

## МЕТАБОЛІЗМ ДІОКСИДУ КАРБОНУ В КЛІТИНАХ ЗЕЛЕНИХ БАКТЕРІЙ

М. Горішний, С. Гнатуш, С. Гудзь

Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна  
e-mail: m\_gorishniy@ukr.net

Фотосинтезувальні зелені сіркові бактерії (родина *Chlorobiaceae*) і зелені несіркові бактерії (родина *Chloroflexaceae*) суттєво відрізняються морфологічними властивостями. Їхньою спільною ознакою є наявність хлоросом – оточених мембраною світловловлювальних пігментних комплексів, що містять бактеріохлорофіли і каротиноїди. Діоксид карбону зелені сіркові та зелені несіркові бактерії асимілюють різними шляхами. Представники родини *Chlorobiaceae* фіксують CO<sub>2</sub> за участю реакцій відновного циклу трикарбонових кислот, а бактерії родини *Chloroflexaceae* використовують реакції тригідроксипропіонатного шляху. Мікроорганізми обох родин нагромаджують у клітинах запасні речовини: бактерії родини *Chlorobiaceae* – глікоген, що за своїми властивостями близький до глікогену печінки бика, а представники родини *Chloroflexaceae* – полі-β-гідроксибутират. У темряві запасні речовини використовуються бактеріями у процесах як енергетичного, так і конструктивного метаболізму.

*Ключові слова:* родина *Chlorobiaceae*, родина *Chloroflexaceae*, відновний цикл трикарбонових кислот, тригідроксипропіонатний шлях, глікоген, полі-β-гідроксибутират.

Зелені бактерії – це філогенетично ізольована група фотосинтезувальних мікроорганізмів. Особливістю будови їхніх клітин є наявність спеціальних світловловлювальних везикул – так званих хлоросом, які містять бактеріохлорофіли і каротиноїди [7]. Ці мікроорганізми не можуть використовувати воду як донор електронів і утворювати молекулярний кисень у процесі фотосинтезу [7–9]. Електрони, потрібні для асиміляційної редукції CO<sub>2</sub>, зелені бактерії отримують із відновлених сполук сульфуру, що мають низький редокс-потенціал.

Екологічна ніша зелених бактерій невелика. Добре відомі види зелених бактерій – це типові водні мікроорганізми, що трапляються у безкисневих, мало освітлених ділянках озер або прибережних осадах. У деяких екосистемах ці мікроорганізми виконують ключову роль у перетворенні сполук сульфуру і карбону. Вони адаптовані до низької інтенсивності освітлення [23]. Порівняно з іншими фототрофними бактеріями, зелені бактерії можуть заповнювати найнижчі шари води в киснево-безкисневих екосистемах.

Представники різних родів і видів зелених бактерій відрізняються між собою за морфологією клітин, способом руху, здатністю формувати газові вакуолі та за структурою пігментних комплексів. За більшістю інших ознак, у тому числі за обміном речовин, будовою фотосинтезувального апарату і філогенією, ці родини суттєво відрізняються. Кожен із двох найбільш вивчених родів зелених бактерій (роди *Chlorobium* і *Chloroflexus*) має унікальний шлях асиміляційної редукції діоксиду карбону. Для видів роду *Chlorobium* характерний відновний цикл трикарбонових кислот (ЦТК), а для представників роду *Chloroflexus* – тригідроксипропіонатний цикл [17]. Метаболізм органічних сполук, у тому числі вуглеводів, у клітинах представників родів *Chlorobium* і *Chloroflexus* залишається недостатньо вивченим. Анаболізм та катаболізм мономерних і полімерних форм вуглеводів у клітинах зелених бактерій обговорюється [14, 23].

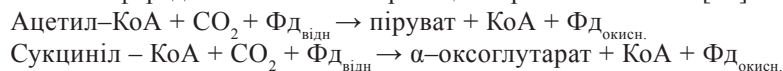
Представники зелених сіркових бактерій родини *Chlorobiaceae* і зелених несіркових бактерій родини *Chloroflexaceae* ростуть фотоавтотрофно з використанням  $\text{CO}_2$  як єдиного джерела карбону. Крім того, у процесі росту вони можуть окиснювати окремі органічні джерела карбону, зокрема, вуглеводи. Види роду *Chlorobium* здатні обмежено асимілювати органічні сполуки лише у присутності  $\text{CO}_2$  і неорганічного донора електронів [8, 9]. Натомість представники роду *Chloroflexus* ростуть на різних джерелах карбону анаеробно за освітлення й аеробно в темряві. Суттєві відмінності між видами родів *Chlorobium* і *Chloroflexus* обумовлені природою їхнього фотосинтезувального апарату [7, 9]. Незважаючи на те, що представники обох родів містять хлоросоми й однакові типи бактеріохлорофілів, види роду *Chlorobium* мають реакційні центри фотосистеми I (ФС I), тоді як види роду *Chloroflexus* містять реакційні центри фотосистеми II (ФС II). Унаслідок низького окисно-відновного потенціалу ( $\sim -0,9 \text{ V}$ ) первинного акцептора електронів у зелених сіркових бактерій, реакційний центр здатний фоторедукувати ферредоксин [11, 12, 21]. У зелених несіркових бактерій окисно-відновний потенціал первинного акцептора є менш негативний ( $\sim -0,5 \text{ V}$ ), у результаті чого ці мікроорганізми синтезують відновні еквіваленти за допомогою зворотного переносу електронів, подібно до пурпурових бактерій [10]. Таким чином, відмінності у будові фотосинтезувального апарату зелених сіркових і зелених несіркових бактерій знаходять відображення у їхньому обміні карбоновмісних сполук, а відповідно й у їхній еволюції та екології.

