



<b>Denitrifikanten</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <math>\text{NO}_3^-</math> zu <math>\text{NO}_2^-</math> und <math>\text{N}_2\text{O}</math> und <math>\text{N}_2</math></li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Bedeutung für das Ökosystem/ Bezug zum Stickstoffkreislauf, Grafik im Linder S. 101</li> <li>• Beispielorganismen, die in einem Seegewässer leben</li> <li>• Wie gewinnt ein Beispielorganismus Energie? Ist Nitratatmung so etwas wie Zellatmung?</li> <li>• Vergleich der Nitrat-Atmung mit der Zellatmung z.B. in den Punkten Sauerstoffabhängigkeit, Energiegewinnung, ...</li> </ul>
------------------------	--	--

Denitrifikanten – leben da, wo kein Sauerstoff vorhanden ist

Vielleicht als Eselsbrücke: Es werden vom Stickstoff (N) Sauerstoffatome (O) abgetrennt. Es werden also schrittweise immer weniger Sauerstoffatome ( $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$ ).

„Atmung“ kurzgefasst: Es werden über Glykolyse und Citratcyclus viele Elektronen und Protonen gewonnen. Diese werden im allerletzten Schritt der Zellatmung, der Endoxidation, mit Sauerstoff ( $\text{O}_2$ ) zu Wasser umgewandelt. Hierbei wird ähnlich der Knallgasreaktion viel Energie frei, die zur ATP-Gewinnung genutzt wird. (Genauer gibt es im Vortrag zur Zellatmung.) Die Umwandlung von Sauerstoff zu Wasser ist die eigentliche Atmung, hier wird  $\text{O}_2$  verbraucht. Bei der Nitrat-Atmung wird eben kein Sauerstoff, sondern Nitrat ( $\text{NO}_3^-$ ) mit Protonen und Elektronen umgesetzt.

**Bedeutung der Denitrifikation im Naturhaushalt.** Die Denitrifikation ist der einzige biologische Prozeß, durch den gebundener in molekularem Stickstoff überführt wird. In globaler Sicht ist dieser Prozeß für die Erhaltung des Lebens auf den Landmassen der Erde von entscheidender Bedeutung. In normalen durchlüfteten Böden und Gewässern ist Nitrat das Endprodukt der Mineralisation. Auf Grund seiner hohen Wasserlöslichkeit und der geringen Sorption im Boden würde das Nitrat-Ion ausgewaschen werden und sich im Meerwasser anhäufen; dabei würde die Atmosphäre an molekularem Stickstoff verarmen. Auf dem Lande würden das Pflanzenwachstum und die Biomasseproduktion aufhören.

**Nitrat-Atmung: Nitrat-Reduktion zu Nitrit.** Nitrat kann auch einer Reihe von fakultativ anaeroben Bakterien (*Enterobacter*, *Escherichia coli*) als terminaler Wasserstoff-Acceptor eines energieliefernden Elektronentransportprozesses dienen. Von der Denitrifikation unterscheidet sich diese Art der „Nitrat-Atmung“ aber dadurch, daß nur der erste Schritt, die Nitratreduktion durch *Nitrat-Reductase A* zu Nitrit, mit Elektronentransport und Energieumwandlung gekoppelt ist.



Dabei kann sich Nitrit in der Nährlösung anhäufen; es erfolgt keine Entbindung von  $\text{N}_2$ .

Statt dessen kann Nitrit auf dem Wege der assimilatorischen Nitritreduktion zu Ammonium reduziert und ausgeschieden werden. Man spricht daher auch von Nitratammonifikation. Die Reduktion von Nitrit zu Ammonium ermöglicht keine Energiegewinnung. Es handelt sich vielmehr um einen Gärungsprozeß, bei dem Nitrit als exogener Elektronen-Acceptor fungiert. Die Organismen ziehen aus der Nitritreduktion also letztlich doch einen Vorteil, indem sie während der Vergärung von Glucose einen Teil der Reduktionsäquivalente in die Nitritreduktion einschleusen und entsprechend mehr Acetat freisetzen können

Als Wasserstoffdonator dient oft der Prozess der Glykolyse und des Citratzyklus, bei denen NADHH+ gewonnen wird, das Wasserstoff und Elektronen transportiert. Nun müssen die Elektronen irgendwo hin fließen können; Wasserstoff kann entweichen oder an andere Atome geknüpft werden. Hier fließen die Elektronen in den Stickstoff (er wird reduziert), wobei  $\text{NO}_3^-$  zu  $\text{NO}_2^-$  umgewandelt wird.



## 9. Elektronentransport unter anaeroben Bedingungen

Im Hinblick auf den vielfach höheren ATP-Gewinn durch Elektronentransportphosphorylierung bei der Atmung aerober Organismen gegenüber der Substratkettenphosphorylierung bei der Gärung nimmt es nicht wunder, daß sich im Laufe der biochemischen Evolution ein Stoffwechselfertyp durchgesetzt und erhalten hat, bei dem der vom organischen Substrat abgespaltene Wasserstoff auf „gebundenen Sauerstoff“ übertragen wird. Gewissermaßen als „Sauerstoffträger“ fungieren dabei Nitrat, Sulfat, Schwefel, Carbonat oder andere Verbindungen; sie werden durch den Substratwasserstoff reduziert. Die Befähigung zur Elektronenübertragung auf die genannten Verbindungen versetzt die Bakterien in die Lage, die Substrate auch ohne molekularen Sauerstoff weitgehend zu oxidieren und dadurch mehr Stoffwechselenergie zu gewinnen, als es durch Gärung möglich wäre.

