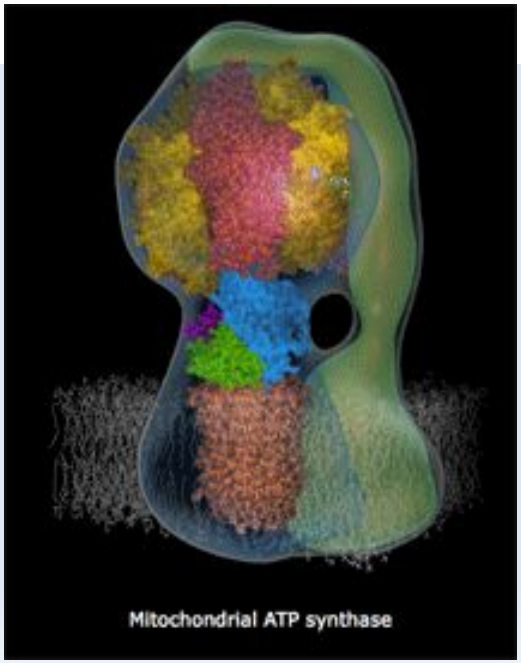


МЕМБРАННАЯ ЭНЕРГЕТИКА

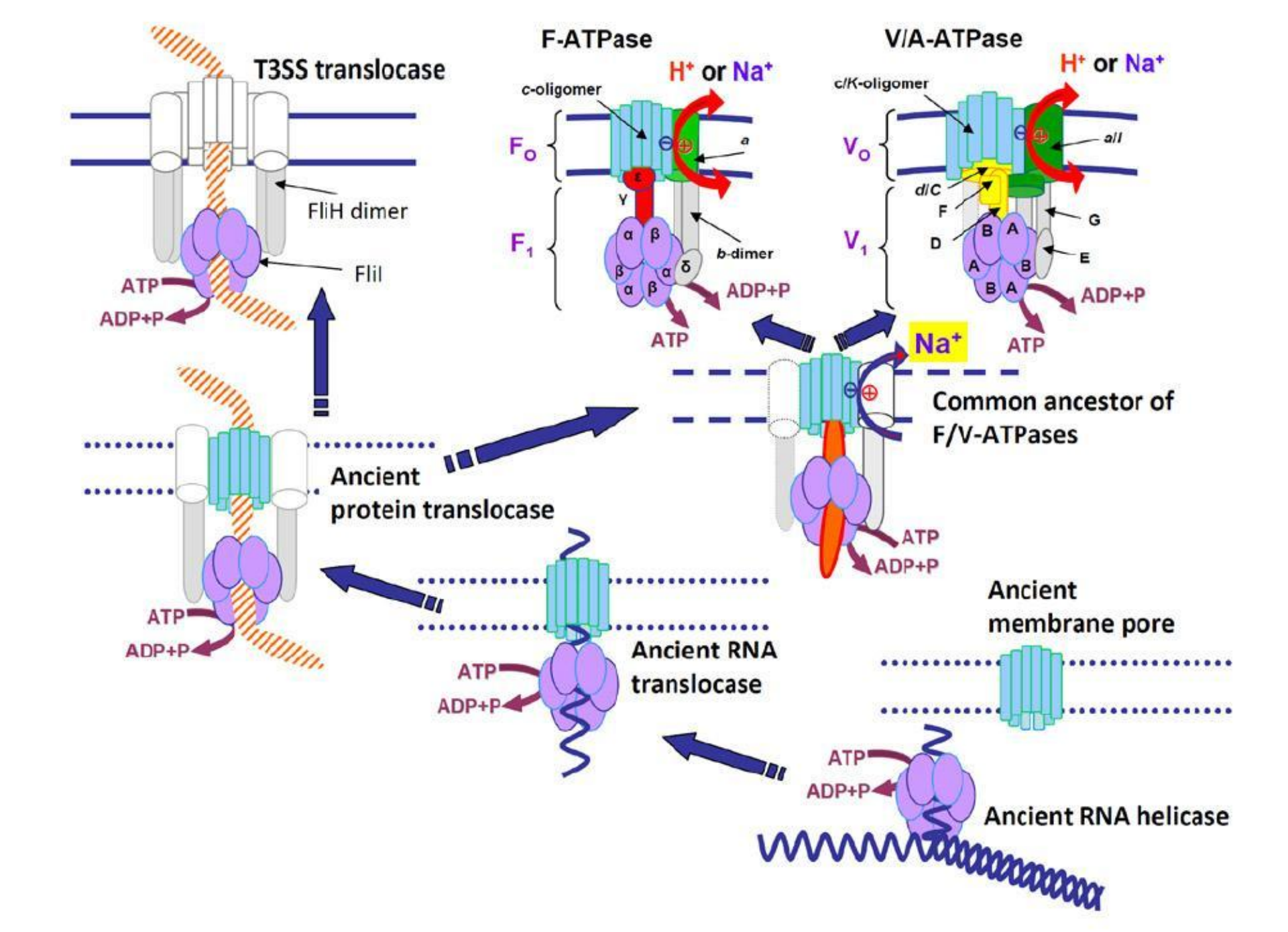


СТРУКТУРА МЕМБРАННЫХ АТФаз





ПРОИСХОЖДЕНИЕ МЕМБРАННЫХ АТФаз

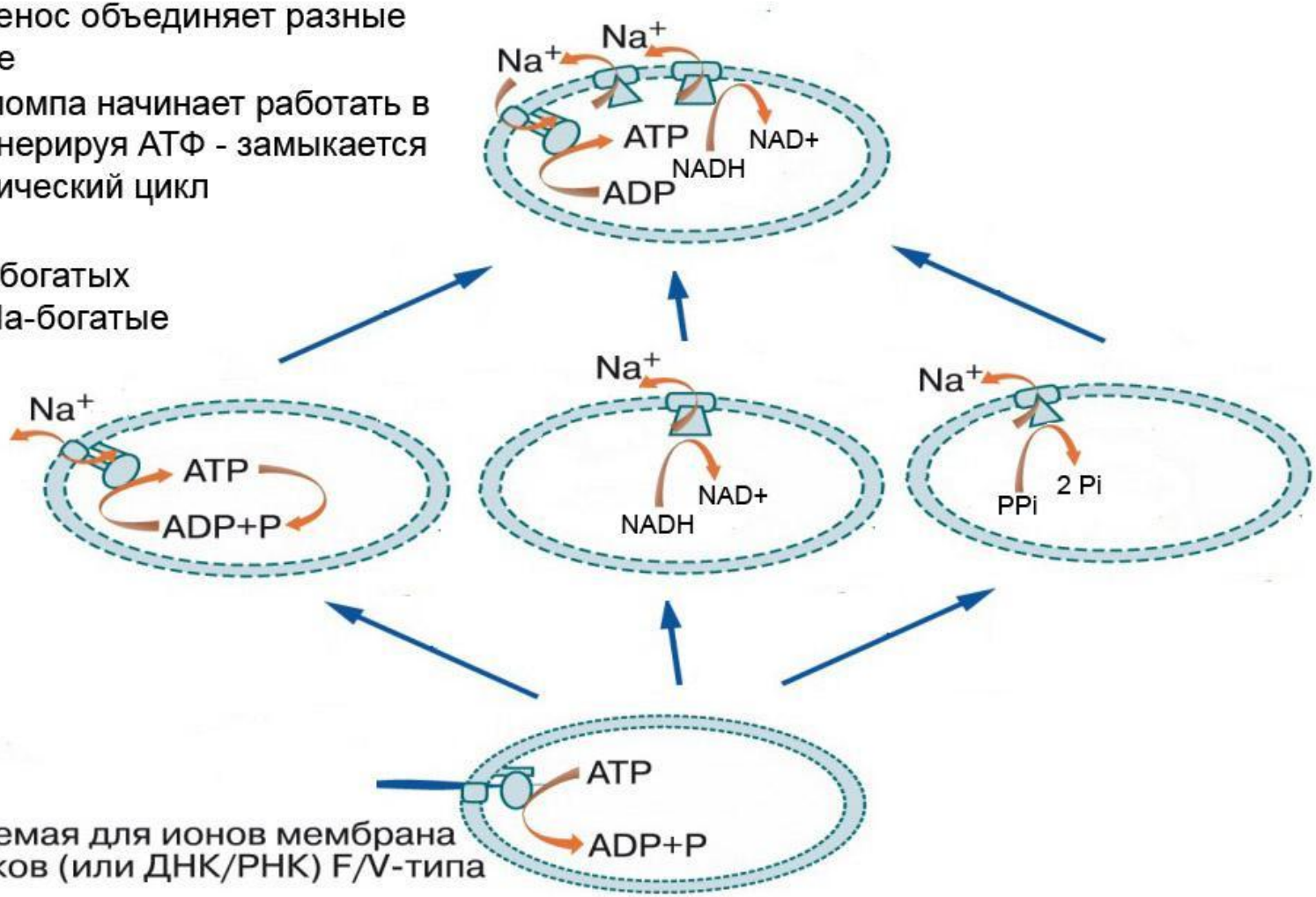


ПРОИСХОЖДЕНИЕ МЕМБРАННОГО ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ЦИКЛА

Горизонтальный перенос объединяет разные помпы в одной клетке

Роторная АТФазная помпа начинает работать в обратную сторону, генерируя АТФ - замыкается мембранный энергетический цикл

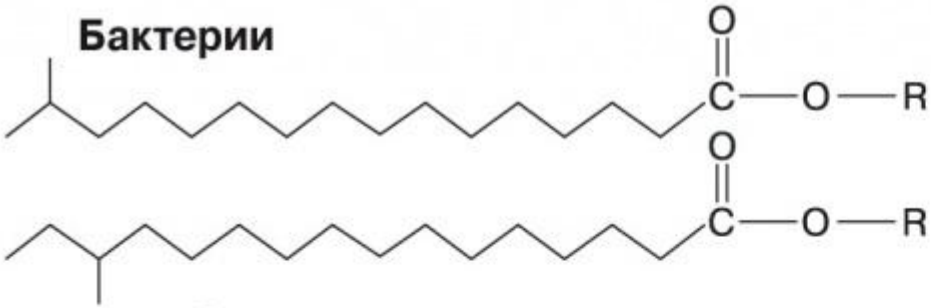
С выходом протоклеток из K-богатых геотермальных водоемов в Na-богатые биотопы развивается Na-изолирующая мембрана и различные помпы, откачивающие Na из клетки



