

Taschenlehrbuch Biologie

Mikrobiologie



Online-Version

Herausgegeben von
Katharina Munk

Unter Mitarbeit von
Petra Dersch
Bernhard Eikmanns
Marcella Eikmanns
Reinhard Fischer
Dieter Jahn

Martina Jahn
Regina Nethe-Jaenchen
Natalia Requena
Beate Schultze

2. Auflage



Thieme

1	Die Welt der Mikroorganismen	1
2	Struktur und Funktion der Zellen von Mikroorganismen	2
3	Systematik und Phylogenie	3
4	Viren	4
5	Pilze	5
6	Mikrobielle Genetik	6
7	Mikrobielles Wachstum	7
8	Der Energiestoffwechsel der Mikroorganismen	8
9	Biosyntheseleistungen von Mikroorganismen	9
10	Anpassungsfähigkeit von Mikroorganismen	10
11	Einfluss von Mikroorganismen auf Natur und Mensch	11
12	Mikrobielle Biotechnologie	12
13	Anhang	13

Taschenlehrbuch Biologie

Mikrobiologie

Herausgegeben von
Katharina Munk

Unter Mitarbeit von
Petra Dersch
Bernhard Eikmanns
Marcella Eikmanns
Reinhard Fischer
Dieter Jahn
Martina Jahn
Regina Nethe-Jaenchen
Natalia Requena
Beate Schultze

2., unveränderte Auflage

381 Abbildungen
43 Tabellen



Georg Thieme Verlag
Stuttgart · New York

*Bibliografische Information
Der Deutschen Bibliothek*

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliographie; detaillierte bibliographische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar

Geschützte Warennamen (Warenzeichen) werden **nicht** besonders kenntlich gemacht. Aus dem Fehlen eines solchen Hinweises kann also nicht geschlossen werden, dass es sich um einen freien Warennamen handele. Das Werk, einschließlich aller seiner Teile, ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

1. Auflage 2008

© 2018 Georg Thieme Verlag KG
Rüdigerstraße 14, D-70469 Stuttgart
www.thieme.de

Printed in Italy

Umschlaggestaltung: Thieme Gruppe

Umschlagabbildung: Staphylococcus aureus.
Original: analysis121980/Adobe Stock

Zeichnungen: H. Bernstädt-Neubert, Berlin;
Ch. von Solodkoff, Neckargemünd

Satz: Hagedorn Kommunikation, Viernheim
Gesetzt auf 3B2

Druck: L.E.G.O. S.p.A. • Vicenza

DOI 10.1055/b-006-149923

ISBN 978-3-13-242395-4 1 2 3 4 5 6

Auch erhältlich als E-Book:
eISBN (PDF) 978-3-13-242396-1
eISBN (epub) 978-3-13-242397-8

Vorwort

Für die Studierenden wird es immer schwieriger bei dem wachsenden Informationsangebot und der Flut an täglich neu hinzukommenden Forschungsergebnissen im Rahmen des kurzen **Bachelor-Studiums der Biologie**, ein Verständnis für biologische Zusammenhänge und Prinzipien zu entwickeln. Die verschiedenen biologischen Fachbücher als Reihe herauszubringen, bietet die Möglichkeit, die **Zusammenhänge zwischen den Fachgebieten** herauszuarbeiten. Vier Bände enthalten das relevante Grundwissen der **Zoologie, Botanik, Mikrobiologie** und **Genetik**. Um die Gemeinsamkeiten der Organismen herauszustellen und gleichzeitig die Überschneidungen zwischen den Bänden möglichst gering zu halten, haben wir diesen „klassischen“ Fächern zwei übergreifende Bände zur Seite gestellt: Den Band **Biochemie · Zellbiologie**, der sich mit der Zelle als der kleinsten Lebenseinheit beschäftigt, und den Band **Evolution · Ökologie**, der sich mit Interaktionen befasst, die über den einzelnen Organismus hinausgehen und ganze Lebensgemeinschaften und Ökosysteme betreffen.

Die an der Buchreihe beteiligten **über 40 Autoren** sind in Lehre und Forschung **erfahrene Dozenten** ihrer Fachgebiete. Ihre Erfahrungen mit den seit einigen Jahren laufenden Bachelor-Studiengängen haben sie in diese Taschenbücher eingebracht, die Stofffülle auf ein überschaubares Basiswissen reduziert und durch eine fächerübergreifende, vergleichende Darstellung und viele Verweise Querverbindungen zwischen den einzelnen biologischen Disziplinen hergestellt. So vermitteln die Bände einen zusammenhängenden Überblick über die Basisinhalte der Biologie.

In dem Band **Mikrobiologie** werden die wichtigsten Gruppen der Bacteria, Archaea, Viren und Pilze im Hinblick auf ihre Besonderheiten in Aufbau und Organisation und ihre phylogenetische Klassifikation vorgestellt sowie in ihrer globalen Bedeutung eingeordnet. Mikroorganismen haben enorme Stoffwechselfähigkeiten entwickelt, um sich die vielfältigen Lebensräume dieser Erde, darunter auch extreme Habitats wie heiße Quellen oder Salz- und Alkalisseen, erfolgreich zu erschließen. Die vielfältigen Wege mikrobieller Energiegewinnung und Biosynthesen lassen sich auf eine begrenzte Zahl von Elementarprozessen zurückführen. Sie werden verständlich dargestellt, ebenso wie die molekularen und genetischen Prozesse, die Voraussetzung für das erfolgreiche Anpassungsvermögen der Mikroorganismen sind. Die mikrobielle Biotechnologie hat sich zur Schlüsseltechnologie des 21. Jahrhunderts entwickelt: Bakterien, Pilze und ihre Enzyme werden zunehmend zur Stoffproduktion und -umwandlung in den Bereichen Ernährung, Gesundheit, Pharma, Chemie und Umwelt eingesetzt.

Die **Ursprünge** dieser Taschenlehrbuch-Reihe zur Biologie gehen auf eine Initiative des Gustav Fischer Verlages im Sommer 1997 zurück. An dieser Stelle möchte ich ganz besonders Herrn Dr. Arne Schäffler danken, der damals das Zustandekommen der Reihe ermöglichte und mit seinen vielen wertvollen Ratschlägen ihren Werdegang begleitet hat. Ermutigt durch den Erfolg der ersten

Auflage, die 2000 und 2001 unter dem Namen *Grundstudium Biologie* im Spektrum-Verlag erschien, und die starke positive Resonanz von Studenten und Dozenten, haben wir eine neue Auflage in Angriff genommen, die mittlerweile durch zahlreiche neue Autoren unterstützt wird.

Mein besonderer **Dank** gilt dem Georg Thieme Verlag für die neue Herausgabe der Reihe in ihrer jetzigen Taschenbuchform und der großzügigen farbigen Gestaltung.

Frau Marianne Mauch als verantwortliche Programmplanerin danke ich für ihre Begeisterung für das Projekt, die effiziente Hilfe und ihre wertvolle Unterstützung bei der Weiterführung des Konzepts. Die Zusammenarbeit macht mir sehr viel Spaß. Frau Elsbeth Elwing hat mit ihrer fröhlichen Ruhe stets alle noch so aussichtslosen Terminprobleme bei der Herstellung gelöst. Auch allen anderen Mitarbeitern des Verlages, die mit ihrer Arbeit zum Gelingen der Bände beigetragen haben, sei gedankt. Besonders auch Michael Zepf, der alle meine technischen Anfragen immer rasch und zuverlässig beantwortet hat.

Besonders bedanke ich mich auch bei Frau Christiane von Solodkoff sowie bei Frau Henny Bernstädt-Neubert für die sehr persönliche Zusammenarbeit und die kreative und professionelle Umsetzung – zeitweilig im Dauereinsatz – der teilweise chaotischen Vorlagen in die nun hier vorliegenden, hervorragend gelungenen Abbildungen.

