

Feuerzwerge auf der Erde – und auf anderen Planeten?

Professor Dr. Karl Otto Stetter

Auf der heutigen Erde kennt man hauptsächlich Lebensformen, die an gemäßigte Umgebungstemperaturen von etwa 15 bis 45°C angepasst sind. Dies gilt auch für die kleinsten Lebensformen, die Bakterien.



Bild 1: Tetanus-Erreger (*Clostridium tetani*)

Bild 1 zeigt ein mikroskopisches Färbepreparat vom Erreger des Wundstarrkrampfes, der in seiner optimalen Wachstumstemperatur an die Körpertemperatur seines menschlichen Wirts, also 37°C, angepasst ist. Der Durchmesser dieser stäbchenförmigen Bakterien (rot) beträgt 1 Mikrometer, also 1/1000 mm. Zusätzlich können Tetanus-Bakterien Dauerformen (sogenannte Sporen; grün) bilden, die es ihnen ermöglichen, widrige Lebensumstände wie Trockenheit und Hitze zu überstehen.

Hitzeliebende (thermophile) Bakterien kennt man schon sehr lange

(Kompost, heiße Quellen). So berichtete der Breslauer Naturforscher Ferdinand Cohn bereits 1862 auf der 37. Versammlung der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte von Cyanobakterien der Gattung *Mastigocladus*, die in den Karlsbader Sprudelsintern bei 55°C grüne Überzüge bildeten – und es war der amerikanische Mikrobiologe Thomas Brock, der 110 Jahre später im Yellowstone Park mit *Sulfolobus* eine Mikrobe fand, die bei 75°C lebt.¹

Louis Pasteur konnte zeigen, dass Bakterien unseres Lebensraumes durch Hitzebehandlung, beispielsweise durch Abkochen, getötet werden. Die darauf beruhende Methode der Pasteurisierung ist heute ein Standardverfahren der Lebensmittelkonservierung. Dass dieses Verfahren jedoch nicht bei allen Bakterien zur Abtötung führt, werde ich gleich am Beispiel der „Feuerzwerg“ zeigen.

Die ersten Lebensspuren auf der Erde reichen zurück ins frühe Archaiikum. So enthalten 3,8 Milliarden Jahre alte Gesteine der Isua Stufe in West-Grönland graphitischen Kohlenstoff, der eine deutliche Isotopenfraktionierung aufweist (Bevorzugung des leichteren ^{12}C gegenüber ^{13}C), die auf einen biologischen Beitrag zum damaligen Kohlenstoffzyklus hindeutet, wahrscheinlich durch Bakterien, deren Gestalt nicht erhalten blieb.²

So könnte es ausgesehen haben, das Paradies der Urlebewesen vor



Bild 2: Uerde vor 3,9 Milliarden Jahren (Chris McKay, NASA)

3,9 Milliarden Jahren, am Ende des großen Meteoritenbombardements [Bild 2]: Eine heiße, schmutzige, feuchte, sauerstofflose Uerde, wahrhaft „höllische“ Lebensbedingungen. Enorme Meteoriteneinschläge brachten das Urmeer zum Kochen und wirkten wie Katapulte, so dass es denkbar ist, dass bereits damals mikrobenthaltiges Material zwischen den Planeten des Sonnensystems ausgetauscht wurde. Um in einem derartigen Szenario leben zu können, musste man damals in der Tat extremst hitzeliebend sein! Das lässt sich auch aus dem Stammbaum der Lebens ableiten, den ich später noch zeigen werde.

In unseren Forschungsansätzen suchen wir nach den extremsten rezenten Hochtemperaturbakterien und erforschen ihre Lebensweise. Diese „Feuerzwerge“ leben noch heute unter Umwelt-Bedingungen in den heißen Gebieten unserer Erde. In der Regel wachsen sie am besten bei Pasteurisierungstemperatur und darüber, so dass ich für sie den neuen Begriff „Hyperthermophile“ (HT) geprägt habe.³

In meinem Vortrag möchte ich zunächst auf die Lebensräume, Lebensgewohnheiten, und die Abstammung der HT eingehen. Am Schluss möchte ich noch einige Organismen vorstellen, darunter sehr ungewöhnliche Vertreter bisher unbekannter Entwicklungslinien von Archaeobakterien.

HT leben hauptsächlich in wasserhaltigen terrestrischen und submarinen Vulkangebieten, aber nicht nur dort. Ein besonders aktives terrestrisches Vulkangebiet ist das Krafla-Solfatarengbiet in Nord-Island, in dem aus unterirdischen Magmakammern Wasserdampf und heiße Gase



Bild 3: Dampfwolke, Solfatarengbiet Krafla

wie Wasserstoff, Kohlendioxid und Schwefelwasserstoff entweichen und den teigigen Boden bis zum Kochen erhitzen. Als Wolfram Zillig und ich vor 25 Jahren – dies war der Beginn unserer Forschungen – das Krafla-Gebiet betreten, hatte sich der Boden bereits um einen Meter gehoben und Fladen von kochendem Schlamm wurden bis zu 30 Meter hoch in die Luft gewirbelt [Bild 3]. Die Magmakammer war bereits zum Bersten voll und drei Tage später erfolgte eine gewaltige Eruption. Mit unserem Rucksack-Mikroskop inspizierten wir den kochenden Schlamm:

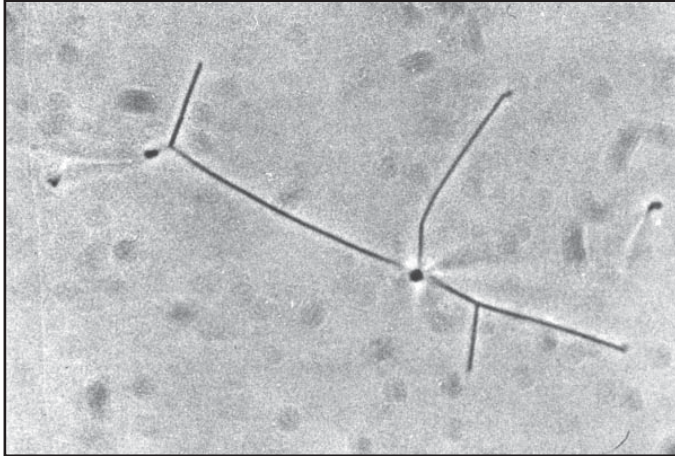


Bild 4: *Thermoproteales*-Zellen, Krafla

Zu unserer großen Überraschung sahen wir erstmals völlig ungewöhnliche, teilweise an Hirschgeweihe erinnernde Mikroben, die sich offensichtlich im kochenden Schlamm vermehrt hatten und in sehr hohen Konzentrationen (bis zu 10 Millionen Zellen/Gramm Schlamm) vorhanden waren [Bild 4].

Bild 5 zeigt Ölbrunnen in Nordalaska an der Prudhoe Bay. Hier gibt es keine Vulkane, sondern eine 400 m dicke Permafrost-Zone, die an den heutigen Mars erinnert. In den Öllagerstätten jedoch, in 3000 bis 4000 Metern Gesteinstiefe, herrschen Temperaturen von 80–100°C, die hauptsächlich durch den natürlichen radioaktiven Zerfall sowie durch die Wärmeleitung aus dem Erdinneren bedingt sind.

Die von mir gezogenen Proben [Bild 6] des hochgepumpten Rohöls waren erstaunlicherweise voll mit einer Vielzahl verschiedener lebender Hochtemperatur-Mikroben in Zelldichten von bis zu einer Million/Liter Rohöl, die die heißen Tiefengesteine besiedeln und unfähig sind, sich bei



Bild 5: Ölbrunnen und Bohrturm, Prudhoe Bay



Bild 6: Rohöl-Probeentnahme

den kalten Oberflächentemperaturen zu vermehren.⁴

Auch in den Meeren gibt es aktiven Vulkanismus. Einer meiner Haupt-„Jagdgebiete“ der letzten 25 Jahre waren die leicht zugänglichen heißen Meeresböden mit Gasausbrüchen bei Porto di Levante, Vulcano [Bild 7]. Von dort konnte ich mit *Pyrodictium* erstmals HT isolieren, die sich bei

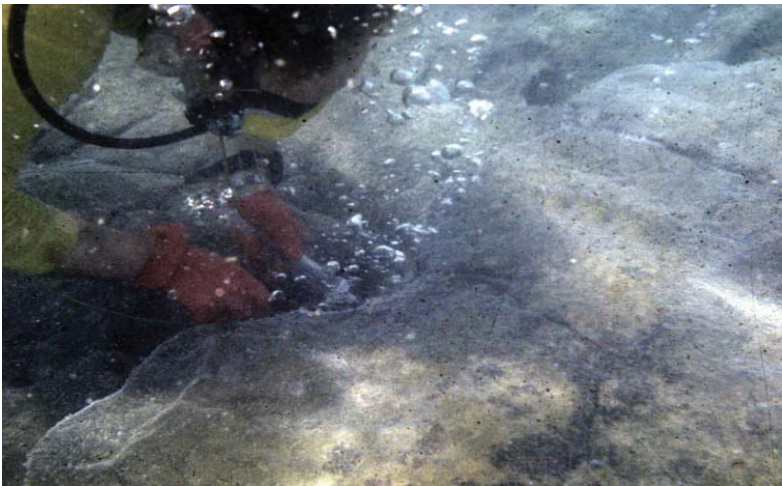


Bild 7: Probeentnahme: Unterwasserfumarole, Vulcano

erhöhtem hydrostatischen Druck bei Temperaturen von über 100°C vermehren.⁵

Am eindrucksvollsten sind die Vulkangebiete der Tiefsee, zu denen zu tauchen ich schon mehrmals Gelegenheit hatte.

Hier stehen wir mit dem Tieftauchboot Cyana in 1500 m Tiefe kurz nach einem Ausbruch am Krater des 3000 m hohen Tiefsee-Vulkans



Bild 8: Teahicaya Tiefsee-Vulkan

Teahicya [Bild 8]. Heiße Wässer entspringen an dem stark eisenhaltigen Kraterrand, die HT enthalten. Während des Ausbruchs des benachbarten Macdonald Tiefsee-Vulkans enthielt die Unterwasserfahne bis zu einer Million Zellen von HT pro Liter, die ins kalte Meer freigesetzt wurden und darin lange Zeit überlebten.