У процесі еволюції автотрофних організмів сформувалося кілька шляхів асиміляції  $\text{CO}_2$ , кожен із яких характеризується біохімічними реакціями, що потребують відповідних ферментів і відновних еквівалентів [9, 11]. Найбільш поширеним механізмом асиміляції  $\text{CO}_2$  є відновний пентозофосфатний цикл, або цикл Кальвіна, який був виявлений у більшості рослин, водоростей і найбільш відомих груп автотрофних прокариот. У зелених бактерій описані два альтернативні шляхи асиміляції  $\text{CO}_2$ . Відновний ЦТК у зелених сіркових бактерій уперше запропонований Евансом і співавторами у 1966 р. У 1989 р. Холо описав тригідроксипропіонатний шлях, який характерний для зелених несіркових бактерій [13].

Ларсен і співробітники, використавши відмиті клітини *C. thiosulfatophilum*, вперше встановили, що вони можуть поглинати на світлі лише невеликі кількості  $\text{CO}_2$  [22]. Ними було встановлено, що найбільшу кількість діоксиду карбону *C. thiosulfatophilum* фіксує в атмосфері, яка містить  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{H}_2$  і  $\text{CO}_2$ . Більшість даних про шляхи перетворення діоксиду карбону та інших сполук стосуються зелених сіркобактерій роду *Chlorobium*, зокрема *C. thiosulfatophilum*, *C. phaeobacteroides* та *C. limicola* [3].

Зелені сіркові бактерії можуть використовувати окремі органічні сполуки (цукри, амінокислоти й органічні кислоти) [24]. Однак додавання цих сполук до середовища призводить лише до незначного стимулювання росту культури в присутності  $\text{CO}_2$  і зводиться до того, що вони використовуються лише як додаткові джерела карбону [13]. У жодному випадку вони не є донорами електронів або основним джерелом карбону. Використання цих речовин можливе лише за наявності в середовищі  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{S}$ .

У клітинах *C. thiosulfatophilum* не виявлена активність ферментів циклу Кальвіна. Основна роль у перетворенні  $\text{CO}_2$  належить відкритому в цієї групи бактерій відновному ЦТК. Саме тут у зелених сіркових бактерій відбувається асиміляційна редукція  $\text{CO}_2$ . Цикл був запропонований завдяки відкриттю у фототрофних бактерій та інших анаеробів двох нових ферредоксин-залежних реакцій карбоксилування [13]:



Ці реакції каталізуються ензиматичними комплексами піруватсинтазою та  $\alpha$ -оксоглутаратсинтазою. Саме вони роблять можливим обернений перебіг ЦТК, за якого з 2 молекул  $\text{CO}_2$  утворюється 1 молекула ацетил-КоА (рис. 1) [13, 17].

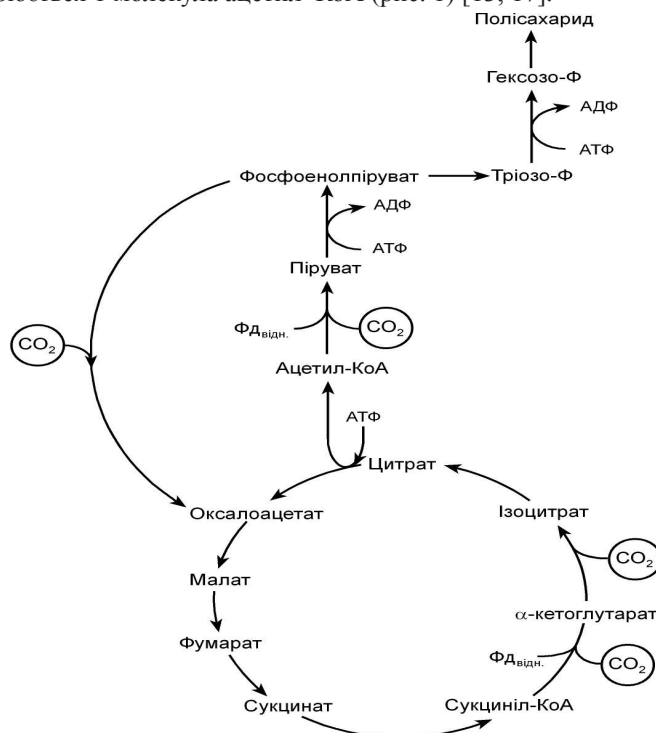


Рис. 1. Відновний цикл трикарбонних кислот у бактерій роду *Chlorobium* [13].

