

Das Vorkommen von Phytol und Geranylgeraniol in den Bacteriochlorophyllen roter und grüner Schwefelbakterien*

Axel Gloe und Norbert Pfennig

Institut für Mikrobiologie der Gesellschaft
für Strahlen- und Umweltforschung mbH, München, in Göttingen

Eingegangen am 6. November 1973

Occurrence of Phytol and Geranylgeraniol in the Bacteriochlorophylls of Red and Green Sulfur Bacteria

Abstract. The bacteriochlorophylls *a* of 38 strains belonging to 15 different species of the purple sulfur bacteria (Chromatiaceae) were studied with respect to the nature of the esterifying alcohol. The classical bacteriochlorophyll *a_P* containing phytol is the main bacteriochlorophyll in all strains. The new bacteriochlorophyll *a_{Gg}* occurs as a minor component in addition to bacteriochlorophyll *a_P* only in five species.

The esterifying alcohol of the bacteriochlorophyll *a* of the reaction centers of all seven type strains of the Chlorobiaceae was shown to be phytol.

The compounds with *R_F*-values between the bacteriopheophytins *a_P* and *a_{Gg}* found by thin-layer-chromatography were shown to be artifacts of the preparation technique.

All strains of the bacteriochlorophyll *b*-containing purple bacteria have phytol as the major esterifying alcohol; in addition, small amounts of bacteriochlorophyll *b* are esterified with another alcohol which is most probably all-trans-geranylgeraniol.

Key words: Chromatiaceae — Chlorobiaceae — Esterifying Alcohols — Phytol, Geranylgeraniol — Bacteriochlorophyll *a_P* — Bacteriochlorophyll *a_{Gg}* — Bacteriochlorophyll *b_P* — Bacteriochlorophyll *b_{Gg}*.

Frühere Untersuchungen von Knobloch (1972), Brockmann, Jr., u. Knobloch (1972), Katz *et al.* (1972) sowie Brockmann, Jr., *et al.* (1973) haben gezeigt, daß es bei Rhodospirillaceae zwei verschiedene Bacteriochlorophylle *a* gibt, welche sich nur durch ihre Alkoholkomponente am sonst gleichen Chromophor unterscheiden: Bacteriochlorophyll *a_P* mit Phytol (klassisch) und Bacteriochlorophyll *a_{Gg}* mit all-trans-Geranylgeraniol (neu) (Katz *et al.*, 1972). Nachdem Künzler u. Pfennig (1973) mit der von Knobloch (1972) beschriebenen Methode zur Unterscheidung dieser Bacteriochlorophylle bei jeder der 13 Bacteriochlorophyll *a*-enthaltenden Arten der Rhodospirillaceae festgestellt haben, welches

* Herrn Prof. Dr. Dr. e.h. Hans Brockmann zum 70. Geburtstag gewidmet.

Abkürzungen. DSM = Deutsche Sammlung von Mikroorganismen; Bchl. = Bacteriochlorophyll.

Bacteriochlorophyll a bei welcher Art vorkommt, soll hier geprüft werden, welche Alkoholkomponenten bei den Bacteriochlorophyllen a der Chromatiaceae und der Chlorobiaceae vorkommen. Eine Untersuchung der Bacteriochlorophyll b-haltigen Stämme der Rhodospirillaceae und der Chromatiaceae schließt sich an. Die bei Katz *et al.* (1972) und Künzler u. Pfennig (1973) beschriebenen Zwischenkomponenten werden genauer untersucht.

Material und Methoden

Bakterienstämme. Für die Untersuchung wurden 52 Stämme aus der Deutschen Sammlung von Mikroorganismen, Göttingen, verwendet: 38 Stämme der Bacteriochlorophyll a-haltigen Chromatiaceae; 7 Typenstämmen der Chlorobiaceae. Zur Untersuchung der Alkoholkomponente der Bacteriochlorophyll b-haltigen Purpurbakterien wurden 3 Stämme von *Thiocapsa pfennigii* und 4 Stämme von *Rhodospseudomonas viridis* verwendet (vgl. Tab. 1).