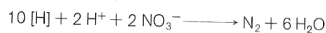
Die hierher gehörenden Bakterien verfügen über ein Elektronentransportsystem und enthalten in der Regel Cytochrome. Die Energiegewinnung durch Elektronentransportphosphorylierung mit den genannten „Sauerstoffträgern“ (besser terminalen Wasserstoff-Acceptoren) ist ihrer Art nach der der Atmung mit Sauerstoff als terminalem Wasserstoff-Acceptor formal ähnlich. Da sie jedoch unter anaeroben Bedingungen verläuft, spricht man auch von „**anaerober Atmung**“ und unterscheidet „Nitrat-Atmung“, „Sulfat-Atmung“, „Carbonat-Atmung“ und andere (Abb. 9.1). Die zur „anaeroben Atmung“ mit anorganischem Wasserstoff-Acceptor (Nitrat, Sulfat, Carbonat) befähigten Bakterien spielen sowohl im Naturhaushalt als auch in der Wirtschaft eine enorme Rolle.

### 9.1 Denitrifikation und Nitrat-Reduktion

Nitrat wird von Mikroorganismen für zwei Zwecke genutzt: 1. Wie die meisten Pflanzen vermögen auch viele Bakterien Nitrat als Stickstoffquelle zur Synthese von stickstoffhaltigen Zellbestandteilen zu verwerten. Die assimilatorische Nitratreduktion kann unter aeroben sowie anaeroben Bedingungen ablaufen. Ihr ist 2. die dissimilatorische Nitratreduktion oder „**Nitrat-Atmung**“ gegenüberzustellen; dabei dient Nitrat unter anaeroben Bedingungen als terminaler Wasserstoff-Acceptor. In beiden Fällen wird Nitrat durch ein Molybdän enthaltendes Enzym, die *Nitrat-Reductase*, zunächst zu Nitrit reduziert.

Reduzieren heißt: Elektronen geben. Wird beispielsweise Nitrat reduziert, erhält es Elektronen. Die Elektronen können beispielsweise über Glucose-abbauende Prozesse der Glykolyse oder des Citratzyklus gewonnen werden.

**Nitrat-Atmung: Denitrifikation.** Die denitrifizierenden Bakterien vermögen Nitrat über Nitrit zu gasförmigem Distickstoffoxid ( $N_2O$ ) und Stickstoff ( $N_2$ ) zu reduzieren:



In Abwesenheit von Sauerstoff dient also Nitrat als terminaler Wasserstoff-Acceptor.



Die Befähigung zur Energiegewinnung durch Verwendung von Nitrat als terminalen Wasserstoff-Acceptor unter Freisetzung von molekularem Stickstoff ist unter aeroben Bakterien weit verbreitet. Dieser Prozeß der Denitrifikation ist bisher nur bei aeroben Bakterien gefunden worden; es gibt anscheinend keine Denitrifikanten, die obligate Anaerobier sind. Die Bakterien verfügen vielmehr über das komplette Atmungssystem; das zur Denitrifikation nötige Enzymssystem (membrangebundene *Nitrat-Reductase A* und *Nitrit-Reductase*) wird nur unter anaeroben Bedingungen induziert (Abb. 9.2). Bei vielen Denitrifikanten erfolgt diese Induktion nur in Gegenwart von Nitrat, bei einigen genügt die Herstellung anaerober Bedingungen. Viele Denitrifikanten wachsen nicht nur mit Nitrat, sondern auch mit Nitrit, einige sogar mit Distickstoffoxid als Wasserstoff-Acceptor. Daraus folgt, daß nicht nur die *Nitrat-Reductase A*, sondern auch die dissimilatorische *Nitrit-Reductase* mit der Atmungskette und mit Energiegewinnung gekoppelt ist.

**Stickstoffverluste des Bodens durch Denitrifikation.** Die bakterielle Denitrifikation ist mit Sicherheit für die örtlich und zeitweise eintretenden Stickstoffverluste des Bodens verantwortlich zu machen. Sie spielt an anaeroben Standorten eine große Rolle und tritt bei stagnierender Nässe leicht ein, insbesondere wenn organische Dünger und Nitrat zugleich angewendet werden. In Reisfeldern kann Nitratdüngung durch Nitritanhäufung schädlich wirken. Nitrit wird auch in nitratthaltigen, schlecht belüfteten Abwässern angehäuft und gelangt gelegentlich ins Trinkwasser. Die Abhängigkeit der N-Verluste von der Durchlüftung des Bodens ist eine Folge der Regulation, der das nitratreduzierende Enzymssystem der Bakterien unterliegt. Die beteiligten Enzyme werden durch Nitrat nur unter anaeroben Bedingungen induziert (Abb. 9.2); Sauerstoff unterdrückt (reprimiert) die Bildung der *Nitrat-* und *Nitritreductase*. Sind die Enzyme bereits produziert worden und werden die Zellen dann erst dem Luftsauerstoff ausgesetzt, so tritt Sauerstoff mit Nitrat um die durch die Atmungskette angelieferten Elektronen in Konkurrenz und unterdrückt die Funktion des nitratreduzierenden Systems ebenfalls.