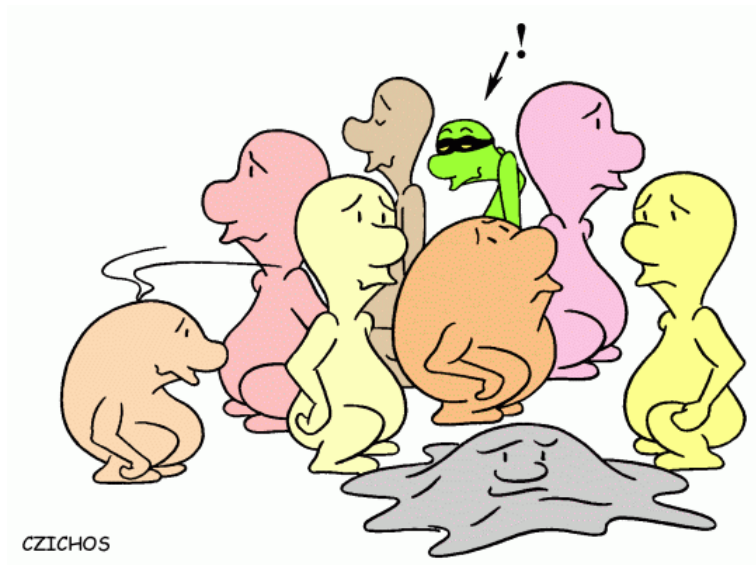


Willkommen



Veranstaltung
Workshop Weimar
Sa 19.11.22

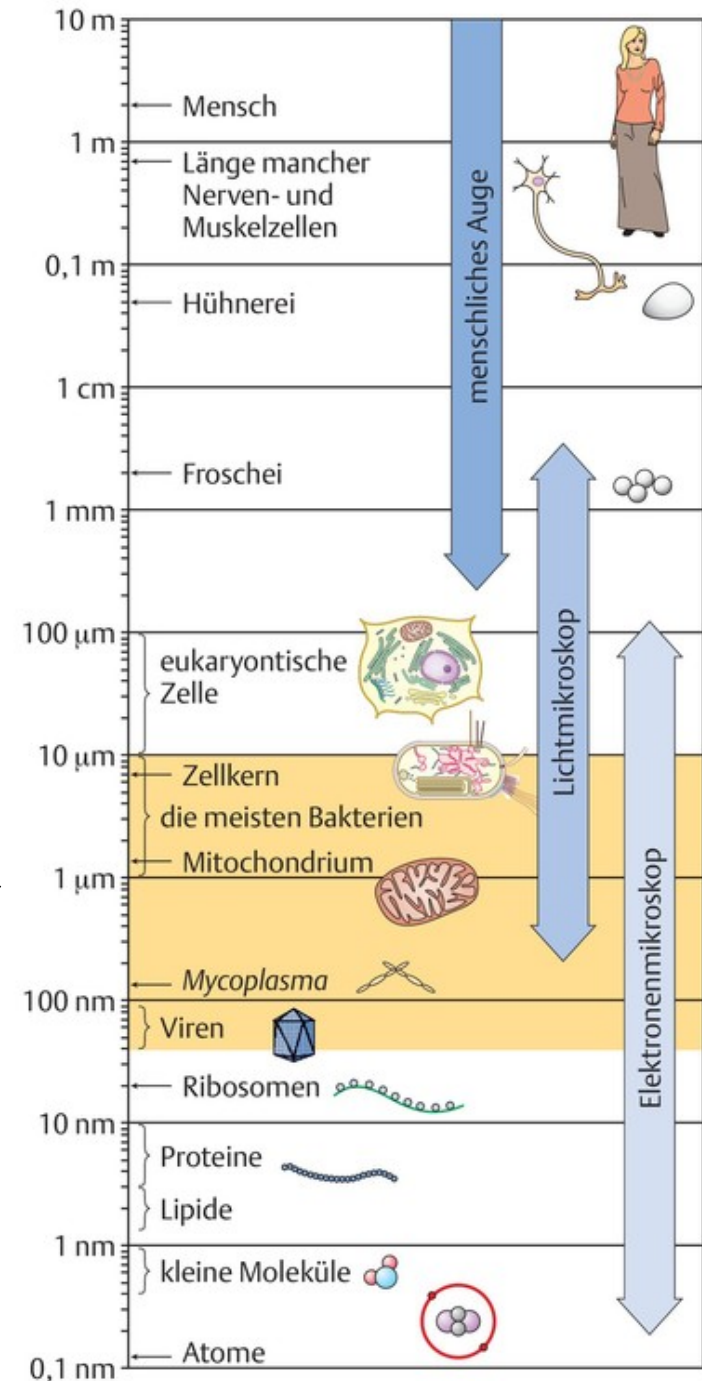
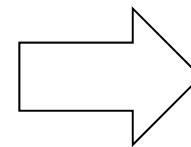
 katja.buehler@ufz.de



0341 2354 683

 HELMHOLTZ
ZENTRUM FÜR
UMWELTFORSCHUNG
UFZ

Was wir nicht sehen existiert nicht....



Am Anfang standen 3 zentrale Fragen ...

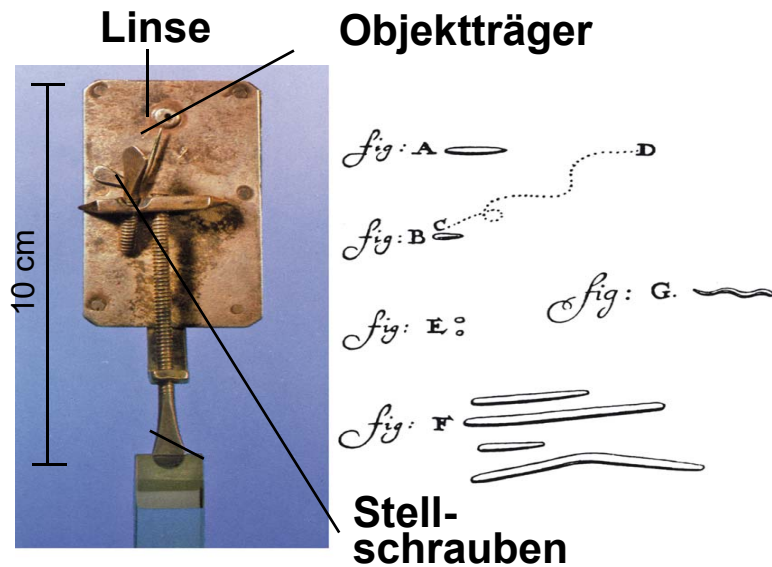
- 1) Gibt es eine Urzeugung von Lebewesen aus der unbelebten Materie?
- 2) Welches Prinzip steckt hinter den Phänomenen Gärung und Fäulnis?
- 3) Welches Agens verbirgt sich hinter den Krankheiten die offensichtlich durch Körperkontakt übertragen werden?

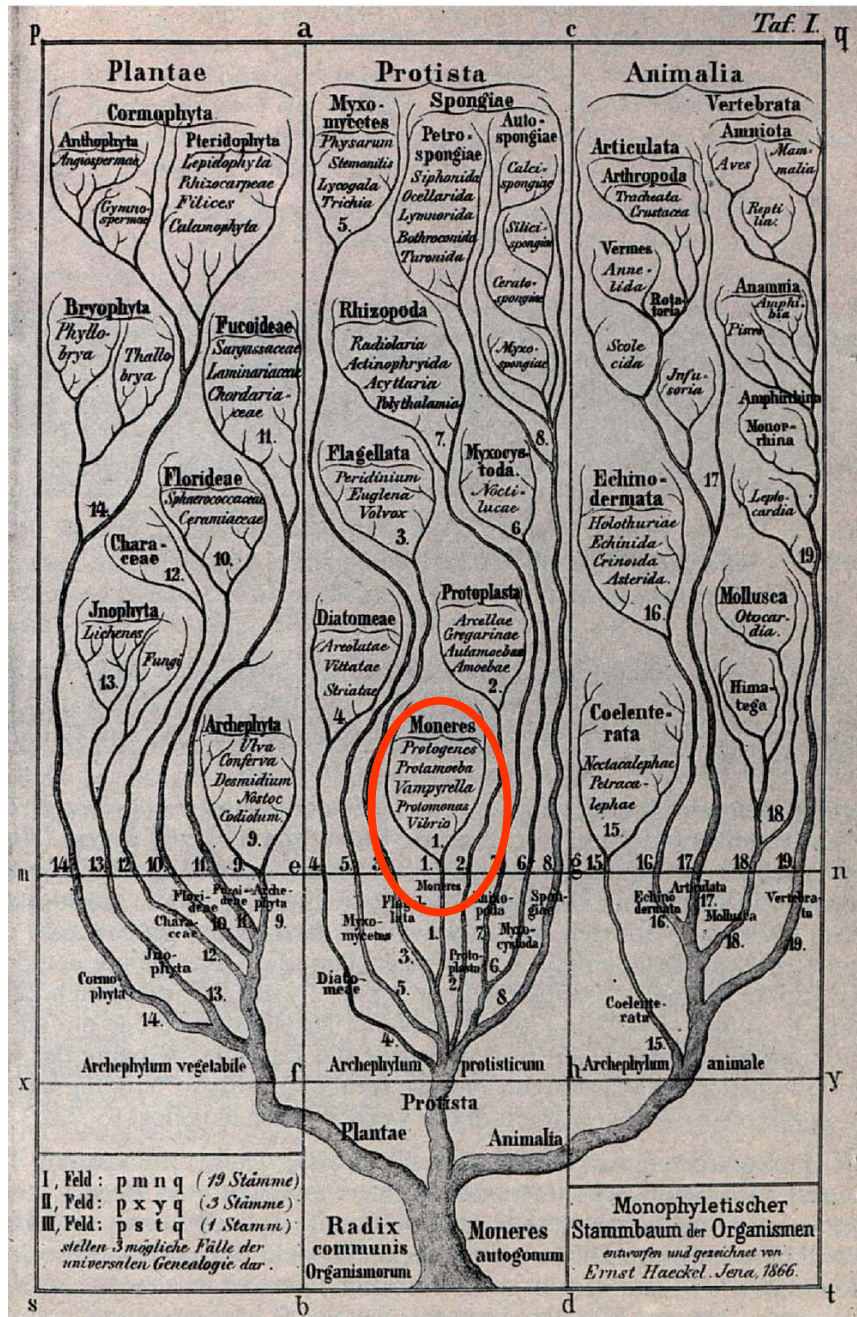
1683 wurden das erste Mal Bakterien beschrieben



Antoni van
Leeuwenhoek
1632-1723

- Baute die ersten brauchbaren Mikroskope
- Beschrieb erstmals Kokken, Spirillen und Bazillen
- 270-fache Vergrößerung





Der erste phylogenetische Stammbaum der Organismen von Ernst Haeckel (1866).

Moneres = Prokaryonten = Bakterien
 Ernst Haeckel,
 Allgemeine Entwicklungsgeschichte der
 Organismen, Berlin 1866.

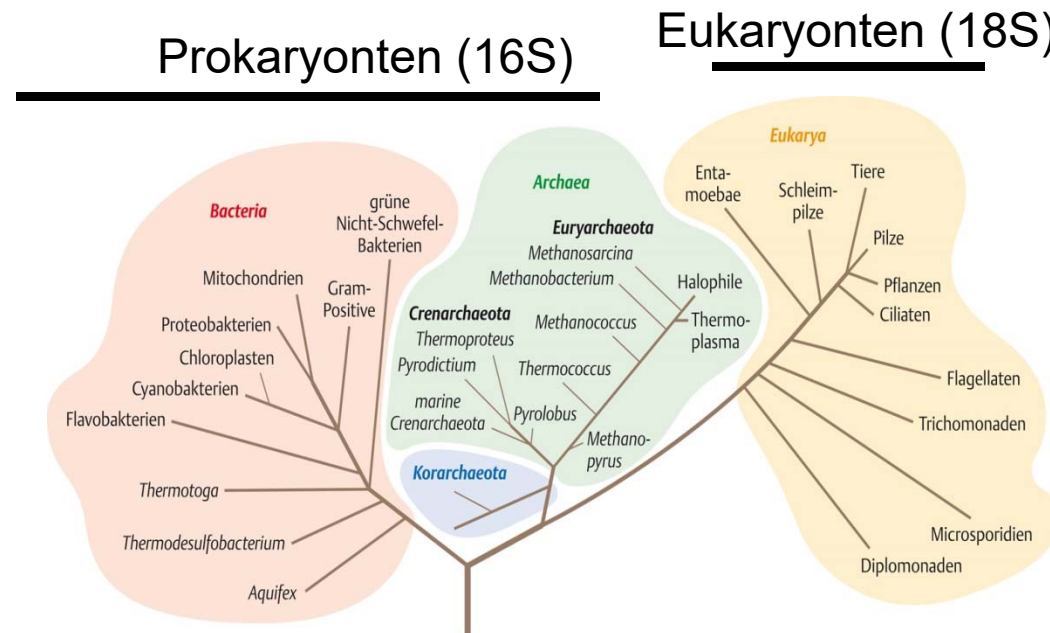
Moderner phylogenetischer Stammbaum der Organismen basierend auf 16S/18S rRNA - Sequenzen



Carl Woese
1928 - 2012

Microbiology Reviews
51:206-271 (1987)

Postuliert drei neue Domänen basierend auf 16S bzw 18S rRNA Sequenzvergleichen



Georg Thieme Verlag, Stuttgart
Fuchs et al.: Allgemeine Mikrobiologie, 8. Auflage - 2006

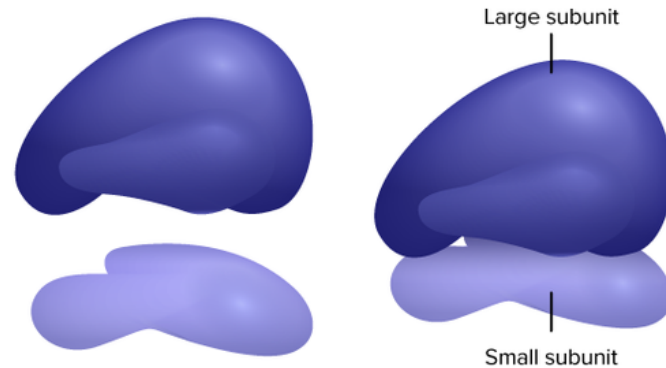
Die Länge der Äste spiegelt das Maß der Veränderung der ribosomalen DNA-Gene wieder, deren Sequenzvergleich die Grundlage dieses Stammbaums bildet.



16 / 18 S rRNA

S = Svedberg
(Sedimentationskoeffizient)
rRNA = ribosomale RNA

Ribosom



Prokaryonten

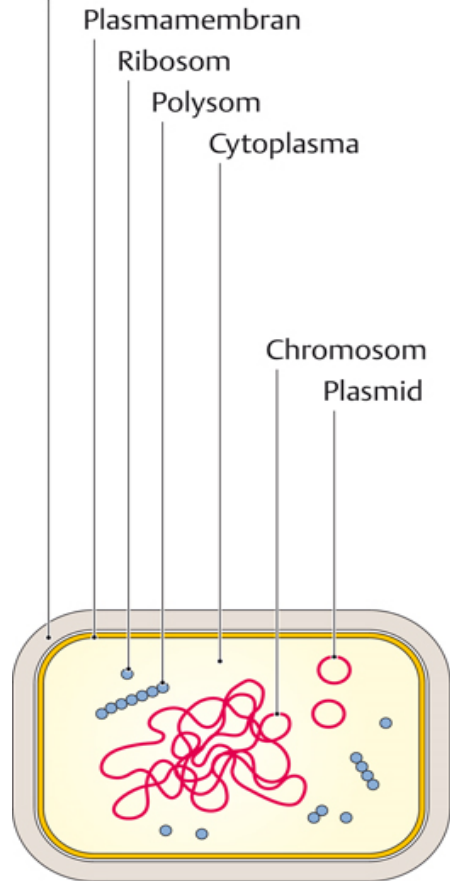
pro = bevor
karyon = Nuss, Kern

Eukaryonten

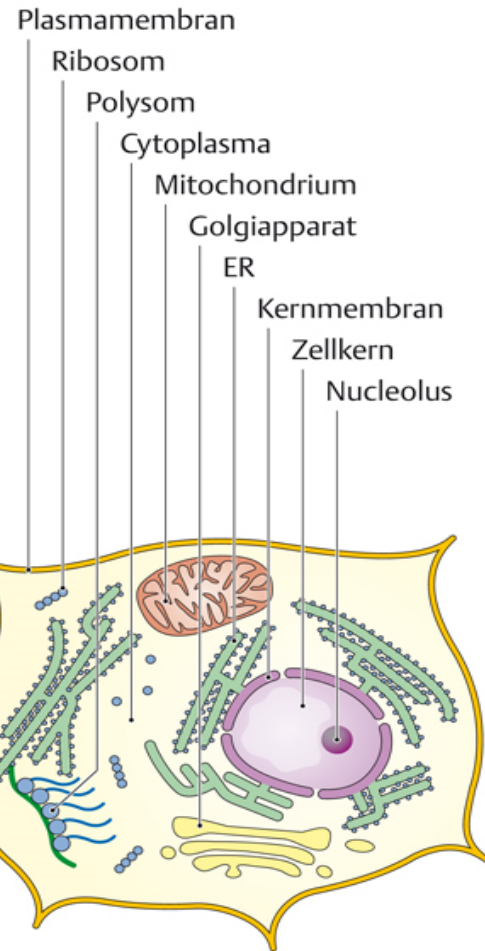
eu = ‚richtig‘

Bakterienzelle

Zellwand

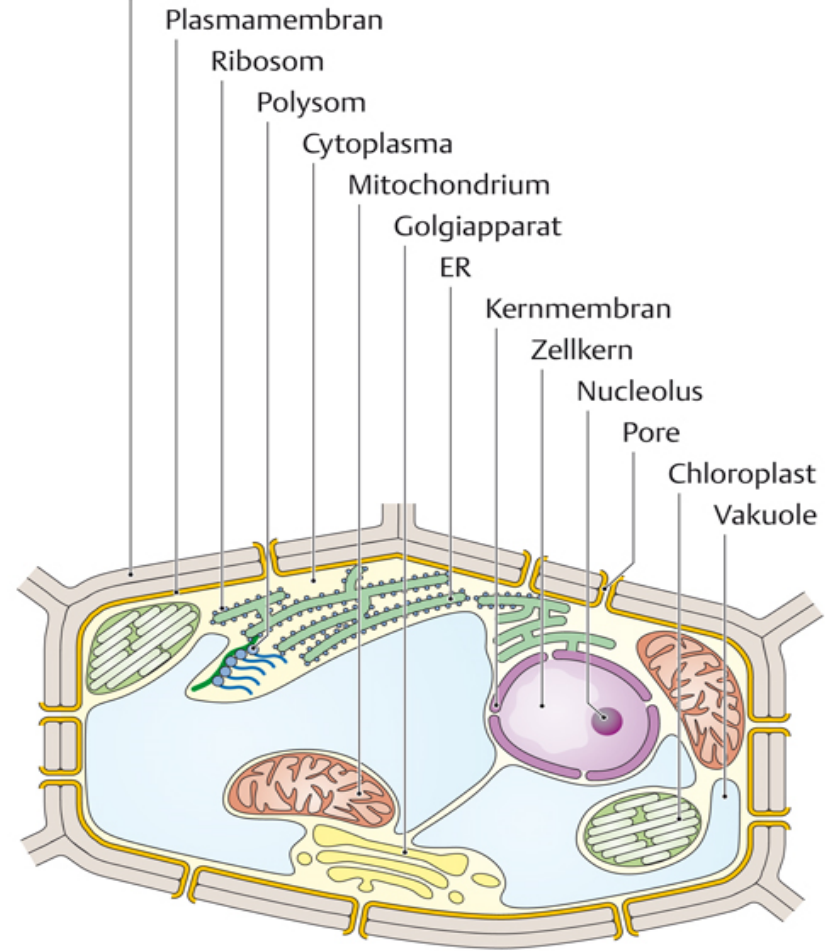


Tierzelle

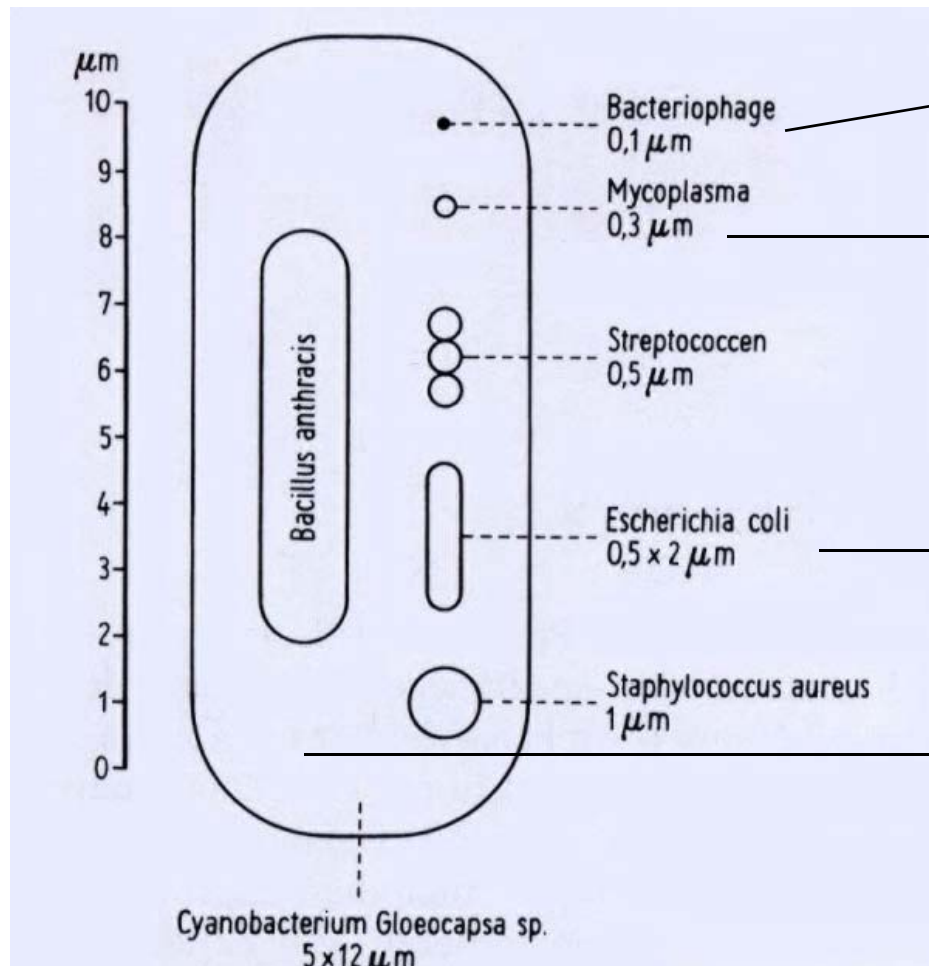


Pflanzenzelle

Zellwand



Die prokaryontische Zelle im Größenvergleich



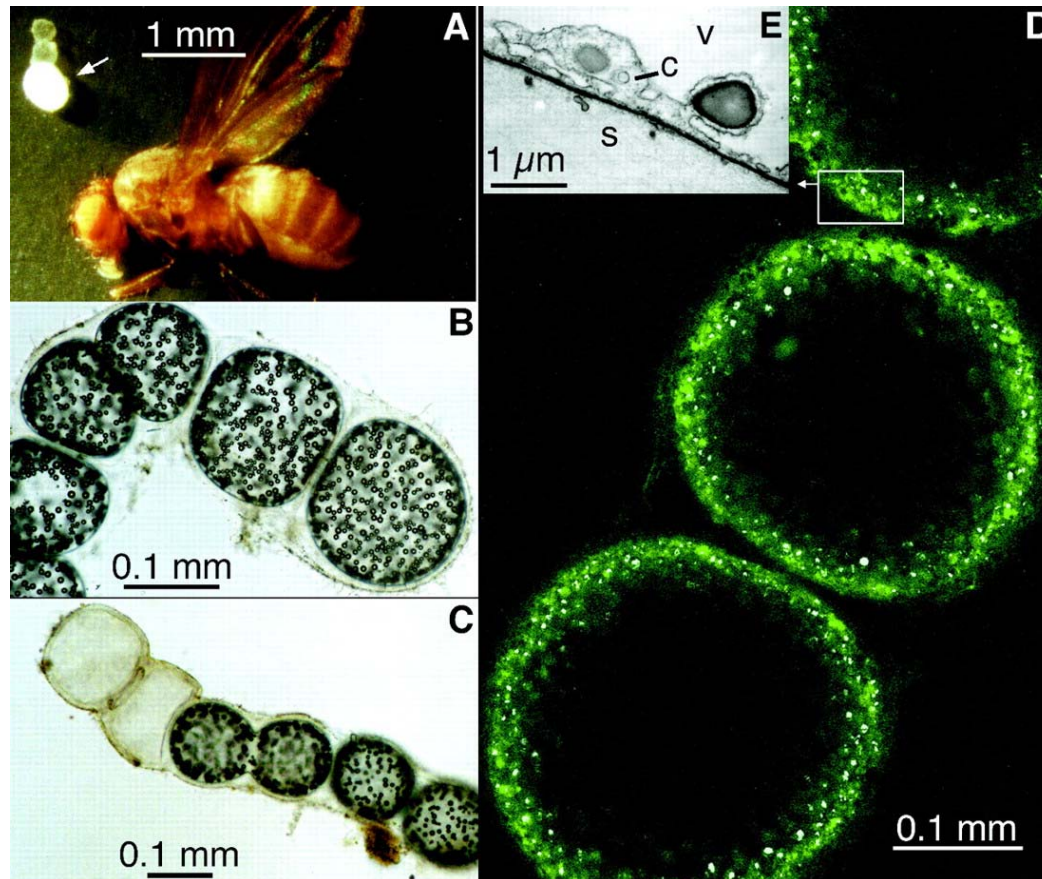
Pockenviren sind die größten bekannten Viren (ca. 0,3 µm)

Mycoplasmen sind die kleinsten bekannten Bakterien

Bakterien „Standardgröße“

Es geht noch größer:
Thiospirillum jenense 50 x 3,5 µm
Thiomargarita namibiensis bis zu 750 µm Durchmesser

Thiomargarita namibiensis: der Gigant unter den Winzlingen



- Erst 1997 entdeckt
- Gehört zur Gruppe der farblosen Schwefelbakterien
- Kommt im Sediment in etwa 100m Tiefe vor
- Besitzen große zentrale Vakuolen in denen in hohen Konzentrationen Nitrat gespeichert wird
- Oxidieren mithilfe des Nitrats (e-Akzeptor) Sulfide (e-Donor) Elektronenakzeptors und Energielieferant kommen NICHT im gleichen Habitat vor

Abbildung: H. N. Schulz et al. Science 1999;284:493-495

Allgemeine Eigenschaften von MO

-Das Prinzip Kleinheit – Size matters

„All inclusive“:

- Nahrungsaufnahme und Verdauung
- Energiegewinnung
- Biosynthesen
- Speicherstoffe
- Empfang und Verarbeitung von Signalen
- Bewegung
- Vermehrung
- Ruhestadien (Sporen)

- Großes Oberfläche:Volumen Verhältnis
- Riesige Kontaktfläche mit der Umwelt => begünstigt Stoffaufnahme

Durchschnittliche Richtwerte:

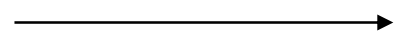
Eigenschaft	Bakterien	Hefen
Durchmesser (μm)	1	10
Volumen (μm^3)	1	1000
Atmungsrate	1000	100
Generationszeit (h)	0,3–1	2–10

