58. Tanaka, M., et al., Effect of mirabegron on tight junction molecules in primary cultured rat Sertoli cells. Andrologia. 0(0): p. e13241.

59. Domke, L.M., et al., The cell–cell junctions of mammalian testes: I. The adhering junctions of the seminiferous epithelium represent special differentiation structures. Cell and Tissue Research, 2014. 357(3): p. 645-665.

60. Whittock, N.V. and C. Bower, Genetic Evidence for a Novel Human Desmosomal Cadherin, Desmoglein 4. Journal of Investigative Dermatology, 2003. 120(4): p. 523-530.

61. Aumüller, G., C. Schulze, and C. Viebahn, Intermediate filaments in sertoli cells. Microscopy Research and Technique, 1992. 20(1): p. 50-72.

62. Kopera, I.A., et al., Sertoli-germ cell junctions in the testis: a review of recent data. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci, 2010. 365(1546): p. 1593-605.

63. Vogl, W., et al., The endoplasmic reticulum, calcium signaling and junction turnover in Sertoli cells. 2018. 155(2): p. R93.

جایگاه کوئینون در ارزیابی تکامل موجودات

صدیقه مختاری، فروغ فریدی و مجید باصری صالحی*

شیراز، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد شیراز، دانشکده علوم کشاورزی و فناوریهای نوین، گروه میکروبیولوژی

چکیده

کوئینون‌ها گروهی از لیپیدهای متصل به غشا هستند که به عنوان ناقل، در زنجیره‌ی انتقال الکترون عمل می‌کنند و در تمام رده‌های موجودات زنده وجود دارند. مهمترین کلاس آنها یوبی کوئینون، پلاستوکوئینون، مناکوئینون می‌باشد. مناکوئینون فقط در باکتری‌ها و آرکی‌ها وجود دارد. گروههای قطبی سر، بیان کننده‌ی نوع کوئینون و عامل ایجاد تنوع می‌باشد. براساس آنالیز لیپیدهای غشایی و واکنش زنجیره پلیمراز (PCR)، کوئینون‌ها یک پروفایل شامل ویژگی‌های تاکسونومیکی را در بیومس میکروبی موجود در نمونه های محیطی ارائه می‌دهند. هدف از این مقاله بررسی و مطالعه نقش کوئینون‌ها به عنوان مارکر در تکامل آرکی‌ها می‌باشد. از این رو شرایط اکسید – احیا و متابولیسم، عامل مهمی جهت حضور فراوانی و پیدایش کوئینون‌های خاص در میکروارگانیسم‌هاست. علاوه بر عملکرد کوئینون در زنجیره‌ی انتقال الکترون، در سازگاری غشا با تنش‌های محیطی نیز نقش دارند. حضور کوئینون‌های تنفسی در آرکی دستاوردهای ژنتیکی مهمی را از تاریخچه‌ی تکاملی و بیوسنتز کوئینون نشان می‌دهد. کوئینونهای تنفسی به عنوان نشانگرهای زیستی لیپیدی برهمکنش‌های میکروبی را فراهم می‌کند. از این رو بیوسنتز مناکوئینون در قدیمی ترین اجداد آرکی و باکتری‌ها وجود داشته است و پتانسیل احیای کم مناکوئینون وجود اجداد قدیمی آرکی را در محیط احیایی تقویت می‌کند. در نتیجه‌ی توزیع تاکسونومیکی ناهمگن، تنوع کوئینون‌ها در میان گونه‌های آرکیایی دریچه‌ای را به سمت تاریخچه‌ی تکاملی بیوسنتز کوئینون فراهم کرده است با توجه به اختلاف ویژگی‌های کوئینون‌ها در سویه‌های آرکیایی، این تنوع می‌تواند مربوط به اختلاف ویژگی زیستگاه و استراتژی‌های سازش و متابولیسم باشد. بنابراین توزیع و تنوع ساختاری کوئینون‌ها در آرکی‌ها اطلاعات تاکسونومیکی وسیعی را در بردارد و بیومارکر بسیار بالقوه برای طبقه‌بندی آرکی در محیط و بررسی تکامل زنجیره‌ی انتقال الکترون می‌باشد.

واژه های کلیدی: کوئینون، تکامل، زنجیره ی انتقال الکترون

* نویسنده مسئول، پست الکترونیکی: majidbaseri@hotmail.com

مقدمه

تکامل زنجیره ی انتقال الکترون: سلولهای اولیه ارگانیسم‌هایی زنده مشابه باکتری‌ها بوده اند که در محیط‌هایی غنی از مواد آلی حاصل از پروسه‌های ژئوشیمیایی که بالغ بر ۱۰۰ میلیارد سال پیش تشکیل شده بود، وجود داشتند. بیشترین (ATP) از طریق تبدیل مولکولهای آلی به انواعی از اسیدهای آلی به عنوان محصول زائد به محیط ترشح می‌شد. محیط اسیدی حاصل از این تخمیرها ممکن است منجر به تکامل اولین پمپ +H متصل به غشا شده باشد، که می‌توانست (pH) محیط

داخلی را از طریق پمپ کردن پروتون به خارج، در حد طبیعی نگه دارد.

ویژگی‌هایی که پیرامون این موجودات وجود داشت بیان می‌کند که یک پمپ انتقال دهنده‌ی الکترون، کمک کننده به پمپ (+H) و یک پمپ (ATP/ H+) اولین بار در این محیط‌های بی‌هوازی مشارکت داشته‌اند. بنابراین یک زنجیره‌ی انتقال الکترون موثرتر توسعه پیدا کرده است. از آنجایی که مولکولهای آلی به آرامی توسط فرآیندهای ژئوشیمیایی تجدید می‌شدند، تکثیر و توسعه‌ی باکتری‌هایی که هم از منبع کربن و هم از انرژی اکسید و احیا استفاده می‌کردند همیشگی و پایدار نبود (۱). احیای مواد آلی قابل تخمیر، احتمالاً منجر به تکامل باکتری‌هایی شد که می‌توانستند Co_2 را مصرف کنند و کربوهیدرات بسازند. به هم پیوستن زنجیره‌ی انتقال الکترون که منجر به توسعه‌ی سریعتر شده است. انرژی نور خورشید توسط یک فتوسیستم منفرد در باکتری‌های فتوسنتز کننده مهار شد و (NADPH) مورد نیاز برای تثبیت کربن به وجود آمد. متعاقب آن، حضور زنجیره‌ی انتقال الکترون پیچیده‌تر در سیانوباکتر، این امکان وجود داشت که(H_2O) به عنوان دهنده‌ی الکترون برای تشکیل (NADPH) استفاده شود که یک دهنده الکترون با فراوانی کمتری است که توسط باکتری‌های فتوسنتز کننده‌ی دیگر مورد نیاز است. از این رو این روند حیات توانست نقاط گسترده‌تری از زمین را در برگیرد به طوری که مولکولهای آلی احیا کننده دوباره تجمع یابند. حدوداً ۲ میلیارد سال قبل، O_2 توسط فتوسنتز کننده‌ها در جو شروع به تجمع یافتن کرد. زمانی که هم مولکولهای آلی و هم O_2 در حال افزایش بودند، زنجیره‌ی انتقال الکترون برای انتقال الکترونها از (NADH) به O_2 سازگار شد و متابولیسم هوازی کارآمد در بسیاری از باکتری‌ها توسعه یافت. دقیقاً امروزه مکانیسم‌های هوازی مشابهی در میتوکندری یوکاریوتها انجام می‌گیرد و شواهد زیادی وجود دارد که هم میتوکندری و هم کلروپلاست ها از باکتری‌های هوازی که توسط سلولهای یوکاریوت ابتدایی اندوسیتوز شده بودند، منشأ گرفته است(۲). برخی از ساختار، عملکرد و تکامل سلولها و ارگانیسم‌ها می‌تواند مربوط به نیاز آنها به انرژی باشد. به نظر می‌رسد که مکانیسم‌های اساسی مهار انرژی از منابع مجزا، چه از نور خورشید و چه از اکسیداسیون گلوکز، یکسان می‌باشد.

