

ATP-Synthese in Sulfat-reduzierenden Bakterien: Stöchiometrie und Mechanismus

VON RUDOLF K. THAUER und WERNER BADZIONG

Zusammenfassung

Sulfat-reduzierende Bakterien sind anaerobe Prokaryonten, die Sulfat als Elektronenakzeptor im Energiestoffwechsel verwenden können: Sulfat wird dabei zu H_2S reduziert. Es wird gezeigt, dass die dissimilatorische Reduktion von Sulfat zu H_2S mit der Nettosynthese von 1 Mol ATP aus ADP und P_i , die Reduktion von Sulfid zu H_2S mit der Synthese von 3 Mol ATP gekoppelt ist. Aus Untersuchungen zur Topographie der an der dissimilatorischen Sulfatreduktion beteiligten Elektronentransport-Komponenten geht hervor, dass die Kopplung von Sulfatreduktion und ATP-Synthese über einen chemiosmotischen Mechanismus erfolgt.

Einleitung

Einige strikt anaerobe Prokaryonten sind in der Lage, Sulfat als Elektronenakzeptor im Energiestoffwechsel zu verwenden. Sulfat wird dabei zu H_2S reduziert (Abb. 1). Der Prozess wird, in Analogie zur O_2 -Atmung, Sulfat-Atmung genannt. Die Bakterien, die zu dieser anaeroben Atmung befähigt sind, heissen Sulfat-reduzierende Bakterien. Zu ihnen zählen die Gattungen *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum*, *Desulfobacter*, *Desulfococcus*, *Desulfobulbus*, *Desulfosarcina* und *Desulfonema* [1–3]. Im Folgenden wird die Frage diskutiert, ob die dissimilatorische Reduktion von Sulfat zu H_2S in diesen Bakterien, ebenso wie die Reduktion von O_2 zu H_2O in aeroben Organismen, mit einer Nettosynthese von ATP verbunden ist. Falls ja, muss geklärt werden, wie viele Mole ATP dabei gebildet werden, und soweit möglich, wie der Mechanismus der Koppelung erfolgt. Vorangestellt ist eine kurze Zusammenfassung über das, was von der dissimilatorischen Sulfatreduktion bekannt war. Ausführliche Übersichten sind von POSTGATE [4], LEGALL und POSTGATE [5], PECK [6], THAUER et al. [7] und THAUER und BADZIONG [8] erschienen. Für Originalliteratur sei auf diese Übersichten verwiesen.

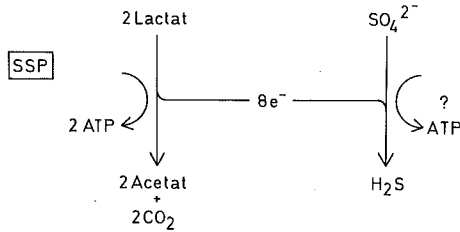
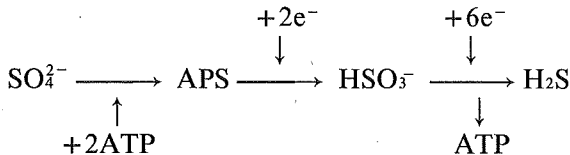


Abb. 1 Schema des Energiestoffwechsels von Sulfat-reduzierenden Bakterien mit Lactat und Sulfat. Die Oxidation von Lactat zu Acetat und CO_2 ist mit einer Synthese von ATP aus ADP und Pa durch Substratstufenphosphorylierung (SSP) gekoppelt. Zu Beginn der Untersuchung war unklar, ob zusätzlich dazu ATP auch bei der Reduktion von Sulfat zu H_2S gebildet wird [7].

1. Bisher bekanntes über die dissimilatorische Sulfatreduktion

Die dissimilatorische Reduktion von Sulfat zu H_2S verläuft über Adenosinphosphosulfat (APS) und Bisulfit als fassbare Zwischenprodukte:



