

**Ποικιλότητα
των
Αρχαίων**

- Τα κύρια χαρακτηριστικά των αρχαίων περιλαμβάνουν την απουσία πεπτιδογλυκάνης από τα κυτταρικά τοιχώματα και την παρουσία αιθεροσυνδεδεμένων λιπιδίων και πολύπλοκων RNA πολυμερασών.
- Το φυλογενετικό δέντρο των αρχαίων διχάζεται στα παρακάτω φύλα:
 1. Ευρυναρχαιωτικά,
 2. Κρεναρχαιωτικά,
 3. Θαυμαρχαιωτικά,
 4. Κοραρχαιωτικά, και
 5. Νανοαρχαιωτικά.

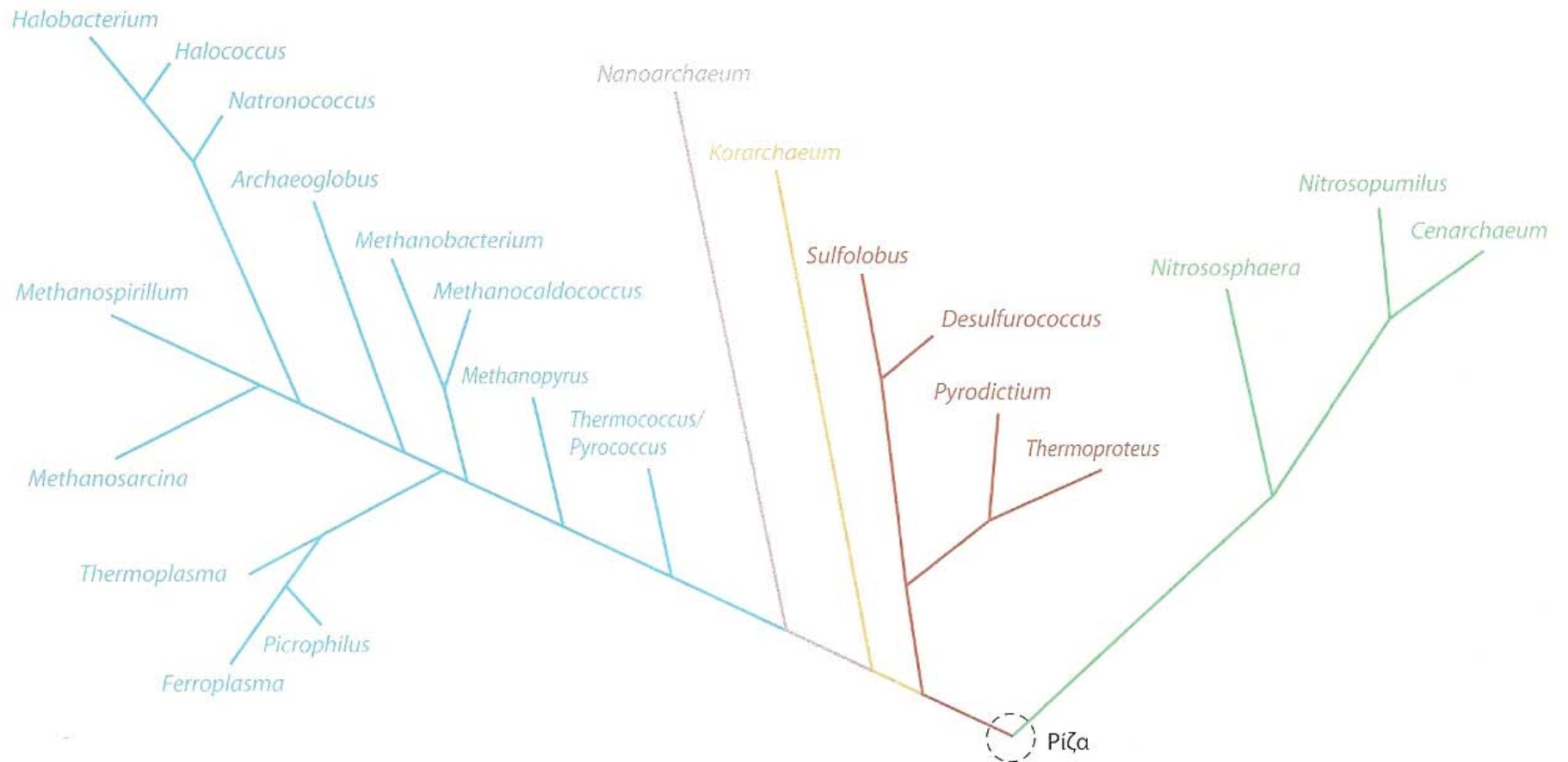
Ευρυαρχαιωτικά

Νανοαρχαιωτικά

Κοραρχαιωτικά

Κρεναρχαιωτικά

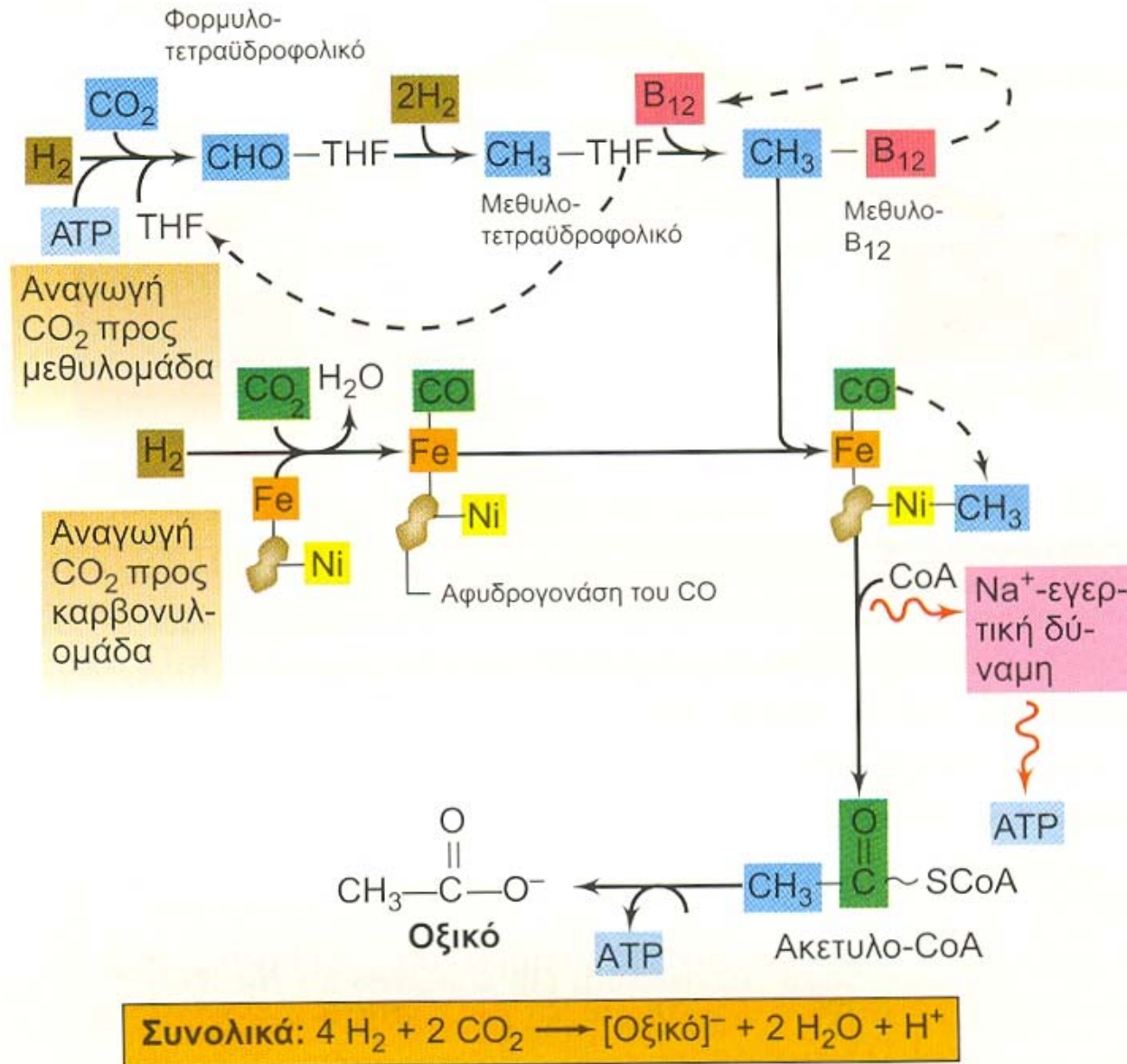
Θαυμαρχαιωτικά



Σχ.254. Φυλογενετικό δέντρο των αρχαίων βάσει συγκρίσεων γονιδιωμάτων ριβοσωματικών πρωτεϊνών.

- Τα αρχαία περιλαμβάνουν υπερθερμόφιλα είδη (μερικά ευδοκιμούν στις υψηλότερες θερμοκρασίες στις οποίες μπορεί να αναπτυχθεί ζωή).
- Πολλά υπερθερμόφιλα είναι χημειολιθοτροφικοί αυτότροφοι οργανισμοί, και επειδή στα ενδιαίτημά τους δεν υπάρχουν φωτοσυνθετικά είδη, αποτελούν τους μόνους πρωτογενείς παραγωγούς σε αυτά τα αφιλόξενα περιβάλλοντα.
- Τα υπερθερμόφιλα αρχαία διαθέτουν «αργά εξελικτικά ρολόγια», καθώς δεν έχουν απομακρυνθεί σημαντικά από τον υποθετικό πρόγονο όλων των ζώντων οργανισμών.
- Αντίθετα, οι ψυχρόφιλοι συγγενείς των υπερθερμόφιλων αρχαίων καταλαμβάνουν μακρύτερους κλάδους στο δέντρο (πρόκειται για οργανισμούς που εξελίσσονται ταχύτερα).
- Τα **Ευρυαρχαιωτικά** αποτελούν μια ετερόκλητη ομάδα των αρχαίων, καθώς πολλά από αυτά ζουν σε ακραία περιβάλλοντα.
- Περιλαμβάνουν τα **ακραία αλόφιλα** (κατά κύριο λόγο υποχρεωτικώς αερόβια) και τα **μεθανιογόνα αρχαία** (υποχρεωτικώς αναερόβια).

- Άλλες ομάδες των Ευρυαρχαιωτικών είναι τα υπερθερμόφιλα ***Thermococcus*** και ***Pyrococcus*** αλλά και ο «γυμνός» (χωρίς κυτταρικό τοίχωμα) προκαρυώτης ***Thermoplasma*** (φαινοτυπικά παρόμοιος με τα βακτηριακά μυκοπλάσματα).
- Αρκετά αρχαία είναι χημειοργανοτροφικά.