روشی که برای ساخت (ATP) به کار می‌رود از لحاظ تکاملی حفاظت شده است و ترکیبات منحصر به فردی برای ATP سنتتاز وجود دارد. راجع به اینکه در مورد سرعت تکامل بر روی این پدیده‌ها فرضیه‌ای داده شود، مشکل است. قدیمی‌ترین سلول‌ها احتمالاً (ATP) را از تخمیر تولید می‌کردند(۱،۲). میکرو ارگانیسم‌ها ۴,۵ میلیون سال قبل، بعد از تشکیل زمین و پر شدن اعماق صخره‌ها از آب، به وجود آمدند. اتمسفر دارای بخار آب هیدروژن آمونیاک بود. گذشت زمان باعث تکامل مواد اولیه و در پی آن، تکامل موجودات زنده‌ی اولیه و میکروارگانیسم‌ها شد (۳). ۳,۵ میلیارد سال پیش اولین سلولهای زنده در محیط فاقد اکسیژن، روی زمین شکل گرفت ولی ترکیبات ژئوشیمیایی و مولکولهای آلی وجود داشت. قدیمی‌ترین مسیر متابولیک ممکن است فرمهایی از تخمیر بوده باشد. در تخمیر فسفریلاسیون اتفاق می افتد که انرژی آزاد شده را از اکسیداسیون مواد آلی از قبیل گلوکز مهار می‌کند. الکترون‌هایی که از مولکولهای آلی اکسید شده آزاد می‌شود (از طریق NADH, NADPH) به مولکولهای آلی مختلف انتقال می‌یابد که می‌توان گفت این مولکولهای گیرنده بیشتر احیا می‌شوند. در پایان پروسه‌ی تخمیر یک یا بیشتر از یک مولکول آلی به عنوان محصول زاید متابولیکی به محیط ترشح می‌شود. از جمله‌ی اینها پیروات است که توسط سلول جهت بیوسنتز بازیافت می-شود. محصولات نهایی بسته به نوع میکروارگانیسم متفاوت است و می‌تواند اسیدهای آلی مثل لاکتیک اسید، پروپیونیک اسید، بوتیریک اسید و سوکسینیک اسید باشند که البته گلیکولیز در پستانداران به صورت بی هوازی ایجاد می‌شود (۳). کوئینون ها ترکیباتی هستند که خصوصیات مختلفی دارند و در زنجیره انتقال الکترون به عنوان ناقلین الکترون شناخته شده‌اند(۴). ژن‌هایی که زنجیره‌ی انتقال الکترون را کد می‌کنند عموماً محافظت شده هستند. شواهد نشان می‌دهد که جایگزینی غیر مترادف ژنهای ETC می‌تواند وقوع تغییراتی را در زیر واحدهای زنجیره‌ی انتقال الکترون ایجاد کند (در میمونها)(۵). میکروارگانیسم‌ها با وجود تشکیلات نسبتاً ساده، دارای همان ویژگیهای موجودات بزرگتر شامل تولید ماکرومولکولهای جدید و تولید انرژی می‌باشند. پروکاریوتهای اولیه هتروتروف بودند و انرژی خود را از مسیر تخمیر و در شرایط بی‌هوازی به دست می‌آوردند. به وجود آمدن دی اکسید کربن در اثر

واکنشهای تخمیری باعث ایجاد رنگدانه های فتوسنتزی و مواد رنگی شد که جهت مصرف و تغییر شکل انرژی لازم بودند. به دنبال آن باکتری‌های بی هوازی فتوسنتزی ظاهر شد و تکامل تدریجی رنگدانه های فتوسنتزی و عوامل انتقال الکترون باعث مصرف مواد نیتروژن دار مثل آمونیاک شد و یک سیستمی برای حفظ الکترون و پروتون شکل گرفت(۳،۵). اساس تکامل بر رویدادهایی در مراحل مجزای جهش ژنی استوار است و موجودات فرصت طلب پایدارتر هستند.

