

## РАЗНООБРАЗИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ, ДИСПРОПОРЦИОНИРУЮЩИХ СОЕДИНЕНИЯ СЕРЫ

© 2019 г. А. И. Слободкин<sup>а</sup>, \*, Г. Б. Слободкина<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва, 119071 Россия

\*e-mail: aslobodkin@hotmail.com

Поступила в редакцию 27.03.2019 г.

После доработки 11.04.2019 г.

Принята к публикации 29.04.2019 г.

Микроорганизмы, диспропорционирующие неорганические соединения серы, участвуют в биогеохимических циклах элементов современной биосферы. Серодиспропорционирующие прокариоты представлены 30 видами домена *Bacteria* и относятся к филумам *Proteobacteria*, *Thermodesulfobacteria* и *Firmicutes*. Наибольшее число серодиспропорционирующих бактерий принадлежит к классу *Deltaproteobacteria* и включает членов четырех порядков. Микроорганизмы, дисмутирующие серные соединения, населяют пресноводные и мелководные морские осадки, гиперсолёные и содовые озера, антропогенные местообитания и различные природные термальные экосистемы. Большинство серодиспропорционаторов могут расти и за счет других энергетических процессов, в первую очередь диссимиляционного восстановления сульфата. Способность к автотрофному росту показана для 17 штаммов серодиспропорционаторов, принадлежащих к различным филогенетическим группам. Биохимические механизмы диспропорционирования соединений серы неопределенны, что затрудняет применение современных омиксных методов исследования. Нами проведен сравнительный анализ доступных полных геномов микроорганизмов, способных диспропорционировать элементную серу. Установлено, что наличие полного набора генов диссимиляционной сульфатредукции не является необходимым условием для способности к диспропорционированию S<sup>0</sup>. Для осуществления этого процесса не обязательно наличие диссимиляционной сульфитредуктазы (Dsr) и аденозилфосфосульфатредуктазы (Apr). Важными компонентами серодиспропорционирования являются белки, переносящие серосодержащие группы, а также ферменты, восстанавливающие элементную серу и/или полисульфиды, но у разных микроорганизмов эти процессы, вероятно, осуществляются различными по строению серотрансферазами и полисульфидредуктазами.

**Ключевые слова:** диспропорционирование, соединения серы, элементная сера, сульфатредукция, автотрофные микроорганизмы, термофильные микроорганизмы, микробное разнообразие

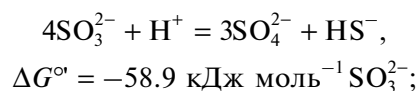
DOI: 10.1134/S0026365619050148

### МИКРОБНОЕ ДИСПРОПОРЦИОНИРОВАНИЕ СОЕДИНЕНИЙ СЕРЫ

Биогеохимический цикл серы, одного из важнейших элементов жизни, в современной биосфере обусловлен в основном деятельностью прокариот. Сера имеет 8 степеней окисления и благодаря этому может участвовать во многих окислительно-восстановительных реакциях. Наиболее исследованными микробными группами серного цикла являются серо-окисляющие и сульфатвосстанавливающие микроорганизмы (см. обзорные статьи Rabus et al., 2015; Wasmund et al., 2017). Значительно позднее была обнаружена другая группа микроорганизмов — бактерии, способные диспропорционировать неорганические соединения серы, такие как тиосульфат, сульфит или элементная сера (Bak, Sypionka, 1987). Далее в этом обзоре мы будем назы-

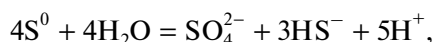
вать их серодиспропорционирующие микроорганизмы или серодиспропорционаторы, вне зависимости от того, какое именно соединение серы они диспропорционируют.

Диспропорционированием или дисмутацией называется окислительно-восстановительная реакция, в которой вещество с промежуточной степенью окисления одновременно восстанавливается и окисляется с образованием двух разных продуктов. Примером диспропорционирования органических веществ являются процессы брожения. Таким образом, диспропорционирование серных соединений может рассматриваться как “неорганическое брожение”:



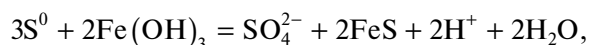


$$\Delta G^\circ = -22.3 \text{ кДж моль}^{-1} \text{S}_2\text{O}_3^{2-};$$



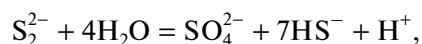
$$\Delta G^\circ = +10.3 \text{ кДж моль}^{-1} \text{S}^0.$$

