



Peran *Cyanobacteria* terhadap Oksigenasi Bumi dan Evolusi Kloroplas

Allifa Khoerurrahmah^{1*}, Alvi Arumi Fadila², Lindiyani³, Muhimatul Umami⁴

^{1,2,3,4}Program Studi Biologi, Fakultas Sains dan Teknologi, UIN Sunan Gunung Djati

Bandung, Indonesia

E-mail: allifakhoerurrahmah@gmail.com, alviarumifadila@gmail.com, m.qhinan@gmail.com

Korespondensi penulis : allifakhoerurrahmah@gmail.com*

Abstract : *Cyanobacteria play an important role in the evolution of the earth and biosphere. Cyanobacteria play a role in the oxygenation of the atmosphere and oceans that began since the great oxidation event. These living things are the main producers in the ocean in the past and present and are the ancestors of Chloroplasts. The morphology commonly used is still difficult to read for microfossil interpretation which makes the identification of cyanobacteria in the early fossil record still ambiguous. This study was conducted to review classical and new cyanobacterial biosignatures. In addition, this study will also analyze the fossil record of cyanobacteria mentioned earlier and the challenges of molecular approaches to modern cyanobacteria. The suggestions we provide are new calibration points for molecular clocks and strategies to increase insight into the timing and patterns of cyanobacteria evolution and oxygenic photosynthesis.*

Keywords : *Cyanobacteria, Evolution, Endosymbiosis, Chloroplasts.*

Abstrak : Cyanobacteria berperan penting untuk evolusi bumi dan biosfer. Cyanobacteria berperan dalam oksigenasi atmosfer dan lautan yang dimulai sejak peristiwa oksidasi besar. Makhluk hidup ini menjadi produsen primer utama di lautan pada masa lalu maupun masa kini dan merupakan nenek moyang dari kloroplas. Morfologi yang biasa digunakan masih sulit diandalkan untuk interpretasi mikrofosil yang menyebabkan pengidentifikasian cyanobacteria dalam catatan fosil awal masih ambigu. Penelitian ini dilakukan untuk meninjau biosignature cyanobacterial klasik dan baru. Selain itu, penelitian ini juga akan menganalisis keandalan catatan fosil cyanobacteria yang disebutkan sebelumnya dan tantangan pendekatan molekuler pada cyanobacteria modern. Saran yang kami berikan adalah titik kalibrasi baru untuk jam molekuler dan strategi guna menambah wawasan mengenai waktu serta pola evolusi cyanobacteria dan fotosintesis oksigenik.

Kata kunci: Cyanobacteria, Evolusi, Endosimbiosis, Kloroplas.

1. PENDAHULUAN

Cyanobacteria atau alga biru-hijau termasuk kelompok prokariota fotosintetik yang telah hidup selama 3500 juta tahun di bumi. Organisme ini mampu hidup dalam berbagai habitat, seperti ekosistem air tawar, air laut hingga darat. Toleransi habitat cyanobacteria cukup tinggi sehingga mampu hidup pada habitat yang paling ekstrem seperti habitat panas bumi, sistem beku, dan lingkungan hipersalin. Berdasarkan karakter morfologi dan analisis molekuler, sebanyak 5185 spesies telah ditemukan dan diidentifikasi. Mereka adalah *Chroococcales*, *Gloeobacterales*, *Nostocales*, *Oscillatoriales*, *Pleurocapsales*, *Spirulinales*, dan *Synechococcales* (Allaf dan Peerhossaini, 2022). Cyanobacteria modern termasuk ke dalam golongan bakteri purba yang sangat beragam. Cyanobacteria memiliki morfologi yang kompleks dan diferensiasi seluler yang cukup unik. Selain berperan dalam fotosintesis oksigenik, organisme ini juga berperan dalam fluks biogeokimia pada evolusi kehidupan bumi. Cyanobacteria dianggap sebagai satu-satunya organisme prokariotik

yang mampu melakukan fotosintesis oksigenik yang meningkatkan oksigen pada atmosfer dan lautan (peristiwa oksidasi besar) (Demoulin dkk., 2019).

Cyanobacteria dapat berupa sel-sel individual, koloni, atau filamen. Meskipun sifatnya mikroskopis, mikroorganisme ini dapat terlihat ketika sedang membentuk koloni, seperti kerak atau bloom. Dengan kemampuan mekanisme selulermya, cyanobacteria dapat dengan mudah beradaptasi dan tumbuh cepat sebagai populasi yang padat. Laju pertumbuhan mereka dipengaruhi oleh variasi tingkat nutrisi, faktor biotik, perubahan iklim, maupun pemanasan global. Oksigen molekuler merupakan produk sampingan yang dihasilkan dari proses fotosintesis oksigenik pada cyanobacteria. Cyanobacteria juga mampu menghasilkan berbagai macam senyawa bioaktif seperti cyanotoksin yang dibagi lagi menjadi mikrokistin, anatoksin, saksitoksin, dan sebagainya. Sifat yang dimiliki cyanobacteria tersebut mampu menghasilkan ledakan racun yang mampu mempengaruhi masalah kesehatan manusia (Zahra dkk., 2020).