Спочатку відновний ЦТК вважали додатковим механізмом для кращого функціонування відновного пентозофосфатного циклу у представників роду *Chlorobium*. Припускали, що його головною функцією є утворення попередників для синтезу амінокислот, ліпідів і порфіринів, тоді як відновному пентозофосфатному циклу відводиться основна роль у синтезі вуглеводів. Однак відсутність у клітинах активності рибулозобісфосфаткарбоксилази поставила наявність відновного пентозофосфатного циклу у клітинах *C. limicola* під сумнів. Підтвердженням функціонування відновного циклу трикарбонних кислот у клітинах зелених сіркових бактерій стало відкриття у них ключового ферменту цього циклу АТФ-залежної цитратліази [14–16]. Використання методу мічених атомів і фракціонування ізотопів карбону показали, що відновний ЦТК є єдиним механізмом фіксації  $\text{CO}_2$  у зелених сіркових бактерій, а продукт циклу – ацетил-КоА – безпосередньо використовується для синтезу вуглеводів [12, 13]. Було також встановлено, що гени рибулозобісфосфаткарбоксилази із клітин *Rhodospirillum rubrum* не гібридизувались із ДНК, виділеними з клітин бактерій роду *Chlorobium*. Такі ж негативні результати були отримані при використанні генів рибулозобісфосфаткарбоксилази із клітин *Anacystis nidulans* [13].

Вивчення відновного ЦТК дає змогу пояснити нездатність зелених сіркових бактерій рости фотогетеротрофно. Одночасно із функціонуванням механізму фіксації  $\text{CO}_2$  проміжні сполуки циклу також забезпечують клітини необхідними органічними речовинами для синтезу жирних кислот (з ацетил-КоА), амінокислот (з пірувату,  $\alpha$ -кетоглутарату і оксало-

ацетату) і вуглеводів (з пірувату). Однак, оскільки активність  $\alpha$ -кетоглутаратдегідрогенази не виявлена у видів роду *Chlorobium*, цей цикл може функціонувати лише у відновлювальному напрямі і, отже, органічні сполуки не можуть окиснюватись з утворенням відновних еквівалентів [14].

Відновний ЦТК забезпечує фіксацію  $\text{CO}_2$ , в основі якої лежать реакції відновного карбоксилювання органічних кислот [6, 7]. Фіксація діоксиду карбону відбувається у чотирьох ферментативних реакціях, дві з яких відбуваються за участю фотохімічно відновленого ферредоксину, а одна – таким же шляхом утвореного НАДН ( $\text{H}^+$ ). У результаті одного обороту циклу з чотирьох молекул  $\text{CO}_2$ , і 10 [ $\text{H}^+$ ] з використанням енергії 3 молекул АТФ синтезується молекула щавлевооцтової кислоти, що є кінцевим продуктом циклу [1, 24].

Описаний також «короткий» варіант циклу, в результаті якого фіксуються 2 молекули  $\text{CO}_2$  з використанням для їхнього відновлення 8 [ $\text{H}^+$ ] і енергії АТФ. Кінцевим продуктом у цьому випадку є ацетил-КоА, який використовується для побудови компонентів клітини [15]. **Додаткове внесення ацетату в середовище культивування сприяє нагромадженню біомаси і стимулює утворення запасних полісахаридів у клітинах зелених сіркових бактерій.** Представники родини *Chlorobiaceae*, зокрема *C. limicola* та *C. thiosulfatophilum*, найчастіше нагромаджують у клітинах поліглюкозу і/або глікоген [13, 18, 19]. Нагромадження полісахаридів зростає при асиміляції клітинами діоксиду карбону за умов дефіциту нітрогену та фосфору. За певних умов культивування рівень глікогену в клітинах може перевищувати 12% сухої маси клітин [20]. **Утворені запасні полісахариди відіграють важливу роль при зміні умов культивування зелених сіркових бактерій, у першу чергу при попаданні бактерій в екстремальні умови росту [2].**

Ларсен та співробітники встановили, що бактерії *C. thiosulfatophilum* не ростуть на середовищах, які містять слідові кількості гідроген сульфід (0,01%) і різноманітні органічні сполуки: спирти, цукри, органічні кислоти. Лише на середовищах із оцтовою, молочною або піровиноградною кислотами було відзначено незначне збільшення біомаси за умов наявності гідроген сульфід та діоксиду карбону в середовищі [22]. Стосовно характеру використання органічних сполук зелені сіркові бактерії схожі на пурпурові сіркові бактерії.

Як показали С. П. Гудзь і співробітники, виділені ними фотосинтезувальні сіркові бактерії *C. limicola* ІМВ К-8 за наявності світла використовують ацетат і піруват лише як додаткові джерела карбону і продовжують у їхній присутності активно асимілювати діоксид карбону [4].

Внесення до середовища, що містить бікарбонат, сульфід або тиосульфат, ацетату і пірувату стимулює збільшення біомаси і вмісту в клітинах бактеріохлорофілів [13, 14, 22]. За наявності в середовищі бікарбонату, тиосульфату та  $\text{C}^{14}$ -пірувату близько 20% органічних сполук карбону клітин *C. thiosulfatophilum* утворюється з цього органічного субстрату, а решта синтезується з діоксиду карбону.