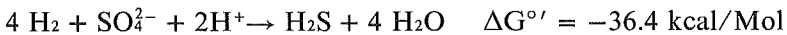
Die Bildung von APS aus Sulfat wird von der ATP-Sulfurylase katalysiert, wobei 1 Mol ATP verbraucht und 1 Mol anorganisches Pyrophosphat gebildet werden. Letzteres wird wahrscheinlich durch die in Sulfatreduzierern in sehr hohen Aktivitäten vorkommende anorganische Pyrophosphatase quantitativ hydrolysiert. Deshalb wird allgemein angenommen, dass zur Aktivierung von Sulfat letztlich 2 Mole ATP benötigt werden, was auch durch Überlegungen zur Thermodynamik der Reaktion gestützt wird. APS wird unter Beteiligung der APS-Reduktase in einem zwei Elektronen verbrauchenden Schritt zu Bisulfit reduziert. Der Weg vom Bisulfit zu H_2S ist noch unklar. Hier streitet man sich, ob an der Reduktion von Bisulfit zu H_2S ein oder mehrere Enzyme beteiligt sind. Sicher ist jedoch, dass bei der Reduktion sechs Elektronen verbraucht werden und dass die Bisulfitreduktase beteiligt ist, ein Enzym, das in Sulfat-reduzierenden Bakterien in hohen Konzentrationen vorkommt, das Sirohäm als prosthetische Gruppe enthält und das je nach Farbe Desulfoviridin, Desulforubridin oder P_{582} genannt wird. Der physiologische Elektronendonator für die APS-Reduktasereaktion und für die Bisulfitreduktasereaktion ist noch unbekannt.

Die Reduktion von Sulfat zu Bisulfit ist unter Verwendung der meisten Elektronendonatoren (z. B. NADH : $E^{\circ'} = -320 \text{ mV}$) eine endergone Reaktion (Sulfat/Bisulfit: $E^{\circ'} = -516 \text{ mV}$). Deshalb kann Sulfat zu Bisulfit nur reduziert werden, wenn Energie in Form von ATP aufgenommen wird. Ganz an-

ders die Reduktion von Bisulfit zu H_2S : Dies ist eine stark exergone Reaktion (Bisulfit/ H_2S : $E^{\circ'} = -116$ mV), und es ist bereits seit Ende der fünfziger Jahre durch die Arbeiten von PECK bekannt, dass die Reduktion von Bisulfit zu H_2S mit der Synthese von ATP aus ADP und Pa gekoppelt ist [9]. Offen blieb jedoch, wieviel Mole ATP dabei entstehen. Die meisten Untersuchungen sprachen für 2 Mole ATP, was bedeuten würde, dass zwischen Bisulfit und H_2S genausoviel ATP gebildet wird wie zur Aktivierung von Sulfat benötigt. Die dissimilatorische Sulfatreduktion wäre damit nicht mit einer Nettosynthese von ATP gekoppelt. Im Folgenden wird gezeigt, dass diese Vorstellung falsch ist.

2. Kopplung der dissimilatorischen Sulfatreduktion mit einer Netto-Synthese von ATP

Die Untersuchungen gingen von folgender Überlegung aus. Falls die dissimilatorische Sulfatreduktion mit einer Nettosynthese von ATP gekoppelt ist, müsste es Bakterien geben, die in der Lage sind, auf H_2 und Sulfat als einziger Energiequelle zu wachsen:



Dies ist eine exergone Reaktion, die theoretisch mit der Synthese von 1 Mol ATP, wenn nicht sogar von 2 oder 3 Molen ATP gekoppelt sein könnte; in der Zelle werden für die Synthese von ATP aus ADP und Pa ca 12 kcal/mol benötigt. Aus der Literatur gab es Hinweise, dass es solche Sulfat-reduzierenden Bakterien gibt [10]. Wir haben deshalb versucht, ein Bakterium zu isolieren, das mit H_2 und Sulfat als einziger Energiequelle wachsen kann. Dies ist tatsächlich aus mehreren Standorten gelungen, unter anderem aus dem Faul-turm der Kläranlage von Marburg [11]. Mit letzterem Organismus wurden alle folgenden Untersuchungen durchgeführt. Es handelt sich u.a. der Form, dem Aufbau der Zellwand, dem Begeißelungstyp und dem GC-Gehalt nach um eine Subspecies von *Desulfovibrio vulgaris*, unterscheidet sich jedoch vom ATCC-Stamm durch die Fähigkeit, mit H_2 und Sulfat als einziger Energiequelle zu wachsen. Abb. 2 zeigt ein Schema der Züchtungsanlage, Abb. 3 eine typische Wachstumskurve von *D. vulgaris* (Marburg) mit H_2 und Sulfat. Das Medium enthielt neben Mineralsalzen nur noch Acetat, das – wie sichergestellt werden konnte – ausschliesslich für den Baustoffwechsel des Bakteriums benötigt wird. Unter optimalen Bedingungen (pH 6.55; 35°C) wachsen die Bakterien exponentiell mit einer Verdoppelungszeit von 4.4 h bis zu einer Zelldichte von 5 g Feuchtzellen pro l, wobei 1 g Feuchtzellen ca 0.22 g Trockenzellen entsprechen. Pro Mol Sulfat werden 1 Mol H_2S gebildet und etwas mehr als 4 Mol H_2 verbraucht [12]. Diese Befunde zeigen, dass es Sulfatreduzierer gibt, die auf H_2 plus Sulfat als einziger Energiequelle wachsen können, und dass daher die dissimilatorische Sulfatreduktion mit einer Nettosynthese von ATP gekoppelt sein muss.

