



УДК: 579.266/68

АНОКСИГЕННІ ФОТОСИНТЕЗУВАЛЬНІ ПУРПУРОВІ БАКТЕРІЇ

I. В. Кушкевич, С. О. Гнатуш

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

Розглянуто сучасну систематику пурпурових фототрофних бактерій. На основі даних літератури і власних досліджень показано місця їхнього поширення, умови існування. Описано морфологічні ознаки, пігментний склад і особливості фотосинтезу. Показано участь пурпурових бактерій у природному циклі кругообігу Сульфуру, в тому числі у шляхах використання ними сірководню. Окреслено сфери можливого практичного використання пурпурових фототрофних бактерій.

Ключові слова: аноксигенні фототрофи, пурпурові бактерії, пігменти, *Chromatiaceae*, *Ectothiorhodospiraceae*

ВСТУП

За даними багатьох дослідників, пурпурові та зелені бактерії – найдревніші фотосинтезувальні організми на Землі [11, 12, 43]. Вважають, що фототрофам передували анаеробні організми, які здійснювали бродиння. Використання органічних субстратів за анаеробних умов виявлено у деяких пурпурових бактерій. Пізніше, очевидно, виникла здатність використовувати енергію світла для асиміляції органічних сполук і CO_2 у планетарному масштабі, беручи активну участь у кругообігу Карбону. Оскільки для цих мікроорганізмів H^+ -донором є сполуки Сульфуру (гідроген сульфід, сірка, тіосульфат) і у процесі їхнього фотосинтезу кисень не виділяється, то їм належить важлива роль у кругообігу Сульфуру в біосфері [13].

Великий промисловий гігант „Яворівське державне гірничо-хімічне підприємство” протягом 30 років успішно займався видобутком сірки. У зв'язку з кризою на світовому ринку сірки припинив свою діяльність. Колишній кар'єр площею 1080 га затопили. Утворилося величезне озеро, в яке впадають води річок, насичені сполуками сірки та органічними відходами [2].

Пурпурові бактерії мають важливе значення у техногенних водоймах, які утворюються в місцях відкритого видобутку сірки. Унаслідок затоплення цієї території водою створилися сприятливі умови для розвитку сіркоокиснювальних бактерій, які розпочали інтенсивно окиснювати сульфурвмісні породи до сульфатів. У результаті збільшилася активність сульфатредукторів, які відновлюють сульфати до сірководню, токсичного для живих організмів. Наприклад, риби не можуть жити

при концентрації сірководню у воді, що перевищує 0,005% [22]. Тому необхідно розробити методи очищення води від цієї токсичної сполуки і запобігти її поширенню на інші території.

На окислення одиниці маси сірководню потрібно 1,88 одиниці кисню. Розрахунок показав, що при вмісті кисню в поверхневих водах озера Яворівське 10 мг/л і вмісті сірководню в підземних водах 50 мг/л у суміші залишиться до 5 мг/л сірководню [2].

У проведених розрахунках не взято до уваги вплив біохімічних процесів. Важали, що у період затоплення водних організмів буде мало, тому що біота не встигатиме пристосуватися до швидких змін складу води. Але моніторинг показав, що з самого початку затоплення у верхній частині водяної маси утворюється кисневий прошарок, у якому бурхливо розвивається життя [1]. Проте на повну силу біологічні фактори починають діяти після затоплення.

У період трансформації приплив підземних вод в озеро стабілізується на мінімальному значенні. Співвідношення між надходженням в озеро річкової, атмосферної та підземної води відтепер залежить тільки від кліматичних факторів. Відбувається поступова зміна хімічного складу води до тих пір, доки кількість принесених речовин не зрівняється з кількістю винесених і осаджених речовин [2].

Рівень отруєної сірководнем води в кар'єрі постійно високий [19]. На цій ділянці ґрунт не є щільним, тому можливий прорив і вихід води з високим вмістом сірководню в інші водойми через систему підземних вод. За таких умов може трапитись екологічне лихо – потрапляння сірководню у водозабори.

Відомо, що фотосинтезувальні бактерії окиснюють сірководень [20]. Саме вони не дають цій сполуці розповсюджуватись у вищі ділянки водної товщі, що дає можливість розвиватися там рослинам і тваринам. Аноксигенні фототрофи можуть відігравати вирішальну роль у біогеохімічному циклі Сульфуру. Їх можна використовувати для очищення води від цієї речовини. Тому дуже важливим завданням є вивчення їхніх екологічних, морфологічних і фізіологічних характеристик.

МОРФОЛОГІЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПУРПУРОВИХ ФОТОСИНТЕЗУВАЛЬНИХ БАКТЕРІЙ

Клітини фототрофних пурпурових бактерій мають різну форму [3, 7, 12, 17]. Серед них є кулясті, паличкоподібні та звивисті форми, деякі можуть утворювати вирости (рис. 1). Окремі фототрофи у природних умовах часто утворюють скупчення клітин у вигляді ланцюжків або пластинок, які можуть бути занурені в слиз [18].

Пурпурові бактерії – це зазвичай поодинокі одноклітинні мікроорганізми. Представники роду *Thiocapsa* мають клітини кулястої або овальної форми діаметром 1,0–3,0 мкм [16, 26]. Живуть вони також у воді Яворівського озера на Львівщині [8, 9, 16, 20].

Як показали наші дослідження, клітини *Thiocapsa roseopersicina* Ya-2003 утворювали агрегати по 2–4 і більше клітин, які були оточені слизом. Вони нагромаджували глобули сірки всередині клітини (рис. 2). Пурпурові бактерії *Lamprocystis roseopersicina* Ya-2003 утворювали темно-червоні скупчення клітин. Бактерії *Chromatium okenii* Ya-2003 – поодинокі клітини, які активно рухаються у середовищі культивування [14]. Певні види родини *Chromatiaceae* здатні утворювати мікроколонії різної форми. Вважають, що утворення таких мікроколоній обумовлене циклами розвитку цих мікроорганізмів і залежить від умов навколишнього середовища [13].

