

Kabelbakterium *Electronema* – Mikrobe des Jahres 2024

Lebende Stromkabel mit überraschender Arbeitsteilung

ANDREAS SCHRAMM

SEKTION FÜR MIKROBIOLOGIE & CENTER FOR ELECTROMICROBIOLOGY,
UNIVERSITÄT AARHUS, DÄNEMARK

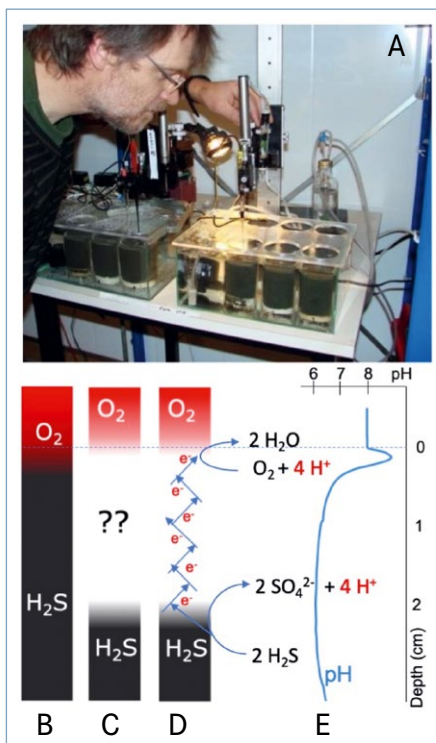
Centimeter-long, multicellular bacteria that form electric wires as good as semiconductors? That split their energy-conserving redox reaction into two half reactions, performed in distant parts of their filamentous “body”, so some cells “eat” while other cells “breathe”? Sounds like science fiction, doesn’t it? And yet that’s what “cable bacteria” do. Here’s their story, from their surprise discovery 12 years ago to the selection of the candidate genus *Electronema* as Microbe of the Year 2024.

DOI: 10.1007/s12268-024-2077-1
© Der Autor 2024

konnten sie ebenfalls ausschließen. Anstatt die rätselhaften Daten als Messfehler abzutun, kam Lars Peter Nielsen auf eine radikale Erklärung: eine elektrische Verbindung zwischen Sulfidoxidation in der Tiefe und Sauerstoffreduktion an der Sedimentoberfläche (**Abb. 1**). Dabei würden Protonen in der Tiefe produziert und an der Oberfläche verbraucht – und tatsächlich war diese vorhergesagte pH-Anomalie im Sediment messbar und bestätigte die elektrischen Ströme im Meeresboden [1]. Nur welche Mikroorganismen daran beteiligt waren, blieb völlig unklar, da alle bekannten „elektrischen“ Bakterien Elektronen maximal ein paar Mikrometer extrazellulär transportieren konnten, nicht aber mehrere Zentimeter.

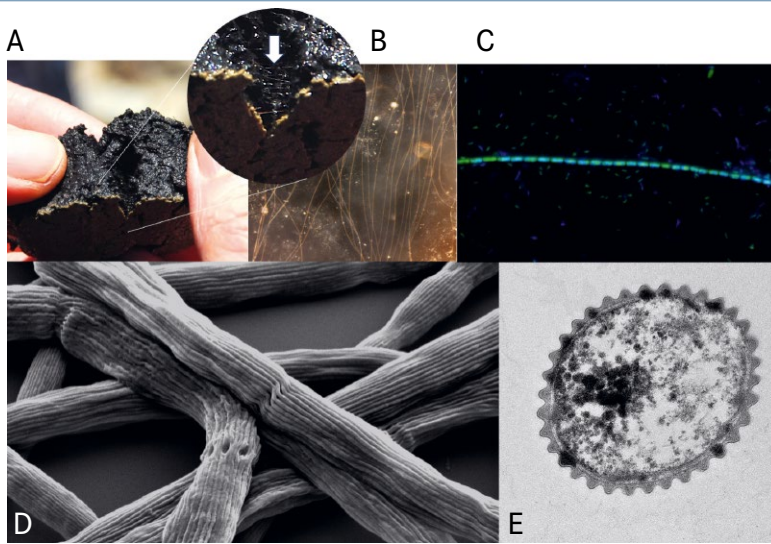
„It’s a cable!“ – Heureka-Moment am Mikroskop

