

Innholdsfortegnelse

Forord	11
Kapittel 1	
Introduksjon til den mikrobielle verden	13
1.1. Hva er mikrobiologi?	14
1.2. Mikrobiologiens historie	15
Debatten om spontan generasjon	16
Vaksiner og sterilisering	18
1.3. Hva er årsaken til at dyr og planter blir syke?	18
Drømmen om «the magic bullet»	19
1.4. Klassifisering og navnsetting av levende organismer	20
1.5. Oversikt over de ulike gruppene av mikroorganismer	21
1.6. Mikroorganismenes rolle i natur og samfunn	22
Biologisk rensing av kloakk og bioremediering	23
Kontroll av insekter og sopp som angriper planter	23
Moderne bioteknologi og rekombinant DNA-teknologi	24
Kapittel 2	
Litt grunnleggende kjemi	25
2.1. Sterke og svake kjemiske bindinger	25
2.2. «Livets vann»	28
2.3. Syrer, baser og salt	28
2.4. pH og buffere i biologiske systemer	29
2.5. Makromolekylene i cellene	29
Karbohydrater	29
Proteiner	30
Nukleinsyrene	33
ATP er energibæreren i cellene	34
Lipider	34
Kapittel 3	
Mikroorganismene slik vi kan se dem i et mikroskop	37
3.1. Lysmikroskopet	37
3.2. Elektronmikroskopet	40
3.3. Preparering av prøver til lysmikroskopiske undersøkelser	41
Kapittel 4	
Den prokaryote og eukaryote cellen	44
4.1. Celle teorien	44
4.2. Den prokaryote cellen	44
Ulike celleformer hos bakterier	45
Oppbygging av cytoplasmamembranen	47
Funksjonen til cytoplasmamembranen	50
Cellevegger hos <i>Bacteria</i> og <i>Archaea</i>	52
Gramfarging av bakterier	56
Hvordan kan bakterier bevege seg?	57
Kjemotaksi, fototaksi og andre «taksi» hos bakterier	59

Endosporer	60
Det bakterielle cytoskjelettet	61
4.3. Den eukaryote cellen.....	62
Celleveggen	62
Cytoplasmamembranen.....	63
Cytoplasma og cytoskjelett	63
Eukaryote organeller	63
4.4. Livets opprinnelse.....	67
4.5. Endosymbioseteorien, utviklingen av de eukaryote organismene	68

Kapittel 5

Mikrobiell metabolisme	70
5.1. Katabolske og anabolske reaksjoner	70
5.2. Enzymer og kjemiske reaksjoner	72
Hva påvirker enzymaktiviteten?	74
5.3. Reduksjons- og oksidasjonsreaksjoner (redoksreaksjoner)	77
Hvordan genereres ATP?	79
5.4. Nedbrytning av karbohydrater.....	80
Glykolysen	80
Respirasjon	82
Oksidativ fosforylering, elektrontransportkjeden og kjemosmose teorien .	85
Anaerob respirasjon	86
Fermentering	87
5.5. Fotosyntese	89
Oksisk fotosyntese	90
Anoksisk fotosyntese.....	92
5.6. Metabolsk mangfold blant mikroorganismene.....	93
5.7. Biosyntese av karbohydrater, aminosyrer, nukleotider og fett	95

Kapittel 6

Mikrobiell vekst	98
6.1. Mikroorganismenes vekstkrav	98
Effekt av temperatur	98
Effekt av pH på vekst	100
Oksygen og mikrobiell vekst	101
Effekt av lys og vann.....	103
Mikroorganismenes kjemiske vekstkrav	104
Næringsmedier og biofilm	105
6.2. Celledeling hos bakterier	107
6.3. Vekst av bakterier i en lukket kultur (batchkultur)	109
6.4. Effekt av næringskonsentrasjonen på veksthastigheten.....	110
6.5. Dyrking av mikroorganismer i kontinuerlig kultur: kjemostat.....	111
6.6. Måling av vekst	112

Kapittel 7

Hvordan kontrollere uønsket mikrobiell vekst?	119
7.1. Virkning av antimikrobiell behandling	119
7.2. Fysiske metoder for kontroll av mikroorganismer.....	120
Varmebehandling	120
Effekt av lav temperatur.....	122
Effekt av mangel på vann.....	122