Фотометаболізм пропіонату був детально вивчений Ларсеном, який довів, що види роду *Chlorobium* здатні утворювати сукциніл-КоА з пропіонату [22]. Таким чином, після карбоксилювання й активації атоми карбону пропіонату беруть участь у відновному циклі трикарбонних кислот. Роботи були проведені з використанням радіоактивно міченого пропіонату.

Як показали Келлі зі співробітниками, у 1974 р. ріст зелених сіркових бактерій можуть забезпечувати багато амінокислот і форміат, які асимілюються у присутності світла,  $\text{CO}_2$  та тиосульфату.

При внесенні у середовище  $C^{14}$ -пропіонату до речовин клітини переходить до 30% міченого карбону, а 70% синтезується з діоксиду карбону. Із інших органічних речовин позитивний ефект на ріст зелених сіркових бактерій іноді виявляють бутират, фумарат, сукцинат і глутамат [20]. **Обмежені можливості використовувати органічні сполуки клітинами *C. thiosulfatophilum***, принаймні частково, пов'язані з тим, що у них відсутня активність  $\alpha$ -кетоглутаратдегідрогенази, через що цикл трикарбонових кислот не функціонує, а відбуваються лише окремі його реакції, які забезпечують синтез деяких метаболітів для конструктивного метаболізму [18, 24].

Слід зазначити, що ацетат є найкращим субстратом для росту цих мікроорганізмів. Коли його додати до мінерального середовища, яке використовується за нормальних умов для фотоавтотрофного росту, кількість клітин подвоюється. Ймовірно, що ацетат швидко перетворюється на ацетил-КоА. Можливість перетворення екзогенного ацетату була показана Хоером і Гібсоном у 1964 р. ще до того, як відновний ЦТК був запропонований як механізм фіксації  $CO_2$  у зелених сіркових бактерій [13].

Досліджуючи природу полісахаридів *C. limicola* IMB K-8, С. П. Гудзь і співробітники методом інфрачервоної спектроскопії показали, що у клітинах цих бактерій нагромаджується полісахарид глікоген, ступінь спорідненості якого з глікогеном печінки бика становить 98% [3–5] (рис. 2).

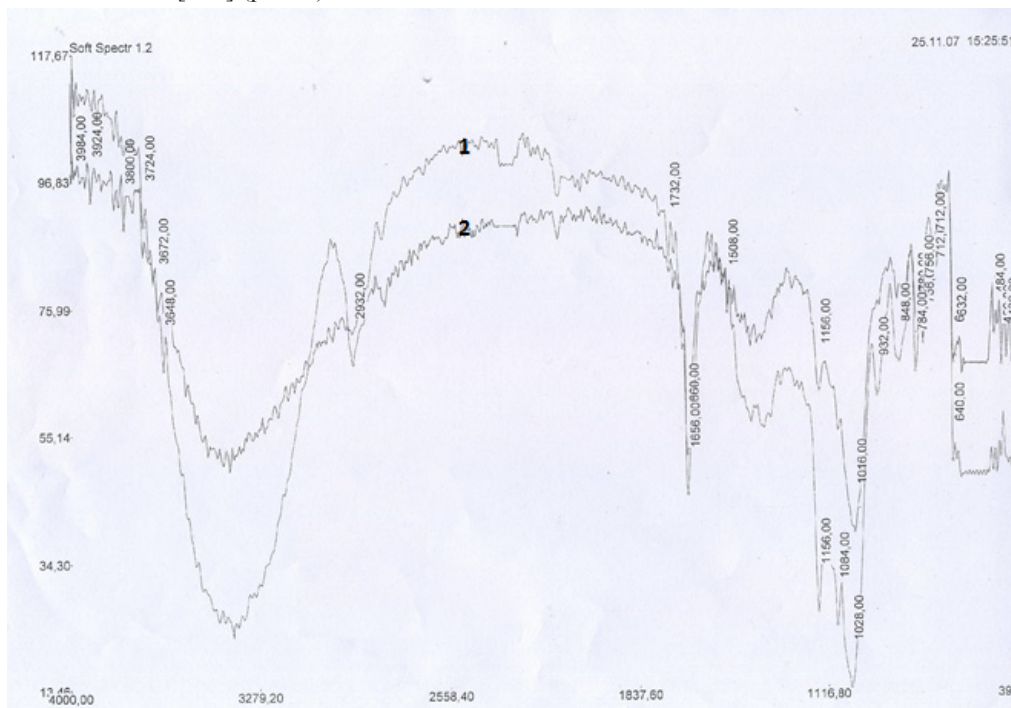


Рис. 2. Інфрачервоний спектр глікогену фірми "Sigma" (1) та глікогену з клітин *C. limicola* IMB K-8 [4].