Nährmedium. Für sämtliche Stämme der Chromatiaceae und Chlorobiaceae wurde zunächst folgende Stammnährlösung bereitet; die angegebenen Mengen gelten für insgesamt 20 l fertiger Nährlösung:

Teil I: $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ 3 g, Aqua dest. 200 ml; Teil II: NaHCO_3 27 g, Aqua dest. 2000 ml; Teil III: SL4 nach Pfennig u. Lippert (1966) 10fach konz. 18 ml, NH_4Cl 6 g, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 9 g, KCl 6 g, KH_2PO_4 6 g, $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 20 g, Vitamin B_{12} -Lösung (2 mg/100 ml) 36 ml, Aqua dest. 600 ml; Teil IV: Aqua dest. 17 l. Teil II wurde ca. 60 min unter magnetischer Rührung mit CO_2 durchströmt, bis der pH-Wert auf 6,3 gefallen war (Sättigung der Lösung mit CO_2). Anschließend wurden die Teile I—IV vereinigt und sofort unter CO_2 -Druck sterilfiltriert (Seitz-Filter EKS).

Zu dieser Stammnährlösung wurden je nach den Bedürfnissen der einzelnen Organismen folgende Wasserstoffdonatoren und organischen Kohlenstoffquellen aus sterilen Stammlösungen vor dem Beimpfen zugesetzt: a) Sulfidlösung: $\text{Na}_2\text{S} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ 9 g, Aqua dest. 100 ml; b) Acetatlösung: NH_4 -Acetat 10 g, Mg-Acetat 10 g, Aqua dest. 200 ml; c) Fructoselösung: Fructose 20 g, Aqua dest. 200 ml; d) Pyruvatlösung: Pyruvat 20 g, Aqua dest. 200 ml; e) Malatlösung: DL-Äpfelsäure 15 g, NaOH 9 g, Aqua dest. 200 ml, pH-Wert 7; f) Glucoselösung (500 mM): Glucose 18 g, Aqua dest. 200 ml. Die Lösungen a, b und e wurden bei 121°C 20 min autoklaviert; die Lösungen c, d und f wurden sterilfiltriert.

Je nach Empfindlichkeit der zu kultivierenden Organismen gegenüber Schwefelwasserstoff wurden zu 500 ml Stammnährlösung 1—5 ml der Na_2S -Lösung zugesetzt. Außerdem erhielt jeder Organismus 5 ml je 500 ml Medium des für ihn geeignetsten Substrats (nach Thiele, 1966). Für alle Chromatiaceae wurde der pH-Wert des Mediums auf 7,3 eingestellt, für alle Chlorobiaceae auf 6,8. Die salzbedürftigen Stämme (DSM-Stamm Nr. 206, 215, 260, 265, 269 und 273) erhielten 1‰ NaCl aus einer sterilen, 25‰igen NaCl-Stammlösung.

Anzucht. Die Bakterienstämme wurden in Massenkulturen gezüchtet. Dazu wurden je Stamm 1—2 mal 500 ml Medium in Meplatzflaschen beimpft und bei etwa 500 Lux und 28°C 3—8 Tage bebrütet.

Bacteriophäophytine. Die Umwandlung der isolierten Bacteriochlorophylle in die Bacteriophäophytine sowie die Abtrennung des Bacteriophäophytins von den übrigen Photopigmenten wurden in der von Künzler (1972) beschriebenen Weise durchgeführt. Die Trennung der Bacteriophäophytine a_F und a_{Gg} erfolgte auf Silbernitrat-impregnierten Kieselgel-Dünnschichtplatten.

Die von Knobloch (1972) und Künzler (1972) angegebene Methode wurde wie folgt verbessert (Gloe, 1973): Merck-Fertigfolien (Best.-Nr. 5553) wurden ganz

langsam in eine 1%ige Detergenslösung (Sunlicht-Geschirrspülmittel) getaucht, um eine völlige Benetzung zu erreichen. Die Platten wurden mit einem Föhn so weit getrocknet, bis kein tropfbares Wasser mehr vorhanden, die Kieselgelschicht selbst jedoch noch durchgehend feucht war. Anschließend wurden die Platten für 1 min in eine 5%ige Silbernitratlösung gelegt, schnell getrocknet und nicht länger als 30 min bei 100°C im Trockenschrank aktiviert. Die so erhaltenen Platten ließen sich längere Zeit im Dunkeln aufbewahren. Um eine übermäßige Schwarzfärbung der Platten zu vermeiden, wurden die Bacteriophäophytine nur bei indirektem Licht aufgetragen und im Dunkeln chromatographiert. Neben den zu bestimmenden Bacteriophäophytinproben wurden vorgereinigte Bacteriophäophytine von *Rhodopseudomonas sphaeroides* Stamm 17023 und *Rhodospirillum rubrum* Stamm S 1 aufgetragen. Fließmittel: Tetrachlorkohlenstoff/Aceton = 92 : 8.