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

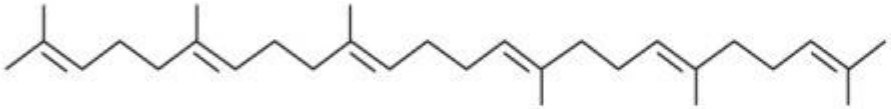
Изолирующие липиды бактерий и архей

Бактерии



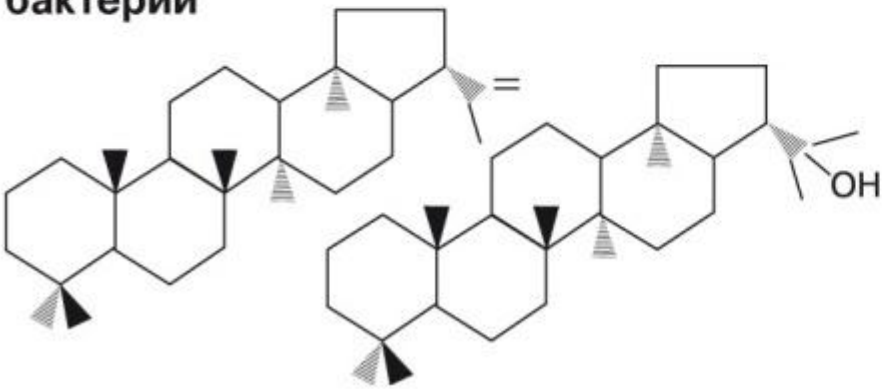
Липиды с разветвленными концами

Алкалофильные бактерии



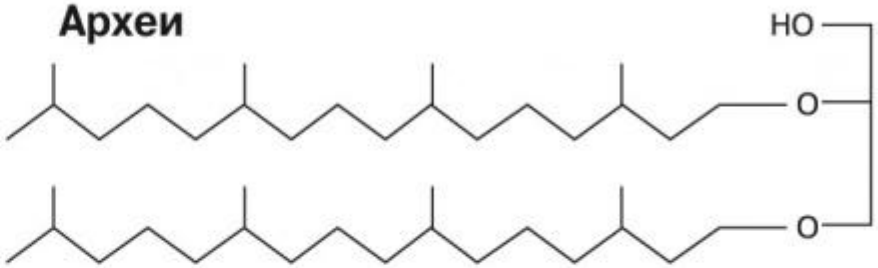
Сквален

Ацидофильные бактерии

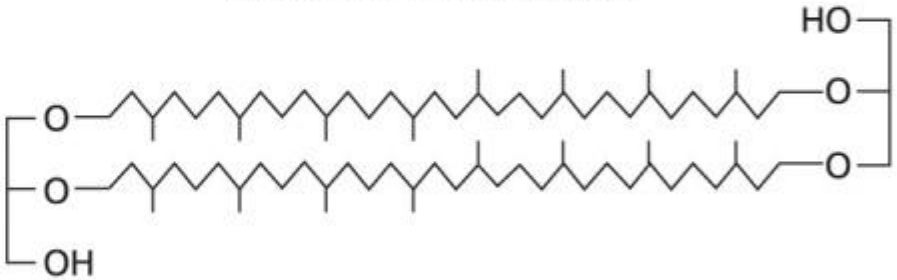


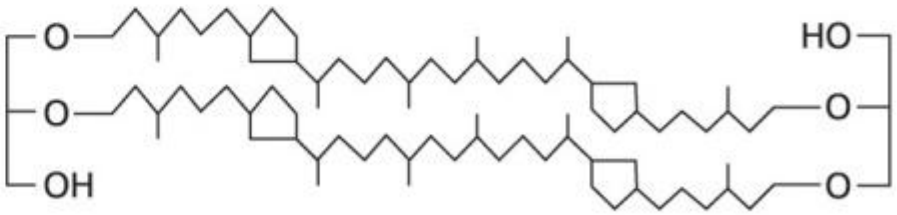
Гопаноиды

Археи



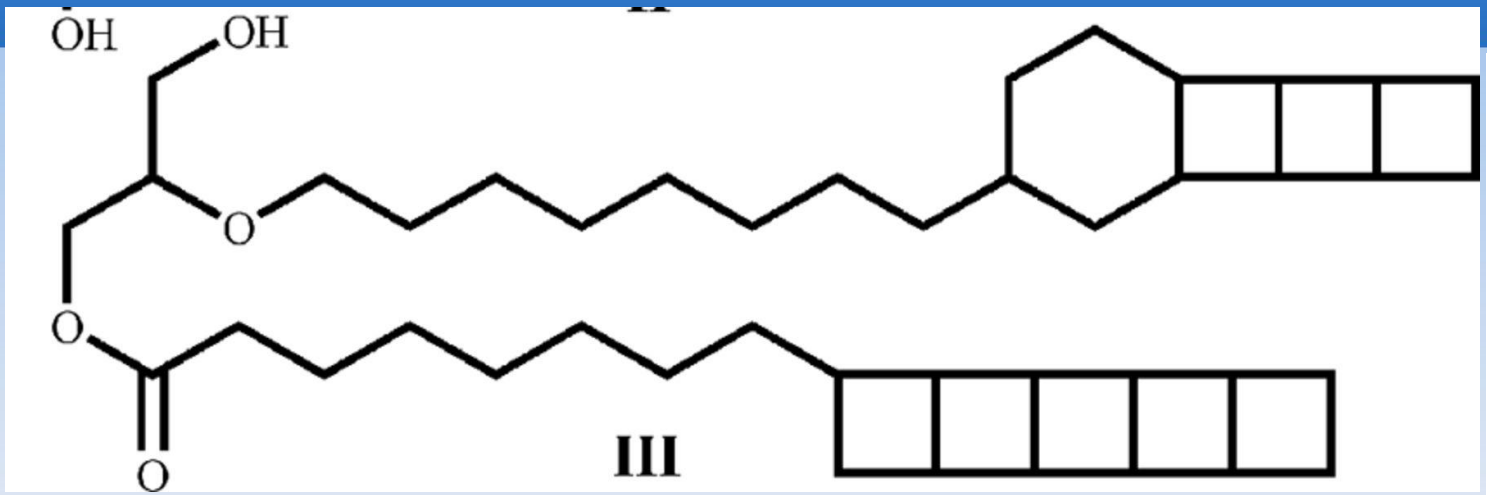
Дифтаниловые липиды

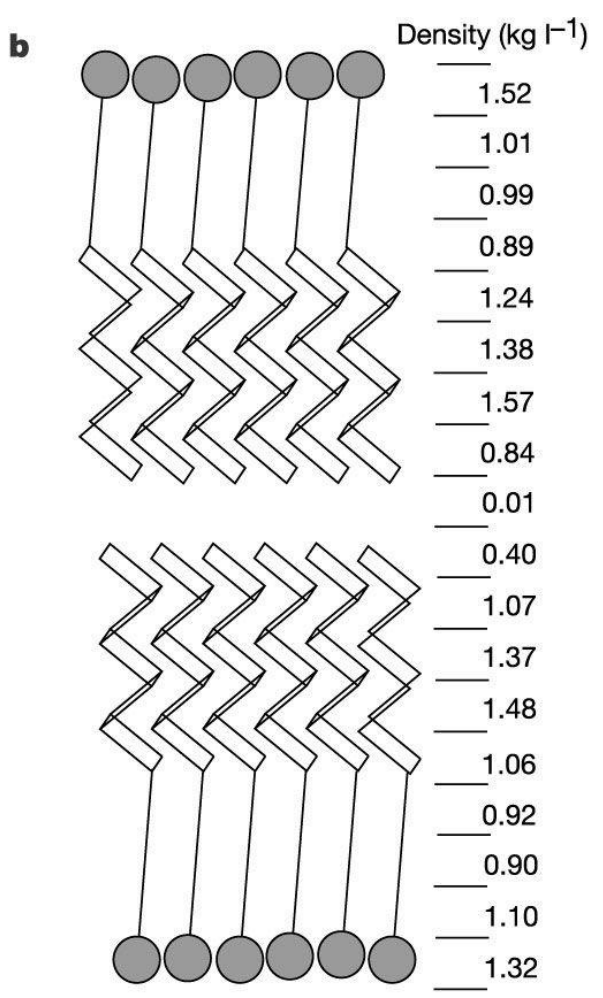


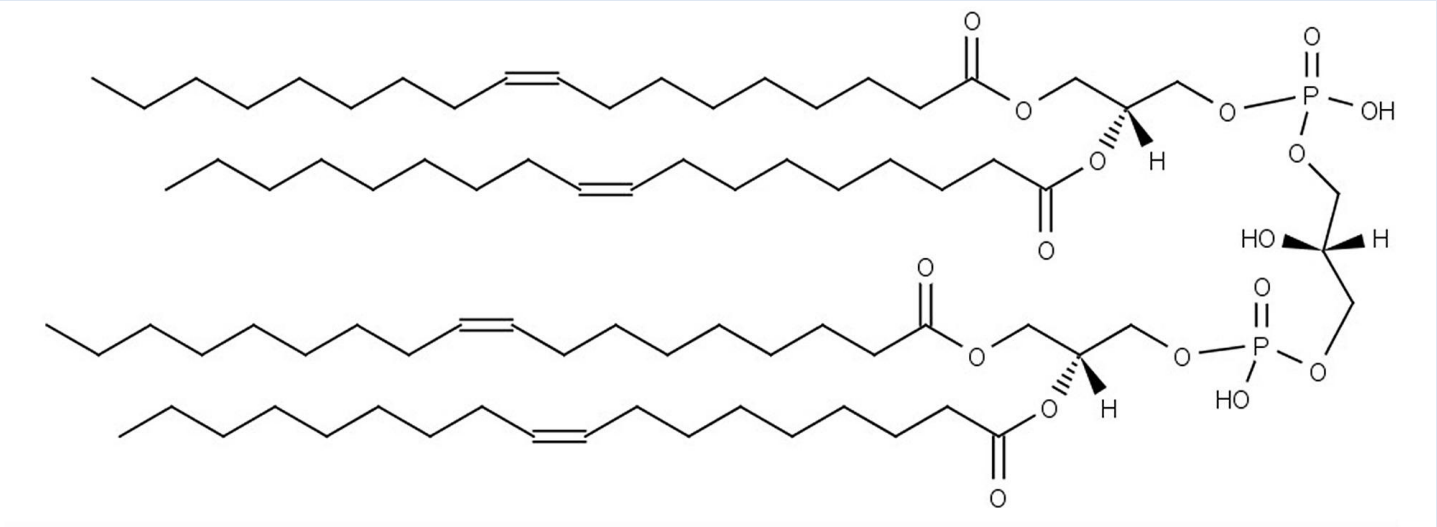


Дифтаниловые липиды, ковалентно соединенные концами жирных цепей

Больше странных липидов!



