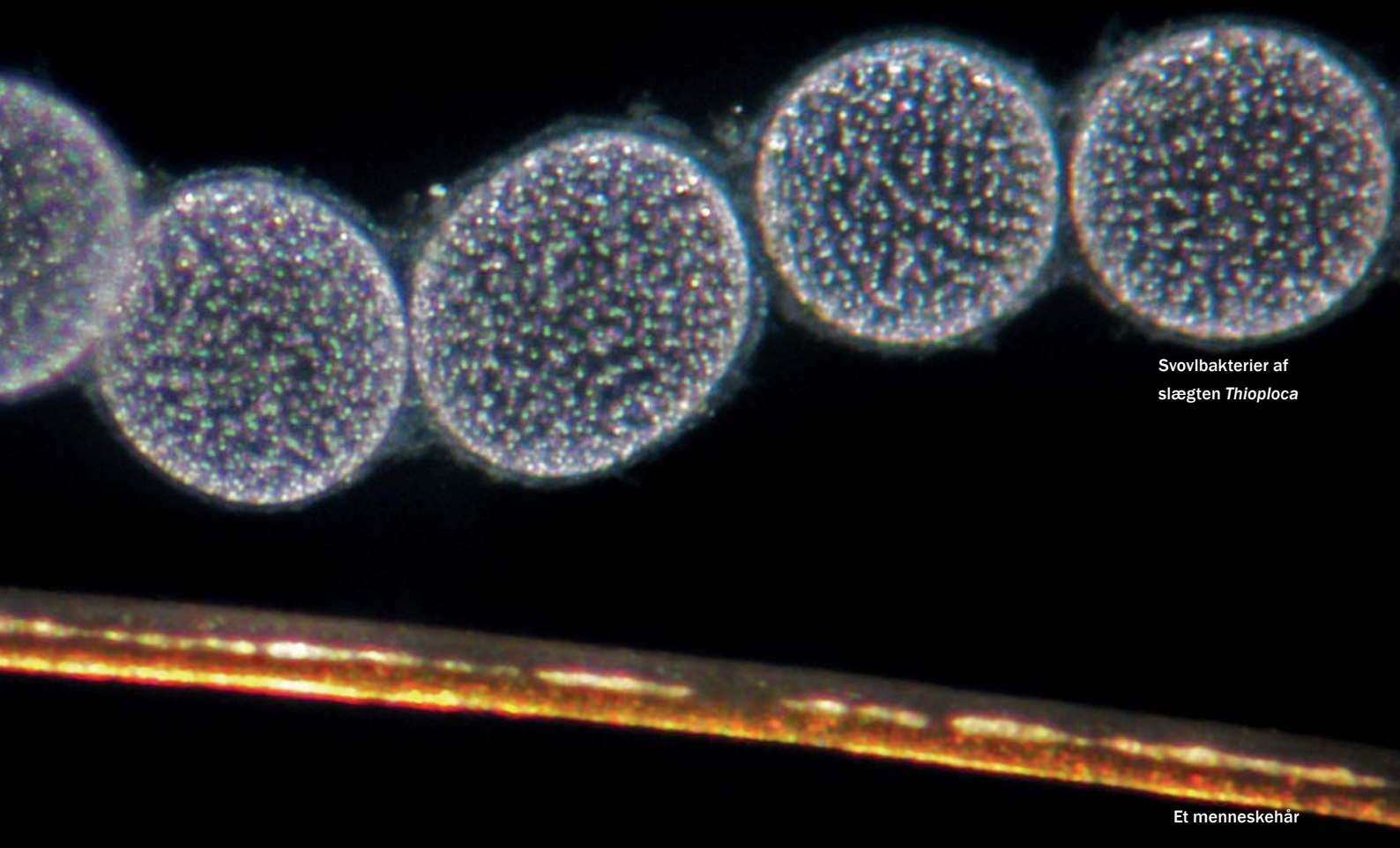
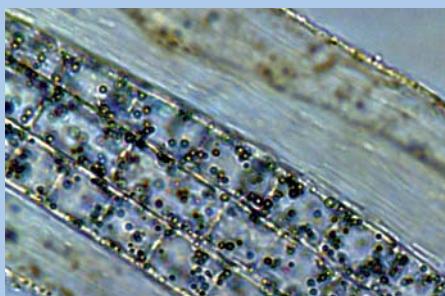