An den tektonischen Bruchzonen der Kontinentalplatten, beispielsweise am Mittelatlantischen Rücken zwischen Europa und Amerika, in einer Tiefe von ca. 4000 Metern, treten aus dem Erdmantel Wässer mit Temperaturen von 300–400°C hervor, die meist eine hohe Fracht von Mineralien beinhalten. Diese präzipitieren in der 2,8°C-kalten Tiefsee augenblicklich, so

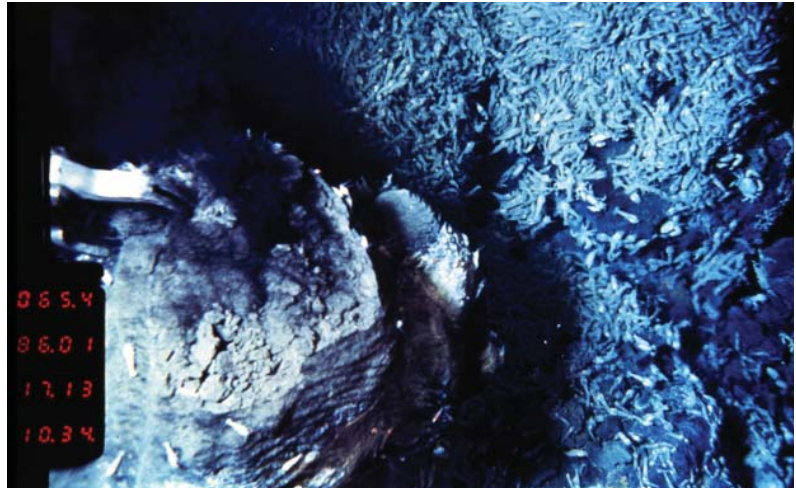


Bild 9: „Bienenkorb-Raucher“, MAR, Probennahme

dass der Eindruck von Rauch entsteht, der aus bizarren Kaminen dringt, welche von den Präzipitaten aufgebaut werden. Hier eine Probenahme an einem sogenannten „Bienenkorb-Raucher“ [Bild 9]. Die aufsteigenden Fluide sind natürlich viel zu heiß, als dass in ihnen Mikroben leben könnten. Aber im porösen Gestein der Kamine finden wir sehr steile Temperaturgradienten mit Zonen, die für die Vermehrung von HT ideal sind.

Nach 10 Stunden ist die Tauchfahrt in die lichtlose Tiefe zu Ende und das Tauchboot Alvin wird samt Besatzung und Proben wieder aus dem Meer gefischt [Bild 10]. Die Proben werden dann sofort versorgt. Insbesondere ist es der bei der Probenahme unvermeidbar eindringende Sauerstoff, der für die HT giftig ist und somit sofort mit Hilfe von Chemikalien entfernt werden muss. Die Proben werden dann schnellstmöglich ins Labor gebracht.



Bild 10: Alvin, aufgetaucht

Angesichts ihrer schon seit Urzeiten existierender Biotope stellt sich die Frage nach der Abstammung (also den phylogenetischen Beziehungen) der HT. In neuerer Zeit wurde von dem amerikanischen Molekulargenetiker Carl Woese eine Technik entwickelt, um die Abstammungsgeschichte aller Lebewesen zu erforschen. Diese basiert auf Vergleichen homologer Gensequenzen der ribosomalen RNA, einem essentiellen, stark konservierten Strukturelement des Ribosoms, der bei allen Lebewesen vorhandenen Proteinsynthesemaschine. So konnte erstmals ein universeller phylogenetischer Stammbaum aufgestellt werden.⁶ Überraschenderweise zeigt dieser Stammbaum drei Hauptgipfel und somit eine Dreiteilung des Belebten [Bild 11]: Die (klassischen) Bakterien, die Archaeobakterien (neuerdings Archaeen genannt) und die zellkernhaltigen Eukaryonten. Dies ist noch eine sehr grobe Einteilungsmethode, die beispielsweise der Sonderstellung des Menschen innerhalb der höheren Eukaryonten nicht gerecht wird. Tiefe Verzweigungspunkte im Baum deuten auf eine entwicklungs-geschichtlich sehr frühe Abtrennung der entsprechenden Linie hin. Die Astlänge, die sich aus vielfältigen Sequenzvergleichen ergibt, gibt einen Hinweis auf die Evolutionsgeschwindigkeit in der Geschichte der entspre-