- Ο χημειοργανοτροφικός μεταβολισμός στα περισσότερα αρχαία συντελείται μάλλον με την εισαγωγή ηλεκτρονίων από οργανικούς ηλεκτρονιοδότες σε μια αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων που οδηγεί στην αναγωγή O_2 , S^0 ή κάποιου άλλου ηλεκτρονιοδέκτη με ταυτόχρονη εμφάνιση πρωτονιοκίνητης δύναμης που προάγει την παραγωγή ATP.
- Η οξείδωση της οξικής ομάδας προς CO_2 γίνεται είτε μέσω του κύκλου του κιτρικού οξέος (ή μικρή παραλαγή της σειράς των αντιδράσεων), είτε μέσω της αντίστροφης οδού του ακέτυλο-CoA.



Σχ.255. Η οδός του ακέτυλο-CoA.

- Σε ορισμένα αρχαία υπάρχουν αλυσίδες μεταφοράς ηλεκτρονίων (περιλαμβάνουν κυτοχρώματα α , b και c).
- Η χημειολιθοτροφία είναι επίσης διαδεδομένη στα αρχαία, με το H_2 ως συνήθη δότη ηλεκτρονίων.
- Η αυτοτροφία είναι ευρέως διαδεδομένη μεταξύ των αρχαίων.
- Το CO_2 ενσωματώνεται μέσω της οδού του ακέτυλο-CoA ή τροποποιημένης μορφής της, μέσω αντίστροφου κύκλου του κιτρικού οξέος ή μέσω του κύκλου του Calvin (γονίδια που κωδικοποιούν πολύ θερμοσταθερές δομές του ενζύμου καρβοξυλάση της διφωσφορικής ριβουλόζης (Rubisco) έχουν απομονωθεί από το μεθανιογόνο *Methanocaldococcus jannaschii*).

Ευρυαρχαιωτικά

Ακραία αλόφιλα αρχαία

Κυριότερα γένη: *Halobacterium*, *Haloferax*, *Natronobacterium*

- Τα ακραία αλόφιλα αρχαία είναι μια ανομοιογενής ομάδα προκαρυωτών που ζουν σε περιβάλλοντα με πολύ υψηλή αλατότητα (δεξαμενές αλυκών, φυσικές αλατούχες λίμνες, τεχνητά ενδαιτήματα υψηλής αλατότητας, κλπ).
- Ο όρος ακραίο αλόφιλο υποδηλώνει ότι οι μικροοργανισμοί έχουν πολύ υψηλές απαιτήσεις σε αλάτι, που σε μερικές περιπτώσεις αγγίζει τα όρια του κορεσμού.
- Ακραίο αλόφιλο θεωρείται ένας οργανισμός που απαιτεί τουλάχιστον 1.5M (περίπου 9%) NaCl για να αναπτυχθεί.
- Τα περισσότερα είδη απαιτούν 2-4M (12-23%) NaCl για την άριστη ανάπτυξή τους.
- Σχεδόν όλα τα ακραία αλόφιλα μπορούν να αναπτύσσονται σε 5.5M (32%, όριο κορεσμού) NaCl.