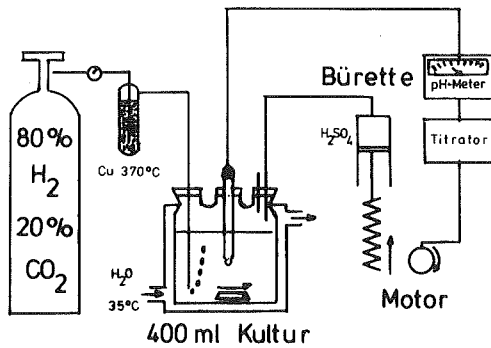


Abb. 2 Anlage zur Züchtung von *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) mit H_2 und Sulfat als einziger Energiequelle [19].

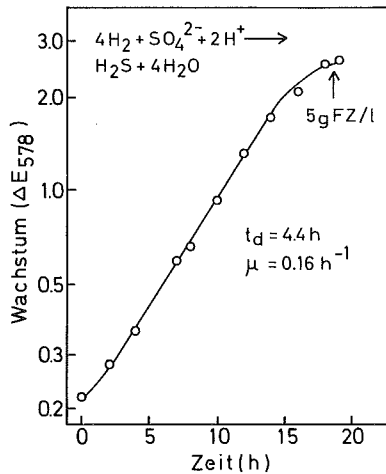


Abb. 3 Wachstum von *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) mit H_2 und Sulfat als einziger Energiequelle bei pH 6.55 und 35° C. Die 400-ml-Kultur wurde mit einem Gasgemisch aus 80% H_2 /20% CO_2 mit einer Rate von 200 ml/min begast (s. Abb. 2). Das Medium enthielt 50 mM Sulfat und 30 mM Acetat. Der pH-Wert wurde mit 9 M H_2SO_4 konstant gehalten [19].

3. Stöchiometrie der ATP-Synthese

Die Frage, wie viele Mole ATP bei der dissimilatorischen Sulfatreduktion netto gebildet werden, wurde unter Ausnutzung der folgenden Beziehung gelöst:

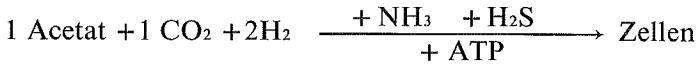
$$Y_{SO_4^{2-}}^{\max} = n \cdot Y_{ATP}^{\max}$$

wobei $Y_{SO_4^{2-}}^{\max}$ der Wachstumsertrag in g Zellen pro Mol Sulfat-Verbrauch bei der extrapolierten Wachstumsrate $\mu = \infty$ ist, Y_{ATP}^{\max} der theoretische Ertrag in g pro

Mol ATP bei $\mu = \infty$ und n eine dimensionslose Zahl, die angibt, wieviel ATP pro Mol Sulfat gebildet wird. Y_{ATP}^{max} lässt sich berechnen, wenn der Baustoffwechsel bekannt ist, $Y_{SO_4}^{max}$ experimentell ermitteln. Die Methode ist eingehend im Vortrag von Dr. STOUTHAMER diskutiert [13].

