



## A IMPORTÂNCIA DO MODELO DE MONOCAMADA LIPÍDICA DA MEMBRANA PLASMÁTICA DE ARCHAEA PARA O ENSINO DE BIOLOGIA CELULAR NO BRASIL

## THE IMPORTANCE OF A LIPID MONOLAYER MODEL OF ARCHAEAL MEMBRANE TO CELL BIOLOGY COURSES IN BRAZIL

## LA IMPORTANCIA DEL MODELO DE MONOCAPA LIPÍDICA DE LA MEMBRANA PLASMÁTICA DE ARCHAEA PARA LA ENSEÑANZA DE LA BIOLOGÍA CELULAR EN BRASIL

Andrey do Nascimento Vieira\* , Alice Sampaio Barreto da Rocha\*\*   
Manuel Gustavo Leitão Ribeiro\*\*\*

Cómo citar este artículo: Vieira, A. N.; Rocha, A. S. B.; Ribeiro, M. G. L. (2021). A importância do modelo de monocamada lipídica da membrana plasmática de Archaea para o ensino de Biologia Celular no Brasil. *Góndola, enseñanza y aprendizaje de las ciencias*, 17(1), 74-89. DOI: <https://doi.org/10.14483/23464712.18604>

### Resumo

Em Biologia, a célula é considerada a unidade funcional dos seres vivos. Seus constituintes são fundamentalmente material genético, citoplasma e membrana plasmática. Estes três componentes estruturais exercem, dentre outros papéis biológicos, reprodução e manutenção celular, suporte à atividade metabólica e manutenção da barreira físico-química. Portanto, para a compreensão da fisiologia e estrutura celular, é imperativo o estudo dos processos em que esses componentes estão envolvidos, que nos cursos de ensino superior são abordados principalmente nas disciplinas de Biologia Celular e Molecular. Grande parte do conteúdo dessas disciplinas é dedicada ao estudo da estrutura, composição e evolução da membrana plasmática, muitas vezes referida de forma genérica como membrana celular. Em alguns clados em Archaea, um dos três domínios da vida, a membrana celular promove características fisiológicas únicas que permitem o sucesso evolutivo de tais grupos e sua sobrevivência em ambientes inóspitos para outras formas de vida. Nestas células, as membranas plasmáticas diferem estruturalmente das membranas dos domínios Bacteria e Eukaria por se organizarem em monocamada, apresentarem variações no tamanho das cadeias carbônicas alifáticas, nas ligações carbono-carbono e possuírem componentes estruturais exclusivos, como por exemplo os Glicerol-dialkil-glicerol-tetraéteres (GDGTs) e os Arqueóis. Infelizmente, pouca importância é dada ao domínio Archaea nos cursos que são oferecidos a alunos de Ciências Biológicas. O objetivo deste trabalho foi compilar informações sobre a membrana de Archaea e suplementar o atual repertório literário usado para

Recibido: 1 de septiembre de 2021; aprobado: 1 de marzo de 2022

\* Mestre em Microbiologia Marinha. Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, Alemanha. Email: [nascima@uni-duesseldorf.de](mailto:nascima@uni-duesseldorf.de) – ORCID <https://orcid.org/0000-0003-4468-7724>

\*\* Mestre em Ciências e tecnologia de imunobiológicos. IOC - FIOCRUZ, Brasil. Email: [alicesampaio.br@gmail.com](mailto:alicesampaio.br@gmail.com) – ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0839-306X>

\*\*\* Doutor em Ciências. Universidade Federal Fluminense, Brasil. Email: [mgustavo@id.uff.br](mailto:mgustavo@id.uff.br) – ORCID <http://orcid.org/0000-0002-3486-2966>

o ensino dos módulos referentes à membrana plasmática nas disciplinas de Biologia Celular e Molecular no Brasil.

**Palavras chave:** Ensino superior. Educação científica. Biologia. Material de referencia. Meios de ensino.

### Abstract

In Biology, a cell is a functional unit of living organisms. Its constituents are mainly genetic material, cytoplasm, and the cell membrane. These three structural components play, among other biological roles, cell reproduction and maintenance, support of a metabolic activity, and maintenance of the physical-chemical barrier. Therefore, to understand a cell structure and its physiology is imperative to study the processes in which these components are involved. In Brazilian higher education, these topics are mainly addressed in Cellular and Molecular Biology subjects, but most of the contents focused on studying the structure, composition, and evolution of the plasma membrane, often referred to generically as the cell membrane. In some clades in Archaea, one of the three domains of life, the cell membrane promotes unique physiological characteristics that confer the evolutionary success of these groups and their survival in environments inhospitable to other lifeways. In these cells, the plasma membranes differ structurally from the membranes of the Bacteria and Eukarya domains which are organized in monolayers, presenting variations in carbon aliphatic chains size, carbon-carbon bonds, and have exclusive structural components such as Glycerol-dialkyl-glycerol-tetraethers (GDGT's) and Arqueols. Unfortunately, little importance usually occurs to the Archaea domain in the chairs offered to Biological Sciences students. The objective of this work was to compile information about the Archaea membrane and enrich the current literary repertoire used to teach the modules related to the plasma membrane in the disciplines of Cellular and Molecular Biology in Brazil.

**Keywords:** Higher education. Science education. Biology. Reference material. Teaching aid

### Resumen

En Biología, la célula se considera la unidad funcional de los seres vivos. Sus componentes son fundamentalmente: material genético, citoplasma y membrana plasmática. Estos tres componentes estructurales desempeñan, entre otras funciones biológicas, la reproducción y el mantenimiento celular, el soporte de la actividad metabólica y el mantenimiento de la barrera fisicoquímica. Por tanto, para comprender la fisiología y estructura celular, es imperativo estudiar los procesos en los que están involucrados estos componentes. En el ámbito de la educación superior brasileña, estos temas se tratan principalmente en las disciplinas de Biología Celular y Molecular. Gran parte del contenido de dicha disciplina se dedica al estudio de la estructura, composición y evolución de la membrana plasmática, a menudo denominada de forma genérica como membrana celular. En algunos clados de Archaea, uno de los tres dominios de la vida, la membrana celular promueve características fisiológicas únicas que permiten el éxito evolutivo de dichos grupos y su supervivencia en ambientes inhóspitos

para outras formas de vida. En estas células, las membranas plasmáticas se diferencian estructuralmente de las membranas de los dominios Bacteria y Eukaria porque están organizadas en una monocapa, presentan variaciones en el tamaño de las cadenas de carbono alifáticas, en los enlaces carbono-carbono y tienen componentes estructurales únicos, tales como tetraéteres de glicerol-dialquil-glicerol (GDGT) y arqueoles. Desafortunadamente, se le da poca importancia al dominio de Archaea en los cursos que se ofrecen a los estudiantes de Ciencias Biológicas. El objetivo de este trabajo fue recopilar información sobre la membrana de Archaea y complementar el repertorio literario actual utilizado para la enseñanza de módulos relacionados con la membrana plasmática en las disciplinas de Biología Celular y Molecular en Brasil.

**Palabras clave:** Enseñanza superior. Educación científica. Biología. Material de referencia. Medios de enseñanza aotro.

## 1. Introdução

A membrana plasmática é uma estrutura predominantemente fluida onde macromoléculas interagem de forma sinérgica, conferindo adaptabilidade a diferentes estímulos ambientais, como por exemplo, os estresses osmótico, térmico e hidrostático (INGRAM, 1976; YAYANOS, DIETZ, VAN BOXTEL, 1979; ROMANTSOV, GUAN, WOOD, 2009). A fluidez da membrana plasmática deriva de propriedades físico-químicas dos seus constituintes: fosfolipídeos, colesterol e glicopeptídeos. A composição de fosfolipídeos com cadeias aciladas saturadas e insaturadas e colesterol resulta em fases distintas. Em uma matriz desordenada de glicerofosfolipídeos insaturados (fase líquida-cristalina) pode-se encontrar balsas lipídicas (fase líquida ordenada), microdomínios especializados da membrana enriquecidos com esfingolipídeos, colesterol e ricos em proteínas ancoradas a glicosilfosfatidilinositol (GPI) 1,7; proteínas duplamente aciladas, tais como as quinases da família Src ou as subunidades das proteínas G heterotriméricas; proteínas palmitoiladas, como Hedgehog e proteínas transmembrana (SCHROEDER, LONDON, BROWN, 1994; SIMONS, IKONEN, 1997; SIMONS, TOOMRE, 2000; CLAIR, LONDON, 2009; SEZGIN et al., 2017).

