
Johannes C.G. Ottow

Mikrobiologie von Böden

Biodiversität, Ökophysiologie
und Metagenomik

Inhalt

1	Böden als Lebensräume	1
1.1	Faktoren der Besiedlungsdichte des Edaphons	1
1.2	Porosphäre: bevorzugter Lebensraum von Mikroorganismen	9
1.3	Protozoen und Nematoden: Jäger von Prokaryoten und Pilzen im Porenraum	13
1.4	Bedeutung der organischen Substanz für Porung und Wasserkapazität	17
1.5	Dynamik im Jahresverlauf	18
1.6	Verteilung und Dichte der mikrobiellen Biomasse im Bodenprofil	19
1.7	Bodenleben ist ein Hungerleben	23
1.8	Autochthone und zymogene Mikroorganismen	25
	Literatur	27
2	Funktionen und Quantifizierung der mikrobiellen Biomasse in Böden	29
2.1	Funktionen der mikrobiellen Biomasse	29
2.2	Methoden zur quantitativen Erfassung der mikrobiellen Biomasse	32
2.2.1	Direkte Quantifizierungen	32
2.2.2	Indirekte Quantifizierung	34
2.2.3	Bewährte indirekte Routinemethoden	35
2.3	Indikatorfunktionen von C_{mic}/C_{org} und metabolischem Quotient	41
2.4	Umfang der mikrobiellen Biomasse in Böden	43
2.5	Umsatzrate und -zeit der mikrobiellen Biomasse	46
2.6	Jährlicher Nährstofffluss durch die mikrobielle Biomasse	47
2.7	Einfluss der Bodenbewirtschaftung auf den C/N-Quotient der MB	48
2.8	Bedeutung des C/N-Quotienten der MB für Stickstoffbedarf und -mineralisierung	49
	Literatur	51
3	Ökophysiologie der Bodenbakterien und -pilze	55
3.1	Wege der Energiekonservierung	55
3.2	Anaerobe Atmungen, bewährte Strategien ökophysiologischer Flexibilität	59
3.3	Voraussetzungen und Folgen anaerober Atmungen	62
3.4	Oxygenasen, Schlüssel zur Mineralisation relativ persistenter Verbindungen	63

3.5	Monooxygenasen	66
3.6	Aren-Dioxygenasen	67
3.7	Konvergente Abbauewege über Brenzcatechin oder Protocatechuat . . .	69
3.8	Humuszehrung, Hypothese der aeroben Mineralisation von Huminstoffen	72
3.9	Mineralisation von Aromaten mit anorganischen Elektronen-Akzeptoren	74
3.10	Ökophysiologie des Benzolabbaus mit Nitrat als Elektronen-Akzeptor	76
	Literatur	78
4	Die genetische und funktionelle Diversität von Böden	81
4.1	Böden, Mosaik von Mikronischen hoher genetischer Diversität . . .	81
4.2	Biodiversität und funktionelle Diversität	82
4.3	Belastbarkeit, Elastizität und multiple Funktionalität von Böden	85
4.4	Methodische Charakterisierung der mikrobiellen Diversität	86
4.4.1	Diversitätsindex und <i>Ribotyping</i>	86
4.4.2	Phospholipidfettsäure-(PLFA-) oder Fettsäuremethylester-(FAME-)Profile	88
4.5	Charakterisierung der funktionellen Diversität von Böden	91
4.5.1	Substratverwertungsspektren (SVS)	91
4.5.2	Substrat-Verwertungs-Diversitäts-Index	92
4.5.3	Populations- und Aktivitätsbestimmungen	93
4.5.4	mRNA als Parameter für die aktuelle funktionelle Aktivität	93
4.6	Die unbekannte nichtkultivierbare Mehrheit an Bakterien	94
4.7	Die kultivierbare Minderheit an Bodenbakterien oder die Spitze des Eisberges	96
4.8	Metagenomik der mikrobiellen Diversität	101
4.8.1	Prinzip der DNA-Extraktions- und Reinigungsmethoden	102
4.8.2	Effizienz der Extraktions- und Reinigungsverfahren	102
4.9	Parameter zur Charakterisierung der genetischen Diversität	104
4.9.1	Guanin- plus Cytosingehalt	104
4.9.2	Renaturierungskinetik zur Charakterisierung der Genomdiversität . . .	107
4.10	Abschätzung der globalen Artenvielfalt an Bakterien	108
4.11	Metagenomische Analysen extrahierter DNA: <i>Community fingerprinting</i>	109
4.12	Herstellung von DNA-Banken durch Klonierung von DNA-Extrakten	113
4.13	Fluoreszenz- <i>in-situ</i> -Hybridisierung: FISHen nach unbekannten Bakterien	115
	Literatur	118
5	Horizontaler Gentransfer: Sex in Böden?	123
5.1	Die Stabilität von Prokaryotenarten	123
5.2	Bedeutung und Mechanismen des horizontalen Gentransfers	125
5.3	Natürliche Transformation	126
5.3.1	Transformationsarten	126
5.3.2	Die Entwicklungsphasen der Transformation	126
5.3.3	Ökologische Bedingungen in Böden	128
5.4	Künstliche Herstellung transgener Zellen	129
5.5	Konjugation	129