Reinhard Rachel (Regensburg), Andrea Maisner (Marburg), Ralf Wagner (Marburg), Peter Laun (Salzburg), Elizabeth Richardson (Athens, GA, USA), Marvin Karos (Marburg), Klaus Tenberge (Münster), Robert Bauer (Tübingen), Nadine Zekert (Karlsruhe), Nicole Sievers (Marburg), Janina Purschwitz (Karlsruhe), Saturnino Herrero de Vega (Karlsruhe), Hans Ulrich Moesch (Marburg), Meritxell Riquelme (Ensenada, Mexico), Norio Takeshita (Karlsruhe), Danuta Galetzka (Marburg), Daniel Veith (Karlsruhe), Monika Krüger (Leipzig), Gerhard Kost (Marburg), Rolf Rösser (Marburg), Paola Bonfante (Turin, Italien), Francis Martin (Lyon, Frankreich), Matthias Hahn (Kaiserslautern), Andreas Mosbach (Kaiserslautern), Stefanie Heupel (Karlsruhe), Manfred Rohde (Braunschweig), Mike Hasenberg (Braunschweig), Rolf Jaenchen (Zwingenberg) sowie Astrid Brandis-Heep (Marburg) danke ich für die zur Verfügung gestellten Originale und Erika Kothe (Jena) für die Ratschläge zu Kapitel 5. Einige fotografische Abbildungen wurden aus anderen Lehrbüchern des Thieme-Verlags übernommen. Für die freundliche Genehmigung und Überlassung bedanke ich mich ganz herzlich bei den jeweiligen Autoren und Urhebern.

Für die geniale Unterstützung im Hintergrund danke ich meiner Mutter, die für unser leibliches Wohlergehen sorgte, meiner Tochter, die mich daran erinnerte, dass auch die Familie interessant sein kann, meinen beiden Söhnen für die kompetente und permanente Computerbetreuung ohne jegliche Pannen und Abstürze und meinem Ehemann Matthias Munk für die vielen fachlichen Diskussionen und Ermutigungen.

Das hier vorliegende Werk ist eine Gemeinschaftsleistung aller an der Buchreihe beteiligten Autoren. Mit großem Einsatz haben sie nicht nur die eigenen Kapitel geschrieben, die anderen Kapitel korrigiert, sondern auch mit vielen konstruktiven Anregungen zu den Inhalten der anderen Bände fachübergreifende Zusammenhänge hergestellt. Wir hoffen, dass dadurch ein Gesamtwerk entstanden ist, dessen Lektüre Ihnen nicht nur gute Voraussetzungen für das Bestehen Ihrer Prüfungen vermittelt, sondern auch Ihre Begeisterung für das Fach Biologie weckt.

Wir wünschen Ihnen viel Erfolg in Ihrem Studium!

Dr. Katharina Munk

E-Mail: MunkReihe@web.de

August 2008

So arbeiten Sie effektiv mit der Taschenlehrbuch-Reihe

Die Bücher bieten Ihnen vielfältige didaktische Hilfen, sowohl für die Phase, in der Sie die Grundlagen erarbeiten, als auch für die schnelle und effiziente Stoffwiederholung kurz vor einer Ihrer Prüfungen.

Einführende Abschnitte geben Ihnen einen **ersten Überblick** und nehmen die wichtigsten Schlüsselbegriffe vorweg. Hier erhalten Sie den „Rahmen“, in den Sie den folgenden Inhalt einordnen können.

Um Ihnen trotz der Stofffülle alle relevanten Inhalte im handlichen Taschenbuch-Format bieten zu können, sind die **Texte** möglichst **kurz gefasst**, aber dennoch **verständlich formuliert** – mit vielen **Hervorhebungen** für eine optimale Orientierung und einen raschen Informationszugriff.

Kleingedruckte Abschnitte mit zusätzlichen Details, Beispielen oder weiterführenden Informationen ermöglichen Ihnen einen „Blick über den Tellerrand“.

Zahlreiche **farbige Abbildungen** und eindrucksvolle **mikroskopische** oder **elektronenmikroskopische Aufnahmen** helfen Ihnen, sich komplexe Sachverhalte zu erschließen.

▶ In grün markierten Abschnitten finden Sie Informationen über **Anwendungsmöglichkeiten**, die sich aus den beschriebenen biologischen Prinzipien ergeben. ◀

▶ Orange gekennzeichnete Abschnitte erläutern konkrete **Methoden**, die Sie entweder in Ihrer experimentellen Arbeit selbst beherrschen müssen, oder die für Anwendungen z.B. in großtechnischem Maßstab von Bedeutung sind. ◀

Repetitorien am Ende der Abschnitte greifen die wichtigsten neuen Begriffe nochmals auf. Sie sind ideal zum Lernen und zum Nachschlagen! Außerdem erfüllen sie die Funktion eines **Glossars**, da die Definitionen anhand der farbigen Seitenzahl im Sachverzeichnis leicht nachgeschlagen werden können.

Das **Zusatzangebot im Internet**: www.thieme.de/go/taschenlehrbuch-biologie

Anhand zahlreicher **Prüfungsfragen** zu jedem Kapitel und den ausführlichen Antworten können Sie Ihr Wissen selbst überprüfen.

Die Zahl der Internet-Seiten, die sich mit biologischen Themen befassen, ist groß und steigt stetig. Aus dem unübersichtlichen Angebot haben wir für Sie neben einer Auswahl der wichtigsten **weiterführenden Literatur** einige **Internet-Adressen** zusammengestellt, die Ihnen als nützlichen Einstieg für weiterführende Recherchen dienen sollen.

Wie bei einem Werk diesen Umfanges zu erwarten, ist auch diese Taschenlehrbuch-Reihe sicher nicht frei von Fehlern. Wir sind daher dankbar für Hinweise. Anregungen und Verbesserungsvorschläge können Sie uns jederzeit mailen.

Die uns bekannten **Korrekturen** werden wir auf der oben genannten Internetseite zusammenfassen und aktualisieren.

Adressen

Prof. Dr. Petra Dersch

Technische Universität
Braunschweig
Institut für Mikrobiologie
Spielmannstraße 7
38106 Braunschweig

Prof. Dr. Bernhard Eikmanns

Universität Ulm
Institut für Mikrobiologie
und Biotechnologie
89069 Ulm

Dr. Marcella Eikmanns

Ochsengasse 34
89077 Ulm

Prof. Dr. Reinhard Fischer

Universität Karlsruhe
Institut für Angewandte
Biowissenschaften
Abteilung für Angewandte
Mikrobiologie
Hertzstraße 16
76187 Karlsruhe

Prof. Dr. Dieter Jahn

Technische Universität
Braunschweig
Institut für Mikrobiologie
Spielmannstraße 7
38106 Braunschweig

Dr. Martina Jahn

Technische Universität
Braunschweig
Institut für Mikrobiologie
Spielmannstraße 7
38106 Braunschweig

Dr. Katharina Munk

Untere Beltz 12
65510 Idstein

Dr. Regina Nethe-Jaenchen

Bickenbacher Weg 9
64673 Zwingenberg

Prof. Dr. Natalie Requena

Universität Karlsruhe
Institut für Angewandte
Biowissenschaften
Abteilung für Pflanzen-
Mikroben-Interaktionen
Hertzstraße 16
76187 Karlsruhe

Dr. Beate Schultze

Kirchstraße 9
34519 Diemelsee

Inhaltsverzeichnis

1

Die Welt der Mikroorganismen	1
1.1 Winzlinge mit großem Anpassungsvermögen	1
1.2 Mikroorganismen in der Natur	5
1.3 Mikrobielle Besiedelung von Wirtsorganismen	8
1.4 Mikroorganismen im Dienst des Menschen	11

2

Struktur und Funktion der Zellen von Mikroorganismen	14
2.1 Die Zelle: Grundeinheit des Lebens	14
2.1.1 Zellgröße	16
2.1.2 Zellformen und Zellverbände	17
2.2 Die Endosymbiontentheorie	19
2.2.1 Endosymbiosen als flexibles Prinzip der Evolution	20
2.2.2 Die Entstehung der Organellen	21
2.3 Zellstrukturen	25
2.3.1 Zellmembranen	25
2.3.2 Zellhülle	30
2.3.3 Exopolymere	39
2.3.4 Bewegungsformen	42
2.3.5 Cytoskelett	51
2.3.6 Zelleinschlusskörper und ihre Funktion	52
2.4 Zelldifferenzierung	54
2.4.1 Dauerformen bei eukaryotischen Einzellern	55
2.4.2 Endosporen	56
2.4.3 Andere Dauerformen	58

3

Systematik und Phylogenie	59
3.1 Grundlagen	59
3.2 Methoden der Bakterientaxonomie	60
3.3 Das System der drei Urreiche	64
3.3.1 Sequenzanalysen und Phylogenie	64
3.3.2 Der neue Stammbaum des Lebens	67
3.4 Die Entwicklungslinien der Bacteria	70
3.4.1 Aquificae, Thermodesulfobacteria und Thermotogae	71
3.4.2 Chloroflexi: Schwefelfreie Grüne Bakterien	72
3.4.3 Chlorobi (Grüne Schwefelbakterien)	73
3.4.4 Deinococcus-Thermus	74
3.4.5 Spirochaetes	75