Кількість глікогену в клітинах зростала за внесення у середовище пірувату й ацетату. Характерно, що клітини з підвищеним синтезом глікогену, який спричинений внесенням у середовище пірувату й ацетату, на відміну від клітин, що виростили у присутності інших джерел карбону, практично повністю використовували ендогенну глюкозу. Внесення ацетату в середовище інкубації відмитих клітин стимулює нагромадження глікогену

уже на 30-ту годину інкубації [6, 7]. Отримані результати дають підстави стверджувати, що *C. limicola* ІМВ К-8 найбільш ефективно використовує як додаткове джерело карбону ацетат. Це використання відбувається лише за наявності в середовищі гідроген сульфід та діоксиду карбону і шляхом включення цієї сполуки в цикл Арнона з утворенням компонентів клітини та глікогену [3, 4]. Експериментально встановлено, що за наявності пірувату й ацетату в середовищі спостерігаються деякі відмінності у фотоасиміляції  $\text{CO}_2$  клітинами. Так, при концентрації 60 мМ  $\text{CO}_2$  у середовищі спостерігали максимальний ріст клітин і підвищений на 50% рівень глікогену. **Зменшення рівня діоксиду карбону** в середовищі на 20% супроводжувалося зниженням рівня біомаси при одночасному зростанні рівня глікогену в клітинах приблизно на 30% [5]. Подальше зменшення вмісту  $\text{CO}_2$  супроводжувалося зниженням інтенсивності фотосинтезу. Зростання рівня глікогену в клітинах за дефіциту  $\text{CO}_2$  в середовищі, очевидно, можна пояснити пригніченням карбоксилювання пірувату і його перетворення в оксалоацетат із подальшим використанням у процесах конструктивного метаболізму [7].

Слід відзначити, що утворені *C. limicola* ІМВ К-8 у процесі фотосинтезу вуглеводи (глюкоза і глікоген) не виділяються в середовище, а запасуються винятково в клітині [5]. Регулювання біосинтезу глікогену відбувається на етапі синтезу АДФ-глюкози. Властивості й регуляцію АДФ-глюкозо-пірофосфорилази вивчали у клітинах багатьох мікроорганізмів Прейс та співробітники [14].

Залежно від характеру активаторів виділяють сім груп АДФ-глюкозо-пірофосфорилаз. АДФ-глюкозо-пірофосфорилаза, що синтезується бактеріями роду *Chlorobium*, належить до групи, яка активується піруватом і фруктозо-6-фосфатом. Саме ці метаболіти – активатори стимулюють утворення глікогену у клітинах зелених фотосинтезуювальних сіркових бактерій, який запасасться у вигляді розеткоподібних гранул, котрі у бактерій роду *Chlorobium* мають різні розміри залежно від кількості глікогену (рис. 3) [4].



Рис. 3. Ультратонкі зрізи клітин *C. limicola* ІМВ К-8: г – гранули глікогену (електронна мікроскопія,  $\times 10\,000$ ).

Культивування клітин *C. limicola* ІМВ К-8 у темряві призводить до зменшення розмірів та повного зникнення гранул глікогену [3]. За цих умов у середовищі інтенсивно утворювалися карбонові кислоти – ацетат, пропіонат, сукцинат, капронат [5]. При інкубації збагачених глікогеном клітин за відсутності донора електронів спостерігали зниження рівня глікогену незалежно від того, інкубувались клітини у темряві чи за умов освітлення [4], що свідчить про те, що синтезований клітинами глікоген відіграє важливу роль у метаболізмі за зміни умов культивування бактерій (світло-темрява) [4, 5]. У процесі фотоасиміляції CO<sub>2</sub> спостерігається нагромадження глікогену. У темряві глікоген деполімеризується до глюкози, катаболізм якої підтримує енергетичний і конструктивний обмін бактерій [11].

Крім родини *Chlorobiaceae*, до зелених бактерій належать представники родини *Chloroflexaceae*, яких називають зеленими несірковими бактеріями. Зелені несіркові бактерії формують нитки, здатні до ковзного руху. Вони – факультативні анаероби, здатні використовувати органічні речовини як джерела карбону та енергії. За типом метаболізму вони фототрофи за анаеробних умов і гетеротрофи за аеробних. Їхні клітини містять бактеріохлорофіли та каротиноїди. Частина молекул пігментів зелених несіркових бактерій міститься безпосередньо в цитоплазматичній мембрані, а частина – у хлоросомах [13]. Білки мембрани хлоросом аналогічні у представників родин *Chlorobiaceae* та *Chloroflexaceae*. Повільний ріст цих фотоавтотрофів на середовищі зі сульфідом уперше описав Медіан зі співробітниками у 1974 р.

У представників зелених несіркових бактерій виявлений активно функціонуючий окисний ЦТК [13, 15]. Як і більшість фотобактерій, бактерії роду *Chloroflexus* здатні рости фотоавтотрофно з використанням CO<sub>2</sub> як єдиного джерела карбону. Виявлено, що зелені несіркові бактерії можуть використовувати водень сульфід як донор електронів при аноксигенному фотосинтезі [19–21], а *Chloroflexus aurantiacus* може окиснювати молекулярний водень у процесі фоторедукції CO<sub>2</sub>.