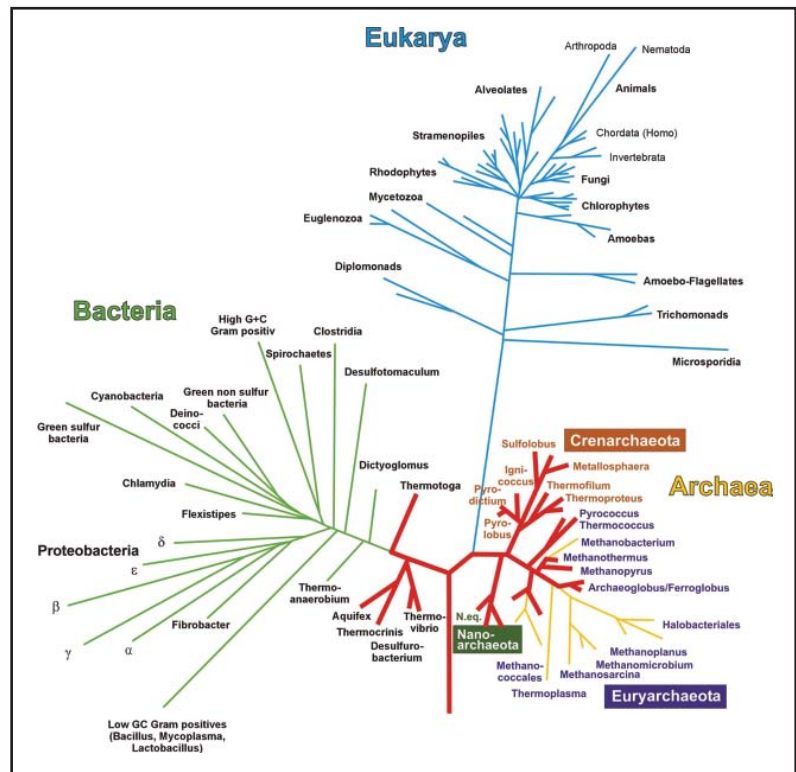


Bild 11: Woese'scher Stammbaum

chenden Entwicklungslinie: Lange Äste weisen auf eine rasche Evolution, kurze Äste auf eine langsame Evolution hin. HT (rote dicke Linien) gibt es hauptsächlich bei Archaeen, aber auch bei einigen (klassischen) Bakterien. Überraschenderweise handelt es sich hierbei – ohne Ausnahme – um alle kurzen, tief abzweigenden Linien, die um die Wurzel des Stammbaums herum gruppiert sind. Insgesamt sind bisher über 80 Arten von hyperthermophilen Archaeen und Bakterien bekannt, die phylogenetisch und physiologisch untereinander sehr verschieden sind. Bezüglich der zugrunde liegenden rRNA stellen HT die urtümlichsten Organismen dar, die man heute kennt. Dieses Resultat steht im Einklang mit dem Bild von der heißen Urerde, auf der ähnliche Organismen bereits gelebt haben könnten. Nach einer Hypothese von Otto Kandler könnte es sich hierbei bereits um mikrobielle Gemeinschaften gehandelt haben, die untereinander noch einen sehr starken Genaustausch hatten.

Um HT und Mikroorganismen allgemein in ihrem Stoffwechsel und in ihren Wachstumseigenschaften zu verstehen, ist es notwendig, sie im Labor in Reinkultur zu züchten. Dazu werden HT-haltige Proben unter Schutzgas geöffnet und vielfältige Kultivierungsversuche durchgeführt. Hierbei ist das von meinen Mitarbeitern und mir weiterentwickelte Ashkin'sche

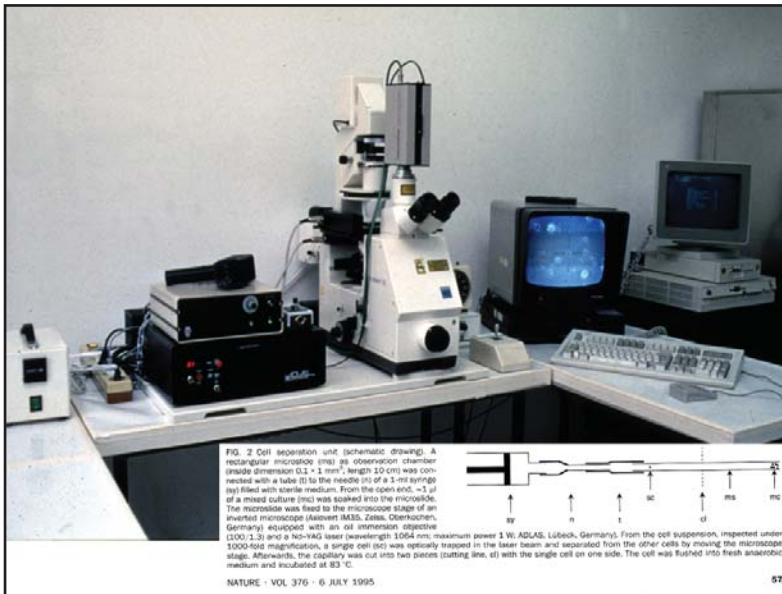


Bild 12: Laser-Mikroskop, Labor

Lasermikroskop äußerst hilfreich, mit dem wir selektiv Zellen von HT einfangen und lebend in verschiedenste Nährmedien bugsieren können [Bild 12]. Dann muss die Temperatur den natürlichen Bedingungen angepasst werden. Wenn sich dann die Zellen vermehren, erhalten wir Kulturen, die wir charakterisieren können.

Für chemische Untersuchungen im großen Stil werden meist mehrere Gramm Zellmasse benötigt. Ein Gramm Zellmasse entspricht etwa tausend Milliarden Zellen (10^{12}) und ist etwa in einem Liter gut gewachsener Kultur enthalten. Zur Gewinnung von großen Zellmassen von HT entwickelte ich in Zusammenarbeit mit der Industrie ein neuartiges Biotechnikum aus sieben Kulturgefäßen aus emailliertem Stahl und Titan mit einer Gesamtkapazität von mehr als 1100 Litern, in denen die natürlichen Wachstumsbedingungen simuliert werden können [Bild 13].