В стандартных условиях диспропорционирование элементарной серы — эндергоническая реакция, однако термодинамические расчеты показывают, что она может быть энергетически выгодной, если при концентрации сульфата 28 мМ (морская соленость), концентрация  $\text{H}_2\text{S}$  снижается до уровня 1.0–10.0 мМ (Finster, 2008). Такая концентрация сероводорода может быть достигнута за счет его удаления в газовую фазу или путем связывания с химическими веществами, образующими слаборастворимые сульфиды. Одними из наиболее эффективных поглотителей сульфидов служат минералы марганца(IV) и железа(III), например, ферригидрит. В присутствии ферригидрита реакция диспропорционирования элементарной серы является экзергонической даже в стандартных условиях:



$$\Delta G^\circ = -27.5 \text{ кДж моль}^{-1} \text{S}^0.$$

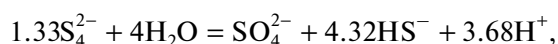
Элементарная сера ( $\text{S}^0$ ) может существовать в нескольких аллотропных модификациях, наиболее стабильны циклические молекулы из восьми атомов ( $\text{S}_8$ ). Растворимость  $\text{S}^0$  в воде очень низкая и при температуре 25°C составляет около 1 мкг/л (Kamyshny, 2009). Известен ряд работ, показывающих, что фактическим акцептором электронов для микробных клеток является не элементарная сера, а растворимые полисульфиды, которые образуются из  $\text{S}^0$  в присутствии сероводорода (Blumentals et al., 1990; Schauder, Muller, 1993; Poser et al., 2013). Диспропорционирование некоторых полисульфидов энергетически более выгодно, чем диспропорционирование  $\text{S}^0$ . (Рассчитано по данным Thauer et al., 1977; Kamyshny et al., 2004):



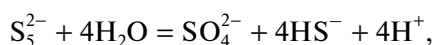
$$\Delta G^\circ = -15.3 \text{ кДж моль}^{-1} \text{S}_2^{2-};$$



$$\Delta G^\circ = +0.8 \text{ кДж моль}^{-1} \text{S}_3^{2-};$$



$$\Delta G^\circ = +12.4 \text{ кДж моль}^{-1} \text{S}_4^{2-};$$



$$\Delta G^\circ = +26.9 \text{ кДж моль}^{-1} \text{S}_5^{2-}.$$

Вероятно, в зависимости от физико-химических условий, в первую очередь pH и температу-

ры, серодиспропорционаторы могут использовать как полисульфиды, так и элементарную серу. Сообщалось о микробном диспропорционировании элементарной серы при низких значениях pH, в этих условиях образование полисульфидов из  $\text{S}^0$  должно быть незначительным (Hardisty et al., 2013). Возможно, в кислых условиях посредниками в этом процессе могут выступать нанокристаллы элементарной серы (Boyd, Druschel, 2013). При повышении температуры, увеличивается растворимость элементарной серы (15 мкг/л при 80°C; Kamyshny, 2009), а также возрастает энергетическая выгодность реакций серодиспропорционирования. Изменение  $\Delta G^\circ$  реакции диспропорционирования  $\text{S}^0$  (концентрации  $\text{SO}_4^{2-}$  и  $\text{H}_2\text{S}$  — 28 и 1.0 мМ соответственно) при увеличении температуры с 25 до 70°C составляет около 10 кДж.

Биогеохимические данные указывают на то, что бактерии, диспропорционирующие тиосульфат и  $\text{S}^0$ , играют активную роль в цикле серы в морских экосистемах (Jorgensen, 1990; Canfield, Thumdrup, 1996). В результате микробного диспропорционирования элементарной серы происходит характерное фракционирование изотопов таким образом, что образующийся сульфид становится обедненным  $^{34}\text{S}$  (Canfield, Thumdrup, 1994). На основании измерения изотопного состава древних осадочных пород и микроскопических наблюдений минералов и микрофоссилий получила обоснование гипотеза о том, что микроорганизмы, диспропорционирующие элементарную серу, существовали и играли активную биогеохимическую роль на Земле уже в Архее (Philippot et al., 2007; Wacey et al., 2011).