A membrana celular separa o meio intracelular do meio extracelular, mantendo dessa forma a compartimentalização e garantindo a atividade

celular sem que haja dispersão de moléculas essenciais para o metabolismo. Essa propriedade inata das membranas celulares resulta da natureza termodinâmica dos seus componentes fundamentais, os fosfolipídeos, que quando imersos em solução aquosa formam uma dupla camada, termodinamicamente mais estável (GERSHFELD, 1976). Um exemplo desta formação são as micelas e vesículas lipídicas (INGÓLFSSON et al., 2014).

Na figura 1: Modelo de membrana celular em mosaico fluido em corte transversal apresentando diferentes tipos de proteína em vermelho, amarelo e marrom. Em azul, as esferas representam a porção polar dos fosfolipídeos contendo um grupamento glicerofosfato ligado a uma outra molécula polar. Associadas à porção polar

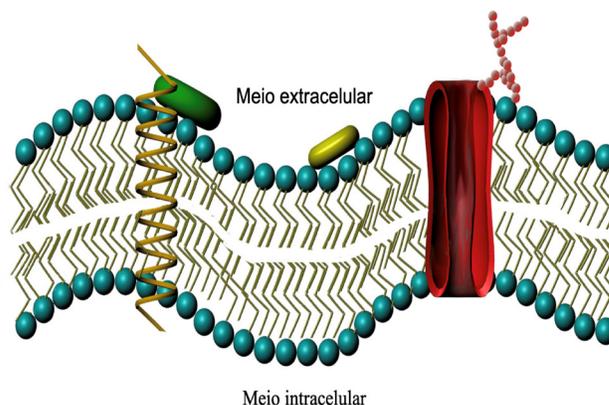


Figura 1. Fonte: Os autores.

por intermédio da molécula de glicerol, vê-se duas cadeias carbônicas compostas de ácidos graxos saturados e insaturados. As proteínas estão assim representadas: duas glicoproteínas transmembranares (em vermelho uma proteína de canal associada a uma fração oligossacarídica periférica (esferas vermelhas), e em marrom, no formato helicoidal, associada à porção periférica verde, uma proteína do tipo transportadora); proteína periférica (em amarelo). Devido a características físico-químicas e termodinâmicas, o posicionamento estrutural da membrana plasmática se dá como mostra a figura. As regiões polares interagem com os meios e estruturas aquosas enquanto as regiões apolares interagem com os meios e estruturas apolares. Essa estrutura como um todo organiza-se espontaneamente em dupla camada.

A barreira lipídica é impermeável à passagem da maioria das moléculas solúveis em água, mas a associação entre fosfolípidos e proteínas promove a permeabilidade seletiva, propriedade essencial para manutenção da homeostase. As reações químicas nas células ocorrem em ambientes fora do equilíbrio químico e por essa razão a permeabilidade seletiva tem função essencial no controle da disponibilidade de substratos e produtos. A seleção do que é transportado através da membrana celular regula a concentração de solutos conforme descrito abaixo:

- a) Totalmente permeável a: Moléculas hidrofóbicas de baixo peso molecular como: O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>.
- b) Parcialmente permeável a: Pequenas moléculas polares não carregadas ionicamente: H<sub>2</sub>O, ureia e glicerol
- c) Minimamente permeável a: Grandes moléculas polares não carregadas
- d) Impermeável a íons como Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Cl<sup>-</sup>.

Grande parte dos processos biológicos relacionados à membrana plasmática são possibilitados graças à presença de proteínas, cujas propriedades físico-químicas influenciam diretamente os papéis específicos de cada membrana celular.

## 2. Domínio Archaea: uma análise da literatura

### 2.1. Pesquisa e ensino

O ensino de ciências e biologia no século vinte e um, em qualquer nível (básico e superior), demanda discussão de conteúdos de forma que os alunos compreendam e desenvolvam habilidades e competências necessárias em sua vida profissional. Nesse contexto, as contribuições do ensino de Biologia celular repercutem não apenas no entendimento da célula, mas também em questões sociocientíficas (MARTÍNEZ PÉREZ, PARGA LOZANO, 2013) e em implicações relacionadas a setores diversos como: Pesquisa científica básica e aplicada, análises clínicas, nutrição e também no setor de biotecnologia e desenvolvimento de produtos (TAHA et al., 2017; MONERAT, ROCHA, 2015).

Dentre as abordagens biotecnológicas existentes – como as terapias celulares na área de bioengenharia, plataformas vegetais para produção de proteínas terapêuticas e peptídeos recombinantes (SHANMUGARAJ, RAMALINGAM, 2014; CARIAS et al., 2018), grande parte das pesquisas baseiam-se no mesmo repertório de organismos: *Saccharomyces cerevisiae*, organismo amplamente utilizado na pesquisa científica como um modelo de célula eucariótica (BUSCHINI, POLI, ROSSI, 2003; LUSHCHAK, 2006; KARATHIA et al., 2011), *Escherichia coli*, utilizado como um dos modelos celulares bacterianos (CHAUDHURI, HENDERSON, 2012), além de diversos organismos usados em menor escala como modelos celulares em Archaea (SOPPA et al., 2006; LEIGH et al., 2011). Alguns modelos celulares em Archaea possibilitaram um desenvolvimento significativo no campo da biotecnologia, mais especificamente na produção de gases em biorreatores como o metano e hidrogênio (PFEIFER, 2020, insumos industriais como lactato (McANULTY et al., 2017), produção de aminoácidos (TAUBNER et al., 2019), macromoléculas com propriedades biocatalíticas (RESTAINO et al., 2018), etanol (BASEN et al., 2014) e acetato (SOO et al., 2016). Apesar do pequeno

número de publicações em comparação com os outros dois domínios (Quadro 1), historicamente esse número vem crescendo de forma consistente. A Figura 2 demonstra o número de publicações por ano utilizando os descritores “Archaea” e “Bacteria” como tópicos de pesquisa, desta vez no portal Web of Science, uma das maiores bases de dados de referências acadêmicas do mundo, administrado pela empresa Clarivate Analytics (EUA). Este tipo de pesquisa utilizando tópicos como marcadores de pesquisa compara os referidos termos presentes no título da publicação, no resumo e nas palavras-chave dos artigos buscados. Pode-se observar o crescimento exponencial das publicações em Bactéria apenas a partir dos últimos 10-15 anos. Até então, as publicações em Archaea seguiam aproximadamente a mesma taxa de crescimento. É de se esperar que a curva de produção científica em Archaea siga a mesma trajetória do domínio Bactéria nos próximos anos.

**Quadro 1**

|                      | Bactéria    | Archaea    |
|----------------------|-------------|------------|
| Nucleotídeos         | 71.424.910  | 1.382.658  |
| Proteínas            | 794.682.838 | 11.531.446 |
| Estruturas Proteicas | 74.258      | 14.002     |
| Genoma               | 40.103      | 1.981      |
| PubMed Central       | 1.162.442   | 53.577     |
| Domínios Conservados | 23.601      | 3.295      |
| Genes                | 3.650.938   | 1.106.249  |
| Taxonomia            | 2           | 1          |

Fonte: Base de dados do PubMed (Centro Nacional de Informação Biotecnológica, EUA) e compilação pelos autores.