-Das Prinzip Kleinheit

Enorme Stoffwechselleistung von Bakterien



Masse $10^{-12}\text{g} = 1\text{pg}$

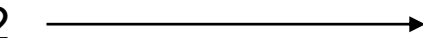


Generationszeit 60 min

Nach n Teilungen = 2^n Bakterien

Nach drei Tagen:

$$3 * 24 = 72$$

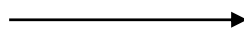


$2^{72} = 4\,722\,366\,482\,869\,645\,213\,696$ Bakterien

* $10^{-12}\text{g} \approx 5000\text{t}$

Nach 6 Tagen:

$$6 * 24 = 144$$

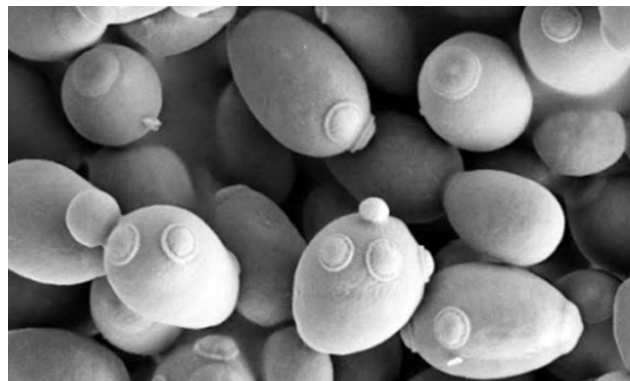


-Das Prinzip Kleinheit

Enorme Stoffwechselleistung von Bakterien

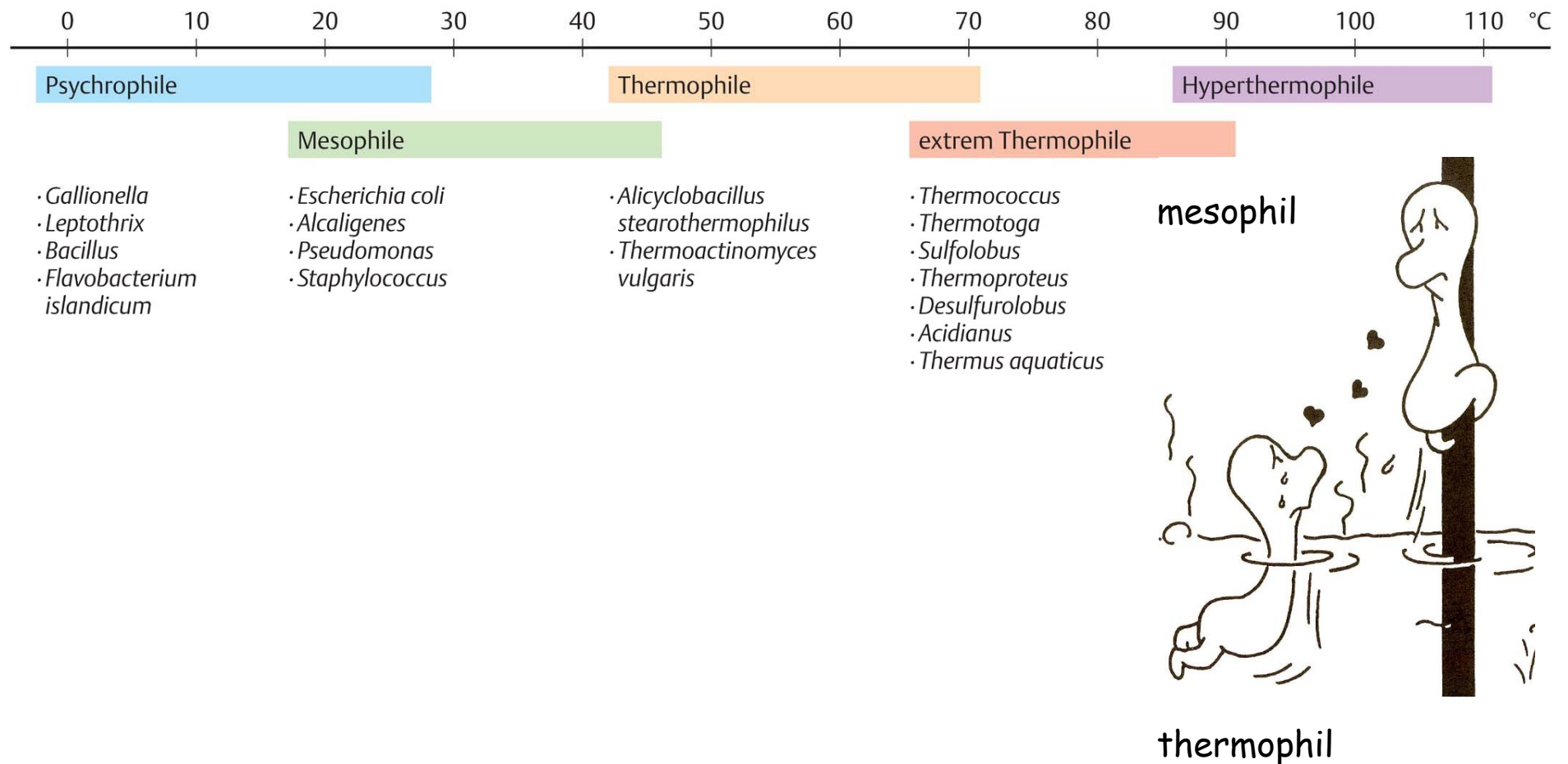


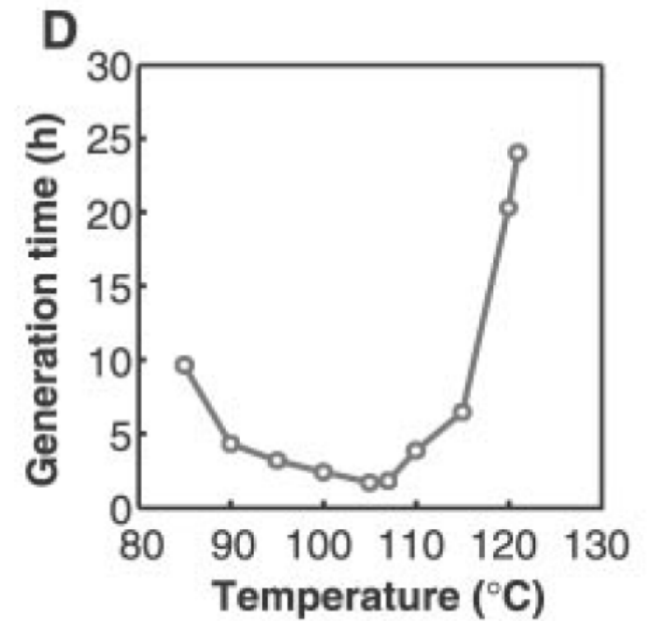
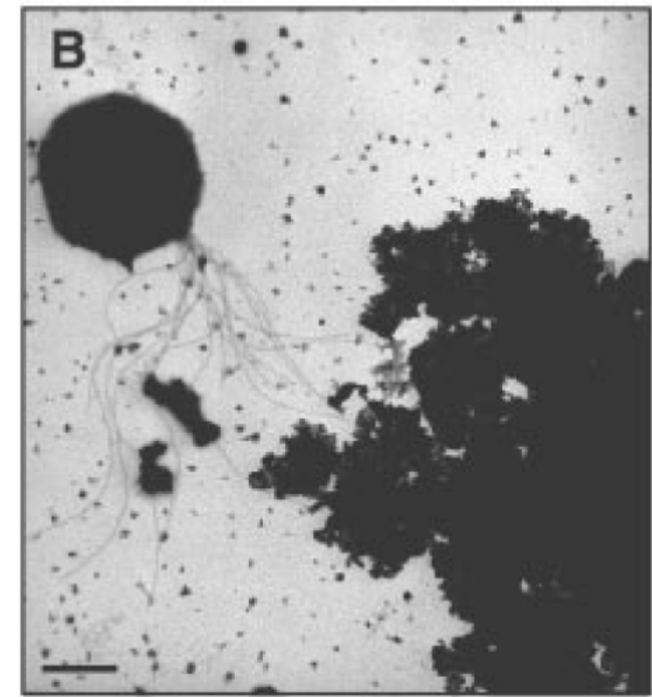
Ein 500 kg schweres Rind
bildet in 24 h etwa 0,5 kg Protein



500 kg Hefezellen
bilden in 24 h etwa 50.000 kg Protein

Mikroorganismen besiedeln vielfältigste Habitate

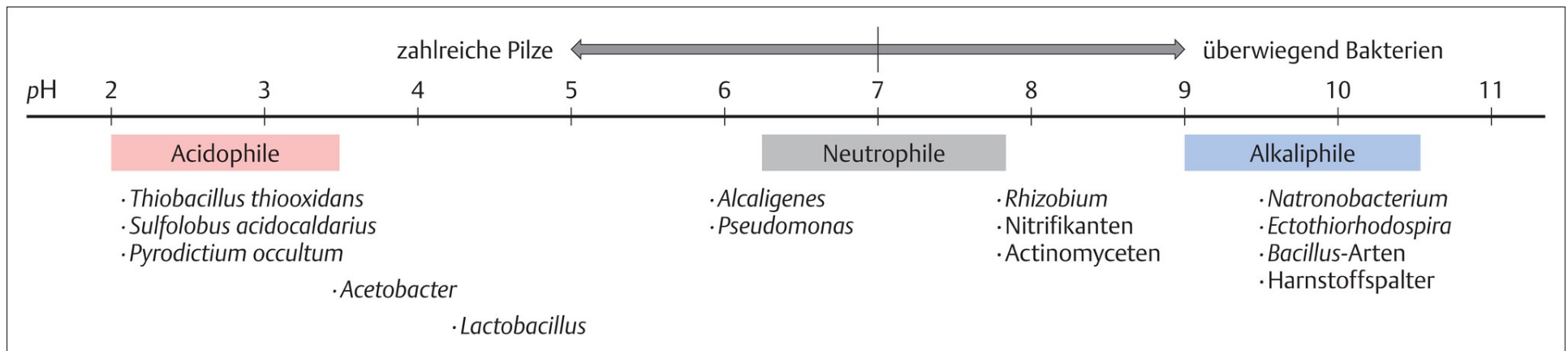




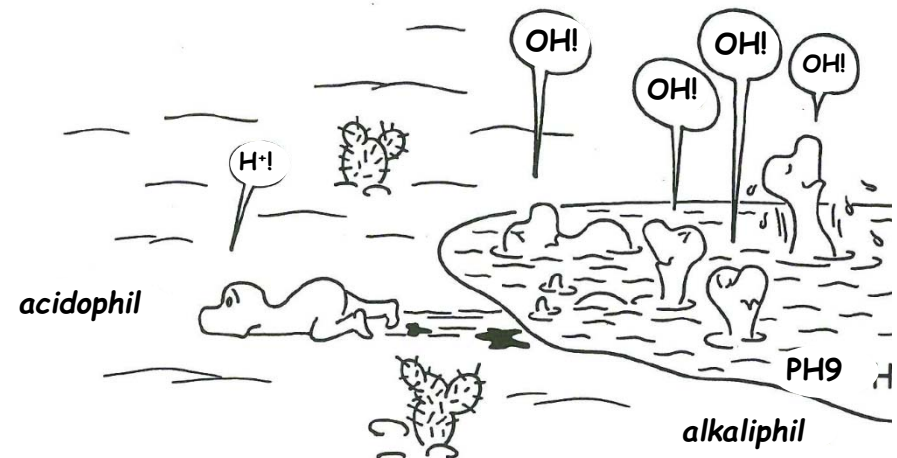
Kazem Kashefi und Derek Lovley,
Science, 301:934 (2003)

Archaea strain 121 – *Geogemma barossi*

Mikroorganismen besiedeln vielfältigste Habitate



- Ansäuern von Lebensmitteln verringert Bakterienbefall
- Pilze wachsen bei geringen pH Werten gut



Wassergehalt und osmotischer Wert

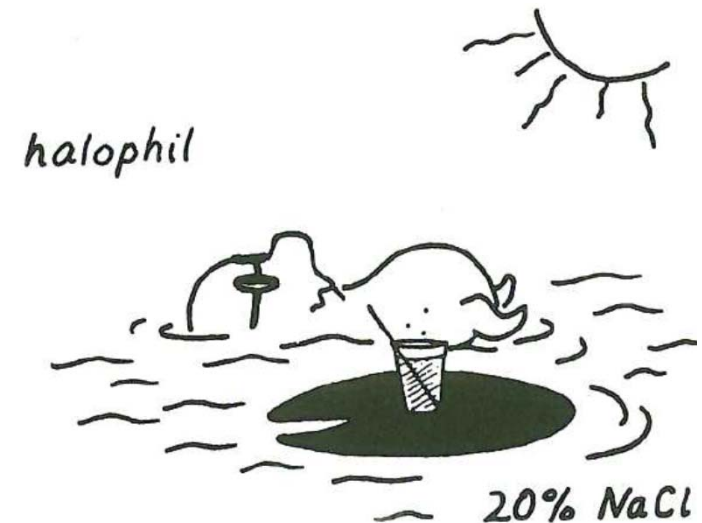
$$a_w = \frac{\text{Konzentration } H_2O \text{ i.d. Gasphase (Nährlösung)}}{\text{Konzentration } H_2O \text{ i.d. Gasphase (reines } H_2O)}$$

a_w = Wasseraktivität

□ a_w reines Wasser	= 1,0
menschliches Blut	= 0,995
Meerwasser	= 0,98
gesalzener Fisch	= 0,75
Trockenfutter	= 0,7

- Bakterien haben unterschiedliche Ansprüche an Wassergehalt: 0,6 bis 0,998
Saccharomyces rouxii: 0,6; *Aspergillus glaucus* \geq 0,8;
extrem halophile Archaeobakterien: 0,75

→ die meisten benötigen $a_w \geq 0,98$



Cornflakes	0,20
Cracker	0,30
Nudeln	0,50
Vollmilchpulver	0,60
Haferflocken	0,65
Nüsse	0,70
Magermilchpulver	0,70
Honig	0,75
Getreidemehl	0,75
Salami	0,78
Margarine	0,84
Obst, Gemüse (frisch)	0,97

Wasseraktivität einiger
Lebensmittel

=> einfaches
Konservierungsmittel

Quelle: Wikipedia

Was brauchen Mikroorganismen zum wachsen?



Zusammensetzung Zelle

Element **Anteil
Trockenmasse in %**

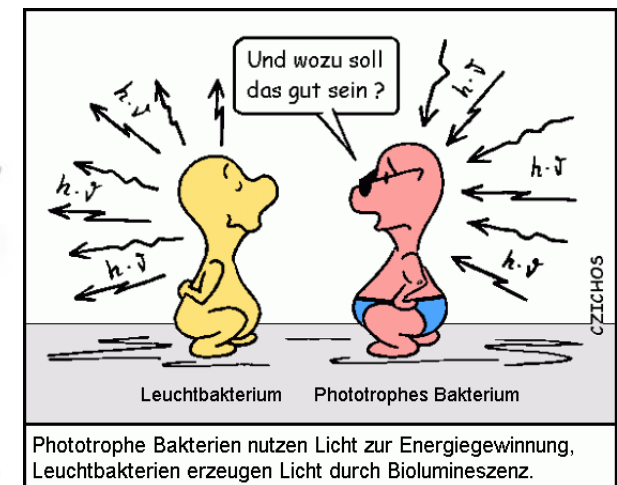
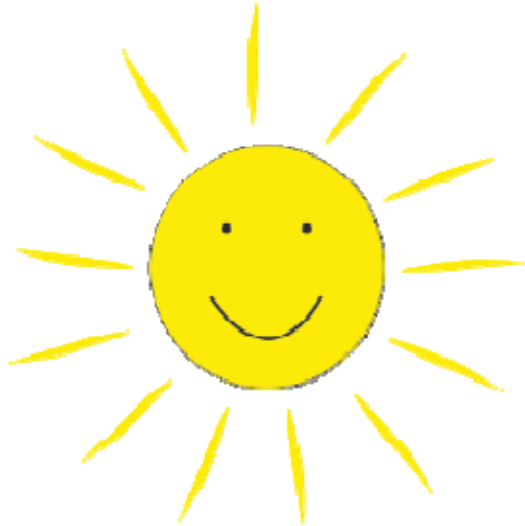
Kohlenstoff	50
Sauerstoff	21
Stickstoff	14
Wasserstoff	8
Phosphor	3
Schwefel	1
Kalium	1
Calcium	0,5
Magnesium	0,5
Chlor	0,5
Eisen	0,2
Alle anderen	0,3

Nährlösung

KH_2PO_4	0,5 g
NH_4Cl	1,0 g
$\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	0,2 g
$\text{FeSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	0,01g
$\text{CaCl}_2 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$	0,01 g
Glukose	5,0 g
Wasser	1000 ml
Spurenelemente	1 ml

Energiequellen

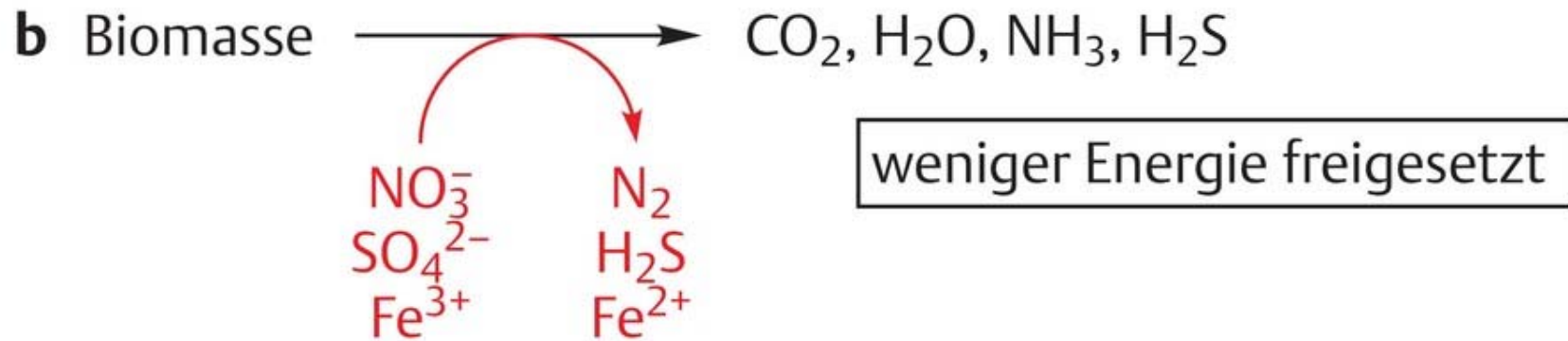
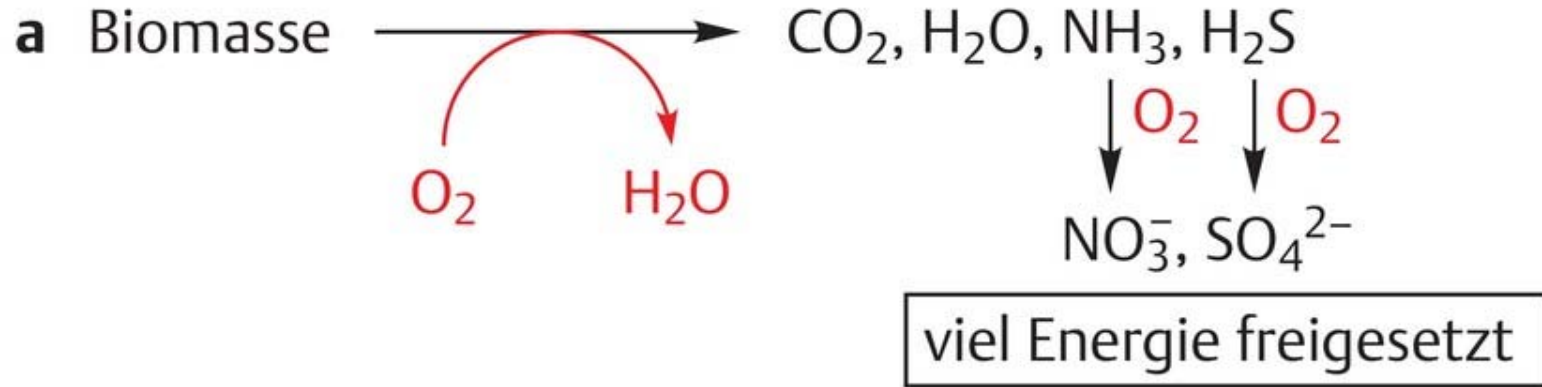
- Um aus Nährstoffen Biomasse aufzubauen, benötigen die Zellen Energie.
- Diese können Mikroorganismen entweder aus elektromagnetischer Strahlung (Licht) oder aus der freien Energieänderung chemischer Reaktionen beziehen
- Diese Energie wird in der Zelle in Form von ATP gespeichert

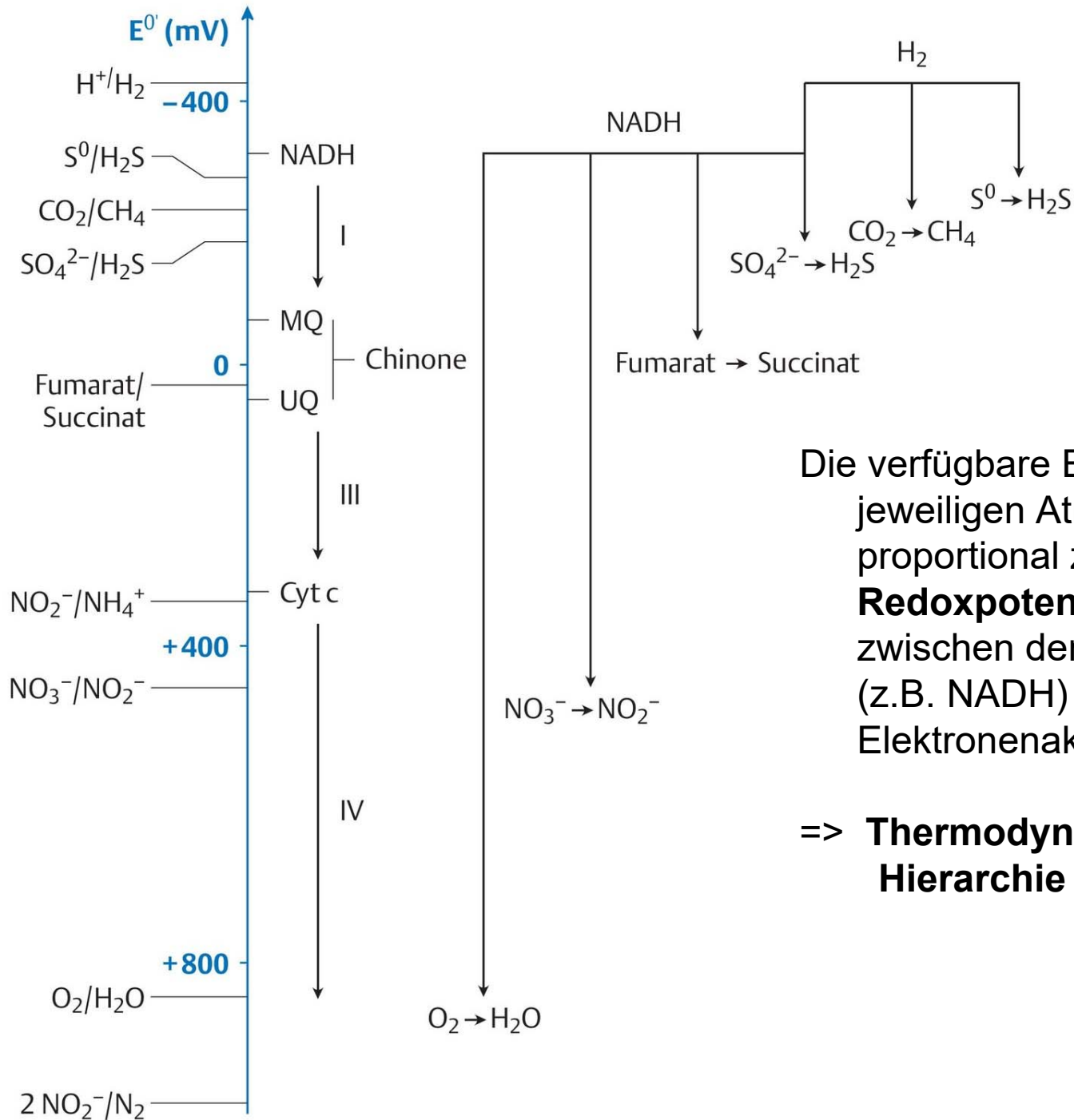


Energiestoffwechsel

- Im Energiestoffwechsel werden Elektronen von einem Donor (wird oxidiert) zu einem Akzeptormolekül (wird reduziert) transferiert.
- Dies bezeichnet man als Redoxreaktionen bzw. Redoxkette, wenn viele Redoxschritte durchlaufen werden.
- Am Ende der Redoxkette müssen die Elektronen auf einen Endakzeptor außerhalb der Zelle übertragen werden.
- Das nennt man Atmung
- Bei der aeroben Atmung wird O_2 reduziert, bei der anaeroben Atmung andere anorganische Verbindungen, z.B. Fe^{3+}
- Wenn die Elektronen nicht abgegeben werden können, kommt es zu einem Elektronenstau und der Energiestoffwechsel und somit der Aufbau von ATP kommen zum Erliegen.

Energiestoffwechsel





Die verfügbare Energie aus dem jeweiligen Atmungsprozess ist proportional zur **Redoxpotenzialdifferenz** zwischen dem Elektronendonator (z.B. NADH) und dem jeweiligen Elektronenakzeptor

=> **Thermodynamische Hierarchie**

Rhodopseudomonas palustris – die “eier-legende Wollmilchsau”

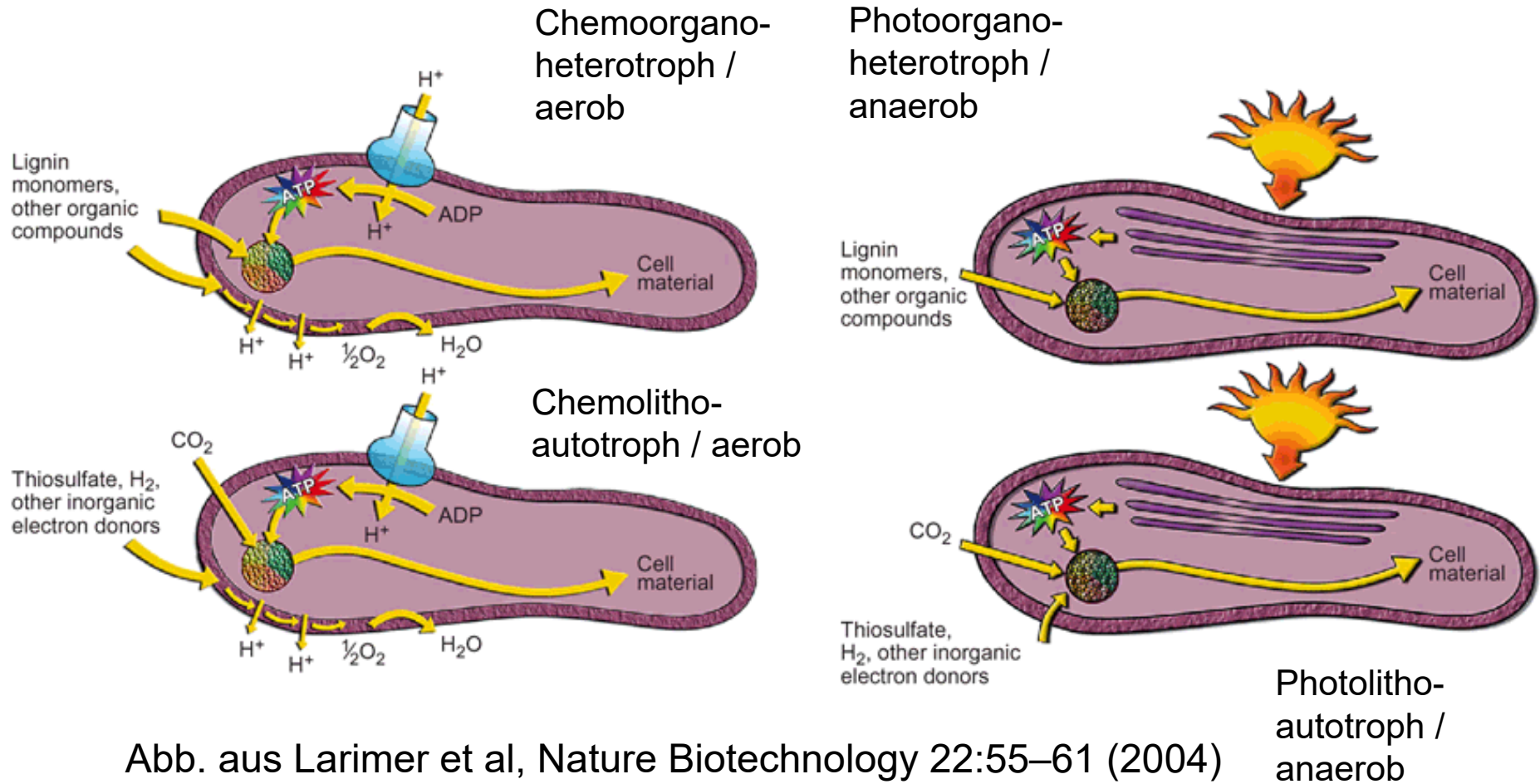
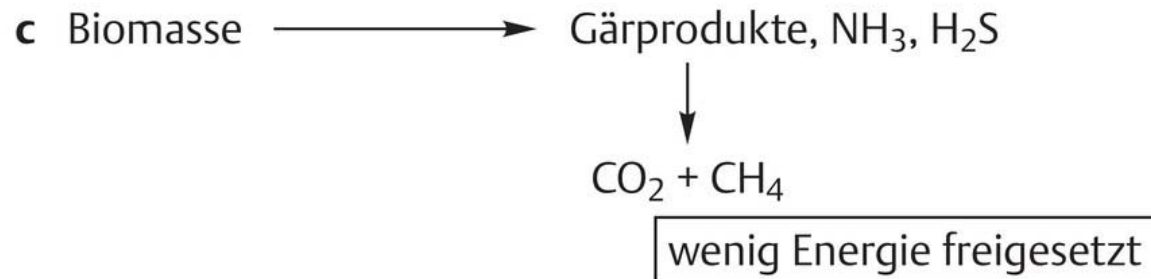
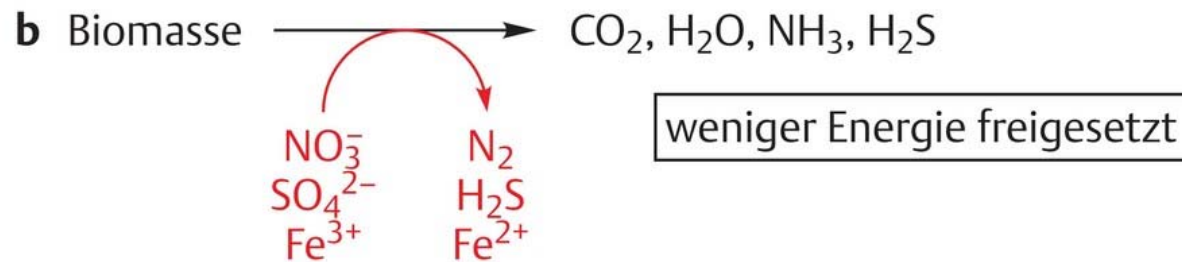
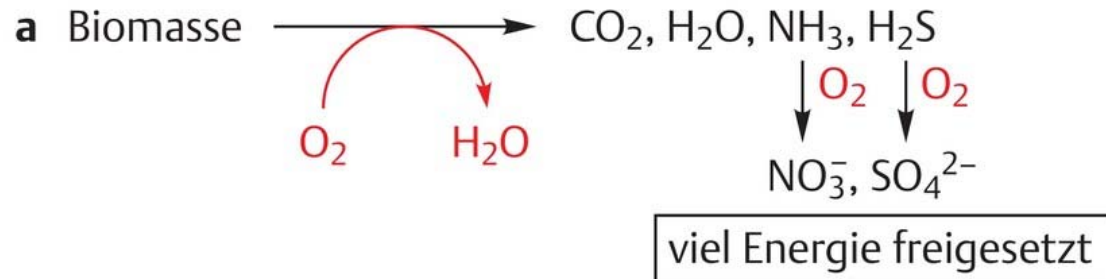


Abb. aus Larimer et al, Nature Biotechnology 22:55–61 (2004)
doi:10.1038/nbt923

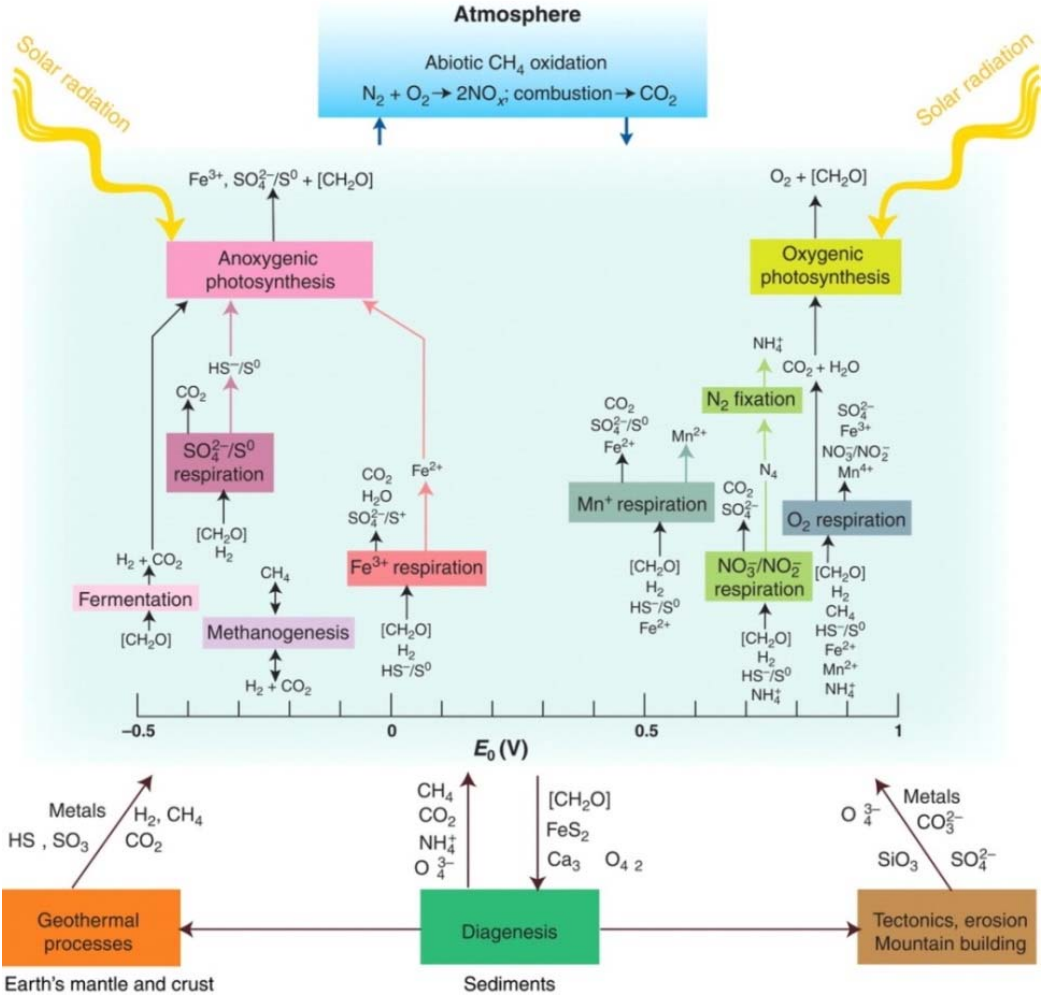
- Wenn **kein externer Elektronenakzeptor** für die Oxidation von organischem Substrat zur Verfügung steht, spricht man von **Gärung**
- Gärungen finden in der Abwesenheit von Sauerstoff statt.
- Um die Elektronenbilanz zu schließen, müssen diese auf interne, oxidierte Zwischenprodukte übertragen werden, die dann ausgeschieden werden
- So entstehen die typischen Gärprodukte, zB Ethanol oder Essigsäure.
- Vor allem wichtig für die Lebensmittelindustrie!