Meskipun cyanobacteria sangat penting dalam evolusi awal Bumi dan kehidupan, masih ada pertanyaan yang belum terjawab mengenai asal usul mereka, waktu dan pola diversifikasi, serta asal usul fotosintesis oksigenik. Masalah ini mencakup perbedaan antara catatan fosil cyanobacteria yang jelas mulai dari sekitar 1,9 miliar tahun lalu, Peristiwa Oksidasi Besar (GOE) sekitar 2,4 miliar tahun lalu, dan beberapa data geokimia yang menunjukkan adanya fotosintesis oksigenik pada waktu yang lebih awal. Perbedaan ini menunjukkan adanya kompleksitas dan ketidakpastian dalam memahami sejarah awal cyanobacteria dan fotosintesis oksigenik (Demoulin dkk., 2019). Maka dari itu, urgensi yang terlihat pada evolusi cyanobacteria adalah bagaimana pentingnya cyanobacteria dalam oksigenasi atmosfer dan evolusi organisme kompleks, serta perannya yang berkelanjutan dalam siklus karbon dan nitrogen global. Sehingga tujuan dari penulisan artikel ini adalah menjelaskan peran penting cyanobacteria dalam evolusi biosfer Bumi, termasuk kontribusinya terhadap oksigenasi atmosfer, evolusi morfologi, dan perannya sebagai nenek moyang kloroplas.

2. METODE

Dalam penyusunan artikel ini, metode yang digunakan adalah studi pustaka dengan mengumpulkan dan menganalisis berbagai sumber literatur yang relevan. Data yang digunakan berupa jurnal ilmiah nasional maupun internasional, yang diterbitkan dalam rentang waktu 10 tahun terakhir (2008–2022). Pemilihan sumber dilakukan secara selektif guna memastikan informasi yang diperoleh bersifat kredibel dan relevan dengan topik pembahasan.

3. HASIL DAN PEMBAHASAN

Asal usul cyanobacteria dan perannya dalam oksigenasi bumi

Sebelum munculnya cyanobacteria, atmosfer awal Bumi tidak mengandung oksigen (anoksik) dan kaya akan gas metana. Batuan sedimen dari masa tersebut tidak menunjukkan lapisan merah karena tidak ada oksida besi, serta tanah purba mengalami litifikasi dan kehilangan zat besi selama proses pelapukan, yang menandakan ketiadaan oksigen. Selain itu, batuan yang lebih tua dari 2,45 miliar tahun mengandung tingkat Fraksinasi Massa-Independen (MIF) isotop sulfur yang besar, menunjukkan kondisi atmosfer yang anoksik. Kondisi ini didukung oleh tingginya konsentrasi metana di atmosfer, yang membantu mempertahankan efek MIF sulfur. Dengan demikian, keadaan atmosfer Bumi sebelum kemunculan cyanobacteria didukung oleh bukti geologis sebagai lingkungan tanpa oksigen dan dengan kandungan metana yang tinggi (Kump, 2008).

Cyanobacteria adalah organisme pertama yang mampu melakukan fotosintesis oksigenik, yang menghasilkan oksigen dari air menggunakan energi matahari. Proses ini mengoksidasi atmosfer dan lautan, memungkinkan evolusi kehidupan kompleks di Bumi. Pada periode Paleoarkean (3,6–3,2 miliar tahun lalu), cyanobacteria memulai langkah penting ini, dengan puncaknya terjadi selama Peristiwa Oksidasi Besar (GOE) sekitar 2,45 miliar tahun lalu, ketika oksigen menjadi komponen permanen di atmosfer. Bukti geokimia menunjukkan keberadaan oksigen biogenik sejak 2,7 miliar tahun lalu atau lebih awal. Cyanobacteria juga berkontribusi signifikan pada produksi oksigen modern dan memengaruhi siklus biogeokimia utama. Analisis filogenetik dan genomik telah memperdalam pemahaman tentang sejarah evolusi dan peran biologis mereka dalam transisi besar siklus biogeokimia (Sánchez-Baracaldo dkk., 2022).

- a. Mengembangkan fotosintesis oksigenik, cyanobacteria adalah organisme pertama yang mengembangkan kemampuan fotosintesis oksigenik, yaitu proses yang