No Quadro 1, volume de publicações disponíveis nas bases de dados específicas do portal PubMed, administrado pelo National Center for Biotechnology Information (Centro Nacional de Informação Biotecnológica, EUA), usando as palavras “Bacteria” e “Archaea”, em pesquisa realizada no dia 21/04/2021. Na primeira coluna

referente ao domínio Bactéria, evidencia-se a informação de que 40.103 genomas foram descritos até o dia da referida busca. Em contraste, na coluna referente ao domínio Archaea, verifica-se que 1.981 genomas foram descritos, um número aproximadamente vinte vezes menor de espécies e unidades taxonômicas operacionais (UTO).

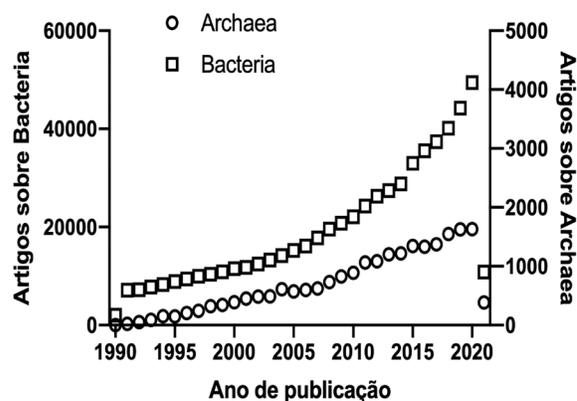


Figura 2: Volume de publicações por ano utilizando como palavras-chave os termos “Archaea” e “Bacteria” no portal Web of Science. Pesquisa realizada no dia 18/04/2021.

Ao longo das duas últimas décadas, observa-se um aumento expressivo no volume de publicações em ambos os domínios. Porém, diferentemente do comportamento exponencial observado nas publicações sobre Bactérias (um “boom” de artigos a partir do final da primeira década do milênio), as publicações em Archaea parecem seguir um caráter linear ao longo dos anos. O conjunto das informações apresentadas acima demonstra que o domínio Archaea está significativamente presente na pesquisa científica e é amplamente utilizado na produção biotecnológica. Entretanto, apesar da sua relevância nesses campos, tentaremos mostrar adiante que ainda é pouco explorado no campo do ensino de biologia, fazendo com que muitas das características fisiológicas e evolutivas únicas desse grupo sejam negligenciadas na sala de aula e, conseqüentemente, na indústria.

**2.2. Os domínios Archaea e Bacteria e o ensino de Biologia Celular**

Na versão digital de dois livros de referência

no ensino de Biologia Celular e Molecular (JUNQUEIRA, CARNEIRO, 2012; ALBERTS et al., 2017) foi realizada uma busca, através da ferramenta de busca disponível no software gratuito Adobe Acrobat Reader DC (Adobe Systems Incorporated, EUA) dos termos mencionados no Quadro 2. Como resultado, notou-se o amplo predomínio do modelo mosaico fluido com dupla camada fosfolipídica, já apresentado na introdução do presente trabalho, como modelo de membrana plasmática. Conforme demonstrado no Quadro 2, o modelo de monocamada encontrado amplamente em alguns clados e unidades taxonômicas operacionais (UTO) de Archaea é negligenciado nessa literatura, desta forma contribuindo com o já escasso aproveitamento de tópicos referentes a Archaea na sala de aula.

**Quadro 2:** Número de vezes em que os termos relacionados aos modelos de membrana plasmática são mencionados nos livros Biologia Molecular da Célula (ALBERTS et al., 2017) e Biologia Celular e Molecular (JUNQUEIRA, CARNEIRO, 2012) respectivamente.

|                                     | ALBERTS et al., 2017 | JUNQUEIRA, CARNEIRO, 2012 |
|-------------------------------------|----------------------|---------------------------|
| "Membrana plasmática "              | 119                  | 229                       |
| "Membrana celular"                  | 36                   | 34                        |
| "Monocamada"                        | 63                   | 0                         |
| "Monocamada fosfolipídica"          | 4                    | 0                         |
| "Mosaico fluido"                    | 0                    | 3                         |
| "bicamada"                          | 390                  | 35                        |
| "Bicamada fosfolipídica"            | 228                  | 25                        |
| "Dupla camada fosfolipídica"        | 4                    | 0                         |
| "Arqueobactérias"                   | 11                   | 0                         |
| "Fosfolipídios"/<br>"Fosfolipídeos" | 118                  | 39                        |
| "Fosfolipídica"                     | 18                   | 0                         |

**Fonte:** elaboração dos autores.

Visto que o domínio Archaea foi descoberto mais de 300 anos depois de Bactéria (PORTER, 1976; WOESE, KANDLER, WHEELIS, 1990), faz-se lógica uma cobertura proporcional de tais conteúdos conceituais nos livros didáticos. Por outro lado, com a demonstração das divergências com o modelo

de membrana celular amplamente consolidado nos livros didáticos e a grande demanda por novas tecnologias biomédicas, biotecnológicas e industriais, é de grande importância um uso mais amplo de diferentes modelos celulares, dentre as quais UTOs de Archaea possuem um potencial praticamente inexplorado. No entanto, cabe ressaltar que a estrutura e organização da membrana plasmática em eucariotos é mais complexa do que em procariotos (VELLAI, VIDA, 1999; REN, PAULSEN, 2005). Dentre as diferenças mais notáveis, a dimensão é um fator relevante entre os dois tipos celulares. Enquanto células procarióticas possuem em torno de 1µm de diâmetro, as Eucarióticas são pelo menos dez vezes maiores, com diâmetros por volta dos 10 µm (CARLILE, 1982). Porém, as diferenças em volume celular são ainda mais drásticas, podendo chegar a valores mil vezes maiores em Eucariotos (CARLILE, 1982). Outras diferenças entre estruturas e processos celulares dos três domínios da vida (Eucaria, Bactéria e Archaea), encontradas nos livros citados acima, podem ser vistas no Quadro 3.

O domínio Archaea divergiu de Bactéria há aproximadamente 4 bilhões de anos (SHERIDAN, FREEMAN, BRENCHLEY, 2003). Fundamentados em diferenças no RNA ribossomal (RNAr), Woese, Kandler e Wheelis (1990), sugerem que as diferenças taxonômicas entre os domínios Archaea e Bactéria são ainda mais profundas do que as encontradas entre plantas e animais.

Dentre as principais diferenças entre os domínios Archaea e Bactéria, talvez uma das mais notáveis diz respeito à membrana plasmática. Alguns clados em Archaea, dentre os quais as espécies e UTOs termófilas e termófilas extremas apresentam características fisiológicas ímpares, permitindo um certo grau de adaptabilidade celular em resposta a altas temperaturas (ZHANG et al., 2006; YANG et al., 2016). Por este motivo, faz-se necessário delinear a importância da diferenciação do modelo celular da membrana nos organismos do domínio Archaea ao longo da formação de profissionais da área de Ciências Biológicas, incluindo futuros

**Quadro 3:** Quadro comparativo com as principais características celulares encontradas nos domínios Eucaria, Bactéria e Archaea.

|  | <b>Eucaria</b>     | <b>Bactéria</b>    | <b>Archaea</b>           |
|--|--------------------|--------------------|--------------------------|
| <b>Replicação do DNA</b>                               | Eucariótica        | Bacteriano         | Similar à Eucariótica    |
| <b>Transcrição</b>                                     | Eucariótica        | Bacteriano         | Similar à Eucariótica    |
| <b>Tradução</b>  | Eucariótica        | Bacteriano         | Similar à Eucariótica    |
| <b>Telômero</b>  | Sim                | Não                | Não                      |
| <b>Cromossomo</b>                                      | Linear             | Circular           | Circular (com exceções)  |
| <b>Tipo de metabolismo</b>                             | Eucariótico        | Bacteriano         | Similar ao bacteriano    |
| <b>Presença de organelas</b>                           | Sim                | Não                | Não                      |
| <b>Organização dos lipídeos na membrana plasmática</b> | Dupla-camada       | Dupla-camada       | Dupla-camada/mono-camada |
| <b>Lipídeos fosfatados</b>                             | Glicerol-1-fosfato | Glicerol-3-fosfato | Glicerol-1-fosfato       |
| <b>Presença de núcleo (Carioteca)</b>                  | Sim                | Não                | Não                      |

Fonte: ALBERTS et al., 2017; JUNQUEIRA, CARNEIRO, 2012 e compilação pelos autores.

professores e cientistas, visto a representatividade desses organismos na árvore da vida e o seu possível papel na evolução das células eucarióticas (WOESE, KANDLER, WHEELIS, 1990; RAYMANN, BROCHIER-ARMANET, GRIBALDO, 2015).