Die Identität der neu untersuchten Bacteriophäophytine mit Bacteriophäophytin a_P oder a_{GG} wurde festgestellt aufgrund der Identität ihrer R_f -Werte mit denen der mitlaufenden Testsubstanzen: Bacteriophäophytin a_P aus *Rhodopseudomonas sphaeroides* ATCC 17023 und Bacteriophäophytin a_{GG} aus *Rhodospirillum rubrum* Stamm S 1.

Ergebnisse

In den Tab. 1 und 2 sind die Ergebnisse der dünnstschichtchromatographischen Identifizierungen der Bacteriochlorophylle a von insgesamt 38 Stämmen von 15 Chromatiaceae-Arten aufgeführt. Das im Reaktionszentrum der Chlorobiaceae befindliche Bacteriochlorophyll a wurde bei allen 7 Typenstämmen als Bacteriochlorophyll a_P identifiziert. Bei allen Stämmen kommen noch in wechselnder Menge Zwischenkomponenten vor, die im folgenden gesondert behandelt werden sollen.

Zwischenkomponenten. Schon in den Arbeiten von Katz *et al.* (1972) und Künzler u. Pfennig (1973) wird auf Zwischenkomponenten hingewiesen, die auf der Silbernitratplatte R_f -Werte aufweisen, die zwischen denen von Bacteriophäophytin a_P und a_{GG} liegen. Es handelt sich hierbei um Stoffe, die zwar auf der Silbernitratplatte verschiedene R_f -Werte haben, sich jedoch weder in ihren Absorptionsspektren noch in ihren

Tabelle 1. Vorkommen von Bacteriochlorophyll a_P und/oder a_{GG} bei 38 Stämmen der Chromatiaceae

Organismus und Stamm	DSM-Nr.	Bchl. a_P	Bchl. a_{GG}
<i>Amoebobacter pendens</i>			
1314	236	++	±
<i>Amoebobacter roseus</i>			
6611	235	++	±
<i>Chromatium spec.</i>			
C 13 RM	275	++	—
<i>Chromatium gracile</i>			
3312	205	++	—
RM-45	206	++	—

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Organismus und Stamm	DSM-Nr.	Bchl. a _P	Bchl. a _{Gg}
<i>Chromatium minus</i>			
1211	178	++	—
3113	179	++	—
<i>Chromatium okenii</i>			
1111	169	++	±
6511	170	++	±
<i>Chromatium vinosum</i>			
D	180	++	—
1312	181	++	—
2811	183	++	—
6411	184	++	—
6412	185	++	—
6712	186	++	—
de Boer	...	++	±
<i>Chromatium violascens</i>			
1313	199	++	—
6111	198	++	—
Lasc. T.	200	++	—
<i>Chromatium warmingii</i>			
1113	174	++	—
1311	175	++	—
6512	173	++	—
<i>Chromatium weissei</i>			
2111	171	++	—
<i>Thiocapsa roseopersicina</i>			
1711	217	++	—
1813	218	++	—
6311 ²	219	++	—
6612	220	++	—
6713	222	++	—
7312	223	++	—
9314	224	++	—
9412	225	++	—
Lasc.	221	++	—
<i>Thiocystis gelatinosa</i>			
2611	215	++	—
<i>Thiocystis violacea</i>			
2311	208	++	—
2711	207	++	—
3411	209	++	—
<i>Thiopedia rosea</i>			
4211	472	++	±
<i>Thiospirillum jenense</i>			
1112	216	++	±

Zeichenerklärung zu Tab. 1 und 2. ++ vorhanden (Hauptmenge); + in kleiner Menge vorhanden; ± in Spuren vorhanden; — nicht vorhanden.