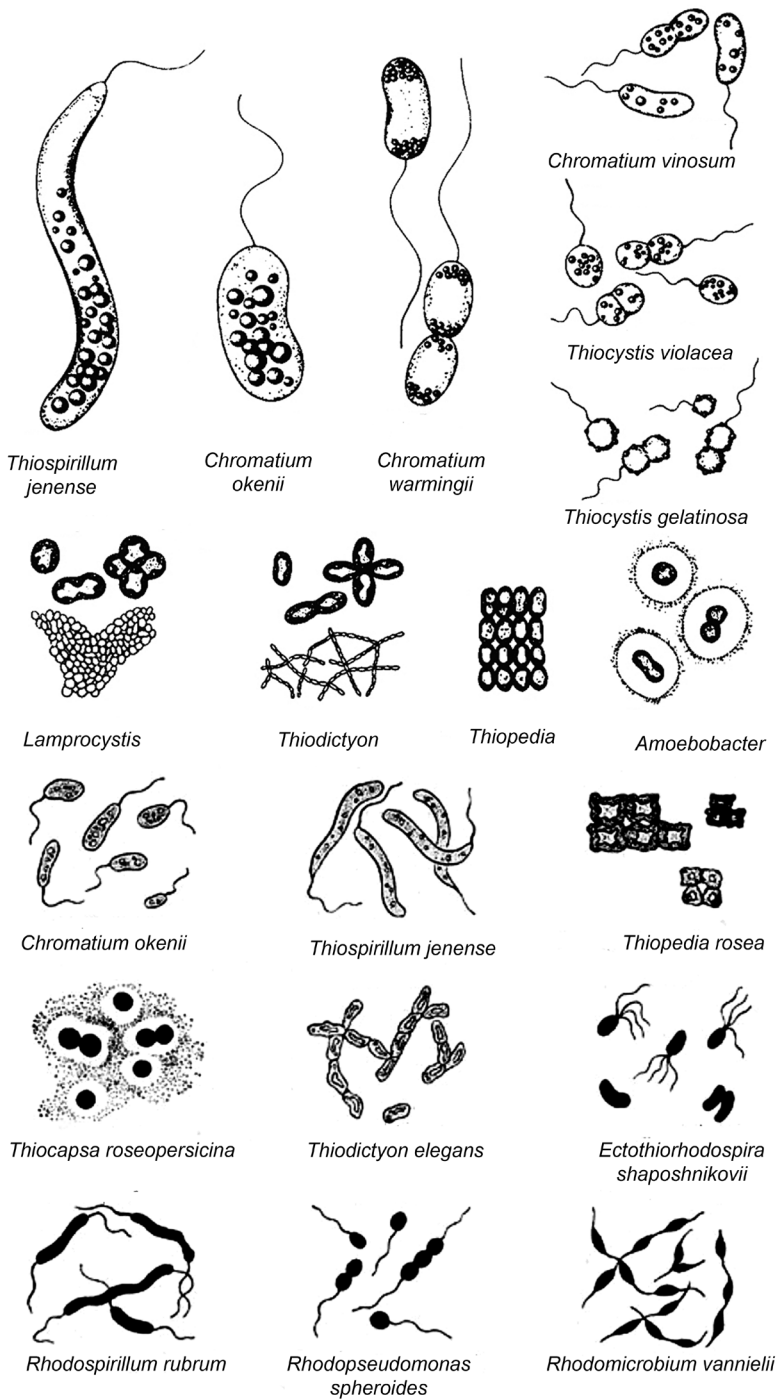


Рис. 1. Форма клітин і угруповання фототрофних бактерій [13]
Fig. 1. The form of cells and groups of phototrophic bacteria [13]

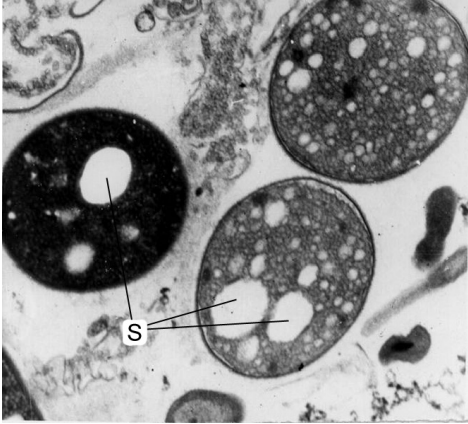


Рис. 2. Клітини пурпурових сіркобактерій *T. roseopersicina* Ya-2003, виділених із Яворівського озера: S – глобули сірки (електронна мікроскопія, $\times 10\ 000$)

Fig. 2. The cells of purple sulfur bacteria *T. roseopersicina* Ya-2003 from Yavoriv lake: S – globule of sulfur (electron microscopy, $\times 10\ 000$)

Розмножуються фототрофи бінарним поділом, деякі види – брунькуванням. При цьому клітини інколи залишаються з'єднаними у ланцюжки різної форми та довжини [7, 11, 12]. Можуть формувати агрегати клітин правильної геометричної форми, якщо після поперечного поділу на розходяться. Для деяких видів пурпурових бактерій (*Rhodomicrobium vannielii*, *Rhodopseudomonas palustris*, *R. viridis*, *R. acidophila*) характерне брунькування, при якому формуються довгі гіфи з дочірніми клітинами. Фототрофи не утворюють ендоспор, але у деяких організмів є складні клітинні цикли з утворенням екзоспор, які є стійкими до підвищеної температури й інших несприятливих умов [36, 37].

У деяких видів, здатних до активного руху, проявляється фотофобна реакція [21]. Вона виражається у тому, що при зменшенні інтенсивності світла клітини різко змінюють напрямок свого руху (так званий „страх”) і залишаються в більш освітленій ділянці, оскільки при спробі вийти з неї відкидаються назад. Таку реакцію пурпурових бактерій на світло розглядають як один із видів фототаксису [17, 23].

Подібно до багатьох інших мікроорганізмів, рухомі види пурпурових бактерій проявляють також здатність до хемотаксису (позитивного і негативного), який пов'язаний із наявністю градієнта концентрації різних речовин, у тому числі й молекулярного кисню. В останньому випадку реакція має назву аеротаксису [4].

У пурпурових бактерій наявна грамнегативна клітинна стінка з муреїновим шаром і внутрішньою мембраною. Цитоплазматична мембрана на ультратонких зрізах клітин має вигляд тришарової, завтовшки 7,0–8,0 нм. До її складу входять білки, фосфоліпіди і полісахариди, що мають антигенну специфічність [5].

Значну частину білків мембрани становлять порини, які утворюють гідрофільні пори, що здатні пропускати речовини з молекулярною масою до 600–900 Д, амінокислоти, цукри, невеликі пептиди й інші сполуки [17].

Розміри бактерій також різні – від 1–2 мкм у діаметрі до 50 мкм завдовжки. Найбільші форми трапляються серед пурпурових сіркобактерій. До них належать такі організми, як *S. okenii* і *Thiospirillum jenense*. Клітини *S. okenii* мають розміри 4,5–6,0 \times 8,0–15,0 мкм, а *T. jenense* досягають у довжину 30–40 мкм при ширині 2,5–4,5 мкм. Найменші форми трапляються серед представників роду *Rhodospirillum*. Розміри клітин деяких пурпурових несіркобактерій, наприклад *Rhodocyclus gelatinosus*, *Rhodopseudomonas palustris*, *R. viridis*, становлять 0,4–0,9 \times 1,0–2,0 мкм [31, 32].

Є рухомі та нерухомі види [21]. У більшості видів рух зумовлений наявністю одного або кількох джгутиків, які розміщені полярно. Тільки в одного виду пурпурових бактерій (*R. vannielii*) джгутикування перитрихальне [24].

За складом ліпідів, які разом із білками є основними компонентами цитоплазматичної та внутрішньої мембрани, пурпурові бактерії дещо відрізняються від інших фототрофів. Полярні ліпіди мембран більшості пурпурових бактерій належать до різних груп. У невеликій кількості є фотонедистоноліпіди, фосфатидилгліцерол і дифосфатидилгліцерол. Наявні також насичені та мононенасичені жирні кислоти з нерозгалуженими ланцюгами, які входять до складу ліпідів [23].

Більшість пурпурових бактерій утворюють внутрішньоклітинні мембрани, в яких локалізуються пігменти і здійснюються початкові етапи фотосинтезу. Ці мембрани виникають унаслідок інвагінації та розростання цитоплазматичної мембрани. У більшості видів роду *Chromatium* та інших пурпурових бактерій, наприклад, у *T. roseopersicina* і *Rhodospirillum rubrum* ці утвори на ультратонких зрізах клітин виглядають як окремі міхурці діаметром 40–100 нм, відомі під назвою хроматофори або тилакоїди. Вони можуть бути у вигляді ламел (роди *Ectothiorhodospira* і *Rhodospirillum*), трубочок (*Rhodocyclus tenuis* і *R. gelatinosus*) або пластинок, інколи правильних стопок [17, 24, 28].

Клітини деяких пурпурових бактерій мають газові вакуолі або аеросоми [5]. Такі органели характерні для виділених нами з водойм Яворівського озера пурпурових сіркобактерій *L. roseopersicina* Ya-2003. Вважають, що саме аеросоми допомагають сіркобактеріям триматися в завислому стані у воді [24]. Бактерії роду *Thiocapsa* не містять газових вакуолей. Показано, що клітини *T. roseopersicina* Ya-2003 нерухомі та нагромаджують глобули сірки всередині [8].