Dentre as principais diferenças entre os domínios Archaea e Bactéria, talvez uma das mais notáveis diz respeito à membrana plasmática. Alguns clados em Archaea, dentre os quais as espécies e UTO termófilicas e termófilicas extremas apresentam características fisiológicas ímpares, permitindo um certo grau de adaptabilidade celular em resposta a altas temperaturas (ZHANG et al., 2006; YANG et al., 2016). Por este motivo, faz-se necessário delinear a importância da diferenciação do modelo celular da membrana nos organismos do domínio Archaea ao longo da formação de profissionais da área de Ciências Biológicas, incluindo futuros professores e cientistas, visto a representatividade desses organismos na árvore da vida e o seu possível papel na evolução das células eucarióticas (WOESE, KANDLER, WHEELIS, 1990; RAYMANN, BROCHIER-ARMANET, GRIBALDO, 2015).

### 2.2.1 O ensino da membrana plasmática e o

### domínio Archaea em periódicos voltados para o ensino de Biologia

A carência de produção bibliográfica envolvendo o ensino de estrutura, composição e papel fisiológico da membrana plasmática e o domínio Archaea pode ser observada no resultado de uma busca realizada em periódicos indexados voltados para o ensino de ciências e Biologia. Utilizando-se o descritor “Archaea” não foram encontrados resultados nos periódicos brasileiros desta área<sup>1</sup>. O mesmo ocorre em periódicos de língua

1 Alexandria - Revista de Educação em Ciência e Tecnologia; Amazônia - Revista de Educação em Ciências e Matemáticas (Online); Areté - Revista Amazônica de Ensino de Ciências; Ciência & Educação; Ciência & Ensino; Ensaio: Pesquisa em Educação Em Ciências; Ensino & Pesquisa; Ensino de Ciências e Tecnologia em Revista; Ensino, Saúde e Ambiente; Experiências em Ensino de Ciências; Genética na Escola; História da Ciência e Ensino: construindo interfaces; História, Ciências, Saúde-Manguinhos; Investigações em Ensino de Ciências; Pesquisa em Educação Ambiental; Química Nova na Escola; Revista Eletrônica do Mestrado de Educação Ambiental; Revista de Ensino de Ciências e Matemática; Revista Brasileira de Educação; Revista Brasileira de Educação em Ciências e Educação Matemática; Revista Brasileira de Ensino de Bioquímica e Biologia Molecular; Revista Brasileira de Ensino de Ciência e Tecnologia; Revista Brasileira de História da Ciência; Revista Brasileira de Pesquisa em Educação em Ciências; Revista Ciências & ideias; Revista de Ensino de Ciências e Matemática; Revista Eletrônica Científica Ensino Interdisciplinar; Revista REAMEC - Rede Amazônica de Educação em Ciências e Matemática; Revista de Ensino de Biologia da SBEnBio.



**Quadro 4:** Comparação entre pH, temperatura, presença de GDGTs e o grau de aromatação dos GDGTs em alguns gêneros de Archaea dos filos Euryarchaeota, Crenarchaeota e Nanoarchaeota. O grau de aromatação varia de 1 a 11, sendo o grau 1, uma cadeia isoprenoíde desprovida de anéis ciclopentano, grau 2 possuindo um anel ciclopentano, grau 3 com 2 anéis ciclopentanos e assim sucessivamente. ND – não demonstrado em quantidades quantificáveis

|                      | pH        | Temperatura (°C) | Presença de GDGT's (%) | Grau de aromatação | Referências  |
|----------------------|-----------|------------------|------------------------|--------------------|--|
| <b>Euryarchaeota</b> |           |                  |                        |                    |  |
| Thermoplasma         | 0,7 – 1,5 | 37 - 62          | 95 - 100               | 1 - 11             | LANGWORTHY et al., 1982; SCHLEPER et al., 1995; UDA et al., 2004 |
| Archaeoglobus        | 5,5 - 8   | 60 - 95          | >50                    | 1                  | THURL & SCHAFER, 1988  |
| Halobacterium        | 6-7       | 0 - 40           | ND                     | ND                 | KOGA, MORII, 2005  |
| Methanosarcina       | 6,7 – 7,8 | 20 - 35          | variável               | 1                  | NICHOLS, FRANZMANN, 1992; De ROSA, GAMBACORTA, 1988              |
| Pyrococcus           | 6 - 7     | 85 - 102         | variável               | 1                  | LANZOTTI et al., 1987; SUGAI et al., 2004                        |
| Methanococcus        | 6,5 - 8   | 6 - 45           | ND                     | 1                  | THURL, SCHAFER, 1988   |
| Methanopyrus         | 6,5       | 97               | <50                    | 1 - 5              | SCHOUTEN et al., 2007  |
| Methanobacterium     | 6,5 – 6,7 | 35 - 88          | 8 - 91                 | 1                  | LANGWORTHY, POND, 1986; MORII et al., 1998                       |
| <b>Crenarchaeota</b> |           |                  |                        |                    |  |
| Sulfolobus           | 2,8 - 4   | 70 - 85          | 100                    | 1 - 5; 8 - 11      | De ROSA, GAMBACORTA, 1988; VAN DER MEER et al., 2001             |
| Aeropyrum            | 7         | 95 - 105         | ND                     | ND                 | SAKO et al., 1996; SILIAKUS et al., 2017                         |
| Pyrobaculum          | 7         | 100              | 95 - 99                | 1 - 5              | THURL, SCHAFER, 1988; VÖLKL et al., 1993                         |
| <b>Nanoarchaeota</b> |           |                  |                        |                    |  |
| Nanoarchaeum         | 5 - 5     | 75 - 95          | Variável               | ND                 | JAHN et al., 2004  |

Fonte: elaboração dos autores.

GDGTs também são encontrados associados a alguns clados de Bactéria dos gêneros Thermosulfotobacterium, Aquifex, Ammonifex, Desulfosarcina e Desulforhabdus (WEIJERS et al., 2006b). Todavia, a presença de GDGT's na membrana de Archaea faz-se especial devido às ligações encontradas nestas moléculas. Diferente de bactérias, que utilizam monômeros de cadeias planas de carbono ligadas à molécula de glicerol, Archaea sintetiza monômeros isoprenoídes ligados à molécula de colesterol. Particularmente,

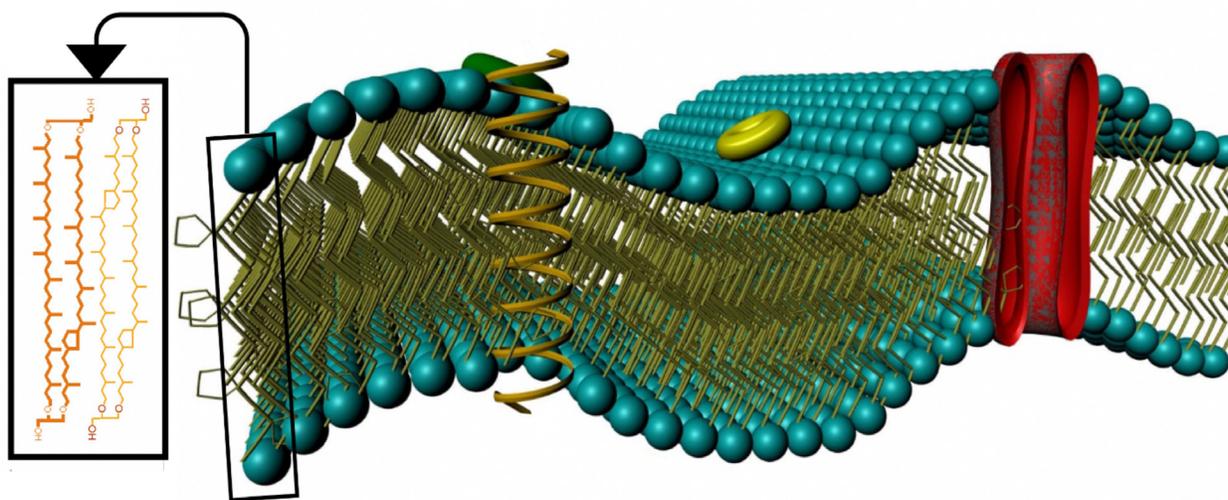
a presença de moléculas de ciclopentil nunca foi encontrada em bactérias, desta forma sendo um indicador ambiental para a presença de Archaea (WEIJERS et al., 2006b). Estes lipídeos possuem duas longas cadeias de carbono ligadas a grupamentos hidroxila, que na Figura 4 são representados como esferas esverdeadas. Devido à presença de grupamentos polares em ambas as extremidades, este grupo lipídico possui a capacidade de organização em monocamada ao invés de uma bicamada. Desta forma, isso