Wir machten uns also mit einem interdisziplinären Team unter der Leitung von Lars Peter Nielsen, Nils Risgaard-Petersen und Andreas Schramm auf die Suche. Dabei waren zwei Schlüsselexperimente entscheidend für den Erfolg: Christian Pfeffer zeigte, dass das „elektrische Signal“ verschwand, wenn er das Sediment mit einem feinen Draht „durchschnitt“, oder erst gar nicht auftrat, wenn er Filter mit einer Porengröße von 0,8 µm unterhalb der oxischen Zone einbaute; der „Stromleiter“ musste also größer als 0,8 µm im Durchmesser (ein Hundertstel eines menschlichen Haars) sein und sich aktiv durch den Filter bewegen. Zum anderen identifizierte Steffen Larsen durch den Vergleich der ribosomalen RNA von suboxischer und darunterliegender (Kontroll-)Zone einige bisher unbekannte Sequenzen innerhalb der *Desulfobulbaceae* als mögliche Kandidaten für die stromleitenden Bakterien. Wir entwarfen eine spezifische Oligonukleotidsonde, um mit Fluoreszenz-*in situ*-Hybridisierung (FISH) unser Glück zu versuchen – und trauten unseren Augen nicht: Unter dem Epifluoreszenzmikroskop erschienen extrem helle (also mit Ribosomen vollgepackte), extrem lange, vielzellige Filamente – oder wie Nils Risgaard-Petersen intuitiv feststellte: „It’s a cable!“. Im Elektronenmikro-



▲ Abb. 1: O₂-, H₂S- und pH-Profile in marinem Sediment, die zur Entdeckung elektrischer Ströme und letztlich Kabelbakterien führten. **A**, Lars Peter Nielsen bei Mikrosensormessungen. **B**, erwartete und **C**, gemessene Verteilung von O₂ und H₂S. **D**, Elektronentransport über 1–2 cm erklärt die Separation von O₂ und H₂S. **E**, vorausgesagter (und gemessener) pH-Gradient, konsistent mit Elektronentransport.

■ Es klingt wie Science Fiction: Zentimeterlange, vielzellige Bakterien bilden stromleitende Drähte. Ihre energiesparende Redoxreaktion laufen zudem in zwei weit voneinander entfernten Teilen ihres fadenförmigen „Körpers“ ab: Einige Zellen „essen“, während andere Zellen „atmen“. Diese „Kabelbakterien“, wissenschaftlich mit dem noch vorläufigen Namen *Candidatus Electronema*, schafften es von ihrer überraschenden Entdeckung vor zwölf Jahren zur Mikrobe des Jahres 2024. Es begann mit einem scheinbar missglückten Experiment in einem dunklen Keller der Universität Aarhus in Dänemark: Lars Peter Nielsen und Kollegen untersuchten Schwefelbakterien aus dem Hafen von Aarhus. Sie wollten den Einfluss dieser *Beggiatoa*-Bakterien auf die Verteilung von Sauerstoff und Sulfid (H₂S) im Sediment aufklären (**Abb. 1**). Doch irgendetwas stimmte nicht: Normalerweise sollte in den Kontrollen ohne *Beggiatoa* das Sulfid, das in tieferen, sauerstofffreien Sedimentschichten entsteht, Richtung Oberfläche wandern und erst bei Kontakt mit Sauerstoff (etwa 2 mm unter der Oberfläche) von anderen Bakterien verbraucht werden. Nach wenigen Wochen jedoch verschwand das Sulfid bereits in 2 cm Tiefe, und es war eine suboxische Zone entstanden, ohne nachweisbares H₂S oder O₂. Kleinere Lebewesen, die O₂ in die Tiefe transportieren könnten, hatten die fünf Forscher sorgfältig herausgesiebt, und eine anaerobe Sulfidoxidation durch Nitrat oder Metalloide



▲ **Abb. 2:** Kabelbakterien. **A**, *Ca. Electrothrix*-„Drähte“ im Küstensediment (Quincy Bay, MA, USA; Foto: A. Schramm) und **B**, auf einem Objektträger im Labor (Photo: L.R. Damgaard & S. Larsen). **C**, Epifluoreszenzmikroskopie einer *Ca. Electronema*-Anreicherung; grün: FISH (EUB); blau: DAPI (Foto: A. Schramm). **D**, Rasterelektronenmikroskopie (SEM) von *Ca. Electronema*-„Kabelsalat“. Die charakteristischen Längsrippen sind deutlich zu erkennen. **E**, Transmissionselektronenmikroskopie (TEM) eines *Ca. Electronema*-Querschnitts; im Periplasma liegen die stromführenden Fasern (Fotos SEM & TEM: Pia B. Jensen). Zelldurchmesser in C, D, E: 1,2 µm.

skop (EM) offenbarten sich anschließend entlang des ganzen Filaments charakteristische Längsrippen, die über alle Zellgrenzen hinweg die im Periplasma verlaufenden „Stromleitungen“ markieren (**Abb. 2**). Wir hatten tatsächlich „lebende Kabel“ und damit eine völlig neue bakterielle Lebensform gefunden [2].