3.4.6	Bacteroidetes	75
3.4.7	Chlamydiae	76
3.4.8	Cyanobacteria	77
3.4.9	Firmicutes	78
3.4.10	Actinobacteria	81
3.4.11	Proteobacteria	83
3.4.12	Weitere Entwicklungslinien der Bacteria	96
3.5	Die Entwicklungslinien der Archaea	98
3.5.1	Crenarchaeota	100
3.5.2	Euryarchaeota	102
3.5.3	Weitere Entwicklungslinien der Archaea	105
4	Viren	106
4.1	Struktur- und Vermehrungsprinzipien der Viren	106
4.2	Virale Genomtypen und Virusgruppen	112
4.2.1	DNA-Viren	114
4.2.2	RNA-Viren	119
4.2.3	Retroviren	123
4.2.4	Viroide und defekte Viren	128
4.2.5	Prionen	129
4.3	Strategien der Virusinfektion	130
4.4	Methoden zum Nachweis von Viren	134
4.4.1	Elektronenmikroskopische Nachweisverfahren	134
4.4.2	Zellbiologische Nachweisverfahren	135
4.4.3	Molekularbiologische Nachweisverfahren	137
4.4.4	Immunologische Nachweisverfahren	138
5	Pilze	140
5.1	Was sind Pilze?	140
5.1.1	Das System der Pilze	141
5.1.2	Der Aufbau der pilzlichen Zelle	142
5.1.3	Stoffwechsel der Pilze	147
5.1.4	Sekundärmetabolite	147
5.2	Molekularbiologie mit Pilzen	150
5.2.1	Mutation und Selektion	150
5.2.2	Transformation mit Pilzen	154
5.3	Alternative Wuchsformen: Hefe oder Hyphe?	156
5.4	Sporenbildung	161
5.4.1	Pilze können sehen – Lichtwahrnehmung	165
5.4.2	Pilze haben eine innere Uhr	169
5.4.3	Altersforschung bei Pilzen	170

5.4.4	Sex ja – Inzucht nein: Die Wahl des richtigen Partners . . .	171
5.4.5	Kommunikation über Pheromone	173
5.5	Pilze als Lebenspartner	177
5.5.1	Flechten	177
5.5.2	Die Mykorrhiza	180
5.6	Pathogene Pilze	183
5.7	Kuriositäten	187
5.7.1	„Schießende“ Pilze	187
5.7.2	„Pilze“ auf Wanderschaft	187
5.7.3	„Räuberische Pilze“	189

6

Mikrobielle Genetik	190
6.1 Das genetische System der Mikroorganismen	190
6.1.1 Struktur der DNA	190
6.1.2 Mikrobielle Genome	194
6.1.3 Mikrobielle Chromosomen	197
6.1.4 DNA-Replikation	201
6.1.5 Transkription	204
6.1.6 Translation	207
6.1.7 Proteinfaltung, Modifikation und Stabilität	211
6.2 Veränderungen der Erbsubstanz durch Mutationen	213
6.2.1 Mutationen und Mutanten	214
6.2.2 DNA-Reparatur-Mechanismen	227
6.3 Veränderungen der Erbsubstanz durch Rekombination	230
6.4 Biologie der Plasmide	233
6.4.1 Replikationsursprung, Kopienzahl und Kompatibilität	233
6.5 Transponierbare Elemente	238
6.6 Gentransfer	240
6.6.1 Transformation	240
6.6.2 Transduktion	244
6.6.3 Konjugation	247
6.6.4!! Einschränkung des Gentransfers durch Restriktion und Modifikation	254

7

Mikrobielles Wachstum	257
7.1 Wachstumsansprüche von Mikroorganismen	257
7.1.1 Makro- und Mikroelemente	257
7.1.2 Wachstumsfaktoren	260
7.1.3 Nährmedien	261
7.2 Wachstum und Vermehrung	262
7.2.1 Zellteilung bei Mikroorganismen	263

7.2.2	Wachstum bei Mikroorganismen	265
7.2.3	Messung des Wachstums	271
7.3	Sicherheit im Umgang mit Mikroorganismen	277
7.3.1	Sterilisation und Desinfektion	278
7.3.2	Sicherheit im Labor	281
7.4	Kultivierung von Mikroorganismen	285
7.4.1	Kultivierung im Labormaßstab	285
7.4.2	Kultivierung im industriellen Maßstab	289
7.4.3	Statische und kontinuierliche Kultur	290
7.4.4	Anreicherung von Mikroorganismen	294
7.4.5	Isolierung von Mikroorganismen	295
7.5	Identifizierung und Charakterisierung von Mikroorganismen	299
7.5.1	Mikroskopische Untersuchungen	299
7.5.2	Untersuchung von Stoffwechselprozessen	300
7.5.3	Molekularbiologische Untersuchungen	303

8

Der Energiestoffwechsel der Mikroorganismen	304
8.1 Grundprinzipien des Energiestoffwechsels	304
8.1.1 Energie- und Leistungsstoffwechsel und ihre Verknüpfung	304
8.1.2 Stoffwechselvielfalt der Mikroorganismen	306
8.2 Bioenergetische Grundlagen	309
8.2.1 Änderung der Freien Energie im Verlauf einer chemischen Reaktion	311
8.2.2 Redoxreaktionen und das Redoxpotential	314
8.2.3 Das elektrochemische Potential	316
8.3 Mechanismen der Energiekonservierung	319
8.3.1 Substratstufenphosphorylierung	320
8.3.2 Elektronentransportphosphorylierung	321
8.4 Phototrophie	333
8.4.1 Photosynthetische Pigmente	336
8.4.2 Antennensysteme und photosynthetische Membranen	338
8.4.3 Reaktionszentren der Photosysteme	340
8.4.4 Lichtgetriebener Elektronentransport mit einem Photosystem	340
8.4.5 Lichtgetriebener Elektronentransport mit zwei Photosystemen	343
8.4.6 Die lichtgetriebene Protonenpumpe der Haloarchaea	346
8.5 Chemoorganotrophie: I. Zentrale Abbauewege zur Oxidation organischer Verbindungen	349
8.5.1 Die Glykolyse: Der Embden-Meyerhof-Parnas-Weg	350
8.5.2 Der Entner-Doudoroff-Weg	352

8.5.3	Der Phosphoketolase-Weg	355
8.5.4	Oxidation des Pyruvats	355
8.5.5	Der Citratzyklus	355
8.5.6	Die β -Oxidation der Fettsäuren	357
8.6	Chemoorganotrophie: II. Aerobe und anaerobe Atmung	359
8.6.1	Aerobe Atmung	361
8.6.2	Nitratatmung	364
8.6.3	Fumaratatmung	365
8.6.4	Sulfatatmung	366
8.6.5	Methanogenese	367
8.6.6	Acetogenese	371
8.7	Chemoorganotrophie: III. Gärung	374
8.7.1	Milchsäuregärung	376
8.7.2	Ethanolgärung	378
8.7.3	Gemischte Säuregärung	379
8.7.4	Propionsäuregärung	381
8.7.5	Buttersäuregärung und Lösungsmittelgärung	383
8.7.6	Vergärung von Aminosäuren	385
8.7.7	Vergärung von Citrat	386
8.8	Chemolithotrophie	388
8.8.1	Nitrifikanten: Ammonium- und nitritoxidierende Bakterien	391
8.8.2	Sulfurikanten: Oxidation reduzierter Schwefelverbindungen	391
8.8.3	Eisenoxidierende Bakterien	392
8.8.4	Wasserstoffoxidierende Bakterien	393
8.8.5	Kohlenmonoxidoxidierende Bakterien	393

9

Biosyntheseleistungen von Mikroorganismen	395
9.1 Stoffaufnahme und Transport	395
9.2 Das Netzwerk des Stoffwechsels	402
9.2.1 Anaplerotische Reaktionen	404
9.2.2 CO_2 -Fixierung in Prokaryoten	408
9.3 Die Biosynthese von Monomeren in Mikroorganismen	414
9.3.1 Monosaccharide	415
9.3.2 Aminosäuren	417
9.3.3 Nucleotide	421
9.3.4 Fettsäuren	424
9.4 Die Synthese von Polymeren in Mikroorganismen	427
9.4.1 Polysaccharide	428
9.4.2 Lipide	429