promove uma conformação de membrana diferente do modelo clássico de dupla camada de fosfolípidos utilizado para o ensino de biologia celular e bioquímica (ver Figura 1).

A discussão sobre o modelo organizacional de membrana de Archaea ainda permite a exploração de outros temas transversais. Dentre estes, talvez um dos mais relevantes para o século XXI diga respeito ao uso de Archaea como marcador ambiental para mudanças climáticas (WEIJERS et al., 2006a, 2006b; ZINK et al., 2010). Ray e colaboradores foram os pioneiros no estudo dos efeitos químicos da temperatura em lípidos de procarionotos (RAY, WHITE, BROCK, 1971). Devido à distribuição ubíqua de Archaea e seus lípidos de cadeia insaturada, o método de datação baseado no grau de insaturação de ácidos graxos tornou-se um dos métodos mais relevantes nos campos da biogeoquímica e reconstrução paleoclimática (TIERNEY, 2012). Os primeiros lípidos utilizados como modelos nestes estudos paleoclimáticos eram baseados em cetonas insaturadas de cadeia longa (C37) produzidas por algas haptófitas, como por exemplo, os coccolitoforídeos da espécie *Emiliania huxlevi* (VOLKMAN et al., 1980; MARLOWE et al., 1984; RECHKA, MAXWELL,

1988). Porém, quando comparados aos lípidos de Archaea, aqueles não são estáveis por períodos geológicos devido à ligação éster entre a cadeia carbônica da porção apolar do lípido e a porção apolar fosfatada. Em contrapartida, Archaea possui ligações éter na mesma porção lipídica, o que confere uma vantagem em termos de estabilidade dos produtos da degradação química destes lípidos em resposta a alterações químicas (CHOQUET et al., 1994; KOGA, MORII, 2005). O processo de datação paleoclimática através de diferentes marcadores baseados nos GDGTs se fundamenta na diferença do grau de ciclicidade destes lípidos em resposta a diferentes temperaturas. Desta forma, é possível inferir a temperatura oceânica em uma determinada época passada devido aos registros lipídicos preservados em sedimentos.

Uma outra característica interessante destes organismos diz respeito ao controle da composição química em resposta a variações ambientais (PARK et al., 2019). Da mesma forma que algumas algas marinhas unicelulares como os coccolitoforídeos, alguns clados de Archaea, em especial os representantes do filo Thaumarchaeota, possuem a peculiar capacidade de regulação composicional das cadeias carbônicas de seus lípidos. Apesar



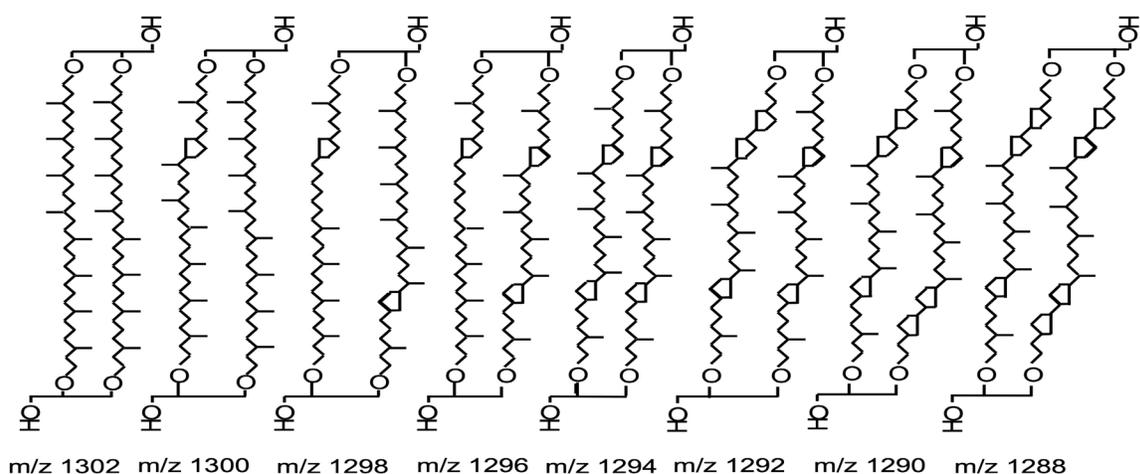
**Figura 4:** Representação esquemática de uma membrana plasmática de Archaea organizada em monocamada. Podemos observar a presença de fosfolípidos possuindo diferentes anéis aromáticos (em destaque). Tal grau de insaturação está diretamente relacionado à capacidade de contração e expansão que essas membranas possuem, portanto, influenciando na fluidez e consequentemente na estabilidade mecânica da célula. **Fonte:** elaboração dos autores.

de grande parte do processo biossintético desses lipídeos ser desconhecido, Zeng e colaboradores (2019) foram os primeiros a elucidar os possíveis mecanismos enzimáticos responsáveis pela síntese dos anéis ciclopentanos e sua inserção nas cadeias isoprenóides (ZENG et al., 2019). Ao todo, duas enzimas S-adenosilmetionina (SAM), denominadas GDGT ring synthases – GrsA e GrsB – são responsáveis pela formação dos anéis ciclopentanos, possibilitando a detecção indireta desses lipídeos nos metagenomas de Archaea. O processo de saturação destes lipídeos ocorre primariamente por duas vias enzimáticas: formação dos anéis ciclopentanos por intermédio de GrsA/ GrsB e a redução das duplas ligações presentes nessa cadeia através da enzima geranylgeranyl redutase (GGR). Ambos os processos demandam uma considerável quantidade de energia que certamente é fundamental para a sobrevivência desses procaríotos em ambientes extremos. Tal mecanismo auxilia não só no controle da permeabilidade e fluidez de membrana, fator necessário para contrabalancear a mudança na permeabilidade causada por altas temperaturas e pressões, como também promove um ambiente celular mais estável para as diferentes enzimas necessárias para o metabolismo. Em contraposição

à membrana dos outros dois domínios, a membrana de organismos extremófilos de Archaea possui a capacidade de adaptação a diferentes fatores ambientais, como por exemplo, altas temperaturas, pressões, salinidades e pH (VALENTINE, 2007). Alterações na ciclicidade de cadeias carbônicas de GDGTs (Figura 5) influenciam diretamente a permeabilidade seletiva de íons. Em particular, cátions monovalentes como  $K^+$  e  $Na^+$  tendem a ser acumulados no meio intracelular de microrganismos halofílicos. Essa diferença de permeabilidade diz respeito à camada de hidratação dos íons quando em solução. Como consequência de um eventual aumento de ciclicidade nas cadeias carbônicas, há um aumento na hidrofobicidade e essa mudança nos lipídeos de membrana pode vir a gerar microambientes in situ com eventuais diferenças em afinidade iônica. Isso contribui para a ocorrência de camadas de hidratação mais saturadas e uma diminuição na atividade da água intracelular.