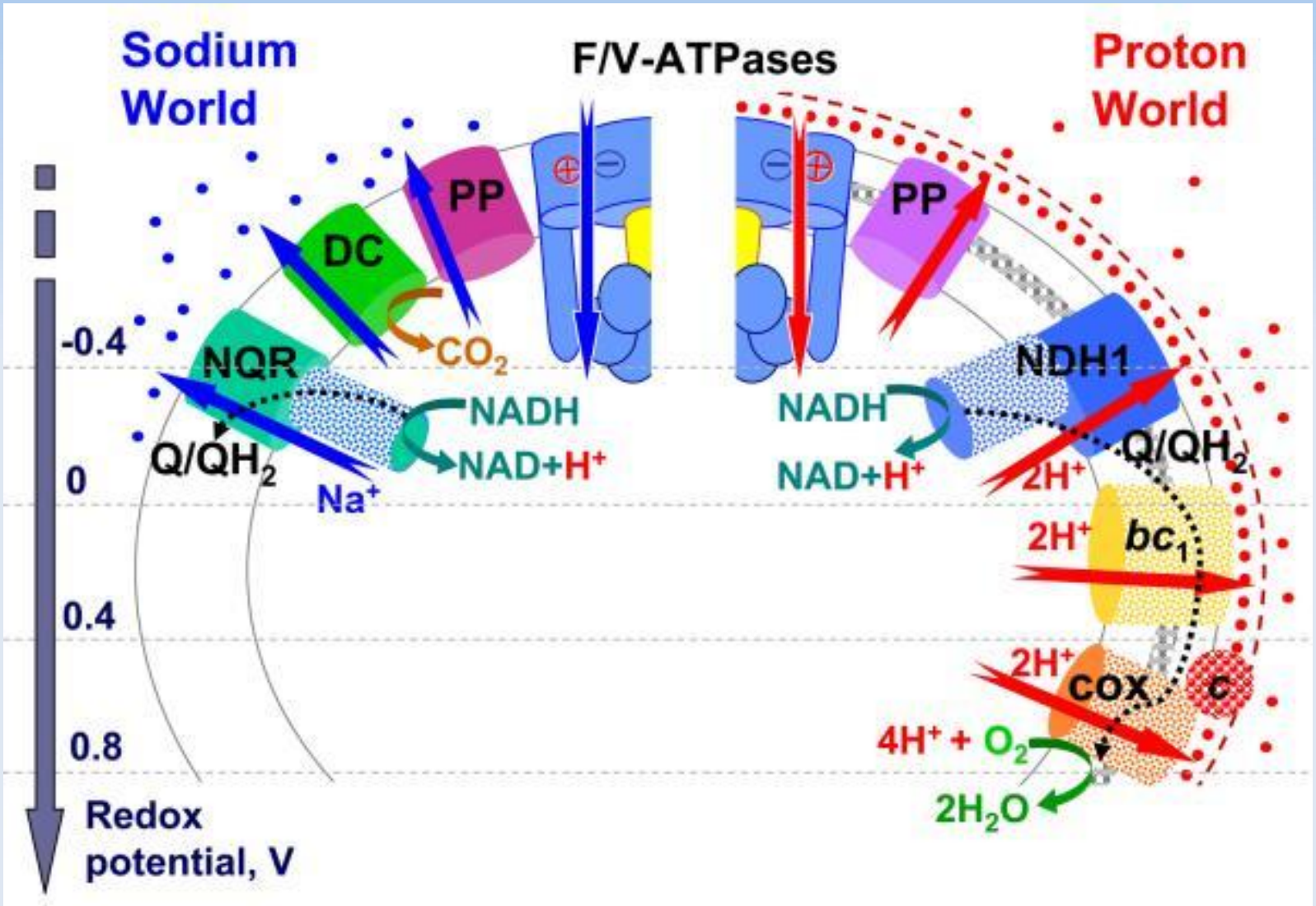




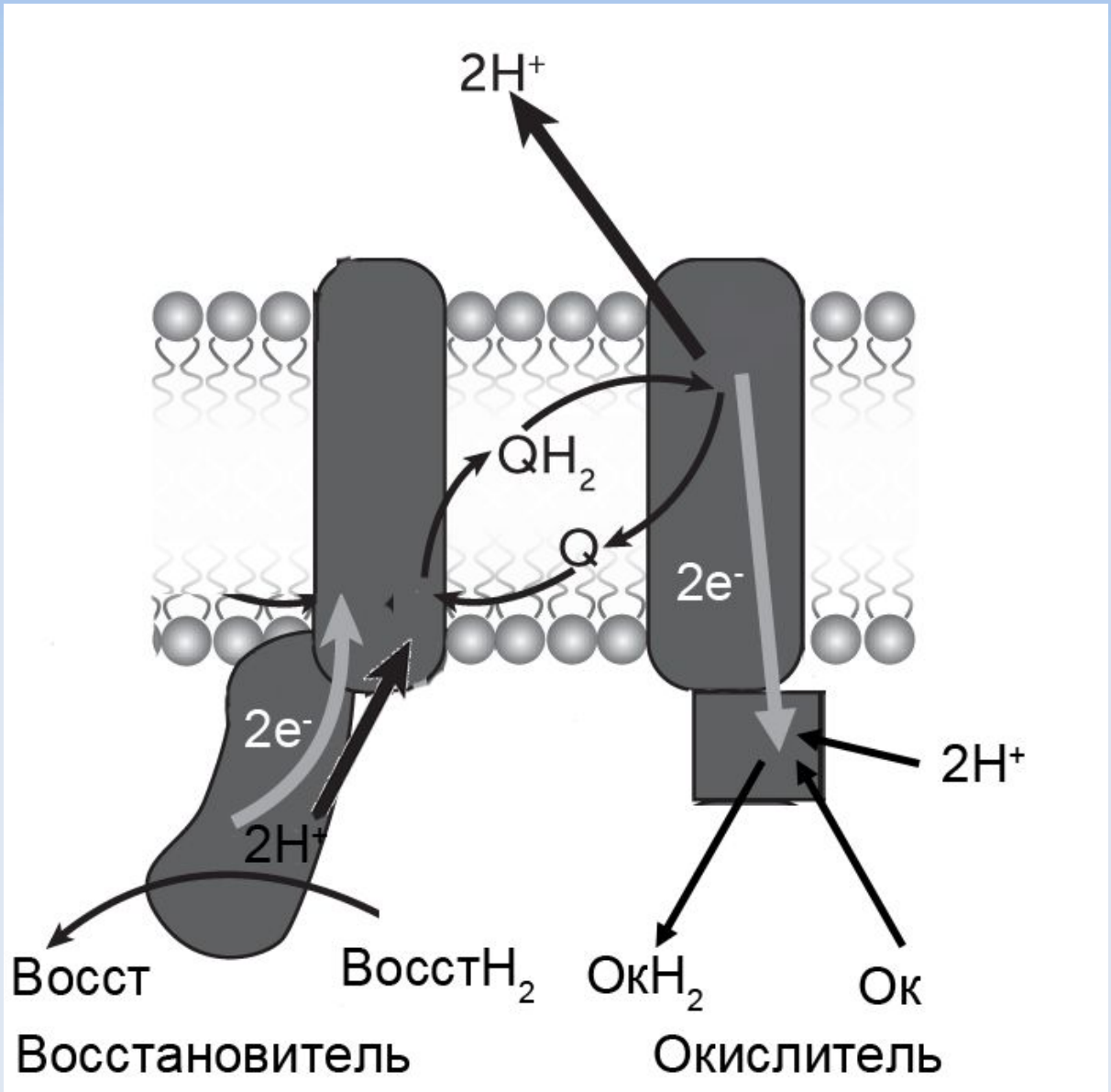
Cardiolipin

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

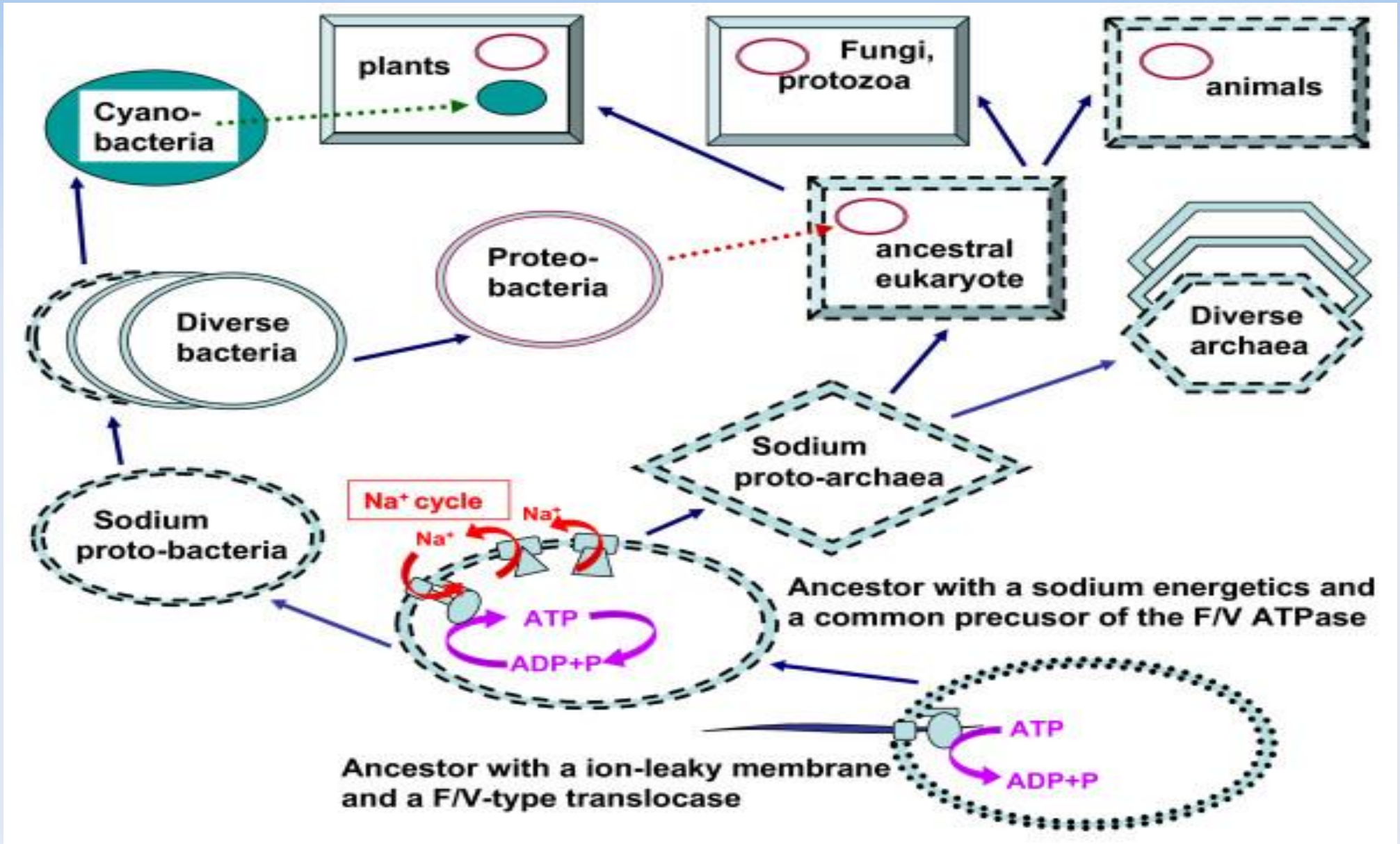
ВОЗМОЖНОСТИ ПРОТОННОЙ И НАТРИЕВОЙ ЭНЕРГЕТИКИ



Q-ЦИКЛ


2H+
QH2
Q
2e-
2e-
2H+
2H+
Восст
ВосстH2
ОкH2
Ок
Восстановитель
Окислитель

ИСТОРИЯ МЕМБРАН

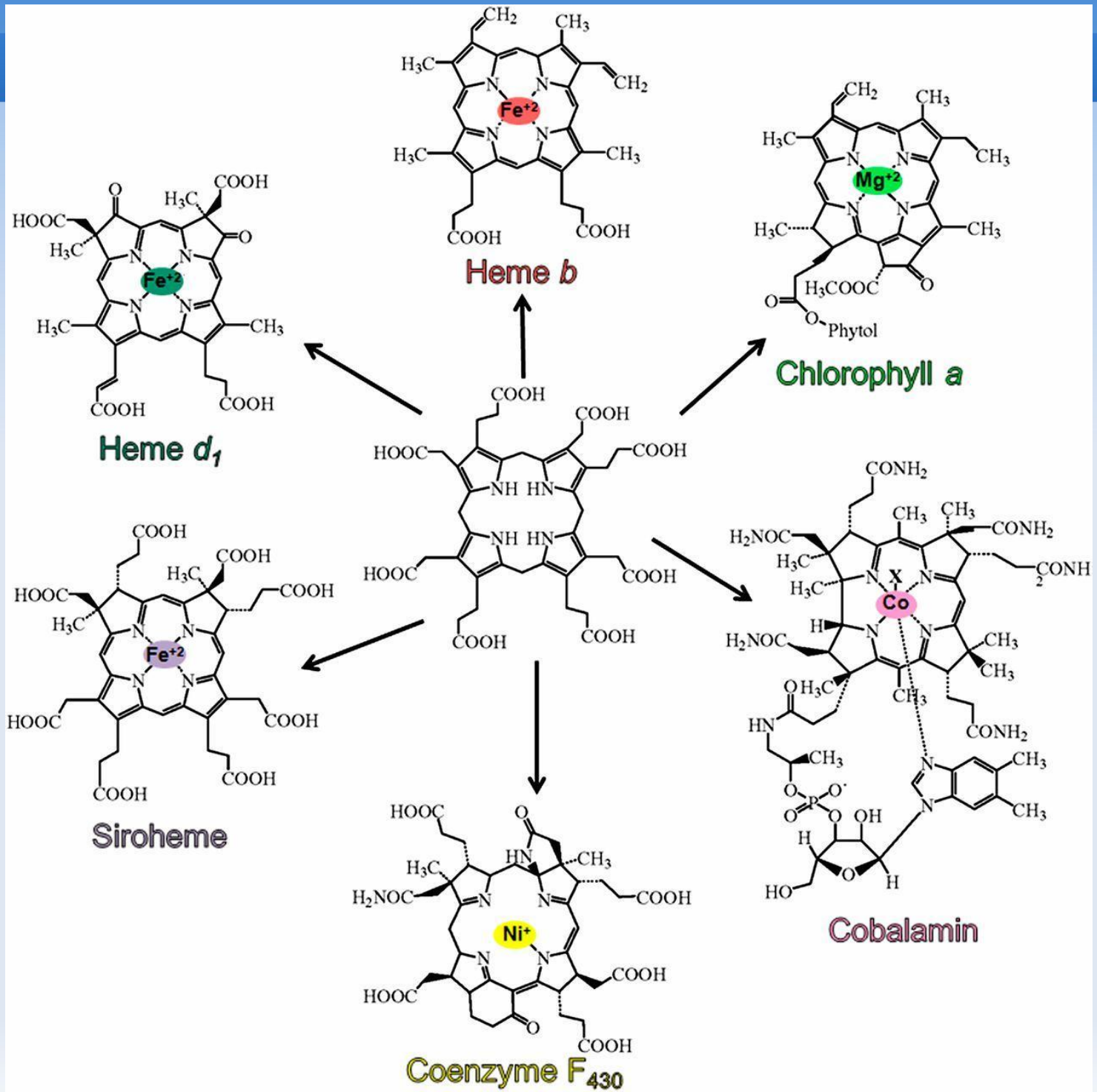


ВАРИАНТЫ АНАЭРОБНОГО МЕТАБОЛИЗМА

electron donor	source	metabolism
H2	subaerial and subaqueous volcanoes	methanogenesis, anoxygenic photosynthesis, sulphate reduction, sulphur reduction, iron reduction, acetogenesis, denitrification
H2S	subaerial and subaqueous volcanoes	anoxygenic photosynthesis, nitrate reduction