3.1. Berechnung von Y_{ATP}^{max}

Für die Synthese von Zellmaterial benötigt *D. vulgaris* (Marburg) neben CO_2 nur noch Acetat als C-Quelle. 70% des Zellkohlenstoffs stammen aus Acetat, 30% aus CO_2 [11]. Ammoniumionen und H_2S dienen als N- bzw. S-Quellen. Der Baustoffwechsel lässt sich durch die folgende einfache Summengleichung wiedergeben:



Der Weg der Assimilation von Acetat und CO_2 wurde durch Langzeit-Markierungsexperimente und enzymatische Untersuchungen aufgeklärt [14] und ist in Abb. 4 dargestellt. Unter Zugrundelegung dieses Stoffwechselschemas wurde errechnet, dass pro Mol ATP zwischen 11.5 und 14.5 g Zellen gebildet werden müssten, wenn ATP ausschliesslich für Biosyntheseleistungen verbraucht würde [12]. Die Spanne kommt dadurch zustande, dass bei der Berechnung einige Annahmen über den ATP-Bedarf gemacht werden müssen, wobei dem kleineren Wert Maximalannahmen und dem grösseren Wert Minimalannahmen zugrunde gelegt wurden. ATP wird theoretisch in wachsenden Bakterien ausschliesslich für Biosynthesen verwendet, wenn die Zellen unendlich schnell wachsen. Der berechnete Y_{ATP} -Wert ist also ein Y_{ATP}^{max} -Wert. Ergebnis:

$$Y_{ATP}^{max} = 11.5 \text{ bis } 14.5 \text{ g/Mol.}$$

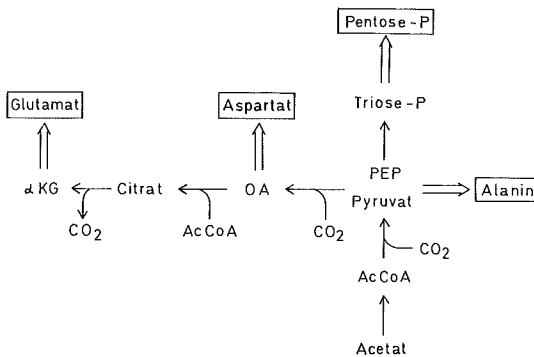


Abb. 4 Assimilation von Acetat und CO_2 und durch *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) bei Wachstum mit H_2 und Sulfat als einziger Energiequelle [14].
 AcCoA: Acety-Coenzym A, PEP: Phosphoenolpyruvat, OA: Oxalacetat, α -KG: α -Ketoglutarat.

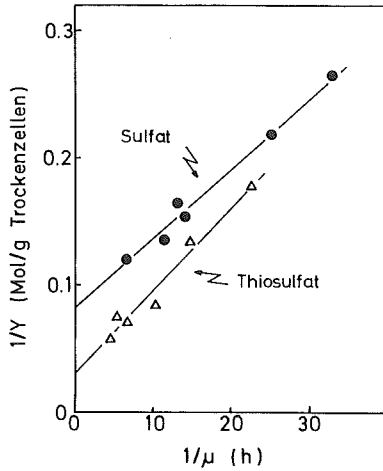


Abb. 5 Wachstumserträge auf H₂ und Sulfat bzw. H₂ und Thiosulfat von *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) in Abhängigkeit von der Wachstumsrate μ . Doppelt reziproke Auftragung von $Y_{SO_4^{2-}}$ und $Y_{S_2O_3^{2-}}$ gegen μ [12].

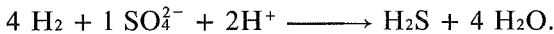
3.2. Bestimmung von $Y_{SO_4^{2-}}^{max}$

Der Wachstumsertrag Y hängt von der Wachstumsrate μ ab über die folgende Beziehung:

$$1/Y = m/\mu + 1/Y^{max}$$

wobei m der «maintenance coefficient» ist. m gibt an, wie viele Mole Substrat oder ATP pro Stunde für die Erhaltung von 1 g Zellen benötigt werden. Unter gegebenen Bedingungen ist m eine Konstante. Auftragungen von $1/Y$ gegen $1/\mu$ ergeben daher eine Gerade, die die Ordinate bei $1/Y^{max}$ schneidet. Eine ausführliche Diskussion dieser Gleichung findet man in PIRT [15]. Um $Y_{SO_4^{2-}}^{max}$ zu ermitteln, wurde $Y_{SO_4^{2-}}$ bei verschiedenen Wachstumsraten bestimmt. Reziproke Auftragungen ergaben eine Gerade (Abb. 5). Aus dem Abschnitt auf der Ordinate wurde $Y_{SO_4^{2-}}^{max} = 12.2$ g/Mol erhalten [12].