Виділені пурпурові сіркобактерії *S. okenii* Ya-2003 активно рухомі за рахунок монотрихально розміщеного джгутика, нагромаджуючи молекулярну сірку всередині клітин, ефективно утилізували сірководень зі середовища. Як запасні речовини у клітинах пурпурових бактерій виявляють глікоген і полі-бета-оксимаєлану кислоту.

При вивченні будови на ультратонких зрізах за допомогою електронної мікроскопії легко виявити в клітині нуклеоїд [24]. Бактеріальна хромосома (нуклеоїд) здебільшого розміщена у центрі клітини. У *Rhodobacter sphaeroides*, як і в інших фототрофів, розмір генома становить $1,6 \times 10^9$ п.н. У деяких пурпурових бактерій виявлено позахромосомні генетичні елементи – плазміди [5].

ФІЗІОЛОГІЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФОТОСИНТЕЗУВАЛЬНИХ ПУРПУРОВИХ БАКТЕРІЙ

Усі пурпурові бактерії ростуть за анаеробних умов на світлі та здійснюють аноксигенний фотосинтез [10, 14, 15, 17, 24]. Але між ними виявлені суттєві фізіологічні відмінності, в тому числі у використанні різних сполук як донорів електронів при фотосинтезі. За фізіологічними ознаками фототрофні пурпурові бактерії поділяють на сіркобактерії та несіркобактерії. Слід враховувати, що пурпурові сіркобактерії окиснюють сірководень до сульфатів через утворення молекулярної сірки, а пурпурові несіркобактерії окиснюють його тільки до сірки або до сульфатів без нагромадження сірки як проміжного продукту [9]. Більшість пурпурових сіркобактерій здатні відкладати у клітинах сірку [16].

До недавнього часу вважали, що пурпурові несіркобактерії не окиснюють сірководень. Здатність окиснювати тиосульфат мають представники лише одного виду (*R. palustris*). Однак установлено, що якщо підтримувати низьку концентрацію сульфіту при культивуванні, то такі пурпурові несіркобактерії, як *R. rubrum*, *R. capsulata*, *R. palustris*, *R. sphaeroides* окиснюють його і ростуть [7].

Більшість пурпурових сіркобактерій запасують сірку в клітині. Крім сульфіту і молекулярної сірки, пурпурові сіркобактерії окиснюють тіосульфат, а деякі види – тетраціонат, сульфід і тіогліколат [24].

Фотосинтезувальні бактерії поділяють на фотоавтотрофи та фотогетеротрофи. До першої групи належать пурпурові сіркобактерії, а також окремі представники несіркових пурпурових бактерій, які здатні рости на мінеральних середовищах [30]. Для таких мікроорганізмів єдиним джерелом Карбону є карбонатна кислота, яка вноситься у середовище у вигляді натрію бікарбонату. До фотогетеротрофів належать більшість несіркових пурпурових бактерій, оскільки вони ростуть лише за наявності органічних сполук [11]. До автотрофів не можна віднести фотосинтезувальні бактерії, яким необхідні вітаміни [24]. З іншого боку, слід зазначити, що фотогетеротрофні бактерії можуть фіксувати карбонатну кислоту у великих кількостях, а всі автотрофні представники можуть використовувати готові органічні сполуки [11, 16, 20].

Для забезпечення росту різним видам необхідний широкий спектр органічних субстратів. Пурпурові несірковобактерії використовують різноманітні органічні сполуки: нижчі жирні кислоти від C_3 (мурашина) до C_9 (пеларгонова), дикарбонові кислоти, окси- і кетокислоти (від C_3 до C_6), такі як пірвіноградна, молочна, яблучна, янтарна тощо, деякі цукри (глюкоза, фруктоза, манноза), спирти (етанол, ізопропанол, маніт, сорбіт), сполуки ароматичного ряду (бензоат, параоксibenзоат, манделат, катехін), а також інші циклічні сполуки [24]. Як показали дослідження, пурпурові сіркобактерії виділені з Яворівського озера, як правило, найчастіше використовують окремі органічні кислоти, зокрема ацетат і піруват [16, 20]. Для сіркових і несіркових пурпурових бактерій (*E. shaposhnikovii*, *C. vinosum*) джерелом Гідрогену є органічні сполуки, H^+ -донором при фотоасиміляції вуглекислоти й інших відновлювальних процесах є також органічні сполуки. Деякі види здатні окиснювати їх у темряві [28]. Це забезпечує ріст.

Більшість представників пурпурових несірковобактерій потребують вітамінів групи В: тіаміну, біотину, ніотинової та параамінбензойної кислот [24]. Певним видам і штамам родини *Chromatiaceae* необхідний вітамін B_{12} . Це – великі форми роду *Chromatium* (*C. okenii*, *C. buderi* та інші), а також *Thiospirillum jenense*. Потреба у вітамінах не виявлена лише у *Rhodomicrobium vannielii*, *R. acidophila*, *Rhodospirillum tenue*.

Більшість пурпурових сіркобактерій є строгими анаеробами і облігатними фототрофами, тобто ростуть тільки на світлі. Відомо лише три види, які можуть рости у присутності кисню не тільки на світлі, але і в темряві, хоча дуже повільно: *Ameobobacter roseus*, *E. shaposhnikovii*, *T. roseopersicina*. Усі пурпурові несірковобактерії ростуть за анаеробних умов, але головне є факультативними анаеробами. Донедавна вважали, що ріст пурпурових бактерій у темряві можливий лише за аеробних або мікроаерофільних умов, бо за відсутності світла вони одержують енергію у процесі дихання. Однак показано, що *R. rubrum* та інші представники роду *Rhodopseudomonas* ростуть у темряві в строго анаеробних умовах за рахунок зброджування деяких органічних субстратів [17].

Усі пурпурові несірковобактерії здатні до хемотрофного росту в мікроаерофільних умовах [27]. За концентрації кисню до 5% фотосинтез і окиснювальний метаболізм у них відбувається одночасно. Про це свідчить зростання активності ферментів ЦТК. Але кисень інгібує у цих бактерій синтез бактеріохлорофілів, рибулозодифосфаткарбоксилази, формування внутрішньоцитоплазматичних мембран.

Фототрофні бактерії загалом можуть рости в достатньо широкому інтервалі значень рН – від 5,0 до 11,0 [12]. Для окремих видів і штамів оптимальне значення рН і ділянка, в якій можливий їх ріст, можуть суттєво відрізнятись. Для багатьох представників пурпурових бактерій оптимальне значення рН 7,0–7,5. Відомі види з оптимумом рН 6,0–6,5. Для *R. acidophila* він становить 5,8. Натомість деякі штами *E. shaposhnikovii* добре ростуть при рН 8,5–9,0. Оптимальне значення рН для росту фототрофних бактерій може незначно змінюватися залежно від складу середовища [13].

Усі фототрофи, за винятком окремих мутантів, використовують солі амонію як джерела Нітрогену. Деякі пурпурові бактерії, в першу чергу несіркові, використовують сечовину та різні амінокислоти і можуть рости на середовищах із пептоном. Багатьом пурпуровим бактеріям властиво фіксувати молекулярний азот [11].

Отже, пурпурові фотосинтезувальні бактерії характеризуються різними способами отримання енергії (фотосинтез, аеробне й анаеробне дихання, бродіння). Джерелом Карбону для них можуть бути CO₂ чи органічні сполуки [24].

ПІГМЕНТИ ПУРПУРОВИХ БАКТЕРІЙ

Здатність бактерій до фотосинтезу визначається здатністю утворювати бактеріохлорофіли (Bchl). Порівняно з хлорофілами рослин, ці пігменти поглинають світло у довгохвильовій області. Протягом довгого часу вважали, що пурпурові бактерії утворюють особливий бактеріохлорофіл **a**, який відрізняється від звичайного рослинного хлорофілу тим, що має у першому пірольному кільці ацетильну групу замість вінільної. Виявляється, що пурпурові бактерії здатні утворювати бактеріохлорофіли іншої будови (етерифіковані не фітолом, а геранілгераніолом). Тому ці пігменти називаються бактеріохлорофіл **a_p** і бактеріохлорофіл **a_{gg}** [40].