9.4.3	Nucleinsäuren und Proteine	433
9.5	Die Synthese der bakteriellen Zellwand	435
9.5.1	Die Biosynthese des Peptidoglykans	435
9.5.2	Biosynthese archaeobakterieller Zellwände	442

10	Anpassungsfähigkeit von Mikroorganismen	444
10.1	Grundlagen der Anpassung von Mikroorganismen an Veränderungen in ihrem Lebensraum	444
10.1.1	Organismus und Umwelt	444
10.1.2	Umweltreiz und molekulare Antwort	445
10.1.3	Regulatoren der Anpassung	447
10.1.4	Regulon, Modulon, Stimulon	449
10.2	Anpassung an Temperaturbedingungen	452
10.2.1	Anpassung an extreme Temperaturen	453
10.2.2	Hitzeschock-Antwort	455
10.2.3	Kälteschock-Antwort	457
10.3	Anpassung an pH-Bedingungen	458
10.3.1	Anpassung an Lebensräume mit extremen pH-Werten	460
10.3.2	Säure-Base-Schock-Antwort	461
10.4	Anpassung an osmotische Bedingungen	463
10.4.1	Wasseraktivität	463
10.4.2	Halophile Mikroorganismen	465
10.4.3	Anpassung an Standorte extremer Osmolarität	466
10.4.4	Osmoschock-Antwort	466
10.5	Anpassung an Sauerstoffpartialdruck und Sauerstoffstress	469
10.5.1	Sauerstoff und Energiegewinnung	469
10.5.2	Regulation des Energiestoffwechsels	470
10.5.3	Sauerstoffstress	472
10.5.4	Sauerstoffstress-Antwort	473
10.6	Stoffwechselsteuerung durch stringente Kontrolle, Attenuation, RNA-Schalter, Stationärphase und Katabolitenregulation	475
10.6.1	Stringente Kontrolle	476
10.6.2	Steuerung der Aminosäure- und Cofaktorenbiosynthese auf Ebene der RNA durch Attenuation und RNA-Schalter	478
10.6.3	Stationärphase und generelle Stressantwort	480
10.6.4	Regulation des Katabolismus	483
10.7	Regulation der Assimilation und Fixierung von Stickstoff	486
10.7.1	Regulation der Stickstoffassimilation	487
10.7.2	Kontrolle der Stickstofffixierung	489

10.8	Regulation der Phosphorassimilation	491
10.9	Regulation der Sporulation von <i>Bacillus subtilis</i>	493
10.9.1	Sporenbildung bei Bakterien	493
10.9.2	Molekulare Regulation der Sporenbildung in <i>B. subtilis</i> . . .	495

11

	Einfluss von Mikroorganismen auf Natur und Mensch	498
11.1	Auf- und Abbau von Biomasse	498
11.1.1	Der Biomassekreislauf	498
11.1.2	Zusammensetzung und Depolymerisierung der Biomasse	500
11.2	Stoffkreisläufe	512
11.2.1	Kohlenstoffkreislauf	513
11.2.2	Stickstoffkreislauf	517
11.2.3	Schwefelkreislauf	524
11.2.4	Phosphorkreislauf	528
11.3	Mikrobielle Besiedelung des Menschen	529
11.3.1	Die Normalflora des Menschen	530
11.3.2	Pathogene Mikroorganismen	533
11.3.3	Übertragungswege	536
11.3.4	Infektionskrankheiten des Menschen	536
11.3.5	Infektionsschutz	545
11.3.6	Infektionstherapie	546

12

	Mikrobielle Biotechnologie	549
12.1	Mikroorganismen und mikrobielle Enzyme im Dienste des Menschen	549
12.1.1	Wirtschaftliche Bedeutung der mikrobiellen Biotechnologie	551
12.1.2	Der Einsatz von Mikroorganismen in der Biotechnologie . .	552
12.2	Lebensmittelherstellung und -veredelung	555
12.2.1	Fermentierte Lebensmittel	555
12.2.2	Alkoholische Getränke	556
12.2.3	Essig	557
12.3	Stoffproduktion mit Mikroorganismen	558
12.3.1	Ablauf biotechnologischer Produktionsverfahren	559
12.3.2	Biomasse als Produkt	561
12.3.3	Mikrobielle Produkte für Gesundheit und Ernährung	562
12.3.4	Mikrobielle Produkte für technische Zwecke	573
12.3.5	Mikrobielle Produktion von Enzymen	574
12.4	Stoffumwandlung mit Mikroorganismen und Enzymen	576
12.4.1	Biotransformationen	577
12.4.2	Stoffumwandlung mit mikrobiellen Enzymen	577

12.5 Umweltbiotechnologie	580
12.5.1 Abwasseraufbereitung	580
12.5.2 Abbau von Naturstoffen	583
12.5.3 Bodensanierung und Abbau von Xenobiotika	583
12.5.4 Mikrobielle Luftreinigung	584

13 Anhang	587
Bildquellen	587
Sachverzeichnis	589

1 Die Welt der Mikroorganismen

Regina Nethe-Jaenchen

1.1 Winzlinge mit großem Anpassungsvermögen

Mikroorganismen sind eine Gruppe sehr unterschiedlicher **kleiner** Organismen. Ihre Größe liegt zwischen $0,02 \mu\text{m}$ und 1 mm , morphologische Eigenschaften von Mikroorganismen werden daher immer mikroskopisch untersucht. Zu den Mikroorganismen gehören tierische Einzeller, Hefen, kleine Hyphenpilze, Algen, Bakterien und Viren. Aufgrund ihrer großen **Anpassungsfähigkeit** sind Mikroorganismen in der Lage, sich in allen Bereichen unserer Umwelt erfolgreich anzusiedeln.

Als Teilgebiet der Biologie befasst sich die Mikrobiologie mit den **Mikroorganismen**, einer heterogenen Gruppe von meist einzelligen Organismen, deren gemeinsames Merkmal ihre geringe Größe ist.

Mikroorganismen sind mit dem unbewaffneten Auge nicht zu erkennen und wurden deshalb erst entdeckt, nachdem die ersten, noch sehr primitiven Mikroskope durch **Robert Hooke** (1664) und einige Jahre später durch **Antonie van Leeuwenhoek** entwickelt worden waren (Abb. 1.1). Erst im 19. Jahrhundert entstand die Mikrobiologie als eigenständiges Fachgebiet: Nahezu zeitgleich erkannten Louis Pasteur Mikroorganismen als Ursache von Gärprozessen und Robert Koch Endosporen als Milzbranderreger. Später gelang Koch auch die Identifizierung der Erreger von Tuberkulose und Cholera. Seine Experimente zur Wundinfektion und die Arbeiten des Pathologen Jakob Henle

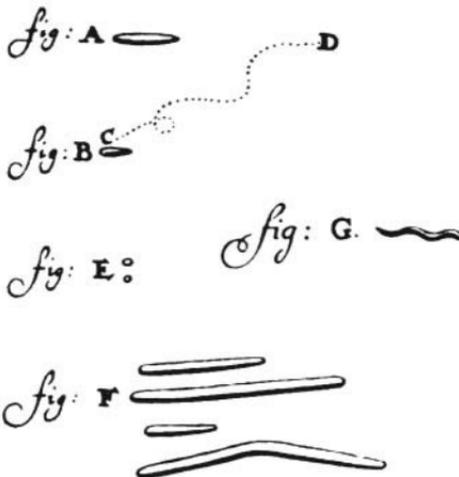


Abb. 1.1 **Antonie van Leeuwenhoeks Zeichnungen der „kleinen Tierchen“**. Leeuwenhoek untersuchte 1684 mit seinem einfachen Mikroskop einen Wassertropfen und später auch andere Materialien, z. B. Zahnbelag. Er entdeckte winzige Organismen, die er detailliert beschrieb und zeichnete. Deutlich sind verschiedene Formen von Bakterien zu erkennen: gerade und gekrümmte Stäbchen (A, B, F), Spirillen (G) und Kokken (E). (C) bis (D) deutet offensichtlich eine beobachtete Bewegung an.

sind Grundlage der **Henle-Koch-Postulate**, nach denen ein Mikroorganismus als Verursacher einer Krankheit angesehen werden kann, wenn er sich nur im kranken Organismus nachweisen lässt, eine isolierte Reinkultur die typischen Krankheitssymptome auslöst und der Mikroorganismus anschließend erneut aus dem Kranken isoliert werden kann, ohne seine ursprünglichen Eigenschaften zu verlieren. Robert Koch gilt als Begründer der Bakteriologie und erhielt für seine Forschungsarbeiten im Jahre 1905 den Nobelpreis. In den folgenden Jahrzehnten wurden in der naturwissenschaftlichen und medizinischen Mikrobiologie zahlreiche weitere Entdeckungen gemacht, die zum Verständnis molekularer und genetischer Zusammenhänge beitrugen. Viele dieser Forschungsergebnisse wurden mit einem Nobelpreis ausgezeichnet (Tab. 1.1).