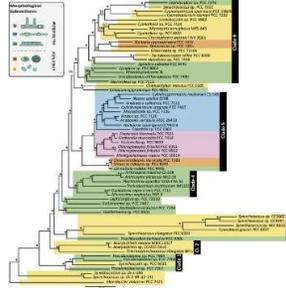
- menghasilkan oksigen (O₂) dari air (H₂O) menggunakan energi cahaya matahari. Ini merupakan revolusi besar karena menciptakan sumber oksigen di atmosfer dan lautan.
- b. Oksigenasi atmosfer dan lautan, dengan memproduksi oksigen melalui fotosintesis oksigenik, cyanobacteria secara signifikan meningkatkan kadar oksigen di atmosfer dan lautan Bumi, terutama selama Peristiwa Oksidasi Besar (GOE) sekitar 2,45 miliar tahun yang lalu.
 - c. Memicu perubahan lingkungan global, peningkatan oksigen di atmosfer dan lautan akibat aktivitas cyanobacteria memungkinkan evolusi kehidupan yang bergantung pada oksigen, termasuk hewan kompleks. Ini juga menyebabkan perubahan besar dalam siklus biogeokimia Bumi, seperti siklus karbon dan nitrogen.
 - d. Produksi primer pada eukariota, endosimbion cyanobacteria, yang kemudian menjadi kloroplas dalam sel tumbuhan dan alga, memungkinkan eukariota melakukan fotosintesis. Ini mengindikasikan bahwa cyanobacteria berperan dalam sebagian besar produksi primer di Bumi modern.

Setelah munculnya cyanobacteria, Oksigen atmosfer meningkat dari tingkat yang sangat rendah hingga cukup tinggi untuk mendukung kehidupan aerobik. Selama era Paleozoik, kadar oksigen atmosfer mengalami fluktuasi yang signifikan: berkisar antara 5-10% pada periode Cambrian, naik menjadi 15-20% pada Devonian, dan mencapai puncak lebih dari 25% pada periode Permo-Carboniferous. Kadar oksigen yang stabil dan menyerupai kondisi modern tidak tercapai hingga akhir Paleozoik, menunjukkan bahwa oksigenasi atmosfer adalah proses yang panjang dan kompleks. Peningkatan oksigen ini memungkinkan perkembangan kehidupan yang lebih kompleks, termasuk munculnya organisme berkerangka yang lebih besar (Brand dkk., 2021).

Beberapa jenis cyanobacteria memiliki kemampuan diazotrofi, yaitu kemampuan untuk mengikat nitrogen dari udara dan mengubahnya menjadi bentuk yang dapat diserap oleh tumbuhan. Nitrogen adalah unsur penting bagi pertumbuhan tanaman, tetapi dalam bentuk gas (N₂) tidak dapat langsung digunakan oleh tanaman. Cyanobacteria yang memiliki kemampuan diazotrofi dapat mengubah nitrogen gas menjadi amonia (NH₃) atau bentuk lain yang dapat diserap oleh tumbuhan dan digunakan untuk pertumbuhan. Ini menjadikan cyanobacteria sangat penting dalam ekosistem karena mereka membantu menyediakan nitrogen yang diperlukan oleh tanaman (Shestakov dan Karbysheva, 2017). Oleh sebab itu, studi ini mengungkapkan bagaimana munculnya cyanobacteria

menyebabkan perubahan besar pada atmosfer Bumi, yang berdampak signifikan pada perkembangan kehidupan di planet kita.

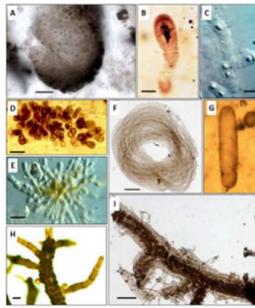
Morfologi dan pola pembagian cyanobacteria



Gambar 1. Pohon filogeni cyanobacteria yang terbagi dalam beberapa klad (Schirrmeister et al., 2015).

Cyanobacteria memiliki bentuk sel yang bervariasi, seperti bulat, batang, filamen, atau tabung, dengan beberapa di antaranya berbentuk spiral. Cyanobacteria dibagi menjadi dua kelompok utama: uniseluler dan multiseluler. Dalam pohon filogeni (Gambar 1), terdapat lima sub-bagian yang dapat diamati. *Chroococcales* (klad I) dan *Pleurocapsales* (klad II) terdiri dari sel uniseluler yang berkembang biak melalui pembelahan biner dalam satu atau lebih arah, baik secara soliter maupun dalam koloni. *Pleurocapsales* juga dapat menghasilkan sel kecil yang mudah menyebar (baeosit) setelah beberapa kali pembelahan. Untuk cyanobacteria berfilamen multiseluler, *Oscillatoriales* (klad III) hanya memiliki sel vegetatif yang tersusun dalam filamen, sedangkan *Nostocales* (klad IV) dan *Stigonematales* (klad V) dapat menghasilkan sel khusus bernama heterosit yang berfungsi untuk fiksasi nitrogen di lingkungan anoksik, serta sel akinetes yang tahan terhadap stres lingkungan. Selain itu, cyanobacteria dari klad V juga memiliki kemampuan untuk membelah pada lebih dari satu bidang dan membentuk trikoma bercabang sejati (Demoulin et al., 2019).

Fossil record



Gambar 2. mikrofoto fosil beserta beberapa analog modernnya: (A) *Eoentophysalis belcherensis*; (B) *Polybessurus*; (C) *Cyanostylon*, analog modern dari *Polybessurus*; (D) *Eohyella*; (E) *Hyella*, analog modern dari *Eohyella*; (F) *Obruchevella*; (G) *Archaeoellipsoides*; (H) *Stigonema robusta*, analog modern dari *Polysphaeroides filiformis*; dan (I) *Polysphaeroides filiformis*. Skala batang: 20 μm (A, B, E, F, G, H); 10 μm (C); 100 μm (D); dan 50 μm (I) (Demoulin dkk., 2019).