کوئینون ها و نقش آنها در تکامل: کوئینون ها از لحاظ ساختاری گروه متنوعی ازلیپیدهای متصل به غشا هستند که به عنوان حامل‌های الکترون در تمام رده‌های زنده عمل می‌کنند. کوئینون ها عمدتاً بر اساس حلقه‌ی سر قطبی خود طبقه بندی می‌شوند. مهم‌ترین کلاس کوئینون ها شامل یوبی‌کوئینون، پلاستوکوئینون ، مناکوئینون می‌باشد. نفتا کوئینون و بنزوکوئینون مشتقات کوئینون هستند و بر اساس سر حلقوی خود نامگذاری شده‌اند(۶). یوبی کوئینون در باکتری‌ها و میتوکندری یوکاریوتها دیده می‌شود. مناکوئینون فقط در آرکا و باکتری وجود دارد. فیلوکوئینون ها که تحت عنوان ویتامین K1 شناخته شده‌اند در فتوسیستم ۱ سیانوباکترها و یوکاریوتهای فتوتروفی به عنوان ناقل الکترون شناسایی شده است. گروه‌های قطبی سر، بیان کننده‌ی نوع و تنوع کوئینون ها هستند. زنجیره‌های جانبی عموماً از ۴ تا ۱۴ واحد ایزوپرینوئید ساخته شده است و در باکتریها هر واحد دارای یک پیوند دوگانه و کاملاً غیر اشباع می‌باشد. از طرفی هر دو گروه کاملاً اشباع و غیراشباع در آرکیاها دیده شده است. انواع کوئینون ها بخشهای اکسید–احیای متمایزی دارند که به ساختار سر آنها مرتبط است. در حالی که تأثیر طول زنجیره‌ی جانبی و غیر اشباع بودن هنوز در دست مطالعه است(۶). باکتری‌های تخمیر کننده و متانوژن ها تنها ارگانیسم‌هایی می‌باشند که حاوی کوئینون نیستند. در این باکتری‌ها یک جایگزین به عنوان حامل الکترون استفاده می‌شود. به عنوان نمونه متانوسارسینا، متانوفرنازین را به عنوان ناقل به کار می‌برد. در آنالیز لیپیدهای غشای قطبی، کوئینون یک پروفایل از ویژگیهای تاکسونومیکی بر اساس واکنش زنجیره‌ی پلیمراز (PCR) را در بیومس میکروبی موجود در نمونه‌های محیطی ارائه می‌دهد(۷). از این رو شرایط اکسیداسیون – احیا و متابولیسم، کنترل مهمی جهت حضور فراوانی و پیدایش کوئینون های خاص در میکروارگانیسم‌هاست. به دلیل اینکه هر میکروارگانیسمی پتانسیل اکسید– احیای مجزایی دارد(۸). بنابراین توزیع کوئینون در محیط اطلاعات کد شده‌ی کمی را در لیپیدهای قطبی نشان می‌دهد که فراوانی آنها مرتبط با فعالیت‌های عملکردی و متابولیسم میکروبی و شرایط اکسید– احیا می-باشد. علاوه بر عملکرد کوئینون در زنجیره‌ی انتقال الکترون این امکان وجود دارد که کوئینون در کمک به غشا برای سازگاری با تنش‌های فیزیولوژیکی مشابه لیپیدهای غشایی عمل می‌کنند. به عنوان مثال اخیراً نشان داده شده است که یوبی کوئینون پایداری غشا در لیپوزوم را افزایش می‌دهد(۹). توزیع و پراکندگی غشای لیپیدی و کوئینون به صورت ترکیب از طریق آنالیزهای مجزا که عموماً برای بررسی و مطالعه تنوع باکتری و حالت اکسیداسیون – احیا در مت های میکروبی و رسوبات به کارمی‌رود، به دست آمده است. در حالی که کوئینون های آرکیایی در محیط مطالعه زیادی نشده است . علاوه بر عملکرد کوئینون در زنجیره‌ی انتقال الکترون، آن‌ها احتمالاً در سازگاری غشا با تنش‌های محیطی مشابه با غشای لیپیدی و همچنین در تحمل فشار اسموتیک در اشریشیاکلی نقش دارند(۱۰). به طور معمول دخالت پروفایل‌های کوئینون در نمونه‌های محیطی توسط توصیف جزئی تنوع کوئینون در ارگانیسم قابل کشت، تسهیل شده است(۱۱). ویژگی‌های ساختاری، تعیین میزان و خاصیت کوئینون تنفسی توصیف زنجیره‌ی انتقال الکترون را آسان می‌سازد. آنالیز گسترده‌ی حضور کوئینون های تنفسی در آرکیا بیشترین بررسی دستاوردهای ژنتیکی را روی تاریخچه‌ی تکامل بیوسنتز کوئینون حمایت می‌کند(۱۴، ۱۳). با این وجود یافته‌ها بر روی توزیع انواع ساختار کوئینون منحصراً در آرکیا به طور ناقص باقی مانده است. به عنوان مثال اجزای کوئینون موجود در (Thamarchaeota) اکسید کننده‌ی آمونیاک احتمالاً در زمره‌ی فراوانترین آرکیا در روی زمین است. هنوز خلاف این فرضیه که کوئینون ها نقش اصلی را در مدل‌های صحیح مسیر تنفس برای اکسیداسیون آمونیاک دارند را نشان نداده است. روش‌های مرسوم استفاده شده برای آنالیزهای کوئینون بر پایه‌ی لایه‌ی نازک و یا کروماتوگرافی مایع (HPLC) همراه با آشکارسازی اسپکتوفتومتری هستند. این روش‌ها اجازه

نمی‌دهد که مقدار دقیق کوئینون در مخلوط‌های کمپلکس و شناسایی ساختاری ترکیبات ناشناخته مشخص شود. بنابراین تکنیک‌هایی که بر پایه‌ی اشعه ماوراء بنفش هستند نیازمند مراحل آماده سازی فشرده هستند از جمله اینکه جداسازی یوبی کوئینون از مناکوئینون، استفاده از(HPLC-MS)، یک نرم افزار قوی است که تاکسونومی و اطلاعات مربوط به فراوانی و تنوع کوئینون را آشکار می‌سازد (۱۵). شماری از آنالیزهای جمعیت میکروبی ترکیبات سلولی میکروارگانیسم‌ها مستقیماً از نمونه‌های بدون کشت استخراج شد(۱۶). یکی از رایج‌ترین متدهای استفاده شده پروفایل نشانگرهای زیستی لیپیدی میکروبی می‌باشد که کوئینون های تنفسی (RQ) ، اسیدهای چرب فسفولیپیدها (PLFA) و لیپیدهای اتری فسفولیپیدی (PLEA) را شامل می‌شود. این نشانگرهای زیستی برای تعیین ساختارهای آرکیایی باکتری‌ها در نمونه‌های محیطی مبنا قرار گرفته‌اند. ترکیبی از این نشانگرهای زیستی لیپیدی می‌تواند فهم دقیقی از برهمکنش‌های میکروبی را در جمعیت‌های پیچیده فراهم کند(۱۷).تشخیص آرکیا به عنوان یک دومین مجزا از موجود زنده بعد از سال ۱۹۷۰ اتفاق افتاد از زمانی که تحقیق و پژوهش خصوصاً در اکولوژی اکسترموفیل ها توسعه یافته است. اجزای غشای لیپیدی آرکیاها چشم انداز ارزشمند و یافته‌های جدیدی را در کنار عملکردهای بیوشیمیایی و مولکولی غشاها فراهم کرده است که کاربرد آن نه تنها در آرکیا بلکه در باکتری‌ها و یوکاریا ها هم استفاده می‌شود. محیط‌هایی با استرس انرژی وجود دارد یعنی جایی که تولید انرژی نسبت به انرژی مورد نیاز برای حفظ سلولی محدود شده است و محافظت از طریق یک غشای سلولی با نفوذپذیری کم یک فاکتور اساسی برای تعیین اکولوژیکی و ارزیابی و سازگاری تکامل است(۱۸). لیپیدهای آرکیایی برای پایداری شیب یونی داخل و خارج سلول اساسی است(۱۹). در سلول آرکیایی نقش پوشش سلول در نفوذپذیری غشای سلولی و هدایت انرژی یک عنوان جالب برای تحقیقات آینده است. به عنوان مثال در تحقیقی که بر روی هالو آرکیا صورت گرفته است بر روی غشای سیتوپلاسمی آنها به ویژه لیپیدهایشان متمرکز شدند که به دو فرم وجود دارد: یعنی هم فرم غشایی (یعنی گلیسرولیپید) و هم فرم غیرغشایی آن‌ها بررسی شد. اما کلاسهای لیپیدی وابسته به غشا به عنوان مثال کوئینون ها مورد توجه قرار گرفت (۲۰,21). هالوآرکیاها، اکسترموفیل هایی هستند که مرتبط به محیط‌های فوق العاده نمکی می‌باشند. در محیط‌های هایپرسالین، هالوآرکیاها عموماً بیشتر از یوکاریا و باکتری‌ها توسعه می‌یابند. سازش پذیری هالوآرکیا رنج وسیعی از غلظت‌های نمک را در بر می‌گیرد. از طرفی غشای آنها نیز در طیف وسیعی از دماها پایدار و مقاوم است همچنین به سطح وسیعی از تنش‌های اکسیداتیو ، تنش pH، پایدار است(۲۳). توانایی هالوآرکاها به سازش در انواع وسیعی از شرایط محیطی فرصت‌های تحقیقاتی بزرگی را ارائه می‌دهد تا اکولوژی/ زیست شناسی مولکولی غشا بررسی شود. به خاطر پیشرفت شاخه‌ی شناسایی لیپید بر اساس تکنولوژی (HPLC-MC) ، خصوصیات ویژگیهای غشا و ترکیبات قابل حل در غشا از قبیل کوئینون ها هم اکنون در دسترس هستند. تکنیک‌هایی که بر پایه‌ی (HPLC) هستند قادرند توزیع لیپید میکروبی را بررسی کنند از جمله گروههای سر ویژه و زنجیرهای غیراشباع بدون نیاز به تیمارهای شیمیایی از طریق شکستن پیوند اتری (۲۴). در تحقیقات به عمل آمده غشا دولایه غیراشباع غنی از مناکوئینون می‌باشد که بالغ بر ۷۰ درصد غشا را در بر می‌گیرد که در کشمکش محیطی موفق و به نوع زندگی هوازی سازگار می‌شود(۲۵).