Energiestoffwechsel



**Diese Redoxreaktionen des mikrobiellen
Stoffwechsels sind die Grundlage für die
globalen Stoffkreisläufe**

Biosphären-Modell mit den Haupt-input und -output Strömen



Geochemische (abiotische) Transformationen

Mikrobiell katalysierte Transformationen

Geochemische (abiotische) Transformationen

Falkowski, P *et al.* **Science**, 320, 1034 (2008)

Biosphären-Modell mit den Haupt-input und -output Strömen

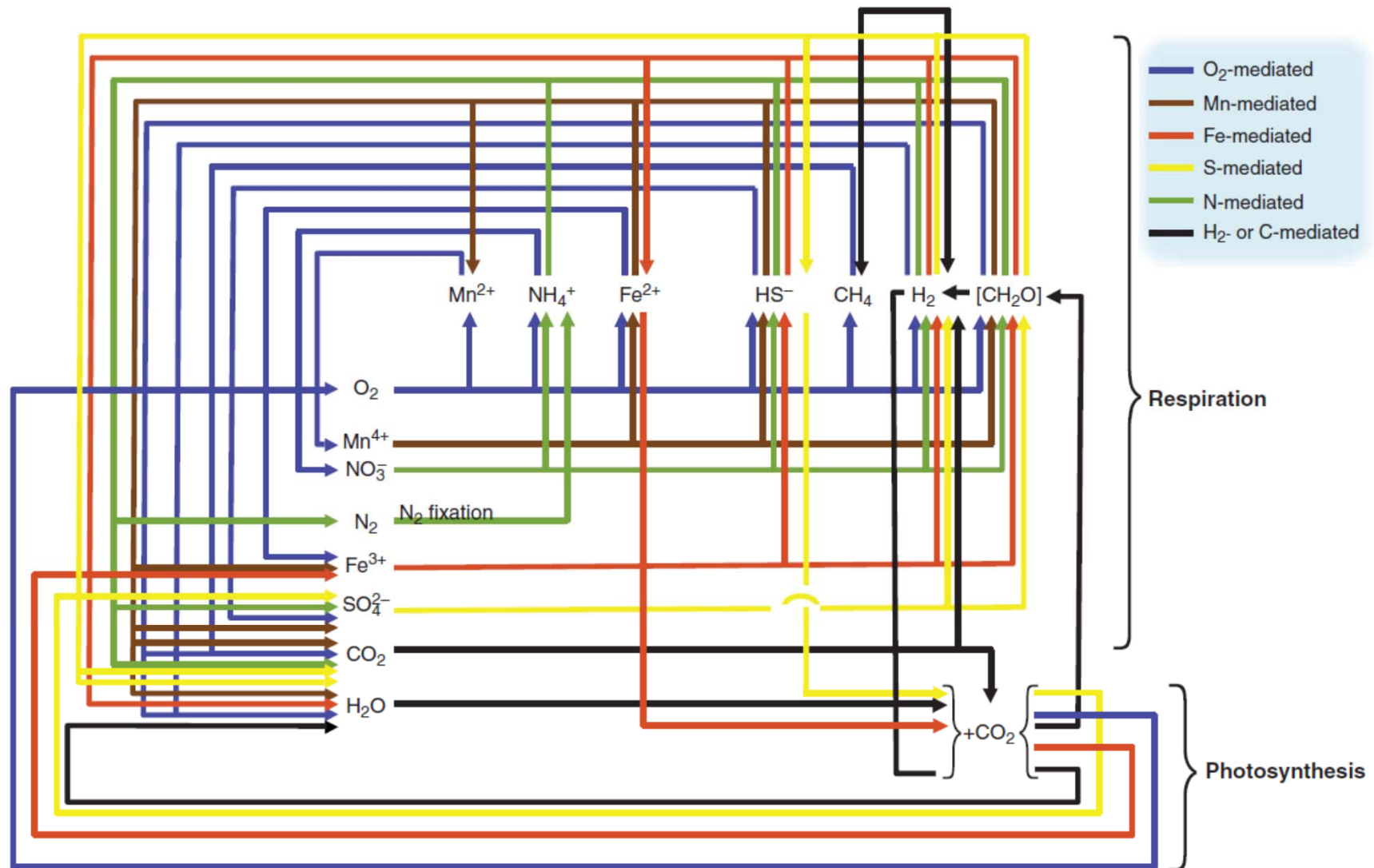
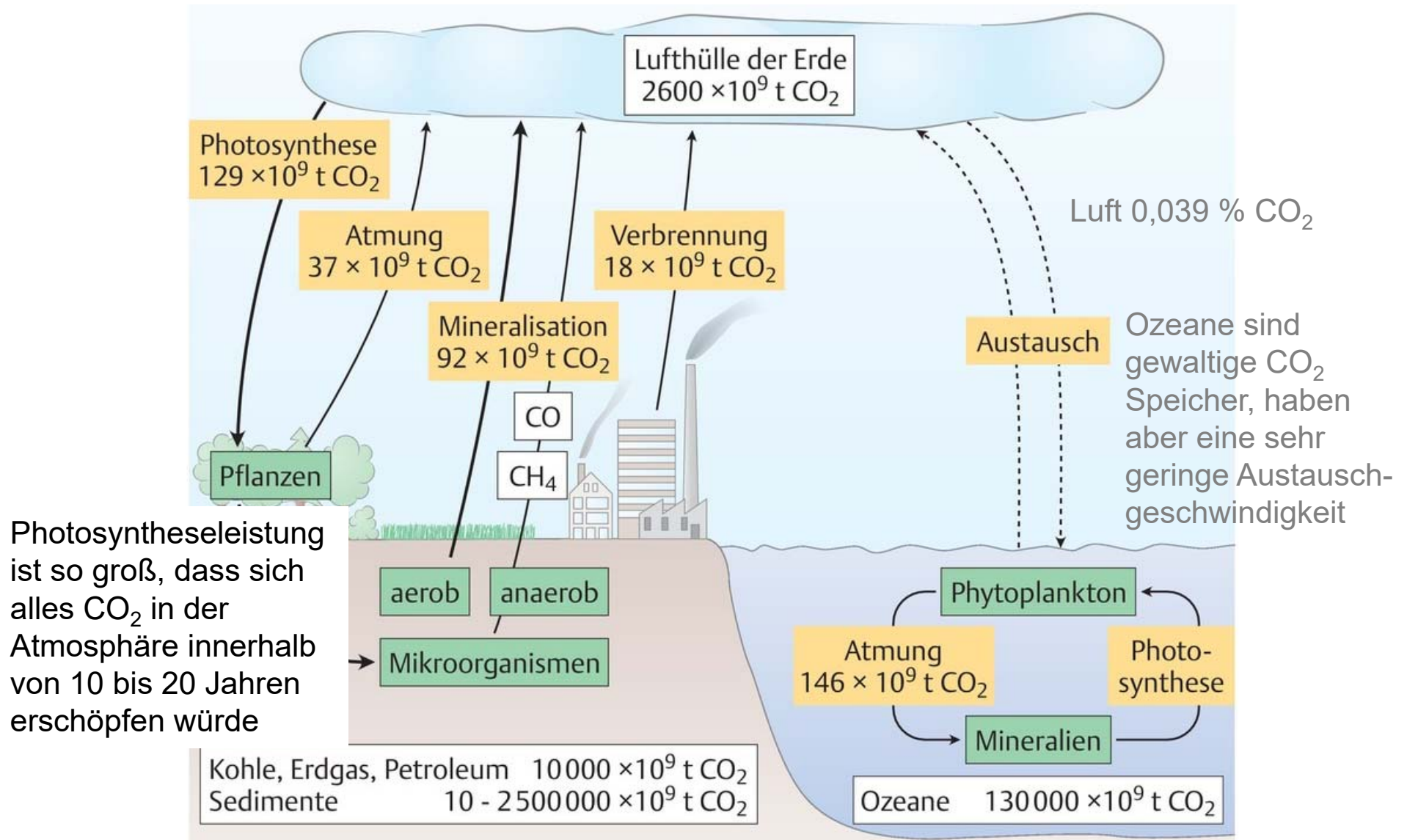
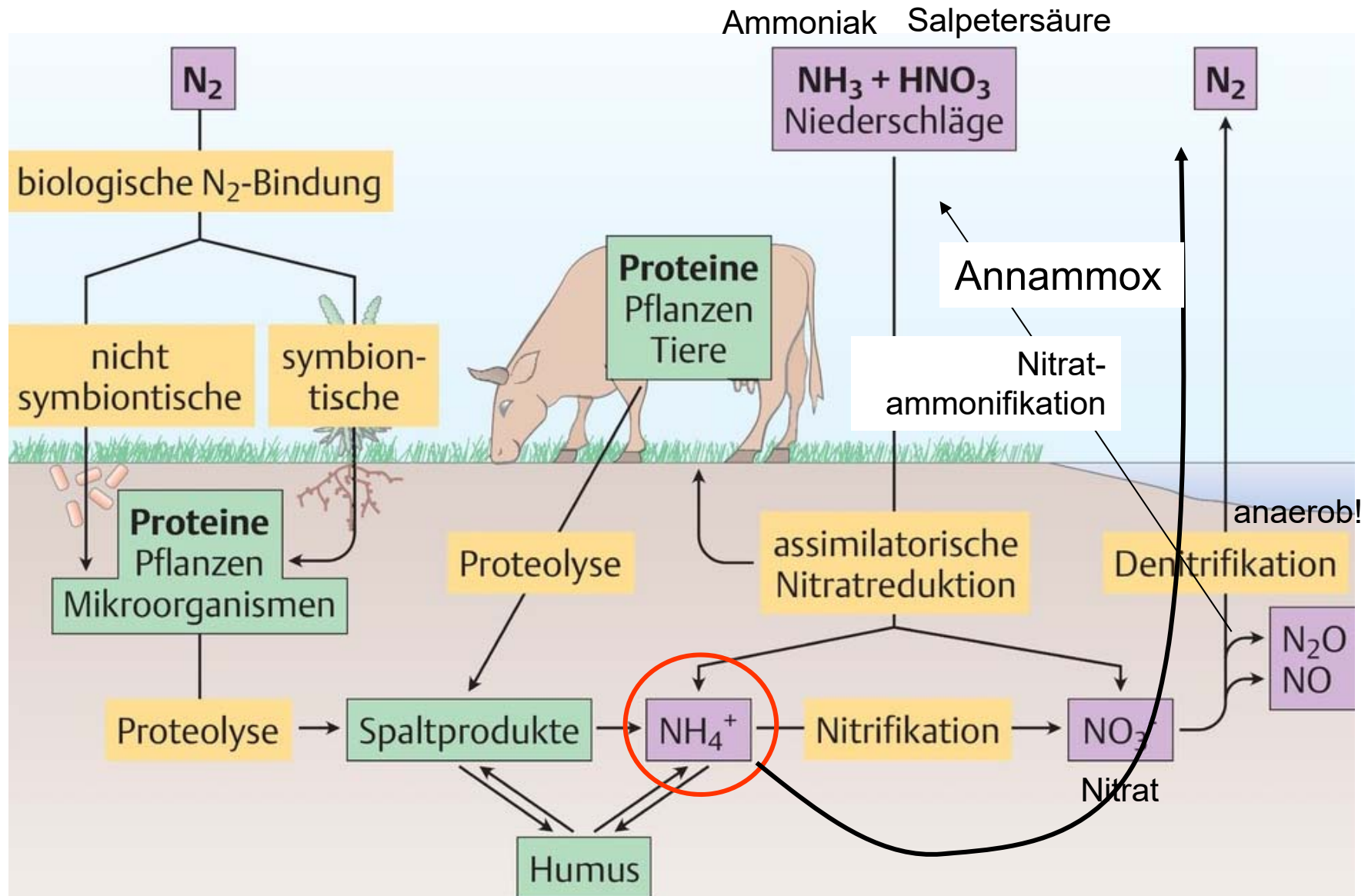


Fig. 2. A schematic diagram depicting a global, interconnected network of the biologically mediated cycles for hydrogen, carbon, nitrogen, oxygen, sulfur, and iron. A large portion of these microbially mediated processes are associated only with anaerobic habitats.

Stoffwechselfvielfalt: Beispiel C-Kreislauf

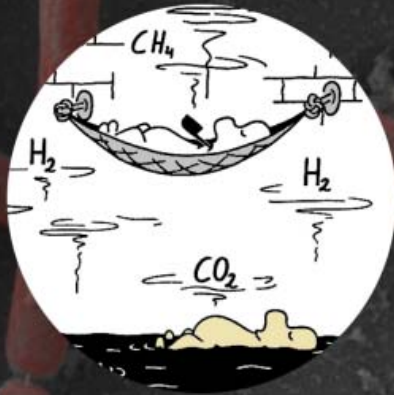


Stoffwechselvielfalt: Beispiel N-Kreislauf

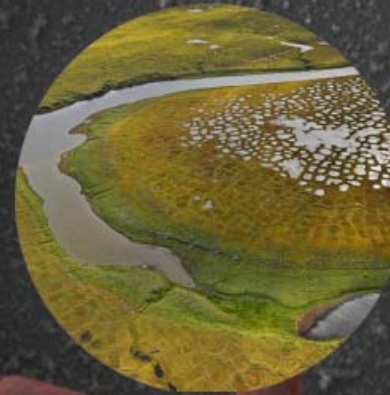


Ein Beispiel für ein Archaeum:

Methanothermobacter • Mikrobe des Jahres 2021



sorgt in Kläranlagen
für sauberes
Trinkwasser



signalisiert den Klima-
wandel in Dauerfrost-
böden, Reisfeldern und
Massentierhaltung



produziert grünes Methan,
nutzbar als Energiespeicher
und Biogas

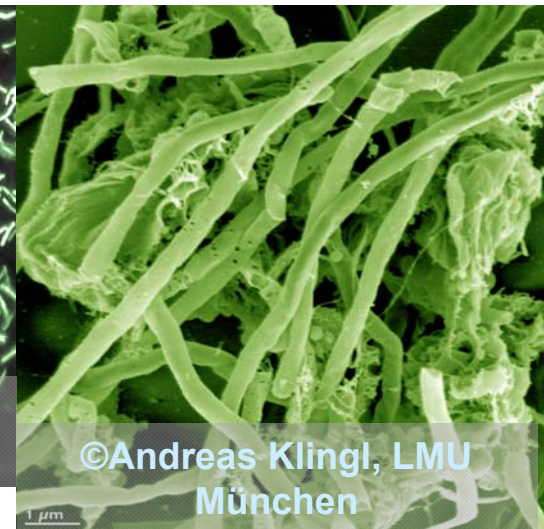
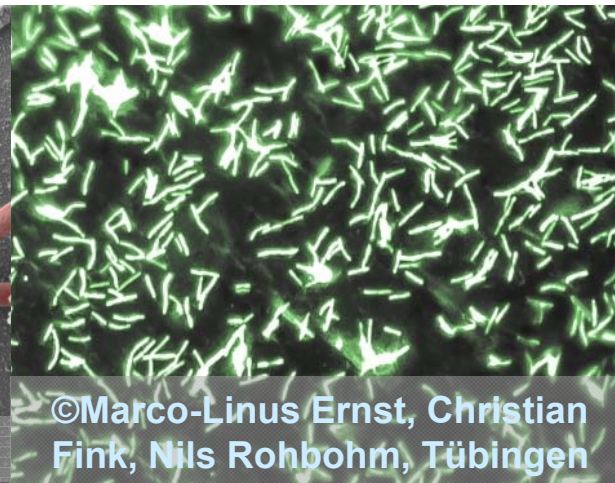
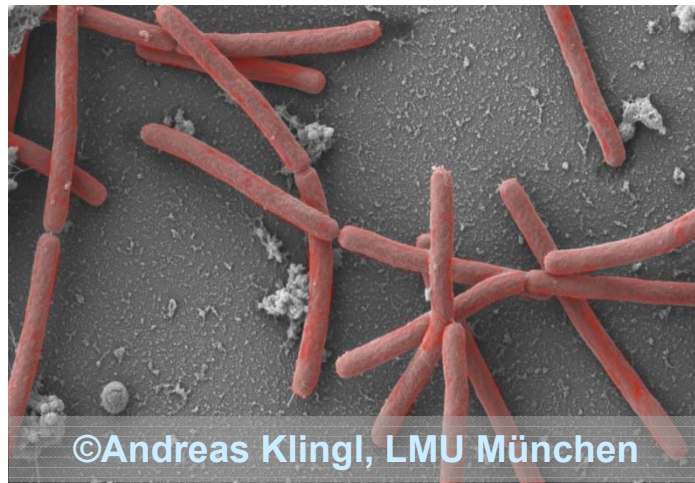
<http://mikrobe-des-jahres.de>

Fotos: Czichos, Electrochaea, Bernhard Edmaier, Andreas Klingl

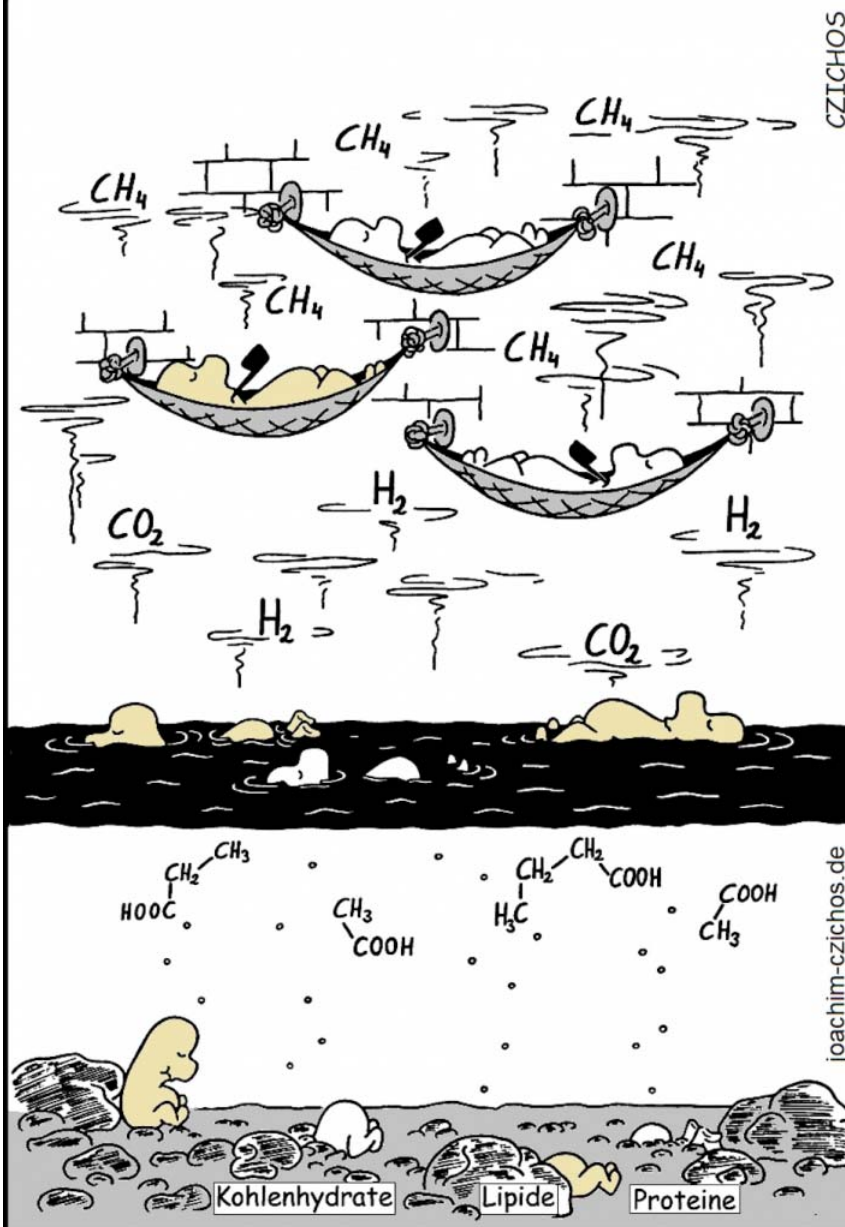


Methanothermobacter: Steckbrief

- Entdeckt 1972 im Klärschlamm
- Thermophil; Temperaturoptimum bei 65 °C
- Strikt anaerob; Lebensräume Faulschlamm, Sedimente, Feuchtgebiete, nachgewiesen im Darmmikrobiom von Säugetieren und Menschen
- Gehört zu den Archaeen
- Steht am Ende des anaeroben Stoffabbaus (-> V10!)
- Ist ein **methanogener Organismus** und produziert CH_4 aus CO_2 und H_2



Im Faulturm



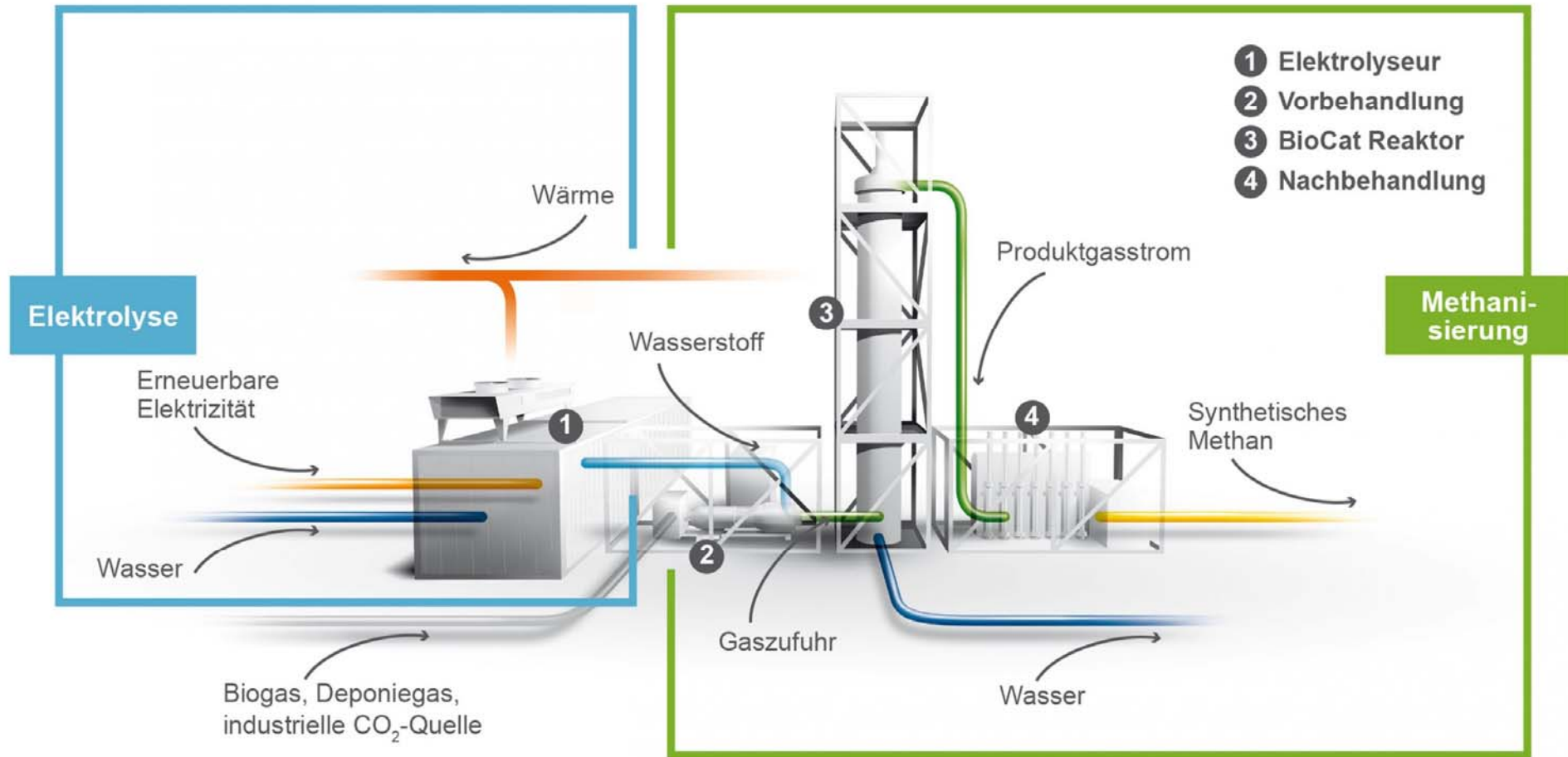
Im Faulturm einer Kläranlage produzieren faule Mikroben Faulgase aus dem Faulschlamm.

- Methanothermobacter wächst zu erstaunlich hohen Zellkonzentrationen.
- Produziert „grünes“ Methan im industriellen Maßstab
- Konzept Power-to-Gas

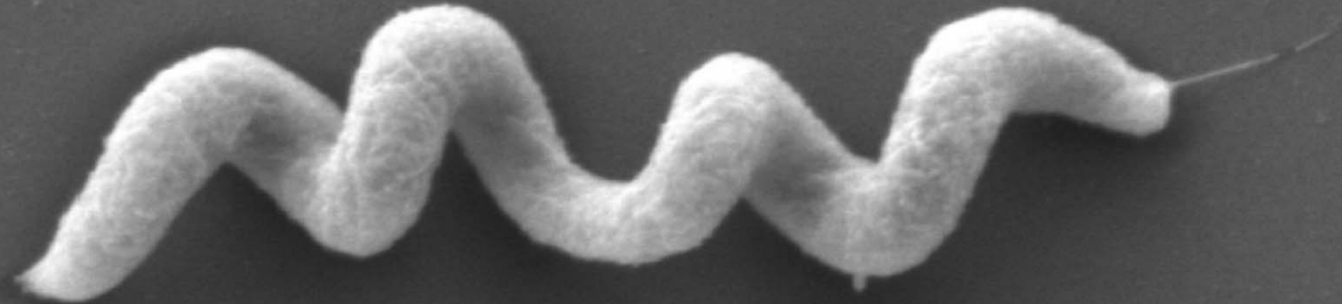
<https://www.electrochaea.com/>



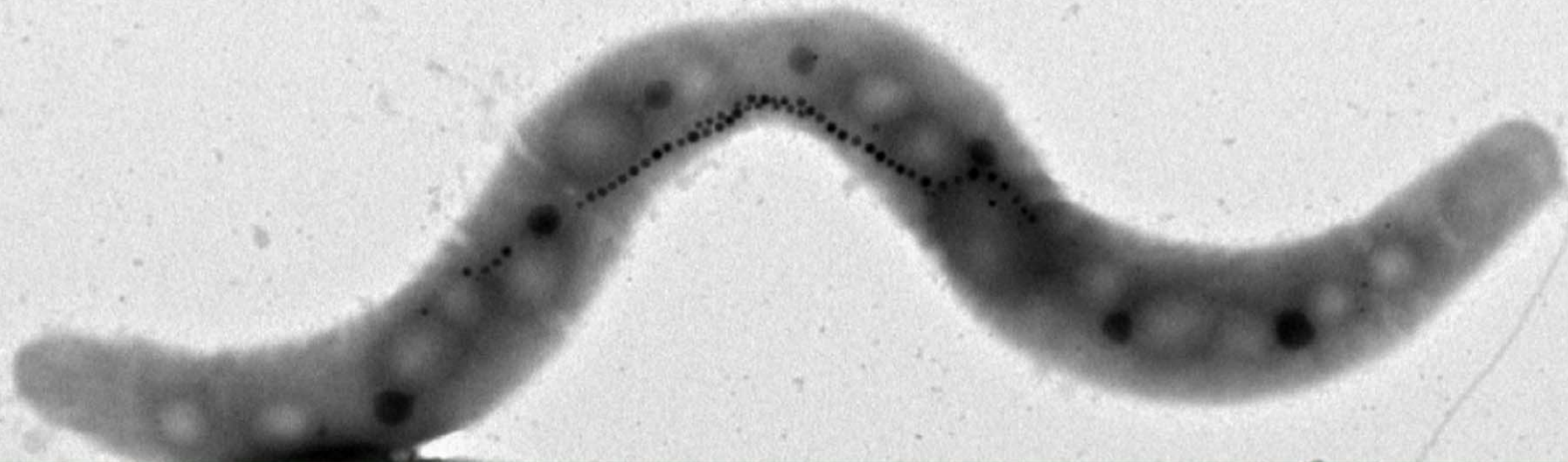
Electrochaegas BioCat Methanisierungsanlage



Mikrobe des Jahres 2019



Magnetospirillum



Mikrobe des Jahres

6

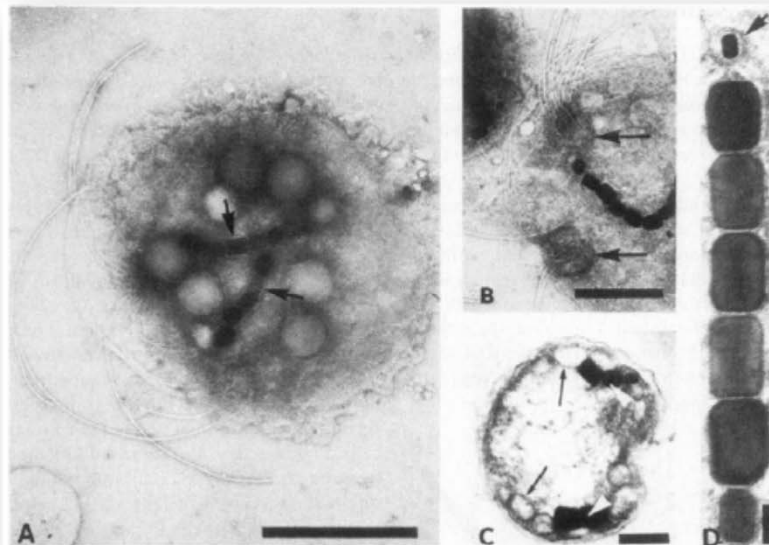
Entdeckung der magnetotaktischen Bakterien

Salvatore Bellini (1963) – Erste Beobachtung der Magnetotaxis bereits 1958
(Publikationen ohne internationale Verbreitung)

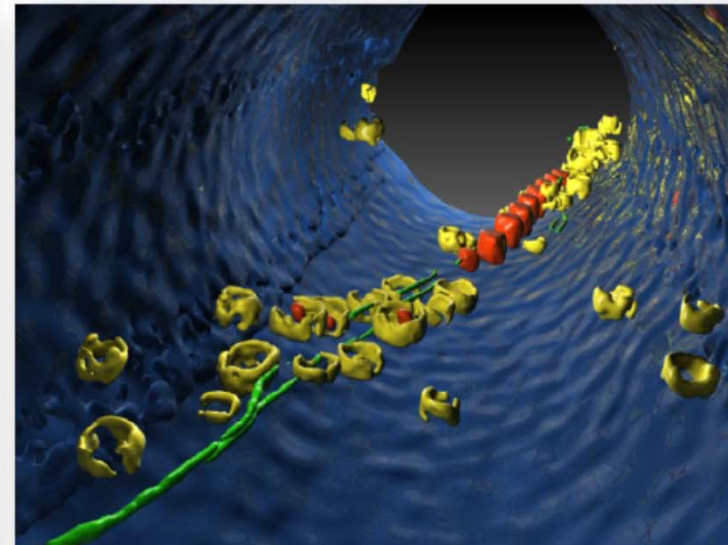
Richard Blakemore (1975) – Wiederentdeckung während einer Sommerschule

Erstbeschreibung: ***Aquaspirillum magnetotacticum (Magnetospirillum)***

Modellorganismus: ***Magnetospirillum gryphiswaldense***

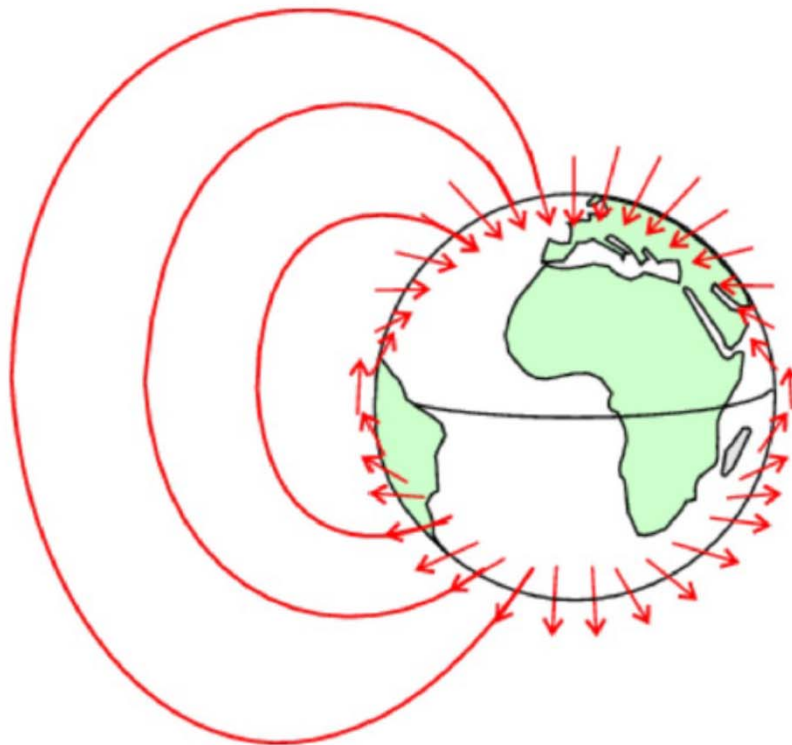


Blakemore (1975) Science 190: 377-379



Scheffel et al. (2006) Nature 440: 110-114

Was passiert, wenn Bakterien dem geomagnetischen Feld folgen?