In ihrem Lebensstil sind HT ihrer heißen vulkanischen Umgebung an-



Bild 13: Biotechnikum, Regensburg

gepasst. Sie benutzen meist einfache anorganische Verbindungen, um ihre Zellsubstanzen aufzubauen und um Energie zu gewinnen. Wasserstoffgas stellt hierbei in der Regel die zentrale Energiequelle (d.h. den Elektronendonator) dar [Bild 14], die somit wahrscheinlich bereits uralt ist. Wasserstoff ist das häufigste Molekül im Weltall und ist in Vulkangasen bis zu 25 % enthalten. Es handelt sich um verschiedene Typen von Atmung,

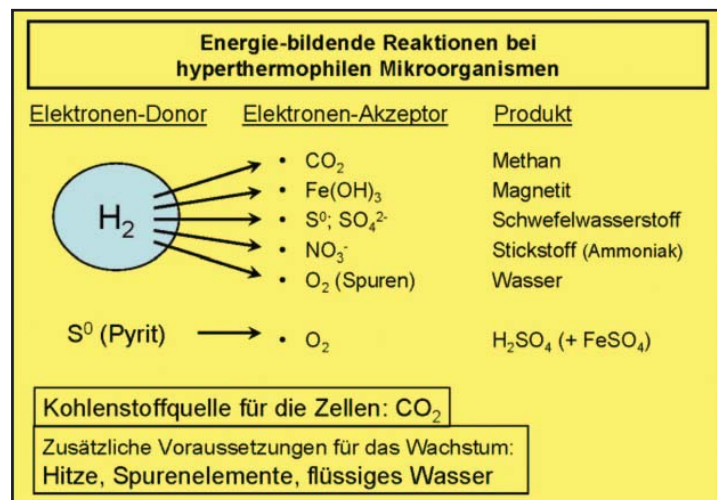


Bild 14: Schema: Energieliefernde Reaktionen von HT

wobei die bei Menschen und Tieren übliche Sauerstoff-Atmung nur eine untergeordnete Rolle spielt. Statt dessen können HT Kohlendioxid und Eisen-, Schwefel- und Stickstoffverbindungen veratmen, wobei diese zu Methan, Magnetit, Schwefelwasserstoff und Stickstoff reduziert werden. Außer einer Energie- und Kohlenstoffquelle benötigen HT lediglich Hitze, Spurenelemente und flüssiges Wasser, um sich zu vermehren.

Aufgrund ihrer einfachen, rein anorganischen Lebensansprüche ist es denkbar, dass HT selbst auf anderen Planeten und Monden, beispielsweise dem Mars oder dem Jupitermond Europa, leben könnten. Sicherlich ist deren Oberfläche heute kalt und lebensfeindlich [Bild 15]. In der Tiefe je-



Bild 15: Mars heute

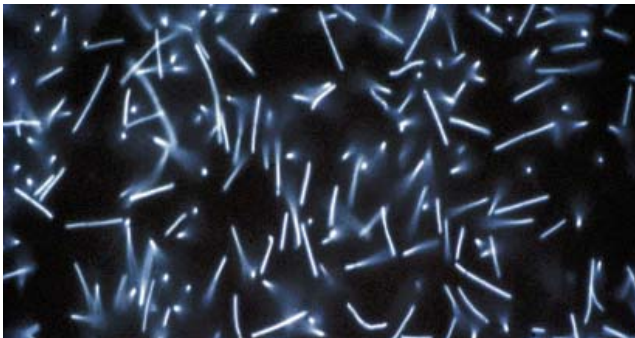


Bild 16: Urmars vor 4 Milliarden Jahren

doch, in Analogie zum Permafrostboden Alaskas, gibt es flüssiges Wasser und sehr wahrscheinlich auch die geeigneten Nährstoffe.

Schon zur Zeit des „großen Bombardements“ könnten HT über irdische Meteoriteneinschläge zum Urmars gelangt sein, dessen Oberfläche damals noch – ähnlich der Erde – heiß und wasserhaltig war [Bild 16].

Lassen Sie mich jetzt ein paar neuere HT vorstellen:

Bild 17: *Methanopyrus kandleri*, UV-Mikroskop

Dies ist eine Kultur von *Methanopyrus kandleri* unter dem UV-Lichtmikroskop [Bild 17]. Die stäbchenförmigen Zellen dieses Methanbildners leuchten aufgrund des Faktors 420, einer chemischen Verbindung, die zur Methanbildung erforderlich ist. Dieser Stamm hat uns gezeigt, dass die Entstehung von Biogas durch Mikroorganismen selbst bei Temperaturen von über 100°C möglich ist. *Methanopyrus* ist derartig an hohe Temperaturen angepasst, dass er bei 80°C noch gar nicht wachsen kann. In Bild 18 ist die Wachstumsgeschwindigkeit – die Zeit für eine Zellverdoppelung – gegen die Wachstumstemperatur aufgetragen. Die schnellste Zellvermehrung er-