Диспропорционирование соединений серы позволяет клеткам получать энергию для роста за счет использования лишь одного неорганического соединения в качестве как донора, так и акцептора электронов и, следовательно, совершенно минимизирует требования к химическому составу биотопа. Первый описанный микроорганизм, осуществлявший диспропорционирование тиосульфата и сульфита, *Desulfovibrio sulfodismutans*, не был способен к автотрофному росту и рос только в присутствии ацетата в качестве источника углерода (Bak, Phennig, 1987). В дальнейшем способность диспропорционировать тиосульфат и сульфит была показана и для ряда автотрофных микроорганизмов. Способность прокариот к диспропорционированию элементарной серы была обнаружена несколько позже (Thamdrup et al., 1993; Lovley, Phillips, 1994). Несмотря на важную роль, которую могли играть процессы цикла серы в древних, вероятно, термальных экосистемах Земли, о микробном диспропорционировании соединений серы при повышенных температурах долгое время было известно очень мало (Jackson, McInerney, 2000). В последние годы из различных

гидротермальных местообитаний выделены термофильные хемолитоавтотрофные серодиспропорционирующие бактерии (Slobodkin et al., 2012, 2013, 2016; Kojima et al., 2016; Фролова и соавт., 2018).

### МИКРООРГАНИЗМЫ, ДИСПРОПОРЦИОНИРУЮЩИЕ СОЕДИНЕНИЯ СЕРЫ

К настоящему времени известно 36 культивируемых штаммов микроорганизмов, способных диспропорционировать соединения серы. Из них 14 были выделены в условиях серодиспропорционирования, для остальных эта способность была показана позже (табл. 1).

#### Филогения

Серодиспропорционирующие микроорганизмы представлены 30 видами домена *Bacteria* и относятся к филумам *Proteobacteria*, *Thermodesulfobacteria* и *Firmicutes* (табл. 2). Наибольшее число серодиспропорционирующих бактерий принадлежит к классу *Deltaproteobacteria* и включает членов четырех порядков: *Desulfobacterales* (4 рода), *Desulfovibrionales* (4 рода), *Desulfurellales* (1 род) и *Syntrophobacterales* (1 род). К дельтапротеобактериям относятся также и микроорганизмы, не включенные в описанные семейства и порядки: *Dissulfuribacter thermophilus*, *Dissulfurimicrobium hydrothermale* и *Dissulfurirhabdus thermomarina*. В классе *Gammaproteobacteria* известен только один серодиспропорционирующий штамм рода *Pantoea*. К филуму *Thermodesulfobacteria* принадлежат бактерии родов *Caldimicrobium*, *Thermosulfurimonas* и *Thermosulfuriphilus*. К классу *Clostridia* филума *Firmicutes* относятся представители родов *Desulfotomaculum* и *Dethiobacter*.

#### Местообитания

Микроорганизмы, диспропорционирующие соединения серы, присутствуют в различных природных и антропогенных экосистемах (табл. 2). Первый описанный серодиспропорционатор, *Desulfovibrio sulfodismutans*, был выделен из анаэробного ила, отобранного из канавы с пресной водой вблизи г. Констанц в Германии (Bak, Surinonka, 1987; Bak, Phennig, 1987). Из осадков пресноводных озер и мелких водоемов Европы получены *Desulfobulbus propionicus*, *Desulfocapsa thiozymogenes*, *Desulfocapsa* sp. Cad626, (Widdel, Pfennig, 1982; Janssen et al., 1996; Peduzzi et al., 2003). *Desulfurella amilsii* выделена из кислых осадков реки Тинто, Испания (Florentino et al., 2016). В гиперсоленых прибрежных озерах присутствуют галофильные микроорганизмы рода *Desulfovibrio* (Krekeler et al., 1997; Warthmann et al., 2005). Одна-

ко наибольшее количество видов серодиспропорционирующих микроорганизмов выделено из осадков континентальных содовых озер, расположенных в Евразии, Африке и Северной Америке. Это алкалофильные бактерии, относящиеся к родам *Desulfonatronospira*, *Desulfonatronovibrio*, *Desulfonatronum*, *Desulfurivibrio*, *Dethiobacter* (Sorokin et al., 2008a, 2008b, 2011; Pikuta et al., 1998, 2003; Poser et al., 2013; Perez Bernal et al., 2017).