Встановлено, що один із ключових ферментів – піруватсинтаза, яка каталізує утворення пірувату з ацетил-КоА і CO<sub>2</sub>, виявляє активність у *Ch. aurantiacus*. Активність інших специфічних ферментів, що входять до відновного ЦТК, була відсутня. На основі цього був зроблений висновок, що у клітинах цих бактерій ацетил-КоА синтезується з CO<sub>2</sub>. Механізм цього синтезу відрізняється від того, який є у *C. limicola* [23].

Холо і Грейс у 1987 р. встановили, що за автотрофних умов відбувається інгібування ЦТК і гліоксилатного шунта, а в клітинах виявляється новий метаболічний шлях, у якому ацетил-КоА є проміжним продуктом [7, 13]. Пізніше Холо виявив, що в автотрофних умовах *Ch. aurantiacus* перетворює ацетил-КоА на тригідроксипропіонат, який є проміжним продуктом у фіксації CO<sub>2</sub>. Подальші його перетворення призводять до утворення малату і сукцинату. Результати були підтверджені Штраусом у 1992 р., який показав, що при автотрофному рості клітини *Ch. aurantiacus* виділяють сукцинат і велику кількість тригідроксипропіонату у період від кінця експоненціальної фази до початку стаціонарної [7, 13].

Коли культуру *Ch. aurantiacus* помістили у середовище із <sup>13</sup>C міченим сукцинатом і проаналізували різні компоненти клітин за допомогою <sup>13</sup>C-спектроскопії, яка визначає розподіл <sup>13</sup>C ізотопу в різних сполуках клітини, то результати підтвердили роль тригідроксипропіонату як проміжного метаболіту при фіксації CO<sub>2</sub> [14].

Роль тригідроксипропіонату як проміжного продукту у процесі фіксації CO<sub>2</sub> була досліджена Фуksom і співробітниками у досліджах із використанням <sup>13</sup>C [24]. Визначали відносний вміст <sup>13</sup>C після росту *Ch. aurantiacus* у присутності <sup>13</sup>C тригідроксипропіонату і <sup>13</sup>C ацетату. З мічених зразків отримали <sup>13</sup>C маркер центрального проміжного метаболіту у

вигляді тріоз і дикарбонових кислот. Ці експерименти показали, що ріст клітин *Ch. aurantiacus* був обумовлений додаванням <sup>13</sup>C тригідроксипропіонату протягом кількох генерацій клітин, з чого був зроблений висновок, що ця речовина є попередником усіх клітинних сполук *Ch. aurantiacus*. Таким чином, тригідроксипропіонат функціонує в організмі *Ch. aurantiacus* як центральний проміжний метаболіт [13]. Дані, отримані з міченим ацетатом, також підтвердили ключову роль тригідроксипропіонату як інтермедіату в циклічному механізмі фіксації CO<sub>2</sub> (рис. 4).

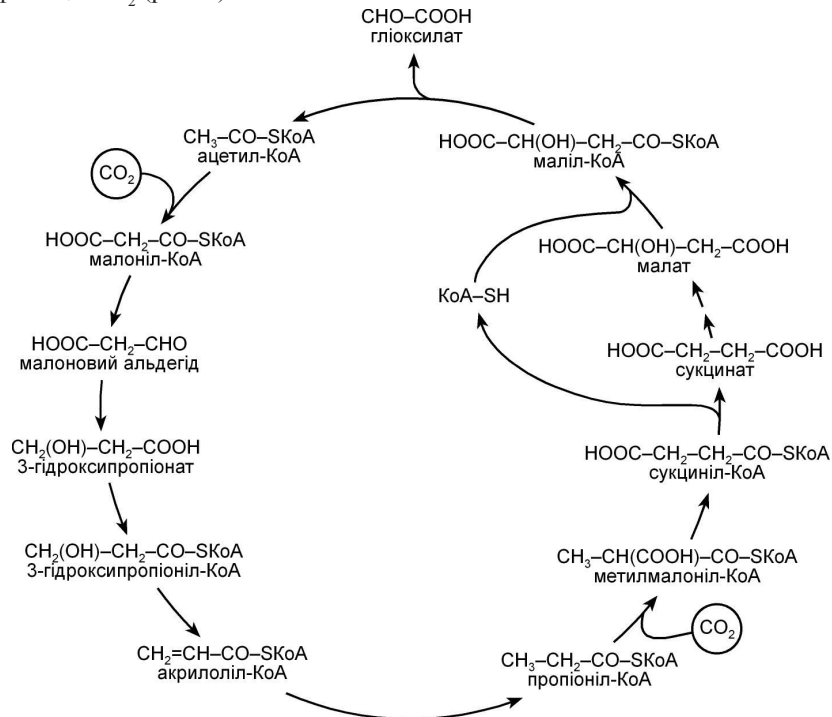


Рис. 4. Тригідроксипропіонатний цикл фіксації CO<sub>2</sub> (Холо, 1989 р.) [20].