### 3. Considerações finais

O modelo vigente de organização de membrana celular como um mosaico fluido foi proposto por Singer e Nicolson em 1972. Esse modelo descreve a membrana como uma estrutura complexa,



**Figura 5:** Representação planar de diferentes GDGTs de Archaea, possuindo entre zero e sete anéis de ciclopentano entre os monômeros isoprenóides que compõe as cadeias lipídicas. **Fonte:** Modificado de WEI et al. (2014) pelos autores.

formada por uma dupla camada de fosfolipídeos associados a diversos carboidratos e proteínas que medeiam o transporte de solutos através da membrana, assim como atuam na comunicação celular (SINGER, NICOLSON, 1972).

Em contrapartida, muitos representantes de Archaea, um dos três domínios da vida, possuem membranas celulares organizadas em monocamada, modelo ausente nos principais livros didáticos de biologia celular e molecular. Conseqüentemente, muitos dos outros aspectos associados a esses lipídeos, como as suas exclusivas propriedades bioquímicas e fisiológicas, também não são exploradas em sala de aula.

Os GDGTs, assim como os arqueóis e outros lipídeos de membrana de Archaea possuem características únicas, assim como os monômeros isoprenóides e ligações éter entre as diferentes porções lipídicas. Tais propriedades, quando associadas com o controle da composição química das membranas organizadas em monocamada, promovem um elevado grau de adaptabilidade a ambientes extremos e proteção contra situações de estresses térmicos (YANG et al., 2016), iônicos/ aniônicos (BOYD et al., 2013) e hidrostáticos (SILIAKUS, VAN DER OOST, KENGEN, 2017), sugerindo uma grande importância da organização em monocamada na evolução de Archaea (VALENTINE, 2007).

Espera-se com as informações e a bibliografia aqui compartilhadas, ainda que de forma resumida, contribuir para a atualização do ensino de Biologia Celular, particularmente para estudantes dos cursos de Ciências Biológicas e áreas afins, de forma a incorporar as características únicas presentes no domínio Archaea e estimular a produção bibliográfica de investigações sobre dificuldades e erros conceituais de estudantes, assim como de estratégias pedagógicas para o ensino do tema. Por fim, pretende-se com este trabalho auxiliar na divulgação do enorme campo de pesquisa e aplicações biotecnológicas associadas a estes organismos, permitindo acrescentar mais esta dimensão à percepção da imensa diversidade

existente entre os seres vivos.

## Referências

- ALBERTS, B. et al. **Biologia Molecular da Célula**. 6ª ed. Artmed editora, Brasil, 2017.
- ALBRECHT, M. P. S.; OLIVEIRA, F. E. Jogo eletrônico para o ensino de biologia celular. **ACTIO**, v. 5, n. 3, pp. 1-18, 2020.
- BASEN, M.; et al. Single gene insertion drives bioalcohol production by a thermophilic archaeon. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. v. 111, n. 49, pp. 17618-17623, 2014. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413789111>
- BOYD, E. S.; et al. The Role of Tetraether Lipid Composition in the Adaptation of Thermophilic Archaea to Acidity. **Frontiers in Microbiology**, v. 4, article 62, 2013. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00062>
- BUSCHINI, A.; POLI, P.; ROSSI, C. Saccharomyces cerevisiae as an eukaryotic cell model to assess cytotoxicity and genotoxicity of three anticancer anthraquinones. **Mutagenesis**, v. 18, n. 1, pp. 25-26, 2003. <https://doi.org/10.1093/mutage/18.1.25>
- CARIAS, R. B. V.; et al. Qualidade dos produtos de terapias avançadas: requisitos de células extensamente manipuladas usadas em terapias celulares e em bioengenharia. **Vigilância Sanitária em Debate: Sociedade, Ciência & Tecnologia**, v. 6(1), pp. 84-95, 2018. <https://doi.org/10.22239/2317-269X.01048>
- CARLILE, M. Prokaryotes and eukaryotes: strategies and successes. **Trends in Biochemical Sciences**, v. 7(4), pp. 128-130, 1982. [https://doi.org/10.1016/0968-0004\(82\)90199-2](https://doi.org/10.1016/0968-0004(82)90199-2)
- CHAUDHURI, R. R.; HENDERSON, I. R. The evolution of the *Escherichia coli* phylogeny. **Infection, Genetics and Evolution**, v. 12, n. 2, pp. 214-226, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2012.01.005>
- CHOQUET, C. G.; et al. Stability of pressure-extruded liposomes made from archaeobacterial ether lipids. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 42, n. 2-3, pp. 375-384, 1994. <https://doi.org/10.1007/BF00902745>.
- CLAIR, St. J. W.; LONDON, E. Effect of sterol structure

- on ordered membrane domain (raft) stability in symmetric and asymmetric vesicles. **Biochimica et Biophysica Acta - Biomembranes**, v. 1861, n. 6, pp. 1112–1122, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2019.03.012>
- DE ROSA, M.; GAMBACORTA, A. The lipids of Archaeobacteria. **Progress in Lipid Research**, v. 27(3), pp. 153-175, 1988. [https://doi.org/10.1016/0163-7827\(88\)90011-2](https://doi.org/10.1016/0163-7827(88)90011-2).
- GERSHFELD, N. L. Physical chemistry of lipid films at fluid interfaces. **Annual Review of Physical Chemistry**. v. 27, n. 1, pp. 349-368, 1976. <https://doi.org/10.1146/annurev.pc.27.1.00176.002025>
- GONÇALVES, T. M. Construindo um modelo didático 3D de baixo custo para facilitar a aprendizagem da membrana plasmática no Ensino Médio e Fundamental. **Research, Society and Development**, v. 10, n.5, e3510514541, 2021. <http://dx.doi.org/10.33448/rsd-v10i5.14541>
- INGÓLFSSON, H. I.; et al. Lipid Organization of the Plasma Membrane. **Journal of the American Chemical Society**, v. 136, n. 41, pp. 14554–14559, 2014. <https://doi.org/10.1021/ja507832e>
- INGRAM, L. O. Adaptation of membrane lipids to alcohols. **Journal of bacteriology**, v. 125, n. 2, pp. 670–678, 1976. <https://doi.org/10.1128/jb.125.2.670-678.1976>
- JAHN, U.; et al. Composition of the lipids of *Nanoarchaeum equitans* and their origin from its host *Ignicoccus* sp. strain KIN4/I. **Archives of microbiology**, v. 182, n. 5, pp. 404-413. 2004. <https://doi.org/10.1007/s00203-004-0725-x>
- JÚNIOR, A. J. V.; GOBARA, S. T. Ensino em modelos como instrumento facilitador da aprendizagem em Biologia Celular. **Revista Eletrônica de Enseñanza de las Ciencias**, v. 15, n. 3, pp. 450-475, 2016.
- JUNQUEIRA, L. C.; CARNEIRO, J. **Biologia Celular e Molecular**. 9ª ed. Guanabara Koogan, Brasil, 2012.
- KARATHIA, H.; et al. *Saccharomyces cerevisiae* as a Model Organism: A Comparative Study. **PLoS One**, v. 6, n. 2, pp. e16015, 2011. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016015>
- KOGA, Y.; MORII, H. Recent Advances in Structural Research on Ether Lipids from Archaea Including Comparative and Physiological Aspects. **Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry**, v. 69, n. 11, pp. 2019–2034, 2005. <https://doi.org/10.1271/bbb.69.2019>
- KONINGS, W. N.; et al. The cell membrane plays a crucial role in survival of bacteria and archaea in extreme environments. **Antonie van Leeuwenhoek**, v. 81, n. 1, pp. 61–72, 2002. <https://doi.org/10.1023/a:1020573408652>
- LANGWORTHY, T. A.; et al. Lipids of Archaeobacteria. **Zentbl. Bakteriол. Mikrobiol. Hyg. 1 Abt. Orig. C**, v. 3, n. 2, pp. 228–244, 1982. [https://doi.org/10.1016/S0721-9571\(82\)80036-7](https://doi.org/10.1016/S0721-9571(82)80036-7)
- LANGWORTHY, T. A.; POND, J. L. Archaeobacterial ether lipids and chemotaxonomy. **Systematic and Applied Microbiology** v.7, pp. 253–257. 1986. [https://doi.org/10.1016/S0723-2020\(86\)80015-7](https://doi.org/10.1016/S0723-2020(86)80015-7)
- LANZOTTI, V.; et al. Complex lipids of *Desulfurococcus mobilis*, a sulfate-reducing archaeobacterium. **Biochimica et Biophysica Acta**. v. 922, pp. 95–102. 1987. [https://doi.org/10.1016/0005-2760\(87\)90142-1](https://doi.org/10.1016/0005-2760(87)90142-1)
- LEIGH, J. A.; et al. Model organisms for genetics in the domain Archaea: methanogens, halophiles, Thermococcales and Sulfolobales. **FEMS microbiology reviews**. v. 35, n. 4, pp. 577-608, 2011. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2011.00265.x>
- LETUNIC, I.; BORK, P. Interactive Tree Of Life (iTOL): an online tool for phylogenetic tree display and annotation. **Bioinformatics**. v. 23, n. 1, pp. 127-128, 2006. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl529>
- LOZANO, E. E.; ADÚRIZ-BRAVO, A.; BAHAMONDE, N. Un Proceso de Modelización de la Membrana Celular en la Formación del Profesorado en Biología en la Universidad. **Ciência & Educação (Bauru)** [online], v. 26, 2020. <https://doi.org/10.1590/1516-731320200027>.
- LUSHCHAK, V. I. Budding yeast *Saccharomyces cerevisiae* as a model to study oxidative modification of proteins in eukaryotes. **Acta Biochimica Polonica**, v. 53, n. 4, pp. 679-684, 2006. [https://doi.org/10.18388/abp.2006\\_3295](https://doi.org/10.18388/abp.2006_3295)
- MARLOWE, I. T.; et al. Long chain (n-C<sub>37</sub>–C<sub>39</sub>) alkenones in the Prymnesiophyceae. Distribution of alkenones and other lipids and their taxonomic significance. **British Phycological Journal**, v. 19, n. 3, pp. 203–216,