Из прибрежных морских осадков выделены *Desulfocapsa sulfoexigens*, *Desulfofustis glycolicus* и *Pantoea agglomerans* (Finster et al., 1998; Friedrich et al., 1996; Francis et al., 2000). Хорошо документировано присутствие серодиспропорционаторов в накопительных культурах, анаэробно окисляющих метан (АОМ), полученных из морских экосистем. Микроорганизмы, относящиеся к кластеру *Desulfosarcina/Desulfococcus*, являются основным бактериальным компонентом АОМ накопительной культуры из морского грязевого вулкана Исис, Средиземное море. Эти дельтапротеобактерии активно диспропорционируют дисульфид и способны к автотрофному росту, однако их роль в АОМ до конца не ясна (Milucka et al., 2012). Мезофильные бактерии, диспропорционирующие элементную серу, обнаружены также в АОМ накопительных культурах из метановых сипов острова Эльба (Средиземное море), гидротерм бассейна Гуаймос (Калифорнийский залив) и нефтяного месторождения в Северном море. Напротив, эти микроорганизмы, родственные *Desulfurivibrio*, *Desulfocapsa* и некультивируемым группам дельтапротеобактерий являются лишь минорным компонентом накопительных культур, и их участие в АОМ маловероятно (Wegener et al., 2016).

Присутствуют серодиспропорционаторы и в различных антропогенных местообитаниях: из осадков сточных вод выделен *Desulfomonile tiedje*, из ила метантенка, работающего в термофильном режиме, получен *Desulfotomaculum thermobenzoicum*, из смеси пластовой и конденсационной воды газоконденсатного месторождения выделены два штамма *Desulfotomaculum salinum* (DeWeerd et al., 1990; Tasaki et al., 1991; Назина и соавт., 2005).

В природных термальных экосистемах серодиспропорционаторы обнаружены относительно недавно. В глубоководных морских гидротермах спредингового центра Лау в Тихом океане обитают *Thermosulfurimonas dismutans*, *Dissulfuribacter thermophilus* и *Thermosulfuriphilus ammonigenes* (Slobodkin et al., 2012, 2013; Slobodkina et al., 2017b). В мелководных морских гидротермах Курильских островов присутствуют *Dissulfurirhabdus thermomarina* и *Thermosulfurimonas marina* (Slobodkina et al., 2016; Фролова и соавт., 2017). Из наземных горячих источников Камчатки и Японии выделены *Dissulfurimicrobium hydrothermale*, *Caldimicrobium*

Таблица 1. Местообитания и физиологические характеристики серодиспропорционирующих микроорганизмов

Микроорганизм, штамм	T, °C оптимум	pH оптимум	Условия выделения*	Ссылка
Пресноводные водоемы				
<i>Desulfobulbus propionicus</i> 1pr3 <sup>T</sup>	39	7.1–7.5	Пропионат/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Widdel, Pfennig (1982); Lovley, Phillips (1994)
<i>Desulfocapsa thiozymogenes</i> Bra2 <sup>T</sup>	30	7.3–7.5	S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> (ацетат)	Janssen et al., 1996
<i>Desulfocapsa</i> sp. Cad626	Нс	Нс	Лактат/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Peduzzi et al., 2003
<i>Desulfovibrio sulfodismutans</i> ThAc01 <sup>T</sup>	35	7.2–7.5	S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> (ацетат)	Bak, Pfennig, 1987
<i>Desulfurella amilsii</i> TR1 <sup>T</sup>	50	6.0–6.5	Ацетат/S <sup>0</sup>	Florentino et al., 2016
<i>Desulfovibrio desulfuricans</i> CSN	Нс	Нс	Лактат/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Kramer, Cypionka, 1989
Морские прибрежные осадки				
<i>Desulfocapsa sulfooxigens</i> SB164P1 <sup>T</sup>	30	6.7–7.3	S <sup>0</sup>	Finster et al., 1998
<i>Desulfofustis glycolicus</i> PerGlyS <sup>T</sup>	28	7.3	Гликолят/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Friedrich et al., 1996
<i>Pantoea agglomerans</i> SP1	30	6.0–7.2	Ацетат/Fe(III)	Francis et al., 2000; Obraztsova et al., 2002
Гиперсолёные озера				
<i>Desulfovibrio brasiliensis</i> LVform1 <sup>T</sup>	33	7.6	Формиат/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Warthmann et al., 2005
<i>Desulfovibrio oxyclineae</i> PIB <sup>T</sup>	Нс	Нс	Этанол/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Krekelet et al., 1997
Содовые озера				
<i>Desulfonatronospira delicata</i> AHT 6 <sup>T</sup>	Нс	10.0	S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> (ацетат)	Sorokin et al., 2008a
<i>Desulfonatronospira thiodismutans</i> ASO3-1 <sup>T</sup>	Нс	9.5–10.0	SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	Sorokin et al., 2008a
<i>Desulfonatronovibrio magnus</i> AHT22 <sup>T</sup>	Нс	10.0	S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> (ацетат)	Sorokin et al., 2011
<i>Desulfonatronovibrio thiodismutans</i> AHT9 <sup>T</sup>	Нс	9.5–10.0	S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> (ацетат)	Sorokin et al., 2011
<i>Desulfonatronum lacustre</i> Z-7951 <sup>T</sup>	37–40	9.5	H <sub>2</sub> /SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Пикута и соавт., 1998
<i>Desulfonatronum thioautotrophicum</i> ASO4-1 <sup>T</sup>	Нс	9.3–10.0	Формиат, ацетат /SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Sorokin et al., 2011
<i>Desulfonatronum thiodismutans</i> MLF1 <sup>T</sup>	37	10.0	Формиат/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Pikuta et al., 2003
<i>Desulfonatronum thiosulfatophilum</i> ASO4-2 <sup>T</sup>	Нс	9.5	Пируват/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Sorokin et al., 2011
<i>Desulfonatronum parangeonense</i> PAR180 <sup>T</sup>	35	9.0	Этанол/SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	Perez Bernal et al., 2017
<i>Desulfurivibrio alkaliphilus</i> AHT 2 <sup>T</sup>	Нс	9.5	H <sub>2</sub> /S <sup>0</sup>	Sorokin et al., 2008b; Poser et al., 2013

