

Jordens mikrobielle motorer

Der er et begrænset antal mekanismer hvorigennem levende organismer skaffer sig energi. De strukturer, der udfører disse processer, opstod tidligt i livet oprindelse hos bakterier, og er bevaret stort set uændret siden. Disse "mikrobielle motorer" driver biosfærens stofkredsløb.

Forfatter



Tom Fenchel
Professor,
emeritus
Marinbiologisk
Laboratorium,
Københavns Universitet.
tfenchel@bio.ku.dk

Jorden er ca. 4,6 milliarder år gammel, og liv opstod måske for ca. 4 milliarder år siden. I halvdelen af den tid, der har været liv på Jorden, fandtes kun bakterier. De første encellede eukaryoter opstod for ca. 2 milliarder år siden. Flercellede eukaryoter: alger og dyr opstod for henholdsvis ca. 1 milliard og 600 millioner år siden; karplanter kom til endnu senere.

Al grundlæggende biokemi var imidlertid udviklet hos bakterier før eukaryoterne opstod. Med hensyn til energistofskifte repræsenterer eukaryoter et begrænset repertoire sammenlignet med bakterier. Hos alger og planter findes ilt-dannende fotosyntese, der genererer kulhydrater ud fra CO_2 , vand og lysenergi og omsætter lysenergi til kemisk energi, der driver andre processer i cellerne. Praktisk talt alle eukaryoter får energi gennem oxidation af organisk stof med ilt. Hos eukaryoterne sker fotosyntese og respiration i specielle organeller: Grønkorn og mitokondrier, som nedstammer fra repræsentanter for to grupper af bakterier, der efter en tidligere tilværelse som fritlevende etablerede sig indeni de første eukaryote celler.

Mekanismer hvormed levende organismer genererer energi har fælles træk. De beror på et begrænset antal komplekser af proteiner, der katalyserer energistofskiftet: "mikrobielle motorer". De opstod antageligvis for mere end 3 milliarder år siden, og repræsenterer endnu et vidnesbyrd om alt livs fælles oprindelse. De driver de biogeokemiske processer på Jordens overflade, og er årsag til atmosfærens og havenes kemiske sammensætning. Disse mekanismer er evolutionært konservative og grundlæggende uforandrede gennem livets historie.

Energistofskiftet

Man skelner mellem to typer af stofskifte. *Assimilatorisk* stofskifte er involveret i opbygningen af orga-

nismer, dvs. optagelse af stof fra omgivelserne og produktion af de stoffer, som organismen består af. Fotosyntetiske organismer og nogle andre typer af bakterier opbygger sig selv udelukkende ud fra CO_2 og andre uorganiske stoffer, der tilsammen bidrager med de ca. 24 grundstoffer, som indgår i alle organismer. *Energistofskiftet* er grundlaget for at drive energikrævende processer i organismer – herunder det assimilatoriske stofskifte.

Forgæring (eller fermentation) er en type energistofskifte, hvor større organiske molekyler klippes til mindre molekyler. Dette giver kun lidt energi, men mange mikroorganismer og enkelte dyr klarer sig ved forgæring i fravær af ilt. Det er en vigtig proces i naturen. Forgærende bakterier omdanner under iltfri forhold organiske molekyler til brint og simple organiske stoffer. Andre typer af bakterier sørger så for en videre nedbrydning til $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$.

Højere organismer får energi ved at oxidere organisk stof med ilt. Respiration er en *redox proces*, hvor der overføres elektroner til ilt fra et substrat. Hos eukaryoter sker processen i mitokondriernes membran, hos bakterier i cellemembranen. Processen er koblet til syntese af ATP (adenosintrifosfat): en universel energileverandør i organismer. Ved at splitte et eller to fosfatmolekyler fra ATP frigøres kemisk energi, der driver energikrævende processer i cellerne. Mekanismen til ATP-dannelse var til stede hos den sidste fælles stamform, da alle nulevende organismer har enzymet ATP-syntase, der katalyserer dannelsen af ATP. Enzymet er et protein-kompleks, som kun har ændret sig lidt gennem evolutionen.

Vi kan skrive respirationsprocessen som:
 $\text{AH}_2 + \text{B} \rightarrow \text{A} + \text{BH}_2$. Her er H brint og AH_2 er substratet mens B er et oxidationsmiddel, som kan være ilt, men forskellige bakterier bruger andre oxi-



dationsmidler såsom NO_3^- , Fe^{3+} , Mn^{4+} , eller SO_4^{2-} . Forskellige bakterier anvender ikke organisk stof som substrat som eukaryoter gør, men oxiderer forskellige uorganiske forbindelser som fx H_2 , CH_4 , Fe^{2+} , H_2S eller NH_4^+ .