Для остаточної перевірки роботи циклу Штраус і Фуке провели ферментативні дослідження і показали, що в клітинах зелених несіркових бактерій виявляється активність усіх ферментів, необхідних для роботи тригідроксипропіонатного циклу асиміляційної редукції діоксиду карбону. У цьому циклі ацетил-КоА карбоксилюється до малоніл-КоА і потім, відновлюючись, перетворюється через тригідроксипропіонат до пропіоніл-КоА. Він, у свою чергу, карбоксилюється і перетворюється через сукциніл-КоА у маліл-КоА, який розщеплюється до ацетил-КоА та гліоксилату в реакції, яка каталізується маліл-КоА ліазою. Ацетил-КоА знову надходить у цикл, а гліоксилат виділяється як кінцевий продукт фіксації CO<sub>2</sub> [8–10].

Таким чином, у зелених несіркових бактерій *Ch. aurantiacus* функціонує механізм автотрофної фіксації CO<sub>2</sub>, ключовим інтермедіатом якого є тригідроксипропіонат. Цикл отримав назву тригідроксипропіонатного. Кінцевим продуктом цього циклу є гліоксилат, який у фотогетеротрофів, до яких належить *Ch. aurantiacus*, перетворюється на запасну сполуку полі-β-гідроксибутират [13].

Детальне вивчення метаболізму полі-β-гідроксибутирату в клітинах *Ch. aurantiacus* було проведено Пірсоном у 1974 р. за допомогою хімічного аналізу, а також електронної



мікроскопії. В експериментах із відмитими клітинами *Ch. aurantiacus* було встановлено, що цей мікроорганізм утворює значну кількість полі- $\beta$ -гідроксибутирату з ацетату в присутності молекулярного водню як донора електронів [7, 13]. За екстремальних умов росту полі- $\beta$ -гідроксибутират катаболізується у  $\beta$ -гідроксибутират із подальшим перетворенням на ацетоацетил. Останній перетворюється на ацетил-КоА, який надходить в окисний ЦТК [7, 13].

Таким чином, зелені бактерії родин *Chlorobiaceae* і *Chloroflexaceae*, незважаючи на подібність їхнього фотосинтезувального апарату, асиміляційну редукцію  $\text{CO}_2$  здійснюють різними шляхами. У представників родини *Chlorobiaceae* фіксація  $\text{CO}_2$  відбувається за участю реакцій відновного ЦТК. Вуглеводи – продукти фотосинтезу, вони відкладають про запас у вигляді глікогену, який використовується за екстремальних умов як джерело енергії та карбону [3–5]. Зелені несіркові бактерії родини *Chloroflexaceae* використовують для фіксації  $\text{CO}_2$  реакції тригідроксипропіонатного шляху. За цих умов утворюється полі- $\beta$ -гідроксибутират, який, подібно до глікогену у представників родини *Chlorobiaceae*, використовується в енергетичному та конструктивному обміні.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Баран І., Мороз О., Гудзь С., Гнатуш С. Метаболізм органічних сполук у зелених фототрофних сіркобактерій та утилізація ними сірководню // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2003. Вип. 33. С. 132–140.
2. Готтшалк Г. Метаболізм бактерій. М.: Мир. 2001. 310 с.
3. Горішний М. Б. Екологічне значення зелених сіркових бактерій в утилізації сірководню: дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16. К., 2008. 140 с.
4. Горішний М., Гудзь С., Гнатуш С. Метаболізм глюкози та глікогену у клітинах зелених фотосинтезувальних сіркових бактерій // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 46. С. 129–136.
5. Горішний М. Б., Гудзь С. П., Гнатуш С. О. Метаболізм вуглеводів у клітинах зелених сіркових бактерій *Chlorobium limicola* Ya-2002 // Укр. біохім. журн. 2009. №. 5. Т. 81. С. 26–33.
6. Гудзь С. П., Гнатуш С. О., Білінська І. С. Мікробіологія. Львів: Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка, 2009. 306 с.
7. Гудзь С. П., Горішний М. Б., Гнатуш С. О. Бактеріальний фотосинтез. Львів: Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка, 2011. 180 с.
8. Гусев М. В., Минеева Л. А. Мікробіологія. М.: Изд. центр „Академия“, 2003. 464 с.
9. Кондратьев Е. Н., Максимова И. В., Самуилов В. Д. Фототрофные микроорганизмы. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. 374 с.
10. Кондратьева Е. Н. Фотосинтезирующие бактерии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. С. 107.
11. Современная микробиология / Под ред. Й. Ленгера, Г. Дрекса, Г. Шлегеля. М.: Наука, 2005. 449 с.
12. Bergstein T., Henis Y., Cavari B. Uptake and metabolism of organic compounds by *Chlorobium* isolated from Lake Kinneret // Microbiol. 1981. Vol. 27. P. 1087–1091.
13. Blankenship M. T., Madigan C. E. Anoxygenic Photosynthetic Bacteria. Boston: Kluwer Academic Publishers Dordrecht. 1997. P. 49–89.
14. Castenholz R. W., Pierson B. K. The prokaryotes. New York: Springer, 1978. P. 290–298.
15. Cork D., Carunas R., Sajjad A. *Chlorobium limicola* forma *thiosulfatophilum* biocatalyst in the production of sulfur and organic carbon from gas stream containing  $\text{H}_2\text{S}$  and  $\text{CO}_2$  // Appl. And Envir. Microbiol. 1983. Vol. 45. P. 913–918.