Tabelle 2. Art der Alkoholkomponente des Bacteriochlorophylls a der Reaktionszentren bei den 7 Typenstämmen der Chlorobiaceae

Organismus und Stamm	DSM-Nr.	Bchl. a _P	Bchl. a _{Gg}
<i>Chlorobium limicola</i> 6330	245	++	—
<i>Chlorobium limicola forma thiosulfatophilum</i> 6230	249	++	—
<i>Chlorobium phaeobacteroides</i> 2430	266	++	—
<i>Chlorobium phaeovibrioides</i> 2631	269	++	—
<i>Chlorobium vibrioforme</i> 6030	260	++	—
<i>Chlorobium vibrioforme forma thiosulfatophilum</i> 1930	265	++	—
<i>Pelodictyon luteolum</i> 2530	273	++	—

Massenspektren voneinander unterscheiden. Die Absorptionsspektren dieser Zwischenkomponenten sind von denen der Bacteriophäophytine a nur unwesentlich verschieden (Höhe der Absorptionsmaxima im Verhältnis zueinander). Die Massenspektren weisen jedoch Unterschiede zum Massenspektrum von Bacteriophäophytin a_P auf. Diese atypischen Maxima in den Massenspektren zeigen, daß es sich nicht um primäre Bacteriophäophytine handeln kann. Die Tatsache, daß auch aus hochgereinigtem Bacteriophäophytin a_P immer wieder geringe Mengen der Zwischenkomponenten isoliert werden können, deutet ebenso darauf hin, daß es sich bei den isolierten Zwischenkomponenten entweder um Aufarbeitungsartefakte oder um Folgeprodukte handeln muß, die durch Licht- bzw. Sauerstoffeinwirkung bei der sehr feinen Verteilung auf der Silbernitratplatte entstehen; Zusatzuntersuchungen der Zerfallsprodukte der Zwischenkomponenten bestätigen dies. Die lebende Zelle enthält den Zwischenkomponenten entsprechende Bacteriochlorophylle also nicht.

Bacteriochlorophyll b. Bacteriochlorophyll b wandelt sich im Licht sehr rasch in Des-Bacteriochlorophyll (Brockmann, Jr., u. Kleber, 1970) um. Das Bacteriophäophytin b ist zwar stabiler, jedoch ist es weit weniger stabil als Bacteriophäophytin a. Aus diesem Grunde wurde bei der Aufarbeitung sehr darauf geachtet, daß alle Schritte praktisch im Dunkeln vollzogen wurden. Absorptionsspektren, die vor dem Auftragen auf die Silbernitratplatte angefertigt wurden, zeigten das charakteristische

Tabelle 3. Vorkommen von Bacteriochlorophyll b_P und b_{Gg} bei 3 Stämmen von *Thiocapsa pfennigii* und 4 Stämmen von *Rhodopseudomonas viridis*

Organismus und Stamm	DSM-Nr.	Bchl. b_P	Bchl. b_{Gg}
<i>Thiocapsa pfennigii</i>			
8013	226	++	±
8816	227	++	±
9111	228	++	±
<i>Rhodopseudomonas viridis</i>			
F	133	++	±
2450	134	++	±
2750	135	++	±
9350	136	++	±

Zeichenerklärung: s. Tab. 1.

Bild von Bacteriophäophytin b. Das Bacteriophäophytin b scheint sich am leichtesten auf der Silbernitratplatte umzuwandeln. Schon beim Auftragen entstanden verschiedene Derivate; selbst während der Chromatographie zersetzte es sich weiter. Festzustellen war dies an dem Auftreten von 2—3 Banden der grasgrünen Zersetzungsprodukte und einer leichten Grünfärbung der ganzen Laufstrecke. Um trotzdem eindeutig klären zu können, welcher Alkohol bei jedem der untersuchten Stämme vorkommt, mußte möglichst viel der zu testenden Substanz in möglichst kurzer Zeit im abgedunkelten Raum auf die Silbernitratplatte aufgetragen werden. Auf der Silbernitratplatte sind die Laufstrecken der Zersetzungsprodukte kürzer als die der Bacteriophäophytine b. Außerdem können sie durch ihre Farbe von diesen unterschieden werden: Bacteriophäophytin b: rotbraun; Zersetzungsprodukte: grasgrün. Aus Tab. 3 kann man entnehmen, daß neben dem schon von Brockmann, Jr., u. Kleber (1970) beschriebenen Bacteriochlorophyll b_P ein weiteres Bacteriochlorophyll b bei allen Stämmen in geringer Menge vorkommt, das wahrscheinlich mit Geranylgeraniol verestert ist, weil es auf der Silbernitratplatte den gleichen R_f -Wert hat wie das Bacteriophäophytin des Bacteriochlorophylls a_{Gg} .