Tab. 1.1 **Historische Entwicklung der Mikrobiologie; Meilensteine der Forschung.**

<i>Jahr</i>	<i>Name</i>	<i>Entdeckung</i>	<i>Nobelpreis</i>
1684	Antonie van Leeuwenhoek	Bakterien	
1796	Edward Jenner	Pockenschutzimpfung	
1860	Louis Pasteur	alkoholische Gärung durch Hefen	
1882–84	Robert Koch	Erreger von Tuberkulose und Cholera	1905
1884	Christian Gram	Gramfärbung	
1897	Eduard Buchner	zellfreie Gärung	1907
1910	Francis Rous	Tumorstoffe	
1929	Alexander Fleming, Ernst B. Chain, Howard Florey	Penicillin	1945
1933	Gerhard Domagk	Sulfonamide	1939
1947	M. Delbrück, A. D. Hershey, S. E. Luria	Vermehrungsmechanismus und genetische Struktur von Viren	1969
1957	Barbara McClintock	mobile genetische Elemente	1983
1960	François Jacob, Jacques Monod	Modell des Operons	1965
1961	Peter Mitchell	chemiosmotische Theorie	1978
1977	Frederick Sanger	DNA-Sequenzierung	1980
1977	C. R. Woese, O. Kandler	Sonderstellung der Archaea, 3 Reiche	
1982	S. B. Prusiner	Prionen	1997
1983	Luc Montagnier, Robert Gallo	HIV (AIDS-Erreger)	
1985	J. Deisenhofer, R. Huber, H. Michel	Struktur des photosynthetischen Reaktionszentrums von <i>Rhodospseudomonas viridis</i>	1988
1985	K. B. Mullis	Polymerasekettenreaktion (PCR)	1993
1984	B. Marshall, R. Warren	<i>Helicobacter pylori</i> als Auslöser von Gastritis u. Magengeschwüren	2005

Durch die Entwicklung neuer molekularbiologischer Methoden konnten in den letzten Jahren zahlreiche neue Erkenntnisse zur **Phylogenie** von Mikroorganismen gewonnen werden (Kap. 3). Aufgrund dieser Daten wurde für die Entwicklung des Lebens ein Stammbaum erstellt, der aus einem eukaryotischen und zwei prokaryotischen Urreichen besteht. Zu den eukaryotischen Mikroorganismen gehören die **Protisten**, Einzeller, die sich entweder heterotroph wie Tiere oder autotroph wie Pflanzen ernähren, **Hefen** sowie einige mehrzellige kleine **Hyphenpilze**, z. B. Schimmelpilze (S. 141), zu den prokaryotischen Mikroorganismen **Bacteria** und **Archaea** (S. 70, S. 98). Eine eigenständige Gruppe bilden die **Viren**, die jedoch keine echten Lebewesen sind, da ihnen eine selbstständige Vermehrung und ein vollständiger Stoffwechsel fehlen (S. 106).

Die **Größe** der meisten Mikroorganismen liegt unter einem Millimeter, wobei der **Größenbereich** eine ähnlich große Spanne umfasst wie zwischen einer Fruchtfliege und einem Blauwal: Manche Amöben erreichen eine Größe von bis zu 1 mm, die kleinsten Viren haben nur einen Durchmesser von weniger als $0,02 \mu\text{m}$ (Abb. 1.2). Auch innerhalb der einzelnen Gruppen von Mikroorganismen gibt es erhebliche Größenunterschiede.

Drei Viertel der gesamten Biomasse auf der Erde werden von Mikroorganismen gebildet. Ein einziges Gramm Gartenerde enthält 10^7 bis 10^8 Bakterien, 500 000 Pilze und 80 000 Protisten. Dabei zeigen insbesondere die Bakterien eine große **Vielfalt** von Lebensweisen, sodass sie nahezu jede ökologische Nische besiedeln. Jede Bakterienzelle ist ein selbstständiger Organismus, der sich durch einfache **Zweiteilung** vermehrt, dabei entstehen aus einer Zelle in der Regel zwei identische Tochterzellen (S. 263). Im Vergleich zu den größeren eukaryotischen Zellen ist das Oberflächen/Volumen-Verhältnis einer Bakterienzelle sehr groß (S. 16), sodass sowohl die Aufnahme von Nährstoffen, als auch die Ausscheidung von Abfallprodukten sichergestellt ist. Bei ausreichender Nährstoffversorgung teilt sich eine Bakterienzelle wie *Escherichia coli* alle 20 Minuten, sodass in kürzester Zeit eine riesige Population heranwächst und eine **rasche Vermehrung** ihrer Biomasse (S. 269) erfolgt. Die häufigen Replikationszyklen mit den dabei auftretenden Mutationen ermöglichen eine schnelle **physiologische Anpassung** an neue Umweltbedingungen und Lebensräume: Die Atmosphäre ist bis zu einem Kilometer Höhe reich an Bakteriensporen; marine Mikroben findet man noch in Tiefen von 10 km unter dem Meeresspiegel; auch auf und in tierischen und pflanzlichen Wirtsorganismen leben zahlreiche Bakterienarten. Selbst in scheinbar lebensfeindlichen Umgebungen existieren Mikroorganismen. Marine Bakterien zeigen eine besonders hohe **Salztoleranz**, einige sind sogar abhängig von bestimmten Salzkonzentrationen. Die in den Tiefen des Pazifischen Grabens lebenden Bakterien wachsen bei einem **Druck** von 500 bis 1000 bar (entspricht 500 000 bis 1 000 000 hPa) und **Temperaturen** von nur 4 bis 10°C . In heißen **Schwefelquellen**, die häufig auch ein stark saures Milieu aufweisen, leben zahlreiche Bakterienarten bei Temperaturen von teilweise weit über 90°C , und auch aus alkalischen **Sodaseen**, z. B. in Ägypten, sind Bakterien isoliert worden. Diese

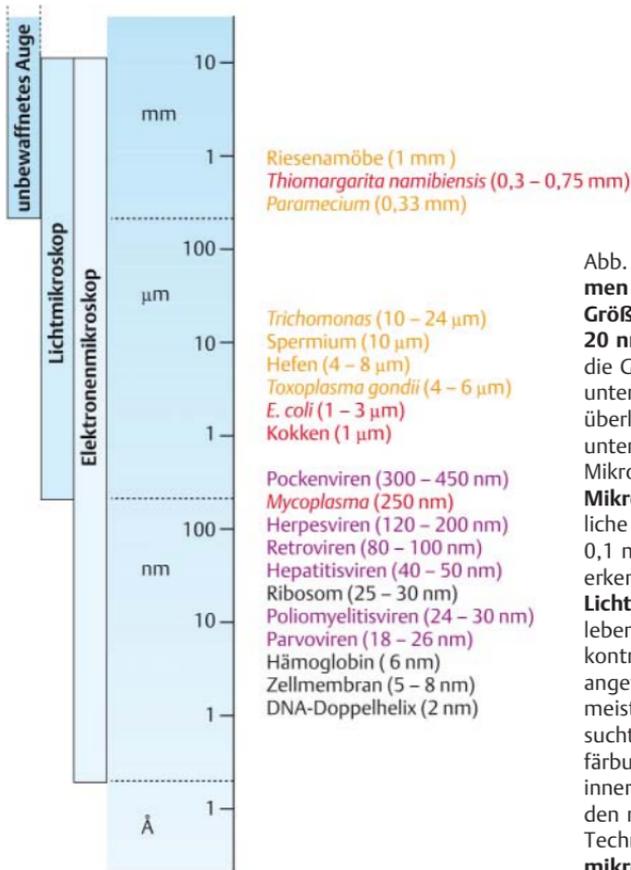


Abb. 1.2 **Mikroorganismen umfassen einen Größenbereich von unter 20 nm bis zu 1 mm**, wobei die Größenbereiche der unterschiedlichen Gruppen überlappen. Üblicherweise untersucht man einzelne Mikroorganismen unter dem **Mikroskop**, da das menschliche Auge Objekte unter 0,1 mm Größe nicht mehr erkennen kann. Unter dem **Lichtmikroskop** lassen sich lebende Zellen im Phasenkontrast beobachten, angefärbte Zellen werden meist im Hellfeld untersucht, z. B. bei der Gramfärbung (S. 33). Äußere und innere Zellstrukturen werden mithilfe verschiedener Techniken im **Elektronenmikroskop** sichtbar gemacht.

außerordentlich unterschiedlichen Lebensräume erfordern von den Mikroorganismen spezielle **Anpassungsmechanismen** auf genetischer und physiologischer Ebene (Kap. 10).