16. Prescott. M., Harley J. Microbiology. Wm. C. Brown Publishers. 1996. P. 270–278.
17. Sirevåg R., Buchanan B. Mechanisms of CO<sub>2</sub> fixation in bacterial photosynthesis studied by carbon isotope fractionation technique // Arch. Microbiol. 1977. Vol. 16. N 112. P. 35–38.
18. Sirevåg R., Ormerod J. Synthesis, storage, and degradation of polyglucose in *Chlorobium thiosulfatophilum* // Arch. Microbiol. 1977. Vol. 111. P. 239.
19. Hanson T. E., Tabita F. R. A ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) like protein from *Chlorobium tepidum* that is involved with sulfur metabolism and the response to oxidative stress // Proc. Natl. Acad. Sci. 2001. P. 4397–4402.
20. Herter S., Farfsing J., Gad'On N. et al. Autotrophic CO<sub>2</sub> fixation by *Chloroflexus aurantiacus*: study of glyoxylate formation and assimilation via the 3-hydroxypropionate cycle // J. Biol. Chem. 2001. Vol. 267. P. 20256–20273.
21. Mas J., Gemerden H. Storage products in purple and green sulfur bacteria. In: Anoxygenic photosynthetic. D.: Kluwer Acad. Pub. (Netherlands). 1995. P. 973–990.
22. Larsen H. On the culture and general physiology of the green sulfur bacteria // J. Bacteriol. 1952. Vol. 64. P. 187–196.
23. Ugolkova N. V., Ivanovsky R. N. On the mechanism of autotrophic fixation of CO<sub>2</sub> by *Chloroflexus aurantiacus* // Microbiol. 2000. Vol. 5. P. 139–142.
24. Overmann J., Garcia-Pichel F. The Phototrophic Way of Life. New York: Springer, 2000. 887 p.

Стаття: надійшла до редакції 13.03.12

доопрацьована 20.03.12

прийнята до друку 22.03.12

## CARBON DIOXIDE METABOLISM IN THE CELLS OF GREEN BACTERIA

M. Gorishniy, S. Hnatush, S. Gudz

Ivan Franko National University of Lviv

4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine

e-mail: m\_gorishniy@ukr.net

The photosynthetic green sulfur bacteria (of *Chlorobiaceae* family) and green non sulfur bacteria (of *Chloroflexaceae* family) are significantly different by morphological and physiological properties. Their common feature is the presence of chlorosomes which are surrounded by a membrane with light accept pigment complexes which are containing bacteriochlorophylls and carotenoids. The green sulfur bacteria and green non sulfur bacteria assimilate carbon dioxide in different pathways. The species of *Chlorobiaceae* family reduce CO<sub>2</sub> in reactions involving reductive tricarboxylic acid cycle and the bacteria of *Chloroflexaceae* family use reactions of 3-hydroxypropionate way. Microorganisms of both families accumulate spare ingredients in the cells: of the *Chlorobiaceae* family accumulate glycogen, which properties are similar to bovine liver glycogen, and species of the *Chloroflexaceae* family accumulate poly-β-hydroxybutyrate. The spare substances are used by bacteria in the dark both in the processes of energy and constructive metabolism.

**Keywords:** *Chlorobiaceae* family, *Chloroflexaceae* family, reductive tricarboxylic acid cycle, 3-hydroxypropionate way, glycogen, β-hydroxybutyrate.

**МЕТАБОЛИЗМ ДИОКСИДА КАРБОНА В КЛЕТКАХ ЗЕЛЕННЫХ БАКТЕРИЙ****М. Горішний, С. Гнатуш, С. Гудзь***Львовский национальный университет имени Ивана Франко**ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина**e-mail: m\_gorishniy@ukr.net*

Фотосинтезирующие зеленые серные бактерии (семейство *Chlorobiaceae*) и зеленые несерные бактерии (семейство *Chloroflexaceae*) существенно отличаются по морфофизиологическим признакам. Их общей чертой является наличие хлоросом – пигментных комплексов, содержащих бактериохлорофилы и каротиноиды. Диоксид карбона зеленые серные и зеленые несерные бактерии ассимилируют различными путями. Представители семейства *Chlorobiaceae* фиксируют CO<sub>2</sub> в реакциях восстановительного цикла трикарбоновых кислот, а бактерии семейства *Chloroflexaceae* используют реакции тригидроксипропионатного пути. Бактерии обоих семейств накапливают в клетках запасные питательные вещества: бактерии семейства *Chlorobiaceae* – гликоген, близкий по свойствам к гликогену печени быка, а представители семейства *Chloroflexaceae* – поли-β-гидроксibuтират. В темноте запасные питательные вещества используются бактериями в процессах как энергетического, так и конструктивного метаболизма.

*Ключевые слова:* семейство *Chlorobiaceae*, семейство *Chloroflexaceae*, восстановительный цикл трикарбоновых кислот, тригидроксипропионатный путь, гликоген, поли-β-гидроксibuтират.