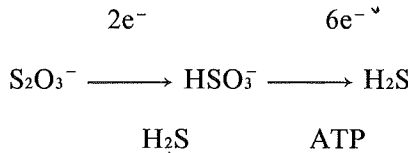
Ein Vergleich des $Y_{SO_4^{2-}}^{max}$ -Wertes mit dem Y_{ATP}^{max} -Wert von 11.5 bis 14.5 g/Mol zeigt, dass pro Mol Sulfat genauso viele Zellen gebildet werden wie pro Mol ATP. Das bedeutet, dass die dissimilatorische Sulfatreduktion mit der Netto-synthese von 1 Mol ATP gekoppelt ist.



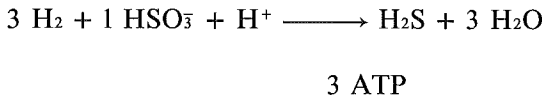
1 ATP

3.3. Bestimmung von $Y_{S_2O_3^-}^{max}$

Der Befund, dass bei der dissimilatorischen Sulfatreduktion pro Mol Sulfat 1 Mol ATP netto gebildet wird, weist darauf hin, dass die Reduktion von Bisulfit zu H_2S mit der Synthese von 3 Mol ATP gekoppelt sein muss, da 2 Mol ATP zur Aktivierung von Sulfat benötigt werden. Um die zwischen Bisulfit und H_2S gebildete ATP-Menge direkt zu erhalten, wurde $Y_{HSO_3^-}^{max}$ ermittelt. Da *D. vulgaris* (Marburg) auf H_2 plus Sulfit nur schlecht wuchs, wurde das Bakterium auf H_2 plus Thiosulfat als einziger Energiequelle gezogen und $Y_{S_2O_3^-}^{max}$ bestimmt. Thiosulfat wird in Sulfat-reduzierenden Bakterien über Bisulfit zu H_2S reduziert.



Die Reduktion von Thiosulfat zu Bisulfit mit H_2 ist mit einer Änderung der freien Enthalpie von 0 kcal/Mol verbunden, was bedeutet, dass die Reaktion weder mit einem ATP-Verbrauch noch mit einer ATP-Synthese verbunden ist. $Y_{S_2O_3^-}^{max}$ ist daher gleich $Y_{HSO_3^-}^{max}$. Aus Abb. 5 geht hervor, dass $Y_{S_2O_3^-}^{max} = 33.5$ g/Mol ist [12]. Es werden also fast dreimal so viele Zellen pro Mol Thiosulfat gebildet wie pro Mol Sulfat, woraus gefolgert wird, dass die dissimilatorische Reduktion von Bisulfit zu H_2S mit der Synthese von 3 Mol ATP gekoppelt ist, was die oben gemachte Voraussage experimentell bestätigt.



4. Mechanismus der ATP-Synthese

Es wird zur Zeit allgemein angenommen, dass die Energiekonservierung im reduktiven Teil des Energiestoffwechsels von chemotrophen Organismen dadurch erfolgt, dass der Reduktionsprozess vektoriell über ein geschlossenes Membransystem geführt wird, und zwar derart, dass die in der Redoxreaktion freiwerdende Energie konserviert wird in einem pH-Gradienten und in einem Membranpotential [16]. Beide zusammen, das elektrochemische Potential (proton motive force), sollen dann über eine membrangebundene ATP-Synthetase die Synthese von ATP aus ADP und Pa treiben. Mit dieser chemiosmotischen Hypothese vor Augen haben wir uns die Frage gestellt, ob die Reduktion von Sulfat zu H_2S mit H_2 in *D. vulgaris* (Marburg) ein vektorieller Redoxprozess ist. Dazu wurde die Topographie der an der dissimilatorischen Sulfatreduktion beteiligten Enzyme und Elektronenüberträger untersucht.

4.1. Beteiligte Enzyme und Elektronenüberträger

An der Reduktion von Sulfat zu H_2S mit H_2 in *D. vulgaris* (Marburg) sind mit Sicherheit beteiligt: Hydrogenase zur Aktivierung von H_2 , Cytochrom c_3 als Coenzym der Hydrogenase, ATP-Sulfurylase zur Aktivierung von Sulfat und APS-Reduktase und Bisulfitreduktase zur Reduktion von APS zu H_2S . Die Membranfraktion enthält Cytochrom b und Menachinon, die lösliche Fraktion Ferredoxin. Ob diese Elektronenüberträger an der dissimilatorischen Sulfatreduktion beteiligt sind, ist noch nicht erwiesen. Der Gehalt bzw. die spezifische Aktivität der Elektronentransportkomponenten in *D. vulgaris* (Marburg) sind in Tabelle 1 wiedergegeben [17].