Respirationsprocesser må termodynamisk være "ned ad bakke processer", dvs. kunne give energi fra sig. De forskellige processer danner ikke lige meget energi. Ilt som elektronacceptor og H_2 , CH_4 eller organisk stof som elektrondonor giver mest energi. Brugen af andre elektronacceptorer foregår i iltfri omgivelser som i havbunden, i vandmættet jord og dybe søer. Mindst energiudbytte giver metandannelse fra $\text{H}_2 + \text{CO}_2$. Metanbakterier trives derfor kun hvor ikke blot ilt, men også sulfat, nitrat og oxideret jern er fraværende – ellers udkonkurreres de af andre bakterier.

Fotosyntese

Fotosyntese er en måde at få energi uden anvendelse af kemisk bindingsenergi. Vi kender processen fra grønne planter som iltdannende fotosyntese, hvor CO_2 reduceres til organisk stof med vand som reduktionsmiddel og ilt som metabolit (nedbrydningsprodukt). Lysenergi omdannes desuden direkte til energi i form af ATP hos fotosyntetiske organismer. Fotosynteseprocesser kan generaliseres til, at en elektrondonor reducerer CO_2 til organisk stof

ved hjælp af lysenergi. Hos forskellige bakterier kan elektrondonoren udover H_2O (som hos planter) – være H_2 , H_2S , eller Fe^{2+} . Der er så tale om ikke-iltdannende fotosyntese, hvor slutprodukterne i stedet for O_2 er henholdsvis H_2O , S , SO_4^{2-} , eller Fe^{3+} .

I membranen hos fotosyntetiske bakterier er der indlejret såkaldte fotosystemer, der består af komplekser af proteiner, hvoraf nogle er fotosyntetiske pigmenter. Disse pigmenter er klorofyl i iltdannende fotosyntese og kemisk beslægtede bakterioklorofyller hos bakterier med ikke-iltdannende fotosyntese. Lyset slår elektroner fri fra klorofyllet og elektronerne gennemløber så en transportkæde af enzymer, der er mere eller mindre identisk med den, der anvendes til respiration, for til sidst at føres tilbage til klorofylmolekylet. Processen er koblet til dannelsen af ATP.

Elektroner kan også udnyttes til at reducere CO_2 til organisk stof. I så fald må de skaffes udefra: fra vand eller i ikke-iltdannende fotosyntese fra H_2S , H_2 eller Fe^{2+} . Dermed dannes så henholdsvis O_2 , SO_4^{2-} , H_2O eller Fe^{3+} som metabolitter.

Bakterier med ikke-iltdannende fotosyntese har én af to slags fotosystemer karakteristisk for forskellige grupper. Hos iltdannende fotosyntetiske organismer findes to fotosystemer (I + II), hvor opsplittin-

gen af vand til ilt og proton+elektron foregår i fotosystem II. Ildtannende fotosyntese er opstået hos cyanobakterier (figur nederst).

Analyser af gener, der koder for dele af fotosystemer, viser, at fotosystem I og II nedstammer fra de to forskellige fotosystemer, der findes hos bakterier med ikke-ildtannende fotosyntese. På en eller anden måde er de kommet sammen i en "proto-cyanobakteriecelle", hvilket muliggjorde ildtannende fotosyntese. Hvordan det skete ved man ikke, men det udgjorde grundlaget for Jordens iltholdige atmosfære, for respiration med ilt og dermed for højere liv. Grønkorn i alger og planter er efterkommere af cyanobakterier, der oprindeligt var selvstændige organismer. På et tidspunkt etablerede nogle sig inden de første eukaryote celler og udviklede sig siden til de specialiserede organeller (grønkorn), hvori fotosyntesen foregår hos alger og planter.

De mikrobielle motorers oprindelse og evolution

De mikrobielle motorer består af komplekser af enzymer, der katalyserer processerne beskrevet ovenfor, og de er forblevet relativt uændrede gennem evolutionen. Mange af enzymerne eller modificerede udgaver indgår i samtlige typer af respirations- og fotosynteseprocesser og de gener, der koder for dem, udgør genfamilier med fælles oprindelse.