Rekaman fosil dari zaman Arkean, khususnya stromatolit yang ditemukan di Grup Warrawoona, Australia Barat, diperkirakan berusia sekitar 3,43 miliar tahun. Stromatolit merupakan struktur organo-sedimen berlapis yang terbentuk dari lapisan mikroba seiring waktu. Fosil stromatolit kuno dianggap sebagai satu-satunya bentuk kehidupan yang ada selama periode yang panjang dalam sejarah Bumi. Sebagai komunitas fotosintesis awal, stromatolit ini berkembang di perairan dangkal lautan dengan menyerap CO_2 dan menghasilkan O_2 serta H_2 . Pada zaman Arkean, struktur morfologinya masih sederhana dan uniseluler, menandai awal dari fotosintesis oksigenik. Di periode Proterozoikum, morfologi stromatolit mulai berkembang menjadi struktur filamen multiseluler dengan adanya diferensiasi sel seperti akinet. Fosil *Eoentophysalis belcherensis*, yang merupakan mikrofosil, telah dijelaskan berasal dari stromatolit silifikasi berusia 1,89–1,84 miliar tahun di Belcher Supergroup, Teluk Hudson, Kanada. *E. belcherensis* memiliki morfologi yang terdiri dari sel-sel kokoid seperti yang ditunjukkan pada Gambar 2A dan bereproduksi melalui pembelahan biner dalam tiga bidang tegak lurus dengan menghasilkan selubung eksopolimerik yang tinggi (Demoulin et al., 2019).

Kedua, *Polybessurus* adalah mikroorganisme uniseluler berbentuk kokoid dengan morfologi yang unik, yang hanya ditemukan pada cyanobacteria (Gbr. 2B). Mikrofosil ini memiliki tangkai silinder yang terbentuk melalui sekresi selubung mukopolisakarida ekstraseluler yang asimetris dan terarah, tumbuh dari dalam sedimen ke atas. Di bagian atas tangkai yang lebih tinggi, terdapat sel-sel elipsoid yang dikelilingi oleh banyak selubung. Morfologi *Polybessurus* mirip dengan tumpukan amplop berbentuk cangkir.

Ketiga, *Eohyella* merupakan serangkaian batugamping-dolomit dari Kelompok Teluk Eleonore (bagian tengah Greenland) yang berusia sekitar 950-680 juta tahun, menyimpan sekelompok mikrofosil tertentu dengan perilaku endolitik yang khas. Bentuknya kokoidal dan membentuk pseudofilamen, sehingga diklasifikasikan sebagai *cyanobacterium euendolith* karena orientasinya di dalam substrat (Gbr. 2D). Keempat, *Obruchevella* adalah fosil mikro yang terdiri dari tabung spiral kosong yang melingkar (Gbr. 2F). Kelima, *Arkeollipsoidea* adalah sel silinder yang mencakup berbagai spesies dengan ukuran berbeda dan merupakan akinet fosil (Gbr. 2G) (Demoulin et al., 2019).

Pada periode Phanerozoikum, struktur *cyanobacteria* mengalami perkembangan lebih lanjut, dengan munculnya filamen bercabang yang kompleks. *Cyanobacteria* modern kini menjadi produsen oksigen utama di ekosistem laut. *Cyanobacteria* modern termasuk dalam ordo *Nostocales* dan *Stigonematales*, yang telah mengembangkan sel-sel khusus seperti heterosit dan, dalam beberapa kasus, akinet. Akinetes, yang berasal dari sel vegetatif, memiliki ciri khas tersendiri, yaitu ukuran yang lebih besar, dinding sel yang lebih tebal, dan tidak mengalami pembelahan sel. Semua spesies *cyanobacteria* yang diketahui memiliki akinete menunjukkan bentuk elipsoid hingga silinder. Contohnya, *Spirulina sp.* terdiri dari rangkaian sel silindris dengan dinding sel yang tipis dan berdiameter antara 1-12 μm . Filamen *Spirulina sp.* bersifat independen dan dapat bergerak bebas (Masithah, 2021).