У цих бактерій утворюється також бактеріохлорофіл **b**, що має фітол або 2,4-фітодіол. Пурпурові бактерії, які містять бактеріохлорофіл **a**, поглинають світло до 900 нм, а пурпурові бактерії, які синтезують бактеріохлорофіл **b**, – до 1100 нм. При цьому в інфрачервоній ділянці бактеріохлорофіли *in vivo* обумовлюють не один, а кілька максимумів поглинання (840–850 і 1015–1040 нм), що забезпечує можливість росту фототрофних бактерій, особливо пурпурових, за наявності тільки невидимих інфрачервоних променів [7, 12, 37]. Цю властивість використовують для одержання нагромаджувальних культур цих мікроорганізмів і розділення видів, які містять бактеріохлорофіли **a** і **b**.

Крім бактеріохлорофілів, пурпурові бактерії можуть синтезувати різноманітні каротиноїди [23, 24]. Відомо близько шістдесяти пігментів, які входять до складу клітин цих бактерій. Переважно каротиноїди мають аліфатичну будову, містять гідроксильні, метоксильні або кетогрупи. Це – лікопін, спірилоксантин, родивібрин, родопсин, сфероїдин та інші подібні пігменти. Деякі пурпурові бактерії синтезують каротиноїди, які мають одну арильну групу (ароматичне кільце) [12]. До їхнього числа належить окенон. Але лише у *R. vannielii* і *R. acidophila* знайдено β-каротин, який розповсюджений серед ціанобактерій та інших фотосинтезувальних і нефотосинтезувальних організмів. У *R. acidophila* значна частина родопсину і родопсиналу зв'язана з глюкозою і перебуває у формі глікозидів [17, 24].

Як показали наші дослідження, колонії виділених із води Яворівського озера пурпурових сіркобактерій *T. roseopersicina* Ya-2003, *L. roseopersicina* Ya-2003, *C. okeanii* Ya-2003, були яскраво-пурпурові, темно-вишневі, рожеві (рис. 3).

У їхніх клітинах виявляли незначну концентрацію бактеріохлорофілу *a*, основний (пурпуровий) колір цих бактерій обумовлений наявністю каротиноїдів спірилоксантинового та окенонового рядів. У сіркобактерій *T. roseopersicina* Ya-2003 і *L. roseopersicina* Ya-2003, крім спірилоксантину, клітини містили проміжні каротиноїди – родопін і лікопін, а *S. okenii* Ya-2003 – лише окенон. Склад і вміст каротиноїдів у пурпурових бактерій змінюється залежно від умов росту і віку. Каротиноїди обумовлюють поглинання пурпуровими бактеріями світла у зоні 400–550 нм і мають кілька максимумів поглинання [10].

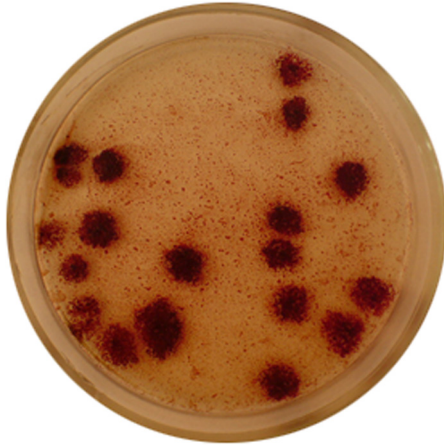


Рис. 3. Колонії пурпурових сіркобактерій *L. roseopersicina* Ya-2003

Fig. 3. Colonies of purple sulfur bacteria of *L. roseopersicina* Ya-2003

Склад і вміст окремих каротиноїдів визначають колір культури, який може бути рожевим, червоним, фіолетовим, жовтим і майже коричневим. Певною мірою від складу каротиноїдів залежить забарвлення пурпурових бактерій. Воно може бути не лише пурпуровим, а й жовтим або коричневим. Каротиноїди у фототрофних бактерій виконують такі функції:

- участь у фотосинтезі з поглинанням світла в діапазоні 400–550 нм і передачею енергії збудженого стану молекули бактеріохлорофілу;
- забезпечення фототаксису;
- захист клітин від фотосенсибілізованого окиснення киснем.

Функції цих пігментів до кінця не з'ясовані. Каротиноїди, як і хлорофіли, у фототрофних бактерій містяться у фотосинтезувальному апараті – хроматофорах. Крім того, ці структури мають у своєму складі багато сполук, які виконують функцію переносників електронів (Гідрогену) і характеризуються різними окисно-відновними потенціалами. До них належать у першу чергу цитохроми, а також хінони, флавіни та деякі інші компоненти клітини [24].

Безпосередньо у фотохімічних реакціях каротиноїди пурпурових бактерій участі не беруть. Поглинута ними енергія світла у вигляді електронного збудження в результаті міграції між молекулами пігментів може досягати реакційних центрів, де здійснюються фотохімічні процеси. Тому пурпурові бактерії здатні рости за рахунок світла, яке поглинається лише цими пігментами [44].

Утворення пурпуровими бактеріями пігментів можливе не за всіх умов. При сильній аерації, незалежно від наявності світла, синтез пігментів у різних видів тією чи іншою мірою пригнічується [17]. При культивуванні в темноті за анаеробних умов утворення бактеріохлорофілів у деяких штамів пригнічується. Крім цього, вміст пігментів залежить від віку культури, складу середовища, а також від інтенсивності освітлення [7, 12, 13]. У більших кількостях його зазвичай містять клітини, що виростили при слабкому освітленні (20–30 мг/г сухої біомаси).

Кисень інгібує синтез фотосинтезувальних пігментів, але не пригнічує фотосинтез безпосередньо. Отже, кисневе і безкисневе чергування періодів росту має значний вплив на фізіологічні властивості. Короткі безкисневі періоди дають змогу синтезувати достатню кількість бактеріохлорофілу, щоб підтримувати фотосинтез

протягом світлового кисневого періоду, але фотосинтез і хемосинтез можуть відбуватися одночасно на світлі, коли вміст бактеріохлорофілу є дуже малим [27].

Різниця у спектрах поглинання окремих представників фототрофних бактерій, а також фототрофних бактерій і рослин має екологічне значення, даючи їм розвиватися в одних і тих самих місцях [3].

Цікаве явище спостерігають у помірних прісних озерах протягом літа. У відкритій воді можуть утворюватися ділянки з певною стійкою концентрацією солей, яка збільшується із глибиною. Тобто сульфіді і світло містяться у протилежних кількостях. Фототрофні сіркобактерії знаходять сприятливі для свого розвитку умови в зоні перекривання тих ділянок, де є достатня кількість сульфідів і світла – переважно ближче до дна водойми [24]. Тому колонії цих бактерій були знайдені на глибині 30 м у Чорному морі [38]. У деяких невеликих озерах вони містяться на відстані 10 см від дна. Показано, що основна маса фотосинтезувальних бактерій зосереджена біля дна водойми.

Недавні фізіологічні та біофізичні дослідження пояснюють, що світлова енергія, яка поглинається океаном і транспортується до *Bchl c*, є продуктивнішою, ніж у тих видів, що містять інші каротиноїди. Порівняно з іншими представниками родини *Chromatiaceae*, океанон-вмісні штами є енергетично вигідні [24]. Ці штами використовують для вивчення біологічного перетворення енергії.

Спектральний склад світла, яке поглинається аноксигенними фотосинтетиками, на різній глибині звичайно суттєво відрізняється. Цю властивість використовують для відокремлення різних видів фототрофів. У більшості озер на глибині домінує світло від синього до жовто-зеленого. Більшість видів родини *Chromatiaceae* у цих умовах проживання містять каротиноїд океанон [24, 41, 44].