Von der Aarhuser Bucht in alle Welt

Kaum wussten wir, nach was wir suchen mussten (**Abb. 2**), fanden wir (und andere, allen voran die Forschungsgruppe von Filip Meysman, jetzt Professor an der Universität Antwerpen) Kabelbakterien in allen erdenk-

lichen aquatischen Habitaten: in Küstensedimenten, Häfen, Salzmarschen, Gezeitentümpeln, in der Tiefsee, aber auch in Tümpeln, Bächen und Flüssen [3, 4]. Schnell wurde klar, welch außerordentlichen Einfluss sie auf die Sediment-Biogeochemie haben können [5; siehe Scholz & Lüders S. 12ff] und dass sie eine zwar monophyletische aber durchaus diverse Gruppe innerhalb der *Desulfobulbaceae* bilden.

Auf der Basis von Gen- und Genomsequenzen von einzelnen, unter dem Mikroskop aus dem Sediment „gefischten“ Filamenten schlugen wir zunächst zwei Genera vor, *Candidatus Electrothrix* (im Meer) und *Ca. Elec-*

tronema (in Seen), mit vier bzw. zwei *Candidatus*-Arten [6]; „*Ca.*“, weil wir die Kabelbakterien zwar genomisch, morphologisch und funktionell klar identifizieren, aber (noch) nicht im Labor kultivieren oder isolieren konnten. Ein Meilenstein war die Anreicherung in Sedimentsäulen, die den natürlichen O_2 - H_2S -Gradienten nachbilden und ihren Ausgangspunkt in der Überführung eines einzelnen Filaments in (semi-)steriles Sediment haben. Dies ermöglicht detaillierte physiologische und Expressionsstudien von definierten Kabelbakterien-Stämmen. Die erste dieser Kulturen war *Ca. Electronema aureum* [7]. Die Vereinigung für Allgemeine und Angewandte Mikrobiologie (VAAM) kürt mit *Ca. Electronema* zum ersten Mal ein nicht als Reinkultur verfügbares, aber doch sehr gut charakterisiertes Bakterium zur Mikrobe des Jahres.

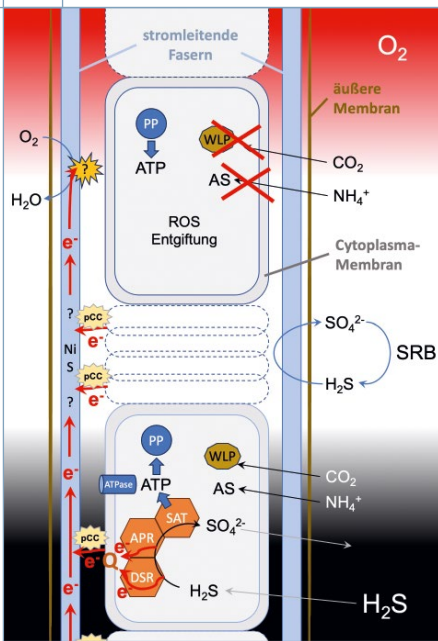
Inzwischen sind zwölf *Ca.*-Arten von Kabelbakterien beschrieben, wobei Sequenzdaten aus Umweltproben auf eine weit größere Diversität auf Genus- und Art-Niveau hindeuten [8]. Mit der Entdeckung von *Ca. Electronema halotolerans* in Brackwasser beginnt die Grenze zwischen Salz- und Süßwasser-Genera zu verschwimmen [8]; welche Faktoren zur Diversifizierung der ursprünglich marinen Kabelbakterien geführt haben, und welche ökologischen Nischen die verschiedenen Arten besetzen, sind spannende Fragestellungen für die Zukunft.

Mehrzeller mit Arbeitsteilung: ungewöhnliche Physiologie

Aus der Kombination von Biogeochemie, *in situ*-Einzelzell- und Omics-Analysen unse-

33rd Annual Meeting of the GfV
25–28 March 2024
Vienna

© mRGB | AdobeStock



▲ Abb. 3: Schematischer Überblick des Metabolismus von *Ca. Electronema* in einem O_2 - H_2S -Gradienten. Es ist eine kathodische (oben) und eine anodische Zelle (unten) gezeigt, dazwischen liegen hunderte bis tausende, in erster Linie anodische Zellen (gestrichelt).