Verdens største bakterier



Svovlbakterier af
slægten *Thioploca*

Et menneskehår



Svovlbakterier af slægten *Thioploca*

Disse bakterier studerede forskerne ud for Chiles kyst i 1994. Navnet betyder "svovlfletning", fordi bakterietrådene ofte krydser over hinanden ligesom i en fletning, når de bliver klemt imellem mikroskoppræparatets to glas. På det midterste billede ses de frie ender af *Thioploca*, som strækker sig ud af

det fælles slimhylster, der typisk omgiver fra nogle få og op til hundrede tråde. Trådene strækker sig fra havbunden og op i det nitratrege havvand i en så tæt bevoksning, at det ser ud som, havbunden har fået pels (sidste billede).

Fotos: Markus Hüttel og Bo Barker Jørgensen

Bakterier er mikroskopiske og enkeltcellede, lyder en af biologiens grundsætninger. Men nede på havbunden lever en usædvanlig gruppe af svovlbakterier med centimeterlange og mange-cellede bakterietråde. Svovlbakteriernes størrelse hænger nært sammen med deres overraskende levevis, og de har en afgørende betydning for havets økosystem.

Det er marts 1994. En international gruppe af mikrobiologer og geokemikere med togtleder Henrik Fossing i spidsen lægger fra land i Talcahuano i det centrale Chile. De sejler ud med det chilenske skib Vidal Gormaz for at udforske nogle spændende samfund af kæmpebakterier, som lever vidt udbredt på havbunden langs Sydamerikas Stillehavskyst. I havbundens mudder danner bakterierne tætte bundter i lodrette slimhylstre. De tynde bakterietråde strækker sig fra havbunden og nogle centimeter op i vandet. Her svajer de i vandstrømmen som en pels af fine hvide hår. Trawlfiskere kender de trådformede bakterier som "spaghetti", fordi de bliver hængende i trawlen som en hvid masse af slimede tråde. De blev opdaget for videnskaben i 1977 af den chilenske havbiolog Victor Ariel Gallardo, der som den første erkendte, at det drejede sig om bakterier. Men hvad forklarer deres størrelse på flere centimeter? Forekommer de også andre steder i verdenshavet, og hvad er deres funktion i havbundens stofkredsløb?

Bakterier med dykkerflasker

Med ekspeditionen ud for Chile gør forskerne en opdagelse, som både forklarer forekomsten af de enorme svovlbakterier og deres ustandselige vandring op til det bundnære havvand og ned i muddret. Analyser af den kemiske sammensætning i havbundens porevand viser nemlig, at bakterierne optager det uorganiske næringssalt nitrat (NO_3^-) fra havvandet, ophober nitraten i en vandsæk i cellen og derefter bruger nitraten til at ånde med. Bakteriernes "nitrat-vakuoler" fungerer altså nærmest som en dykkerflaske, der tillader bakterierne at fortsætte med at respirere, selvom der ikke er ilt i omgivelserne.

Pendler i sneglefart

De trådformede svovlbakterier – som har det videnskabelige navn *Thioploca* – bruger deres nitratreserve, når de vandrer ned i muddret. De glider af sted ved at udskille slim i enten den ene eller den anden retning af tråden og kan derved bane sig vej igennem muddret. Det foregår i sneglefart med knapt en centimeter i timen, men det er hurtigt nok til, at de kan pendle op og ned imellem det nitratholdige havvand lige over bunden og det svovlbrinteholdige mudder, som starter i nogle centimeters dybde. Mens bakterierne er oppe, fylder de vakuolerne med nitrat fra havvandet, og mens de er nede,

fylder de det omgivende lag af den egentlige celledsubstans, cytoplasmaet, med svovl fra oxidation af svovlbrinte (H_2S). På den måde kan bakterierne hele tiden holde deres energistofskifte på et højt niveau. De behøver blot at pendle op og ned imellem nitraten, der er deres oxidationsmiddel, og svovlbrinten der udgør energikilden. Kuldioxid og næringssalte, som de behøver til deres vækst, er der i øvrigt rigeligt af i muddret.