Oprindelsen af alle grundlæggende former for energistofskifte er formodentligt ældre end 3-3,5 milliarder år. Geologiske vidnesbyrd i form af fordelingen af stabile isotoper af kulstof og af svovl viser, at sulfatrespiration og metandannelse foregik for 3,5 milliarder år siden. Stamtræer baseret på sekvenser af gener inden for genfamilier viser, at nogle af de

involverede genfamilier findes hos begge hovedgrupper af bakterier: eubakterier og archaeobakterier, som repræsenterer den tidligst kendte forgrening i livets udvikling, så formodentlig fandtes de hos den sidste fælles forfader til alt nulevende liv. Fotosyntese baseret på klorofyller findes dog kun inden for eubakterier (og i grønkorn hos eukaryoter) og metandannelse kun blandt archaeobakterier.

Man antager, at ildtannende fotosyntese og respiration med ilt kom til relativt sent. Man ved fra fossile cyanobakterier, at ildtannende fotosyntese var opstået for senest 2,8 milliarder år siden, og der er vidnesbyrd om tidligere tilstedeværelse af små mængder atmosfærisk ilt. Men frem til for ca. 2 milliarder år var atmosfærens iltindhold lavt, under 1-2 % af det nuværende iltindhold, og på nær overfladelagene var oceanerne iltfri.

Biogeokemiske stofkredsløb

Udviklingen af én type energistofskifte medførte andre typer af energistofskifte beroende på den første types metabolitter. Da fx fotosyntese baseret på svovlbrinte var opstået, dannedes sulfat på den stadig iltfri Jords overflade. Der var så basis for opståen af sulfatådnende bakterier, der udnytter sulfat som elektronacceptor med dannelse af svovlbrinte – og således var et biologisk drevet svovlkredsløb etableret.

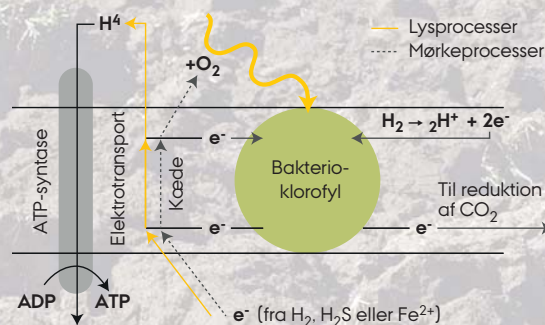
Biogeokemiske stofkredsløb beskrives ofte som sluttede kredsløb af et givet grundstofs biologisk drevne transformationer. I virkeligheden er de forskellige kredsløb sammenkoblede (figur næste side). Primært er alle processer drevet af solenergi gennem forskellige former for fotosyntese koblet sammen med forskellige typer af respirationsprocesser.

Stofskiftet hos en fotosyntetisk bakterie

Øverst: Purpur ikke-svovlbakterier (*Rhodospirillum*). I lys kræver de iltfri betingelser, men i mørke foretrækker de en lav iltkoncentration. De er dyrket under konstant iltfri forhold og konstant belysning som energikilde.

Nederst: energistofskiftet i lys og mørke. I lys slås elektroner fri fra bakterioklorofyl. De gennemløber så en elektrontransportkæde, som grundlæggende er identisk med den, der findes hos respirerende organismer. Den dermed frigivne energi driver syntesen af ATP.

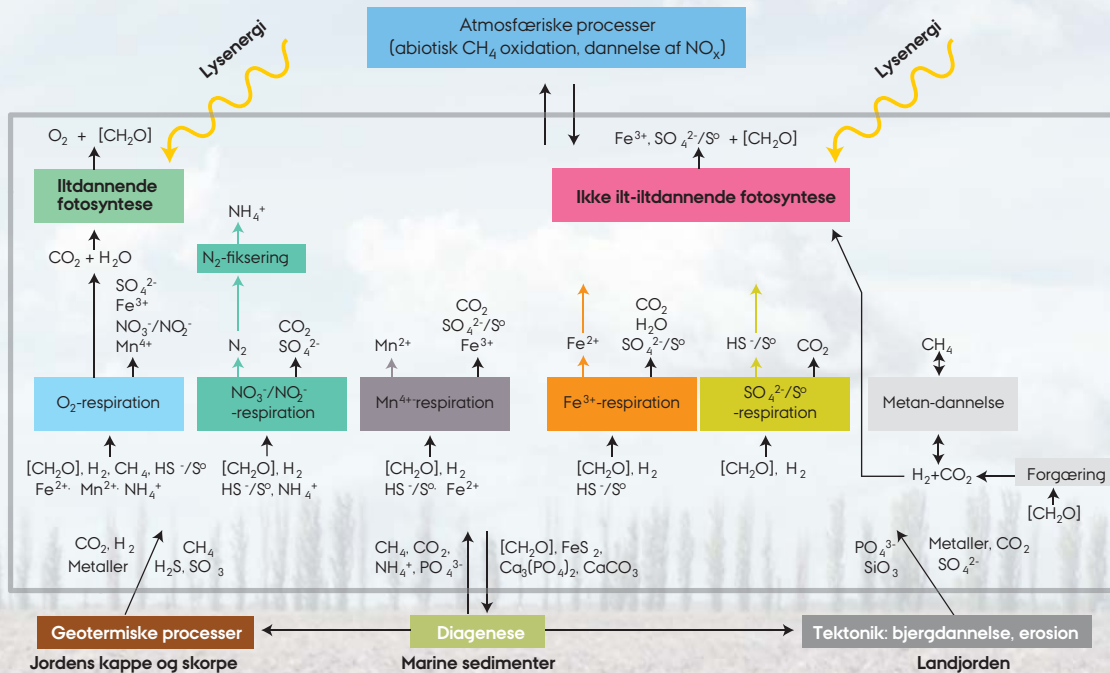
Elektronerne kan også anvendes til at reducere CO_2 til organisk stof. I så fald må cellen skaffe elektroner udefra; hos disse bakterier er det fra H_2 , Fe^{2+} eller svovlbrinte. I mørke respirerer bakterierne ilt, men cellerne bruger det samme enzymatiske maskineri som under fotosyntesen. Disse organismer repræsenterer i virkeligheden hovedkomponenterne i de fleste organismers energistofskifte inklusive den, der findes hos højere organismer. Metanbakteriers energistofskifte er dog væsentligt forskelligt.