Magnetotaktische Bakterien zieht es zum Grund stehender Gewässer

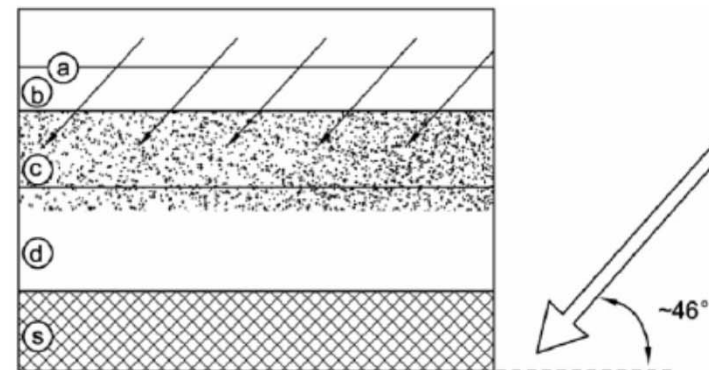
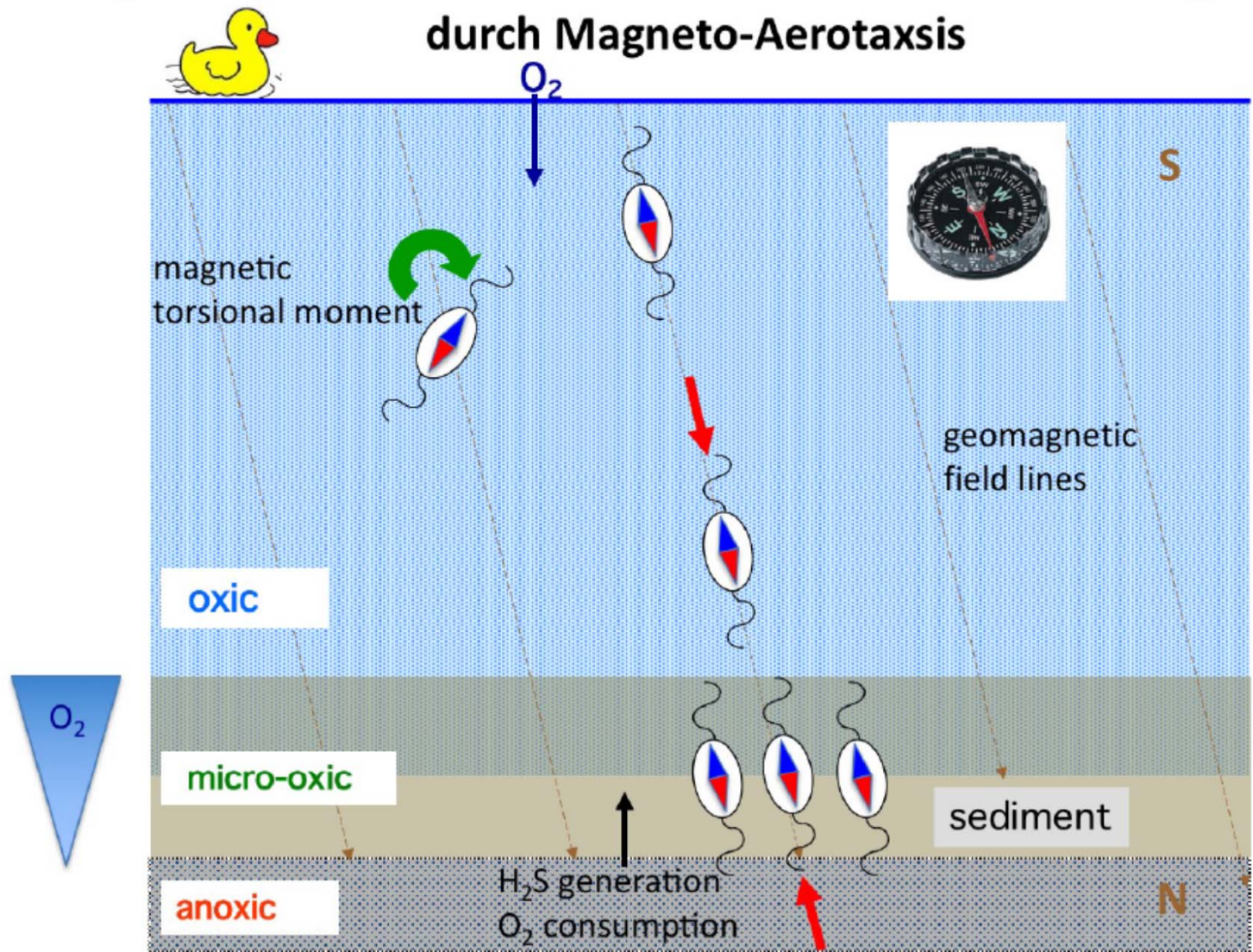


Fig.1 a) surface of the pool of water; b) oxygenated layer; c) transitional layer from high oxygen concentration to the low oxygen concentration; d) low oxygen concentration to anoxic layer; s) sediment

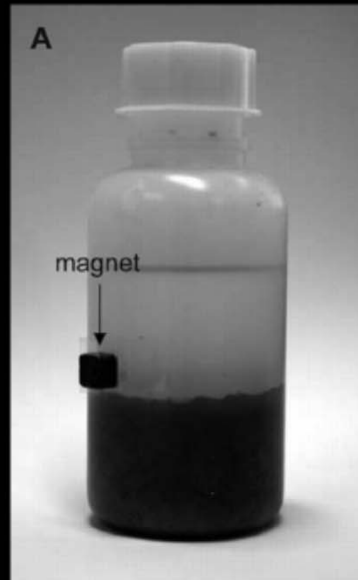
Bellini (1963) / Bellini (2009) Chin. J. Oceanol. Limnol. 27, 6-12

Magnetospirillum auf der Suche nach mikroaerober Umgebung durch Magneto-Aerotaxis



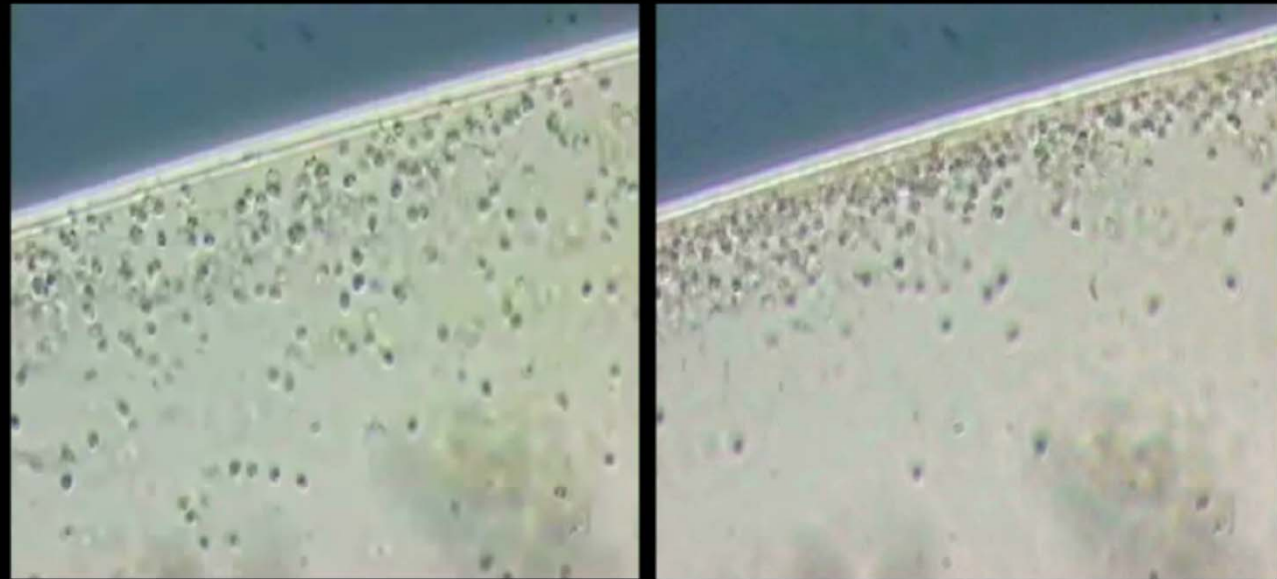
Magnetotaktische Bakterien lassen sich aus dem sauerstoffarmen Sediment von Teichen und Seen leicht anreichern und beobachten

Sediment und Teichwasser



Anreicherung mit Magnet

Wassertropfen aus Magnetnähe der Schlammprobe im Mikroskop

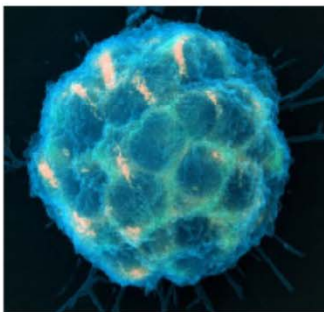
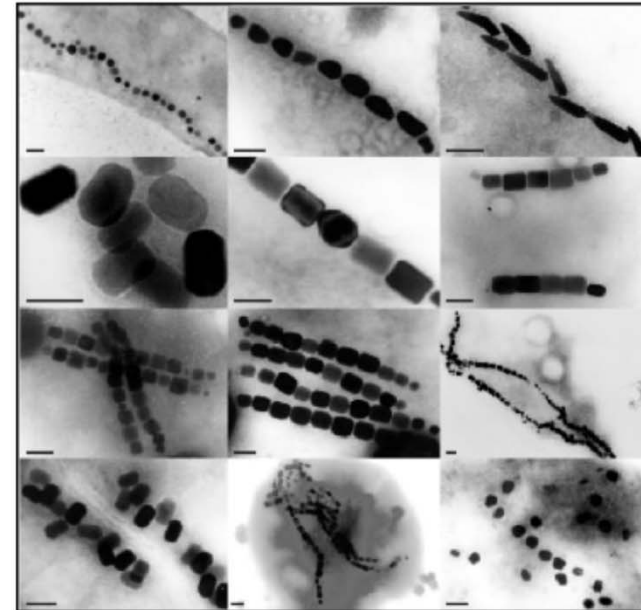
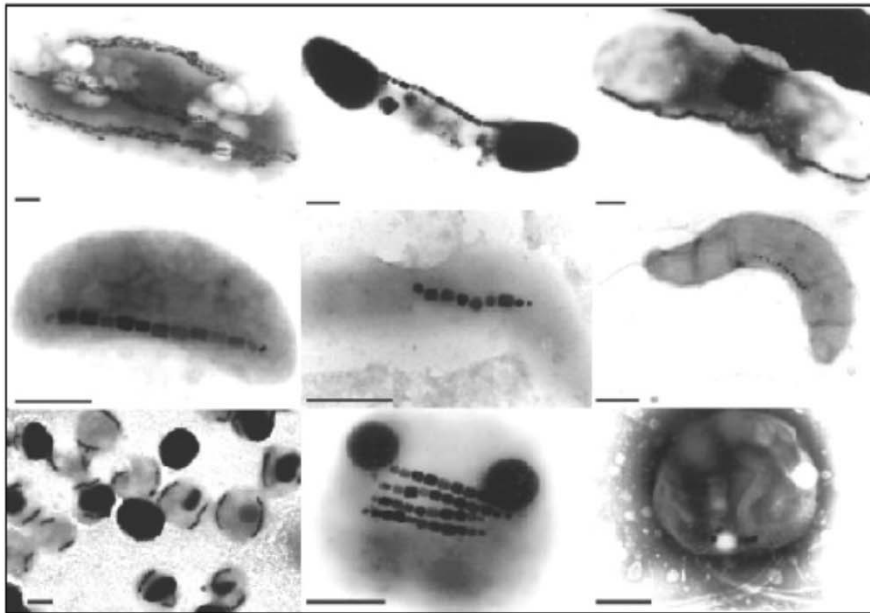


Magnetotaktische Bakterien ohne und mit Magnet am oberen Bildrand

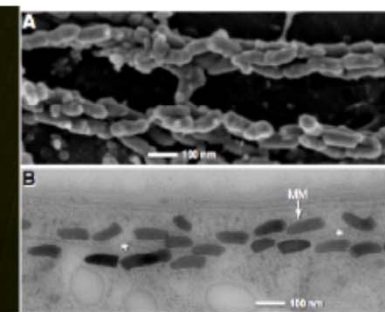
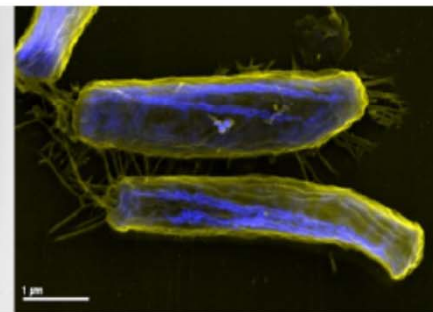
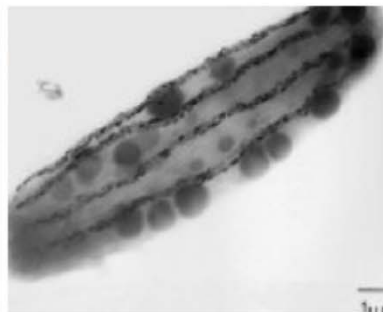


Mikrobe des Jahres

Magnetotaktische Bakterien sind morphologisch divers

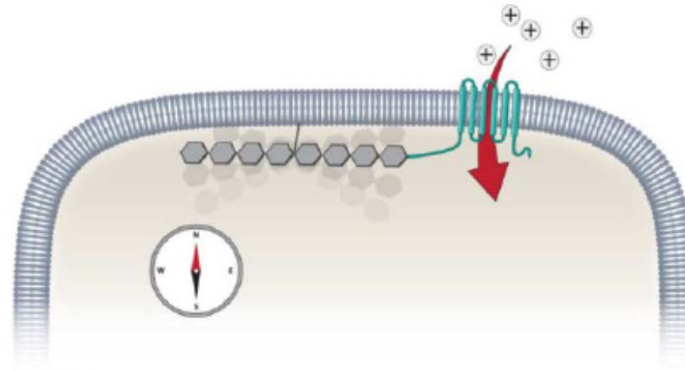


multizellulär



Riesenstäbchen mit ≈ 1000 Magnetosomen

Magnetospirillum als Modell für magnetische Orientierung der Tiere



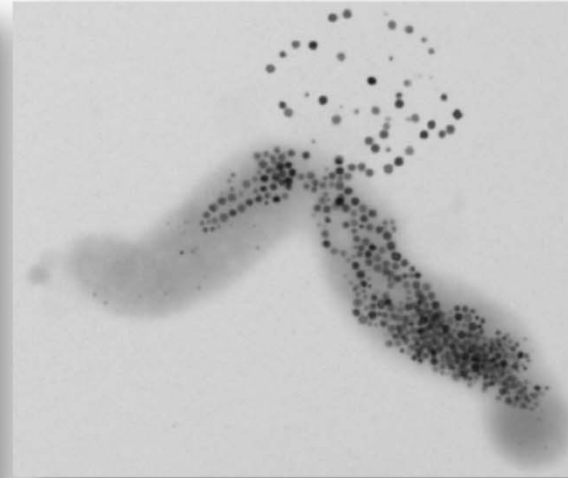
Nordmann et al. (2017)
PLoS Biol 15: e2003234



Gewinnung von Magnetitkristallen für die Biotechnologie



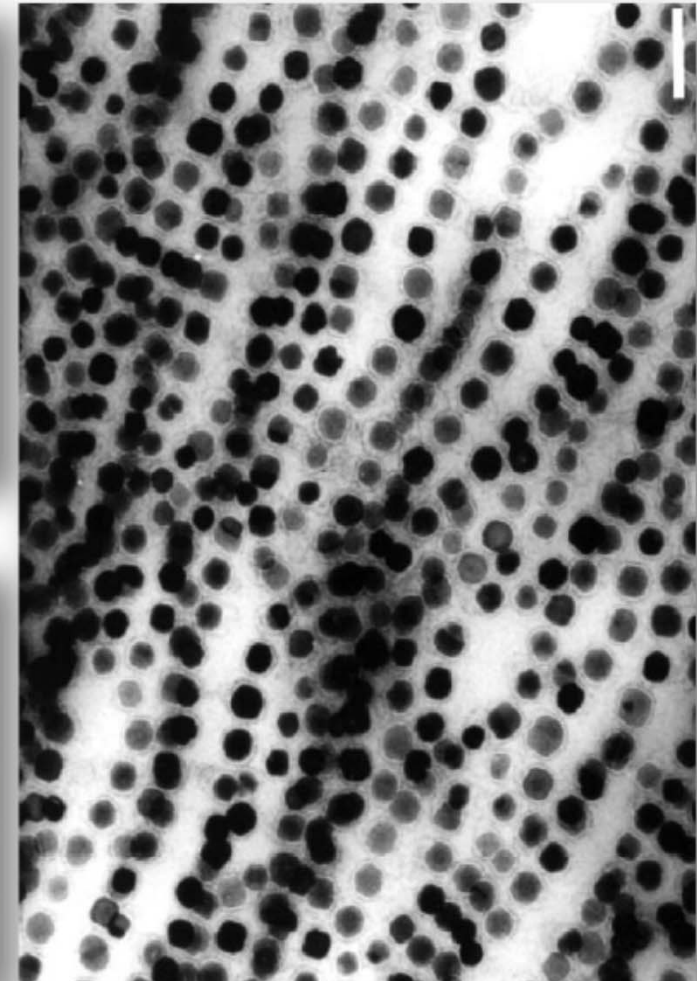
Oxystat-Fermenter



Magnetit-Produzent



Magnetit-Suspension



Isolierte Magnetosomen-Ketten

Teil 2:

Gärung => wichtig für Lebensmittel



Inhalt

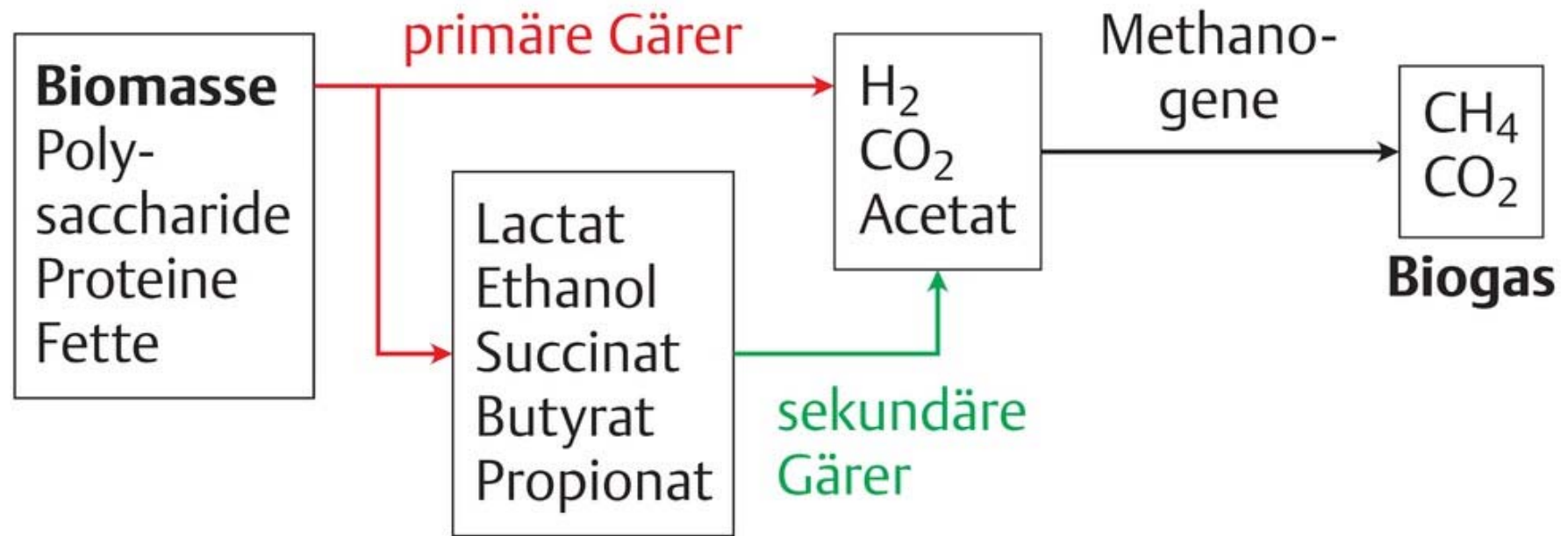
- Allgemeine Infos über die Gärung
- Alkoholische Gärung
- > Special Feature Mikrobe des Jahres 2022

- Milchsäuregärung
- Gemischte Säure Gärung
- Buttersäure / Lösungsmittel Gärung

Biotechnologische Bedeutung von Gärungen

- Gärende Mikroorganismen werden seit Jahrtausenden zur **Veredlung und Konservierung von Nahrungsmitteln** genutzt.
- z.B.: Bier, Wein, Joghurt, Käse und anderen Milchprodukte, Brot, Sauerkraut oder Silagefutter
- Die meisten klassischen Prozesse in der Lebensmitteltechnologie werden durch gärende Mikroorganismen durchgeführt.
- Die wichtigsten Organismen sind dabei insbesondere Hefen und Milchsäurebakterien.
- „**Fermentation**“ = Gärung. Wird in der Biotechnologie allerdings häufig generell als Begriff für die Umsetzung von Stoffen mit Biokatalysatoren verwendet.

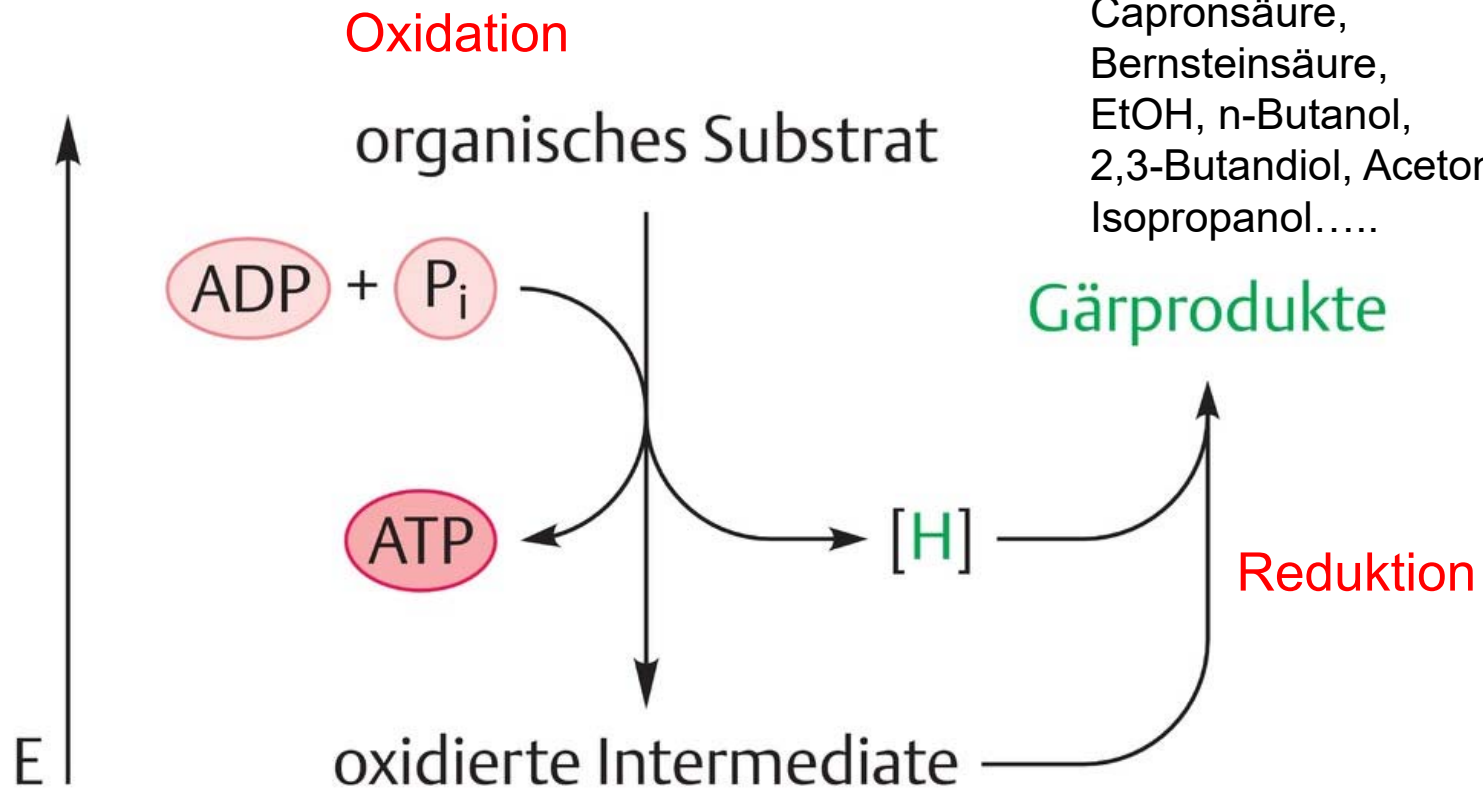
Prinzipien der Gärung



© Allgemeine Mikrobiologie; Thieme Verlag

Regeneration der Redox-Carrier

H₂, CO₂,
 Milchsäure,
 Ameisensäure,
 Essigsäure,
 Propionsäure,
 Buttersäure,
 Capronsäure,
 Bernsteinsäure,
 EtOH, n-Butanol,
 2,3-Butandiol, Aceton,
 Isopropanol.....



zB: Pyruvat, Acetaldehyd, Acetyl-CoA, Fumarat oder Acetoacetyl-CoA

Alkoholische Gärung



Einige bekannte und weniger bekannte Dinge im Zusammenhang mit alkoholischer Gärung....

Die Londoner Bier-Überschwemmung

- 17. Oktober 1814
- In der Meux and Company Brauerei platzte ein Bottich mit über 610.000 l Bier
- Kettenreaktion lies weitere Bottiche leckschlagen
- Mehr als 1.470.000 l Bier wurden in die Straße(n) gespült
- Mehrere Häuser stürzten ein
- Es gab einige Tote

<https://www.facebook.com/Kurioses.aus.frueheren.Zeiten/videos/431836097273614/>

Etwas zum schmunzeln... Bier macht schön! 😊

<https://www.youtube.com/watch?v=8OWGfHXd-gM>

Auszüge aus der ältesten bekannten Bierschankordnung (Codex Hammurapi, 1700 v.Chr.)

...Die Wirtin, die sich ihr Bier nicht in Gerste, sondern in Silber bezahlen lässt, oder die minderwertiges Bier ausschenkt, wird ertränkt.

... Eine Priesterin, die ein Bierhaus aufsucht oder gar ein solches eröffnet, wird verbrannt.

... Die Wirtin, die in ihrer Gaststätte politische oder staatsgefährdende Diskussionen duldet, ohne die Gäste der Obrigkeit auszuliefern, wird getötet.

... Bierpanscher werden in ihren Fässern ertränkt oder so lange mit Bier vollgegossen, bis sie ersticken.



Mikrobe des Jahres 2022

Saccharomyces cerevisiae

Christian Jogler, FSU Jena

SEM: Mogana Das Murtey and Patchamuthu Ramasamy

ZENTRUM FÜR
UMWELTFORSCHUNG
UFZ



Saccharomyces cerevisiae

Etwa 3100 v. Chr.

Abydos necropolis



UMWELTFORSCHUNG
UFZ



Saccharomyces cerevisiae

Bayerisches Reinheitsgebot 1516

“Ganz besonders wollen wir, daß fort hin allenthalben in unseren Städten und Märkten und auf dem Lande zu keinem Bier mehr Stücke als allein **Gersten, Hopfen und Wasser** verwendet und gebraucht werden sollen.”