Ioniserende og ikke-ioniserende stråler.....	122
7.3. Kjemisk kontroll av vekst.....	123
Ulik følsomhet for antimikrobielle forbindelser	128

Kapittel 8

Mikrobiell genetik	129
8.1. Replikasjon, transkripsjon og translasjon	129
Replikasjon av DNA.....	130
Transkripsjon: fra DNA til mRNA.....	131
Translasjon: fra mRNA til proteiner	134
8.2. Regulering av genekspresjon.....	136
8.3. Sensing og signaltransduksjon	139
RNA-basert regulering	140
8.4. Mutasjoner	142
Kjemiske mutagener.....	144
Fysiske mutagener	145
Skadet DNA kan repareres.....	145
Identifisering av mutanter hos bakterier.....	145
Identifisering av kjemiske karsinogener (Ames-testen)	146
8.5. Plasmider	148
8.6. Overføring av gener og rekombinasjon.....	149
Transformasjon	150
Konjugasjon	152
Transduksjon: overføring med virus	153
8.7. Transposoner og insersjonssekvenser.....	154
Forsvar av integriteten til genomet: CRISPR-Cas-systemet.....	155

Kapittel 9

Klassifisering av mikroorganismer	157
9.1. Klassisk taksonomi	157
9.2. Det fylogenetiske hierarkiet.....	160
9.3. Vitenskapelig nomenklatur	161
9.4. Det taksonomiske hierarkiet	161
9.5. Metoder for klassifisering og identifisering av prokaryote mikroorganismer	162
Biokjemiske tester	163
Fettsyreanalyser og DNA-baserte tester	163

Kapittel 10

Fysiologisk og fylogenetisk mangfold blant de prokaryote mikroorganismene	167
10.1. Klassifisering av domenene <i>Archaea</i> og <i>Bacteria</i> etter deres fysiologiske egenskaper	167
Fototrofe organismer.....	167
Purpursvovelbakterier.....	169
Purpur ikke-svovelbakterier.....	170
Grønne svovelbakterier	171
Grønne ikke-svovelbakterier	171
Andre fotosyntetiske bakterier	171
Dissimilativt sulfatreduserende mikroorganismer.....	172
Dissimilativt svovelreduserende mikroorganismer.....	172

Dissimilativt svoveloksiderende mikroorganismer.....	172
Mangfoldet blant organismene som tar del i nitrogensyklusen	173
Jernreducerende mikroorganismer.....	176
Jernoksiderende mikroorganismer.....	176
Hydrogenmetaboliserende mikroorganismer	177
Metanotrofe og metylotrofe bakterier.....	178
Eddiksyre og acetogene bakterier	178
Bakterier som kan parasittere på andre bakterier	179
Spiralformede mikroorganismer	180
Knoppskyttende bakterier og stilkbakterier	182
«Sheated» Proteobacteria	184
Bakterier som produserer lys	184
10.2. Domenet <i>Archaea</i>	184
Klassifisering av <i>Archaea</i>	186
10.3. Spesielle egenskaper til organismer som kan leve ved høye temperatur... 188	
10.4. Fylogenetisk klassifisering av domenet <i>Bacteria</i>	189
10.5. <i>Proteobacteria</i> , de gramnegative bakteriene	190
<i>Alfaproteobacteria</i>	190
<i>Betaproteobacteria</i>	191
<i>Gammaproteobacteria</i>	192
<i>Delta-, Epsilon- og Zetaproteobacteria</i>	196
10.6. De grampositive bakteriene	197
<i>Firmicutes</i>	197
<i>Tenericutes</i> (<i>Mycoplasma</i>).....	199
<i>Actinobacteria</i> : coryneforme bakterier, propionsyrebakterier og <i>Mycobacterium</i> 200	
<i>Bacteroidetes</i>	202
<i>Chlamydiae</i> , <i>Planctomycetes</i> og <i>Verrucomicrobia</i>	202
10.7. Hypertermofile <i>Bacteria</i>	203
10.8. Andre divisjoner innen <i>Bacteria</i>	204