5.5.1	Funktionen der Plasmide	131
5.5.2	Bedeutung in Böden	133
5.5.3	Ökologische Bedingungen der Konjugation	135
5.6	Transduktion	137
5.6.1	Bedeutung in Böden	138
5.7	Freisetzung und Risiken gentechnisch veränderter Organismen	139
5.7.1	Was sind gentechnisch veränderte Organismen?	139
5.7.2	Gesetzliche Regelung zur Freisetzung genetisch veränderter (Mikro-)Organismen	140
5.8	Schicksal der GVM in Böden und Rhizosphären	141
5.8.1	Überleben und Verbreitung	141
5.8.2	Vermehrung und Verteilung	144
5.8.3	Wahrscheinlichkeit des Gentransfers	145
5.9	Risiken transgener Kulturpflanzen	145
5.9.1	HGT von transgenen Pflanzen auf Bodenorganismen	146
5.9.2	Nebenwirkungen von transgenen Pflanzen auf Bodenorganismen	148
5.9.3	Nebenwirkung von Gp- und Gf-resistenten Transformanten	149
5.9.4	Einfluss von Bt-Mais und Bt-Baumwolle auf Bodenorganismen	149
	Literatur	153
6	Diversität und Merkmale kultivierbarer Bakterien in Böden	157
6.1	Taxonomie und Eigenschaften der häufigsten Bodenbakterien	157
6.2	Phylum <i>Actinobacteria</i> : coryneforme Bakterien und Aktinomyceten	159
6.2.1	Die coryneformen Bakterien	159
6.2.2	Die Aktinomyceten	161
6.3	Phylum <i>Firmicutes</i> , r-Strategen unter den Bodenbakterien	166
6.3.1	Klasse der Bacilli	167
6.3.2	Klasse der <i>Clostridia</i>	169
6.4	Phylum der gramnegativen <i>Proteobacteria</i>	172
6.4.1	<i>Alphaproteobacteria</i>	173
6.4.2	<i>Betaproteobacteria</i>	176
6.4.3	<i>Gammaproteobacteria</i>	179
6.4.4	<i>Deltaproteobacteria</i>	184
6.4.5	<i>Epsilonproteobacteria</i>	189
6.5	Phylum <i>Bacteroidetes</i>	189
6.5.1	<i>Flavobacterium</i> spp. (<i>Flavobacteriaceae</i>)	189
6.5.2	<i>Cytophaga</i> , <i>Sporocytophaga</i> , <i>Flexibacter</i> und <i>Flexithrix</i> (<i>Sphingobacteriaceae</i>)	189
6.5.3	<i>Crenothrix</i> und <i>Toxothrix</i> : Vertreter klassischer Eisenbakterien	190
	Literatur	190
7	Diversität der nichtkultivierbaren Mehrheit: neue Phyla von Prokaryoten in Böden	193
7.1	Die großen Unbekannten unter den <i>Bacteria</i> und <i>Archaea</i>	193
7.2	Die taxonomische Zugehörigkeit der unbekanntten Mehrheit	195
7.3	Phylum der <i>Acidobacteria</i>	196
7.4	Phylum der <i>Verrucomicrobia</i>	197
7.5	Phylum der <i>Planctomycetes</i>	197