Saccharomyces cerevisiae

The 'everyday' microbe





Saccharomyces cerevisiae

Life with 6000 Genes

A. Goffeau,* B. G. Barrell, H. Bussey, R. W. Davis, B. Dujon, H. Feldmann, F. Galibert, J. D. Hoheisel, C. Jacq, M. Johnston, E. J. Louis, H. W. Mewes, Y. Murakami, P. Philippsen, H. Tettelin, S. G. Oliver

The genome of the yeast *Saccharomyces cerevisiae* has been completely sequenced through a worldwide collaboration. The sequence of 12,068 kilobases defines 5885 potential protein-encoding genes, approximately 140 genes specifying ribosomal RNA, 40 genes for small nuclear RNA molecules, and 275 transfer RNA genes. In addition, the

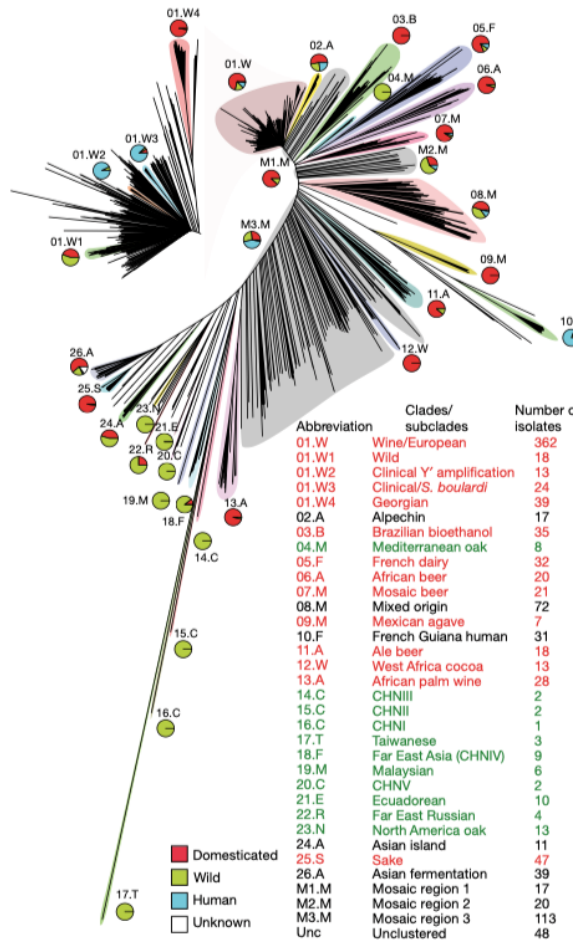
SCIENCE • VOL. 274 • 25 OCTOBER 1996

OLTZ
ZENTRUM FÜR
UMWELTFORSCHUNG
UFZ

Saccharomyces cerevisiae

Genome evolution across 1,011 *Saccharomyces cerevisiae* isolates

Jackson Peter^{1,6}, Matteo De Chiara^{2,6}, Anne Friedrich¹, Jia-Xing Yue², David Pflieger¹, Anders Bergström², Anastasie Sigwalt¹, Benjamin Barre², Kelle Freel¹, Agnès Llored², Corinne Cruaud³, Karine Labadie³, Jean-Marc Aury³, Benjamin Istace³, Kevin Lebrigand⁴, Pascal Barbry⁴, Stefan Engelen³, Arnaud Lemainque³, Patrick Wincker^{3,5,7}, Gianni Liti^{2,7*} & Joseph Schacherer^{1,7*}



Large-scale population genomic surveys are essential to explore the phenotypic diversity of natural populations. Here we report the whole-genome sequencing and phenotyping of 1,011 *Saccharomyces cerevisiae* isolates, which together provide an accurate evolutionary picture of the genomic variants that shape the species-wide phenotypic landscape of this yeast. Genomic analyses support a single 'out-of-China' origin for this species, followed by several independent domestication events. Although domesticated isolates exhibit high variation in ploidy, aneuploidy and genome content,

19 APRIL 2018 | VOL 556 | NATURE | 339



Saccharomyces cerevisiae

The 'famous' microbe

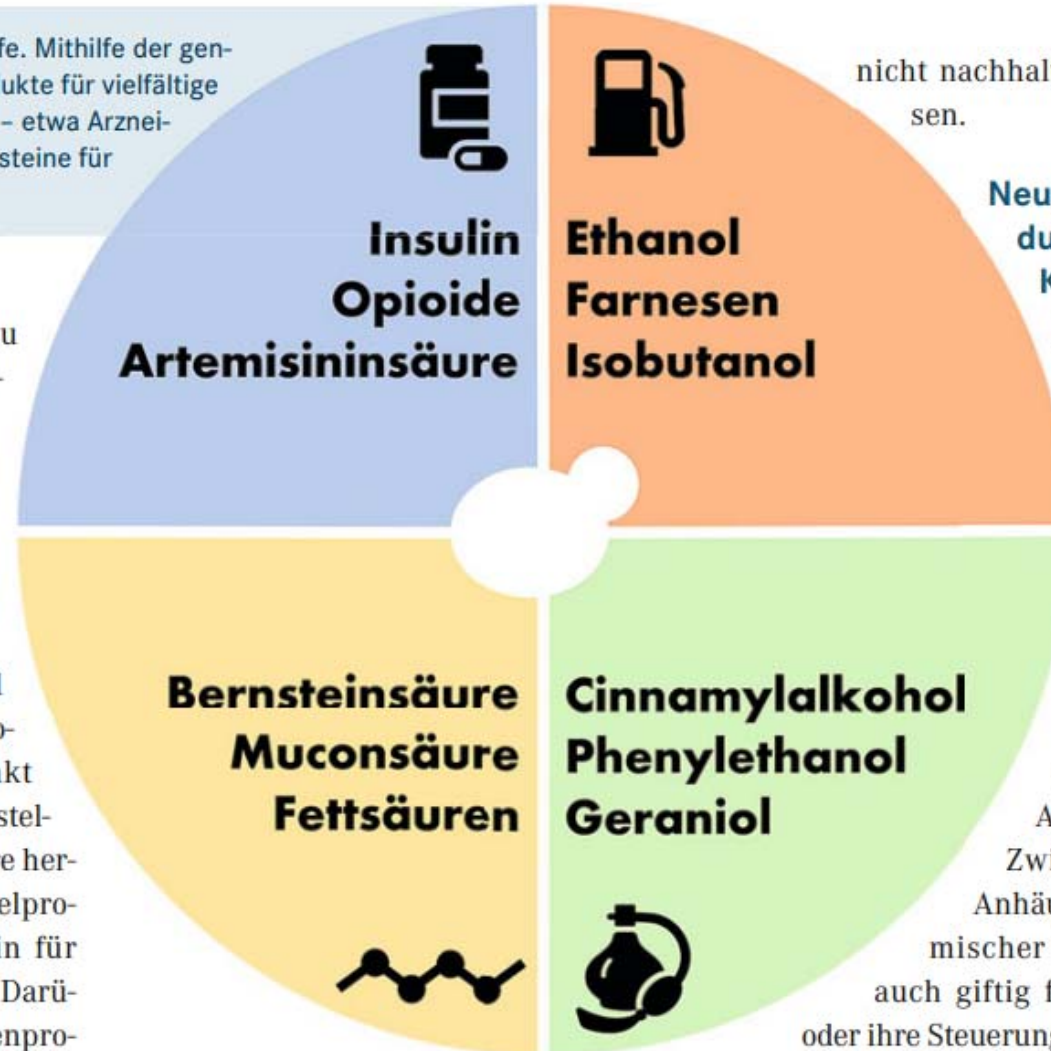
- 1999 Günther Blobel (protein transport signals)
- 2001 Leland Hartwell +CO (cell cycle regulation)
- 2004 Aeron Ciechanover +CO (protein degradation)
- 2006 Roger Kornberg (transcription)
- 2008 Martin Chalfie +CO (GFP)
- 2009 Jack Szostak +CO (telomere / telomerase)
- 2013 Randy Schekman + CO (cell cycle)
- 2016 Yoshinori Ohsumi (autophagy)

Ein Organismus, viele Anwendungen

► **Abb. 2:** Metabolic Engineering von Hefe. Mithilfe der gentechnisch veränderten Hefe können Produkte für vielfältige Anwendungsbereiche produziert werden – etwa Arzneimittel, Kraftstoffe, Aromastoffe oder Bausteine für Polymere. Gezeigt sind einige Beispiele.

tet im Jahr ca. 250.000 Tonnen Stroh zu 50.000 Tonnen Cellulose-Ethanol (Clariant sunliquid®-Technologie).

Für die Erweiterung des Produktspektrums gibt es noch vielfältige Möglichkeiten: Der Stoffwechsel ist vielfach verzweigt, und der Fluss über die einzelnen Verzweigungen lässt sich durch Abschwächen und Verstärken von enzymatischen Reaktionen an jedem einzelnen Knotenpunkt steuern. So lässt sich beispielsweise anstelle von Ethanol vermehrt Bernsteinsäure herstellen, ein gewöhnliches Stoffwechselprodukt, das industriell als ein Baustein für Polyester verwendet werden kann [4]. Darüber hinaus stellen unzählige Zwischenprodukte des Stoffwechsels Ausgangspunkte für



nicht nachhaltigen Produktionsweisen.

Neugestaltete Zelle durch synthetische Kompartimente

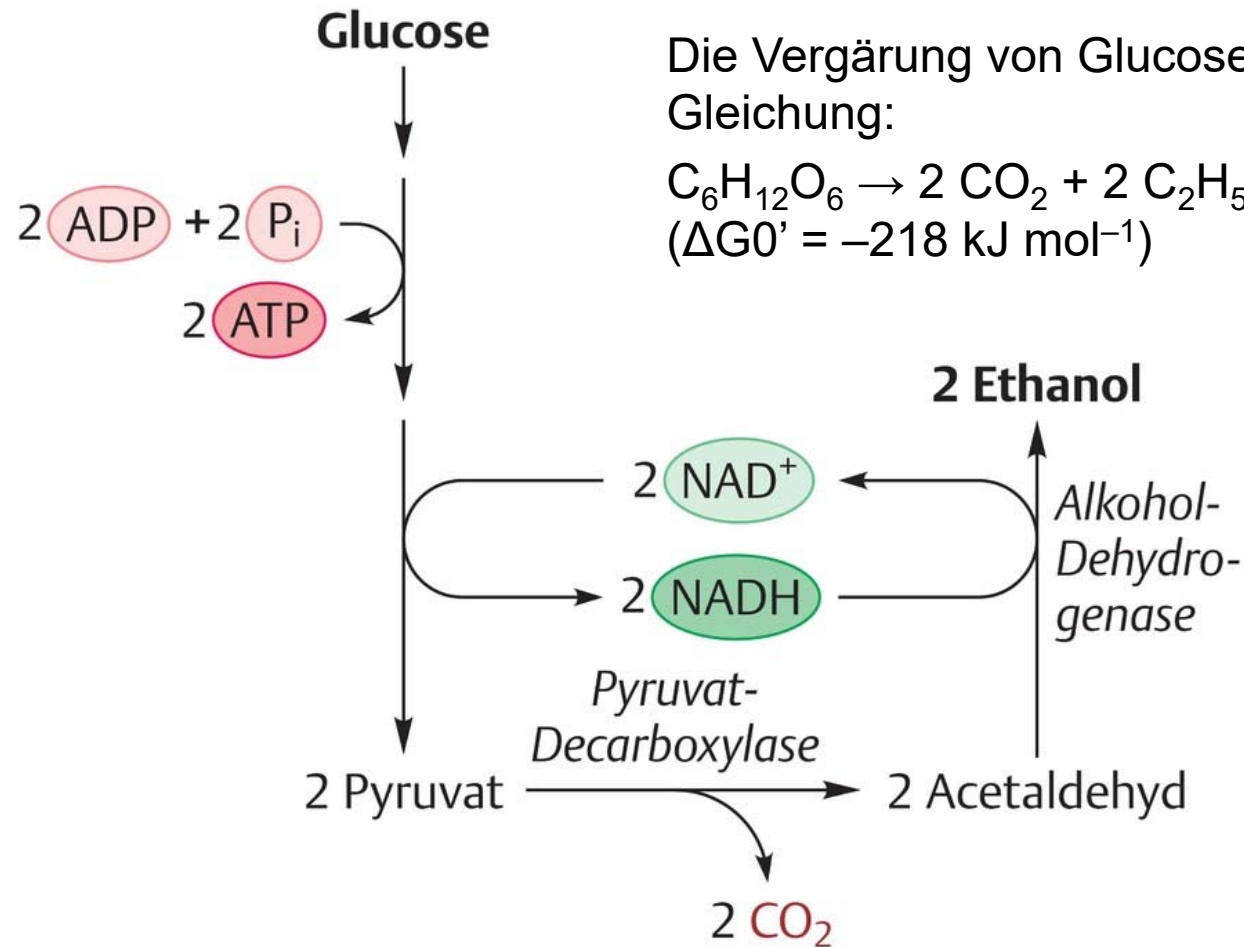
Metabolic Engineering erfordert häufig eine massive Umleitung des Stoffwechsels, was Folgen für die Zellphysiologie hat. Die gentechnisch eingeführten Enzyme konkurrieren mit zelleigenen Stoffwechselwegen um die Ausgangsstoffe und Zwischenprodukte. Eine Anhäufung bestimmter chemischer Verbindungen kann auch giftig für die Hefezelle sein oder ihre Steuerungssysteme „verwirren“.

Manchmal werden aus diesem Grund wich-

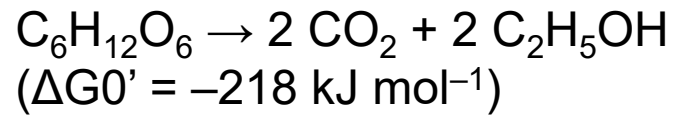
Bedeutung der alkoholischen Gärung

- Alkohol zur Herstellung alkoholhaltiger Getränke (Wein, Bier, Sekt, etc) stammt meistens aus **Hefen**, i.d.R. *Saccharomyces* sp.
- Hochleistungshefen tolerieren bis zu 20% (vol/vol) Ethanol
- Die besonderen **geschmacksbildenden Eigenschaften** der Hefen beruhen auf der Produktion von kleinen Mengen an **Nebenprodukten**, die z.B. bei der Umsetzung von Aminosäuren entstehen.
- Typischerweise sind im vergorenen Produkt deshalb neben Ethanol auch sogenannte **Fuselalkohole** wie Propanol, Isobutanol, 2-Butanol, Amylalkohol oder Isoamylalkohol enthalten, die in niedriger Konzentration als Geschmacksträger wirken, in hoher Konzentration zu Kopfschmerzen führen....

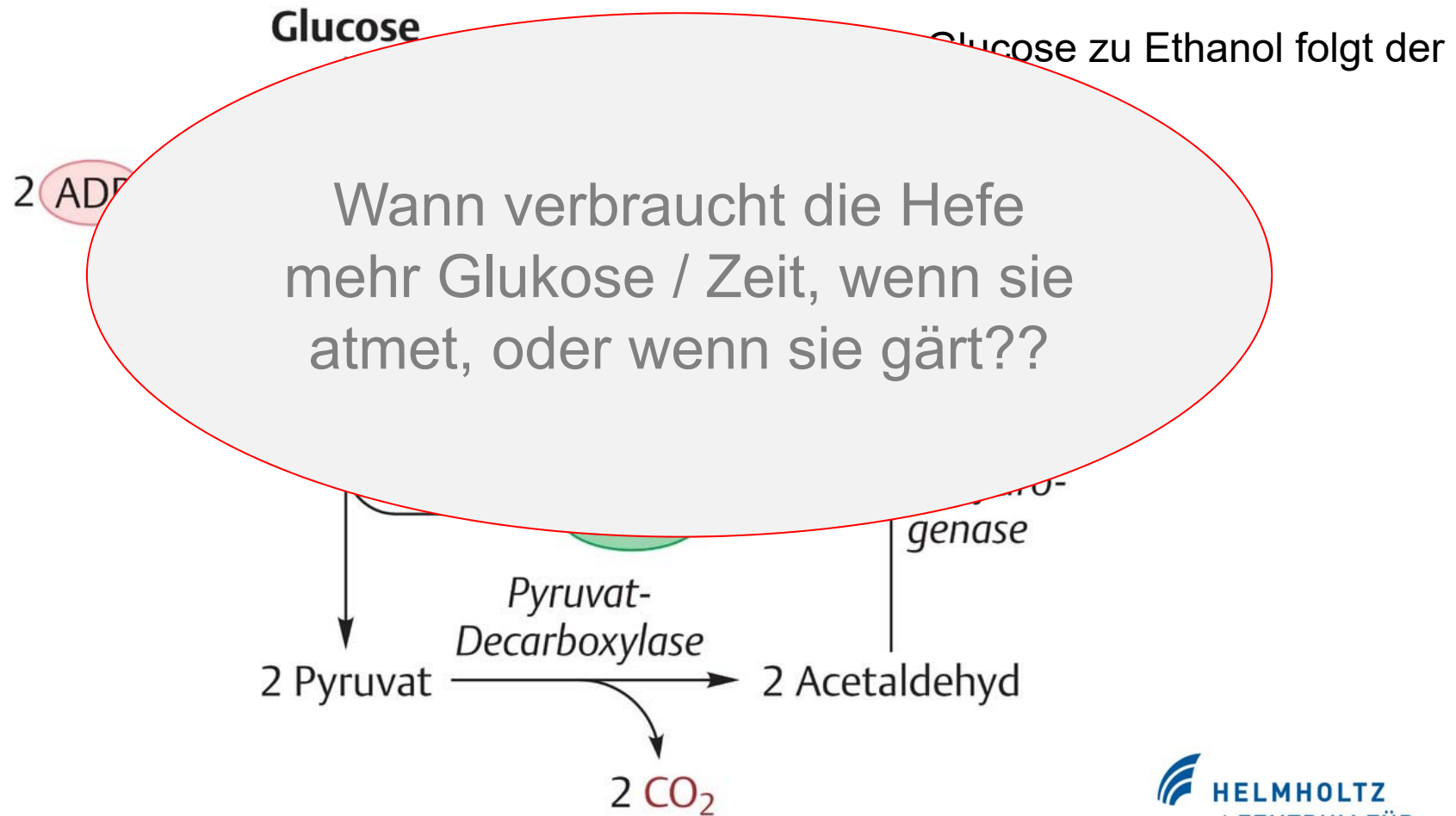
Biochemie der Ethanolbildung bei Hefen



Die Vergärung von Glucose zu Ethanol folgt der Gleichung:



Biochemie der Ethanolbildung bei Hefen



Sonderformen der alkoholischen Gärung: Neuberg'sche Vergärungsformen 2 & 3

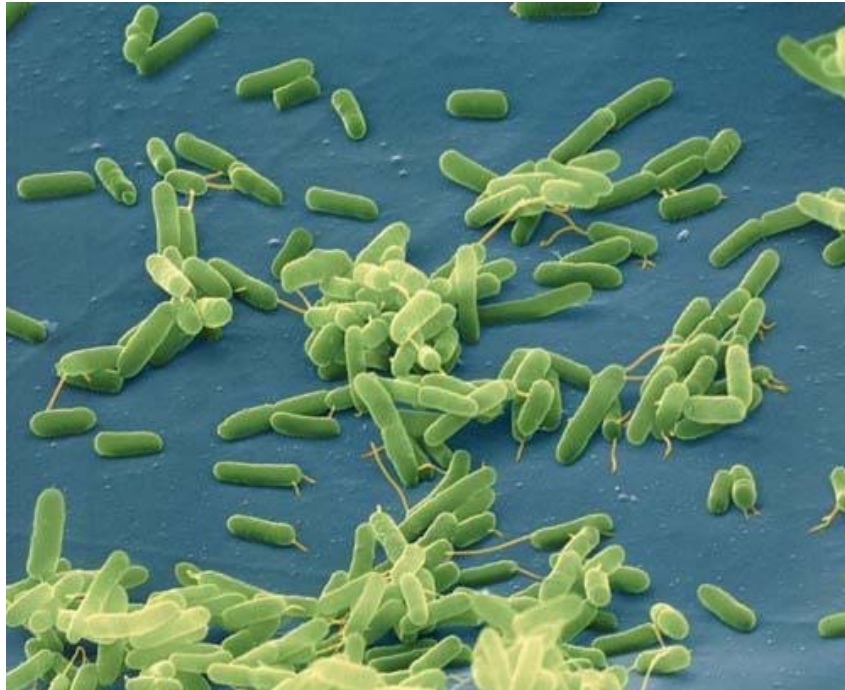


1877 - 1956

- **Hydrogensulfit** reagiert spontan mit Acetaldehyd zu einer Additionsverbindung (Hydroxysulfonsäure), die nicht weiter umgesetzt wird.
- Der Gärverlauf der Hefen verschiebt sich auch bei Zusatz **alkalischer Salze** (z.B. NaHCO_3 oder Na_2HPO_4).
- Da Acetat unter den gegebenen Bedingungen nicht reduziert werden kann, wird die Gärungsbilanz durch **Bildung von Glycerin** ausgeglichen.

=> Spielte eine Rolle in WW1 zur Herstellung von Sprengstoff (Nitroglyzerin)

Alternative zu *Saccharomyces* – *Zymomonas mobilis*



©Wikipedia

fakultativ anaerob / mikroaerob

+ Die Gärung läuft 3- bis 4-mal schneller als mit Hefe

+ Toleriert bis zu 120 g/L (15 vol%) Ethanol

+ Ethanol-Ausbeute ist bis zu 10% höher als bei Hefe

- Ist nicht so robust wie Hefe

- Es werden nur Glukose, Fruktose und Sukrose als C-Quelle akzeptiert

- Die entstehende Biomasse kann nicht oder nur schlecht verfüttert werden

=> wurde in Mexiko aus Pulque (vergorener Agavensaft, Grundlage von Tequila) isoliert

Milchsäuregärung

Lactobacillus –Mikrobe des Jahres 2018



<https://vaam.de/infoportal-mikrobiologie/mikrobe-des-jahres/archiv/2018-lactobacillus/mikrobe-des-jahres-2018/>

Milchsäurebakterien

- gehören entweder zur Ordnung *Lactobacillales* (Firmicutes) oder zur Gattung *Bifidobacterium* (Actinobacteria) (siehe Handout)
- **grampositiv**, keine Sporen
- vergären die verschiedenen Zucker (hauptsächlich **Lactose** (4–8 % Anteil in Säugermilch)) zu Milchsäure (**Lactat**) als Hauptprodukt
- das Enzym **β -Galactosidase**, ist charakteristisch für lactoseverwertende Mikroorganismen



Galactose wird zunächst über Galactose-1-phosphat und UDP-Galactose zu den entsprechenden Glucosederivaten umgewandelt (am C4-Atom epimerisiert). **Glucose-6-phosphat wird dann zu Lactat vergoren.**

Lactobacillus begleitet uns von Geburt an

- Bei der Passage durch den mütterlichen Geburtskanal werden die Bakterien auf das Baby übertragen.
- Die Laktobazillen schützen das Neugeborene vor Krankheitserregern.
- Bei Kaiserschnitt-Geburten fehlt dieser Schutz, sodass sich schädliche Keime leichter im unreifen Säuglings-Darm ansiedeln können.
- Es gibt Hinweise, dass Laktobazillen die Wahrscheinlichkeit von Allergien und Autoimmunkrankheiten wie Diabetes und Morbus Crohn verringern.
- Teilweise werden daher heutzutage Kaiserschnitt-Babys direkt nach der Geburt mit Bakterien der Mutter eingerieben

Medizinische Bedeutung von Milchsäurebakterien

- Milchsäurebakterien sind ein wesentlicher Teil der **normalen Bakterienflora**
- Besiedeln die **Schleimhäute** und sorgen für einen niedrigen pH Wert => Schutz vor pathogene Bakterien
- Einige Arten z.B. *Streptococcus mutans* besiedeln als Teil eines komplexen **Biofilms** die Zähne und verursachen **Karies** durch die Bildung von Milchsäure
- Vergären jeweils nur einen der beiden Zuckerbausteine des Disaccharids Saccharose (Glucose oder Fructose); den anderen setzen sie zu polymeren **Dextranen** (Polyglucosen) bzw. **Laevanen** (Polyfructosen) um.
- Diese extrazellulären Polysaccharide vermitteln eine besonders gute Haftung der Zellen an den Zahnoberflächen (**Plaque**)
- Weitere **pathogene Vertreter der Gattung *Streptococcus*** können u.a. **Rachenentzündungen** und **Scharlach** auslösen



Medizinische Bedeutung von Milchsäurebakterien

- **Dank bestimmter Enzyme machen sie für den Menschen unverdauliche Kohlenhydrate zugänglich** – vor allem die Ballaststoffe aus Vollkorn und Gemüse
- Solche Ballaststoffe werden heutzutage als „**Präbiotika**“ manchen Lebensmitteln zugesetzt beispielsweise in Form der langkettigen Zucker Inulin oder Oligofructose.
- Als „**Probiotika**“ werden hingegen Nahrungs- oder Heilmittel bezeichnet, die gezielt bestimmte Bakterienstämme enthalten.
- Laktobazillen sind **wichtig für die Funktion der Darmschleimhaut**, die Nährstoffe vom Darm ins Blut transportiert und auch unser Immunsystem unterstützt.
- Bestimmte *Lactobacillus*-Stämme verringern in Mäusen ängstliches und depressives Verhalten - **möglicherweise weil sie Botenstoffe produzieren, die bei der Nervenübertragung im Gehirn eine wichtige Rolle spielen.**

Lactat – vielfältig einsetzbar

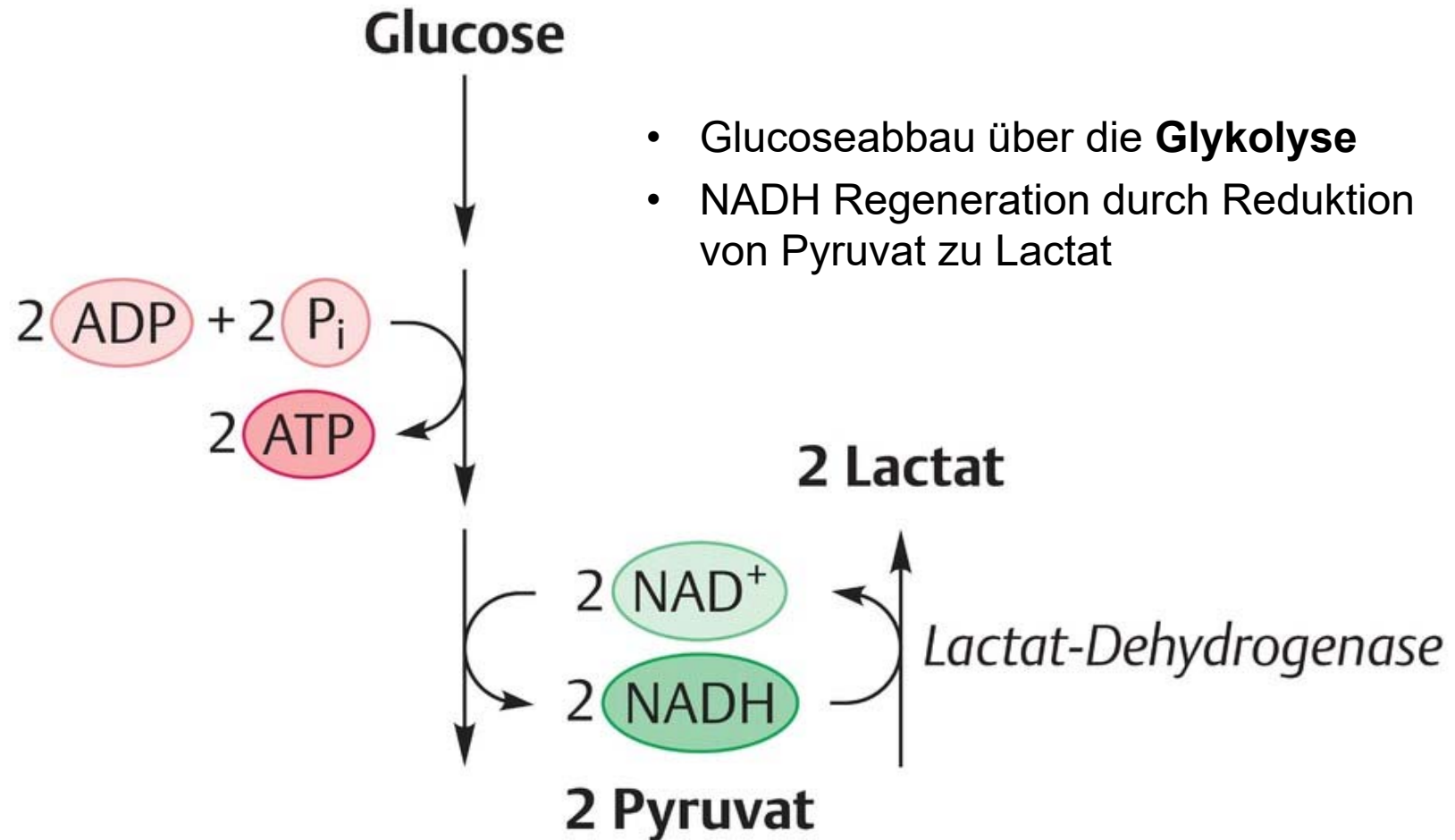
- Etwa 500 000 Tonne Jahresproduktion in Deutschland
- Lebensmittelzusatzstoff (E 270) = Lactat
- Erhöht die Haltbarkeit von Back- und Süßwaren, Limonaden, Kosmetika, Seifen, Cremes, Spülmittel, etc.
- Biopolymer; durch Verknüpfung mehrerer Milchsäure-Moleküle entstehen Milchsäure-Ketten, die Polylactide
- Diese Materialien sind stabil, aber biologisch abbaubar; Grundlage für Bio-Folien und –Verpackungen
- In der Medizin wird Polyactid für Nahtmaterial und Implantate, die sich nach einiger Zeit im Körper zersetzen / auflösen sollen verwendet

Zwei große Gruppen von Milchsäurebakterien werden unterschieden:

- Die **homofermentative Milchsäurebakterien** produzieren pro Glucose zwei Moleküle **Milchsäure**
- **Heterofermentative Milchsäurebakterien** produzieren pro Glucose je ein Molekül **Milchsäure, Ethanol und CO₂**
- Diese Einteilung richtet sich nach den physiologischen Unterschieden in der Biochemie der Gärungswege
- korreliert nicht mit der Phylogenie

Homofermentative Milchsäuregärung

- Hexosen werden unter Bildung von 2 ATP zu 2 Lactat vergoren

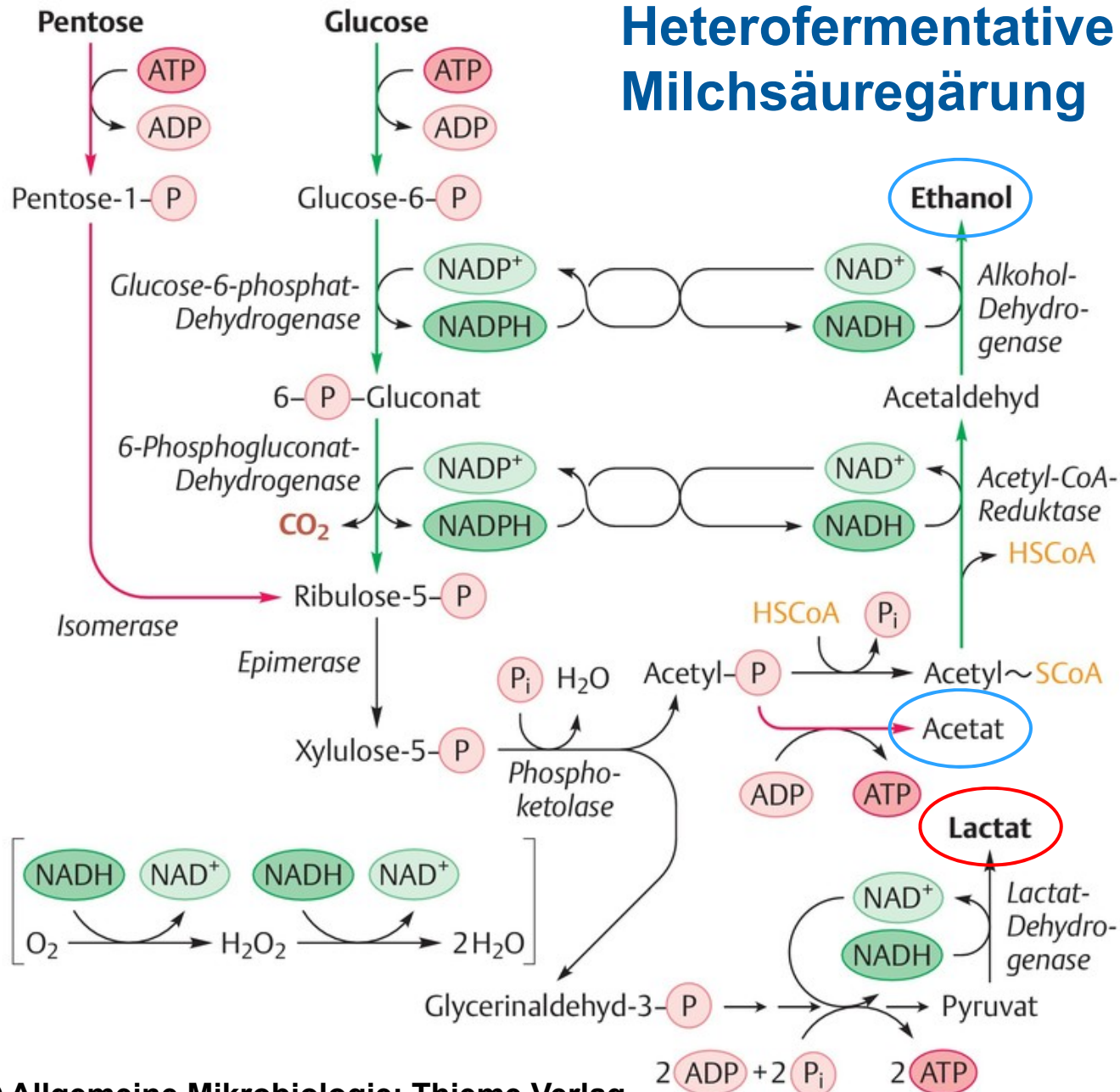


- Glucoseabbau über die **Glykolyse**
- NADH Regeneration durch Reduktion von Pyruvat zu Lactat

Heterofermentative Milchsäuregärung

- Keine Glykolyse; die Schlüsselenzyme Fructose-1,6-bisphosphat-Aldolase und Triosephosphat-Isomerase fehlen.
- Anpassung an die Verwertung von Hexosen für solche Spezies, die eher auf **Pentosen als Substrate spezialisiert** sind (z.B. Xylose, Ribose, Arabinose).
- Die heterofermentative Milchsäuregärung wird häufig in homofermentativen Milchsäurebakterien bei Vergärung von Pentosen induziert, wobei Glucose homofermentativ vergoren wird.
- Umsatz von Pentosen -> Pentosephosphatweg!