Artiklen kommer fra tidsskriftet *Aktuel Naturvidenskab*. Se mere på aktuelnaturvidenskab.dk

De biologisk betingede stoffkredsløb beskrives ofte som cykliske kredsløb, hvor alt stof genbruges. Det kan være nogenlunde korrekt over korte tidsrum. Men biologisk drevne stoffkredsløb ville til sidst gå i stå hvis ikke Jorden var geologisk aktiv. Ikke alt organisk stof nedbrydes gennem respiration; noget aflejres i sedimenter i bunden af havet, søer og i sump. Fossile brændstoffer er et eksempel, men den største pulje af organisk stof på Jorden er i form af

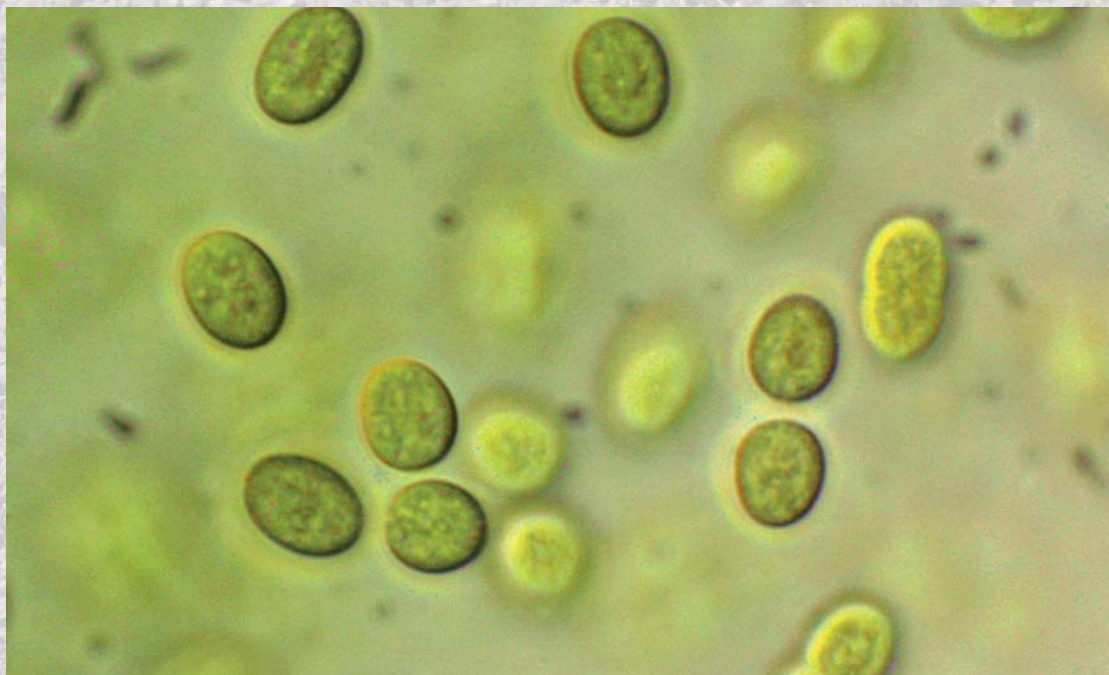
diffust organisk stof i sedimentære bjergarter. Uden geologiske processer ville atmosfærens pulje af CO_2 efterhånden forsvinde. Når der findes fri ilt i vores atmosfære beror det på, at ikke alt organisk stof omsættes gennem respiration med ilt. På den måde kunne ilt langsomt akkumulere i atmosfæren over geologisk tid. Andre essentielle stoffer (fx fosfor) akkumuleres også i en for biosfæren utilgængelig form i havbundens aflejringer.