Kapittel 11

Eukaryote mikroorganismer	205
11.1. Systematisk inndeling av de eukaryote mikroorganismene	205
11.2. <i>Protozoa</i>	207
Zooflagelatene: <i>Mastigophora</i>	207
Euglenoider	208
Amøbegruppen <i>Sarcodia</i>	208
Ciliatene (<i>Cilophora</i>)	210
Apicomplexa eller Sporozoans	210
Cellulære slimsopper eller soppdyr: <i>Acrasiomycota</i>	212
Acellulære eller plasmodiale slimsopp: <i>Myxomycota</i>	212
11.3. Chromista.....	213
11.4. Sopp	217
Soppenes to celleformer, hyfer og gjær	217
Soppfysiologi	220
Hvordan formerer soppen seg?	221
Mycorrhiza (sopprot).....	223
Klassifisering av sopp.....	224
De ulike rekkene innen soppriket	225
Bioteknologisk anvendelse av sopp.....	229
Lav	229

Kapittel 12

«De ekstra små»: virus, viroider og prioner	232
12.1. Hva er virus?	232
12.2. Klassifisering av virus	235
12.3. Hvordan kan vi dyrke virus?	236
12.4. Ulike former for formering hos virus.....	238
Den lytiske syklusen til T4-bakteriofagen.....	239
Lysogen syklus til bakteriofagen Lambda	240
Spesialisert transduksjon	241
Vekstsyklusen til dyrevirus	241
Vekstsyklusen til plantevirus	242
12.5. Virus med DNA-genomer.....	242
12.6. Virus med RNA-genomer.....	244
Retrovirus og revers transkriptase	245
12.7. Noen sentrale virus som kan angripe mennesker	246
12.8. Virus kan forårsake kreft	247
12.9. Subvirale partikler, viroider og prioner.....	247

Kapittel 13

Antimikrobielle forbindelser	250
13.1. Kjemoterapiens historie	250
13.2. Virkningsmekanismene til antimikrobielle forbindelser	252
13.3. Antibiotikaresistens	256
13.4. Effekt av å kombinere medisiner	257
13.5. Fremtiden til kjemoterapeutiske midler.....	257

Kapittel 14

Mikrobiell økologi	259
14.1. Metoder i mikrobiell økologi	260
Kulturuavhengige mikroskopiske analyser av mikrobielle samfunn.....	261
Kulturuavhengig genetisk analyse av mikrobielle samfunn	262
Måling av mikrobiell aktivitet i naturen	263
14.2. Karbonsyklusen	265
14.3. Nitrogensyklusen	266
Biologisk nitrogenfiksering.....	268
Betydningen av C/N-forholdet for nedbrytning av organisk materiale....	271
14.4. Svovelsyklusen.....	272
14.5. Fosforsyklusen	274
14.6. Nedbrytning av syntetiske kjemiske forbindelser i jord og vann	274
Bioremediering og bioaugmentasjon.....	275
14.7. Rensing av drikkevann og kloakk	276
Ulike metoder for rensing av kloakk	277

Kapittel 15

Anvendt og industriell mikrobiologi	282
15.1. Ulike måter for å bevare holdbarheten til matvarer	282
15.2. Ulike næringsmidler hvor mikroorganismer spiller en nøkkelrolle	284
15.3. Produksjon av alkoholholdig drikke.....	286
15.4. Eddiksyreproduksjon	289
15.5. Sopp som mat	289
15.6. Industriell mikrobiologi	290

Kapittel 16

Patogenitet og immunologi	294
16.1. Patologi, infeksjon og sykdom	294
Patogenitet og virulens	295
Etiologien til infeksjonssykdommene.....	298
16.2. Immunologi	302
Ikke-cellulære faktorer.....	305
Celler og organer i immunsystemet.....	306
Hvordan kan kroppen lage spesifikke antistoffer mot alle nåværende og fremtidige patogener?	313
16.3. Forsvarsreaksjoner i verten	314
Immunitet og immunisering	315
Kunstig aktiv immunitet: vaksinerings	315
16.4. Epidemiologi	315
Spredning av sykdom.....	316