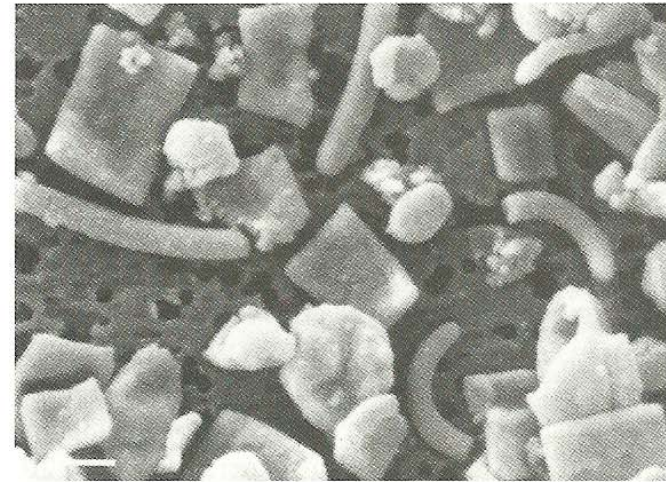
(α)



(β)



(γ)



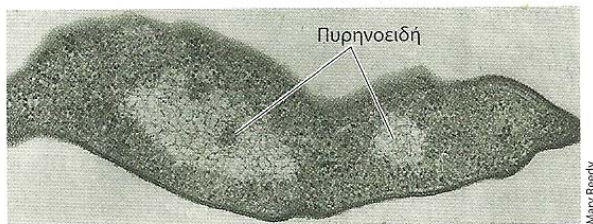
(δ)

Σχ.256. Ενδιαjitήματα αλόφιλων αρχαίων. (α) Μεγάλη Αλμυρή Λίμνη (Utah, ΗΠΑ). (β) Περιοχή κοντά στον Κόλπο του Αγ. Φραγκίσκου (California, ΗΠΑ). Το ερυθρό χρώμα οφείλεται στις βακτηριορουμπερίνες και στη βακτηριοροδοψίνη των αλόφιλων αρχαίων. (γ) Η λίμνη Hamara, στο Wadi El Natroun της Αιγύπτου (pH: 10). (δ) Αλόφιλα βακτήρια και τετράγωνα αρχαία σε δείγμα αλυκής της Ισπανίας.

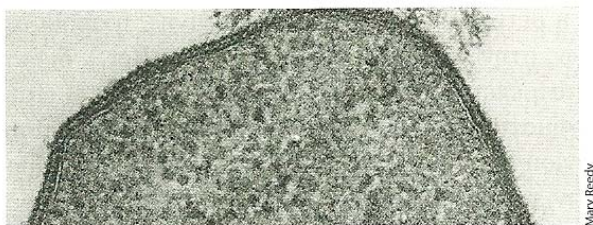
- Τα ακραία αλόφιλα αρχαία είναι Gram (-), αναπαράγονται με διχοτόμηση και δεν παράγουν ανθεκτικά σπόρια.
- Τα περισσότερα είναι μη αυτοκινούμενα, αλλά ορισμένα κινούνται ελαφρώς με τη βοήθεια μαστιγίων.
- Τα ακραία αλόφιλα αρχαία είναι χημειοργανοτροφικά και τα περισσότερα είδη υποχρεωτικώς αερόβια, χρησιμοποιώντας αμινοξέα και οργανικά οξέα ως πηγές ενέργειας, ενώ απαιτούν αρκετούς αυξητικούς παράγοντες (κυρίως βιταμίνες) για την άριστη ανάπτυξή τους.
- Λίγα οξειδώνουν υδατάνθρακες αερόβια.
- Δεν επιτελούν ζύμωση σακχάρων.

- Το *Halobacterium* απαιτεί για την ανάπτυξή του μεγάλες ποσότητες νατρίου.
- Οι απαιτήσεις του σε Na^+ δεν μπορούν να ικανοποιηθούν μέσω υποκατάστασής του από άλλο ιόν (ακόμα και από το χημικά συγγενές ιόν K^+).
- Οι μικροοργανισμοί ανταπεξέρχονται στις ωσμωτικές δυνάμεις που αναπτύσσονται σε περιβάλλον υψηλής συγκέντρωσης διαλυτών μέσω συσσώρευσης ή σύνθεσης οργανικών ενώσεων στο εσωτερικό του κυττάρου (**συμβατές διαλυμένες ουσίες**).
- Ως συμβατή διαλυμένη ουσία, τα κύτταρα του *Halobacterium* αντλούν μεγάλες ποσότητες K^+ στο κυτταρόπλασμα, έτσι ώστε η συγκέντρωση του K^+ μέσα στο κύτταρο να είναι σημαντικά υψηλότερη από τη συγκέντρωση Na^+ στο περιβάλλον.
- Το κυτταρικό τοίχωμα του *Halobacterium* αποτελείται από γλυκοπρωτεΐνες και σταθεροποιείται με Na^+ , τα οποία προσδένονται στην εξωτερική επιφάνειά του και είναι απολύτως απαραίτητα για τη διατήρηση της ακεραιότητας του κυττάρου.

- Όταν δεν υπάρχει αρκετό Na^+ , το κυτταρικό τοίχωμα θραύεται και το κύτταρο λύεται, λόγω της υψηλής περιεκτικότητας όξινων αμινοξέων (ασπαρτικό και γλουταμινικό) στη γλυκοπρωτεΐνη του κυτταρικού τοιχώματος.
- Οι κυτταροπλασματικές πρωτεΐνες του *Halobacterium* είναι επίσης πολύ όξινες, αλλά για να είναι ενεργές απαιτούν K^+ και όχι Na^+ .
- Οι κυτταροπλασματικές πρωτεΐνες περιέχουν πολύ μικρές ποσότητες υδρόφοβων αμινοξέων και λυσίνης (βασικό αμινοξύ), σε σύγκριση με εκείνες των μη αλόφιλων, καθώς σε κυτταρόπλασμα με υψηλή ιοντική ισχύ τα μη πολικά μόρια τείνουν να δημιουργούν συσσωματώματα.
- Τα ριβοσώματα του *Halobacterium* απαιτούν επίσης υψηλές συγκεντρώσεις K^+ για να διατηρούνται σταθερά.



(α)