Diskussion

Die Untersuchung der Alkoholseitenkette der Bacteriochlorophylle a und b wurde an den aus ihnen gewonnenen Bacteriophäophytinen durchgeführt. Wie beschrieben (Knobloch, 1972), ändert sich bei der Umwandlung der Bacteriochlorophylle in die Bacteriophäophytine die Natur des veresternden Alkohols nicht.

Bacteriophäophytine sind für diese Untersuchungen besser geeignet, da sie gegenüber Licht und Sauerstoff viel beständiger sind als Bacteriochlorophylle. Bacteriophäophytinpräparate konnten in Tetrachlor-

kohlenstoff bis zu 5 Monaten im Dunkeln bei 4°C aufbewahrt werden, ohne sich zu verändern. Zur Charakterisierung der Alkoholkomponente des Bacteriochlorophylls a der Chromatiaceae und der Chlorobiaceae ist zunächst zu sagen, daß es sich in jedem Fall bei der Hauptmenge des Bacteriochlorophylls um mit Phytol veresterte Chromophore handelt. Bei einigen Arten der Chromatiaceae sind jedoch durchaus meßbare Mengen Bacteriochlorophyll a_{Gg} festzustellen; es sind dies: *Amoebobacter pendens*, *Amoebobacter roseus*, *Chromatium okenii*, *Thiopedia rosea* und *Thiospirillum jenense*. Bei einigen anderen Arten waren, von Stamm zu Stamm verschieden, ebenfalls geringe Mengen $< 1\%$ Bacteriochlorophyll a_{Gg} zu beobachten. Beim Stamm „de Boer“, der hier zur Art *Chromatium vinosum* gestellt ist, fällt auf, daß er ebenfalls eine deutlich meßbare Menge Bacteriochlorophyll a_{Gg} enthält im Gegensatz zu den anderen Stämmen der Art.

Um die Untersuchungen an Bacteriochlorophyll b zu erläutern, muß zunächst auf das Prinzip der Trennung der verschiedenen Bacteriophäophytine a an Silbernitrat-getränkten Kieselgelplatten eingegangen werden. Eine Trennung erfolgt hierbei lediglich aufgrund der Anzahl der vorhandenen Doppelbindungen in der alkoholischen Seitengruppe bei sonst gleichem Chromophor. Da die Trennung also nicht vom Chromophor abhängig ist, ist es zulässig, die Vergleichssubstanzen, die für die Charakterisierung der Bacteriochlorophylle a gedient haben, auch für die Bacteriochlorophylle b einzusetzen. In der Praxis zeigte sich dann auch, daß die Banden des Bacteriophäophytins b an den erwarteten Stellen lagen. Brockmann, Jr., u. Kleber (1970) zeigten, daß es sich bei der Alkoholkomponente des Bacteriochlorophylls b um Phytol handelt. Durch die Verfeinerung ihrer Methoden konnten jetzt neben diesem Bacteriochlorophyll b_F noch geringe Mengen eines Bacteriochlorophylls b nachgewiesen werden, dessen Alkoholkomponente nach Lage der Bande auf der Silbernitratplatte Geranylgeraniol sein mußte.

Diese chromatographischen Befunde sollen später noch durch massenspektroskopische Molekulargewichtsbestimmung bestätigt werden.

Das bei allen untersuchten Bacteriochlorophyll b-haltigen Stämmen gefundene neue Bacteriochlorophyll kommt jedoch nur in Mengen vor, die unter 5% der vorhandenen Menge Bacteriochlorophyll b_F liegen, während in den von Künzler (1972) beschriebenen Stämmen von *Rhodospirillum rubrum* Bacteriochlorophyll a_{Gg} das vorherrschende Bacteriochlorophyll ist.

Das Vorkommen kleiner Mengen Bacteriochlorophyll a_{Gg} bzw. b_{Gg} neben den mit Phytol veresterten Bacteriochlorophyllen läßt die Frage entstehen, ob diese Bacteriochlorophylle eine notwendige, von Bacteriochlorophyll a_F bzw. b_F nicht zu übernehmende Funktion in der Zelle

ausüben oder ob sie zufällige Nebenprodukte der normalen Bacteriochlorophyllsynthese sind.