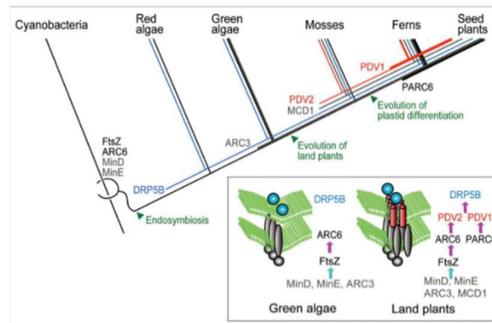
Spirulina sp. memiliki kandungan klorofil yang tinggi, sehingga koloni besar dari mikroorganisme ini tampak berwarna hijau tua. *Spirulina sp.* memiliki struktur trikoma spiral yang terdiri dari filamen yang bersifat mortal dan tidak memiliki heterosit. Selain itu, terdapat *Anabaena*, yang dapat bersimbiosis dengan *Azolla pinnata* (paku air). *Anabaena* memasuki jaringan *Azolla pinnata* melalui titik tumbuhnya. Dalam proses ini, *Azolla pinnata* mampu mengikat nitrogen (N^2) dari udara dan mengubahnya menjadi amoniak (NH^3) yang dapat digunakan oleh tanaman. Ketika nitrogen terbatas, sel vegetatif *Anabaena* akan bertransformasi menjadi heterokista di sepanjang filamen, yang secara khusus berfungsi untuk memfiksasi nitrogen. Proses ini melibatkan enzim nitrogenase yang mengubah dinitrogen menjadi amonium yang tersedia bagi tanaman. Dengan adanya simbiosis ini, *Azolla pinnata* menjadi sangat berguna sebagai pupuk organik (Masithah, 2021).

Evolusi kloroplas

Kloroplas diyakini berasal dari proses endosimbiosis primer, di mana cyanobacterium purba ditelan oleh sel eukariotik, membentuk kelompok monofiletik dalam filum Cyanobacteria. Teori ini diterima secara luas, meskipun ada model alternatif yang lebih kompleks yang melibatkan kontribusi organisme lain seperti Chlamydiales. Terdapat dua pandangan utama yang saling bersaing mengenai asal-usul kloroplas. Pandangan pertama menyatakan bahwa kloroplas muncul dari cabang awal dalam pohon evolusi Cyanobacteria, sedangkan pandangan kedua berargumen bahwa kloroplas berevolusi lebih lambat dan berasal dari cabang yang lebih baru. Pendapat pertama, yang mendukung asal-usul dari cabang awal, lebih sering ditemukan dalam berbagai literatur. Penelitian terbaru oleh Ponce-Toledo et al. menunjukkan bahwa *Gloeomargarita lithophora* adalah kerabat terdekat dari kloroplas modern (Demoulin, et al., 2019).

Perkiraan waktu terjadinya endosimbiosis primer menunjukkan bahwa proses ini kemungkinan berlangsung antara 0,9 hingga 1,25 miliar tahun yang lalu. Studi oleh Falcón dan koleganya mengemukakan bahwa cyanobacterium uniseluler yang memiliki kemampuan memfiksasi nitrogen adalah kerabat terdekat kloroplas. Hal ini mendukung teori yang menyatakan bahwa kloroplas berasal dari percabangan akhir evolusi, dengan endosimbiosis terjadi pada periode Proterozoikum tengah. Namun, kalibrasi usia fosil yang digunakan, seperti mikrostruktur fosil chert Apex, masih menjadi bahan perdebatan. Di sisi lain, beberapa penelitian memperkirakan usia kloroplas mencapai sekitar 1,9 miliar tahun yang lalu (Cournoyer et al., 2022).

Perbedaan estimasi usia ini disebabkan terutama oleh variasi dalam model penanggalan dan titik kalibrasi yang digunakan, bukan oleh perbedaan dalam struktur pohon filogenetik. Karena ketersediaan fosil mikrocyanobacteria yang relevan sangat terbatas, fosil alga eukariotik yang lebih kompleks sering digunakan sebagai referensi untuk kalibrasi. Misalnya, fosil alga merah dan hijau tertua, seperti *Bangiomorpha*, yang diperkirakan berusia sekitar 1,04 miliar tahun, sering digunakan untuk memperkirakan waktu endosimbiosis kloroplas. Berdasarkan bukti fosil dan analisis molekuler, sebagian besar ilmuwan setuju bahwa endosimbiosis kloroplas pertama kali terjadi sekitar 1,25 miliar tahun yang lalu, didukung oleh kalibrasi yang lebih jelas menggunakan fosil alga eukariotik (Cournoyer et al., 2022).



Gambar 3. Evolusi mesin pembelahan kloroplas (Kumiko Okazaki, 2010)

Kloroplas berasal dari bakteri endosimbion yang memiliki hubungan erat dengan cyanobacteria yang masih ada hingga saat ini, dengan peristiwa tersebut diperkirakan terjadi lebih dari 1 miliar tahun yang lalu. Pada gambar 3. Menunjukkan peristiwa endosimbiosis ini menghasilkan alga purba yang kemudian berkembang menjadi tiga kelompok utama, yaitu *Glaucophyta*, *Rhodophyta* (ganggang merah), dan *Viridiplantae* (ganggang hijau serta tumbuhan darat). Ketiga kelompok ini secara kolektif dikenal sebagai Plantae atau *Archaeplastida*. Setelah terbentuknya ganggang hijau dan merah primitif, kloroplas menyebar ke berbagai garis keturunan eukariotik melalui peristiwa endosimbiosis sekunder. Dalam proses ini, ganggang merah atau hijau diintegrasikan ke dalam eukariota yang sebelumnya tidak memiliki kemampuan fotosintesis. Transformasi cyanobacterium menjadi kloroplas memerlukan beberapa perubahan kompleks. Sebagian besar gen yang awalnya terdapat dalam endosimbion cyanobacteria hilang atau dipindahkan ke genom nukleus inang. Selanjutnya, sistem impor protein berkembang untuk memindahkan protein yang dikodekan oleh nukleus ke dalam kloroplas (Okazaki et al., 2010).