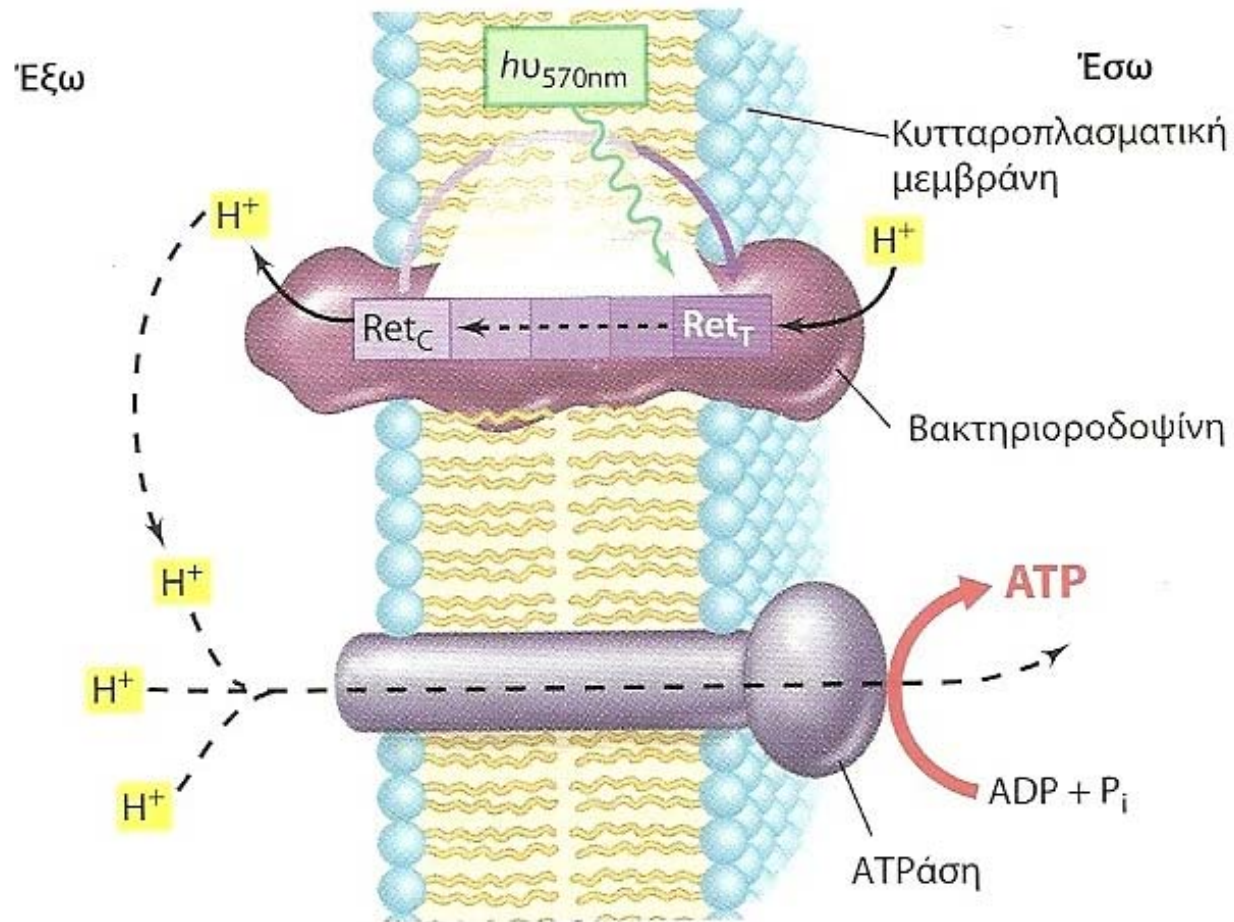


(β)

Σχ.257. *Halobacterium salinarum*.
 (α) Διαμήκης τομή διαιρούμενου
 κυτάρου. (β) Ηλεκτρονικό
 μικρογράφημα μεγάλης μεγένθυσης,
 όπου φαίνεται η δομή γλυκοπρωτεϊνικής
 υπομονάδας του κυτταρικού τοιχώματος.

- Κάποια είδη ακραίων αλόφιλων αρχαίων έχουν την ικανότητα **φωτοδιαμεσολαβούμενης σύνθεσης ATP** χωρίς τη συμμετοχή χλωροφύλλης (συνεπώς δεν πρόκειται για φωτοσύνθεση).
- Το χρώμα αυτών των ακραίων αλόφιλων οφείλεται στα κόκκινα και πορτοκαλόχρωμα καροτενοειδή (κυρίως C30) (**βακτηριοροουμπερίνες**), καθώς και σε επαγώγιμες χρωστικές που συμμετέχουν στην παραγωγή ενέργειας.
- Υπό συνθήκες περιορισμένου αερισμού, το *Halobacterium salinarum* (αλλά και άλλα ακραία αλόφιλα αρχαία) συνθέτουν και εισάγουν στις μεμβράνες τους μια πρωτεΐνη (**βακτηριοροδοψίνη**).
- Με τη βακτηριοροδοψίνη είναι συζευγμένο ένα μόριο ρετινάλης (μοιάζει με τα καροτενοειδή), το οποίο απορροφά φως και καταλύει τον σχηματισμό πρωτονιοκίνητης δύναμης.
- Η ρετινάλη προσδίδει στη βακτηριοροδοψίνη πορφυρή απόχρωση.

- Έτσι, κύτταρα του *Halobacterium* που αναπτύσσονται σε συνθήκες μικρής συγκέντρωσης οξυγόνου, βαθμιαία αλλάζουν χρώμα από πορτοκαλί σε βαθυκόκκινο-πορφυρό, καθώς συνθέτουν βακτηριοροδοψίνη και την εισάγουν στην κυτταροπλασματική μεμβράνη.
- Η βακτηριοροδοψίνη απορροφά φως έντονα στην πράσινη περιοχή του φάσματος, στα 570nm.
- Η ρετινάλη, που κανονικά βρίσκεται σε στερεοδιαμόρφωση *trans*, διεγείρεται με την απορρόφηση φωτός και μετατρέπεται σε μορφή *cis*.
- Αυτός ο μετασχηματισμός έχει ως αποτέλεσμα την μετατόπιση πρωτονίων στην εξωτερική πλευρά της μεμβράνης.
- Κατόπιν, η ρετινάλη επανέρχεται στην *trans* διαμόρφωση, η οποία είναι σταθερότερη στο σκοτάδι, ταυτόχρονα με την πρόσληψη ενός πρωτονίου από το κυτταρόπλασμα και ο κύκλος ολοκληρώνεται.



Σχ.258. Μοντέλο μηχανισμού δράσης βακτηριοροδοψίνης.

- Η φωτοδιαμεσολαβούμενη παραγωγή ATP στο *Halobacterium salinarum* συντηρεί την αργή αναερόβια ανάπτυξη υπό ανοξικές συνθήκες απουσία οργανικών πηγών ενέργειας.
- Η φωτοδιεγερόμενη αντλία πρωτονίων του *H. salinarum* λειτουργεί επίσης και ως αντλία αποβολής Na^+ από το κύτταρο με τη δράση συστήματος αντιμεταφοράς Na^+/H^+ και πρόσληψης θρεπτικών ουσιών, μεταξύ των οποίων και K^+ .
- Η πρόσληψη αμινοξέων συντελείται μέσω συμμεταφορέα αμινοξέων/ Na^+ και εξαρτάται από την απομάκρυνση Na^+ μέσω ενός φωτοκαθοδηγούμενου αντιμεταφορέα Na^+/H^+ .

- Στις μεμβράνες του *H. salinarum* υπάρχουν τουλάχιστον άλλες 3 ροδοψίνες εκτός από την βακτηριοροδοψίνη.
- Η **αλοροδοψίνη** είναι μια φωτοκαθοδηγούμενη αντλία που αντλεί Cl^- μέσα στο κύτταρο, ως ιόν που αντισταθμίζει το K^+ (η ρετινάλη της αλοροδοψίνης δεσμεύει το Cl^- και το μεταφέρει στο εσωτερικό του κυττάρου).
- Υπάρχουν, επίσης, 2 **αισθητήριες ροδοψίνες** που ελέγχουν τον φωτοτακτισμό, επηρεάζοντας την περιστροφή των μαστιγίων προς το φως.