1984. <https://doi.org/10.1080/00071618400650221>
- MARTÍNEZ PÉREZ, L. F.; PARGA LOZANO, D. L. La emergencia de las cuestiones sociocientíficas en el enfoque CTSA. **Góndola, enseñanza y aprendizaje de las ciencias**, v. 8(1), pp. 23–35, 2013. <https://doi.org/10.14483/23464712.5021>
- MCANULTY, M. J.; et al. Metabolic engineering of *Methanosarcina acetivorans* for lactate production from methane. **Biotechnology and bioengineering**, v. 114(4), pp. 852–861, 2017. <https://doi.org/10.1002/bit.26208>
- MONERAT, C. A. A.; ROCHA, M. B. Análise da percepção de estudantes de graduação da área da saúde sobre o tema Biologia Celular. **Revista de Ensino de Bioquímica**, v. 13, n. 1, pp. 27–44, 2015. <https://doi.org/10.16923/reb.v13i1.532>
- MORII, H.; et al. A novel ether core lipid with H-shaped C80-isoprenoid hydrocarbon chain from the hyperthermophilic methanogen *Methanothermobacter fervidus*. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1390, pp. 339–345. 1998. [https://doi.org/10.1016/S0005-2760\(97\)00183-5](https://doi.org/10.1016/S0005-2760(97)00183-5)
- NICHOLS, P. D.; FRANZMANN, P. D. Unsaturated diether phospholipids in the Antarctic methanogen *Methanococcoides burtonii*. **FEMS Microbiology Letters** v. 98, pp. 205–208. 1992. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1992.tb05515.x>
- PARDAL, P. C.; SCHIMIGUEL, J.; NIERO, E. L. O. Recurso lúdico em biologia celular utilizado como fixador de conteúdo e como método de avaliação. **Experiências em Ensino de Ciências**, v.8, n. 3, pp. 129–146, 2013.
- PARK, E.; et al. Seasonality of archaeal lipid flux and GDGT-based thermometry in sinking particles of high-latitude oceans: Fram Strait (79° N) and Antarctic Polar Front (50° S). **Biogeosciences**, v. 16, n. 11, pp. 2247–2268, 2019. <https://doi.org/10.5194/bg-16-2247-2019>
- PERETÓ, J.; LÓPEZ-GARCÍA, P.; MOREIRA, D. Ancestral lipid biosynthesis and early membrane evolution. **Trends in Biochemical Sciences**, v. 29, n. 9, pp. 469–477, 2004. <https://doi.org/10.1016/j.tibs.2004.07.002>
- PFEIFER, K.; et al. Archaea biotechnology. **Biotechnology Advances**. v. 47, pp. 107668, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2020.107668>
- PORTER, J. R. Antony van Leeuwenhoek: Tercentenary of his discovery of bacteria. **Bacteriological reviews**. v. 40, n. 2, pp. 260–269, 1976. <https://doi.org/10.1128/br.40.2.260-269.1976>
- RAY, P. H.; WHITE, D. C.; BROCK, T. D. Effect of temperature on the fatty acid composition of *Thermus aquaticus*. **Journal of Bacteriology**. v. 106, n. 1, pp. 25–30. 1971. <https://doi.org/10.1128/jb.106.1.25-30.1971>
- RAYMANN, K.; BROCHIER-ARMANET, C.; GRIBALDO, S. The two-domain tree of life is linked to a new root for the Archaea. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 21, pp. 6670–6675, 2015. <https://doi.org/10.1073/pnas.1420858112>
- RECHKA, J. A.; MAXWELL, J. R. Characterisation of alkenone temperature indicators in sediments and organisms. **Organic Geochemistry**, v. 13, n. 4–6, pp. 727–734, 1988. [https://doi.org/10.1016/0146-6380\(88\)90094-0](https://doi.org/10.1016/0146-6380(88)90094-0)
- REN, Q.; PAULSEN, I. T. Comparative analyses of fundamental differences in membrane transport capabilities in prokaryotes and eukaryotes. **PLoS Computational Biology**, v. 1, n. 3, pp. e27, 2005. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.0010027>
- RESTAINO, O. F.; et al. High yield production and purification of two recombinant thermostable phosphotriesterase-like lactonases from *Sulfolobus acidocaldarius* and *Sulfolobus solfataricus* useful as bioremediation tools and bioscavengers. **BMC biotechnology**. v. 18 n. 1, pp. 1–15, 2018. <https://doi.org/10.1186/s12896-018-0427-0>
- ROMANTSOV, T.; GUAN, Z.; WOOD, J. M. Cardiolipin and the osmotic stress responses of bacteria. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1788, n. 10, pp. 2092–2100, 2009. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2009.06.010>
- ROSSEL, P. E.; et al. Intact polar lipids of anaerobic methanotrophic archaea and associated bacteria. **Organic Geochemistry**, v. 39, n. 8, pp. 992–999, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2008.02.021>
- SAKO, Y.; et al. *Aeropyrum pernix* gen. nov., sp. nov., a novel aerobic hyperthermophilic archaeon growing at temperatures up to 100 C. **International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology**, v. 46 n. 4, pp. 1070–1077. 1996. <https://doi.org/10.1099/00207713-46-4-1070>