Selain itu, transporter yang berada di membran selubung kloroplas muncul, memungkinkan pertukaran metabolit antara sitoplasma dan kloroplas. Proses evolusi ini juga mencakup penyelarasan pembelahan antara sel inang dan endosimbionnya. Sinkronisasi ini memastikan bahwa setiap sel anak dari inang mewarisi endosimbion setelah sitokinesis. Dengan mekanisme ini, hubungan endosimbiosis permanen terbentuk, mendukung keberlanjutan fungsi dan warisan kloroplas dalam sel eukariotik. cyanobacterium menjadi kloroplas memerlukan beberapa langkah. Sebagian besar gen yang pernah ada dalam endosimbion cyanobacteria telah hilang atau dipindahkan ke nukleus inang, dan sistem impor protein dikembangkan, yang mentranslokasi protein yang dikodekan oleh nukleus ke dalam kloroplas. Beberapa transporter yang mencakup

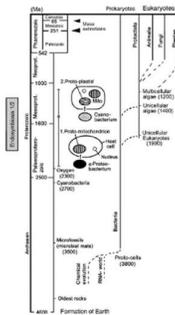
membran selubung dikembangkan yang menukar metabolit antara sitoplasma dan kloroplas. Pembelahan sel inang dan sel simbion menjadi tersinkronisasi. Sinkronisasi tersebut memungkinkan hubungan endosimbiosis permanen di mana setiap sel inang anak mewarisi endosimbion setelah sitokinesis (Okazaki et al., 2010).

Evolusi eukariota

Asal-usul sel eukariotik merupakan tonggak penting dalam evolusi kehidupan kompleks, di mana perkembangan organel memainkan peran vital dalam proses eukariogenesis. Teori endosimbiosis menjelaskan bahwa organel seperti mitokondria dan kloroplas berasal dari bakteri endosimbion yang terintegrasi dengan sel inang pada tahap awal evolusi. Peristiwa ini menjadi dasar pembentukan sel eukariotik, sekaligus mendorong diversifikasi bentuk kehidupan yang berdampak signifikan pada ekologi dan ekosistem global. Keberadaan genom independen pada mitokondria dan kloroplas semakin memperkuat teori ini, sebagaimana dibuktikan melalui berbagai studi DNA dan analisis biokimia. Namun, sejumlah aspek masih belum sepenuhnya dipahami, seperti mekanisme utama yang memungkinkan terjadinya endosimbiosis, proses penyusutan genom endosimbion, dan evolusi metabolisme endosimbion dalam sel inang (Cournoyer et al., 2022).

Evolusi eukariota dari prokariota merupakan salah satu misteri besar dalam biologi. Salah satu mekanisme utama yang diduga berperan adalah endosimbiosis, yaitu penyatuan sel-sel berbeda menjadi satu entitas fungsional. Hipotesis ini menyatakan bahwa kloroplas (dan organel seperti mitokondria) berasal dari bakteri fotosintetik yang ditelan oleh nenek moyang eukariota awal melalui endosymbiosis (Archibald, 2015). Adapun kloroplas berevolusi dari bakteri sianobakteri melalui hubungan endosimbiosis primer. Peran endosimbiosis ini tidak hanya terbatas pada munculnya organel, tetapi juga mendorong kompleksitas seluler yang menjadi ciri khas eukariota. Hubungan ini menggarisbawahi pentingnya transfer gen antara simbion dan inangnya, yang menghasilkan mosaik genom dan kompleksitas filogenetik dalam evolusi sel eukariotik. Sementara analisis filogenetik awal menunjukkan bahwa eukariota lebih dekat dengan archaea, penelitian modern menggunakan gen inti menunjukkan bahwa eukariota mungkin muncul dari dalam kelompok archaea, menghidupkan kembali "hipotesis eosit." Endosimbiosis tetap menjadi mekanisme utama dalam memahami evolusi kloroplas dan eukariota secara umum. Namun, pertanyaan mengenai frekuensi, proses, dan detail molekuler hubungan ini masih menjadi fokus penelitian saat ini (Archibald, 2015).

Hubungan cyanobacteria dengan evolusi eukariota



Gambar 4. Skala waktu evolusi prokariota dan eukariota (Kutschera, 2018)

Gambar 4. juga menunjukkan Pembentukan Bumi dimulai sekitar 4,6 miliar tahun lalu. Kemudian pada tahap awal kehidupan, evolusi molekuler memainkan peran penting, dimulai dengan dunia RNA dan protosel sekitar 3,8 miliar tahun lalu. Fosil mikro dari 3,5 miliar tahun lalu menunjukkan keberadaan mikroba purba, yang kemudian diikuti oleh munculnya cyanobacteria sekitar 2,7 miliar tahun lalu. Cyanobacteria, sebagai bakteri fotosintetik, mulai menghasilkan oksigen melalui fotosintesis, yang memicu perubahan besar dalam atmosfer Bumi. Salah satu peristiwa penting adalah "Great Oxidation Event" sekitar 2,3 miliar tahun lalu, di mana cyanobacteria memulai pelepasan oksigen ke atmosfer. Peristiwa ini membuka jalan bagi evolusi organisme aerobik yang menggunakan oksigen untuk metabolisme mereka. Revolusi oksigen ini menjadi fondasi penting bagi munculnya kehidupan kompleks di Bumi (Kutschera, 2018).