تکامل لیپیدهای غشایی هالوآرکیا بعد از پیدایش O_2 : اجزای لیپیدی چندین هالوآرکیا که شامل کوئینون هم می‌باشد، مطالعه شد که آرایش متنوعی از ۷ فرم دولایه ، سه گروه لیپیدی با فرم غیر دولایه سازگار با سبک زندگی تنفسی هستند. در اینجا مروری بر تکامل آرکیا خصوصاً تکامل غشای هالوآرکیا فراهم می‌شود و زمینه برای آنالیز لیپیدی فراهم می‌شود. نلسون و همکاران به این نتیجه رسیدند که خط تنفسی آرکیاها خصوصاً هالوآرکیا در یک رویداد هیبریداسیون ژنتیکی قابل ملاحظه در طول و یا به دنبال پیدایش و انتقال اکسیژن منسجم می‌شود. بر طبق آنالیز آنها، ۱۰۰۰ ژن تنفسی از باکتری‌ها توسط یک متانوژن و از طریق انتقال افقی ژن کسب شد. در این شیوه یک مجموعه‌ی پیچیده از ژنهای ناقل الکترون یا ژنهای حمایتی ناقل الکترون (مثل NADH و سیتوکروم اکسیداز) مشابه با آنها در میتوکندری یوکاریوتها یافت شد که در هالوآرکیا هم بیان می‌شدند. میزان قابل ملاحظه‌ای از این داده‌ها از این نظریه حمایت می‌کند که متابولیسم انرژی

تنفسی پیش برنده‌ی انرژی‌های زیستی هالوآرکیایی است. محققان بر این باورند که باکتریوردوپسین آرکیایی (یعنی غشای ارغوانی) و فسفریلاسیون در سطح سوبسترا (به عنوان مثال تخمیر آرژنین) نقش مهمی را ایفا می‌کنند اما این دومین نقش اکولوژیکی ترمودینامیکی هالوآرکیا است(۲۶). هر دو ماشین اصلی تنفسی مانند غشای لیپیدی آرکا دستخوش انتخاب داروینی شده است و بالغ بر ۲-۱ میلیارد سال فرصت تکاملی مؤثر واقع شده است. یکی از برجسته‌ترین تفاوت میان غشای سلول هالوآرکیا و دیگر آرکیاها فقدان لیپیدهای تترا اتری است (یا مونولایر). پیشنهاد می‌شود که این از لحاظ تکامل ساده است اما ساختار بزرگی در غشاهای آرکیایی تغییر می‌کند که این برای وارد شدن ماشین تنفسی از باکتری به داخل دومین آرکیایی اساسی بود. در حقیقت فرض می‌شود که ساختار غشای دولایه بیشتر به کار برده شد برای انتقال الکترون در باکتری‌هایی که انتخاب می‌شدند نسبت به هالوآرکیاهایی که دارای مونولایر بودند و تنفس می‌کردند. گفته شده است که انتقال الکترون توسط کوئینون ها ، مانند آنچه که در میتوکندری وجود دارد ، یک مرحله محدود در فتوسنتز کننده‌هاست (۲۵). تبدیل تک لایه به دولایه به نظر می‌رسد که میزان افزایش مؤثر انرژی را در متانوژن ها ی دارای سیتوکروم و ناقلین الکترون شبه کوئینون مشخص می‌کند(۲۶). ایجاد غشای دولایه در متانوسارسینا که ۴ تاخوردگی دارد بیشترین انرژی را در مقایسه با دیگر متانوژن های دو لایه که فاقد سیتوکروم هستند، ایجاد می‌کند. از جمله در *متانوبروی باکتر آربوریفیلوس* که کاربرد واضح غشای دولایه در موقعیت اکولوژیکی آرکیایی است. این داده‌ها مطابق با این نظریه است که انواع غشای تک‌لایه‌ای آرکا به نظر می‌رسد که قابلیت انتقال الکترون لیپوفیلیک را توسط کوئینون ها محدود می‌کند، بنابراین پیشنهاد می‌شود که تبدیل فرم تک لایه به دو لایه در هالوآرکا برای سازگار کردن زنجیره تنفسی در غشاهایشان اساسی بوده است. این تبدیل ممکن است در ساختار غشای هالوآرکیا بهینه شده را برای نفوذپذیری H^+ ، Na^+ و K^+ و همچنین سیالیت دو لایه‌ی لیپیدی برای انتقال الکترون را تشریح کند. در حمایت از نظریه سیالیت و افزایش جنبش غشایی برای بیوانرژیک مجدد، دیده شد که تحت اپتیمم شرایط رشد، مناکوئینون افزایش می‌یابد. پس گفته می‌شود که جنبش غشایی از طریق افزایش سطح زنجیره‌های ایزوپرنوئیدی لیپیدی با هدف افزایش انتقال الکترون درون لیپید دولایه افزایش می‌یابد پس تولید انرژی بالا می‌رود. هالو آرکاها ژن‌هایی را برای بیوسنتز مناکوئینون (از طریق انتقال عمودی ژن) از باکتری‌ها کسب می‌کنند(۲۷). جدا کردن مولکولی کوئینون ها (یعنی نسبت فراوانی کوئینون ، شبه کوئینون) و موقعیتشان در غشاهای دولایه هنوز به نتیجه نرسیده است. این تحقیقات انجام شده موقعیت کوئینون ها را در غشای دولایه پیش بینی کرد که با یوبی کوئینون نشان داده شد و اغلب آنها تصور می‌شود که جزئی از گونه‌های مولکولی کوئینون نباشد. هالوآرکیاها حاوی مناکوئینون است و تعیین دقیق اجزا و منشأ این مولکولها تحت مطالعه و بررسی است(۲۸).