- SCHLEPER, C.; et al. *Picrophilus* gen. nov., fam. nov.: a novel aerobic, heterotrophic, thermoacidophilic genus and family comprising archaea capable of growth around pH 0. **Journal of Bacteriology** v. 177, n. 24 pp. 7050–7059. 1995. <https://doi.org/10.1128/jb.177.24.7050-7059.1995>
- SCHOUTEN, S.; et al. Widespread occurrence of structurally diverse tetraether membrane lipids: Evidence for the ubiquitous presence of low-temperature relatives of hyperthermophiles. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 26, pp. 14421-14426, 2000. <https://doi.org/10.1073/pnas.97.26.14421>
- SCHOUTEN, S.; et al. Archaeal and bacterial glycerol dialkyl glycerol tetraether lipids in hot springs of Yellowstone National Park. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 73, n. 19, pp. 6181-6191. 2007. <https://doi.org/10.1128/AEM.00630-07>
- SCHROEDER, R.; LONDON, E.; BROWN, D. Interactions between saturated acyl chains confer detergent resistance on lipids and glycosylphosphatidylinositol (GPI)-anchored proteins: GPI-anchored proteins in liposomes and cells show similar behavior. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 91, n. 25, pp. 12130–12134, 1994. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.25.12130>
- SEZGIN, E.; et al. The mystery of membrane organization: Composition, regulation and roles of lipid rafts. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v. 18, n. 6, pp. 361–374, 2017. <https://doi.org/10.1038/nrm.2017.16>
- SHANMUGARAJ, B. M.; RAMALINGAM S. Plant expression platform for the production of recombinant pharmaceutical Proteins. **Austin J Biotechnol Bioeng**, v. 1, n. 6, pp. 4–7, 2014.
- SHERIDAN, P. P.; FREEMAN, K. H.; BRENCHLEY, J. E. Estimated minimal divergence times of the major bacterial and Archaeal phyla. **Geomicrobiology Journal**, v. 20, n. 1, pp. 1–14, 2003. <https://doi.org/10.1080/01490450303891>
- SILIAKUS, M. F.; VAN DER OOST, J.; KENGEN, S. W. M. Adaptations of archaeal and bacterial membranes to variations in temperature, pH and pressure. **Extremophiles**, v. 21, n. 4, pp. 651–670, 2017. <https://doi.org/10.1007/s00792-017-0939-x>
- SIMONS, K.; IKONEN, E. Functional rafts in cell membranes. **Nature**, v. 387, n. 6633, pp. 569–572, 1997. <https://doi.org/10.1038/42408>
- SIMONS, K.; TOOMRE, D. Lipid rafts and signal transduction. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**. v. 1, n. 1, pp. 31-39, 2000. <https://doi.org/10.1038/35036052>
- SINGER, S. J.; NICOLSON, G. L. The fluid mosaic model of the structure of cell membranes. **Science**. v. 175, n. 4023, pp. 443-461, 1972. <https://doi.org/10.1126/science.175.4023.720>
- SOO, V. W.; et al. Reversing methanogenesis to capture methane for liquid biofuel precursors. **Microbial Cell Factories**, v. 15, n. 1, pp. 1-14, 2016. <https://doi.org/10.1186/s12934-015-0397-z>
- SOPPA, J. From genomes to function: haloarchaea as model organisms. **Microbiology**. V. 152, n. 3, pp. 585-590, 2006. <https://doi.org/10.1099/mic.0.28504-0>
- SUGAI, A.; et al. The core lipid composition of the 17 strains of hyperthermophilic archaea, *Thermococcales*. **Journal of Oleo Science** v. 53, pp. 41–44. 2004. <https://doi.org/10.5650/jos.53.41>
- TAHA, M. S.; et al. Valor nutricional dos alimentos: uma situação de estudo à contextualização e interdisciplinaridade no ensino de ciências. **Góndola, enseñanza y aprendizaje de las ciencias**, v. 12(2), pp. 131–141, 2017. <https://doi.org/10.14483/23464712.11442>
- TAUBNER, R. S.; et al. Membrane lipid composition and amino acid excretion patterns of Methanothermococcus okinawensis grown in the presence of inhibitors detected in the Enceladian plume. **Life**, v. 9(4), pp. 85-104, 2019. <https://doi.org/10.3390/life9040085>
- TAUCEDA, K. C.; NUNES, V; M.; DEL PINO, J. C. A epistemologia/metodologia do aluno pesquisador na educação em ciências. **Experiências em Ensino de Ciências**, v.6, n. 3, pp. 133-141, 2011.
- THURL, S.; SCHAFFER, W. Lipids from the sulfur-dependent archaeobacterium *Thermoproteus tenax*. **Biochimica et Biophysica Acta** v. 961 pp. 253–261. 1988. [https://doi.org/10.1016/0005-2760\(88\)90120-8](https://doi.org/10.1016/0005-2760(88)90120-8)
- TIERNEY, J. E. GDGT Thermometry: Lipid tools for reconstructing paleotemperatures. **The Paleontological Society Papers**. v. 18, pp. 115-132, 2012. <https://doi.org/10.1017/s1089332600002588>
- UDA, I.; et al. Variation in molecular species of core lipids from the order *Thermoplasmatales* strains depends on

- growth temperature. **Journal of Oleo Science** v. 53, n. 8, pp. 399–404, 2004. <https://doi.org/10.5650/jos.53.399>
- VALENTINE, D. L. Adaptations to energy stress dictate the ecology and evolution of the Archaea. **Nature Reviews Microbiology**, v. 5, n. 4, pp. 316–323, 2007. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1619>.
- VAN DER MEER, M. J. T. et al. Stable carbon isotope fractionations of the hyperthermophilic crenarchaeon *Metallosphaera sedula*. **FEMS Microbiology Letters** v. 196, pp. 67–70, 2001. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2001.tb10542.x>
- VELLAI, T.; VIDA, G. The origin of eukaryotes: the difference between prokaryotic and eukaryotic cells. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 266, n. 1428, pp. 1571–1577, 1999. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0817>
- VÖLKL, P. et al. *Pyrobaculum aerophilum* sp. nov., a novel nitrate-reducing hyperthermophilic archaeum. **Applied and Environmental Microbiology** v. 59, pp. 2918–2926, 1993. <https://doi.org/10.1128/aem.59.9.2918-2926.1993>
- VOLKMAN, J. K.; et al. Novel unsaturated straight-chain C37-C39 methyl and ethyl ketones in marine sediments and a coccolithophore *Emiliana huxleyi*. **Physics and Chemistry of the Earth**, v. 12, pp. 219–227, 1980. [https://doi.org/10.1016/0079-1946\(79\)90106-X](https://doi.org/10.1016/0079-1946(79)90106-X)
- WEI, Y.; et al. Lipid and DNA Evidence of Dominance of Planktonic Archaea Preserved in Sediments of the South China Sea: Insight for Application of the TEX<sub>86</sub> Proxy in an Unstable Marine Sediment Environment. **Geomicrobiology Journal**, v. 31, n. 4, pp. 360–369, 2014. <https://doi.org/10.1080/01490451.2013.824051>
- WEIJERS, J. W. H.; et al. Membrane lipids of mesophilic anaerobic bacteria thriving in peats have typical archaeal traits. **Environmental Microbiology**, v. 8, n. 4, pp. 648–657, 2006a. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00941.x>
- WEIJERS, J. W. H.; et al. Occurrence and distribution of tetraether membrane lipids in soils: Implications for the use of the TEX<sub>86</sub> proxy and the BIT index. **Organic Geochemistry**, v. 37, n. 12, pp. 1680–1693, 2006b. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2006.07.018>
- WOESE, C. R.; KANDLER, O.; WHEELIS, M. L. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 87, n. 12, pp. 4576–4579, 1990. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.12.4576>
- YAYANOS, A. A.; DIETZ, A. S.; VAN BOXTEL, R. Isolation of a deep-sea barophilic bacterium and some of its growth characteristics. **Science**, v. 205, n. 4408, pp. 808–810, 1979. <https://doi.org/10.1126/science.205.4408.808>
- ZHANG, C. L.; et al. Thermophilic temperature optimum for crenarchaeol synthesis and its implication for archaeal evolution. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 72, n. 6, pp. 4419–4422, 2006. <https://doi.org/10.1128/AEM.00191-06>
- ZINK, K.-G.; et al. Application of bacterial glycerol dialkyl glycerol tetraethers (GDGTs) to develop modern and past temperature estimates from New Zealand lakes. **Organic Geochemistry**, v. 41, n. 9, pp. 1060–1066, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2010.03.004>