АНОКСИГЕННИЙ ФОТОСИНТЕЗ ПУРПУРОВИХ БАКТЕРІЙ

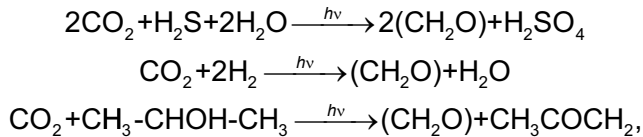
Порівняння різних залучених до процесу фотосинтезу генів показало, що пурпурові та зелені сіркобактерії є найдревнішими, які можуть здійснювати аноксигенний фотосинтез [11, 12, 17, 23, 24, 43]. Близькими до них є ціанобактерії. Але тільки зелені та пурпурові бактерії здійснюють фотосинтез без виділення кисню. Крім того, вони відрізняються від інших фотосинтезувальних форм, у тому числі і від ціанобактерій, будовою хлорофілів та інших пігментів [7].

Фотосинтез починається із поглинання квантів світла молекулами бактеріохлорофілу та іншими зв'язаними з ним пігментами. Молекула пігменту, одержавши квант світла, переходить у збуджений стан, який триває недовго (10^{-9} с). Тоді вона повертається на вихідний стабільний рівень. Цей перехід супроводжується передачею збудженого стану іншій молекулі пігменту або втратою енергії у вигляді тепла, флуоресценції та фосфоресценції. При міграції енергії електронних збуджених станів по пігментному комплексі вони можуть частково досягати так званих реакційних фотохімічних центрів [24]. До складу цих центрів входять молекули бактеріохлорофілу і зв'язані з ним переносники електронів. Їх прийнято позначати літерою „P” із вказаною довжиною хвилі, світло якої вони поглинають. У пурпурових бактерій пігменти, які входять до складу фотохімічних центрів, позначають P_{970} , P_{890} або P_{895} , а у зелених бактерій – P_{840} . Таким чином, більшість молекул бактеріохлорофілу тільки абсорбують енергію світла, і лише невелика їх частина відповідає за її використання для фотосинтезу. Як показують розрахунки, одній молекулі

бактеріохлорофілу, яка входить до складу реакційного центру, відповідає 25–50 інших молекул цього пігменту [36]. Для рослин це співвідношення є ще меншим і становить 1 : 250–400.

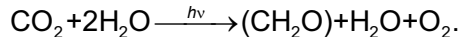
Фотохімічна стадія фотосинтезу забезпечує підняття електрона на вищий енергетичний рівень і початок транспорту через ряд переносників із поступовим зниженням його окисно-відновних потенціалів. Перенос електронів може відбуватися циклічним і нециклічним шляхом. У першому випадку він повертається до вихідного донора, тобто пігменту фотоактивного центру, чого не відбувається у другому випадку. Тому для підтримання нециклічного транспорту електронів необхідний екзогенний H^+ -донор, який компенсував би їх втрату [24].

У пурпурових бактерій H^+ -донором є сірководень, сірка, тіосульфат, молекулярний водень або органічні сполуки. Тому кисень не виділяється, а нагромаджуються продукти окиснення цих речовин. Процеси, що відбуваються, можна охарактеризувати такими рівняннями реакцій [7]:



де (CH_2O) – утворені органічні речовини.

У рослин функцію джерела електронів виконує вода в результаті фотолізу. Тому у них фотосинтез здійснюється з виділенням кисню:



Відомо, що у деяких пурпурових бактерій (*R. rubrum*) може функціонувати особливий шлях асиміляції карбонатної кислоти – відновний цикл дикарбонових кислот, або цикл Арнона [12, 17]. У цьому циклі вона фіксується за рахунок карбоксилювання ацетил-КоА і сукциніл-КоА, що відбуваються за участю відновленого ферредоксину. Останнім часом з'явилися сумніви щодо можливості функціонування повного циклу Арнона, оскільки у деяких пурпурових бактерій не вдалося показати перетворення цитрату в оксалоацетат і ацетил-КоА, без чого даний механізм функціонувати не може. Фототрофні бактерії проявляють здатність і до інших реакцій карбоксилювання [4].

На прикладі фототрофних бактерій можна вивчати певні етапи дихання з виділенням енергії. Серед великої кількості фототрофних бактерій є такі, що, будучи анаеробами, поглинають кисень і в результаті цього синтезують АТФ [23]. Причому ці процеси відбуваються на світлі. Факультативні анаероби можуть рости в темряві у присутності кисню [28]. Але на світлі процеси дихання пригнічуються, і бактерії одержують енергію внаслідок поглинання світла. Звідси випливає, що дихальна і фотосинтезувальна системи певним чином пов'язані між собою.

СИСТЕМАТИКА АНОКСИГЕННИХ ФОТОТРОФНИХ ПУРПУРОВИХ БАКТЕРІЙ

Як уже згадувалося, пурпурові фототрофні бактерії поділяють на сіркові та несіркові. Спочатку їх розподіляли на основі фізіологічних особливостей, зокрема, утилізації ними водню сульфідів та стійкості до нього. Пурпурові сіркобактерії – це види, що стійкі до мілімолярних концентрацій сульфідів і окиснюють його до глобул

сірки (рис. 4), які відкладають всередині клітин, тоді як пурпурові несіркові бактерії не мають цих властивостей (рис. 5) [45, 46]. Класичні експерименти, проведені у 1972 р. Хансеном та Ван Гемерденом з хемостатичного культивування, показали, що ці критерії для класифікації пурпурових бактерій неточні. За низьких концентрацій сульфідіду, як правило, нижче 0,5 мМ, більшість видів пурпурових несіркових бактерій ростуть і при цьому окиснюють сульфід до S^0 , $S_4O_6^{2-}$ або SO_4^{2-} . Проте є важливі відмінності в метаболізмі сульфідіду у бактерій цих груп: сірка, що утворюється несірковими бактеріями, нагромаджується не всередині клітини, а ззовні [25, 30] (виняток – представники родини *Ectothiorhodospiraceae*). Тому під час росту на сульфіді легко відрізнити пурпурові сіркові від пурпурових несіркових бактерій за утвореними глобулами сірки.

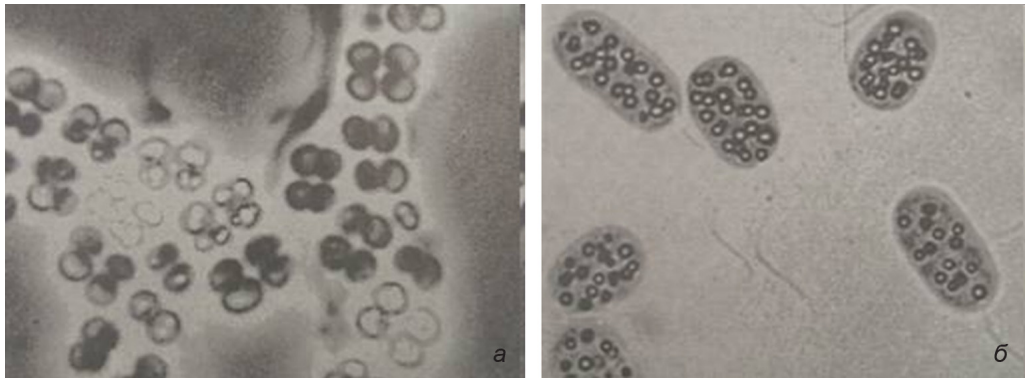


Рис. 4. Клітини *Thiocapsa* sp. (а) та *Chromatium* sp. (б) [12]
 Fig. 4. The cells of *Thiocapsa* sp. (а) and *Chromatium* sp. (б) [12]

Класифікація пурпурових бактерій на основі сульфідного метаболізму була підтверджена результатами з використанням методів молекулярної біології. Філогенетичний аналіз пурпурових бактерій на основі порівняльного секвенування 16S рРНК показав, що пурпурові сіркові бактерії є видами гаммапротеобактерій, тоді як пурпурові несіркові бактерії є альфа- або бетапротеобактеріями [33].