Thioploca kan således udkonkurrere de mange encellede, mikroskopiske bakterier, som også er i stand til at udføre denne type stofskifte, men som mangler evnen til samtidig at lagre nitrat og svovl og dermed ikke har mulighed for at respirere, uden at begge stoffer er til stede samtidig.

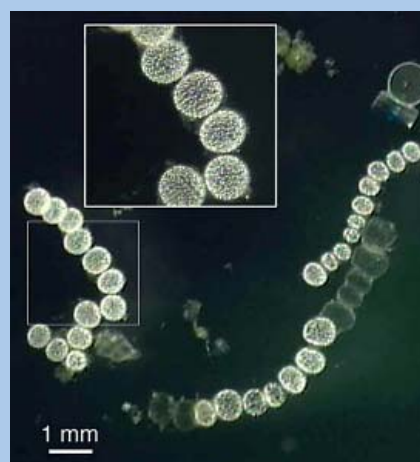
Tilsammen en mangelcellet organisme

Bakterier er normalt ikke blot mikroskopiske med en størrelse på en tusindedel millimeter. De er også encellede organismer, som deler sig med mellemrum til to ens udseende datterceller. De trådformede svovlbakterier er en markant undtagelse. Deres tråde består af hundredvis af skiveformede celler, der tilsammen udgør en mangelcellet organisme. For enderne har trådene en tilspidset form, men ellers har alle cellerne den samme funktion og det samme stofskifte. Det er først og fremmest størrelsen og den usædvanlige levevis, der fascinerer os ved *Thioploca*-bakterierne. Deres tråde kan blive op til 7 centimeter lange, mens diameteren typisk er 1/25 millimeter, hvilket svarer til tykkelsen på et menneskehår. Over en strækning på 3000 kilometer langs Syd-

Forfattere

 Bo Barker Jørgensen, professor i geomikrobiologi og leder af Center for Geomikrobiologi, Aarhus Universitet.
bo.barker@biology.au.dk

 Camilla Nissen Toftdal, cand. mag. og centerkoordinator, Center for Geomikrobiologi, Aarhus Universitet.
toftdal@biology.au.dk



Det er påfaldende, at verdens største bakterier – *Thiomargarita namibiensis* – først blev opdaget i 1999. Det skyldes sandsynligvis, at de er så store, at man ikke har erkendt, at de er bakterier.

Perlerne i kæderne har en gennemsnitlig diameter på 0,2 mm og er let genkendelige på grund af deres lysbrydende svovldråber, som skinner hvidligt.

Foto: Heide N. Schulz

amerikas Stillehavskyst lever disse *Thioploca*-samfund i større eller mindre tæthed på vanddybder fra ca. 30 til 100 meter, og de udgør det største synlige bakteriesamfund på jorden.

Ny opdagelse: Lysende svovlperler

Det er april 1997. Forskergruppen rejser til det sydvestlige Afrika for at påmønstre forskningsskibet Petr Kottsov i jagten på nye samfund af *Thioploca*-bakterier. Både i det sydøstlige Stillehav og langs østranden af det sydlige Atlanterhav hersker der havstrømme, som fører næringsrigt vand op til havets overflade og forårsager en høj produktivitet af mikroskopiske alger. Forskerne forventer derfor igen at møde bakteriesamfund af de trådformede *Thioploca*. Men i stedet opdager de på havbunden ud for Namibien mærkelige kugleformede bakterier, som danner korte kæder af celler. De enkelte celler er fra en tiendedel og op til trekvart millimeter i diameter. De er altså ikke meget større end et punktum, men er alligevel de hidtil største kendte bakterieceller i verden. Under lup lyser de enkelte celler hvidligt på grund af deres indhold af hundredevis af mikroskopiske, lysbrydende svovldråber, og de ligner derved små perlekæder i det sorte mudder. De nyopdagede kæmpebakterier får det videnskabelige navn *Thiomargarita namibiensis*, som betyder "svovlperlen fra Namibien".