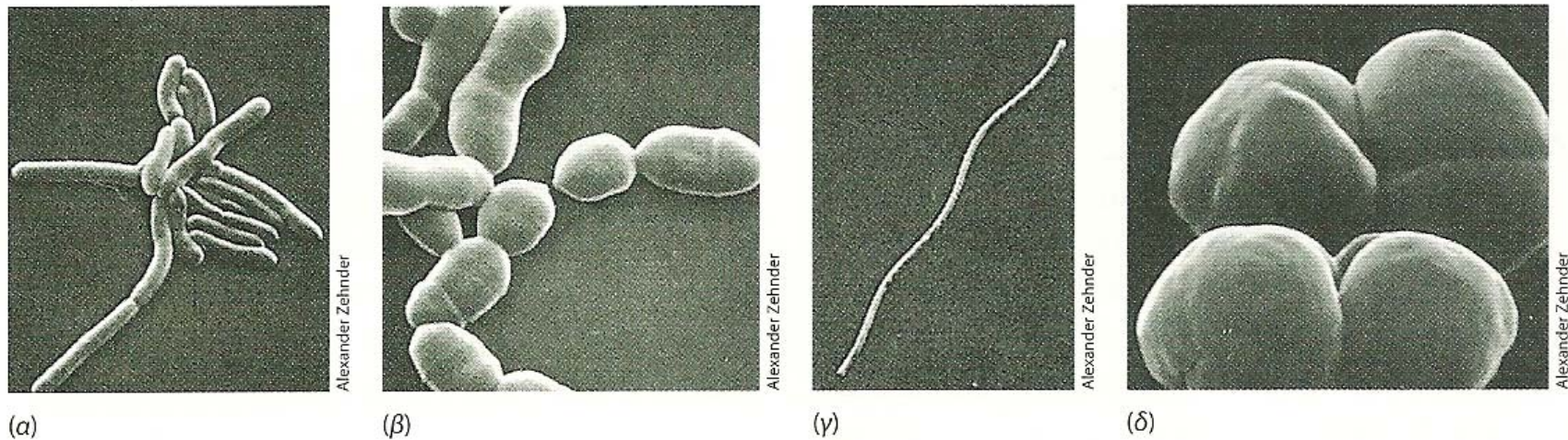
Μεθανιογόνα Αρχαία

Κυριότερα γένη: *Methanobacterium*, *Methanocaldococcus*, *Methanosarcina*

• Από δομική άποψη, τα μεθανιογόνα εμφανίζουν ποικιλομορφία, όσο αφορά τη χημική σύσταση των κυτταρικών τοιχωμάτων τους. Έτσι έχουμε:

1. Τα ψευδοπεπτιδογλυκανικά κυτταρικά τοιχώματα (*Methanobacterium*),
2. Τα μεθανιοχονδροϊτινικά τοιχώματα (*Methanosarcina*)(ονομάστηκαν έτσι λόγω της δομικής ομοιότητάς τους με τη χονδροϊτίνη, το πολυμερές του συνδετικού ιστού των σπονδυλωτών),
3. Τα πρωτεϊνικά ή γλυκοπρωτεϊνικά τοιχώματα (*Methanocaldococcus* και *Methanoplanus* αντίστοιχα), και τα
4. Τοιχώματα στοιβάδας S (*Methanospirillum*).

- Τα μεθανιογόνα είναι υποχρεωτικώς αναερόβια, τα περισσότερα μεσόφιλα, αν και υπάρχουν ακραιόφιλα είδη με βέλτιστη ανάπτυξη είτε πολύ υψηλές ή πολύ χαμηλές θερμοκρασίες, σε πολύ υψηλή συγκέντρωση αλάτων ή σε ακραίες τιμές pH.



Σχ.259. Διάφορα είδη μεθανιογόνων αρχαίων. (α) *Methanobrevibacter ruminantium*. (β) *Methanobrevibacter arboriphilus*. (γ) *Methanospirillum hungatei*. (δ) *Methanosarcina bakeri*.

- Υπάρχουν τουλάχιστον 10 υποστρώματα που μπορούν να μετατραπούν σε μεθάνιο.

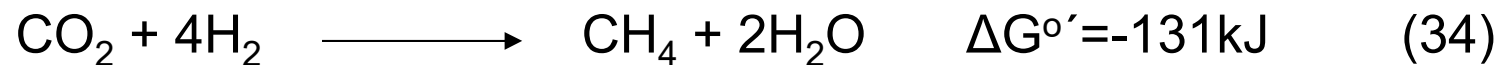
- Διακρίνονται, όμως, 3 ομάδες ενώσεων που συνιστούν τα μεθανιογόνα υποστρώματα:

1. Υποστρώματα τύπου CO₂,

2. Μεθυλοϋποστρώματα, και

3. Οξικοτροφικά υποστρώματα.

- Η πρώτη ομάδα περιλαμβάνει το CO₂, που ανάγεται σε CH₄ με H₂ ως δότη ηλεκτρονίων:



- Άλλα υποστρώματα είναι το μυρμηκικό και το CO.

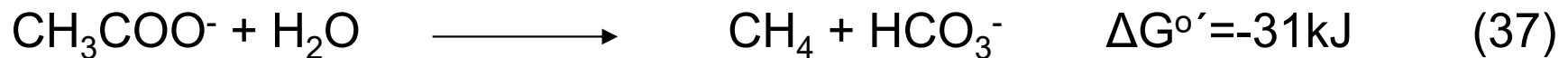
- Η δεύτερη ομάδα μεθανιογόνων υποστρωμάτων είναι οι μεθυλομάδες.



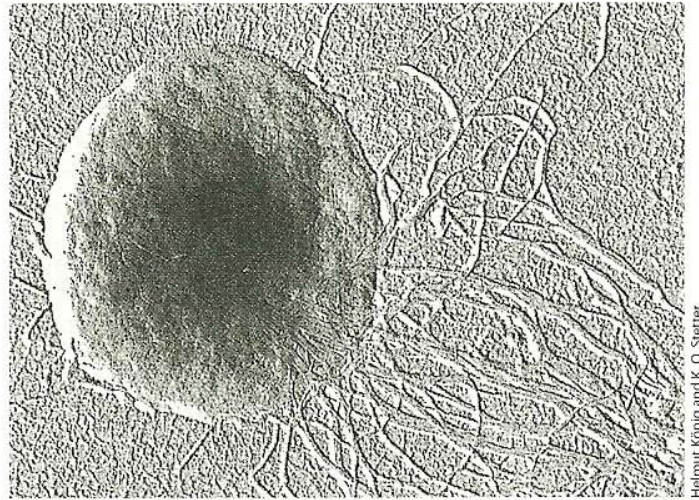
- Απουσία H₂ μια ποσότητα CH₃OH οξειδώνεται προς CO₂ για την αναγωγή άλλων μορίων CH₃OH προς CH₄:



- Η τελική μεθανιογόνος διεργασία καταλήγει στη διάσπαση του οξικού σε CO₂ και CH₄ (**οξικοτροφή**):

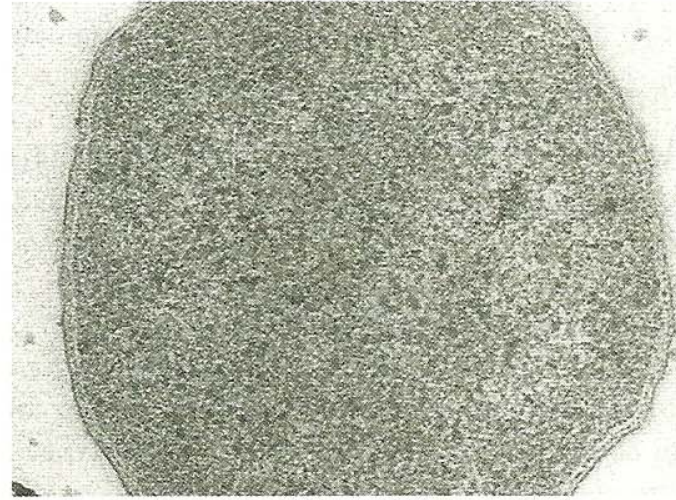


- Αν και πολύ λίγα μεθανιογόνα είναι οξικοτροφικά, πειραματικά δεδομένα έδειξαν ότι τα 2/3 του μεθανίου προέρχεται από οξικό.
- Η διεργασία της μεθανιογένεσης είναι συνδεδεμένη με τη δημιουργία πρωτονιοκίνητης δύναμης και τον σχηματισμό ATP.