Пурпурові сіркобактерії за сиквенс-аналізом 16S рРНК розподіляють так:

Лінія *Gamma*proteobacteria

Родина *Chromatiaceae*

Роди *Allochro*matium
Amoebobacter
Chromatium
Halochromatium
Isochromatium
Lamprobacter
Lamprocystis
Marichromatium
Rhabdochromatium
Thermochromatium
Thioalkalicoccus
Thiobaca

- Thiocapsa*
- Thiococcus*
- Thiocystis*
- Thiodictyon*
- Thioflavococcus*
- Thiohalocapsa*
- Thiolamprovum*
- Thiopedia*
- Thiorhodococcus*
- Thiorhodovibrio*
- Thiospirillum*
- Родина *Ectothiorhodospiraceae*
- Роди *Ectothiorhodospira*
- Halorhodospira*
- Thiorhodospira*
- Ectothiorhodosinus*

Виявлено понад 25 родів пурпурових сіркових бактерій, що мають багато морфологічних різновидів. Пурпурові сіркові бактерії містять як види, що відкладають сірку всередині клітини (родина *Chromatiaceae*), так і ті, які утворюють сірку зовні клітин (родина *Ectothiorhodospiraceae*). Необхідно відзначити, що дослідження механізму окиснення сульфідів *Allochromatium vinosum* показало, що внутрішньоклітинна сірка, яка утворюється цими організмами, насправді нагромаджується в периплазматичному просторі [39]. Більшість лабораторних досліджень пурпурових сіркових бактерій проведена з використанням бактерій родів *Allochromatium* та *Thiocapsa*, оскільки їх легко культивувати. Багато видів пурпурових сіркових бактерій екстремофільні, зокрема ті, які найкраще ростуть за високих концентрацій солей і рН середовища.

Пурпурові несіркові бактерії належать до двох ліній:

Лінія *Alphaproteobacteria*

- Роди *Rhodobaca*
- Rhodobacter*
- Rhodovulum*
- Rhodopseudomonas*
- Rhodoblastus*
- Blastochloris*
- Rhodomicrobium*
- Rhodobium*
- Rhodoplanes*
- Rhodocista*
- Rhodospirillum*
- Phaeospirillum*
- Rhodopila*
- Rhodospira*
- Rhodovibrio*
- Rhodothallasium*
- Roseospira*
- Roseospirillum*

Лінія *Betaproteobacteria*
Роди *Rhodocyclus*
Rhodoferax
Rubrivivax

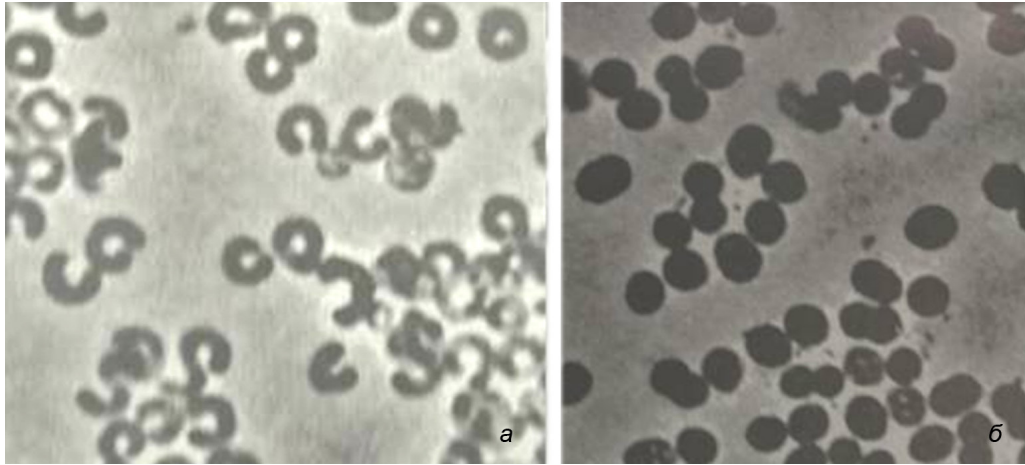


Рис. 5. Клітини *Rhodocyclus* sp. (а) та *Rhodopila* sp. (б) [12]
Fig 5. The cells of *Rhodocyclus* sp. (а) and *Rhodopila* sp. (б) [12]

Виділення пурпурових несіркових бактерій з високосульфідних ареалів показало, що багато видів цієї групи насправді досить стійкі до сульфїду. Наприклад, як морський вид *Rhodobacter* (першопочатково *Rhodopseudomonas*) *sulfidophilus*, так і психрофільний вид *Rhodoferax antarcticus* (виділений зі сульфідного дна води постійно замерзлого прісноводного озера Фріксель, сухі долини Мак-Мердо) можуть витримувати понад 4 мМ сульфїду [31, 34]. Ця концентрація гідроген сульфїду токсична для багатьох пурпурових сіркових бактерій [41, 42, 43].

ЕКОЛОГІЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ АНОКСИГЕННИХ ФОТОТРОФНИХ БАКТЕРІЙ

Значний науковий інтерес викликають дослідження екологічних та фізіологічних властивостей аноксигенних фототрофних бактерій [3]. Однак місця проживання пурпурових несіркобактерій ще недостатньо вивчені.

Фотосинтезувальні пурпурові бактерії живуть у прісних і солоних водоймах [3]. Часто вони трапляються у тих місцях, де є сірководень [6]. У ґрунті фототрофних бактерій мало, але при затопленні його водою вони інтенсивно розмножуються. Їхній розвиток легко помітити за яскраво забарвленими колоніями, які обростають підводні предмети [11, 37, 44]. Такі скупчення виявлені в сіркових джерелах, лиманах, затоках і озерах [24]. Інколи в результаті значного розвитку пурпурових фототрофних бактерій змінюється навіть колір води у водоймі або в окремих її ділянках. Таке явище трапляється доволі часто [8].

Популяції пурпурових сіркобактерій виділені з озер і літоральних відкладень [17, 32]. Пурпурові сіркобактерії родини *Chromatiaceae* заселяють прісноводні озера, мілководні піщані відкладення [36]. Представники родини *Ectothiorhodospira*

сеае виявлені в гіпергалінних водах [24]. Вони можуть бути кормом для деяких безхребетних тварин, зокрема вони є їжею для амеб, багатьох ракоподібних тощо.

Ріст і поширення цих мікроорганізмів у водному середовищі залежить від різних факторів середовища, таких, як освітлення, температура, значення рН, концентрація сірководню і натрію хлориду, кількості органічних речовин, а також вмісту молекулярного кисню [28, 35]. Виділені з води Яворівського озера пурпурові бактерії найкраще росли при слабколужному рН (~7,5) середовища. Бактерії *T. roseopersicina* Ya-2003, *L. roseopersicina* Ya-2003, *C. okenii* Ya-2003, *Thiocystis* sp. використовували сірководень як донор електронів при аноксигенному фотосинтезі [8, 9, 16, 20]. Хоча більшість пурпурових сіркобактерій є облигатними анаеробами, але серед представників родини *Chromatiaceae* є мікроорганізми, ріст яких можливий за аеробних або мікроаерофільних умов, що має важливе значення для розвитку та виживання цих мікроорганізмів у середовищах, де часто змінюється кисневий режим [28].