PP: Polyphosphat;

WLP: Wood-Ljungdahl-Weg;

AS: Aminosäuren;

ROS: reaktive Sauerstoffspezies;

pCC: periplasmatische Cytochrome;

Q: Quinon-Pool;

DSR, APR, SAT: Komplexe des DSR-Wegs;

SRB: sulfatreduzierende Bakterien, die im

suboxischen Sediment für kontinuierliche

Versorgung der Kabelbakterien mit Sulfid

sorgen.

rer *Ca. Electronema aureum*-Anreicherung, aber auch diverser *Ca. Electrothrix* spp. aus der Umwelt ergibt sich mittlerweile das konsistente Bild eines besonderen Lebensstils (Abb. 3, [9]): Kabelbakterien positionieren sich aktiv an der Grenze zwischen O_2 -haltigem und O_2 -freiem Sediment, typischerweise in den obersten 1–3 cm, oder auch in tieferen Schichten, wenn über Wohnröhren von im Sediment lebenden Tieren oder Pflanzenwurzeln O_2 zugeführt wird. Tausende von Zellen jedes einzelnen Filaments leben im anoxischen Teil des Sediments, wo sie Sulfid zu Sulfat oxidieren und die dabei anfallenden Elektronen via Cytochromen auf die stromleitenden Fasern im Periplasma übertragen. Die Fasern transportieren die Elektronen zu ein paar wenigen Zellen (unter 10 % des Filaments), die in Kontakt mit O_2 sind. Interessanterweise zeigen diese aeroben (oder „kathodischen“) Zellen keinerlei C- oder N-Assimilation [10], keine Proteinbiosynthese [9], und vermutlich auch keine Energiekonservierung; sie scheinen ganz auf Sauer-

stoffreduktion spezialisiert zu sein, die dafür mit beispiellos hoher zellspezifischer Rate abläuft [11] – aber schließlich müssen diese wenigen Zellen auch für über 90 % des Filaments „atmen“ bzw. Redoxbalance herstellen.

Die anaeroben (oder „anodischen“) Zellen nutzen den Stoffwechselweg der Sulfat-Atmung (in umgekehrter Richtung) zur Sulfidoxidation und Energiekonservierung sowie den Wood-Ljungdahl-Weg zur CO_2 -Fixierung; beides ein Erbe des evolutionären Ursprungs der Kabelbakterien als strikt anaerobe Sulfat-Reduzierer [9]. Biosynthese und Wachstum sind somit in Kabelbakterien auf den anoxischen Teil der Filamente beschränkt; hier werden auch Reservestoffe wie Polyphosphat und Polyglukose produziert [9], die zur Versorgung der Zellen dienen, sollten sie O_2 ausgesetzt werden.

Die Frage nach dem Stromleiter

Das zentrale Element der Kabelbakterien ist – natürlich – das Kabel. Schon die ersten EM-Bilder legten nahe, dass die Elektronen in periplasmatischen Fasern über Tausende von Zellen transportiert werden [2]. Und tatsächlich konnte das Team um Meysman und Jean Manca (Hasselt, Belgien) die Stromleitung in einzelnen Kabeln zeigen [12] und sogar in einzelnen Fasern lokalisieren [13]. Dagegen ist die molekulare Identität der Fasern noch immer weitgehend unklar, auch wenn sich die Daten verdichten, dass sie ein neuartiges Ni-S-Protein enthalten [14]. Die genaue Charakterisierung dieses einzigartigen biologischen Leiters, seiner elektrischen und mechanischen Eigenschaften und seiner Interaktionen mit anderen Elektronen-transportierenden Molekülen, ist sicherlich die spannendste molekularbiologisch-biochemische Aufgabe der aktuellen Kabelbakterienforschung.

Danksagung

Ich danke allen Studierenden, Mitarbeiter:innen und Kolleg:innen, die in den letzten zwölf Jahren mit mir an Kabelbakterien geforscht haben. Besonderer Dank gilt Pia Bomholt Jensen für die EM-Bilder, Lars Peter Nielsen und Michi Wagner für die langjährige Inspiration, und nicht zuletzt Dagmar Woebken für Kommentare und Korrekturen.