Evolusi eukariota melalui endosimbiosis menjadi titik balik lainnya dalam diagram ini. Proses endosimbiosis pertama terjadi ketika sel prokariota menelan bakteri α -proteobacteria, yang kemudian berevolusi menjadi mitokondria, organel penghasil energi yang penting bagi eukariota. Endosimbiosis kedua melibatkan cyanobacteria yang ditelan oleh eukariota awal, menghasilkan kloroplas, organel fotosintetik yang menjadi dasar kemampuan fotosintesis pada tumbuhan dan alga. Setelah eukariota uniseluler muncul sekitar 1,9 miliar tahun lalu, eukariota multiseluler mulai berkembang sekitar 1,2 miliar tahun lalu. Alga multiseluler dan diversifikasi organisme kompleks lainnya seperti tumbuhan, hewan, dan fungi menjadi langkah besar dalam evolusi kehidupan (Kutschera, 2018).

Menurut Archibald (2015) menyatakan bahwa hubungan cyanobacteria dengan evolusi eukariota, diantaranya sebagai berikut:

- a. Kontribusi oksigen oleh cyanobacteria
Awalnya, atmosfer Bumi didominasi oleh CO₂, N₂, CH₄, dan NH₃ tanpa oksigen bebas. Bakteri purba menggunakan molekul seperti H₂S sebagai donor elektron dalam fotosintesis, menghasilkan sulfur yang membentuk endapan mineral atau stromatolit. Mereka awalnya hanya mampu melakukan fotosintesis non-oksigenik. Melalui evolusi, mereka mengadopsi pigmen klorofil dari cyanobacteria, memungkinkan penggunaan air sebagai donor elektron dan menghasilkan oksigen. Oksigen ini memungkinkan munculnya metabolisme aerobik yang lebih efisien pada eukariota.
- b. Cyanobacteria sebagai nenek moyang kloroplas melalui endosymbiosis
Melalui endosimbiosis primer, cyanobacteria ditelan oleh nenek moyang eukariota dan berkembang menjadi kloroplas. Teori ini didukung dengan bukti genetik, diantaranya Kesamaan genom, DNA kloroplas memiliki struktur melingkar yang mirip dengan DNA pada cyanobacteria. Sebaliknya, DNA inti eukariota berbentuk linier. Ini menunjukkan bahwa kloroplas mempertahankan sifat asli dari cyanobacteria. Kedua, Urutan Nukelotida, Analisis filogenetik dari gen kloroplas menunjukkan kemiripan yang sangat erat dengan gen cyanobacteria, terutama gen yang terlibat dalam fotosintesis seperti gen *rbcL* (yang mengkode enzim Rubisco, penting dalam siklus Calvin) dan gen yang mengatur fotosistem I dan II. Ketiga, yaitu Transfer Gen Horizontal: Banyak gen cyanobacteria telah dipindahkan ke genom inti eukariota melalui proses transfer gen horizontal selama integrasi simbiosis ke dalam sel inang. Gen-gen ini kini diatur oleh mekanisme transkripsi eukariota dan penting untuk fungsi kloroplas.
- c. Diversifikasi eukariota fotosintetik
Setelah kloroplas muncul, eukariota fotosintetik seperti alga berkembang pesat, mendominasi ekosistem perairan, dan mendorong evolusi tumbuhan darat, yang memperluas ekosistem daratan.

Kondisi lingkungan

Lingkungan Bumi pada masa awal didominasi oleh gas-gas seperti nitrogen (N₂), metana (CH₄), amonia (NH₃), karbon dioksida (CO₂), dan hidrogen (H₂), namun hampir tidak mengandung oksigen molekuler (O₂). Atmosfer yang bersifat anoksik ini hanya mendukung keberadaan mikroorganisme anaerobik yang memanfaatkan metabolisme tanpa oksigen. Lautan purba kaya akan ion besi (Fe²⁺) yang stabil dalam kondisi tanpa

oksigen dan membentuk mineral tertentu seperti besi sulfida. Gas rumah kaca, terutama metana, menjaga suhu Bumi tetap hangat meskipun matahari pada waktu itu lebih redup. Selain itu, tidak adanya lapisan ozon membuat permukaan Bumi terpapar radiasi ultraviolet yang tinggi, sehingga kehidupan terbatas pada lingkungan tertentu saja (Demoulin et al., 2019).