S0	subaerial volcanoes (atmospheric reactions)	anoxygenic photosynthesis, sulphur disproportionation, nitrate reduction
Fe2+	subaqueous volcanoes, weathering	anoxygenic photosynthesis, nitrate reduction
CH4	subaqueous volcanoes	anaerobic methane oxidation
NH3	subaqueous volcanoes	anammox
CH2O	subaqueous volcanoes	heterotrophic metabolisms

electron acceptor	source	metabolism
CO2	subaerial and subaqueous volcanoes	methanogenesis, anoxygenic photosynthesis, acetogenesis
CO	atmospheric reactions	acetogenesis
SO4 2-	subaerial volcanoes (atmospheric reactions)	sulphate reduction
S0	subaerial volcanoes (atmospheric reactions)	sulphur reduction
NO (NO2- and NO3-)	lightning	denitrification, anammox, nitrate reduction

СИНТЕЗ ПОРФИРИНОВ



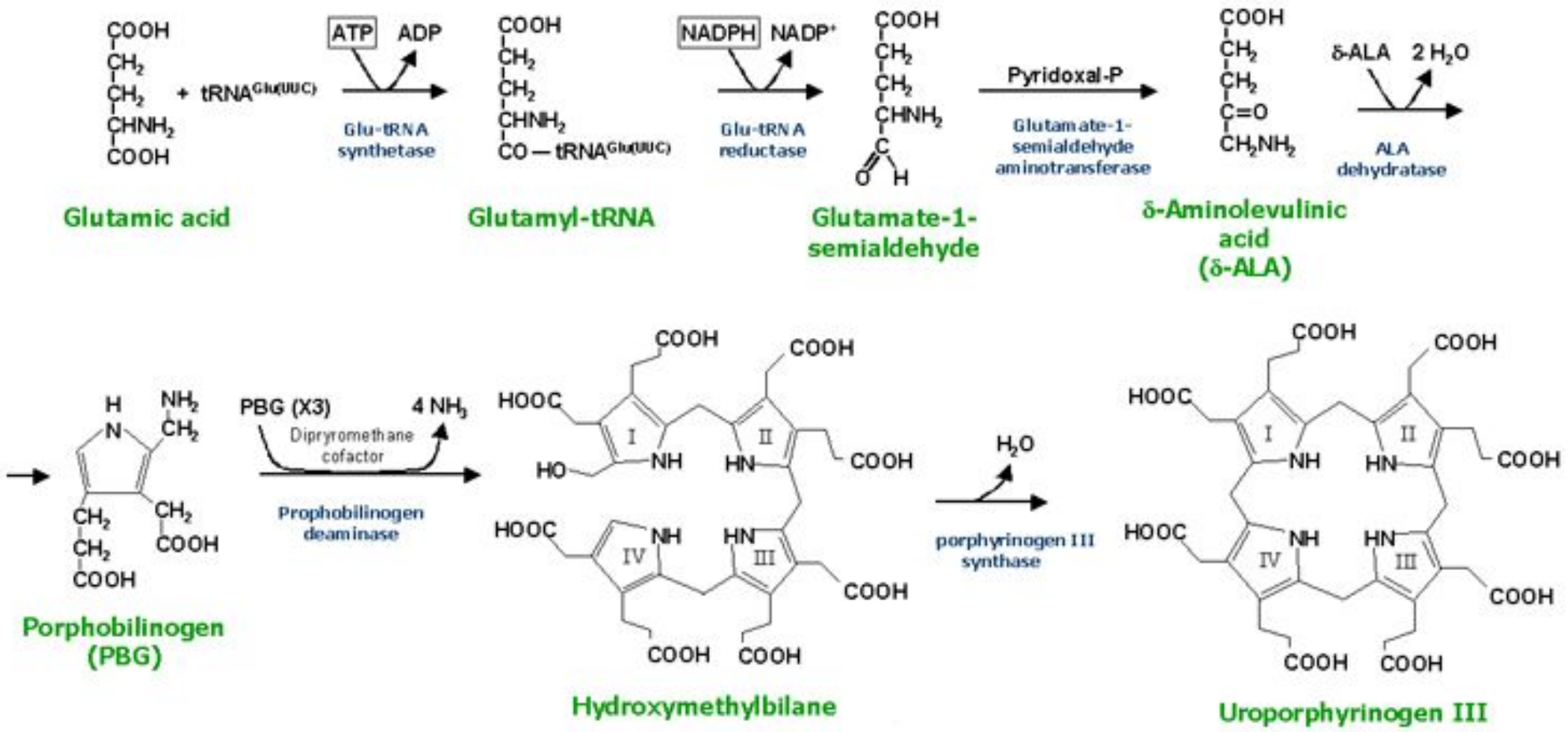
Аэробные пути:

Металл вставляется в последнюю очередь

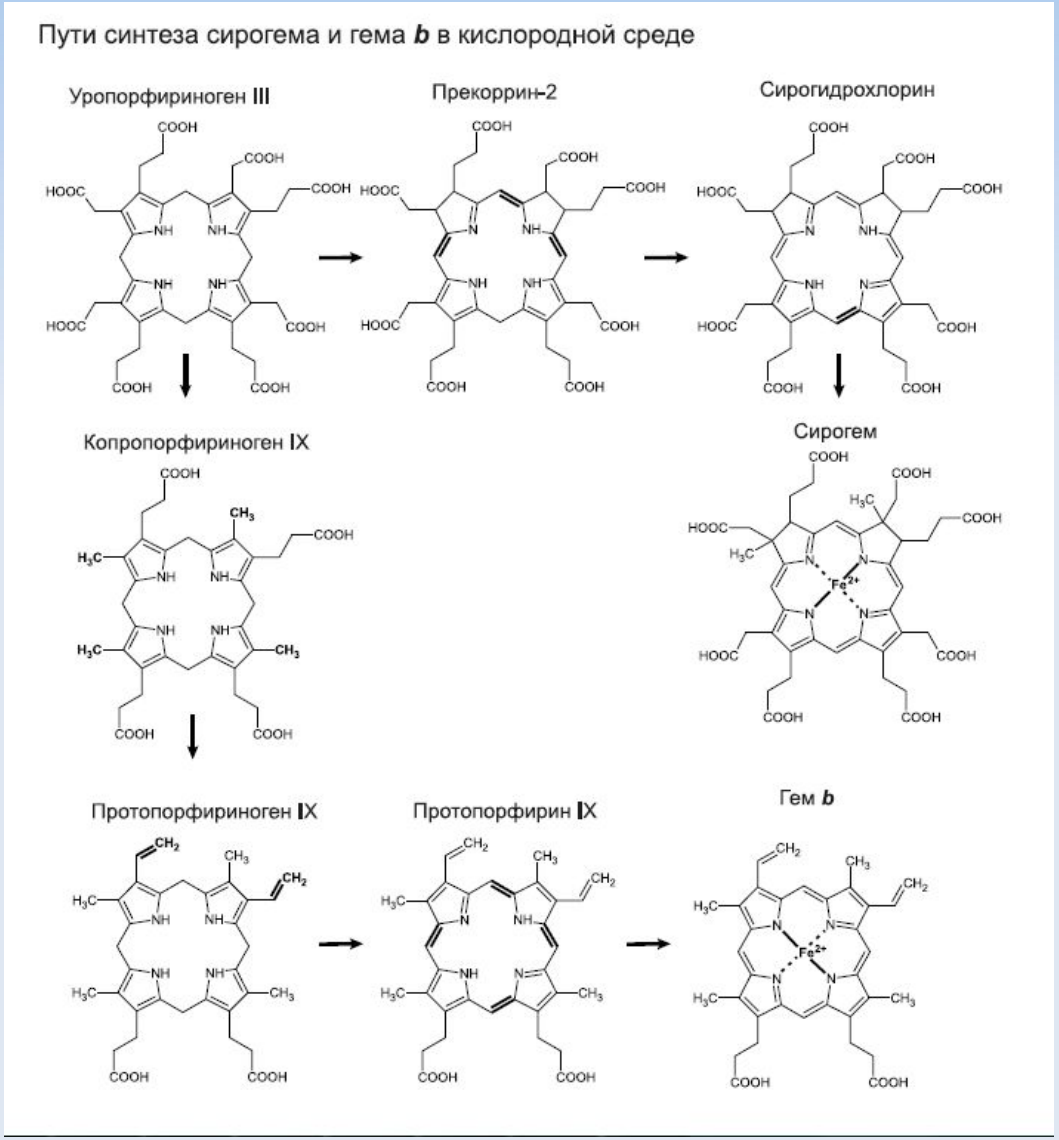
Анаэробные пути:

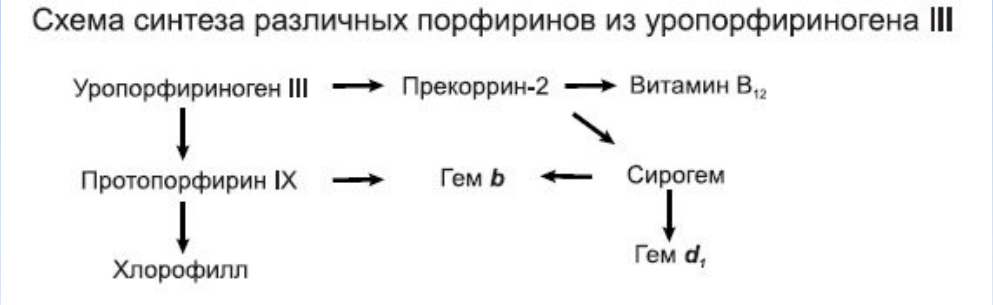
Металл вставляется на ранних этапах и направляет модификации кольца