Heterofermentative Milchsäuregärung

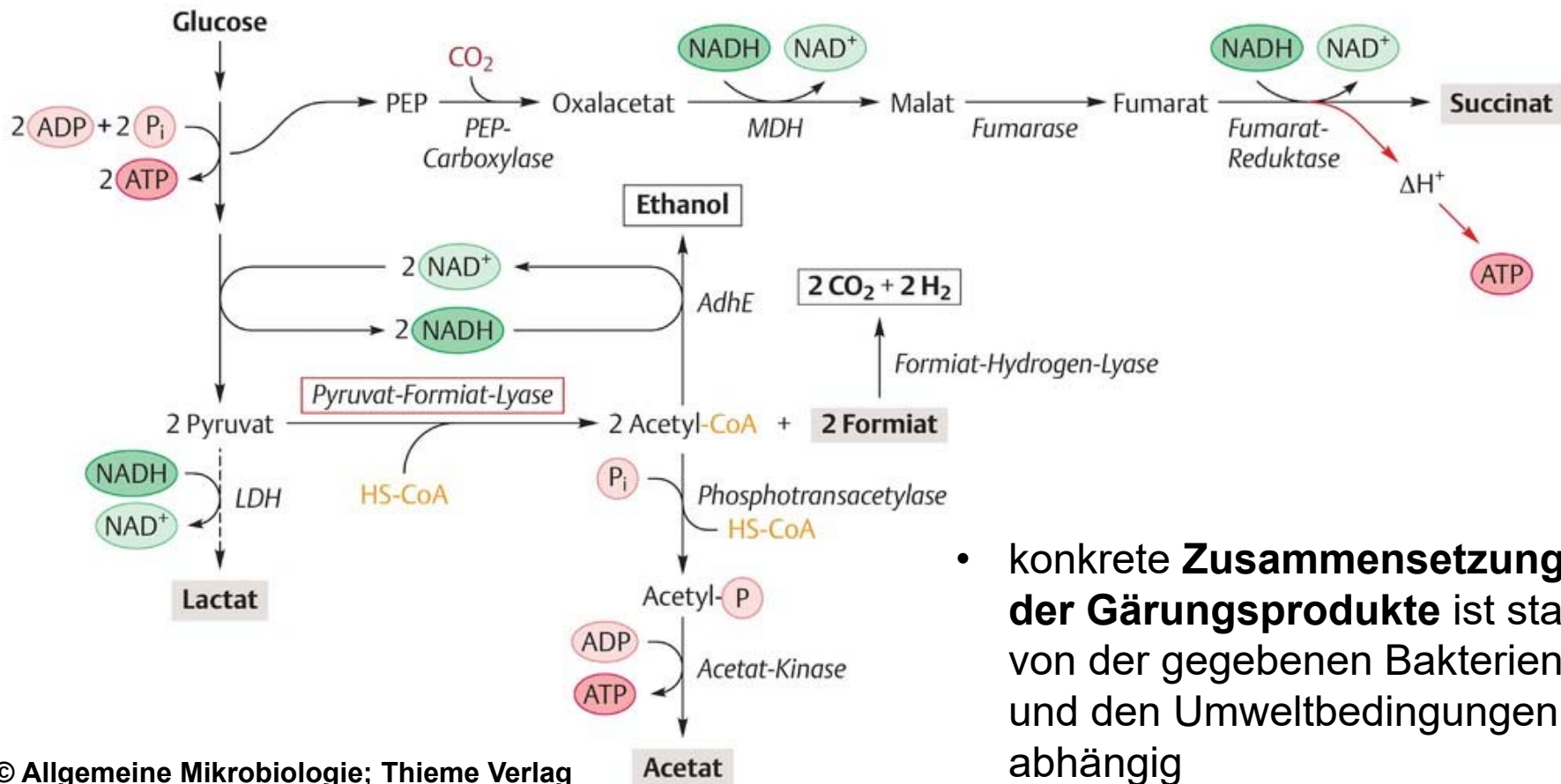


- Es entstehen Lactat, Acetat, Ethanol und CO₂
- **Rote Pfeile Pentoseabbau**
- **Grüne Pfeile des Hexoseabbau**
- Unten: Option zum Regenerieren von NADH durch Oxidasen und Peroxidasen

Gemischte Säuregärung

Gemischte Säuregärung

- typisch für die Familie der **Enterobacteriaceae**
- typische Produkte sind Ameisensäure (Formiat), Essigsäure, Bernsteinsäure, Milchsäure, Ethanol, Butandiol, H_2 , CO_2

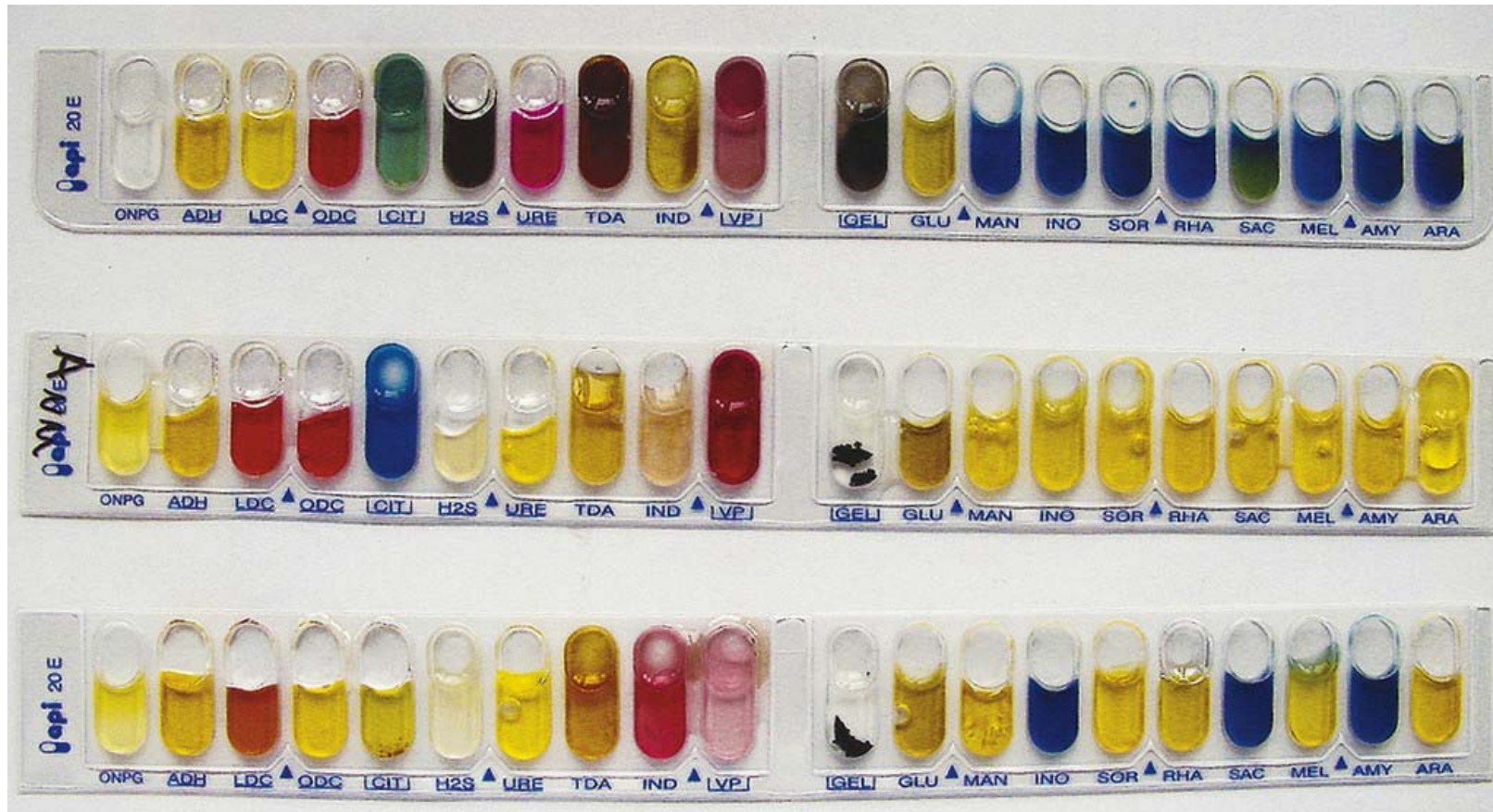


- konkrete **Zusammensetzung der Gärungsprodukte** ist stark von der gegebenen Bakterienart und den Umweltbedingungen abhängig

Differenzialdiagnostik von coliformen Bakterien

- Die unterschiedlichen Gärungseigenschaften der verschiedenen Bakterienarten werden in der Praxis zur schnellen Identifizierung von potenziell pathogenen Arten der Enterobacteriaceae und verwandter Familien eingesetzt
- *E. coli* ist normalerweise ein harmloser Bewohner des menschlichen Darms
- Daneben können im Darm aber eine Reihe von gefährlichen Seuchenerregern vorkommen, die von kranken, aber auch von augenscheinlich gesunden Personen ausgeschieden werden
- Für routinemäßige Kontrollen der Wasserqualität verwendet man deshalb ***E. coli* als leicht nachzuweisenden Indikatorkeim** für fäkale Verschmutzung.
- So darf in Deutschland **pro 100 ml Trinkwasser keine Zelle von *E. coli*** nachweisbar sein und der Gehalt an sonstigen Keimen muss unter 100 Zellen ml⁻¹ liegen.

Bunte Reihe zur Identifizierung von Enterobacteriaceae



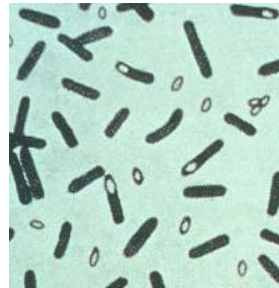
- Die Säurebildung aus den jeweils vorgelegten Substraten wird durch Umschlagen eines pH-Indikators nachgewiesen

© Allgemeine Mikrobiologie; Thieme Verlag

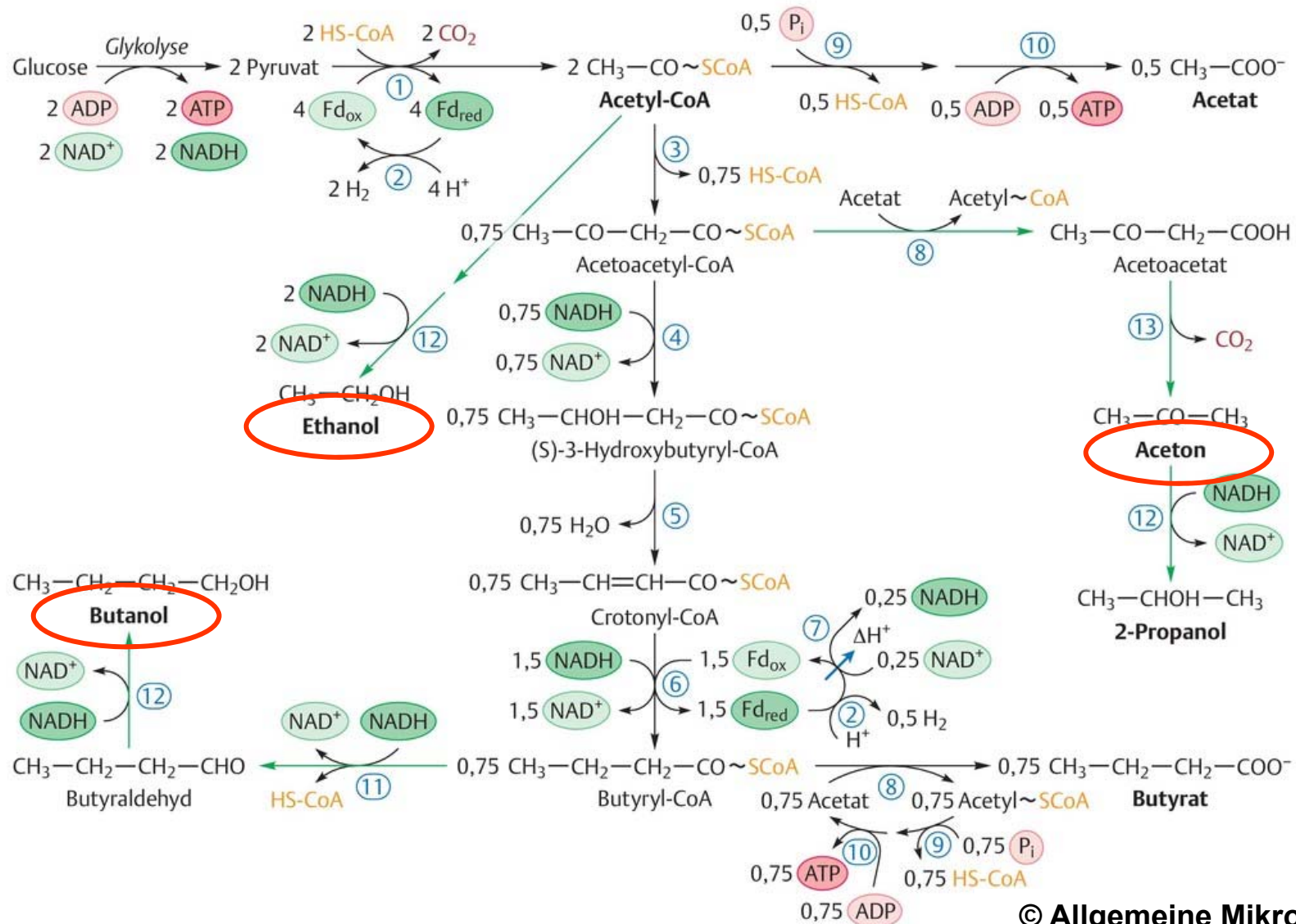
Buttersäure- bzw. Lösungsmittelgärung

Buttersäure- bzw. Lösungsmittelgärung

- Grampositive anaerobe Endosporenbildner
- Gattung *Clostridium* zählen zu den wichtigsten Buttersäuregärern
- Strikt anaerobe Organismen
- Teilweise N₂-Fixierer
- Bekannte Pathogene sind *Clostridium botulinum* (Botulismus / Botox), *Clostridium tetani* (Tetanus), *Clostridium perfringens* (Gasbrand)
- Je nach Art werden entweder Kohlehydrate (saccharolytische Arten) oder Aminosäuren (peptolytische Arten) vergoren
- Buttersäuregärer sind **neutrophil bis alkaliphil** und wachsen nicht in saurem Milieu => Ansäuern = Konservieren



Buttersäure- bzw. Lösungsmittelgärung



Aceton-Butanol-Ethanol (ABE) – Fermentation

- Bekannt auch als Weizmann Prozess
- Chaim Weizmann 1874 - 1952
Chemiker, Präsident der Zionistischen Weltorganisation, israelischer Politiker und zionistischer Führer, sowie erster israelischer Staatspräsident
- 1916 – 1919 war er Direktor der Munitionslabors der Königlich Britischen Admiralität
- Entwickelte eine neue enzymatische Synthese für Aceton → ABE Fermentation mit *Clostridium acetobutylicum*
- Aceton wurde für die Herstellung von Kordit benötigt
- Der Weizman Prozess war der erste biotechnologische Prozess, der im industriellen Maßstab lief

Quelle: Wikipedia



Chaim Weizmann
1874 - 1952



- Joghurt, saure Sahne, Buttermilch, Kefi, Käse
- Sauerkraut, Salzgurken und andere Sauergemüse
- Essig
- Alkoholische Getränke: Bier, Wein, Pulque, Sake
- Bionade
- Weißgebäck Brötchen/Kekse; Sauerteigbrot
- Pökelfleisch, Schinken, Kasseler, Rohwürste, Salami
- Mikroalgen
- Cyanobakterium Spirulina
- Würzmittel
- Brotaufstrich / Vegemite und Marmite
- Speisepilze
- Sojasauce



(Gärende) Bakterien

- Milchsäurebakterien,
- Essigsäurebakterien: Acetobacter, Gluconacetobacter)
- Propionibacterium, Brevibacterium linens(Rotschmierebakterium),
- Zymomonas mobilis
- Enterococcus faecium, Vibrio-Arten
- Staphylococcus carnosus, Streptomyces griseus

Mikroalgen & Cyanobakterien:

- Scenedesmus, Chlorella
- Spirulina

Pilze

- Penicillium camemberti (Weißschimmel),
- Penicillium roqueforti
- Penicillium nalgiovense
- Aspergillus oryzae
- Kefirhefen; Bier-/Backhefe; Weinhefe, Sake-Hefen

UM STEIN

Guten Appetit!

ZWEI CHIANTI, EINMAL
SPAGHETTI, EINE PIZZA,
WER KRIEGT DIE
SPAGHETTI?

ICH! ICH!

ICH! ICH!



Teil 3:

„Erfindung“ der oxygenen Photosynthese und die Folgen



Inhalt

Evolution

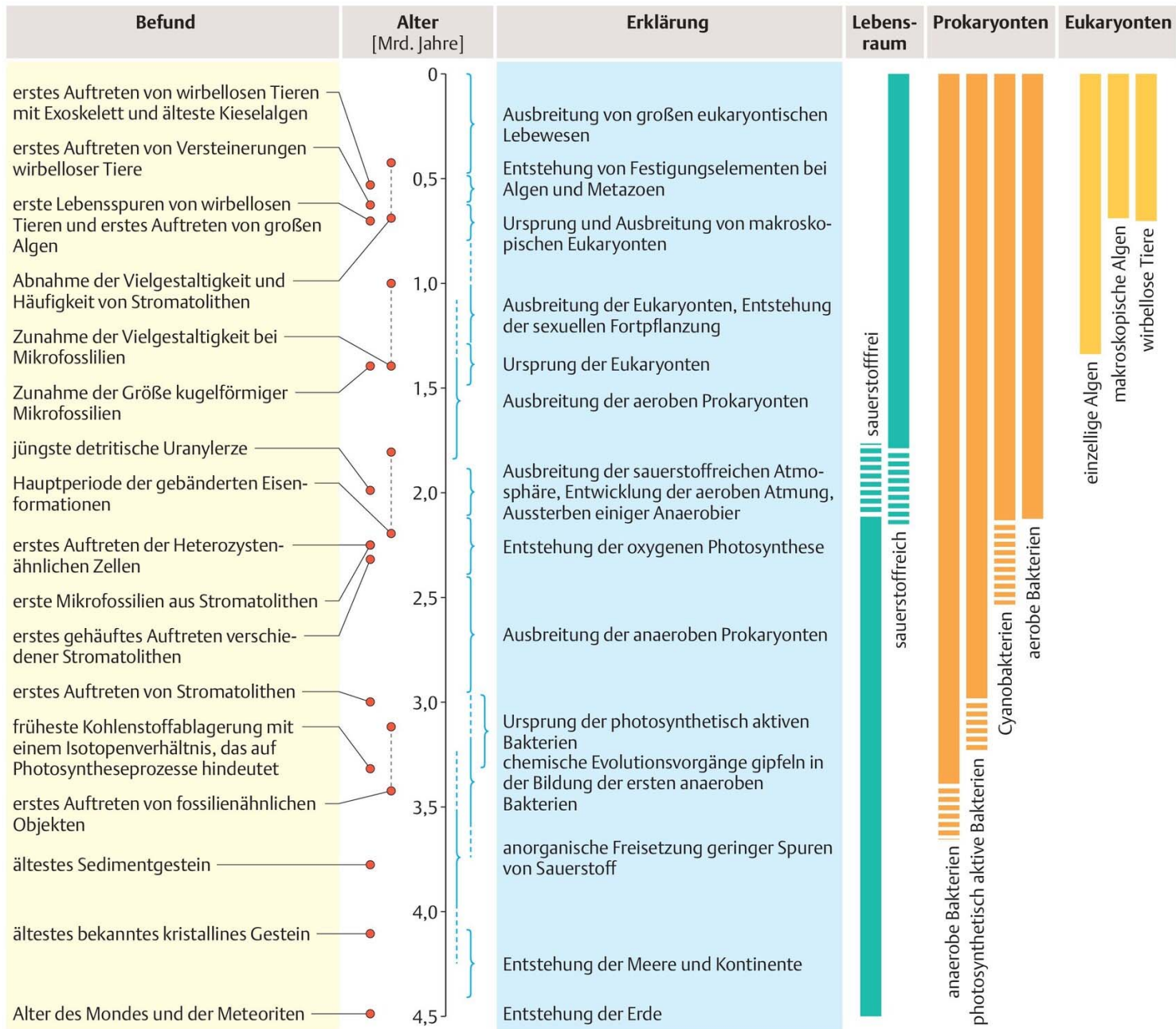
Wer macht Photosynthese?

Unterschied oxygene / anoxygene Photosynthese

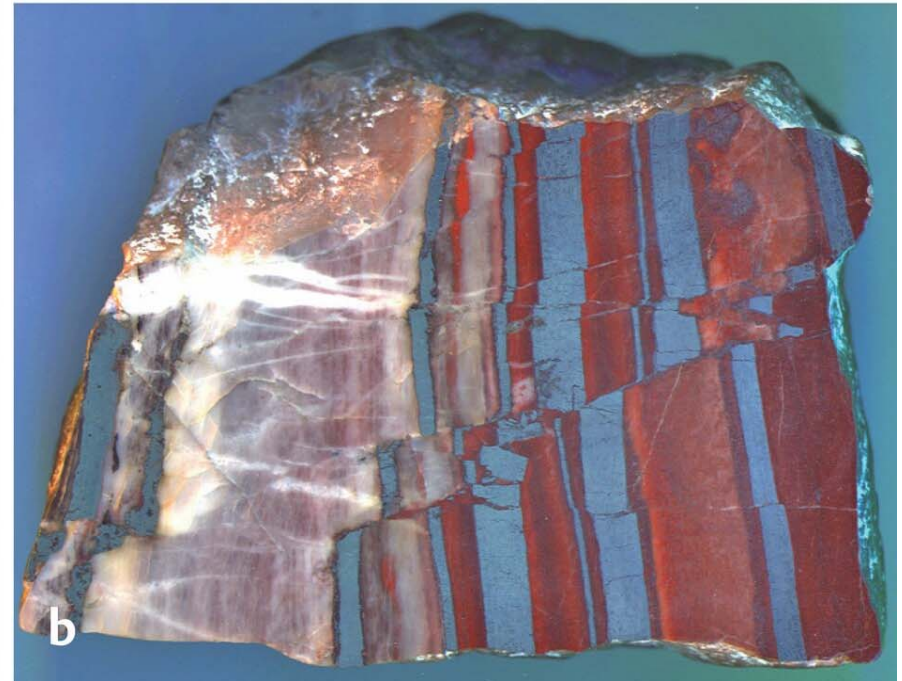
Welche Pigmente sind wichtig?

Wie sind diese in den Zellen organisiert / lokalisiert?

Ablauf der photosynthetischen Redoxreaktionen



Photosynthese Fossilien

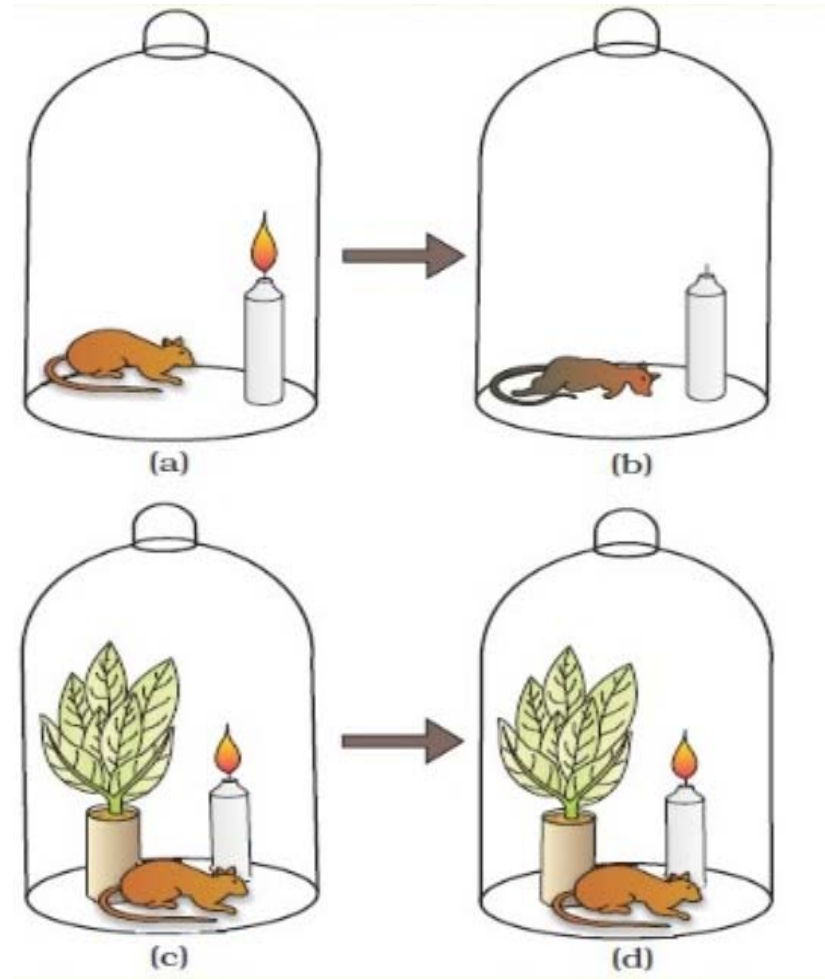


a Stromatolithe an der Küste Australiens. (Aufnahme Karin Hauser, Stuttgart)

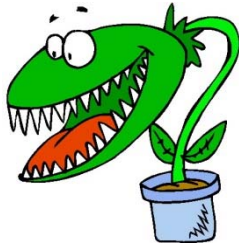
b Geschliffener Schnitt durch einen gebänderten Eisenstein (engl. banded iron formations = BIF's). (Aufnahme P. K. Strother, Boston)

Die Photosynthese

- Glasglocken Experiment Joseph Priestley (etwa um 1770)
- Erster Beweis, dass Pflanzen die vom Tier verbrauchte Luft ‚reinigen‘.
- Ende 18. Jahrhundert erfolgreiche Analyse der Luftbestandteile (Lavoisier, Scheele, Black) erste Einschätzung der molekularen Vorgänge in der Photosynthese.
- Erst 1941 wurde dank Isotopentechnik (O^{18}) richtiggestellt, dass O_2 aus der Spaltung von Wasser freigesetzt wird.



Wer macht Photosynthese?