Während Menschen und Tiere zur Erhaltung ihrer Lebensfunktionen essentiell auf **Sauerstoff** angewiesen sind, findet man unter den Mikroorganismen neben **aeroben** auch **anaerobe** Arten. Einige Bakterienarten, z. B. *E. coli*, sind **fakultativ**, sie können als Anpassung an Änderungen der Sauerstoffkonzentration ihren Energiestoffwechsel von aerob auf anaerob umschalten. **Phototrophe** Mikroorganismen nutzen wie Pflanzen das Sonnenlicht als Energiequelle, **chemotrophe** verwenden chemische Energiesubstrate (S. 307). Als Kohlenstoffquelle verwenden Mikroorganismen sowohl CO_2 als auch eine Vielzahl von organischen Verbindungen (S. 308).

Die wachsenden Erkenntnisse über die Anpassungsfähigkeit von Mikroorganismen an die unterschiedlichsten Standorte ermöglichen neben den traditionellen Nutzungsbereichen auch völlig neue **Anwendungen** der vielfältigen mikrobiellen **Stoffwechselleistungen** (Kap. 12).

Mikroorganismen: Organismen, deren Größe unter einem Millimeter liegt.

- **Eukaryoten:** Hefen (4–8 μm), tierische Einzeller (200–500 μm , manche Amöben bis 1 mm), einzellige Algen.
- **Prokaryoten:** Bacteria und Archaea (0,2–5 μm), wegen ihrer großen Anpassungsfähigkeit besiedeln Bakterien alle Bereiche unserer Umwelt.
- **Viren:** 0,02–0,45 μm .

1.2 Mikroorganismen in der Natur

Anaerobe Mikroorganismen sind die **ältesten Lebensformen** auf der Erde; Voraussetzung für die Entwicklung aller Sauerstoff abhängigen Organismen war die **Sauerstoffproduktion** durch photosynthetische Bakterien. An den **Stoffkreisläufen** der biologisch wichtigen Elemente Sauerstoff, Stickstoff, Kohlenstoff, Schwefel und Phosphor sind Mikroorganismen entscheidend beteiligt. Dabei werden die verschiedenen Oxidationsstufen von jeweils spezialisierten Bakterien als Elektronendonator oder Elektronenakzeptor verwendet.

Das Alter der Erde wird auf etwa 4,6 Milliarden Jahre geschätzt. Die Zusammensetzung von 3,8 Milliarden Jahre alten Sedimentsgesteinen in Grönland spricht dafür, dass bereits zu diesem Zeitpunkt flüssiges Wasser auf der Erde vorhanden war, eine der wichtigsten Grundvoraussetzungen für die Entstehung von Leben ( *Ökologie, Evolution*). Tatsächlich wurden in ca. 3,6 Milliarden Jahre alten Felsen **Mikrofossilien** gefunden, die heutigen filamentösen Bakterien ähneln. Da die Atmosphäre zu diesem frühen Zeitpunkt nahezu keinen Sauerstoff enthielt, stammen die Ablagerungen in den ältesten Felsen vermutlich von **anoxigenen** photosynthetischen Bakterien wie Purpurbakterien und Grünen Bakterien (S. 72, S. 83). In Ablagerungen, die vor zwei Milliarden Jahren oder später entstanden, findet man zunehmend auch Spuren von Cyanobakterien, durch deren Photosynthese im Verlauf von 1,5 Milliarden Jahren die heutige Sauerstoffkonzentration der Erdatmosphäre erreicht wurde. Als Produzenten von Biomasse und allmählich ansteigenden Mengen verfügbaren Sauerstoffs waren Cyanobakterien daher die Wegbereiter für die Entwicklung aller Sauerstoff abhängigen heutigen Lebewesen.

Nach einem von starken Veränderungen geprägten Zeitraum von etwa 2,5 Milliarden Jahren ist die Zusammensetzung unserer Biosphäre seit ca. 1 Milliarde Jahren annähernd konstant (Abb. 1.3). Dabei sind die biologisch wichtigen Ele-

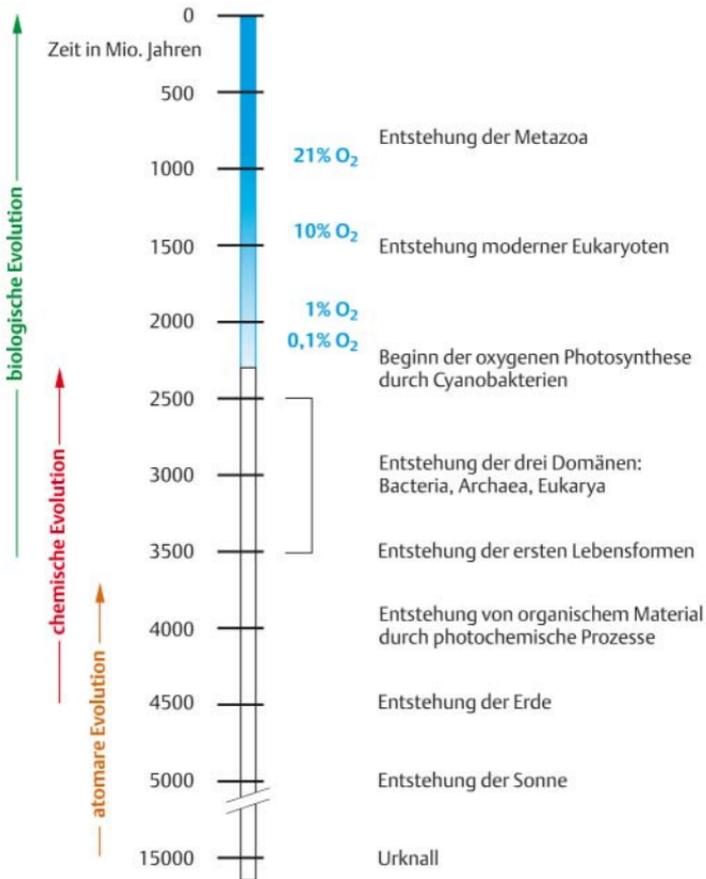


Abb. 1.3 **Die chemische und biologische Evolution der Erde.** Nach der Entstehung der Erde vor etwa 4,6 Milliarden Jahren entstanden durch photochemische Prozesse allmählich organische Verbindungen, aus denen sich vor ca. 3,6 Milliarden Jahren erste Lebensformen entwickelten. Mit dem Beginn der oxygenen Photosynthese durch Cyanobakterien stieg der Sauerstoffgehalt der Atmosphäre stetig an bis auf den heutigen Wert von 21%. Erst nach dem Erreichen dieser O₂-Konzentration begann die Evolution der vielzelligen Metazoa, die relativ schnell eine enorme Artenvielfalt entwickelten.

mente Kohlenstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel und Phosphor in **Stoffkreisläufen** eingebunden, die vor allem auf der Aktivität von Lebewesen beruhen (S. 512).

Im **Kohlenstoffkreislauf** fixieren Pflanzen und viele Bakterienarten atmosphärisches CO₂ und liefern so **organische Verbindungen** für den Energie- und Baustoffwechsel von Tieren, Pflanzen und Mikroorganismen. Durch die **aerobe**

Atmung sowie die **Gärprozesse** der Anaerobier werden die organischen Verbindungen wieder zu CO_2 oxidiert und der Atmosphäre zugeführt. Ebenfalls am Kohlenstoffkreislauf beteiligt sind anaerobe Bakterien, die Methan (CH_4) erzeugen, und aerobe Bakterien, die dieses Methan wieder zu CO_2 oxidieren. Insbesondere für die höheren Organismen ist der Kohlenstoffkreislauf eng mit dem **Sauerstoffkreislauf** verknüpft.