Tab. 1. Gehalt an Elektronentransportkomponenten in *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) nach Wachstum mit H_2 plus Sulfat als einziger Energiequelle. Das Medium enthielt Eisen im Überschuss [17].

Komponente	Gehalt pro mg Trockenzellen*
Hydrogenase	30 U
APS-Reduktase	0.6 U
Desulfovirdin (= Bisulfitreduktase)	35 μ g
Thiosulfatreduktase	30 mU
Cytochrom c_3	0.3 nMol
Cytochrom b	0.04 nMol
Menachinon	0.85 nMol
Ferredoxin	0.4 nMol

1 U = 1 μ Mol Substrat oxidiert oder reduziert pro min.

* Der Gehalt an Elektronentransportkomponenten pro mg Trockenzellen ist die Summe der Mengen, die in Periplasma-, Cytoplasma- und Membranfraktion gefunden wurden.

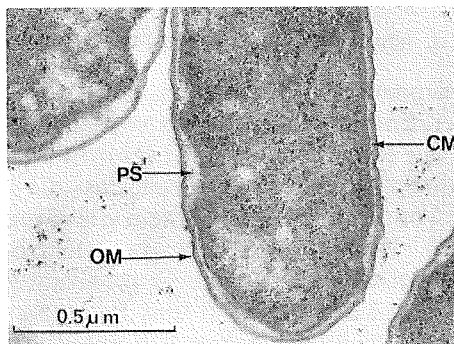


Abb. 6 Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Dünnschnittes von *Desulfovibrio vulgaris* nach Wachstum mit H_2 und Sulfat als einziger Energiequelle. OM = Äussere Membran; CM = Cytoplasmamembran; PS = Periplasmatischer Raum [11].

4.2. Topographie der Elektronentransportkomponenten

Abb. 6 zeigt eine elektronenmikroskopische Aufnahme eines Dünnschnittes von *D. vulgaris* (Marburg). Neben der äusseren Membran ist zu erkennen, dass das Bakterium von einer Cytoplasmamembran umgeben ist, die an keiner Stelle invaginiert ist; intracytoplasmatische Membranen fehlen. Falls die Reduktion von Sulfat zu H₂S mit H₂ ein vektorieller Redoxprozess ist, müssen die an dem Prozess beteiligten Enzyme und Elektronenüberträger vektoriell über die Cytoplasmamembran angeordnet sein.

Hydrogenase und Cytochrom c₃ wurden auf der periplasmatischen Seite, APS-Reduktase, Bisulfitreduktase und Thiosulfatreduktase auf der cytoplasmatischen Seite der Cytoplasmamembran lokalisiert. Cytochrom b und Menachinon sind Membrankomponenten (Tab. 2; Abb. 7). Diese Anordnung war relativ leicht nachzuweisen, da sich Hydrogenase und Cytochrom c₃ im Alkalischen (pH 9) in Gegenwart von hohen Konzentrationen von EDTA

Tab. 2. Lokalisierung der untersuchten Elektronentransportkomponenten in *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) nach Wachstum mit H₂ plus Sulfat als einziger Energiequelle [17]. - = nicht bestimmt

Komponente	Periplasma	Membran	Cytoplasma
Hydrogenase	> 95%	4%	1%
Cytochrom c ₃	82%	10%	8%
Cytochrom b	-	100%	-
Menachinon	-	100%	-
Desulfovirdin (= Bisulfitreduktase)	4%	< 1%	96%
APS-Reduktase	2%	11%	87%
Thiosulfatreduktase	3%	23%	74%
Ferredoxin	29%	-	71%
Adenylate	51%	3%	46%

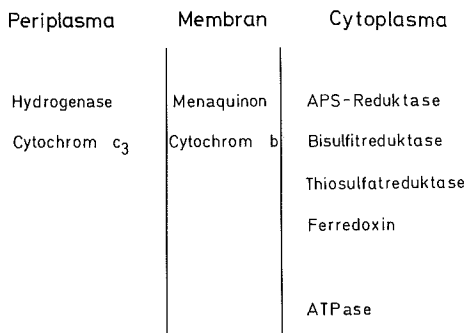


Abb. 7 Topographie von Elektronentransportkomponenten in *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) nach Wachstum mit H₂ plus Sulfat als einziger Energiequelle [17].