Literatur

[1] Nielsen L, Risgaard-Petersen N, Fossing H et al. (2010) Electric currents couple spatially separated biogeochemical processes in marine sediment. *Nature* 463: 1071–1074

- [2] Pfeffer C, Larsen S, Song J et al. (2012) Filamentous bacteria transport electrons over centimetre distances. *Nature* 491: 218–221
- [3] Risgaard-Petersen N, Kristiansen M, Frederiksen RB et al. (2015) Cable Bacteria in Freshwater Sediments. *Appl Environ Microbiol* 81: 6003–6011
- [4] Burdorf LDW, Trammer A, Seitaj D et al. (2012) Long-distance electron transport occurs globally in marine sediments. *Biogeosciences* 14: 683–701
- [5] Nielsen LP, Risgaard-Petersen N (2015) Rethinking sediment biogeochemistry after the discovery of electric currents. *Ann Rev Mar Sci* 7: 425–442
- [6] Trojan D, Schreiber L, Bjerg JT et al. (2016) A taxonomic framework for cable bacteria and proposal of the candidate genera *Electrothrix* and *Electronema*. *Syst Appl Microbiol* 39: 297–306
- [7] Thorup C, Petro C, Bøggild A et al. (2021) How to grow your cable bacteria: Establishment of a stable single-strain culture in sediment and proposal of *Candidatus Electronema aureum* GS. *Syst Appl Microbiol* 44: 126236
- [8] Sereika M, Petriglieri F, Jensen TBN et al. (2023) Closed genomes uncover a saltwater species of *Candidatus Electronema* and shed new light on the boundary between marine and freshwater cable bacteria. *ISME J* 17: 561–569
- [9] Kjeldsen KU, Schreiber L, Thorup CA et al. (2019) On the Evolution and Physiology of Cable Bacteria. *PNAS* 116: 19116–19125
- [10] Geerlings NMJ, Karman C, Trashin S et al. (2020) Division of labor and growth during electrical cooperation in multicellular cable bacteria. *PNAS* 117: 5478–5485
- [11] Scilipoti S, Koren K, Risgaard-Petersen N et al. (2021) Oxygen consumption of individual cable bacteria. *Sci Adv* 7: eabe1870
- [12] Meysman FJR, Cornelissen R, Trashin S et al. (2019) A highly conductive fibre network enables centimetre-scale electron transport in multicellular cable bacteria. *Nat Commun* 10: 4120
- [13] Eachambadi RT, Bonné R, Cornelissen R et al. (2020) An Ordered and Fail-Safe Electrical Network in Cable Bacteria. *Adv Biosyst* 4: e2000006
- [14] Boschker HTS, Cook PLM, Polerecky L et al. (2019) Efficient long-range conduction in cable bacteria through nickel protein wires. *Nat Commun* 12: 3996

Funding note: Open Access funding provided by Aarhus Universitet.

Open Access: Dieser Artikel wird unter der Creative Commons Namensnennung 4.0 International Lizenz veröffentlicht, welche die Nutzung, Vervielfältigung, Bearbeitung, Verbreitung und Wiedergabe in jeglichem Medium und Format erlaubt, sofern Sie den/die ursprünglichen Autor(en) und die Quelle ordnungsgemäß nennen, einen Link zur Creative Commons Lizenz beifügen und angeben, ob Änderungen vorgenommen wurden. Die in diesem Artikel enthaltenen Bilder und sonstiges Drittmaterial unterliegen ebenfalls der genannten Creative Commons Lizenz, sofern sich aus der Abbildungslegende nichts anderes ergibt. Sofern das betreffende Material nicht unter der genannten Creative Commons Lizenz steht und die betreffende Handlung nicht nach gesetzlichen Vorschriften erlaubt ist, ist für die oben aufgeführten Weiterverwendungen des Materials die Einwilligung des jeweiligen Rechteinhabers einzuholen. Weitere Details zur Lizenz entnehmen Sie bitte der Lizenzinformation auf <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.de>.

Korrespondenzadresse:

Prof. Dr. Andreas Schramm
Section for Microbiology & Center for Electromicrobiology
Department of Biology, Aarhus University
Ny Munkegade 114, Building 1540-121
DK-8000 Aarhus C
andreas.schramm@bio.au.dk

AUTOR



Andreas Schramm

1990–1998 Biologiestudium, TU München, und Promotion MPI/Universität Bremen, 1999–2001 PostDoc. 2002–2003 Wiss. Assistent, Universität Bayreuth. 2004–2012 Associate Professor, Department for Biology, Aarhus Universität (AU). 2007 Habilitation, Universität Bayreuth. 2009–2017 Sektionsleiter Mikrobiologie am Department for Biology, AU. Seit 2012 Professor, Department for Biology, AU. Seit 2020 stellvertretender Leiter des DNRF Exzellenzzentrums Center for Electromicrobiology, AU.