- Oxygene Photosynthese
- Chloroplasten als Zellorganellen
- Chlorophylle, Carotinoide als Pigmente
- Licht als einzige Energiequelle

- Oxygene & anoxygene Photosynthese
- Oxygene Photosynthese sehr ähnlich der pflanzlichen Photosynthese
- Thylakoidmembran
- Chlorophylle, Carotinoide, Rhodopsine als Pigmente

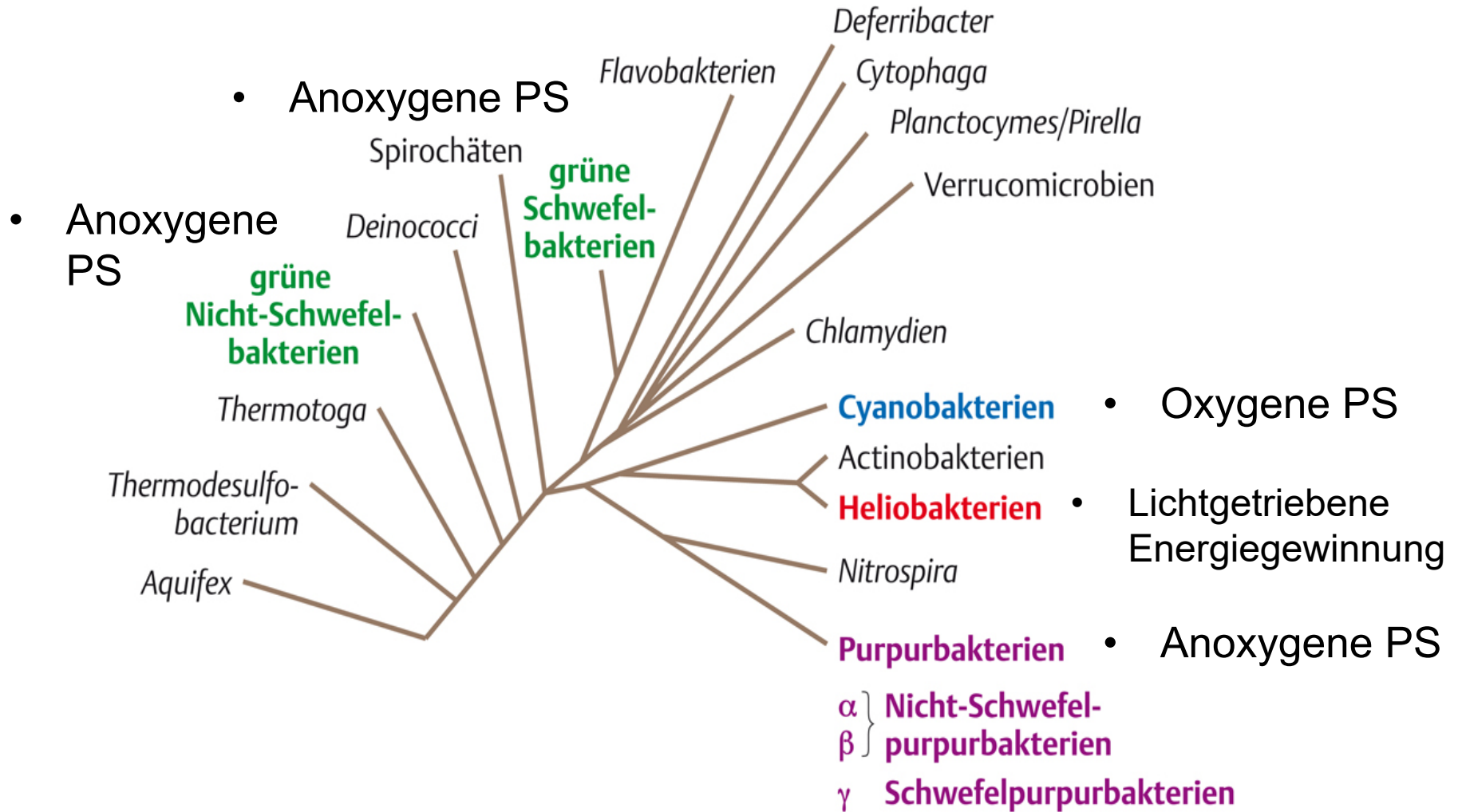
Anoxygene PS

- Keine Freisetzung von Sauerstoff
- Ursprung in einer sauerstofffreien „Urwelt“
- **Purpurbakterien**
- **Grüne Schwefelbakterien**
- **Grüne Nicht-Schwefel Bakterien**
- **Heliobakterien**

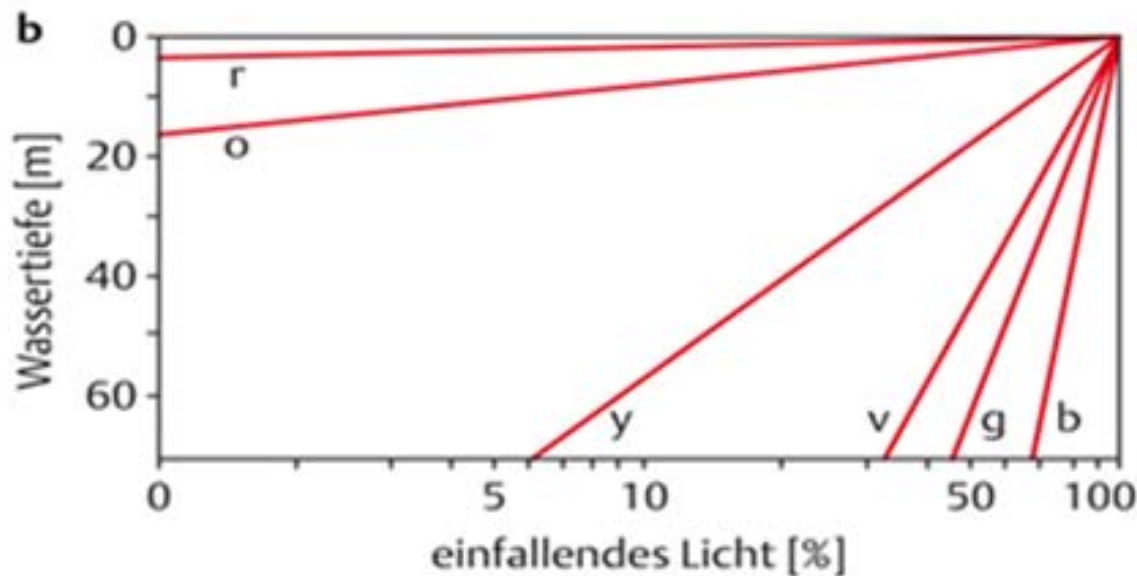
Oxygene PS

- Freisetzen von Sauerstoff aus Wasser
- Alle phototrophen Eukaryonten (Pflanzen & Algen)
- **Cyanobakterien**
- Oxygene Photosynthese entwickelte sich etwa vor 2,7 Milliarden Jahren
- Vor etwa 550 Mio Jahren heutige Konzentration von 20 %

Übersicht phototrophe Bakterien



Licht: ein sehr „schwieriges“ Substrat



r = 720 nm (rot)

O = 620 nm (orange)

y = 560 nm (gelb)

g = 510 nm (grün)

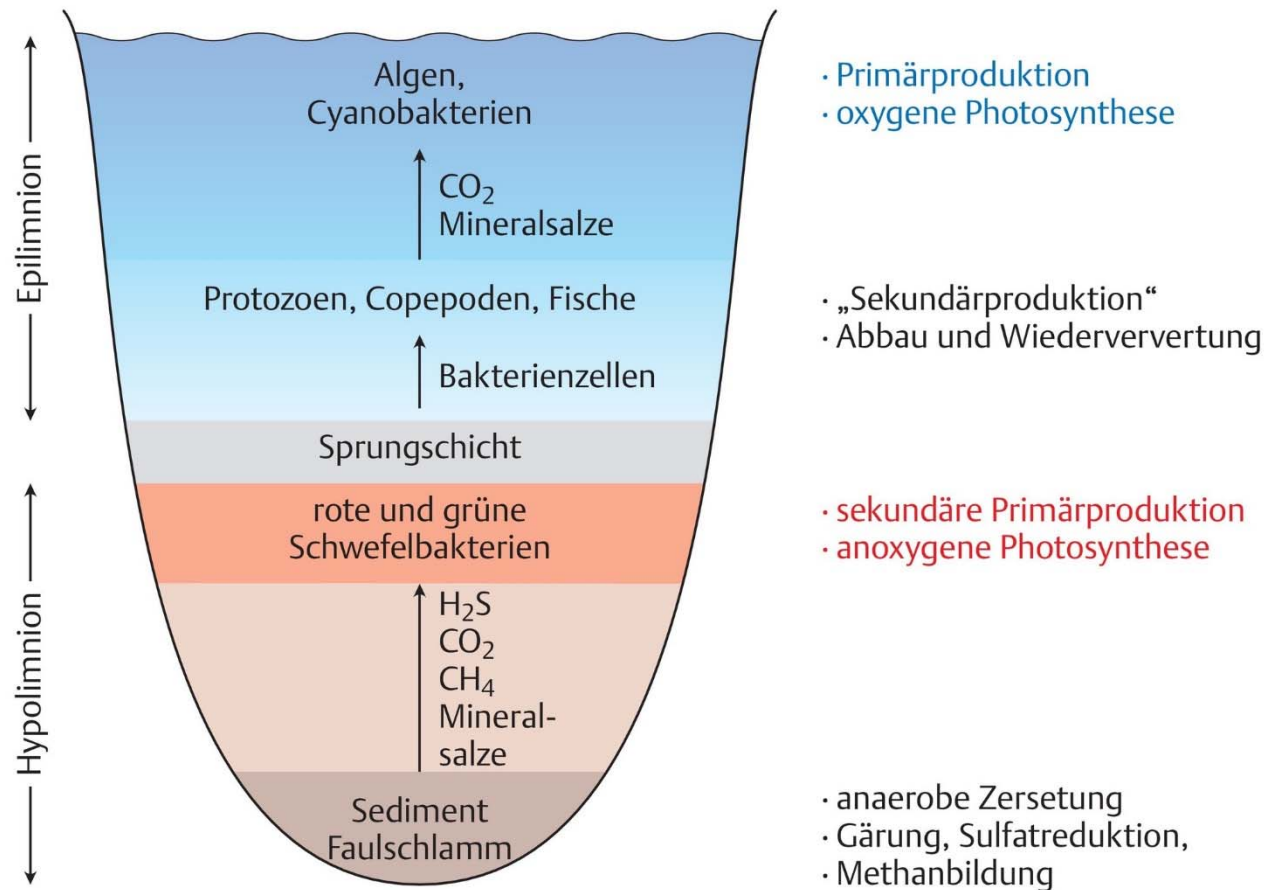
b = 460 nm (blau)

v = 390 nm (violett)

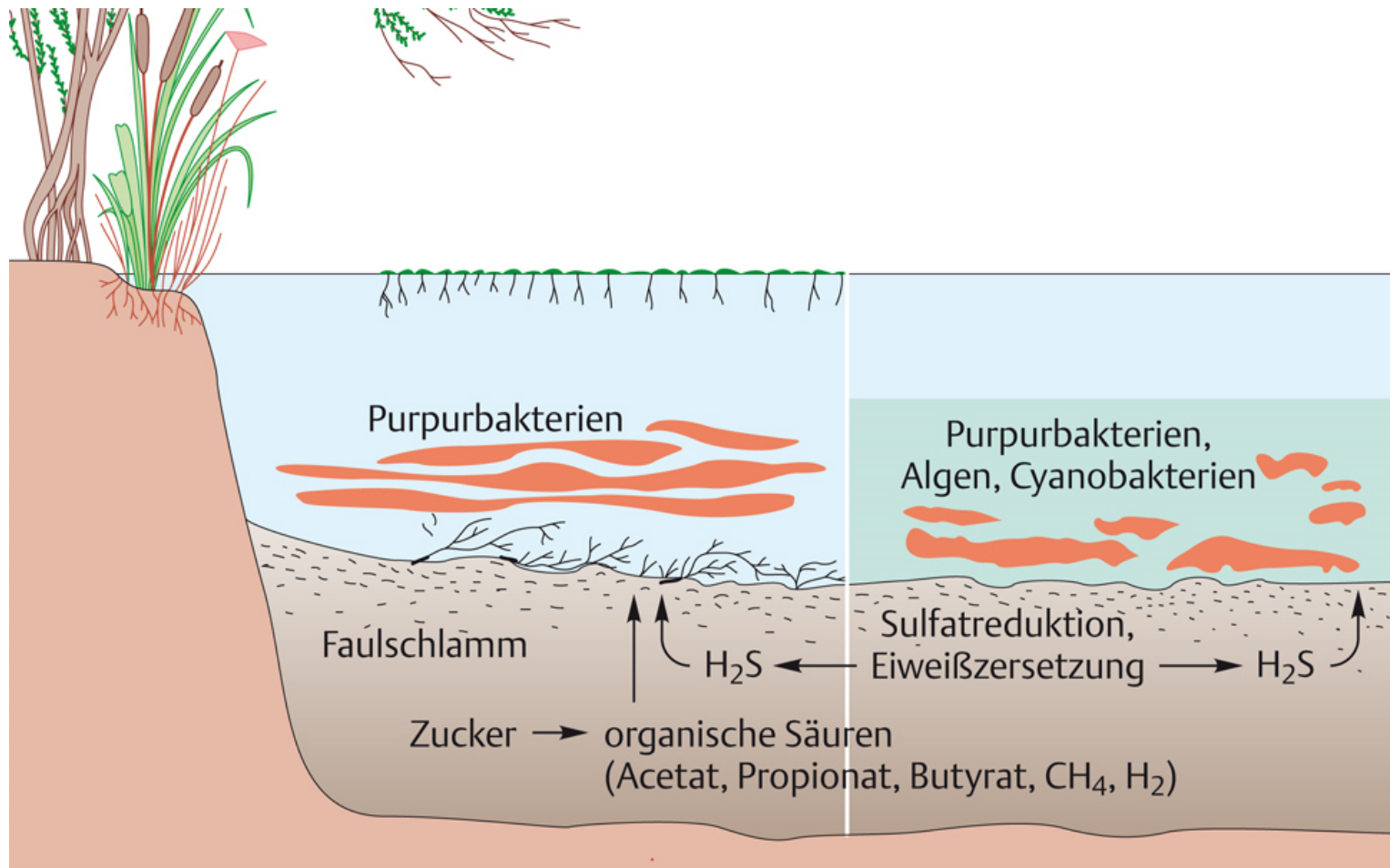
Georg Thieme Verlag, Stuttgart
Fuchs et al.: Allgemeine Mikrobiologie, 8. Auflage - 2006

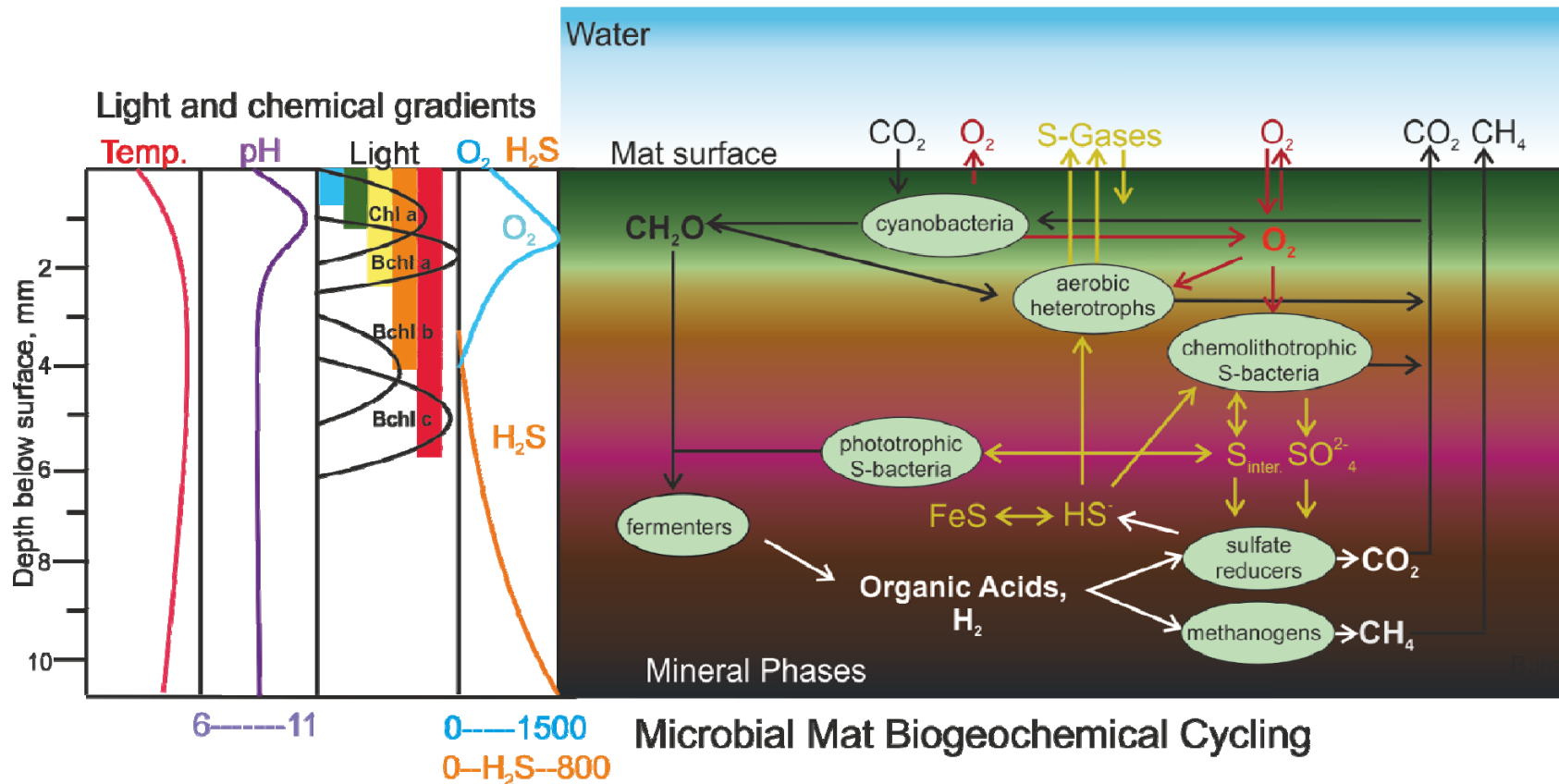
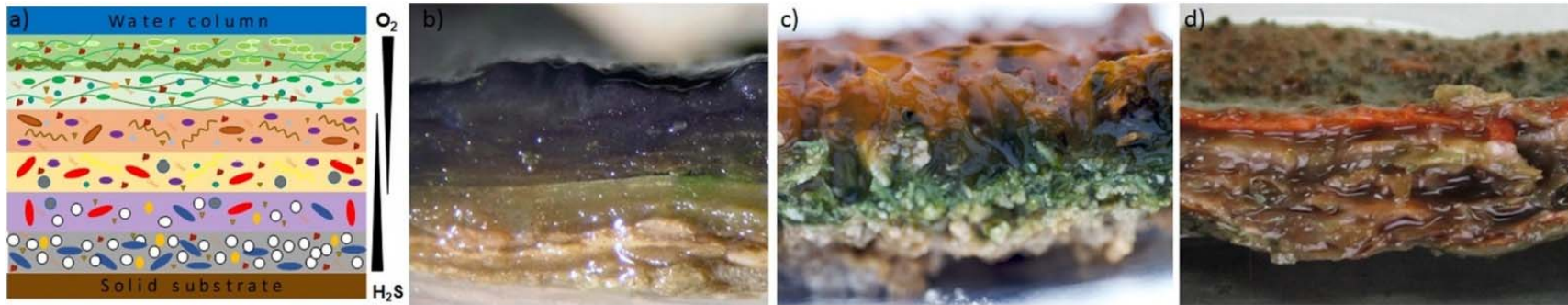
In Abhängigkeit vom verfügbaren Licht bilden sich photosynthetisch aktive Konsortien aus

„Schichtung“ im stehenden Wasserkörper



Anoxygene phototrophe Bakterien: Vorkommen





Anoxygene Photosynthese

- Anoxygene Photosysteme werden nur bei **niedrigem Sauerstoffpartialdruck** synthetisiert und arbeiten nur bei niedrigem pO_2
- Es findet **KEINE Wasserspaltung** statt, die nötigen Elektronen stammen aus zumeist anorganischen Verbindungen (zB H_2S)
- Nach der lichtgetriebenen Ladungstrennung findet ein **zyklischer Elektronentransport** statt
- Es gibt **zwei Photosysteme** (Chinon (II)- & FeS-Typ (I)), aber nur in jeweils **getrennten Organismen**
- Anstelle von Chlorophyll: Bakterienchlorophyll und Bakterienrhodopsin
- Ansonsten sehr ähnlich zur oxygenen Photosynthese

Purpurbakterien

- Betreiben anoxische PS mit PS II
- BChl und diverse Carotinoide
=> vielfältiges Farbenspektrum

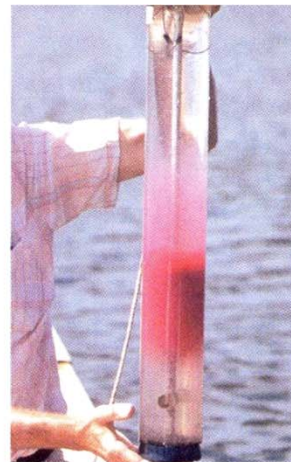


- Stickstofffixierer
- Synthetisieren umfangreiche intrazelluläre Membransysteme, in welche die Photosysteme eingebettet sind. Diese Membranen entstehen aus Einstülpungen der Cytoplasmamembran
- Die Membranfläche sowie die Pigmentmenge wird den jeweiligen Lichtverhältnissen angepasst
- Man unterscheidet 2 Gruppen:
Die „**Schwefelpurpurbakterien**“ und die „**nicht-Schwefel Purpurbakterien**“

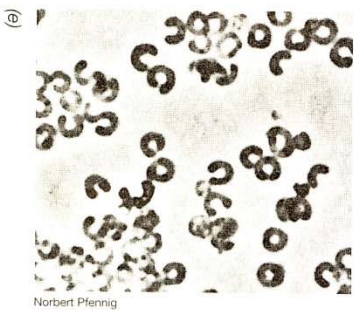
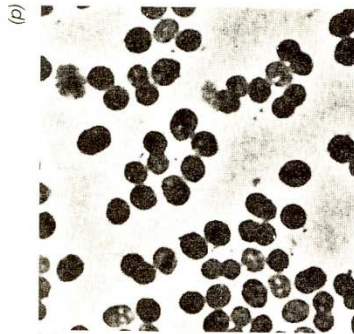


Schwefelpurpurbakterien

- Nutzen i.d.R. H_2S als Elektronendonator zur Reduktion von CO_2 (auch andere Schwefelverbindungen sind möglich)
- Das Sulfid wird zu elementarem Schwefel (S^0) oxidiert und als Globuli innerhalb der Zellen abgelagert
- Vorkommen in lichtdurchfluteten anaeroben Zonen von Gewässern, oder sogenannten Schwefelquellen, wo sich Schwefelverbindungen anreichern
- Häufig in „meromictischen“ Gewässern, db Gewässer, welche aufgrund von unterschiedlichem Salzgehalt eine stabile Schichtung in der Wassersäule aufweisen



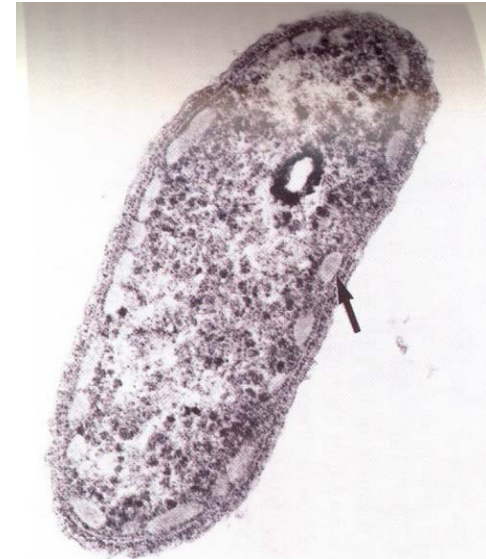
„Nicht-Schwefelpurpurbakterien“



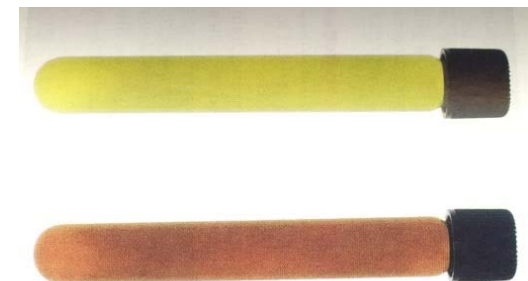
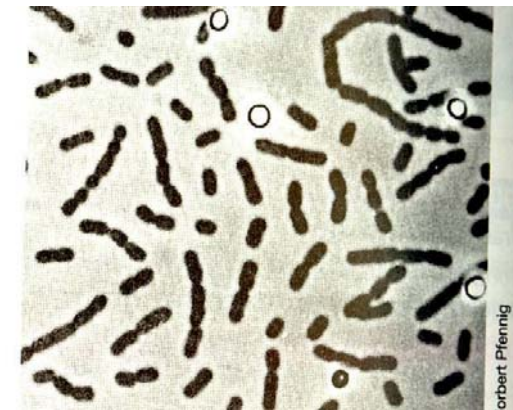
- Wurden ursprünglich so benannt, da man annahm, dass sie kein Sulfid oxidieren können.
- Heute weiß man, dass auch diese Organismen dazu befähigt sind, => vertragen aber nur niedrige Sulfid Konzentrationen
- Einige können auch im Dunkeln wachsen und betreiben dann einen fermentativen (Gärungs-) Stoffwechsel bzw anaerobe Atmung.
- Photoorganotroph lebend (Licht als Energiequelle und organische Substanz als C-Quelle) => Sehr divers in ihren Nährstoffansprüchen
- Sie könne Fettsäuren, organische Säuren, Zucker, Alkohole aromatische Verbindungen etc nutzen. Viele sind darüber hinaus zu einem autotrophen Stoffwechsel befähigt (mixotroph)

Grüne (Nicht-)Schwefelbakterien

- Betreiben anoxische PS mit PS II (PS I)
- BChl a im Reaktionszentrum, BChl c, d, e in den LH-Systemen
- Reaktionszentren und Pigmente in Chlorosomen lokalisiert
- Sehr effiziente Lichtausbeute, kommen mit schwächerem Licht aus als zB Purpurbakterien
- Obligate photolithoautotrophe
- Nutzen diverse (H_2S) als Elektronenquelle. Entgegen anderen Schwefeloxidierern, lagern die Grünen Schwefelbakterien den Elementaren Schwefel AUSSERHALB der Zelle ab



F. Rudy Turner and Michael T. Madigan



Übersicht anoxygener Photobakterien

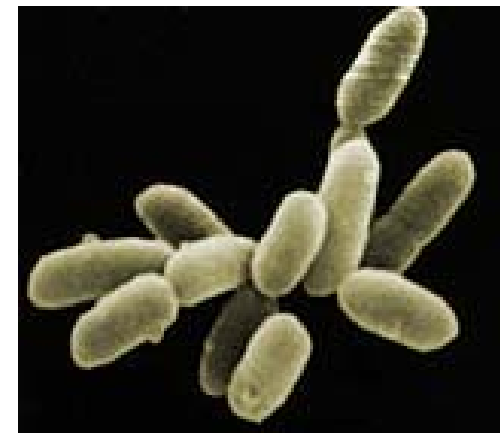
Schwefel Purpurbakterien	Nicht-Schwefel Purpurbakterien	Grüne Nicht-Schwefelbakterien	Grüne Schwefelbakterien	Heliobakterien
Anoxygene PS	Anoxygene PS	Anoxygene PS	Anoxygene PS	Anoxygene PS
PS II	PS II	PS II	PS I	PS I
Intra-cytoplasmatische Membranen	Intra-cytoplasmatische Membranen	Chlorosomen	Chlorosomen	Intra-cytoplasmatische Membranen
BChl a oder b	BChl a oder b	BChl c _s oder a	BChl c od. d od. e	BChl g
N ₂ -Fixierung	N ₂ -Fixierung	-	-	-
Obligat photolithotroph	Photoorganotroph (häufig mixotroph)	Fakultativ phototroph od. chemotroph meist photoorganotroph (chemolithotroph)	Obligat photolitho-autotroph	obligat anaerob wechseln zwischen photoorganotroph & chemoorganotroph
H ₂ S	Diverse	Diverse (H ₂)	H ₂ S	Diverse

Archaeobakterien & Photosynthese

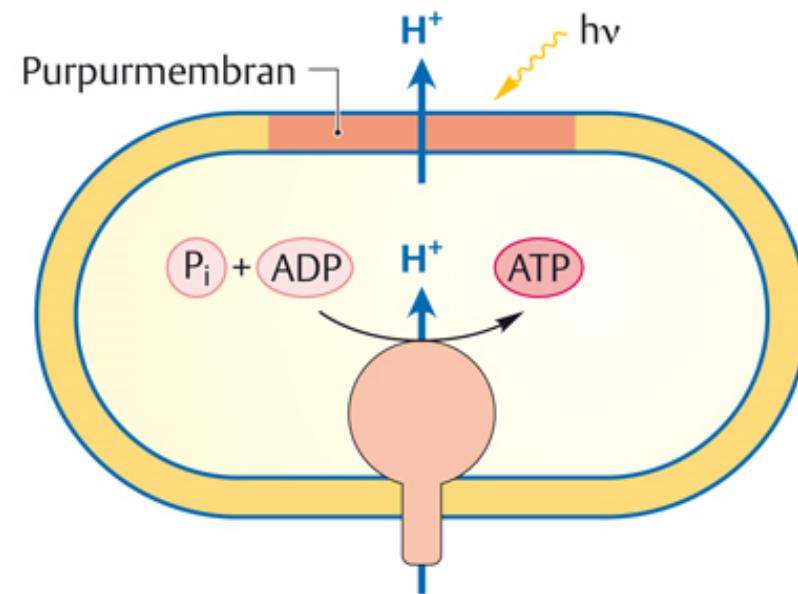
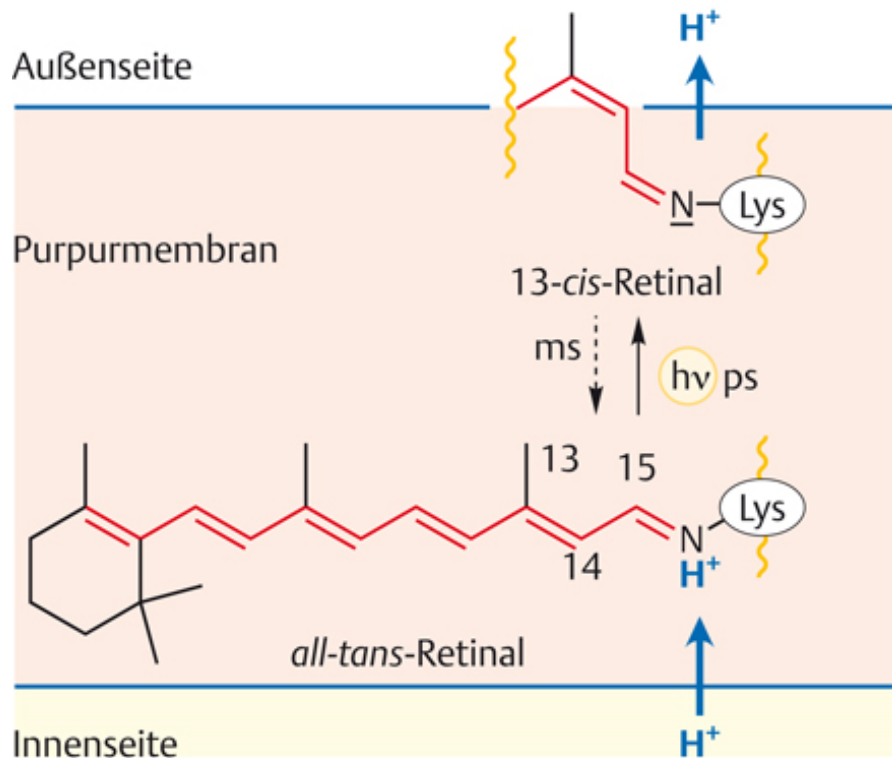
- Archaeobakterien führen keine “echte” Photosynthese durch

Beispiel Halobakterien:

- Besitzen einen Photorezeptor (Retinal, gebunden an Bacteriorhodopsin), welcher in einer lichtabhängigen Reaktion einen Protonengradient erzeugt, allerdings OHNE Redoxreaktion
- Bacteriorhodopsin liegt membrangebunden vor -> Purpurmembranen



Nutzung von Lichtenergie durch Halobakterien



Die lichtgetriebene Umlagerung in die energiereichere **cis-Konfiguration** führt im Protein zu Konformationsänderungen, bei denen die Seitenkette des Lysinrestes Zugang zur Außenseite bekommt. Gleichzeitig wird der **pK_a-Wert des Lysinrestes erhöht**, sodass dessen protonierte Form das **Proton nach außen abgibt**. Beide Effekte zusammen bewirken, dass eine Protonentranslokation über die Plasmamembran von innen nach außen erfolgt.