En forenklet udgave af biosfærens globale stoffkredsløb

De biologiske processer er indenfor og de ikke-biologiske udenfor den grå ramme. Figuren viser, at der tabes essentielle komponenter fra de biologiske stoffkredsløb gennem sedimentation i havbunden og regenereres gennem geologiske processer som vulkanisme og erosion af mineraler på landjorden. $[\text{CH}_2\text{O}]$ står for organisk stof.

(Figur efter Falkowski, Fenchel & DeLong, 2008).



Cyanobakterier – grønkorn

Repræsentant for ca. 10 μm store encellede cyanobakterier (mange andre danner forskellige typer af kolonier). Cyanobakterier var de første organismer med iltdannende fotosyntese, og nogle blev også stamform til algers og planter grønkorn.

Foto: Tom Fenchel

Geologiske processer regenerer disse stoffer. Geotermisk aktivitet som vulkansk udgasning medfører, at CO₂ og svovl føres tilbage til biosfæren. Bjergkædedannelse og efterfølgende erosion på landjorden bidrager ligeledes til en regeneration af stoffer i opløst form. Livets opretholdelse er derfor betinget af, at Jorden er geologisk aktiv.

Hvorfor er de mikrobielle motorer ikke synlige i naturen?

Når vi ser os omkring i naturen er det store organismer dvs. planter og dyr, der falder i øjnene, og på landjorden spiller planter og i havet encellede alger væsentlige roller som biogeokemiske aktører. Men resten skyldes primært mikrober, og kvalitativt er der en række processer, der udelukkende udføres af bakterier.

Bakterier er små – typisk omkring 1/1000 mm – og ses ikke med det blotte øje. Men en milliliter havvand indeholder ca. en million bakterier, og i havbunden eller i jord kan man gange med 100 til 1000. Den biologiske omsætning per vægtenhed er større hos små end hos store organismer: ca. 10.000 × højere hos bakterier med en vægt på 10-12 g end hos

dyr på 10 kg. Derfor er de vigtigste aktører i biosfærens kemi usynlige. Og så alligevel: Nogle bakterier er faktisk synlige i naturen, idet man fx kan se cyano- og purpurbakterier som farvede områder på havbunden (foto nederst denne side).

Det store ubesvarede spørgsmål

Selvom nogle typer af bakterielt energistofskifte først er blevet opdaget inden for de seneste årtier kender vi formodentlig nu stort set eksisterende former for energistofskifte hos bakterier. Den kvalitative beskrivelse af biosfærens globale stofskifte er sikkert også nogenlunde korrekt. Men for at kunne lave kvantitative forudsigelser er der langt igen, fordi der er så mange involverede positive og negative feedback mekanismer.

Det videnskabelige mest interessante aspekt er, hvordan de mikrobielle motorer opstod. Det berører problemet om livets opståen, og om hvordan et energistofskifte blev koblet sammen med et genetisk system, så at en darwinistisk evolution kunne begynde. Her er der trods store fremskridt i forståelsen af de mikrobielle motorer og genetisk evolution stadig langt igen. ■

Læs videre

Falkowski, P.G., Fenchel, T., DeLong, E.F. 2008. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles. *Science*, 320: 1034-1039.



De mikrobielle motorer er ikke altid usynlige for det blotte øje. Her ses lidt af havbunden i Nivå Bugt – de 2-3 cm lange blåmuslingeskaller gør det ud for en målestok. De olivengrønne belægninger er overvejende cyanobakterier. De pinkfarvede områder skyldes purpursvovlbakterier med en fotosyntese baseret på svovlbrinte som elektrondonor; de hvide områder skyldes farveløse svovlbakterier, der lever af at ilte svovlbrinte. Hist og her er sedimentet blottagt; det er sortfarvet på grund af produktion af svovlbrinte af sulfatåndende bakterier i den iltfri havbund. Svovlbrinten går delvis i forbindelse med jern og jernsulfid er sort. Der er også mange andre fysiologiske typer af bakterier tilstede, men deres tilstedeværelse er ikke synlige med det blotte øje.

Foto: Tom Fenchel