7.6	Nichtkultivierbare <i>Archaea</i> in Böden?	198
	Literatur	199
8	Diversität und Funktionen von Pilzen in Böden	201
8.1	Bedeutung und Diversität von Pilzen	201
8.2	Natürliche und künstliche Taxonomie	203
8.3	Evolution	204
8.4	Wie viele Pilzarten gibt es?	207
8.5	Anreicherung, Isolierung und Quantifizierung	208
8.6	Ökophysiologie von Bodenpilzen	209
8.7	Ribosomale Gene als Marker	210
8.8	Primer-Wahl	211
8.9	Polyphasische Charakterisierung neuer Isolate	212
8.10	Funktionen der Pilztaxa in Böden	213
8.10.1	<i>Myxomycota</i> (Schleimpilze)	213
8.10.2	<i>Chytridiomycota</i> (Töpfchen- oder Flagellatenpilze)	214
8.10.3	<i>Mucoromycotina</i> (Joch- oder Zygosporienpilze)	215
8.10.4	<i>Ascomycota</i> (Schlauchpilze, <i>sac fungi</i>)	216
8.11	<i>Basidiomycota</i> (Basidienpilze)	223
8.11.1	Bedeutung als Saprophyten und Mykorrhizapilze	223
8.11.2	Charakteristische Eigenschaften	224
8.11.3	Künstliche und phylogenetische Taxonomie	224
8.11.4	<i>Agaricomycotina</i> : Hauptersetzer von Lignocellulose	225
8.11.5	Braun-, Weiß- und Moderfäule	226
8.11.6	<i>Fungi Imperfecti</i> (Deuteromyceten) und <i>Mycelia sterilia</i>	228
8.12	Sex, nein danke, wir Anamorphen machen es anders	231
	Literatur	233
9	<i>Quorum sensing</i>, die Koordinationssprache der Mikroorganismen in Böden	237
9.1	Die Kommunikation von Prokaryoten und Hefen mit Botenstoffen	237
9.2	Botenstofffunktionen	238
9.3	Chemie der Signalmoleküle	239
9.4	<i>Global sensing</i> und AHL-induzierte Resistenz	240
9.5	QS in der Rhizosphäre	242
9.6	QS bei der Knöllchenbildung durch Rhizobien	243
9.7	Mineralisation und Halbwertszeit von AHL	244
	Literatur	245
10	Mikrobiologie und Biochemie des Kohlenstoffkreislaufes	247
10.1	Oxygene Photosynthese, Regulativ des globalen Kohlenstoffkreislaufes	247
10.2	Klimawandel durch den atmosphärischen CO ₂ -Anstieg?	249
10.3	Vernachlässigte Wechselwirkungen und Rückkopplungseffekte	251
10.4	Sequenz der Abbauprozesse	252
10.5	Bodenatmung	254
10.6	Basalatmung	257
10.7	Wurzelatmung	257
10.8	Quantifizierung des respiratorischen Quotienten	258

10.9	Kinetik der Kohlenstoffmineralisation	259
10.10	Mineralisationskinetik unterschiedlicher Stoffgruppen	260
10.11	Abbau von Polyosen und Glucanen	262
10.11.1	Hydrolyse von Hemicellulosen	262
10.11.2	Aufbau und Funktionen der Cellulose	263
10.11.3	Cellulasen und das Cellulosom	264
10.11.4	Biochemie der Cellulolyse	267
10.11.5	Cellulolytische Mikroorganismen	268
10.12	Ligninabbau	270
10.12.1	Aufbau und Eigenschaften von Lignin	270
10.12.2	Ligninabbau, ein aerober unspezifischer Radikalmechanismus	271
10.12.3	Huminstoffbildung, Nebenprodukt der Delignifizierung	273
	Literatur	275
11	Biochemie, Eigenschaften und Funktionen des Humuskörpers	277
11.1	Humus und Humifizierung	277
11.2	Hypothesen der Huminstoffsynthese	278
11.3	Chemische und biochemische Grundmechanismen der Humifizierung	279
11.4	Voraussetzungen und Bedingungen der nucleophilen Addition	281
11.5	Voraussetzungen und Merkmale der Humifizierung	282
11.6	Eigenschaften und funktionelle Gruppen von Huminsäuren	283
11.7	Funktionen und Eigenschaften des Humuskörpers	285
11.8	Chemischer und struktureller Aufbau von Huminsäuren	288
11.9	Stickstoff-Bindungsformen in HS und ihre Mineralisierbarkeit	290
11.10	Herkunft von D-Aminosäuren im Humuskörper	291
11.11	Warum sind bestimmte Oberböden dunkelbraun bis schwarz gefärbt?	292
	Literatur	294
12	Mikrobiologie und Ökophysiologie des Stickstoffkreislaufs	297
12.1	Der globale Stickstoffkreislauf	297
12.2	Kinetik der N-Mineralisation	298
12.3	Proteolyse und Ammonifikation	300
12.3.1	Mikroorganismen und ökologische Bedingungen der Ammonifikation	301
12.4	Nitrifikation	301
12.4.1	Kinetik der Nitrifikation	301
12.4.2	Biochemie der chemolithoautotrophen Ammoniumoxidation (Nitritation)	302
12.4.3	Biochemie der chemolithoautotrophen Nitritoxidation (Nitratation)	304
12.4.4	Ökophysiologie der Nitrifikation	304
12.4.5	Nitrifikationsinhibitoren	306
12.5	Nitrifizierende Organismen	308
12.5.1	Die chemolithoautotrophen Nitrifikanten	308
12.5.2	Chemolithoautotrophe Nitrifikanten der <i>Archaea</i>	309
12.5.3	Heterotrophe Nitrifikation	310
12.5.4	Methanotrophe Nitritation	310
12.6	Nitratatmung (dissimilatorische Nitratreduktion)	311
12.6.1	Denitrifikation	311
12.7	Nitrifikations-Denitrifikation	323
12.8	Nitratammonifikation	324