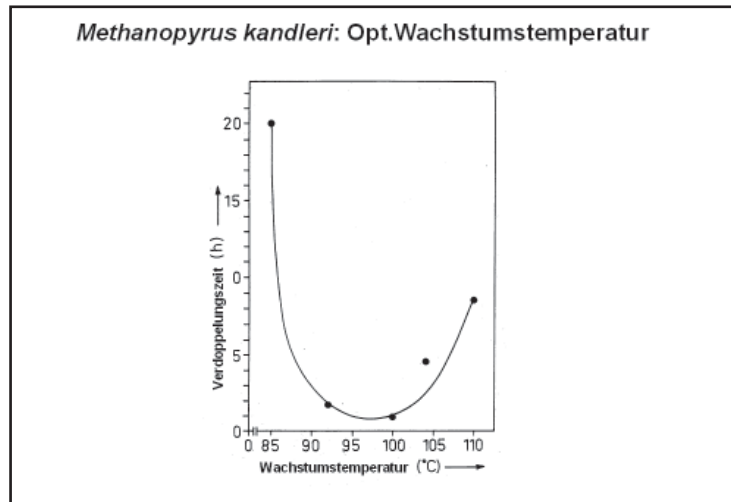
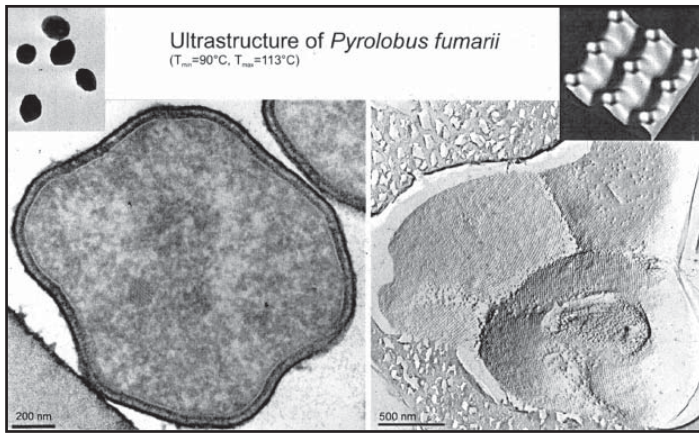


Bild 18: *Methanopyrus kandleri*, Wachstumskurve

folgt bei etwa 100°C (50 Min. Verdoppelungszeit), während sie bei 85°C mit 20 Stunden viel langsamer ist. Die extreme Hitze ist demnach für *Methanopyrus* lebenswichtig, wahrhaftig ein HT „Feuerzwerg“!

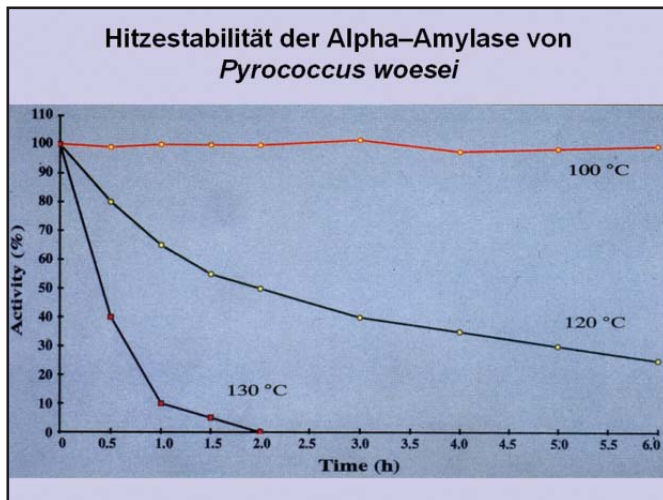
Noch extremere Temperaturansprüche zeigt *Pyrolobus fumarii*, der Temperatur-Weltrekordler, den wir aus einem schwarzen „Tiefseeraucher“ isolieren konnten. Dieser Stamm vermehrt sich optimal unter Schnellkochtöpf-Bedingungen in überhitztem Wasser. Bereits bei 90°C fällt *Pyrolobus* in Kältestarre. Die etwa $\frac{1}{1000}$ mm großen Zellen haben eine unregelmäßige Kugelgestalt, was auf dieser elektronenmikroskopischen Aufnahme zu sehen ist [Bild 19].

Was macht die HT derartig hitzestabil? Eine Hitzeisolierung, etwa wie bei Kühlschränken, scheidet aufgrund der kleinen Zelldimensionen völlig aus, so dass alle Zellkomponenten hitzestabil sein müssen. Überraschen-

Bild 19: *Pyrolobus fumarii*; EM

derweise bestehen diese jedoch aus den gleichen Grundbausteinen wie bei hitzeempfindlichen Zellen. Es sind offensichtlich unterschiedliche Konstruktionsprinzipien, eine unterschiedliche Architektur, die die Hitzestabilität verursacht und die derzeit Gegenstand vieler Untersuchungen ist.

Bild 20 zeigt ein Experiment, bei dem isoliertes Enzym eines HT hohen Temperaturen ausgesetzt wurde. Selbst nach 6 Stunden bei 100°C besitzt

Bild 20: Hitzestabilität α -Amylase *P. woesei*

diese α -Amylase noch ihre volle Aktivität. Wie wir alle wissen, genügen beim Hühnerei bei 100°C bereits weniger als 5 Minuten, um Eiweiß zu denaturieren.