Størrelsen bedrager

*Thiomargarita*s store cellediameter bedrager med hensyn til organismernes reelle biomasse. Cytoplasmaet, som er den levende del af cellen, udgør kun en tynd skal på få tusindedele millimeters tykkelse. Resten af cellen består af den store vandige vakuole, som udgør over 95 % af volumen. Herved har *Thiomargarita* en enorm lagerkapacitet for nitrat, hvilket passer godt sammen med dens levevis. Bakterierne er nemlig, i modsætning til de trådformede svovlbakterier, ikke i stand til at bevæge sig, så det er afgørende for dem, at de har god lagerplads. De ligger omgivet af et gelé-agtigt hylster i de øverste

centimeter af havbunden og må "holde vejret", mens de i månedsvis venter på, at havstrømmen eller store Atlanterhavs-bølger – eller en udgasning af metan (CH_4) – skal rive den løse mudderbund med op i havvandet. Her kan de så i løbet af kort tid fylde vakuolerne med nitrat igen.

Svovlbakteriernes opgave

Hvorfor netop svovlbakterier har udviklet kæmpeformer hænger nøje sammen med havbundens kemi og stofkredsløb. Under et tyndt, iltet overfladelag er havbunden stort set en iltfri verden, en bakterienes verden. Omkring halvdelen af det organiske stof, som aflejres på havbunden langs kontinenterne, begravnes ned i den iltfri del, inden det når at blive nedbrudt af bunddyr og andre iltrespirerende organismer. Nede under iltzonen dominerer især bakterier, som kan respirere med sulfat. De omdanner organisk kulstof til kuldioxid ved at oxidere det med sulfat (SO_4^{2-}), og samtidig omdannes sulfaten til svovlbrinte. Det er enorme mængder af svovlbrinte, som produceres nede i havbunden, globalt set omkring syv millioner tons daglig. Det er vigtigt for havets økologiske kredsløb, at svovlbrinten oxideres tilbage til sulfat, for ellers vil den giftige svovlbrinte trænge fra havbunden og op i vandsøjlen, hvor den vil dræbe havets dyreliv. Denne opgave bidrager de store svovlbakterier til.

Nitrat på lager

De store svovlbakterier er, hvad man kalder kemoautotrofe, idet de formår at udnytte den kemiske energi fra svovlbrinten til deres vækst. Normalt kræver kemoautotrofe bakterier ilt for at oxidere svovlbrinte. Fordi der ikke er ilt nede i havbunden, transporterer svovlbakterierne nitrat med ned som oxidationsmiddel til at nedbryde svovlbrinten med. Nitrat er velegnet til bakteriernes respiration, om end energiudbyttet er noget ringere end ved respiration med ilt. Nitraten får bakterierne fra havvandet, hvor den er et almindeligt algenæringsstof, der dog normalt kun forekommer i meget lav koncentration, oftest under 1 mg/liter. For *Thioploca* gælder det, at mens de befinder sig ved havbundens overflade, transporterer de hele tiden nitrat ind i vakuolerne. Derved kan de nå en koncentration på op til 25 g/liter inde i deres celler. Det er lige så meget som havvandets indhold af klorid (Cl^-), som sammen med natrium (Na^+) er hovedbestanddelen i havsalt (NaCl). Herefter er *Thioploca*-bakterierne rustet til at vandre ned i den svovlbrinte-holdige havbund, hvor de i dagevis eller endda i ugevis kan respirere videre uden at opbruge deres nitrateserve.

Brændstofreserve

De store svovlbakterier har endnu et trick i deres fysiologiske repertoire. De oxiderer nemlig ikke svovlbrinten direkte til sulfat, men først til elementært svovl, som derefter kan oxideres videre til sulfat. Elementært svovl (S^0) kender vi som et gult pul-



Nye svovlbakterier

Der opdaget stadig nye overraskende former af de store svovlbakterier, og nye arter bliver beskrevet.

For nylig har tyske mikrobiologer opkaldt en ny art af "svovlperler", *Thiomargarita joergensenii*, efter forfatteren til denne artikel.

Denne nye art er hidtil kun fundet inde i de tomme skaller af cirkelrunde kiselalger, hvis låg og bund danner en smuk gennemsigtig "pilleæske", hvor de fire spredte "piller" er svovlbakterierne. Kiselalgen er 0,2 mm i diameter.

ver, og i svovlbakterier eksisterer svovlet som mikroskopiske dråber af rent svovl. Fordi svovldråberne stadig indeholder størstedelen af den kemiske energi, som bakterierne udvinder ved at oxidere svovlbrinte, udgør de en værdifuld brændstofsreserve.