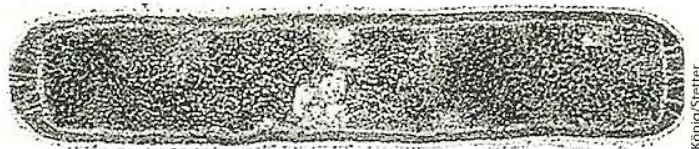
Helmut König and K. O. Stetter

(α)



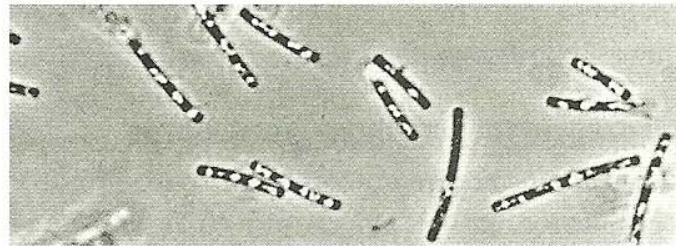
R. Rachel and K. O. Stetter

(β)



König/Stetter

(γ)



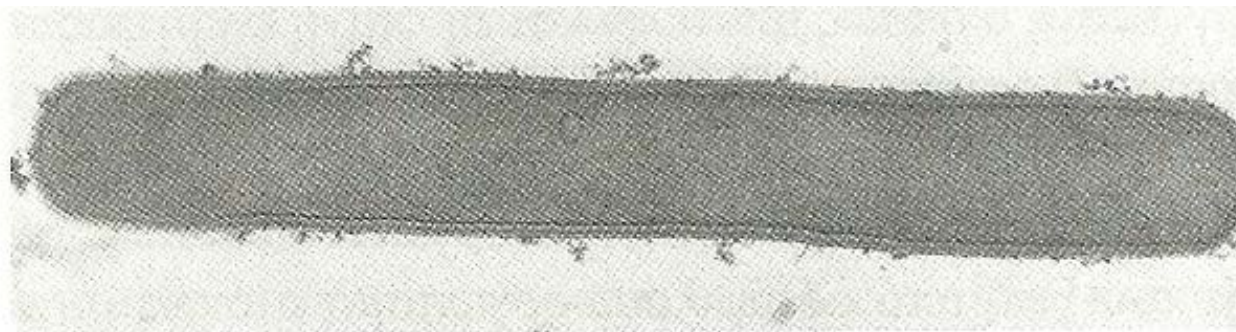
Stephen Zinder

(δ)

Σχ.260. Υπερθερμόφιλα και θερμοφιλα μεθανιογόνα. (α) *Methanocaldococcus jannaschii* (άριστη θερμοκρασία αύξησης: 85°C). (β) *Methanotorrus igneus* (άριστη θερμοκρασία αύξησης: 88°C). (γ) *Methanothermus fevidus* (άριστη θερμοκρασία αύξησης: 88°C). (δ) *Methanosaeta thermophila* (άριστη θερμοκρασία αύξησης: 60°C).

Methanopyrus

- Τα είδη του γένους ***Methanopyrus*** είναι υπερθερμόφιλα μεθανιογόνα, τα οποία έχουν απομονωθεί από ιζήματα που βρίσκονται κοντά σε υποθαλάσσιες υδροθερμικές πηγές.
- Οι μεθανόπυροι παράγουν μεθάνιο μόνο από H_2 και CO_2 και αναπτύσσονται ταχύτητα στη βέλτιστη θερμοκρασία ανάπτυξης (παρατηρείται ανάπτυξη έως και στους $122^\circ C$, που αποτελεί την υψηλότερη έως σήμερα γνωστή θερμοκρασία που υποστηρίζει την μικροβιακή αύξηση).
- Επιπλέον, οι μεθανόπυροι έχουν ένα μοναδικό μεμβρανικό λιπίδιο, άγνωστο σε άλλους οργανισμούς.



R. Rachel and K. O. Stetter

(a)



(β)

Σχ.261. *Methanopyrus*. (α) *Methanopyrus kandleri*, ο πλέον θερμοφίλος από όλους τους γνωστούς οργανισμούς (ανώτερο θερμοκρασιακό όριο: 122°C). (β) Δομή λιπιδίου *M. kandleri*.

Εξέλιξη και ζωή σε υψηλές θερμοκρασίες

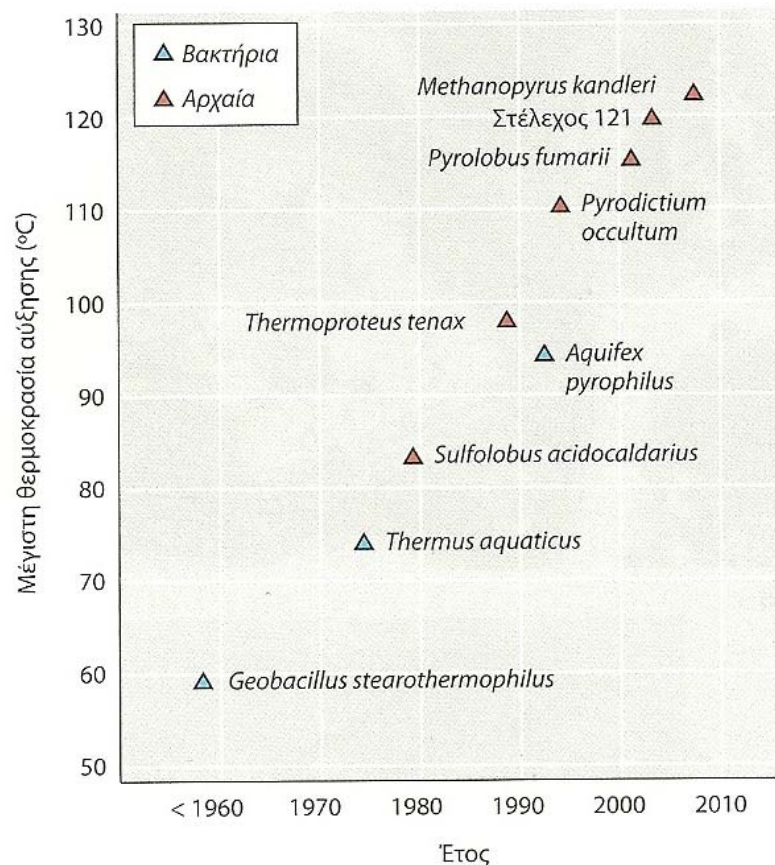
Ανώτατο θερμοκρασιακό όριο για τη μικροβιακή ζωή

- Πόσο υψηλή θερμοκρασία μπορούν να ανεχθούν οι υπερθερμόφιλοι οργανισμοί?
- Οι πηγές τύπου «**μαύρος καπνιστής**» εκλύουν υδροθερμικό ρευστό 250-350°C ή και υψηλότερης θερμοκρασίας.
- Κατακόρυφες δομές (**καμινάδες**) σχηματίζονται καθώς το ζεστό υδροθερμικό ρευστό αναμειγνύεται με το πολύ ψυχρότερο θαλασσινό νερό που το περιβάλλει.
- Υπερθερμόφιλοι μικροοργανισμοί ευδοκιμούν στα τοιχώματα των καμινάδων, όπου οι θερμοκρασίες είναι συμβατές με την επιβίωση και την αύξησή τους.