Bekanntlich verläuft die Biosynthese des Phytols nach Kondensation von Farnesyl-PP mit Isopentenyl-PP über Geranylgeranyl-PP, das auch die Vorstufe für alle in den phototrophen Bakterien in großer Menge vorkommenden Carotinoide ist. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, daß in der Zelle ein größerer Pool an Geranylgeranyl-PP vorhanden ist. Wenn die Veresterung von Chlorophyllid a mit Phytol oder Geranylgeraniol nicht durch zwei spezifische Enzyme katalysiert werden sollte, wäre es denkbar, daß ein gewisser unspezifischer Einbau von Geranylgeraniol anstelle von Phytol stattfindet. Entsprechende Verhältnisse könnten bei den Bacteriochlorophyll b-haltigen phototrophen Bakterien vorliegen. Wie Künzler (1972) für *Rhodospirillum rubrum* zeigte, ist Bacteriochlorophyll a_P bei den meisten Stämmen in kleiner Menge neben Bacteriochlorophyll a_{Gg} nachzuweisen. Da die Bildung von Phytol für Bacteriochlorophyll a_P gegenüber Geranylgeraniol zusätzliche Biosyntheseschritte erfordert, ist es wahrscheinlich, daß die Zellen Bacteriochlorophyll a_P benötigen; es wäre sonst zu erwarten, daß dieser Seitenweg im Laufe der Evolution eingespart worden wäre.

Es ist denkbar, daß das Bacteriochlorophyll a_P seine Funktion im Reaktionszentrum des Photosyntheseapparates hat, während Bacteriochlorophyll a_{Gg} die Hauptmasse des akzessorischen Bacteriochlorophylls bildet.

Diese Annahme wird auch durch die Tatsache unterstützt, daß das Bacteriochlorophyll a in den Reaktionszentren der Chlorobiaceae ausschließlich mit Phytol verestert ist. Die akzessorischen Photopigmente sind bei diesen Organismen die Bacteriochlorophylle c und d.

Diese durch die vorliegenden Ergebnisse aufgetretenen Probleme lassen sich nur durch genauere Einzeluntersuchungen klären.

Literatur

- Brockmann, H., Jr., Kleber, I.: Bacteriochlorophyll b. *Tetrahedron Letters* **25**, 2195—2198 (1970)
- Brockmann, H., Jr., Knobloch, G.: Ein neues Bacteriochlorophyll aus *Rhodospirillum rubrum*. *Arch. Mikrobiol.* **85**, 123—126 (1972)
- Brockmann, H. J., Knobloch, G., Schweer, I., Trowitzsch, W.: Die Alkoholkomponente des Bacteriochlorophyll a aus *Rhodospirillum rubrum*. *Arch. Mikrobiol.* **90**, 161—164 (1973)
- Gloe, A.: Untersuchungen der Bacteriochlorophylle roter und grüner Schwefelbakterien auf das Vorhandensein von Phytol, Geranylgeraniol oder anderer Substituenten. Diplomarbeit, Göttingen 1973
- Katz, J. J., Strain, H. H., Harkness, A. L., Studier, M. H., Svec, W. A., Janson, T. R., Cope, B. T.: Esterifying alcohols in the chlorophylls of purple photo-

- synthetic bacteria. A new chlorophyll, Bacteriochlorophyll (gg), all-trans-Geranyl-geranyl Bacteriochlorophyllide a. J. Amer. chem. Soc. **94**, 7938—7939 (1972)
- Knobloch, G.: Konstitution und absolute Konfiguration natürlicher Tetrapyrrolverbindungen. Dissertation, Braunschweig 1972
- Künzler, A.: Ernährungsphysiologische und biochemische Untersuchungen an Rhodospirillaceae. Diplomarbeit, Göttingen 1972
- Künzler, A., Pfennig, N.: Das Vorkommen von Bacteriochlorophyll a_P und a_{GG} in Stämmen aller Arten der Rhodospirillaceae. Arch. Mikrobiol. **91**, 83—86 (1973)
- Pfennig, N., Lippert, K. D.: Über das Vitamin B_{12} -Bedürfnis phototropher Schwefelbakterien. Arch. Mikrobiol. **55**, 258—266 (1966)
- Thiele, H. H.: Wachstumsphysiologische Untersuchungen an Thiorhodaceae, Wasserstoff-Donatoren und Sulfatreduktion. Dissertation, Göttingen 1966

Axel Gloe
Institut für Mikrobiologie
der Universität
D-3400 Göttingen, Grisebachstr. 8
Bundesrepublik Deutschland