(50 mM) von intakten Zellen fast quantitativ abwaschen liessen. APS-Reduktase, Bisulfitreduktase und Thiosulfatreduktase wurden erst nach Lyse der Zellen mit Lysozym zugänglich. Eine ausführliche Diskussion der eigenen und der Befunde anderer auf diesem Gebiet findet sich in der Originalarbeit [17].

4.3. Chemiosmotisches Modell der Kopplung von Sulfatreduktion mit der Synthese von ATP

Auf Grund der Topographie der Elektronentransport-Komponenten muss angenommen werden, dass die Reduktion von Sulfat mit H_2 in *D. vulgaris* (Marburg) ein vektorieller Redoxprozess ist, wobei die Oxidation von H_2 auf der periplasmatischen und die Reduktion von Sulfat auf der cytoplasmatischen Seite der Cytoplasmamembran (Abb. 8) erfolgt. Es ist daher auch anzunehmen, dass die bei der Redoxreaktion freiwerdende Energie konserviert wird in einem Membranpotential und einem pH-Gradienten. Dies gilt es jedoch noch zu beweisen.

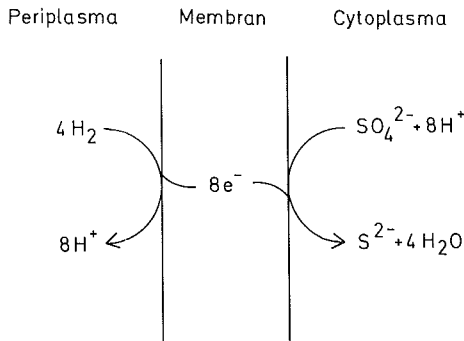


Abb. 8 Vektorielle Reduktion von Sulfat mit H_2 in *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) [17].

Abb. 9 zeigt, wie wir uns z. Z. den Mechanismus der Energiekonservierung in *D. vulgaris* (Marburg) vorstellen. Das Schema stützt sich auf die gefundene Stöchiometrie der ATP-Synthese und auf die Ergebnisse der topographischen Untersuchungen. Es wird angenommen, dass Sulfat elektroneutral zusammen mit 2 Protonen in die Zelle gelangt. Das könnten auch 2 Natriumionen sein, die dann in einem Antiport mit 2 Protonen wieder heraus transportiert würden. In der Zelle wird Sulfat zu APS aktiviert unter Verbrauch von 2 Mol ATP. Es folgt die Reduktion von APS zu Bisulfit, wobei ein Redoxträger in der Membran beteiligt sein muss, der sowohl Protonen als auch Elektronen über die Membran transportiert, da zwischen APS und HSO_3^- kein ATP gebildet wird und deshalb dieser Schritt nicht mit dem Aufbau einer «proton motive force» verbunden sein darf. Anders die Reduktion von Bisulfit zu H_2S :

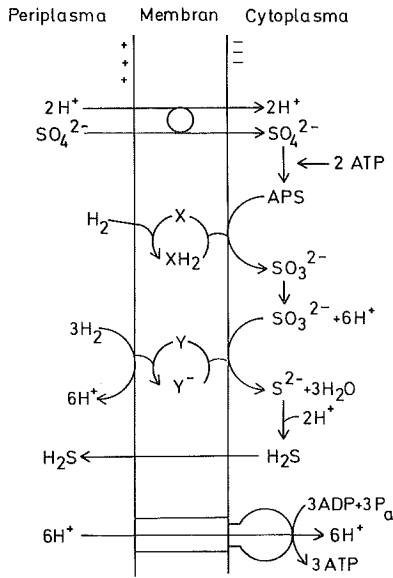


Abb. 9 Ein chemiosmotisches Modell der Kopplung von dissimilatorischer Sulfatreduktion mit H_2 und ATP-Synthese. X = Elektronen- plus Protonenüberträger; Y = Elektronenüberträger [8, 19].

Hier muss ein Elektronenüberträger beteiligt sein, der zwar Elektronen, nicht aber Protonen über die Membran transportiert. Dadurch kommt es bei der Reduktion von Bisulfit zu H_2S zum Aufbau eines pH-Gradienten und eines Membranpotentials, wobei pro Mol Bisulfit 6 Mol Protonen im periplasmatischen Raum entstehen. Diese können dann über die membrangebundene ATPase die Synthese von 3 Mol ATP aus ADP und Pa treiben, wobei unterstellt wird, dass pro Mol ATP 2 Mol Protonen verbraucht werden. Eine membrangebundene ATPase mit den Eigenschaften einer ATP-Synthetase wurde in Sulfat-reduzierenden Bakterien bereits vor einigen Jahren nachgewiesen [18]. Das Schema ist – wie viele dieser Art – natürlich nur Papierchemie. Die Berechtigung, es zu zeigen, wird davon abgeleitet, dass es nur Reaktionen enthält, die sich experimentell auch überprüfen lassen, was das Ziel künftiger Untersuchungen sein wird.