Аноксигенні фототрофні мікроорганізми, маючи можливість вибору між аеробними й анаеробними умовами, завжди вибирають останнє, хоча проявляють велику толерантність до молекулярного кисню [24]. Стійкість різних видів бактерій до продуктів відновлення кисню обумовлена розвитком у цих мікроорганізмів специфічної системи антиоксидантного захисту [14, 15]. Однак механізм стійкості аноксигенних фототрофних сіркобактерій до молекулярного кисню та система антиоксидантного захисту цих бактерій недостатньо вивчені [4]. Проте, як показали дослідження, вони здатні виживати при обмілнній водою [12]. Ця властивість обумовлена наявністю у цих бактерій ферментів системи антиоксидантного захисту, а також слизу, який вони утворюють [15].

Пурпурові бактерії відіграють важливу роль в утворенні покладів сірки. У США з водою, які забруднені сірководнем, одержують ~100 т сірки за рік [32]. Вважають, що відкладання сірки за участю мікроорганізмів (зокрема, і фототрофних сіркобактерій) розпочалося ще у далеку геологічну епоху. Про це свідчить той факт, що родовища сірки часто розташовані там, де раніше було море [38]. Вивчення ізотопного складу сполук сірки природних покладів підтверджує таку гіпотезу.

У воді мікроорганізми можуть розміщуватися шарами [13, 23]. Найвище містяться водорості й ціанобактерії, за ними – пурпурові сіркобактерії з бактеріохлорофілом **a** (*BChl a*), пурпурові сіркобактерії з бактеріохлорофілом **b** (*BChl b*), зелені сіркобактерії [40]. Світло у видимій ділянці спектра поглинається водоростями і ціанобактеріями [7]. Мікроелектродне вимірювання спектрального складу світлового випромінювання показало, що майже 100% світла, яке досягає аноксигенних фототрофних бактерій, є в інфрачервоному хвильовому спектрі. Фототрофні сіркобактерії, які містять *BChl b*, добре адаптовані до цих специфічно освітлених умов, бо поглинають світло з довжиною хвилі від 1020 до 1025 нм [24].

Дуже ефективно перетворюють світлову енергію фототрофні сіркобактерії, які живуть у слабоосвітлених ділянках Чорного моря на глибині 80 м [28]. У таких умовах інтенсивність світла становить 0,0005% від поверхневого. Тобто ці мікроорганізми є найбільш екстремальними з усіх відомих за потребою у світлі, бо зберігають чутливість до низької його інтенсивності. Ці процеси активно вивчаються на молекулярному рівні [3, 4].

Фототрофні бактерії, які містять *BChl a*, поглинають світло з довжиною хвилі 880 нм. Види, які містять *BChl b*, зазвичай показують максимум поглинання у ділянці

спектра з довжиною хвилі 1030 нм. З невідомих причин бактерії не використовують світло з довжиною хвиль між 900 і 1000 нм. Дослідження з використанням світлових фільтрів показали, що *Roseospirillum parvum* має максимум поглинання при 911 нм. Пурпурова сіркобактерія, виділена із морського узбережжя, може синтезувати антенні комплекси з максимумом поглинання світла в ділянці 970 нм [7, 38]. Ці види містять *BChl a*, тому використовуються для вивчення поглинальних властивостей тетрапірольних пігментів, які можуть бути модифіковані певними білками [24].

Фототрофні бактерії широко використовують для дослідження механізмів фотосинтезу, зокрема його початкових етапів [7]. На пурпурових бактеріях вивчають організацію фотосинтезувального апарату, шляхи біосинтезу пігментів, метаболізм вуглеводів, еволюцію фотосинтезу і фотосинтезувальних організмів [4, 5]. Заслугують вони на увагу і тому, що здатні фіксувати молекулярний азот і брати участь у кругообігу Карбону та Сульфуру в природі [8, 9]. Зроблені перші кроки для практичного використання фототрофних бактерій при очищенні стічних вод і для одержання дешевого корму [18, 37].

ВИСНОВКИ

Ріст фототрофних сіркобактерій визначається розвитком сульфатредукувальних бактерій як основних продуцентів сірководню. Окиснення сірководню фототрофними бактеріями має важливе значення для очищення водойм від цієї сполуки, яка є отруйною для організмів. Встановлено, що пурпурові сіркобактерії можуть відігравати важливу роль у формуванні лікувальних грязей.

Біомаса пурпурових бактерій може бути кормом для деяких безхребетних тварин, які проживають у водоймах, де відбувається їхній інтенсивний розвиток, тобто вони є кормом для амеб, багатьох ракоподібних тощо.

Вивчення морфофізіологічних і біохімічних особливостей фототрофних мікроорганізмів є актуальним для екологічного моніторингу водойм, які містять сірководень.

1. Баран І.М., Подопрізгора О.І., Грищук Г.В. та ін. Екологічний моніторинг водойм Яворівського сіркового родовища: мікробіологічний контроль. **Довкілля та здоров'я**, 2003; 4: 55–58.
2. Гайдін А.М., Зозуля І.І. **Яворівське озеро**. Львів: ВАТ „Інститут гірничо-хімічної промисловості”, 2007. 70 с.
3. Горленко В.М., Дубинина Г. А., Кузнецов С.И. **Екологія водних мікроорганізмів**. М.: Наука, 1977. 288 с.
4. Готтшалк Г. **Метаболізм бактерій**. М.: Мир, 1982. 310 с.
5. Громов Б. В. **Строение бактерий**. Л., 1985. 176 с.
6. Гудзь С. П., Коструба М. Ф., Гнатуш С. О. та ін. Сіркові бактерії Яворівського сіркового родовища та проблеми рекультивації земель. **Вісн. Одес. ун-ту, Біол.**, 2002; 4: 72–75.
7. Гусев М.В., Никитина К.А. **Фототрофные серобактерии**. М.: Наука, 1979. 228 с.
8. Кім Л.Я. **Пурпурові сіркобактерії водойм Яворівського сіркового родовища: морфофізіологічна характеристика і роль у детоксикації сірководню**. Автореф. дис... канд. біол. наук: 03.00.07. Л. 2009. 20 с.
9. Кім Л., Мороз О., Федорович А. та ін. Метаболізм сульфідів та вуглецевих сполук у фототрофних пурпурових сіркобактерій. **Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.**, 2004; 35: 199–204.
10. Кім Л.Я., Гудзь С.П., Гнатуш С.О., Федорович А.М. Пігментний склад фототрофних пурпурових сіркобактерій. **Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.**, 2003; 34: 32–35.