12.9	Die anaerobe Ammoniumoxidation	324
12.10	Quellen der N ₂ O-Freisetzung aus Böden	325
	Literatur	327
13	Die mikrobiologische N₂-Fixierung (Diazotrophie) in Böden und Rhizosphäre	333
13.1	Ökophysiologie des Nitrogenase-Komplexes	333
13.2	Formen der biologischen N ₂ -Bindung in Böden	335
13.3	Ausmaß der globalen N ₂ -Bindung: Bedeutung der Rhizobien	335
13.4	Ökophysiologie des Nitrogenase-Komplexes	336
13.5	Autregulation des Nitrogenase-Komplexes	337
13.6	Wie kann die N ₂ -Bindung im Feld quantifiziert werden?	339
13.7	Die N ₂ -Bindung durch freilebende Bakterien	341
13.8	Die assoziative N ₂ -Bindung	344
13.9	Symbiotische Stickstoffbindung bei Leguminosen	346
13.9.1	Vielfalt und Bedeutung der Leguminosen	346
13.9.2	Taxonomie und Wirtspflanzen der Rhizobien	347
13.9.3	Genetik der Wurzelknöllchenbildung und N ₂ -Bindung	349
13.9.4	Infektionsvorgang, Nodulation und Wirtsspezifität	351
13.9.5	Wann ist eine Saatgutimpfung notwendig?	353
13.10	Gründüngung	354
13.10.1	Gründüngung mit stängelknöllchenbildenden Leguminosen	355
13.10.2	Gründüngung mit einer Symbiose aus <i>Azolla</i> und <i>Anabaena azollae</i>	359
13.11	Aktinorhiza: Symbiosen zwischen Pionierpflanzen und <i>Frankia</i>	361
	Literatur	363
14	Mikrobiologie und Ökophysiologie des Mangan- und Eisenkreislaufs	367
14.1	Kreislauf des Eisens und Mangans in Böden	367
14.2	Eigenschaften amorpher und kristalliner Fe(III)-(Hydr)Oxide	368
14.3	Fe(III)-Chelate	369
14.4	Mikrobielle Reduktion von Fe(III)-(Hydr)Oxiden	370
14.4.1	Eisenreduktion, ein chemischer Prozess?	370
14.4.2	Bedeutung der mikrobiellen Eisenreduktion	373
14.4.3	Ökophysiologische Sukzession der mikrobiellen Redoxprozesse	374
14.4.4	Energiekonservierung mit Fe(III)-(Hydr)Oxiden als Elektronen-Akzeptor	377
14.5	Phylogenetische Taxonomie eisenreduzierender Mikroorganismen	379
14.6	Merkmale der bakteriellen Fe(III)-Reduktion in Böden	385
14.6.1	Reduktion von amorphen und kristallinen Fe(III)-(Hydr)Oxiden	385
14.6.2	Einfluss der Partikelgröße auf das Ausmaß der bakteriellen Eisenreduktion	388
14.6.3	Vergleyung, Nassbleichung und Ferrolyse	388
14.7	Hypothesen zum Mechanismus der bakteriellen Eisenreduktion	390
14.7.1	Eisenreduktion mittels direkten Kontaktes	391
14.7.2	Indirekte Fe(III)-Reduktion mittels extrazellulärer Elektronen-Mediatoren	393
14.8	Eisen(II)-Oxidation und Eisenpräzipitation	394
14.8.1	Acidophile, aerobe chemolithoautotrophe Eisenbakterien	394