Man kann sich leicht vorstellen, dass derartig hitzestabile Enzyme in Zukunft in großtechnischen Prozessen, beispielsweise als Katalysatoren, eingesetzt werden.

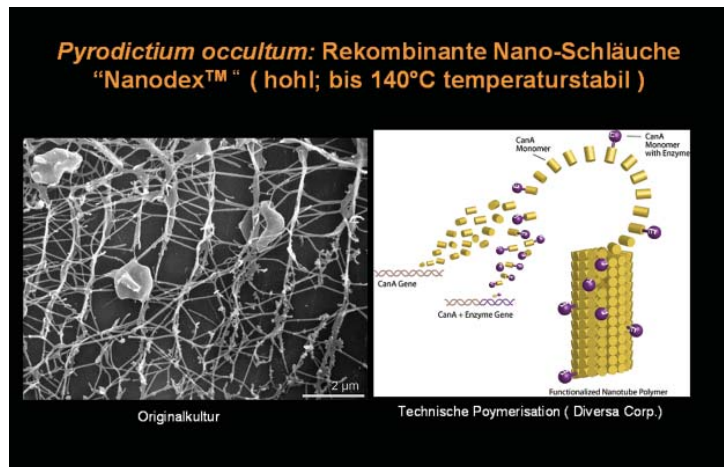


Bild 21: *Pyrodictium*, hohle Nanoschläuche

Auch die technische Anwendung von Zellstrukturen von HT ist derzeit in Entwicklung. So können beispielsweise die ungewöhnlichen hohlen Nanoschläuche, mit denen die Zellen von *Pyrodictium* untereinander verbunden sind, bereits gentechnisch in großem Stil hergestellt werden [Bild 21]. Sie ergeben 25 nm dünne hohle Proteinfasern mit neuartigen Eigenschaften, beispielsweise Hitzestabilität bis 140°C.

Jetzt möchte ich noch kurz auf die zwei neuesten Entdeckungen aus meinem Labor eingehen:

Aus einem untermeerischen Heißwassersystem nördlich von Island konnten wir winzige Kokken kultivieren, die sich auf der Außenseite eines viel größeren anderen HT vermehren [Bild 22]. Mit 0,4 Mikrometer Zellgröße handelt es sich um das kleinste bisher bekannte Lebewesen – gerade noch in Lichtmikroskopen erkennbar. Ohne seinen *Ignicoccus*-Wirt kann sich *Nanoarchaeum* nicht vermehren.⁷

Inzwischen haben wir bereits das Genom von diesem „reitenden Urzweig“ sequenziert.⁸ Mit etwa 491,000 Basenpaaren ist es das kleinste

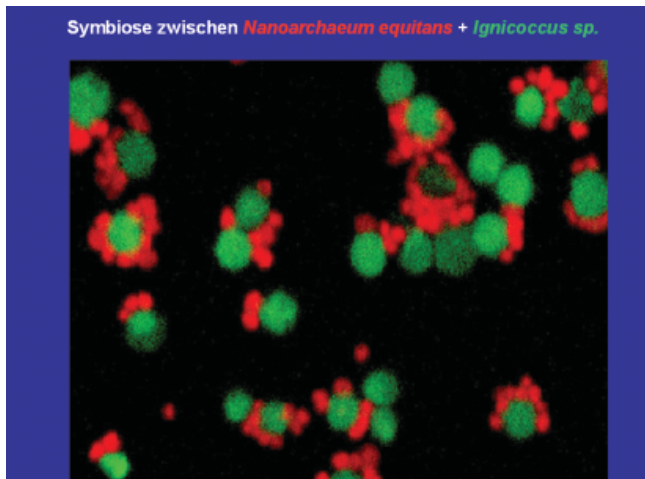


Bild 22: *Nanoarchaeum equitans* – *Ignicoccus*
rRNA-spezifische Färbung; Fluoreszenzmikroskopie

Genom aller Lebewesen [Bild 23]. Das Zusammenleben der beiden Organismen ist noch nicht verstanden. Trotzdem zeigt sich Aufregendes:

Dem „Urzweig“ fehlen viele Stoffwechselfgene, so dass es sich viel-

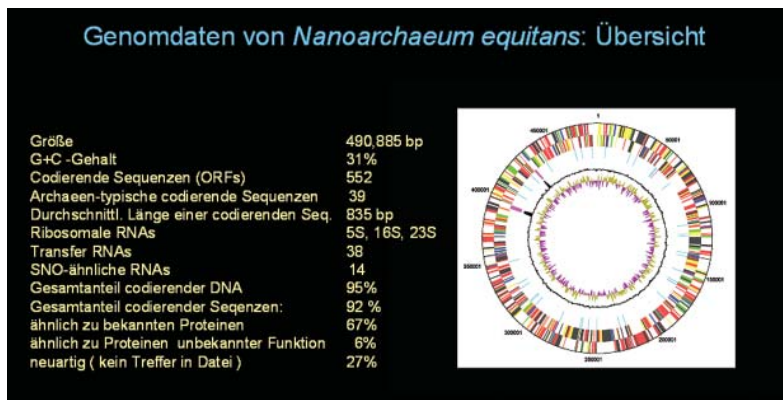


Bild 23: Genomdaten von *N. equitans*: Übersicht

leicht um einen Parasiten handeln könnte [Bild 24]. Parasiten unterliegen immer einer Genomreduktion, deren Resultat viele defekte Gene („Pseudogene“) sind. Im Gegensatz dazu enthält der Urzweig jedoch keinerlei