De store svovlbakterier har altså formået inde i cellerne at mellemlagre både energikilden og oxidationsmidlet til deres stofskifte. Dermed er de energitisk uafhængige af at leve i et miljø, hvor de samtidig har adgang til kemiske forbindelser, der kan levere energi, og forbindelser, der kan bruges til respiration, sådan som det ellers kræves af næsten alle andre bakterier. Heller ikke organismer, der respirerer med ilt, kan gemme på deres oxidationsmiddel, for cellemembraner er generelt utætte for gasmolekyler så som ilt, og derfor ville cellerne inden for sekunder igen tabe deres iltreserve.

De danske svovlbakterier

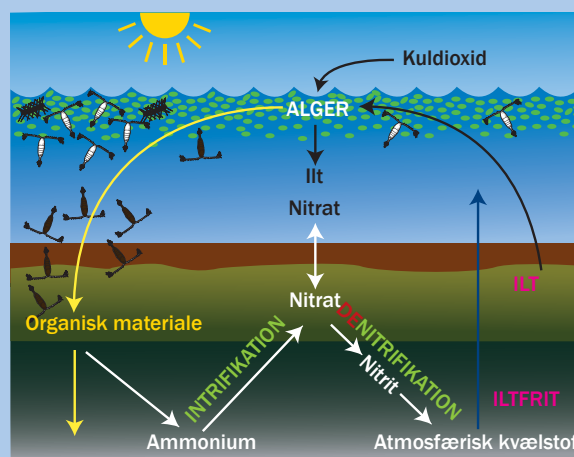
I november 1997 sejler en forskergruppe ud i Limfjorden for at hente prøver af de hjemlige *Beggiatoa*. Ved eutrofiering og iltmangel danner de udbredte hvide belægninger på havbunden. Nu opdager forskerne, at *Beggiatoa* i lighed med *Thioploca* også oplager nitrat, og at de glider frit omkring oven på havbunden eller nede i de øverste få centimeter af muddret.

Respiration med en medbragt nitrattank er altså ikke blot en eksotisk livsform i fjerne områder af verdenshavet, men er vidt udbredt overalt, hvor *Beggiatoa* forekommer. Det mest overraskende er måske, at ingen har opdaget det før. Men når man først er på sporet af disse bakterier, så finder man dem mange steder. Faktisk forekommer der også en lille slægtning af *Thioploca* gemt i den danske havbund, specielt hvor nitratrigt ferskvand løber ud i fjordene.

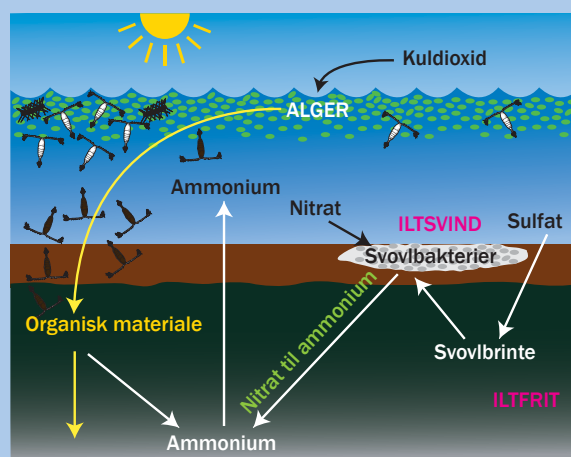
Da disse bakterier er så udbredte, er forskerne nu også i gang med nærmere at studere deres usædvanlige stofskifte og biokemi. Resultaterne tyder nu på, at selve vakuolen er opstået i løbet af svovlbakterierens evolution ved en indfoldning af cellernes ydre membran. Respirationen med nitrat er knyttet til vakuolemembranen, ligesom den er knyttet til den ydre membran hos nitratrespirerende bakterier uden vakuole.