کاتالیز شدن انتقال الکترون/ پروتون توسط کوئینون: بسیاری از ابهاماتی که در رابطه با وجه مولکولی کوئینون ها باقی می‌ماند را جواب داد که شامل نیروی محرکه‌ی لیپیدی، سایز مشترک اجزاء و عملکرد گونه‌های مختلف مولکولی می‌باشد(یعنی انواع گروههای سر، طول زنجیره و میزان غیراشباع بودن). در اینجا ما بر روی نقش کوئینون ها به عنوان حامل الکترون و پروتون متمرکز می‌شویم. درگیری کوئینون های محلول در چربی درون زنجیره‌ی انتقال الکترون ابتدا توسط (F.L-Crane) مطرح شد و بعد حضور عمومی آنها در گیاهان و اجزای حیوانات منجر به این شد که یوبی کوئینون نام بگیرد (یوبی کوئیتوس کوئینون)(۳۰). گسترده‌ی مدل سیال بیان می‌کند که، کوئینون ها آزادانه در بخش میانی غشا پخش می‌شوند. هم پروتون‌ها و هم الکترون‌ها را از یک پروتئین تنفسی به پروتئین دیگر حمل می‌کنند و یک اختلاف فیزیکوشیمیایی ایجاد می‌کند(۳۱). بر اساس این اختلاف فیزیکوشیمیایی در قسمت میانی غشا دولایه‌ای‌ها در میان آرکاها و باکتری‌ها یا یوکاریا در رابطه با فراوانی فوق العاده ی مناکوئینون دو مدل نهایی معرفی شد که ممکن است اطلاعات رایج را بر روی مکانیسم انتقال الکترون/ پروتون توسط کوئینون ها بسط دهد. با این وجود مدل ۱ برای عمل در غشاهایی بر مبنای اسیدی تشخیص داده شد که اجازه‌ی حرکت جانبی بیشتری نسبت به غشاهای آرکیایی بر مبنای ایزوپرینوئید می‌داد. مدل ۲ عنوان می‌کند که به مجرد اینکه کوئینون به عنوان حامل الکترون/ پروتون عمل می‌کند، گروه سر کوئینون/ کوئینول کاملاً از لحاظ آرایش

فضایی و کانفورماسیون تغییر می‌کند سپس ویژگی فیزیکی آن‌ها مؤثر واقع می‌شود(۳۲). گفته می‌شود که کاهش متوالی و پی در پی و پروتونه شدن کوئینون ها (MK) به کوئینول ($MK-H_2$)، تغییر شکل کتون ها به گروههای الکل، قابلیت اتصال هیدروژن را افزایش می‌دهد. چندین محقق گزارش داده‌اند، که انتشار نسبت‌های مشترکی از یوبی کوئینون مشابه با این لیپیدهای قطبی هستند (به عنوان مثال فستاتیدیل کولین). ایده‌ی حمایتی که کوئینون ها و لیپیدهای قطبی ممکن است ساختار مسئول شبیه به قایق معلق برای انتقال الکترون را تشکیل دهد. این مکانیسم برای انتقال الکترون در امتداد سطوح غشایی ارتباط بین میزان غیراشباع بودن کوئینون زنجیره‌های ایزوپرینوئید مشاهده شده در گونه‌های هالوآرکیایی را توضیح می‌دهد. پس مدل ۲ پیشنهاد می‌کند که سطوح بسیار بالایی از مناکوئینون ها در هالوآرکاها ماهیت حرکت کمتر در لایه‌های ایزوپرینوئیدال را منعکس می‌کند. نهایتاً میزان بالای مناکوئینون ها در هالوآرکاها ممکن است به کوئینون ها اجازه دهد تشکیل یک لوله مشابه با شلنگ برای انتقال الکترون را بدهد(۲۷).

بحث و نتیجه گیری

فیلوژنی و بیوسنتز کوئینون در آرکیا: یک تقسیم بندی تاکسونومیکی میان آرکیا و حضور مناکوئینون وجود دارد. حضور آنها در فیلوم آرکیایی "تام آرکئوتا" مانند دیگر شاخه‌ها عمیقاً گروههای آرکیایی و باکتریایی را دسته بندی می‌کند(۱۵). گفته می‌شود که بیوسنتز مناکوئینون در قدیمی‌ترین اجداد آرکیا و باکتری‌ها وجود داشت(۱۴). به طور دقیق پتانسیل‌های اکسید و احیای کم مناکوئینون (-74mV) وجود قدیمیترین جد آرکیا را در محیط احیایی تقویت می‌کند(۴). با این وجود کشف دو مسیر بیوسنتزی مستقل بیان می‌کند که بیوسنتز مناکوئینون حداقل دو بار انجام می‌شود(۱۴). در حالی که مسیر کلاسیکی در اکثر باکتری‌ها و هالوارکیا ها انجام می‌شود و مسیر فوتانوزین توسط دیگر آرکیاها و برخی باکتری‌ها به کار برده شد(۱۴، ۱۳). اجزای کوئینون تنفسی هالوآرکیا ها در حقیقت شبیه‌تر است به آنچه که در بسیاری از باکتری‌های بی هوازی و بی هوازی اختیاری وجود دارد. از جمله‌ی اینها استینوباکترها و دلتاپروتوباکتریا که حاوی مناکوئینون از نوع MK8.8 و MK8.7 می‌باشد (۴). این مشاهدات با موقعیت انتقال عمودی ژنهای بیوسنتزی مناکوئینون از باکتری‌های دهنده به جد متانوژنهای هالوباکتریال تطابق دارد (۱۴). بیوسنتز کوئینون های پلیمری غیراشباع ممکن است در زیستگاهای فوق العاده نمکی (۱۰) در مقایسه با فراوانی لیپیدهای غشایی ایزوپرینوئید بیوسنتز شده توسط هالوآرکیا در پاسخ به شوری زیاد مؤثر باشد. در مقابل، مناکوئینون‌های اشباع در این کلادهای آرکیایی پدید می‌آید.که لیپیدهای غشایی قطبی اشباع نیز دارد و تام آرکوتا و اکثر کرن آرکوتاهای ترموفیلیک را شامل می‌شود. طبق آنچه گفته شد فقدان مناکوئینون های اشباع در باکتری، ممکن است یک شکل تشخیصی و اجدادی در آرکیاها را نشان دهد (۴).