Ausgangspunkt des **Stickstoffkreislaufs** ist der in der Atmosphäre vorhandene elementare Stickstoff (N_2). Weder Pflanzen noch Tiere sind in der Lage, Stickstoff in dieser Form für die Synthese ihrer Proteine und Nucleinsäuren zu nutzen. **Stickstofffixierende** Bodenbakterien, einige von ihnen in Assoziation mit höheren Pflanzen, erzeugen Ammonium (NH_4^+), das dann von Pflanzen und Tieren in organische Verbindungen eingebaut wird. **Nitrifizierende** Bakterien setzen NH_4^+ zu Nitrit (NO_2^-) und weiter zu Nitrat (NO_3^-) um, das von Pflanzen als bevorzugte Stickstoffquelle genutzt und von **denitrifizierenden** Bakterien zu N_2 umgesetzt und dann wieder in die Atmosphäre abgegeben wird. Der in Proteinen und Nucleinsäuren organisch gebundene Stickstoff wird durch **Fäulnisbakterien** zu Ammonium abgebaut.

Schwefelhaltige Verbindungen werden von zahlreichen Bakteriengruppen in ihrem Stoffwechsel verwendet, wobei die unterschiedlichen Oxidationsstufen von jeweils spezialisierten Bakterien genutzt werden. Auf diese Weise wird der **Schwefelkreislauf** ausschließlich durch Prokaryoten aufrechterhalten, während viele Eukaryoten für die Deckung ihres Schwefelbedarfs auf die Stoffwechsellösungen von Bakterien angewiesen sind.

Am **Phosphorkreislauf** nehmen neben Tieren und Pflanzen auch Schimmelpilze und bestimmte Bakterienarten teil. Dabei sind Mikroorganismen sowohl an der Mobilisierung des anorganisch gebundenen Phosphats beteiligt, das dann in organische Verbindungen wie Nucleotide und Phospholipide eingebaut wird, als auch an der Mineralisierung von organischen Phosphorverbindungen.

Mikroorganismen in der Natur: Mikroorganismen sind die ältesten Lebensformen auf der Erde und an allen biologisch wichtigen Stoffkreisläufen beteiligt. Erst die Sauerstoffproduktion durch Cyanobakterien schuf die Bedingungen für die Entstehung Sauerstoff abhängiger Organismen.

1.3 Mikrobielle Besiedelung von Wirtsorganismen

Die **Normalflora** von gesunden Menschen und Tieren besteht aus vielen unterschiedlichen Arten von Mikroorganismen, die für ihre Wirte in der Regel unschädlich oder sogar nützlich sind. Als Verursacher von **Infektionskrankheiten** sind pathogene Mikroorganismen auch heute noch für ein Drittel der weltweit auftretenden Todesfälle verantwortlich. Klassische Infektionskrankheiten wie Tuberkulose treten in den letzten Jahren auch in hoch entwickelten Industrieländern wieder häufiger auf, wobei **Antibiotikaresistenzen** die Therapie zunehmend erschweren. Neben den klassischen Viruskrankheiten wie Masern oder Röteln gewinnen zunehmend neue humanpathogene Viren, z. B. HIV oder verschiedene hämorrhagische Viren, sowie Prionen als völlig neuartige Krankheitserreger an Bedeutung. In Deutschland regelt das **Infektionsschutzgesetz** alle gesetzlichen Maßnahmen zum Gesundheitsschutz der Bevölkerung.

Zahlreiche Mikroorganismen leben als Mitglieder der **Normalflora** von gesunden Menschen und Tieren in enger Gemeinschaft mit ihren Wirten. Sie besiedeln als natürlicher **Schutz** sämtliche Körperoberflächen wie Haut oder Schleimhäute oder erfüllen Aufgaben im Verdauungstrakt: Beispielsweise synthetisieren bestimmte Darmbakterien lebenswichtige **Vitamine** oder wirken bei der **Verdauung** mit. Unter bestimmten Bedingungen, z. B. bei immungeschwächten Menschen, können Mitglieder der Normalflora Krankheiten auslösen, normalerweise werden **Infektionskrankheiten** jedoch von **pathogenen Mikroorganismen** verursacht, die aus der Umwelt aufgenommen werden und sich dann im Wirtsorganismus vermehren. Dabei werden die Krankheitserreger in den meisten Fällen durch ihre Wirte direkt oder indirekt weiter verbreitet. Obwohl die Infektionskrankheiten durch erfolgreiche Impfkampagnen und neue Therapiemöglichkeiten in den Jahrzehnten nach dem 2. Weltkrieg bereits besiegt schienen, hat die Bedrohung durch alte und neue Seuchen in den letzten Jahren wieder deutlich zugenommen. Noch immer sind Infektionskrankheiten weltweit die häufigste Todesursache, ein Drittel der jährlichen Todesfälle entfällt auf akute Atemwegsinfekte, Durchfallerkrankungen, Tuberkulose, Malaria, Hepatitis B oder AIDS. Besonders betroffen sind Kinder in Entwicklungsländern, wo nach Schätzungen der Weltgesundheitsorganisation (WHO) jährlich neun Millionen Kinder unter fünf Jahren an Infektionskrankheiten sterben. Etwa ein Viertel dieser Todesfälle könnte durch entsprechende Impfmaßnahmen vermieden werden. Doch auch in hoch entwickelten westlichen Ländern mit guter medizinischer Versorgung ist eine Rückkehr schon fast vergessener Krankheiten wie **Tuberkulose** oder **Diphtherie** festzustellen. Zusätzlich wird die Ausbreitung durch menschliche Einflüsse begünstigt, insbesondere durch die hohe Mobilität.

Werden heute Erreger wie **SARS** durch Flugreisen verbreitet, so trug in früheren Jahrhunderten vor allem die Schifffahrt zur **Verbreitung** von Seuchen bei. **Pocken** und **Masern** wurden von den Truppen der spanischen Eroberer in fremde Länder eingeschleppt; die bis dahin in Europa unbekannte **Syphilis** brachten die Entdecker Amerikas bei ihrer Rückkehr nach Spanien mit. Eine der größten **Pestepidemien** fand im 14. Jahrhundert statt, dabei erfolgte die Ausbreitung der Pest von Zentralasien aus über die Seidenstraße, einem damals bedeutenden Handelsweg. 1347 erreichte die Pest die Stadt Caffa am Schwarzen Meer (heute Feodosija) und von da aus mit Schiffen Konstantinopel, Kairo und Messina. Im folgenden Jahr waren weitere Küstenstädte und ihr Umland rund ums Mittelmeer betroffen, über Italien und küstennahe Gebiete Frankreichs erfolgte in den Jahren 1348 bis 1350 die weitere Verbreitung landeinwärts bis zur Atlantik- und Nordseeküste. Von dort gelang dem Pesterreger per Schiff der Sprung nach Großbritannien und Skandinavien. Bevor die Epidemie 1352 nach fünf Jahren zu Ende ging, breitete sie sich weit ins Landesinnere Russlands aus und näherte sich damit wieder ihrem Ausgangsgebiet. Allein in Europa forderte diese Pestepidemie über 20 Millionen Tote, das entsprach etwa einem Viertel der damaligen Bevölkerung. Bis heute gibt es weltweit zahlreiche Pestherde, von denen immer wieder kleinere lokale Epidemien ausgehen (Abb. 1.4).