Forskningen i dag

Moderne kortlægning af bakteriernes slægtskab og evolution er baseret på den genetiske kode i cellernes DNA. Det er nu lykkedes at bestemme hele den genetiske kode i en enkelt *Beggiatoa*-tråd med det overraskende resultat, at disse komplekse bakterier har et af de største genomer, som er fundet hos bakterier. I modsætning til "normale" bakterier er de store svovlbakterier enestående ved, at de forskellige arter faktisk har karakteristiske karaktertræk under



Den normale iltede havbund



Iltsvind og bundvending med Beggiatoa-hinde

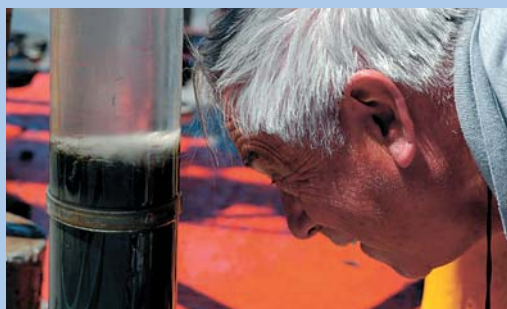
Havbundens stofkredsløb

Ved en lav eller normal nedsynkning af organiske rester fra algeproduktionen i den øvre vandsøjle, fjernes en væsentlig del af det aflejrede kvælstofholdige materiale. Det sker igennem en serie nedbrydningsprocesser (figuren øverst).

Efterhånden som det aflejrede organiske materiale nedbrydes, frigøres organisk kvælstof i form af ammonium. Er havvandet og de øverste millimeter til centimeter af havbunden godt iltet, sørger såkaldte nitrificerende bakterier for at oxidere ammonium til nitrat. Denne nitrat trænger så igen ned i den iltfri zone, hvor den af mangfoldige bakterier kan bruges til respiration af organisk materiale, en proces som kaldes denitrifikation. Bakterierne omdanner nitraten til atmosfærisk kvælstof, som er uanvendelig for algerne og de fleste bakterier. Dermed har det marine økosystem tabt kvælstofholdigt næringssalt, og der er sket en reduktion i graden af eutrofiering.

Når økosystemet overgødskes med store mængder nitrat, øges algeproduktionen, mens iltindholdet i de nedre vandlag aftager. Samtidig øges den organiske belastning af havbunden, hvorved de iltfri processer og især svovlbrinteproduktionen stimuleres. Ammonium kan ikke længere oksideres til nitrat i havbunden, men trænger op i havvandet (figuren nederst). De denitrificerende bakterier bliver fortrængt af nitrat-akkumulerende svovlbakterier, som overtager havbundens nitratomsætning.

Mange af de store svovlbakterier omdanner imidlertid ikke nitraten til atmosfærisk kvælstof, men reducerer den derimod tilbage til ammonium. Derfor taber havbunden evnen til selvrensning, hvilket forøger den uønskede forureningsvirkning af kvælstofgødskning. Først i de øvre vandmasser oxideres ammonium tilbage til nitrat og er derefter til rådighed for yderligere algeproduktion. For de overgødskede kystfarvande må dette betragtes som en negativ effekt, mens det for de store svovlbakterier snarere er med til at bevare deres optimale miljøbetingelser.

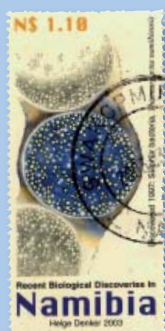


En kerne af havbunden

Ud for Chiles kyst er hentet en kerne af havbunden op på dækket. Den iagttages af den chilenske havbiolog, Ariel Gallardo, der som den første beskrev de trådformede svovlbakterier, *Thioploca*, for videnskaben. I kernen ses en tæt hvidlig bevoxning af *Thioploca*, som strækker sig en centimeter op over det sorte mudder i kernen.

Usædvanlig forskningsformidling

Thiomargarita namibiensis fik i 2003 fik sit eget namibianske frimærke. Frimærket viser, hvor grafisk dekorative bakterieperlerne er. Et lignende billede prydede forsiden på tidsskriftet *Science*, da opdagelsen blev publiceret i april 1999.



Når det er smart at være lille

Hvorfor er næsten alle bakterier mikroskopisk små, omkring en tusindedel af en millimeter, mens kun nogle få vokser til synlig størrelse?