Σχ.262. Υδροθερμική ανύψωση από την πηγή Rainbow στο Μεσσοκεάνιο ρήγμα του Ατλαντικού Ωκεανού. Το υδροθερμικό ρευστό που εκλύεται είναι >100°C.

- Ποιο είναι το ανώτατο θερμοκρασιακό όριο για τη μικροβιακή ζωή?
- Δείγματα νερού από υπέρθερμες εκλύσεις υδροθερμικών πηγών (>250°C) δεν περιέχουν μετρήσιμους βιοχημικού δείκτες (DNA, RNA, πρωτεΐνες).
- Η θερμική αστάθεια μονομερών βασικών δομών προσδιορίζει το ανώτατο θερμοκρασιακό όριο της ζωής (π.χ. το ATP και το NAD⁺ υδρολύονται γρήγορα, σε λιγότερο από 30min στους 120°C).



Σχ.263. Θερμόφιλοι και υπερθερμόφιλοι προκαρυώτες.

- Εργαστηριακά πειράματα συμφωνούν με την άποψη ότι ζωή θα μπορούσε να υπάρξει μέχρι 140-150°C, αλλά σε υψηλότερες θερμοκρασίες οι οργανισμοί πιθανότατα δεν μπορούν να αντιμετωπίσουν τη θερμική αστάθεια ουσιωδών για τη ζωή βιομορίων.
- Ωστόσο, η σταθερότητα μικρών μορίων (π.χ. ATP) ενδέχεται να είναι πολύ μεγαλύτερη σε κυτταροπλασματικές συνθήκες.
- Αν υπάρχουν μορφές ζωής σε θερμοκρασίες >150°C, θα πρέπει να έχουν αναπτύξει εξειδικευμένα συστήματα προστασίας που να διατηρούν τα μικρά μόρια σε σταθερή κατάσταση.

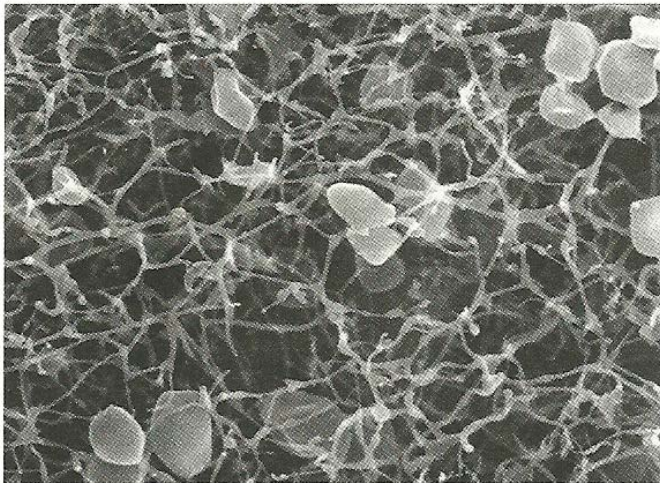
Μοριακές προσαρμογές της ζωής σε υψηλές θερμοκρασίες

Αναδίπλωση πρωτεϊνών και θερμοσταθερότητα

- Αυτό που επηρεάζει τη θερμοσταθερότητα των πρωτεϊνών είναι η αναδίπλωσή τους.
- Η σύνθεση των αμινοξέων των θερμοσταθερών πρωτεϊνών των υπερθερμόφιλων δεν είναι ασυνήθιστη, καθώς συχνά τα ένζυμα των υπερθερμόφιλων έχουν τα ίδια μείζονα δομικά χαρακτηριστικά με αυτά των θερμοασταθών πρωτεϊνών των μεσόφιλων βακτηρίων.
- Ωστόσο, οι θερμοσταθερές πρωτεΐνες έχουν συνήθως έντονα υδρόφοβους πυρήνες, οι οποίοι μάλλον μειώνουν την τάση αποδίπλωσής τους, και γενικά υφίστανται περισσότερες ιοντικές αλληλεπιδράσεις στην επιφάνειά τους.
- Επιπλέον, έχουν μικρή τάση να περιέχουν αυξημένα επίπεδα αμινοξέων που προάγουν α -έλικες.
- Προφανώς, πολύ μικρές αλλαγές στην αλληλουχία των αμινοξέων αρκούν για να αποκτήσει θερμοανθεκτικότητα μια θερμοασταθής πρωτεΐνη.

Σαπερονίνες: Βοηθώντας τις πρωτεΐνες να διατηρήσουν τη φυσική τους κατάσταση.

- Τα υπεθερμόφιλα παράγουν ειδικές κατηγορίες σαπερονινών (πρωτεΐνες θερμικού σοκ) που λειτουργούν μόνο στις υψηλότερες θερμοκρασίες, αναδιπλώνοντας μερικώς μετουσιωμένες πρωτεΐνες.
- Στα κύτταρα του *Pyrodictium abyssi* (μπορούν να παραμείνουν βιώσιμα στους 121°C για 1h!) μια κύρια σαπερονίνη (θερμόσωμα) διατηρεί τις άλλες πρωτεΐνες ορθά αναδιπλωμένες.
- Μετά από μια τέτοια επεξεργασία, το θερμόσωμα (αρκετά θερμοανθεκτική δομή) επαναφέρει μετουσιωμένες πρωτεΐνες στη σωστή αναδίπλωση.



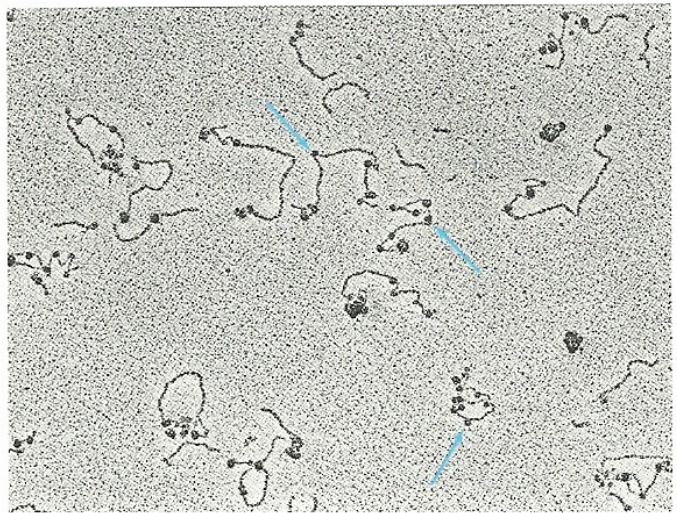
G. Rieger, R. Hermann, R. Rachel, K. O. Sester

Σχ.264. *Pyrodictium abyssi*. Τα κύτταρα είναι «παγιδευμένα» σε μια μήτρα κολλώδους γλυκοπρωτεΐνης που τα συγκρατεί ενωμένα.