Auch als **Biowaffen** wurden Pestbakterien schon im Mittelalter eingesetzt, heute werden sie von der WHO zusammen mit anderen pathogenen Bakterien (z. B. Milzbrand oder Q-Fieber), Viren (z. B. hämorrhagische Viren oder Pocken) und einigen Toxinen (z. B. Botulinustoxin oder Ricin) zu den zwölf gefährlichsten biologischen Kampfstoffen gezählt („Dreckiges Dutzend“ der B-Waffen). In den 1940er Jahren setzte die japanische

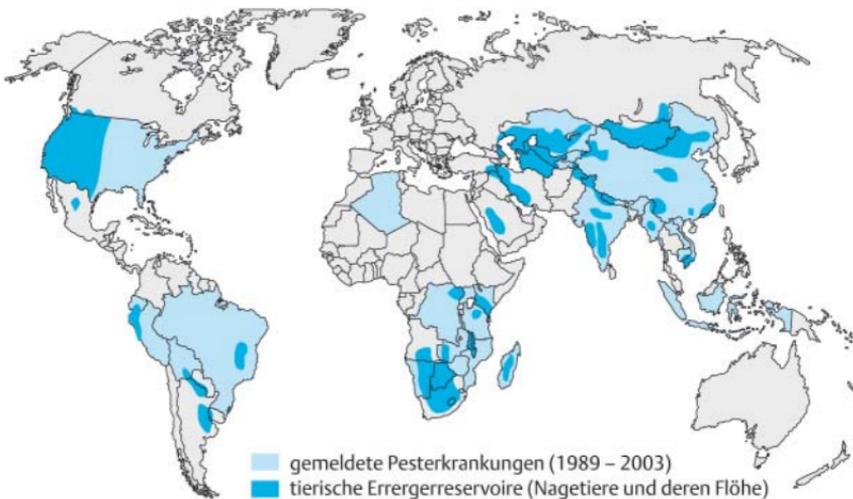


Abb. 1.4 Gemeldete Pestepidemien und tierische Erregerreservoirs zwischen 1989 und 2003 (nach Angaben der WHO). In den betroffenen Gebieten existiert eine Wildnagerpopulation, in der der Pesterreger sich dauerhaft etablieren kann. Bei Kontakten zwischen Wildnagern und Hausratten kommt es zur Übertragung des Erregers und nachfolgend auch zu lokalen Pestepidemien in der menschlichen Population. Als Vehikel für den Pesterreger fungieren in beiden Fällen infizierte Rattenflöhe, daher spielt der soziale und hygienische Standard einer Bevölkerung für die Ausbreitung eine entscheidende Rolle.

Armee infizierte Pestflöhe gegen China ein und verursachte so mehrere lokale Pestausbrüche. Nach dem Krieg kam es bei der Demontage der Produktionsanlagen zur versehentlichen Freisetzung von Pesterregern, die eine Epidemie mit mehr als 20 000 Toten auslöste. Während des Kalten Krieges wurden in der Sowjetunion erfolgreich Biowaffen entwickelt, die Pestbakterien als Aerosol versprühen sollten. Im Zuge wachsender weltweiter Spannungen und der Bedrohung durch terroristische Gruppen wird die Gefahr eines Einsatzes von biologischen Kampfstoffen zunehmend wieder als Risiko angesehen. Ein Planspiel der Gesundheitsbehörden in Denver, Colorado im Mai 2001 offenbarte erschreckende Defizite bezüglich der Verfügbarkeit von entsprechend ausgebildetem medizinischem Personal und notwendiger Antibiotika bei der angenommenen Ausbringung eines Aerosols aus Pestbakterien im Stadtzentrum. Eine Verbesserung der Ausbildung von Ärzten und Pflegepersonal, die Ausarbeitung spezieller Notfallpläne für Mitarbeiter des Zivil- und Katastrophenschutzes sowie Entwicklung und Bevorratung von Impfstoffen und Medikamenten sind daher erforderlich, um auf einen Anschlag mit Biowaffen reagieren zu können.

Der weltweite Handel trägt ebenfalls zur Verbreitung von Seuchen bei, beispielsweise von BSE durch den Export von infiziertem Tierfutter. Der BSE-Erreger gehört zu den **Prioren**, die lange als „unkonventionelle Viren“ angesehen wurden. Erst Anfang der 1980er Jahre wurden sie als Proteine identifiziert, die bei Menschen und Tieren verschiedene degenerative Erkrankungen des Gehirns verursachen (S. 129).

1985 gelangten mit Dengueviren infizierte Tigermoskitos in Autoreifen, die Wasserlachen enthielten, von Asien in den Süden der USA, von wo sich das **Denguefieber** inzwischen über 17 Bundesstaaten ausgebreitet hat. Auch Bewässerungsprojekte können die Ausbreitung eines Krankheitserregers fördern: In Ägypten wurde durch den Bau des Assuan-Staudammes der Lebensraum von Süßwasserschnecken erweitert, die dem parasitischen Wurm *Schistosoma*, dem Erreger der **Bilharziose**, als Zwischenwirt dienen.

Durch die Erschließung bisher unbesiedelter Gebiete kommt der Mensch zunehmend mit Erregern in Kontakt, die an menschliche Wirte nicht angepasst sind und daher meist sehr schwerwiegend verlaufende Krankheiten mit hoher Letalität auslösen, z. B. die wiederholten Ausbrüche von hämorrhagischen Fiebererkrankungen in Afrika durch das Ebola-Virus und andere Viren.

Mangelnde Lebensmittelhygiene führt immer wieder zu Infektionen mit **Salmonellen** oder pathogenen *Escherichia coli*-Stämmen wie enterotoxischen (**ETEC**) oder enterohämorrhagischen *E. coli* (**EHEC**), die insbesondere bei älteren oder geschwächten Patienten tödlich verlaufen können.

Auch Impfstoffe und Antibiotika sind nicht ohne Risiko. Direkt aus menschlichem oder tierischem Material gewonnene Impfserven oder andere Blutprodukte sind gelegentlich mit unbekanntem Viren kontaminiert, beispielsweise wurden in den 1980er Jahren zahlreiche Bluter durch verseuchte Gerinnungspräparate mit **HIV** infiziert. Die zunehmende Entstehung von **Antibiotikaresistenzen** erschwert die erfolgreiche Bekämpfung von bakteriellen Infektionskrankheiten, wobei der allzu sorglose Umgang mit diesen „Wunderwaffen“ in der Human- und Veterinärmedizin zur Entstehung dieses Problems beigetragen hat. Für die nationale und internationale Gesundheitspolitik resultiert die Notwendigkeit, der Verhütung und Bekämpfung von Infektionskrankheiten wieder mehr Aufmerksamkeit zu schenken. Eine entscheidende Rolle kommt dabei

der Versorgung mit sauberem Trinkwasser zu. Jährlich sterben weltweit vier Millionen Kinder an Krankheiten, die durch unsauberes Wasser verbreitet werden. Entsprechende Projekte im Rahmen der Entwicklungshilfe sollen eine bessere Trinkwasserversorgung gewährleisten. Von großem Interesse sind auch die Ausbreitungsmechanismen der Erreger sowie ihre speziellen Anpassungen an die Lebensbedingungen ihrer Wirtsorganismen und Überträger. Neben der Finanzierung von Forschungs- und Therapieeinrichtungen sind die Schaffung gesetzlicher Grundlagen und das Verständnis für die Zusammenhänge zwischen menschlichem Verhalten und Infektionskrankheiten für die Optimierung der Seuchenbekämpfungsmaßnahmen notwendig. Das deutsche **Infektionsschutzgesetz**, das 2001 an die Stelle des alten Bundesseuchengesetzes trat, regelt die Erforschung von übertragbaren Krankheiten, Identifizierung und Bekämpfung von sowie den Umgang mit Krankheitserregern, die Krankheitsprophylaxe und den Informationsaustausch auf nationaler und internationale Ebene (S. 545).

Normalflora: Besteht im gesunden Organismus aus zahlreichen Arten von Mikroorganismen, die für ihre Wirte wichtige Funktionen erfüllen (z. B. Schutz, Vitaminproduktion, Verdauung).

Pathogene Mikroorganismen: Verursacher von klassischen und neuen Infektionskrankheiten, verantwortlich für ein Drittel der Todesfälle weltweit.

1.4 Mikroorganismen im Dienst des Menschen

Schon seit Jahrtausenden nutzt der Mensch mikrobielle Stoffwechsellösungen. Heute hat sich daraus der zukunftssträchtige Industriezweig der **Biotechnologie** mit einer breiten Palette von Anwendungsmöglichkeiten entwickelt: Neben traditionellen **Nahrungs-** und **Genussmitteln** werden viele Zusatzstoffe für die Lebensmittelindustrie mithilfe von Mikroorganismen produziert. Bei der industriellen Herstellung von Vitaminen und Steroiden führen Bakterien spezielle Syntheseschritte durch. Zahlreiche **Medizinprodukte** werden mithilfe von z. T. transgenen Mikroorganismen hergestellt, beispielsweise Antibiotika, Impfstoffe oder Insulin. Auch für technische Anwendungen werden zunehmend mikrobielle **Enzyme** eingesetzt, die meist aus transgenen Bakterien stammen. In **Kläranlagen** bauen verschiedene Gemeinschaften von Mikroorganismen aerob und anaerob organische Rückstände im Abwasser ab. Bei der **Bodensanierung** kommen auf den Abbau komplexer oder aromatischer Verbindungen spezialisierte Bakterien zum Einsatz. Bei der **mikrobiellen Laugung** werden unlösliche Metallverbindungen durch Bakterien in lösliche überführt, aus denen dann das Metall gewonnen wird.