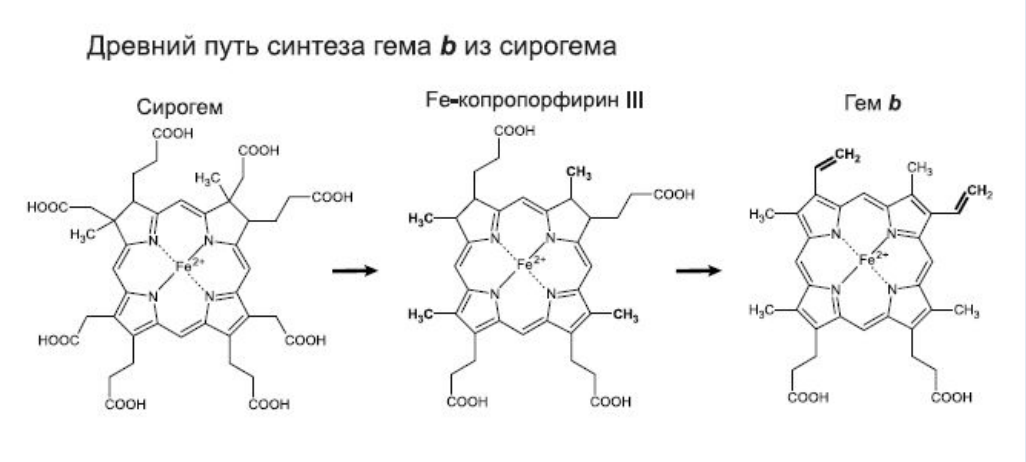
СИНТЕЗ ПОРФИРИНОВ: ОБЩАЯ ЧАСТЬ



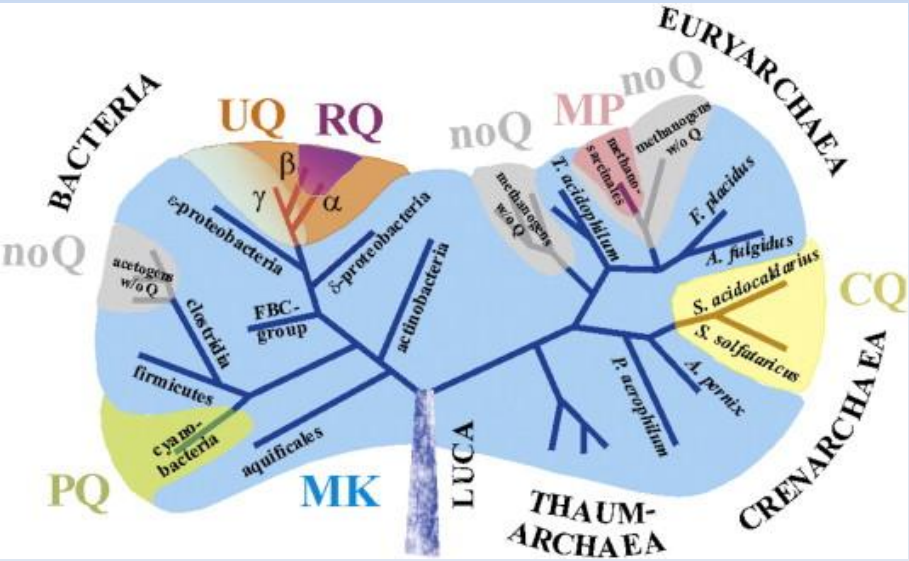
СИНТЕЗ ПОРФИРИНОВ: РАЗВЕТВЛЕНИЕ ОТ УРОПОРФИРИНОГЕНА III



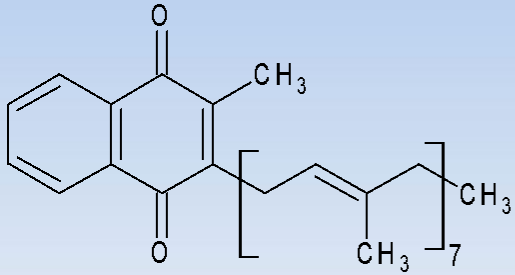




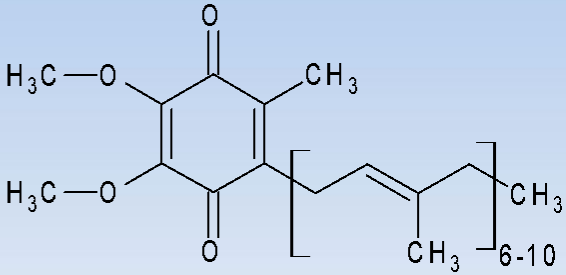
ЭВОЛЮЦИЯ ХИНОНОВ



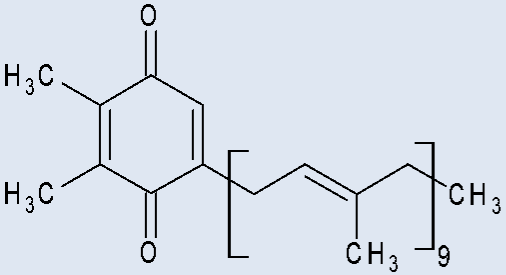
Менахинон



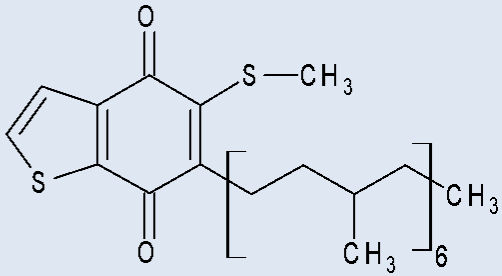
Убихинон



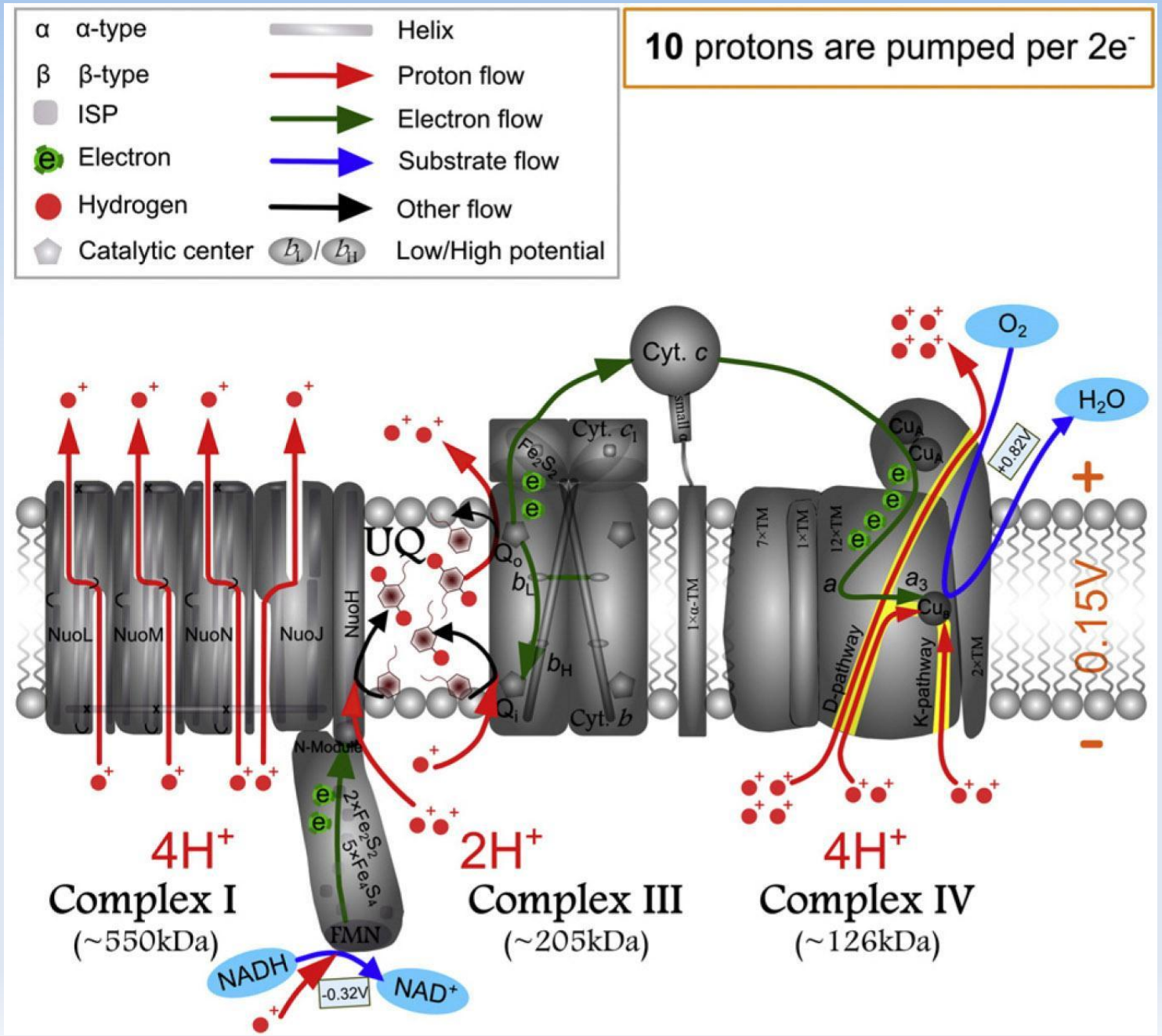
Пластохинон



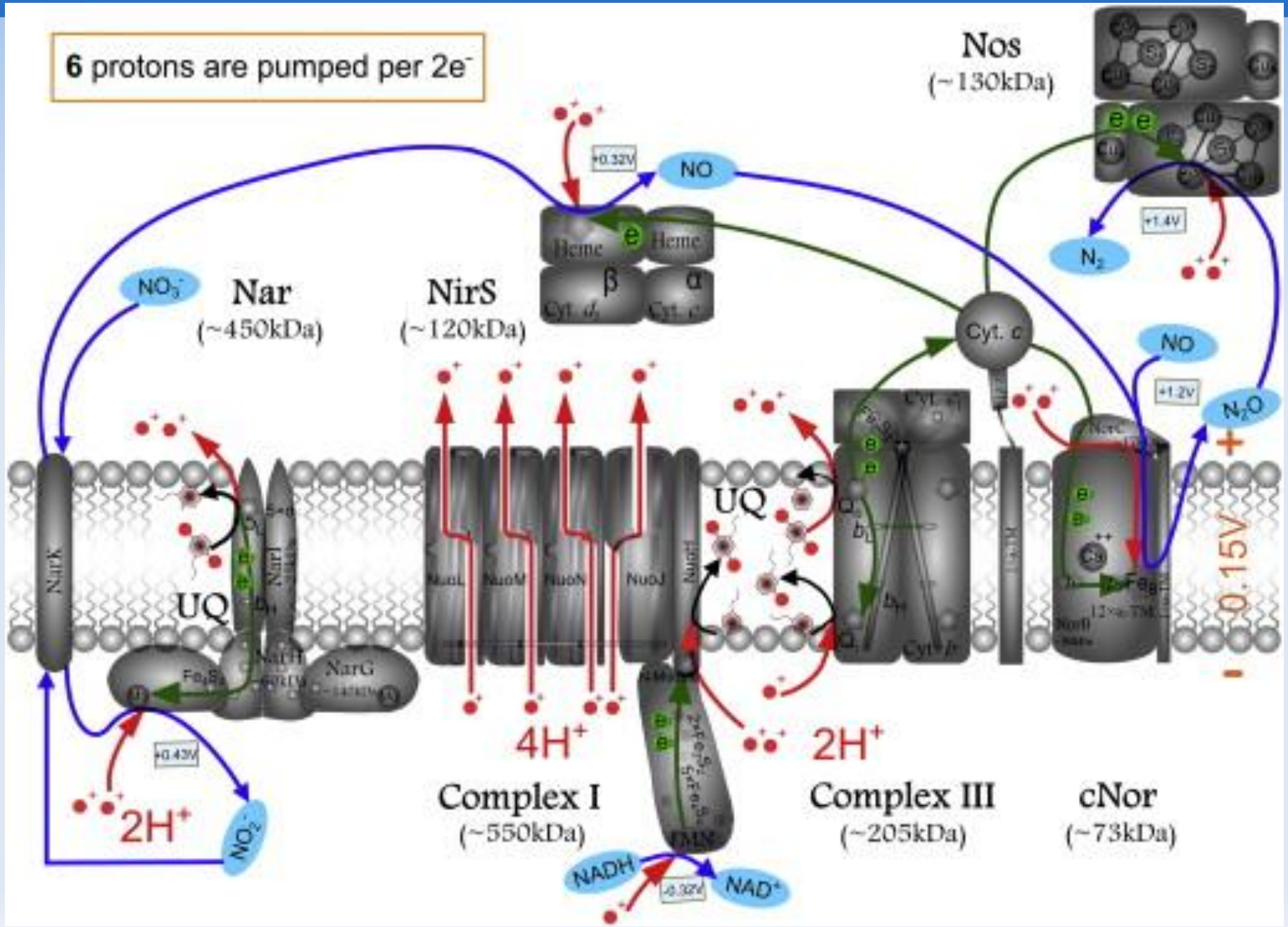
Кальдареллахинон



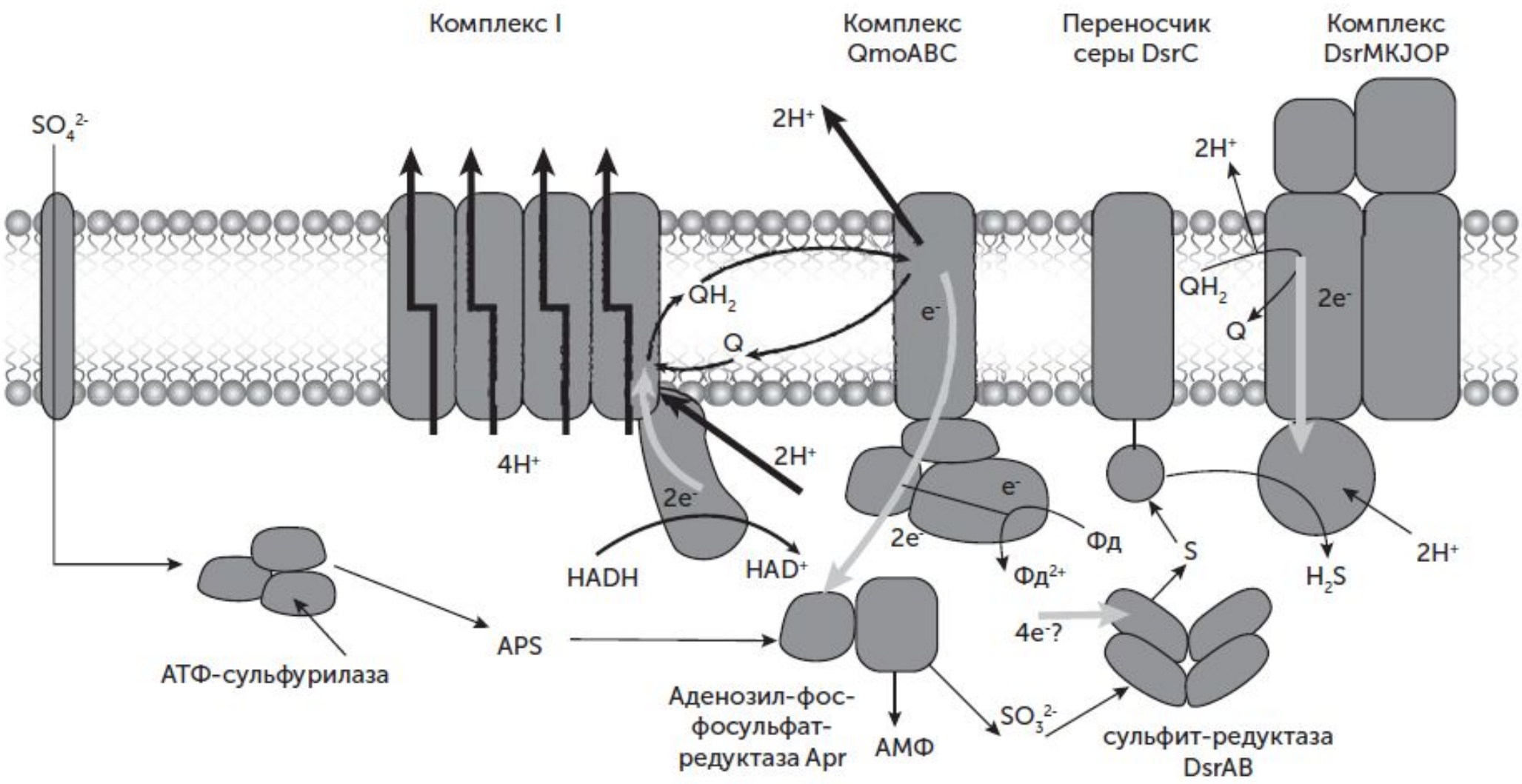
ЭЛЕКТРОН-ТРАНСПОРТНАЯ ЦЕПЬ КИСЛОРОДНОГО ДЫХАНИЯ



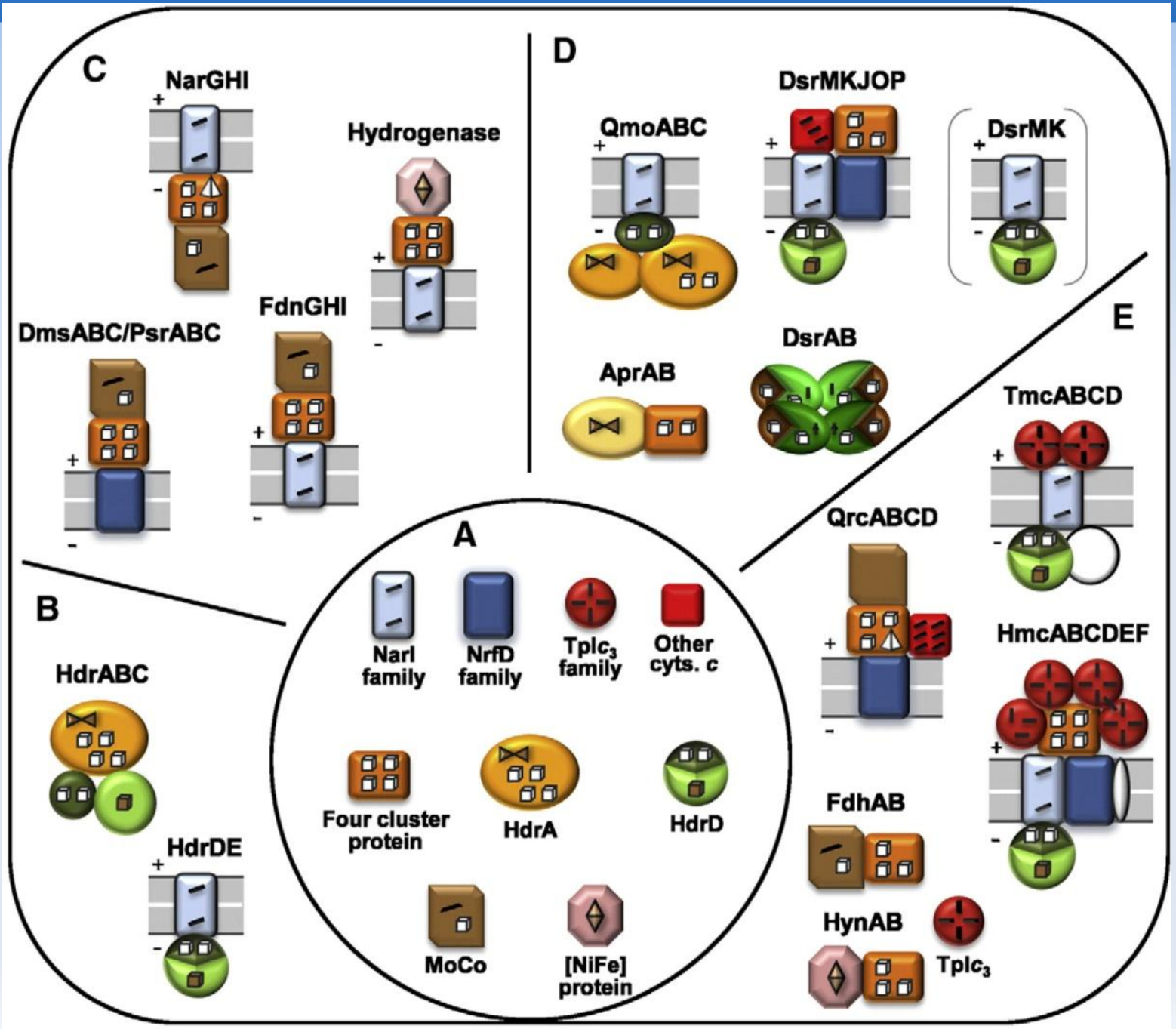