Σταθερότητα DNA

- Πως όμως διατηρεί το DNA ανέπαφη τη δομή του σε υψηλές θερμοκρασίες και δεν τήκεται?
- Το 2,3-διφωσφογλυκερικό που παράγεται σε μεγάλες ποσότητες στο *Methanopyrus*, παρεμποδίζει χημικές βλάβες (π.χ. αποπουρίνωση ή αποπυριμιδίνωση) που μπορούν να συμβούν στο DNA σε υψηλές θερμοκρασίες.
- Άλλες συμβατές διαλυμένες ουσίες σταθεροποιούν ριβοσώματα και νουκλεϊκά οξέα σε υψηλές θερμοκρασίες.
- Τα υπερθερμόφιλα παράγουν μια μοναδική μορφή DNA τοποϊσομεράσης (**αντίστροφη DNA γυράση**), η οποία εισάγει θετική υπερελίκωση στο DNA, σε αντίθεση με την «φυσιολογική» DNA γυράση.
- Η θετική υπερελίκωση σταθεροποιεί το DNA, όσο αφορά τη θερμική μετουσίωση.

- Κάποια είδη Ευρυαρχαιωτικών περιέχουν ισχυρώς αλκαλικές (θετικά φορτισμένες) πρωτεΐνες δέσμευσης DNA, που παρουσιάζουν ιδιαίτερη ομοιότητα σε επίπεδο αμινοξικής αλληλουχίας και χαρακτηριστικών αναδίπλωσης με τις ιστόνες των Ευκαρύων.
- Οι πρωτεΐνες αυτές περιστρέφουν και συμπυκνώνουν το DNA σε δομές που μοιάζουν με νουκλεοσώματα.



Σχ.265. Αρχαϊκές ιστόνες και νουκλεοσώματα του υπερθερμόφιλου μεθανιογόνου *Methanothermobacter fervidus*. Οι δομές νουκλεοσωμάτων σημειώνονται με βέλη.

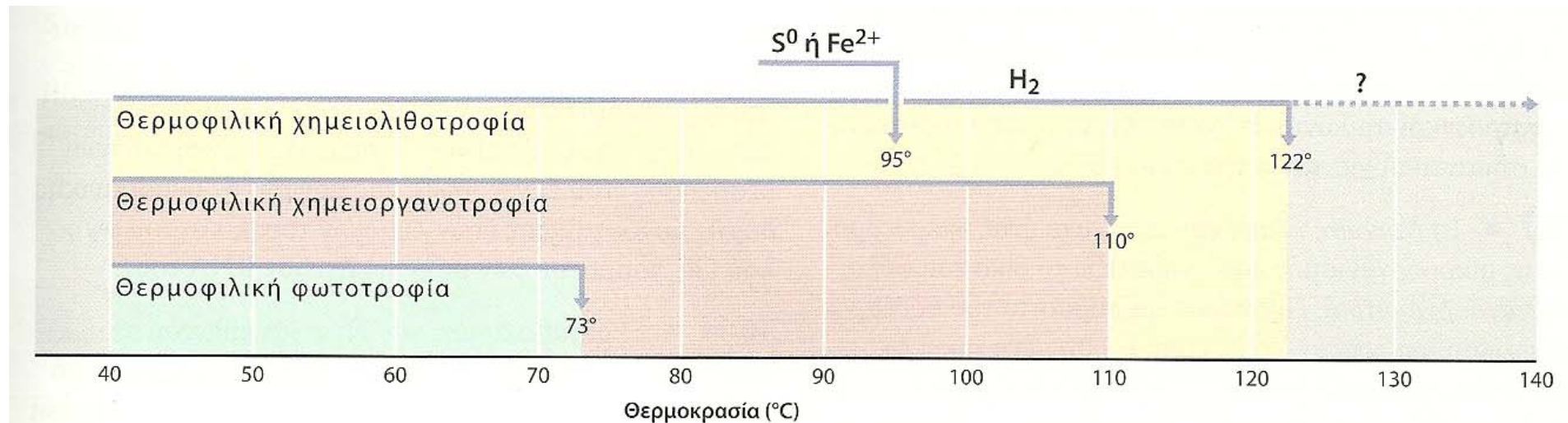
Σταθερότητα λιπιδίων και ριβοσωματικού RNA

- Σχεδόν όλα τα υπερθερμόφιλα περιέχουν λιπίδια που έχουν ως βάση το μοντέλο του διβιφυτανυλοτετρααιθέρα (θερμοανθεκτική δομή).
- Υπερθερμόφιλα είδη έχουν έως και 15% υψηλότερο ποσοστό GC στα RNAs της μικρής ριβοσωματικής υπομονάδας σε σχέση με τους μικροοργανισμούς που αναπτύσσονται σε χαμηλότερες θερμοκρασίες.
- Τα ζεύγη βάσεων GC σχηματίζουν 3 δεσμούς υδρογόνου, ενώ τα ζεύγη βάσεων AU 2.
- Αντίθετα, το περιεχόμενο GC του γονιδιωματικού DNA είναι σχετικά χαμηλό, υποδηλώνοντας ότι η θερμική σταθερότητα του rRNA είναι ένας ιδιαίτερα σημαντικός παράγοντας για τη ζωή σε υπερθερμόφιλες συνθήκες.

Υπερθερμόφιλα αρχαία, H₂ και μικροβιακή εξέλιξη

- Δεν είναι γνωστό γιατί τα θερμοφιλα αρχαία έχουν τόσο αργά «εξελικτικά ρολόγια», αλλά πιθανόν οφείλεται στο ότι ζουν σε πολύ υψηλές θερμοκρασίες και υφίστανται ασυνήθιστα μεγάλη εξελικτική πίεση, ώστε να διατηρήσουν τα γονίδια εκείνα που προσδιορίζουν κρίσιμα φαινοτυπικά χαρακτηριστικά για την επιβίωσή τους.
- Ο μεταβολισμός του H₂, που εμφανίζεται συχνά σε αναερόβια αρχαία, ίσως είναι κατάλοιπο αρχέγονων μεταβολικών μηχανισμών.
- Η οξείδωση του H₂, συζευγμένη με την αναγωγή των Fe³⁺, S⁰, NO³⁻ και σπανιότερα του O₂ είναι κοινή μορφή ενεργειακού μεταβολισμού των υπερθερμόφιλων.
- Φαίνεται πως μόνο χημειολιθοτροφικοί μικροοργανισμοί μπορούν να αναπτυχθούν σε υψηλές θερμοκρασίες.
- Η φωτοσύνθεση είναι η λιγότερο θερμοανθεκτική από όλες τις βιοενεργειακές διεργασίες.

- Ο μεταβολισμός του H_2 είναι πιθανότατα η κινητήρια δύναμη πίσω από τον ενεργειακό μεταβολισμό των πιο πρώιμων κυττάρων στη Γη.
- Χημειολιθοτροφικοί μεταβολισμοί που στηρίζονται στο H_2 ως ηλεκτρονιοδότη απαντούν στους πιο θερμοανθεκτικούς από όλους τους γνωστούς προκαρυώτες.



Σχ.266. Ανώτατα θερμοκρασιακά όρια για τον ενεργειακό μεταβολισμό.