Den klassiske forklaring er, at bakterier lever af opløste stoffer i de vandige omgivelser og kun kan optage små molekyler igennem cellemembranen. Dermed er de afhængige af den molekulære diffusion af disse molekyler hen til cellens overflade. Diffusion er en hurtig og effektiv transportmekanisme for en lille organisme, men den bliver gradvist langsommere og mindre effektiv, når størrelsen øges. Det betyder, at jo større bakterieceller bliver, desto større er sandsynligheden for, at diffusionen ikke kan følge med deres behov for næring. Bakteriernes vækst bliver altså diffusionsbegrænset.

Man kan beregne, at bakterier under en sådan begrænsning kan opnå fire gange mere næring per biovolumen ved at reducere størrelsen til det halve. Bakteriernes mikroskopiske størrelse passer derfor godt til deres levevis: De er særdeles effektive til at optage opløste organiske og uorganiske stoffer og til at vokse hurtigt. Når de store svovlbakterier tilsyneladende kan omgå denne begrænsning, skyldes det, at de er hule. Respirationen foregår kun i det tynde lag af cytoplasma under celleoverfladen, mens den centrale vakuole ikke i sig selv forbruger energi.

mikroskopet, som vi kan sammenholde med deres genetiske identifikation.

Forskerne er i dag også på sporet af, hvordan respirationen med en indre nitrattvakuole fungerer rent biokemisk. Mens *Thioploca* omdanner nitraten til ammonium (NH_4^+), så synes i det mindste nogle *Beggiatoa* snarere at omdanne nitraten til atmosfærisk kvælstof (N_2). Dette er en vigtig iagttagelse, for denne forskel i nitratomdannelsen afgør, om de store svovlbakterier faktisk er med til at fjerne et af de vigtigste næringssalte i fjordene, som er årsag til eutrofiering og iltsvind.

I en verden af mikrometer-store bakterier er *Thioploca*, *Thiomargarita* og *Beggiatoa* fælles om at være giganter, og en kompleks og fascinerende levevis udgør hemmeligheden bag deres størrelse. De er alle højt specialiserede til at sammenkoble omsætningen af nitrat og svovlbrinte – og derfor spiller de en særlig rolle for havbundens kvælstof- og svovlkredsløb.

▼ Billedet viser en *Beggiatoa*-mätte på havbunden. *Beggiatoa* er trådformede svovlbakterier, som er velkendte fra danske farvande, hvor de især danner udbredte hvide belæggninger på havbunden i forbindelse med eutrofiering og iltmangel. Selvom disse bakteriehinder er udtryk for en uønsket miljøtilstand, så er bakterierne alligevel til gavn, fordi de oxiderer svovlbrinte og dermed kan udgøre en effektiv barriere imod svovlbrinte-udslip til havvandet. Så længe der endnu er lidt ilt eller nitrat tilbage i havvandet, kan selv en millimeter-tynd hinde af *Beggiatoa* være tilstrækkelig til at nedbryde al svovlbrinten i havbunden.

Foto: Peter Bondo Christensen



Læs mere

Fossing, H., Gallardo, V.A., Jørgensen, B.B., m fl., 1995: Concentration and transport of nitrate by the mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. *Nature* 374: 713-715.

Jørgensen, B.B., Gallardo, V.A., 1999: *Thioploca* spp: filamentous sulfur bacteria with nitrate vacuoles. *FEMS Microbiology Ecology* 28: 301-313.

Schulz, H. N., Jørgensen, B.B., 2001: Big Bacteria. *Annual Reviews of Microbiology* 55: 105-137.

Schulz, H.N., Brinkhoff, T., Ferdelman, T.G., Marine, M.H., Teske, A., Jørgensen, B.B., 1999: Dense populations of a giant sulfur bacterium in Namibian shelf sediments. *Science* 284: 493-495.

Mußmann, M. et al. 2003. Phylogeny and distribution of nitrate-storing *Beggiatoa* spp. in coastal marine sediments. *Environmental Microbiology* 5: 523-533.

Jørgensen, B.B., 2010: Big sulfur bacteria. *The ISME Journal* 4: 1083-1084.

Ekstramateriale m. video: Om svovlbakteriers bevægelsesmønstre: aktuelnaturvidenskab.dk/nyeste-numre/6-2012/