ЭЛЕКТРОН-ТРАНСПОРТНАЯ ЦЕПЬ НИТРАТНОГО ДЫХАНИЯ



ЭЛЕКТРОН-ТРАНСПОРТНАЯ ЦЕПЬ СУЛЬФАТНОГО ДЫХАНИЯ

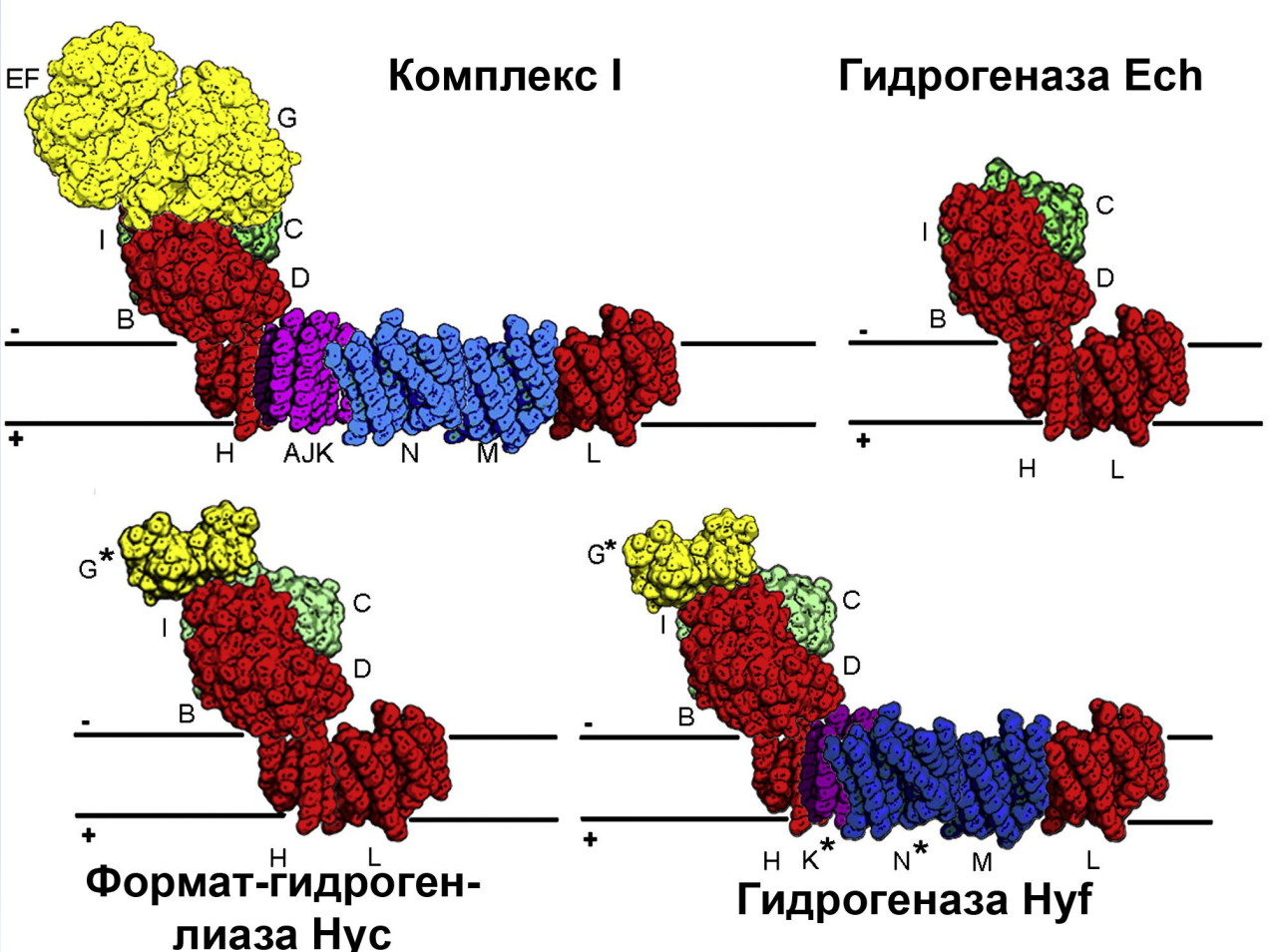


МОДУЛЬНАЯ СТРУКТУРА ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ



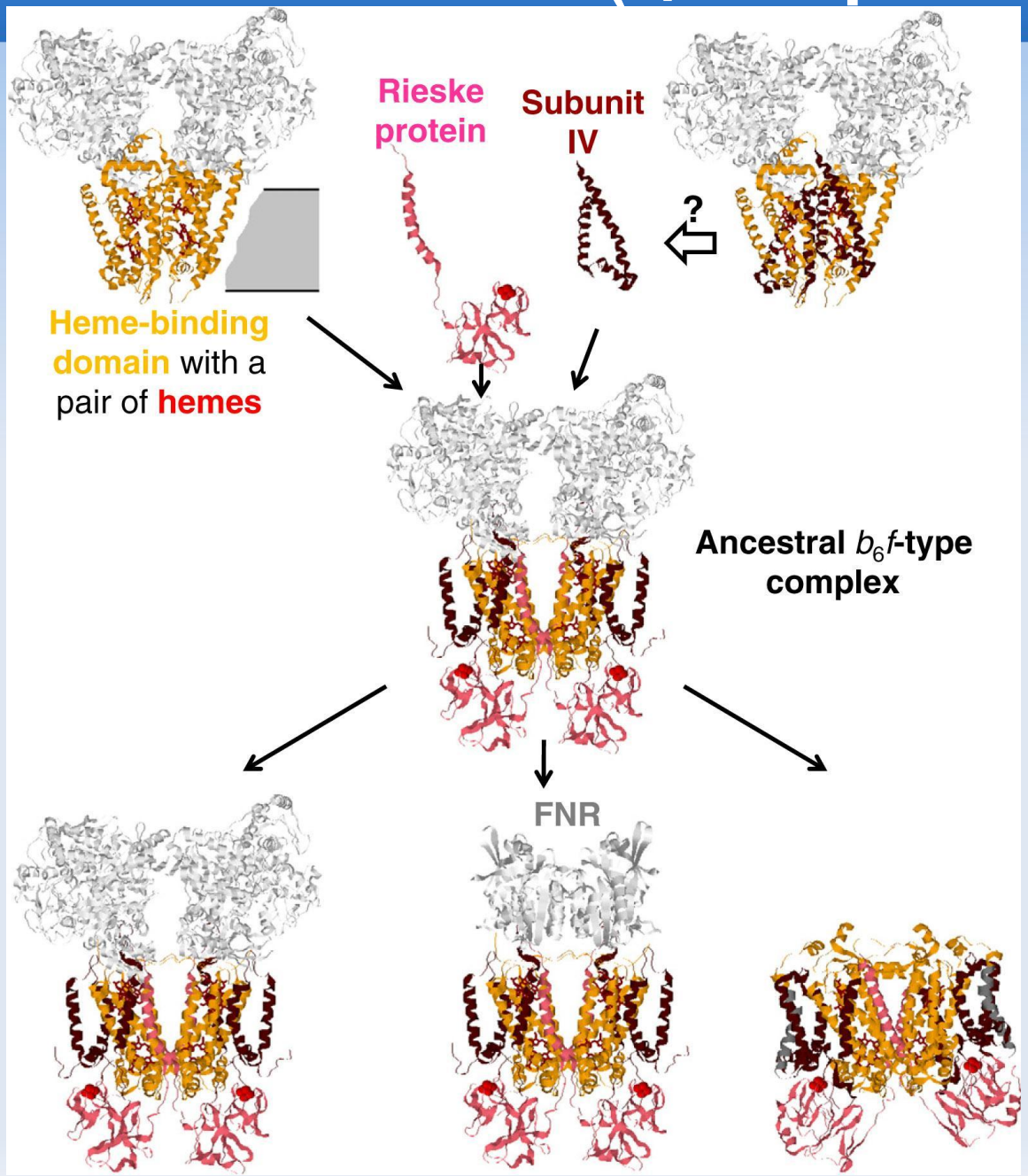
ПРОИСХОЖДЕНИЕ КОМПЛЕКСА I (NADH-дегидрогеназа)

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



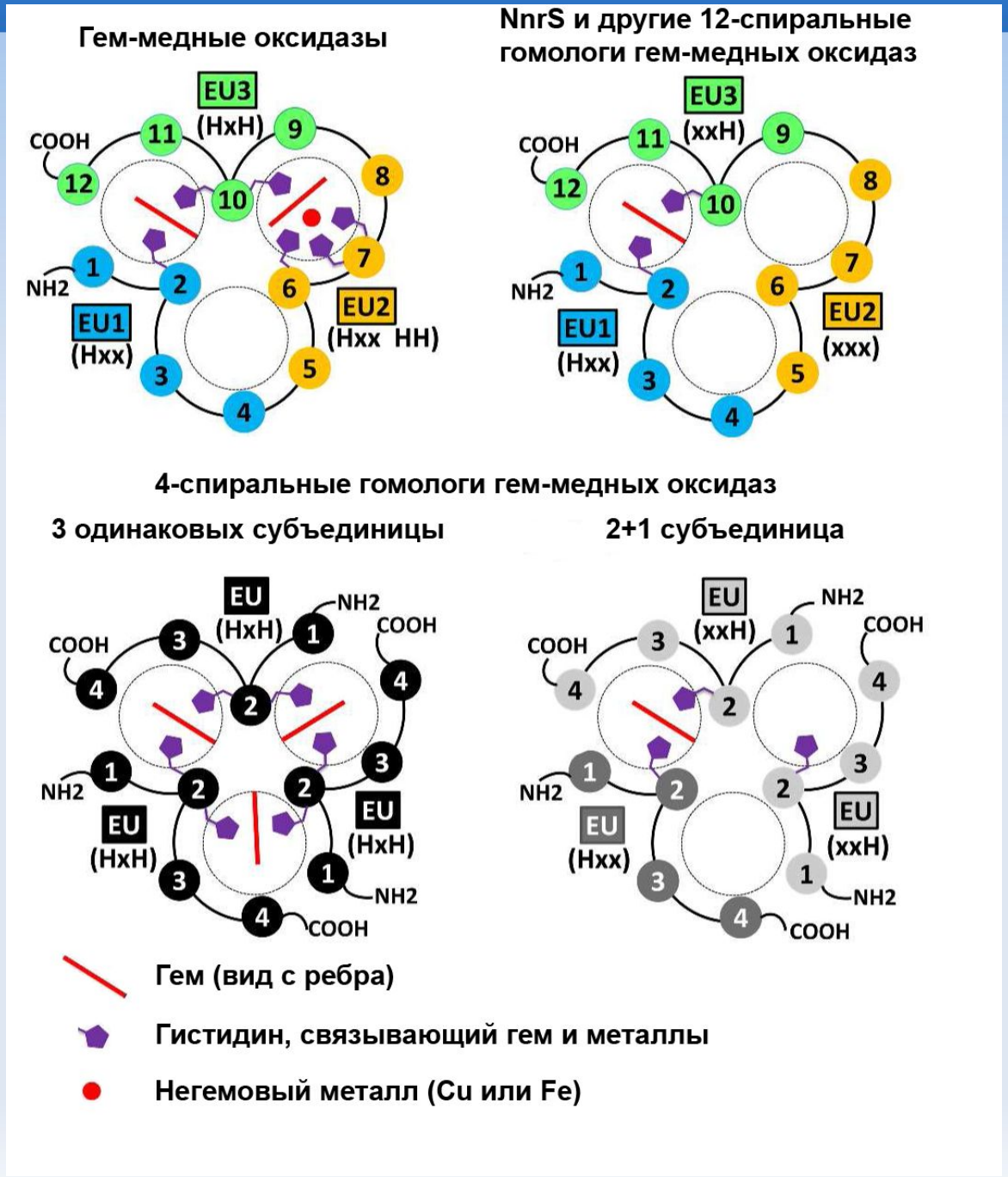
- Субъединица G комплекса I – инактивированная формат-дегидрогеназа
- Субъединица D – инактивированная гидрогеназа

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КОМПЛЕКСА III (цитохром bc_1)



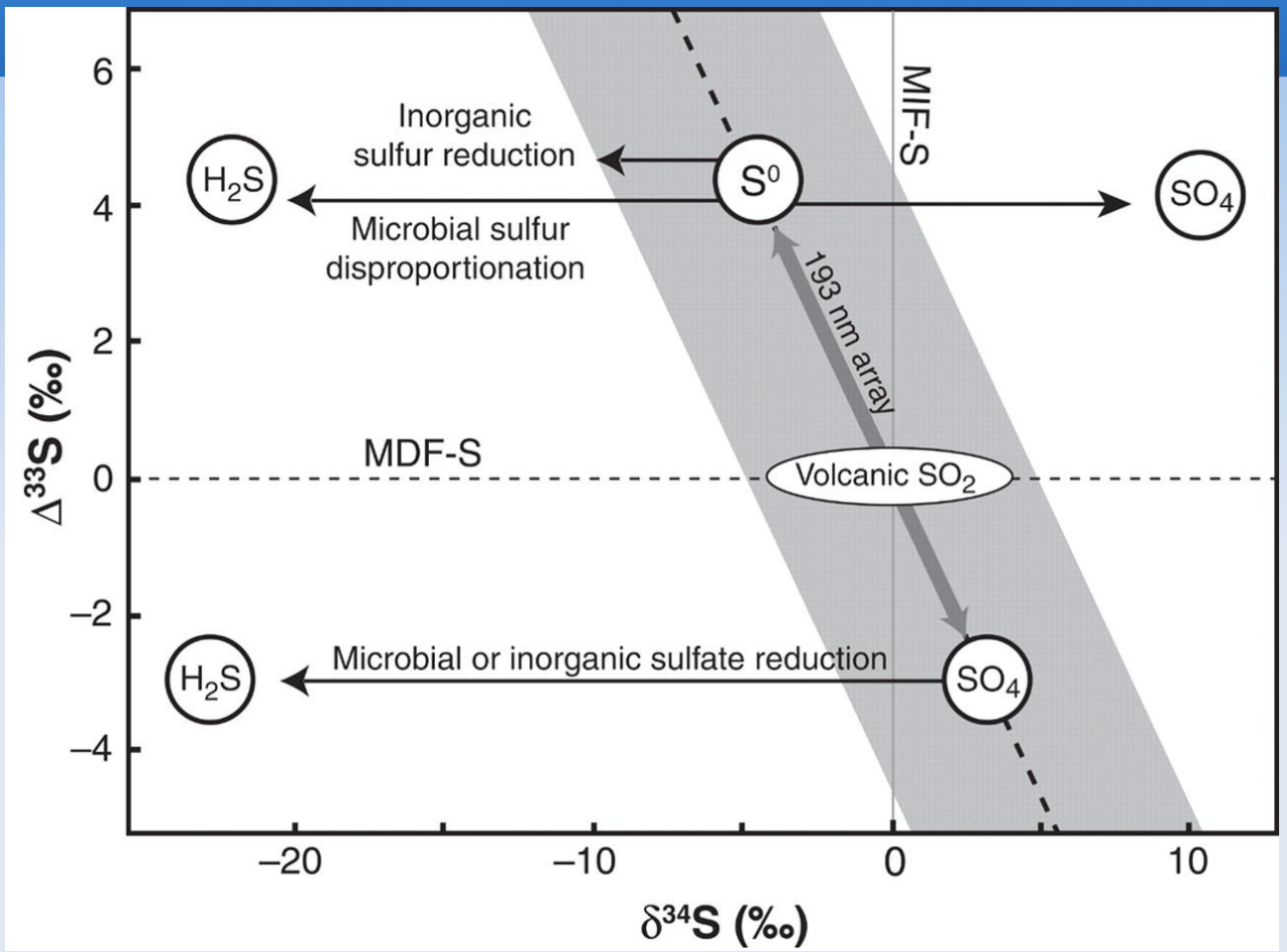
- Обеспечивает разветвление электронного тока для более полного использования редокс-потенциала сильных окислителей
- Комплексы bc1 работают в дыхании, родственные b6f – в фотосинтезе, на филогенетическом дереве они перемешаны.
- В комплексах b6f – короткий 4-спиральный цитохром b с 2 гемами b и 4-спиральный белок PetD с хлорофиллом, каротином и гемом c.
- В комплексах bc1 длинный 8-спиральный цитохром b – продукт слияния короткого цитb и PetD, хлорофилла и каротина нет

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КОМПЛЕКСА IV (цитохром-с-оксидаза)



- 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
- CO2, 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)