14.8.2	Fe(II)-Oxidation unter etwa pH-neutralen Bedingungen	396
14.8.3	Verkrustung und Vererzung durch aerobe heterotrophe Eisenpräzipitation	396
14.8.4	Anaerobe mikrobielle Fe(II)-Oxidation und Ferrihydritbildung	397
	Literatur	398
15	Mikrobiologie und Ökophysiologie des Methan-Kreislaufs	403
15.1	Bedeutung des Methans	403
15.2	Methanogenese	404
15.3	Methanogenese, eine anaerobe Atmung?	407
15.4	Methanotrophe Bakterien	408
15.5	Dissimilation und Assimilation von Methan	410
15.6	Beeinflussung der Methan-Senkenfunktion von Böden	411
15.7	Die Reispflanze als „Conduit“ der Methanemissionen	413
15.8	Faktoren der Methanbildung in Nassreisböden	414
	Literatur	415
16	Bedeutung der Mikroorganismen und organischen Substanz für die Bodenfruchtbarkeit	417
16.1	Was ist Bodenfruchtbarkeit?	417
16.2	Welche Bodeneigenschaften bestimmen die Bodenfruchtbarkeit?	419
16.3	Indikatoren für Bodenqualität und Produktivität	421
16.4	Auswahl und Bewertung biologischer Indikatoren	422
16.5	Funktionen und Bedeutung der organischen Bodensubstanz	425
	Literatur	428
17	Physiko-Chemie und Mikrobiologie der Rhizosphäre	431
17.1	Rhizosphäre und Rhizoplane	431
17.2	Physikalische Wirkungen	433
17.2.1	Wurzelwachstum und Interzeption	433
17.2.2	P-Interzeption durch Emissionshyphen	435
17.3	Chemische Wirkungen	436
17.3.1	Rhizodeposition und Exsudation	436
17.3.2	Anreicherung und Verarmung der Rhizosphäre an Nährstoffen	439
17.3.3	Wurzelexsudate als Mediatoren der P-Aufnahme	440
17.3.4	Einfluss von Kationen- und Anionenaufnahme auf Rhizosphären-pH und P-Mobilisierung	441
17.4	Mikrobielle Wirkungen	442
17.4.1	Spezifische Anreicherung durch Rhizosphären-Kompetenz	442
17.4.2	Quantifizierung der mikrobiellen Anreicherung	444
17.4.3	Qualitative Zusammensetzung der Rhizobakterien	447
17.5	<i>Plant growth promoting rhizobacteria</i> (PGPR)	448
17.5.1	Nachweis der Wirksamkeit als Antagonisten	449
17.5.2	Direkte und indirekte Mechanismen	450
	Literatur	452
18	Fußpilze der Pflanzen: Mykorrhizae	455
18.1	Mykorrhizae, die wichtigsten Symbiosen von Pilzen	455
18.2	Mykorrhizaklassen	456

18.3	Funktionen und Leistungen der Mykorrhizae	457
18.3.1	Leistungen des Pilzes in der Symbiose	458
18.3.2	Leistungen der Pflanze für den Mykorrhizapilz	459
18.4	Verbreitung der Mykorrhizierung unter Gefäßpflanzen	460
18.5	Ektomykorrhiza	461
18.5.1	Merkmale der Ektomykorrhiza	461
18.6	Ektendomykorrhiza	463
18.7	Endomykorrhiza	463
18.7.1	Merkmale der Endomykorrhiza	463
18.7.2	Die AM-Pilze	465
18.7.3	Dichte und Diversität an Sporen	466
18.7.4	Sporenkeimung durch Strigolactone	467
18.7.5	Ertragssteigerungen durch Bodeninokulation mit spezifischen AM-Pilzen?	467
18.8	Orchideoide Mykorrhiza – verkehrte Welt	469
18.9	Ericoide Mykorrhiza	470
18.10	Arbutoide Mykorrhiza	471
18.11	Monotropoide Mykorrhiza	471
	Literatur	472
	Stichwortverzeichnis	475