Pseudogene. Vielleicht ist diese Art des Zusammenlebens sogar ein Überbleibsel der erstmals von Otto Kandler postulierten sehr frühen prae-archaeellen Lebensgemeinschaften. Die Entwicklungslinie von *Nanoarchaeum* im Stammbaum ist derartig tief angesiedelt, dass ihr exakter Verzweigungspunkt mangels Vergleichsmöglichkeiten noch nicht bestimmbar ist. Zweifellos handelt es sich bei *Nanoarchaeum* um den ersten Vertreter eines neuen Reichs von Archaeen, das bisher völlig übersehen worden war.

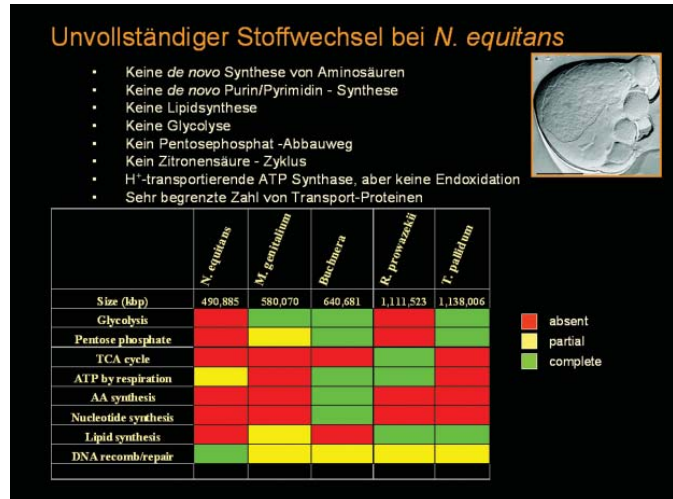


Bild 24: Unvollständiger Stoffwechsel bei *N. equitans*

Könnte es eine noch tiefere Abzweigung im Stammbaum geben? Seit 10 Jahren wird immer wieder in heißen Quellen eine rRNA Gensequenz gefunden, die auf einen Vertreter einer sehr frühen Abzweigung im Stammbaum hindeutet. Jedoch konnte der zugehörige Mikroorganismus bisher nicht gefunden werden. Vor 3 Wochen ist es meinem Doktoranden James Elkins gelungen, diese neuartigen Mikroben zu kultivieren. Nach ersten Befunden handelt es sich hierbei um neuartige fadenförmige Mikroben, deren Dicke – ähnlich Viren – mit lediglich 0,16 Mikrometern unter der Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops liegt, so dass sie unsichtbar sind.

Die Welt der „Feuerzwerge“ steckt noch voller Rätsel, deren Lösung vielleicht neben neuartigen technischen Anwendungen zu einem besseren Verständnis vom frühen Leben auf der Erde und damit auch von unseren eigenen Wurzeln beitragen kann.

- ¹T.D. Brock, K.M. Brock, R.T. Belly, R.L. Weiss: *Sulfolobus*, a new genus of sulfur-oxidizing bacteria living at low pH and high temperature. Arch. Mikrobiol. 84 (1972) 54–68.
- ²M. Schidlowski: A 3,800-million-year isotopic record in life from carbon in sedimentary rocks. Nature 333 (1988) 313–318.
- ³K.O. Stetter: Life at the upper temperature border. In: J. Tran Thanh Van, K. Tran Thanh Van, J.C. Mounolou, J. Schneider, C. McKay (eds.): Colloque Interdisciplinaire du Comité National de la Recherche Scientifique, Frontiers of Life. Editions Frontieres, Gif-sur-Yvette, France (1992) 195–219.
- ⁴K.O. Stetter, R. Huber, E. Blöchl, M. Kurr, R.D. Eden, M. Fielder, H. Cash, I. Vance: Hyperthermophilic archaea are thriving in deep North Sea and Alaskan oil reservoirs. Nature 365 (1993) 743–745.
- ⁵K.O. Stetter: Ultrathin mycelia-forming organisms from submarine volcanic areas having an optimum growth temperature of 105°C. Nature 300 (1982) 258–260.
- ⁶C.R. Woese, O.Kandler, M.L. Wheelis: Towards a natural system of organisms. Proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87 (1990) 4576–4579.
- ⁷H. Huber, M.J. Hohn, R. Rachel, T. Fuchs, V.C. Wimmer, K.O. Stetter: A new phylum of Archaea represented by a nanosized hyperthermophilic symbiont. Nature 417 (2002) 63–67.
- ⁸E. Waters, M.J. Hohn, I. Ahel, D.E. Graham, M.D. Adams, M. Barnstead, K.Y. Beeson, L. Bibbs, R. Bolanos, M. Keller, K. Kretz, X. Lin, E. Mathur, J. Ni, M. Podar, T. Richardson, G.G. Sutton, M. Simon, D. Söll, K.O. Stetter, J.M. Short, M. Noordewier: The genome of *Nanoarchaeum equitans*: Insights into early archaeal evolution and derived parasitism. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 100 (2003) 12984–12988.