کوئینون به عنوان یک نشانگر زیستی تشخیصی: مشتقات نفتاکوئینون متیله شده احتمالاً از مناکوئینون ها مشتق می‌شود و در باکتری یافت می‌شود (۴). آرکیاهای *ترموفیلیکو ناترونوم* باکتریوم گریگوری هالوآلکالوفیلیک نیز حاوی (DMMKs) هستند. مشابه با مناکوئینون‌ها (DMKs) در باکتری‌ها یافت می‌شود (مانند T.*acidophilus*, A. *pernix*) و در بیوسنتز مناکوئینون در مسیر کلاسیکی و به طور بالقوه در مسیر فوتالوزین پیش ماده هستند. به علاوه (DMKs) ، (T.acidophilus) و (A. pernix) تنها گونه‌های آرکیایی هستند که تولید (MTKs) می‌کنند. (MTKs)، مشتقات متیوتیو از نفتاکوئینونها می‌باشد که تنها در ترموفیلیک هاتی هوازی، باکتری متابولیزه کننده سولفور متعلق به فیلوم آکوافیکا می‌باشد، مشاهده شد (۴). از آنجایی که مناکوئینون های احیا شده (مناکوئینول) ممکن است به خودی خود در حضور اکسیژن اکسید شود، احتمالاً به عنوان یک سازش با متابولیسم هوازی رخ می‌دهد. این شیفت به زنجیره‌ی بیوانرژیک با پتانسیل اکسید/احیای بالا به نظر نمی‌رسد در هوازی اجباری، تام آرکئوتای اکسیدکننده‌ی آمونیوم اتفاق بیفتد. اکسیداسیون آمونیاک با احیای مناکوئینول به عنوان دهنده‌ی الکترون به مونواکسیژناز آمونیاک تام آرکوتایی به نظر می‌رسد که از لحاظ ترمودینامیکی، به خاطر اختلاف زیاد میان پتانسیل اکسید و احیای مناکوئینون/مناکوئینول (E_0'=-74mV) و No_2 / NH_3 (E_0'=+34 mV) نامطلوب می‌باشد (۲۹). در این نمونه الکترونهای مورد نیاز برای احیای مناکوئینون لازم است که از اکسیداسیون هیدروکسیل آمین حدواسط از

طریق زنجیره‌ی انتقال الکترون کمکی توسط یک نیروی شیب پروتون مشتق شود .در این مسیر اکسیداسیون آمونیاک تام آرکوتایی ممکن است از لحاظ عملکردی با اکسیداسیون سوکسینات به واسطه‌ی MK در باسیلوس مشابه باشد (۲۹، ۴). بر خلاف نقش اصلی کوئینون ها در اکثر زنجیره‌های تنفسی آرکایی که مطالعه شده است، شمار چشمگیری از گونه‌های قابل کشت کوئینون‌ها را سنتز نمی‌کنند و از این رو به نظر می‌رسد که به سیستم‌های تنفسی مجزایی روی بیاورند. فقدان کوئینون‌ها و آنالوگ‌های کوئینون نیز، سیتوکروم‌ها در متانوژن‌های هیدروژن دوست در مورد یک ارتباط وابسته به کمواسموسیز ساده‌تر، قدیمی‌ترین شکل متابولیکی مشابه با متابولیسم انرژی برپایه‌ی کوئینون به نظر می‌رسد و به عنوان شاهد و مدرکی برای اجداد متانوژن آرکیا گزارش شده است(۱۳). پیدایش متانوفنازین‌ها به عنوان آنالوگ کوئینون مانند سیتوکروم‌ها در متانوسارسیناها به نظر می‌رسد که از لحاظ ویژگی‌های تکاملی جدیدتر باشد و به تنوع سوبستراهای متانوژنیک مرتبط باشد و مصرف سوبسترا در متانوسارسینا به طور موثری افزایش داد. در مقابل، مناکوئینون اولاً بر فرضیه‌ی متابویسم آرکیایی کاهش قابلیت بیوسنتز مناکوئینون در طول درخشش آرکیا بعد از جداشدن از جد معمول آرکیا و باکتری دلالت دارد و نتیجه‌ی آن که به توزیع بیوسنتز قطعه‌ای از کوئینون در *کرن آرکئا* (*Crenarchaeota*) منتهی می‌شود (۱۴). بر اساس مدل‌های فیلوژنی و پیدایش مناکوئینون در آرکیا یک سناریوی اولیه‌ی مناکوئینون بر حفظ بیوسنتز مناکوئینون در *تام آرکوتا* (*Thaumarchaeota*) و همچنین در بخش قابل ملاحظه‌ای از *کرن ارکئوتا* و کاهش قابلیت بیوسنتز در جد *یوری آرکئوتا* (*Euryarchaeota*) دلالت دارد. مطابق با کشف ژنهای بیوسنتز کننده‌ی مناکوئینون توسط جد هالوباکتری ها یوری آرکوتاهای رده‌ی آرکئوگلوبال ها و ترموپلاسماتال ها ممکن است این ژنها را از طریق انتقال عمودی از دیگر میکروارگانیسم‌ها به دست بیاورند. این سناریو به نظر می‌رسد که احتمالاً رخداد مجزای بیوسنتز مناکوئینون در آرکاگلوبال ها و ترموپلاسماتال ها نیز بخشهای زیادی از ژنهای کسب شده به صورت انتقال عمودی از باکتری و آرکای دیگر کسب شود (۲۸، ۴). آنالیز پدیده‌ی کوئینون تنفسی بر مبنای انشعابات پایه‌ای معرف‌های آرکیایی ممکن است به حل بیشتر تاریخچه‌ی تکاملی بیوسنتز آرکا کمک کند. در مقابل با شمار زیادی کشت‌های آرکیایی هالوفیلیک و ترموفیلیک، فقط تعداد اندکی از ایزوله‌های مزوفیلیک غیرمتانوژنی وجود داشت که منحصراً آرکیای اکسیدکننده‌ی آمونیاک از فیلوم تام آرکوتا هستند. بر مبنای فراوانی زیاد و تنوع مزوفیلیک های پلانکتونی غیرقابل کشت و گروههای آرکیایی وابسته به اعماق اقیانوس، اکثریت کوئینون های متنوع آرکیایی به طور معمول بدون اجبار باقی می‌مانند. آنالیز کوئینون های تنفسی در نمونه‌های محیطی می‌تواند چشم انداز افزونی بر تنوع مسیرهای تنفسی آرکیای غیرقابل کشت ایجاد کند (۴). در نتیجه‌ی توزیع تاکسونومیکی هتروژنوس انواع کوئینون ها در میان گونه‌های آرکیاها، دیدگاهی را به سمت تاریخچه‌ی تکاملی بیوسنتز کوئینون ها ایجاد کرده است. به طور ویژه، توزیع مناکوئینون در آرکیاها یک منشأ اجدادی از بیوسنتز مناکوئینون در کرن- یا تام آرکوتا را پیشنهاد می‌کند. در مقابل توزیع واگرای کوئینون در یوری آکوتا ممکن است ناشی از مجموعه‌ی توارث عمودی، انتقال عمودی ژن و از دست دادن ژن باشد. در اکوسیستم‌هایی که تابع کشت نیستند، لیپیدومیک و متاژنومیک ها دائماً برای توصیف اجزای جمعیت میکروبی و عملکرد بالقوه‌ی آنها به کار می‌رود. بسیاری از روشهایی که برای آنالیز اجزای میکروبی استفاده می‌شود از حساسیت بالایی برخوردار است و به خصوص برای تعیین و آنالیز کوئینون ها و لیپیدهای غشایی در نمونه‌های محیطی کاربرد زیادی دارند. این باعث می‌شود که مقایسه‌ی مستقیم گلیسرولیپیدهای آرکیایی و مشتقات کوئینون ها در نمونه‌های محیطی تسهیل شود. روی هم رفته فراوانی کوئینون های اشباع و غیراشباع مشخص می‌شود. حتی با وجودی که برخی کوئینون ها در چندین گونه‌ی آرکیا پدیدار می‌شود، ویژگیهای مرتبط کوئینون ها به طور قابل ملاحظه ای در هر گونه متفاوت هستند. به طور خاص، MK_6 و $MK_{6.1}$ در تام آرکوتا ها اولین کوئینون هایی هستند که در آرکیاهای مزوفیلیک توصیف شدند. بنابراین بیومارکرهای آینده نوید بخشی برای ردیابی این کلاد فراوان آرکیایی در جهان هستند. به طور مشابه SQ و CQ و BDTQs برای سولفولوبوس ها مجزا هستند به طوری که MPs و OH-MPs برای *متانوسارسینا* (*Methanosarcina*) متمایز است (۱۶). نظر به پیدایش وسیع الطیف متانوسارسینا در محیط دریا به خصوص رسوبات کف