11. Кондратьева Е.Н. Систематическое положение и физиолого-биохимическое разнообразие фототрофных микроорганизмов. **Фототрофные микроорганизмы**. Сб. науч. трудов. М.: Научный центр биол. исслед. АН СССР, 1988. С. 3–9.
12. Кондратьева Е.Н. **Фотосинтезирующие бактерии**. М.: Изд-во Москов. ун-та, 1989. С. 82–103.
13. Кондратьева Е.Н., Максимова И.В., Самуилов В.Д. **Фототрофные микроорганизмы**. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 97–112.
14. Кушкевич І. В., Кім Л. Я. Вплив атмосферного кисню на аноксигенні фототрофні пурпурові сіркобактерії. **Матер. наук. конф. студентів біол. ф-ту ЛНУ імені Івана Франка** (21 квітня 2004 року, м. Львів). Львів, 2004. С. 47–51.
15. Кушкевич І.В., Кім Л.Я., Гнатуш С.О. Активність каталази та супероксиддисмутази у фототрофних сіркобактерій залежно від умов культивування: **36. тез II Міжнар. наук. конф. студентів та аспірантів „Молодь і поступ біології”** (21–24 березня 2006 року). Львів, 2006. С. 301–302.
16. Лаврик С.В., Гнатуш С.О. Зміни вмісту внутрішньоклітинної сірки у фотосинтезувальних пурпурових сіркових бактерій *Thiocapsa* sp. у процесі росту за внесення в середовище ацетату і пірувату. **Біологічні Студії / Studia Biologica**. 2009; 3(2): 35–46.
17. Ленгелер Й., Древіс Г., Шлегель Г. Современная микробиология. **Прокариоты: в 2 т.** М.: Мир, 2005. Т.1. 656 с.
18. Маргелис Л. **Роль симбиоза в эволюции клетки**. М.: Мир, 1983. С. 6–19.
19. Мороз О.М., Колісник Я.І., Подопрігора О.І. та ін. Мікрофлора води озера „Яворівське”. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол.**, 2008; 24: 131–138.
20. Павлова Ю.О. **Морфологічні властивості бактерій родів *Chromatium* і *Thiocystis*, виділених з водойм, збагачених сірководнем**. Автореф. дис ... канд. біол. наук: 03.00.07. 2008; 20 с.
21. Синещкоєв О.А., Литвін Ф.Ф. Фоторегуляція движения микроорганизмов. **Успехи микробиол.**, 1982; 17: 62–87.
22. **Химия окружающей среды**. Пер. с англ. / Под ред. А.П. Цыганкова М.: Химия, 1982. 672 с.
23. Шлегель Г. **Общая микробиология**. М.: Мир, 1987. 224 с.
24. Blankenship R. E., Madigan M. T., Bauer C. E. Anoxygenic Photosynthetic Bacteria. **Advances in Photosynthesis**. USA. 1995. 1368 p.
25. Brune D.C. **Sulfur compounds as photosynthetic electron donors**. In: Blankenship R.E., Madigan M.T., Bauer C.E. et al. Anoxygenic Photosynthetic Bacteria (Advances in Photosynthesis and Respiration, Vol. 2), Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1995. P. 847–870.
26. Caumette P., Schmidt C., Biebl H., Pfennig N. Characterization of a *Thiocapsa* strain containing okenone as major carotenoid. **Syst. Appl. Microbiol.**, 1985; 6: 132–136.
27. De Wit R., Van Gemerden H. Chemolithotrophic growth of the phototrophic sulfur bacterium *Thiocapsa roseopersicina*. **FEMS Microbiol. Ecol.**, 1987; 45: 117–126.
28. De Wit R., Van Gemerden H. Growth and metabolism of the purple sulfur bacterium *Thiocapsa roseopersicina* under combined light/dark and oxic/anoxic regimens. **Arch. Microbiol.**, 1990; 154: 459–464.
29. Fröstl, J.M., Overmann J. Physiology and tactic response of the phototrophic consortium *Chlorochromatium aggregatum*. **Arch. Microbiol.**, 1998; 169: 129–135.
30. Hansen T.A., Van Gemerden H. Sulfide utilization by purple nonsulfur bacteria. **Arch. Mikrobiol.**, 1972; 86: 49–56.
31. Hansen T.A., Veldkamp H. *Rhodopseudomonas sulfidophila*, nov. spec., a new species of the purple nonsulfur bacteria. **Arch. Mikrobiol.**, 1973; 92: 45–58.
32. Hunter C.N., Daldal F., Thurnauer M.C., Beatty J.T. The Purple Phototrophic Bacteria. **Advances in Photosynthesis and Respiration**. USA, 2009. 1013 p.

33. Imhoff J.F., Hiraishi A., Süling J. **Anoxygenic phototrophic bacteria**. In: Brenner D.J., Krieg N.R., Staley J.T. et al. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 2nd ed, Springer, New York, 2005; 2(A): 119–132.
34. Jung D.O., Achenbach L.A., Karr E.A. et al. A gas vesiculate planktonic strain of the purple non-sulfur bacterium *Rhodospirillum rubrum* isolated from Lake Fryxell, Dry Valleys, Antarctica. **Arch. Microbiol**, 2004; 182: 236–243.
35. Masse A., Pringault O., De Wit R. Experimental Study of Interactions between Purple and Green Sulfur Bacteria in Sandy Sediments Exposed to Illumination Deprived of Near-Infrared Wavelengths. **Appl. and Environmental Microbiol**, 2002; 68(6): 2972–2981.
36. Overman J., Garcia-Pichel F. The phototrophic way of life. **The Prokaryotes: Ecophysiology and Biochemistry**. 3rd ed. New York: Springer, 2007. 1107 p.
37. Overmann J. Diversity and ecology of phototrophic sulfur bacteria. **Microbiology Today**, 2001; 28: 116–118.
38. Overmann J., Cypionka H., Pfennig N. An extremely low-light-adapted phototrophic sulfur bacterium from the Black Sea. **Limnol. Oceanogr**, 1992; 37: 150–155.
39. Pattaragulwanit K., Brune D.C., Tüper H.G., Dahl C. Molecular genetic evidence for extra-cytoplasmic localization of sulfur globules in *Chromatium vinosum*. **Arch. Microbiol**, 1998; 169: 434–444.
40. Permentier H.P., Neerken S., Overmann J., Amesz J. A bacteriochlorophyll a antenna complex from purple bacteria absorbing at 963 nm. **Biochemistry**, 2001; 40: 5573–5578.
41. Pfennig N. Photosynthetic bacteria. **Ann. Rev. Microbiol**, 1967; 21: 285–324.
42. Pfennig N. **General physiology and ecology of photosynthetic bacteria**. In: Clayton R.K. and Sistrom W.R. et al. *The Photosynthetic Bacteria*, Plenum Press, New York, 1978; 3–18.
43. Pfennig N. **Ecology of phototrophic purple and green sulfur bacteria**. In: Schlegel H.G. and Bowien B. et al. *Autotrophic Bacteria*, Springer-Verlag, Heidelberg, 1989; 97–116.
44. Van Gemerden H., Mas J. **Ecology of phototrophic sulfur bacteria**. In: R. E. Blankenship, M. T. Madigan, and C. E. Bauer et al., *Advances in photosynthesis*, vol. 2: Anoxygenic photosynthetic bacteria. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 1995; 49–85.
45. Van Niel C.B. On the morphology and physiology of the purple and green sulphur bacteria. **Arch. Mikrobiol**, 1932; 3: 1–112.
46. Van Niel C.B. The culture, general physiology, morphology, and classification of the non-sulfur purple and brown bacteria. **Bacteriol. Rev**, 1944; 8: 1–118.

THE ANOXYGENIC PHOTOSYNTHETIC PURPLE BACTERIA

I. V. Kushkevych, S. O. Hnatush

*Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: Ivan_Kushkevych@ukr.net*

Modern systematics of phototrophic purple bacteria is described. Their distribution and living conditions based on literature data and original research data are shown. The morphological characteristics, pigments composition and photosynthesis particularities are described. Participation of these bacteria in the natural sulfur cycle, the ways of their hydrogen sulphide usage are shown. The areas of practical application of purple phototrophic bacteria are pointed.

Key words: anoxygenic phototrophs, purple bacteria, pigments, *Chromatiaceae*, *Ectothiorhodospiraceae*.

АНОКСИГЕННЫЕ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИЕ ПУРПУРНЫЕ БАКТЕРИИ**И. В. Кушкевич, С. А. Гнатуш**

*Львовский национальный университет имени Ивана Франко
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина
e-mail: Ivan_Kushkevych@ukr.net*

Рассмотрена современная систематика фототрофных пурпурных бактерий. На основании данных литературы и собственных исследований указаны места их распространения, условия обитания. Описаны морфологические признаки, пигментный состав и особенности фотосинтеза. Показано участие пурпурных бактерий в естественном цикле серы, пути использования ими сероводорода. Указаны сферы возможного практического применения пурпурных фототрофных бактерий.

Ключевые слова: аноксигенные фототрофы, пурпурные бактерии, пигменты, *Chromatiaceae*, *Ectothiorhodospiraceae*.

Одержано: 27.09.2010