Die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft und den Fonds der Chemischen Industrie unterstützt. Die meisten der gezeigten Ergebnisse sind der Doktorarbeit von W. BADZIONG [19] entnommen.

LITERATUR

- [1] CAMPBELL, L. L., POSTGATE, J. R.: Classification of the sporeforming sulfate reducing bacteria. *Bacteriol. Rev.* 29, 359–363 (1965).
- [2] POSTGATE, J. R., CAMPBELL, L. L.: Classification of *Desulfovibrio* species, the nonsporulating sulfate reducing bacteria. *Bacteriol. Rev.* 30, 732–738 (1966).
- [3] WIDDEL, F.: Anaerober Abbau von Fettsäuren und Benzoesäure durch neu isolierte Arten von Sulfat-reduzierenden Bakterien. Dissertation: Universität Göttingen (1980), in Vorbereitung.
- [4] POSTGATE, J. R.: The Sulfate-reducing Bacteria. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, Melbourne (1979).
- [5] LEGALL, J., POSTGATE, J. R.: The physiology of sulfate-reducing bacteria. In: *Advances in Microbial Physiology*, Vol. 10 (ROSE, A. H., TEMPEST, D. W., Herausg.) S. 81–133. Academic Press, London, New York (1973).
- [6] PECK, H. D.: The evolutionary significance of inorganic sulfur metabolism. *Symp. Soc. Gen. Microbiol.* 24, 241–262 (1974).
- [7] THAUER, R. K., JUNGERMANN, K., DECKER, K.: Energy conservation in chemotrophic anaerobic bacteria. *Bacteriol. Rev.* 41, 100–180 (1977).
- [8] THAUER, R. K., BADZIONG, W.: Respiration with sulfate as electron acceptor. In: *Diversity of bacterial respiratory systems* (Knowles, C. J., Herausg.). CRC Press, Inc., West Palm Beach (1980), im Druck.
- [9] PECK, H. D.: Phosphorylation coupled with electron transfer in extracts of the sulfate reducing bacterium *Desulfovibrio gigas*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 22, 112–118 (1966).
- [10] SOROKIN, YU. I.: Role of carbon dioxide and acetate in biosynthesis by sulfate-reducing bacteria. *Nature* 210, 551–552 (1966).
- [11] BADZIONG, W., THAUER, R. K., ZEIKUS, J. G.: Isolation and characterization of *Desulfovibrio* growing on hydrogen plus sulfate as the sole energy source. *Arch. Microbiol.* 116, 41–49 (1978).
- [12] BADZIONG, W., THAUER, R. K.: Growth yields and growth rates of *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) growing on hydrogen plus sulfate and hydrogen plus thiosulfate as the sole energy sources. *Arch. Microbiol.* 117, 209–214 (1978).
- [13] STOUTHAMER, A. H.: Energetic regulation of microbial growth. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 125, (1980).
- [14] BADZIONG, W., DITTER, B., THAUER, R. K.: Acetate and Carbon dioxide assimilation by *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) growing on hydrogen and sulfate as sole energy source. *Arch. Microbiol.* 123, 301–305 (1979).
- [15] PIRT, S. J.: Principles of microbe and cell cultivation. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne (1975).
- [16] MITCHELL, P.: Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. *Nature* 191, 144–148 (1961).
- [17] BADZIONG, W., THAUER, R. K.: Vectorial electron transport in *Desulfovibrio vulgaris* (Marburg) growing on hydrogen plus sulfate as sole energy source. *Arch. Microbiol.* 125, 167–174 (1980).
- [18] GUARRAIA, L. J., PECK, H. D.: Dinitrophenol-stimulated adenosine triphosphatase activity in extracts of *Desulfovibrio gigas*. *J. Bacteriol.* 106, 890–895 (1971).
- [19] BADZIONG, W.: ATP-Synthese in Sulfat-reduzierenden Bakterien: Stöchiometrie und Mechanismus. Dissertation: Universität Marburg (1979).