دریا، MPs و OH-MPs این پتانسیل را دارند که به عنوان بیومارکرهایی برای این رده از ارکیاها به کار برده شود. علاوه بر این متانوفنازین ها ممکن است توسط آرکیای بی هوازی اکسید کننده‌ی متان غیر قابل کشت، نیز سنتز شود که از لحاظ فیلوژنی ارتباط نزدیکی با متانو سارسینا دارد.

سازش پذیری کوئینون ها: با توجه به اینکه اختلاف ویژگی‌های کوئینون سویه‌های آرکیایی بررسی شده، ممکن است منسوب به اختلاف زیستگاهها، استراتژی‌های سازش و متابولیسم باشد. به عنوان مثال سویه‌های تام آرکوتای کشت شده در دما و میزان pH محدودیت دارند و هوازی‌های اجباری اکسیدکننده‌ی آمونیاک هستند (۲۲) و حاوی فقط دو کوئینون تنفسی می‌باشند. در مقابل آنواع گوناگونی از کوئینون ها ا در رنج وسیعی از شرایط می‌توان یافت که این آرکیا می‌تواند سازگار شود به طوری که در شرایط هوازی و بی هوازی ، حرارت بالا و pH کم می‌تواند رشد کند.از انجا که موقعیت کوئینون در آرکیا به خوبی باکتری در پاسخ به شرایط رشد می‌تواند تغییر کند (۱۰) این احتمال وجود دارد که پاسخ به تغییرات پارامترهای نیز در پروفایل‌های کوئینون کد شود. شناسایی انواع کوئینون های محیطی ممکن است به شرایط اکسید و احیای اجباری مانند مسیرهای سازش پذیری میکروب‌ها کمک کند. در نتیجه‌ی پروتوکل های آنالیتیکی که حساس می‌باشند و لیپیدهای غشایی و پروفایل‌های کوئینون را در کشت‌ها و نمونه‌های محیطی تخمین می زند. تنوع ساختاری کوئینون ها و توزیع آنها میان آرکیا اطلاعات تاکسونومیکی چشمگیری را در بر دارد و بیومارکر بسیار بالقوه‌ای برای طبقه بندی رده‌های آرکایی مجزا در محیط می باشدکوئینون های تام آرکئوتا و لیپیدهای قطبی ممکن است اطلاعات کاملی را راجع به تنفس و بیومس میکروبی فراهم کند. از انجایی که برای تام آرکئوتای پلانکتونی پروفایل‌های کوئینون وسیعی اثبات شده است به نظر می‌رسد که در نهایت از کوئینون ها به عنوان بیومارکرهایی استفاده شود که فعالیت تنفسی کلادهای آرکیایی مرتبط با محیط را نشان می‌دهد(۴).

منابع

1. Berg JM, Tymoczko JL, Stryer L. Biochemistry. 5th edition. New York: W H Freeman; 2002.

2. Samta J., Antonella C and Arnold J. M (2014) Biosynthesis of archaeal membrane ether lipids 5(641)

3.Bruce Alberts, Alexander Johnson, Julian Lewis, Martin Raff, Keith Roberts (2002)(, and Peter Walter . Molecular Biology of the Cell. 4th edition.

4. Felix J. Elling., Kevin W., Becker., Martin Könneke., Jan M. Schröder., Matthias Y. Kellermann., Michael Thomm., Kai-Uwe Hinrichs. (2016) Respiratory quinones in Archaea: phylogenetic distribution and application as biomarkers in the marine environment. Applied Microbiology Environmental 18(2), 692–707

5- Lawrence I. Grossman ., Derek E. Wildman., Timothy R. Schmidt., Morris Goodman. (2004)Accelerated evolution of the electron transport chain in anthropoid primates Elsevier 20(11) 578–585.

6- Nowicka, B., and Kruk, J. (2010) Occurrence, biosynthesis and function of isoprenoid quinones. *Biochim Biophys Acta*1797: 1587–1605.

7- Hiraishi, A., Iwasaki, M., Kawagishi, T., Yoshida, N., Narihiro, T., and Kato, K. (2003) Significance of lipoquinones as quantitative biomarkers of bacterial populations in the environment. *Microbes Environ* 18: 89–93.

8- Bekker, M., Kramer, G., Hartog, A.F., Wagner, M.J., de Koster, C.G., Hellingwerf, K.J., and de Mattos, M.J.T. (2007) Changes in the redox state and composition of the

quinone pool of *Escherichia coli* during aerobic batchculture growth. *Microbiology* 153: 1974–1980.

9- Villanueva, L., del Campo, J., Guerrero, R., and Geyer, R. (2010) Intact phospholipid and quinone biomarkers to assess microbial diversity and redox state in microbial mats. *Microb Ecol* 60: 226–238.

10- Sévin, D.C., and Sauer, U. (2014) Ubiquinone accumulation improves osmotic-stress tolerance in Escherichia coli. Nat Chem Biol 10: 266–272.

11- Urakawa, H., Yoshida, T., Nishimura, M., and Ohwada, K.(2005) Characterization of depth-related changes and sitespecific differences of microbial communities in marine sediments using quinone profiles. Fish Sci 71: 174–182.