Kapittel 17

Molekylærbiologiske metoder	319
17.1. Molekylærbiologiske metoder	319
Sekvensering av DNA og RNA.....	321
Mikrobielle genomer	324
17.2. Bioteknologi og gensløyd	326
Vertene til kloningsvektorene	329
Plasmider som kloningsvektorer	331
Bakteriofager som kloningsvektorer.....	331
Vekslingsvektorer (shuttel-vektorer) og ekspresjonsvektorer.....	334
Kloning i planter.....	335
Molekylær metode for mutagenese.....	336
17.3. Genomikk	338
Proteomikk.....	339
Metabolomikk og systembiologi	340
Metagenomikk	341
Genomene til organellene	341
Viktige begreper.....	342
Referanser og kilder til mer kunnskap	371
Nettsider	371
Stikkord	372
Illustrasjoner	383

Forord

Mikrobiologi er en fasinerende disiplin som utgjør en stadig viktigere del av den biologiske kunnskapsbasen. Menneskene benyttet mikroorganismenes nyttige egenskaper i flere tusen år i produksjon av alkoholholdig drikke og konservering av mat lenge før de kjente til disse organismene. Mikrobiologien som vitenskap ble først utviklet i siste del av 1800-tallet. I dag vet alle at vi kan bli syke etter å ha blitt smittet av virus eller bakterier. Mindre kjent er at de organismene som fører til sykdom, bare utgjør en liten del av mikrofloraen, og at hele økosystemet på jorda er helt avhengig av de nyttige mikroorganismene.

Det er en rekke lærebøker i mikrobiologi på engelsk, men mange universitets- og høyskolestudenter og lærere har etterspurt en lærebok på norsk. Dette inspirerte meg til å skrive denne læreboka. Bokas hovedmålgruppe er studenter på kurs i mikrobiologi på bachelornivå og på innføringskursene i biologi/bioteknologi ved universiteter og høyskoler. Boka vil forhåpentligvis også kunne være av interesse for andre som vil lære mer om disse fasinerende organismene.

Faget mikrobiologi bygger på kunnskaper i biokjemi, genetikk og cellebiologi. De fleste studentene vil ha nødvendig bakgrunn i disse fagene fra videregående eller tidligere kurs på universitet/høyskole. Jeg har imidlertid valgt i de innledende kapitlene å ta med noen av de viktige temaene i disse basisfagene. For noen kan dette være nytt stoff, men for andre vil det være nyttig repetisjon.

Mikrobiologi er et stort fagområde, og det er ikke mulig å dekke hele bredden og kompleksiteten i en innføringsbok. Utvalget illustrerer imidlertid mikroorganismenes rolle i økosystemene og i bekjempelse av forurensning, deres evne til å fremkalle sykdom og hvordan de kan bekjempes, og anvendelse av mikroorganismer som produksjonsorganismer i industrien.

Ved hjelp av moderne molekylære teknikker der mikroorganismene er viktige modellorganismer, har vi fått mye ny innsikt og kunnskap om basale biologiske prosesser. Dette har også bidratt til større forståelse for hva som skjer i høyere organismer, som oss mennesker. Siste kapittel i boka gir innblikk i noen av disse både tradisjonelle og nye molekylærbiologiske teknikkene som muliggjør ny biologisk innsikt. Innsikt som blant annet kan hjelpe forskere å finne løsninger til økt matproduksjon og kurer for arvelige sykdommer og kreft.

TAKK

Takk til illustratør Anne Langdalen for godt samarbeid om illustrasjoner og Jannicke Bærheim og andre dyktige fagpersoner i Universitetsforlaget.

En spesielle takk rettes til min kollega Geir Mathiesen som har kommet med mange kommentarer og meget gode innspill til hele boka. Dessuten vil jeg takke Tor Lea, Linda Hjeljord, Jon Fredrik Hanssen, Trude Wicklund, Roger Abrahamsen, Bjørn Solheim, Leiv Sigve Håvarstein, Dzung Bao Diep, Anne Marte Tronsmo, Kari Tronsmo, Knut Rudi og Rannei Tjåland for nyttige kommentarer og innspill til enkeltkapitler. Takk rettes også til inspirerende tidligere lærere og kollegaer: Jostein Goksøyr, Jan Raa, Tor Arve Pedersen, Aslaug Lode, Rolf Arne Olsen og Bjørn Solheim.

Ås, 26. mai 2016

Arne Tronsmo