Entwicklung von verschiedenen phototrophen Bakterien am Rande einer heißen vulkanischen Quelle



fotolia/Madeleine Openshaw

- Morning Glory Pool / Yellowstone Nationalpark.
- Im blauen heißen Bereich wachsen keine Phototrophen.
- Im etwas kälteren grünen Randbereich gedeihen thermophile Cyanobakterien.
- Die kälteren (55 °C), orangefarbenen Randbereiche der Quelle sind dominiert von Matten von *Chloroflexus aurantiacus*. aus der Gruppe der grünen nicht-Schwefelbakterien

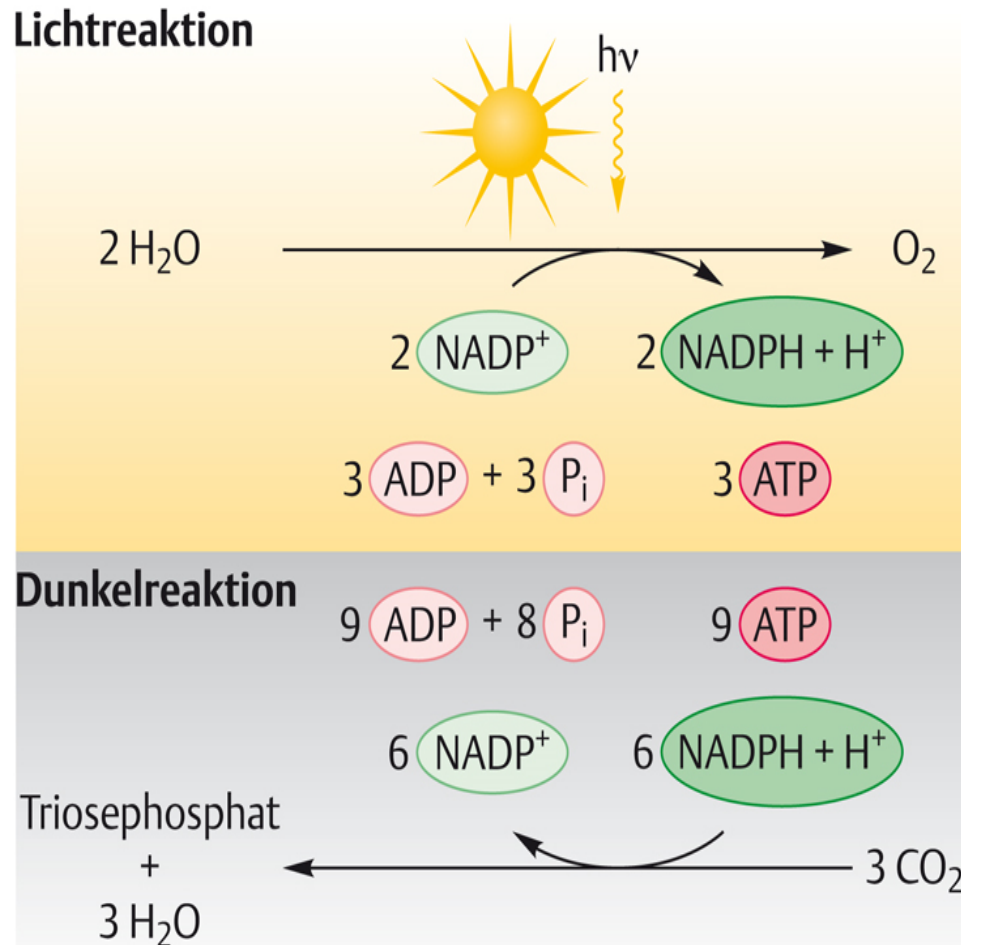
Grundprinzip oxygene Photosynthese

Lichtreaktion:

- Spaltung von Wasser
- Freisetzung von O_2
- Übertragung von H^+ auf $NADP^+$

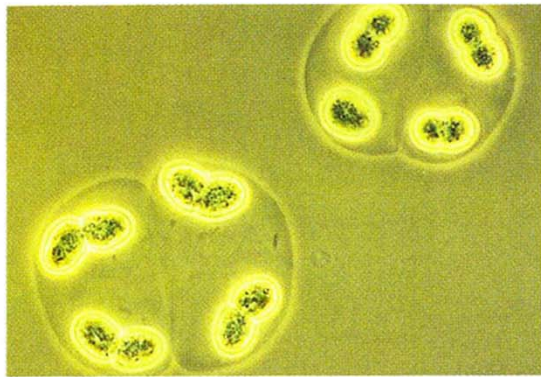
„Dunkel“reaktion:

- Bindung von CO_2 (v.a. im Calvin-Zyklus)
- Reduktion unter ATP und NADPH Verbrauch



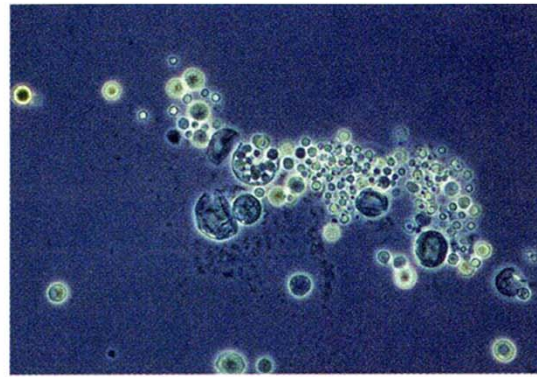
Cyanobakterien = Blaualgen

- Am weitesten verbreitete Gruppe von phototrophen Bakterien
- Betreiben als einzige Bakterien eine oxygene Photosynthese (PSII & I)
- Pioniere an nährstoffarmen oder extremen Standorten
- Thylakoidmembranen mit Phycobilisomen



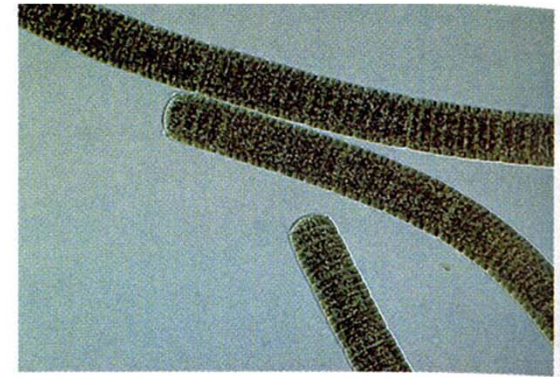
Susan Barns and Norman Pace

(a)



Susan Barns and Norman Pace

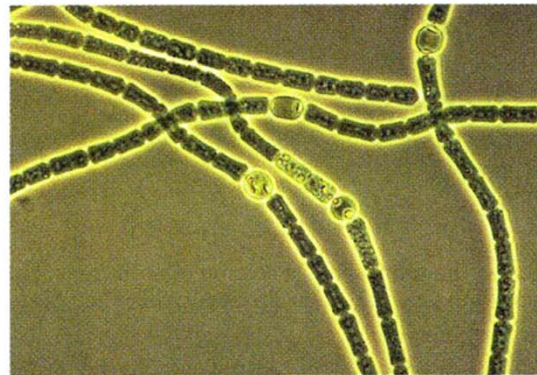
(b)



Susan Barns and Norman Pace

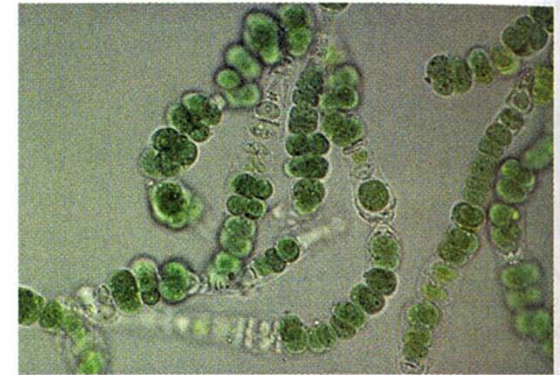
(c)

- a) *Gloeotheca*
- b) *Dermocarpa*
- c) *Oscillatoria*
- d) *Anabaena*
- e) *Fischerella*



Susan Barns and Norman Pace

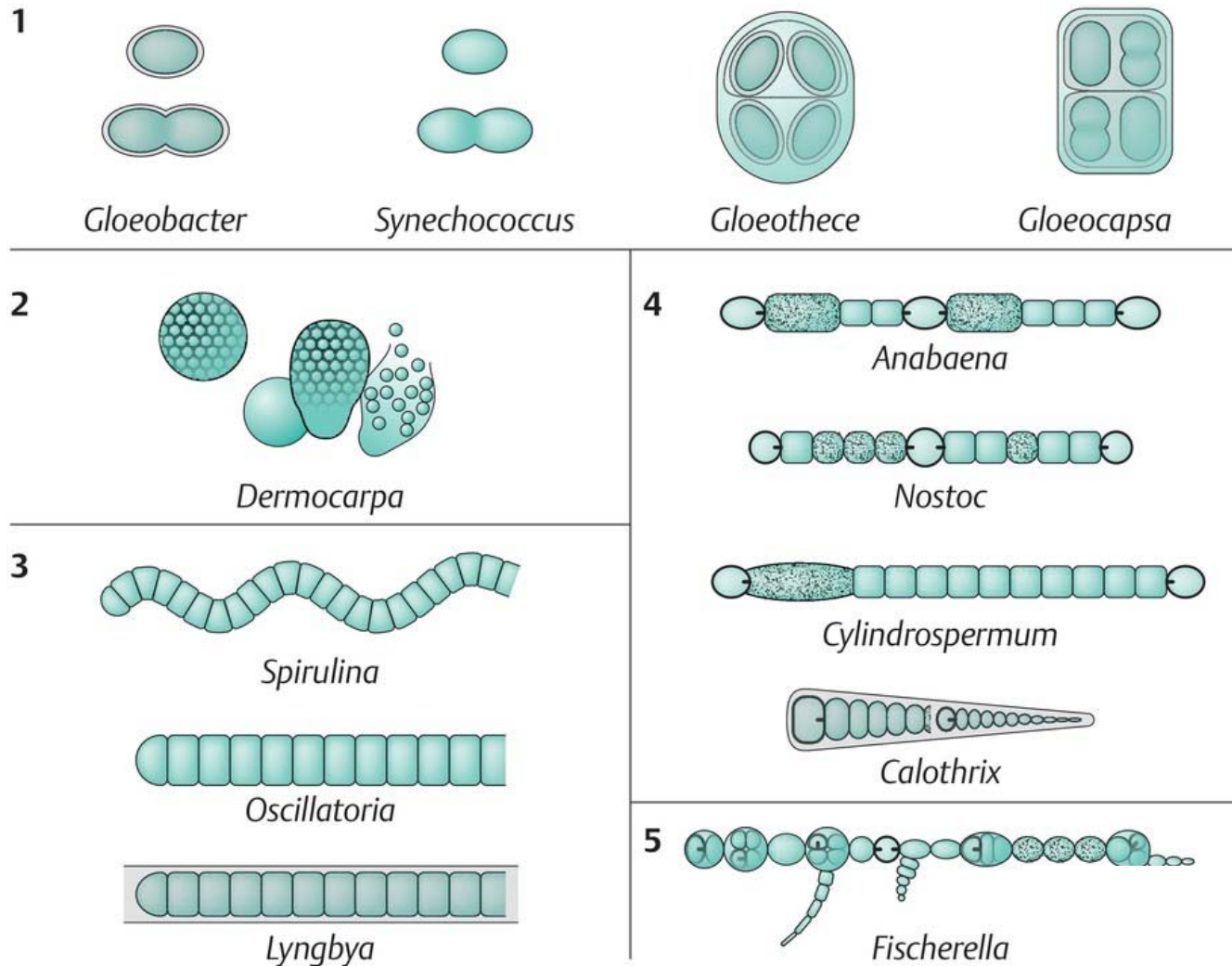
(d)



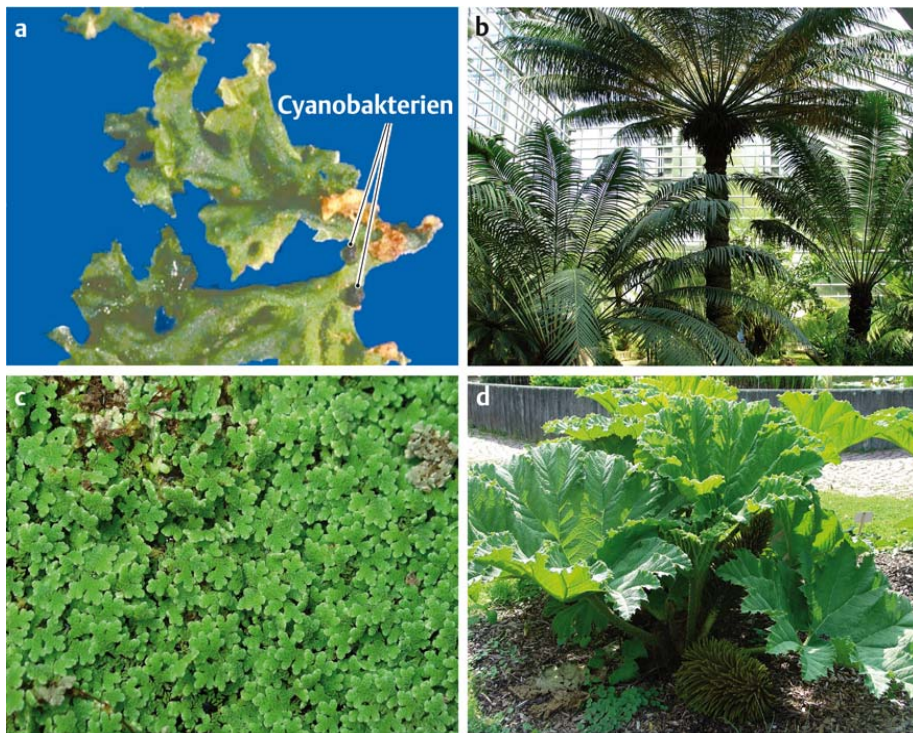
Susan Barns and Norman Pace

(e)

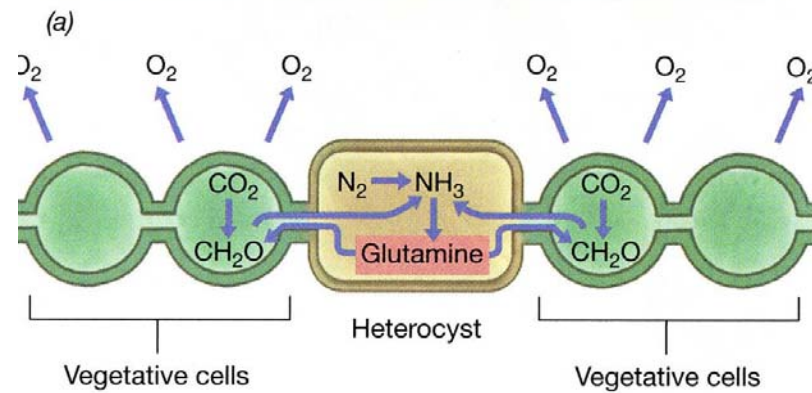
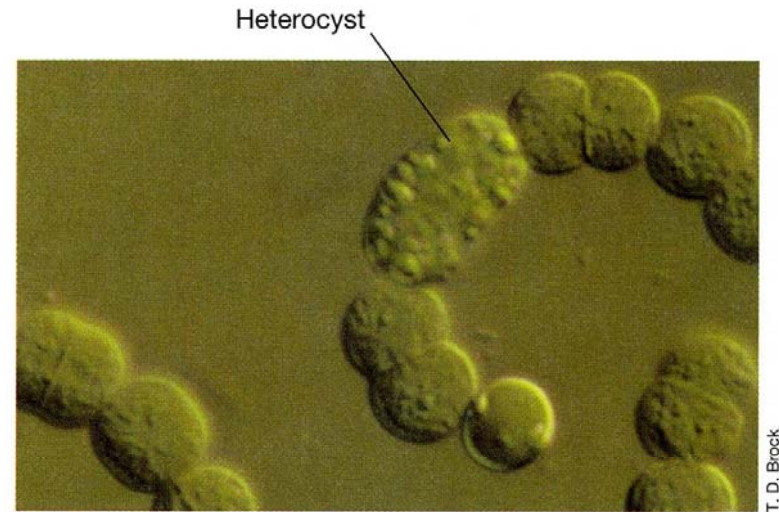
Morphologische Gruppen Cyanobakterien



Häufig haben Cyanobakterien die Fähigkeit zur N_2 Fixierung häufig in Symbiose mit Pflanzen



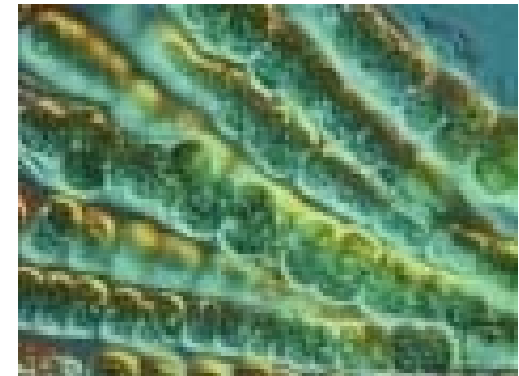
Nostoc in Symbiose mit höheren Pflanzen



Stickstofffixierende Anabaena

Spirulina maxima

- *Spirulina maxima* wird gemeinhin als Nahrungsergänzungsmittel verkauft
- In tropische Gewässern Anzucht in großen Mengen als Tierfutter

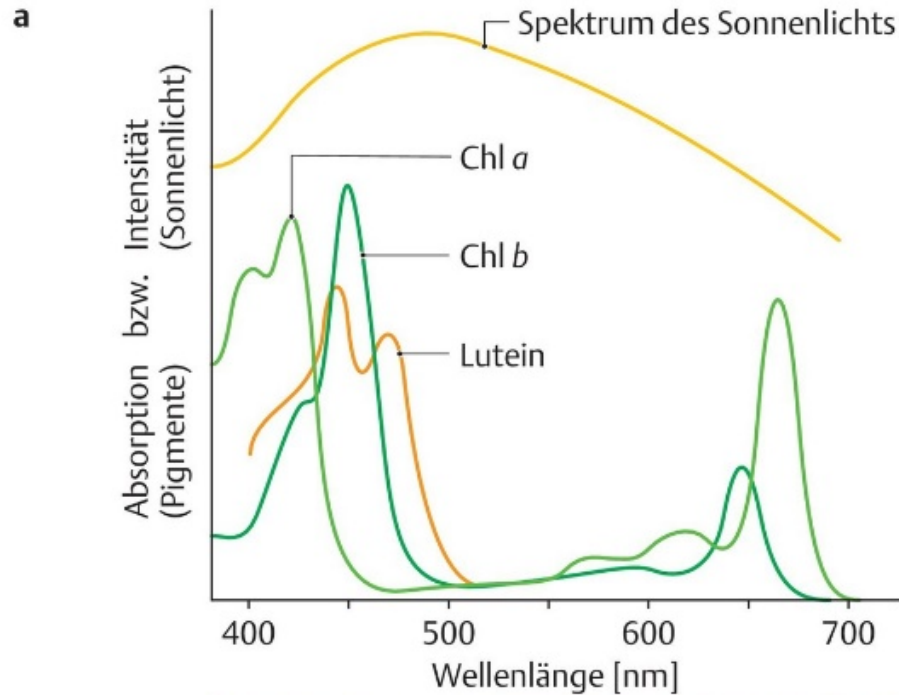




Earthrise Nutritionals, LLC, California.
Spirulina production, Ponds ~ 1 acre



Cyanotech Co., Hawaii,
producing *Haematococcus pluvialis* (red ponds) and
Spirulina



Photosynthetische Pigmente

Chlorophylle:

Absorption im blauen (< 450 nm), im roten, und infraroten Spektralbereich (650–1100 nm)

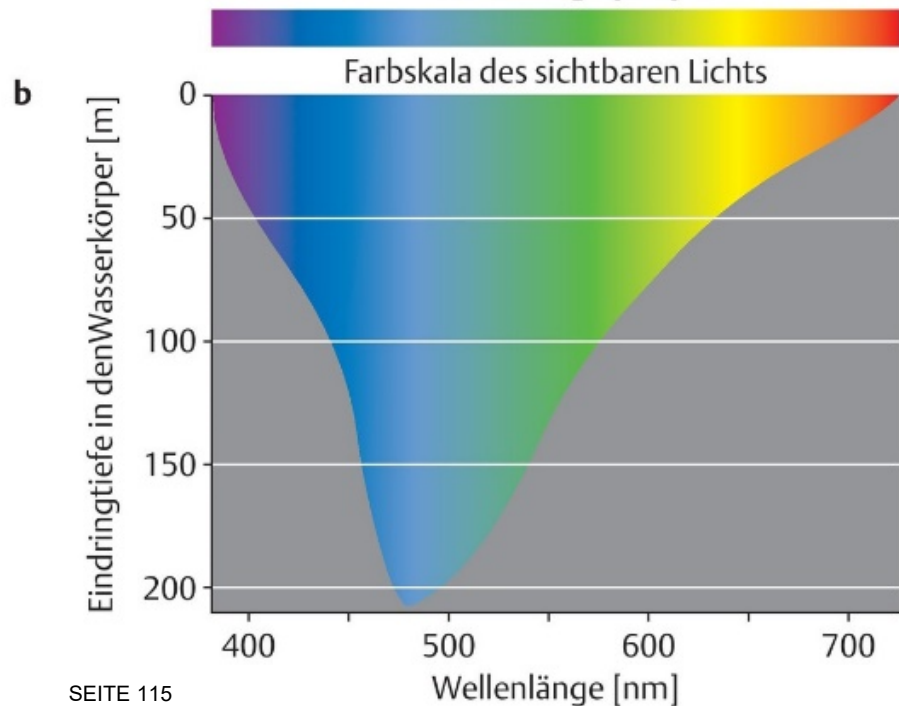
Carotinoide:

Absorption im Bereich von 400–550 nm

Phycobiline (nur bei Cyanobakterien):

Absorption im Bereich 550–650 nm

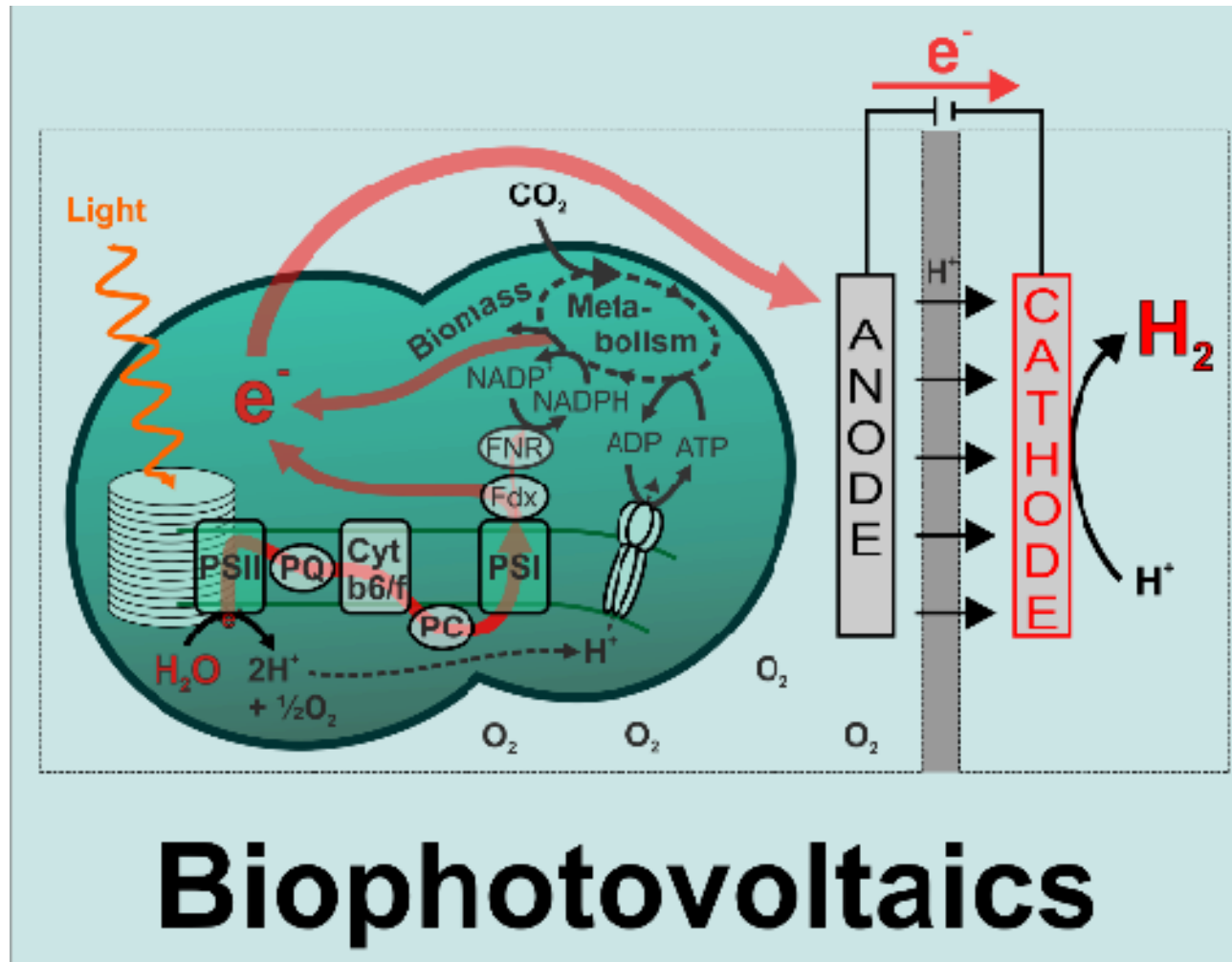
Alle Pigmente zeichnen sich durch ausgeprägte konjugierte Doppelbindungssysteme aus.

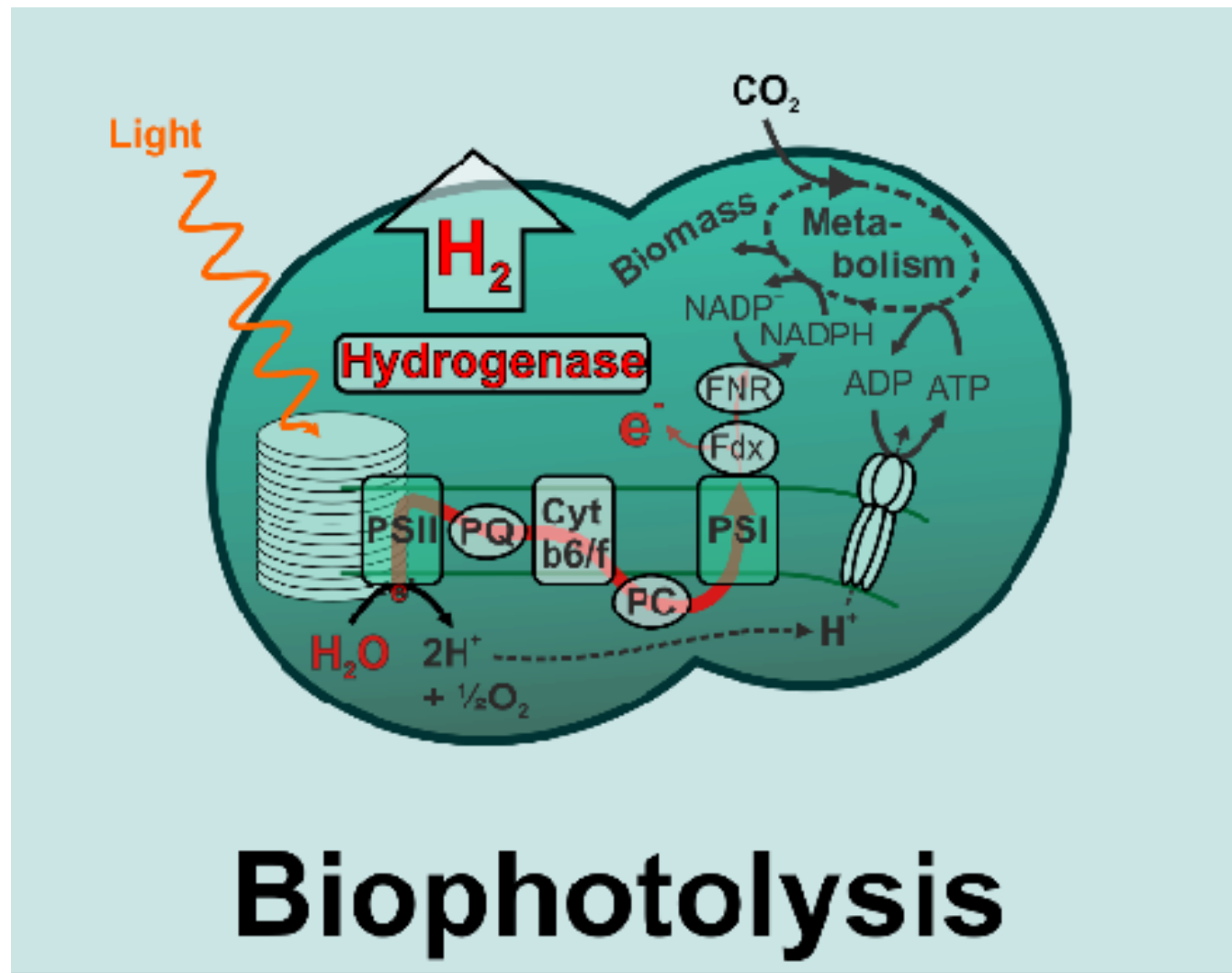


Wasserstoffbildung mit photosynthetischen Mikroben

Nature



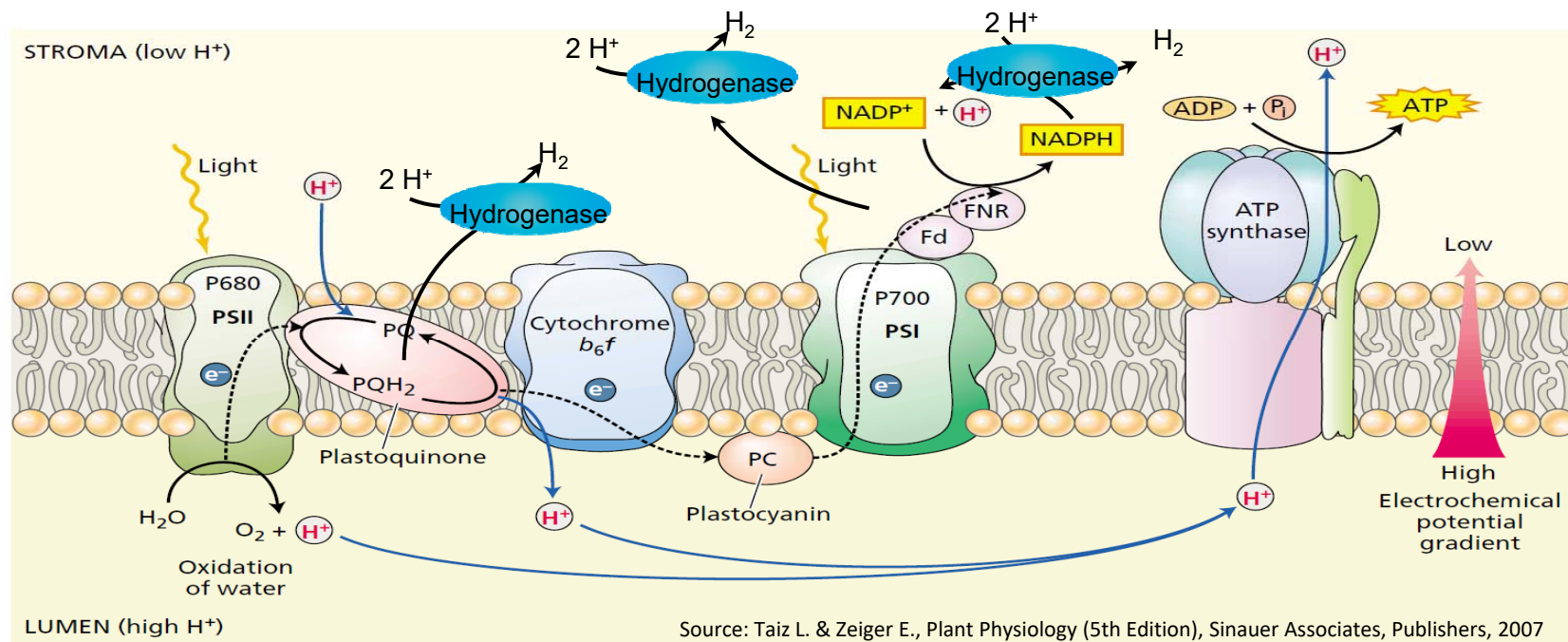




Biophotolysis

Biophotolysis

Bio-based light to H₂ conversion



Ende !