12- Coates, C.S., Ziegler, J., Manz, K., Good, J., Kang, B.,Milikisiyants, S., et al. (2013) The structure and function of quinones in biological solar energy transduction: a cyclic voltammetry, EPR, and hyperfine sub-level correlation (HYSCORE) spectroscopy study of modelnaphthoquinones. J Phys Chem B 117: 7210–7220.

13- Sousa, F.L., Thiergart, T., Landan, G., Nelson-Sathi, S., Pereira, I.A.C., Allen, J.F., *et al*. (2013) Early bioenergetics evolution. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 368: 20130088.

14- Zhi, X.-Y.Y., Yao, J.-C.C., Tang, S.-K.K., Huang, Y., Li,H.-W.W., and Li, W.-J.J. (2014) The futalosine pathway played an important role in menaquinone biosynthesis during early prokaryote evolution. Genome Biol Evol 6:149–160.

15- Kaiser, P., Geyer, R., Surmann, P., and Fuhrmann, H. (2012) LC-MS method for screening unknown microbial carotenoids and isoprenoid quinones. J Microbiol Methods 88: 28–34.

16- R. Cavicchioli, Archaea — timeline of the third domain, Nat. Rev. Microbiol. 9 (2011) 51–6

17- Y. Koga, H. Morii, Recent advances in structural research on ether lipids from archaea including comparative and physiological aspects, Biosci. Biotechnol. Biochem. 69 (2005) 2019–2034

18- D.L. Valentine, Adaptations to energy stress dictate the ecology and evolution of the Archaea, Nat. Rev. Microbiol. 5 (2007) 316–323

19- J.L.C.M. van de Vossenberg, A.J.M. Driessen, W.D. Grant, W.N. Konings, Lipid membranes from halophilic and alkali-halophilic Archaea have a low H+ and Na+ permeability at high salt concentration, Extremophiles 3 (1999) 253–257,

20- M. Schlame, Thematic review series: glycerolipids. Cardiolipin synthesis for the assembly of bacterial and mitochondrial membranes, J. Lipid Res. 49 (2008) 1607–1620,

21- M.Y. Yoshinaga, M.Y. Kellermann, P.E. Rossel, F. Schubotz, J.S. Lipp, K.-U. Hinrichs, Systematic fragmentation patterns of archaeal intact polar lipids by highperformance liquid chromatography/ electrospray ionization ion-trap mass spectrometry, Rapid Commun. Mass Spectrom. 25 (2011) 3563–3574

22- S.C. Kushwaha, M.B. Gochnauer, D.J. Kushner, M. Kates, Pigments and isoprenoid compounds in extremely and moderately halophilic bacteria, Can. J. Microbiol. 20

(1974) 241–245

23- H.R. Shahmohammadi, E. Asgarani, H. Terato, T. Saito, Y. Ohyama, K. Gekko, et al., Protective roles of bacterioruberin and intracellular KCl in the resistance of Halobacterium salinarium against DNA-damaging agents, J. Radiat. Res. 39 (1998) 251–262

24-. L. Wörmer, J.S. Lipp, J.M. Schröder, K.-U. Hinrichs, Application of two new LC–ESI– MS methods for improved detection of intact polar lipids (IPLs) in environmental samples, Org. Geochem. 59 (2013) 10–21,

25- R.K. Thauer, A.-K. Kaster, H. Seedorf, W. Buckel, R. Hedderich, Methanogenic archaea: ecologically relevant differences in energy conservation, Nat. Rev. Microbiol. 6 (2008) 579–591

26- S. Nelson-Sathi, T. Dagan, G. Landan, A. Janssen, M. Steel, J.O. McInerney, et al.,

Acquisition of 1,000 eubacterial genes physiologically transformed a methanogen

at the origin of haloarchaea, Proc. Natl. Acad. Sci. 109 (2012) 20537–20542

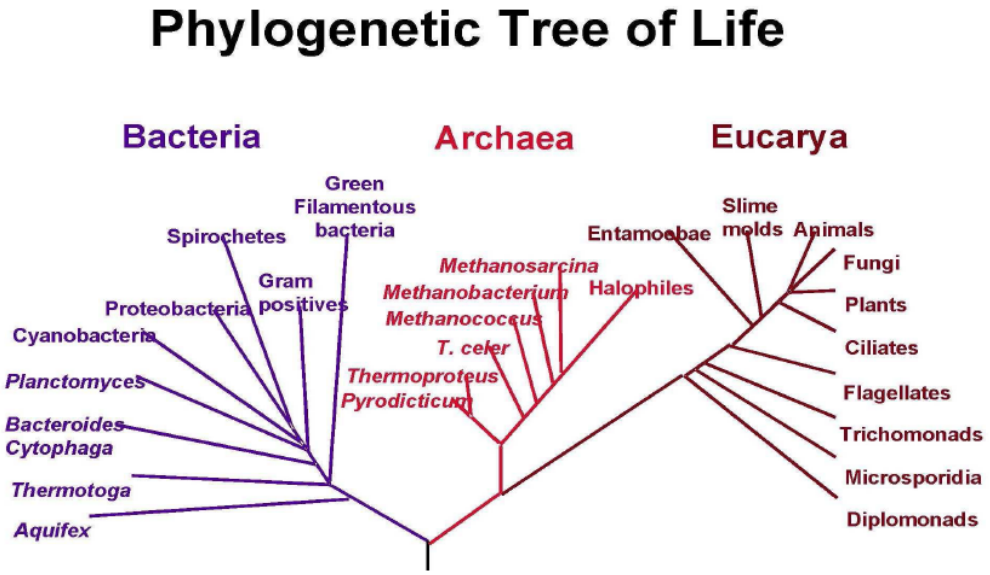
27- Matthias Y. Kellermann ., Marcos Y. Yoshinaga ., Raymond C., Valentine ., Lars Wörmer ., David L. Valentine. Important roles for membrane lipids in haloarchaeal bioenergetics, 2016. , Biochimica et Biophysica Acta 1858 (2016) 2940–2956

28- F.J. Elling, K.W. Becker, M. Könneke, J.M. Schröder, M.Y. Kellermann, M. Thomm,

et al., Respiratory quinones in Archaea: phylogenetic distribution and application

as biomarkers in the marine environment, Environ. Microbiol. 2 (2015) 692–707,

29- Ferguson, S.J., Richardson, D.J., and van Spanning, R.J.M. (2007) Biochemistry and molecular biology of nitrification. In *Biology of the Nitrogen Cycle*. Bothe, H., Ferguson, S.J., and Newton, W.E. (eds). Amsterdam, The Netherlands: Elsevier, pp. 209–222.

30- Coolen, M.J.L., Abbas, B., van Bleijswijk, J., Hopmans, E.C., Kuypers, M.M.M.,Wakeham, S.G., and Sinninghe Damsté

31- Wakeham, S.G., Amann, R., Freeman, K.H., Hopmans, E.C., Jørgensen, B.B., Putnam, I.F., *et al*. (2007) Microbial ecology of the stratified water column of the Black Sea as revealed by a comprehens**ive**