Kehadiran cyanobacteria sebagai organisme pertama yang mampu melakukan fotosintesis oksigenik membawa perubahan besar pada lingkungan Bumi. Proses fotosintesis yang dilakukan cyanobacteria menghasilkan oksigen molekuler (O_2) sebagai produk sampingan, yang kemudian terakumulasi di atmosfer dan lautan. Sekitar 2,4 miliar tahun yang lalu, oksigenasi ini memicu *Great Oxidation Event* (GOE), sebuah peristiwa besar yang meningkatkan kadar oksigen secara signifikan. Oksigen yang dilepaskan bereaksi dengan ion besi di lautan, membentuk lapisan batuan besi teroksidasi (*Banded Iron Formations*), sekaligus mengurangi konsentrasi gas rumah kaca seperti metana. Peningkatan oksigen di atmosfer juga menghasilkan lapisan ozon (O_3) yang melindungi permukaan bumi dari radiasi ultraviolet, memungkinkan kehidupan yang lebih kompleks berkembang. Transformasi ini mengubah siklus biogeokimia utama, seperti siklus karbon dan nitrogen, serta membuka jalan bagi evolusi organisme aerobik dan biosfer yang lebih kompleks (Sánchez-Baracaldo et al., 2022; Demoulin et al., 2019).

4. KESIMPULAN

Cyanobacteria berperan penting dalam evolusi biosfer bumi, khususnya melalui kontribusinya terhadap oksigenasi atmosfer selama Great Oxidation Even (sekitar 2,4 miliar tahun yang lalu). Sebagai organisme pertama yang melakukan fotosintesis oksigenik, cyanobacteria mengubah komposisi kimia atmosfer dan ekosistem laut, memungkinkan evolusi organisme kompleks. Rekam fosil, seperti stromatolit *Eoentophysalis* dan mikrofosil Proterozoikum, menunjukkan evolusi morfologi dari struktur uniseluler sederhana menjadi filamen bercabang yang lebih kompleks. Cyanobacteria juga menjadi nenek moyang kloroplas melalui proses endosimbiosis, mendukung keberadaan alga dan tumbuhan modern. Meskipun dominasi cyanobacteria menurun akibat persaingan dengan organisme eukariotik, mereka tetap menjadi aktor utama dalam siklus karbon dan nitrogen global hingga saat ini.

DAFTAR PUSTAKA

- Allaf, M. M., & Peerhossaini, H. (2022). Cyanobacteria: Model microorganisms and beyond. *Microorganisms*, *10*(696), 1–23. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10050696>
- Archibald, J. M. (2015). Endosymbiosis and eukaryotic cell evolution. *Current Biology*, *25*, R911–R921. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.041>
- Brand, U., Davis, A. M., Shaver, K. K., Blamey, N. J. F., Heizler, M., & Lecuyer, C. (2021). Atmospheric oxygen of the Paleozoic. *Earth-Science Reviews*, *216*, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103579>
- Cournoyer, J., Altman, S., Gao, Y., Wallace, C., Zhang, D., Lo, G., Haskin, N., & Mehta, A. (2022). Engineering artificial photosynthetic life-forms through endosymbiosis. *Nature Communications*, *7*. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04585-w>
- Demoulin, C. F., Lara, Y. J., Cornet, L., François, C., Baurain, D., Wilmotte, A., & Javaux, E. J. (2019). Cyanobacteria evolution: Insight from the fossil record. *Free Radical Biology and Medicine*, *140*, 206–223. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2019.04.024>
- Kump, L. R. (2008). The rise of atmospheric oxygen. *Nature*, *451*, 277–278. <https://doi.org/10.1038/nature06572>
- Kutschera, U. (2018). Symbiogenesis and cell evolution: An anti-Darwinian research agenda. In *The Darwinian tradition in context* (pp. 319–324). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-60993-9_33
- Masithah, E. D. (2021). *Cyanophyceae*. Surabaya: Airlangga University Press.
- Okazaki, K., Kabeya, Y., & Miyagishima, S. (2010). The evolution of the regulatory mechanism of chloroplast division. *Plant Signaling & Behavior*, *5*(2), 164–167. <https://doi.org/10.4161/psb.5.2.10401>
- Sánchez-Baracaldo, P., Bianchini, G., Wilson, J. D., & Knoll, A. H. (2022). Cyanobacteria and biogeochemical cycles through Earth history. *Trends in Microbiology*, *30*(2), 143–157. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2021.10.002>
- Schirmer, B., Gugger, M., & Donoghue, P. (2015). Cyanobacteria and the Great Oxidation Event: Evidence from genes and fossils. *Journal of Palaeontology*, *58*(5), 772–785. <https://doi.org/10.1017/jpa.2015.21>
- Shestakov, S. V., & Karbysheva, E. A. (2017). The origin and evolution of cyanobacteria. *Biology Bulletin Reviews*, *7*, 259–272. <https://doi.org/10.1134/S2079086417030036>
- Zahra, Z., Choo, D. H., Lee, H., & Parveen, A. (2020). Cyanobacteria: Review of current potentials and applications. *Environments*, *7*(13), 1–17. <https://doi.org/10.3390/environments7010013>