Таблица 1. Окончание

Микроорганизм, штамм	T, °C оптимум	pH оптимум	Условия выделения*	Ссылка
<i>Desulfurivibrio</i> sp. AMeS2	Нс	Нс	S <sup>0</sup>	Poser et al., 2013
<i>Dethiobacter alkaliphilus</i> АНТ 1 <sup>Т</sup>	Нс	9.5	H <sub>2</sub> /S <sup>0</sup>	Sorokin et al., 2008b; Poser et al., 2013
Антропогенные местообитания				
<i>Desulfomonile tiedje</i> DCB-1 <sup>Т</sup>	37	6.8–7.0	3-Хлорбензоат	DeWeerd et al., 1990; Mohn, Tiedje, 1990
<i>Desulfotomaculum salinum</i> 435 <sup>Т</sup>	60–65	7.0	Hc/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Назина с соавт., 2005
<i>Desulfotomaculum salinum</i> 781	60–65	7.0	Hc/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Назина с соавт., 2005
<i>Desulfotomaculum thermobenzoicum</i> TSB <sup>Т</sup>	62	7.2	Бутират/SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Tasaki et al., 1991; Jackson, McInerney, 2000
Природные термальные экосистемы				
<i>Caldimicrobium thiodismutans</i> TF1 <sup>Т</sup>	75	7.5–8.8	S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	Kojima et al., 2016
<i>Caldimicrobium rimae</i> FM8	65	6.4	S <sup>0</sup>	Merkel et al., 2017
<i>Caldimicrobium rimae</i> 76	67	6.1	S <sup>0</sup>	Merkel et al., 2017
<i>Dissulfuribacter thermophilus</i> S69 <sup>Т</sup>	61	6.8	S <sup>0</sup>	Slobodkin et al., 2013
<i>Dissulfurimicrobium hydrothermale</i> Sh68 <sup>Т</sup>	50–52	6.0–6.2	S <sup>0</sup>	Slobodkin et al., 2016
<i>Dissulfurirhabdus thermomarina</i> SH388 <sup>Т</sup>	50	6.0–6.5	H <sub>2</sub> /SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	Slobodkina et al., 2016
<i>Thermosulfurimonas dismutans</i> S95 <sup>Т</sup>	74	7.0	S <sup>0</sup>	Slobodkin et al., 2012
<i>Thermosulfurimonas marina</i> S872 <sup>Т</sup>	74	6.7–7.0	S <sup>0</sup>	Фролова и соавт., 2018
<i>Thermosulfuriphilus ammonigenes</i> ST65 <sup>Т</sup>	65	6.5	S <sup>0</sup> /NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Slobodkina et al., 2017b

Примечание. Нс – не сообщалось.

\* Донор/акцептор электронов, использовавшийся для выделения. В скобках указаны дополнительные вещества, служившие источником углерода.

Таблица 2. Филогения серодиспропорционирующих микроорганизмов\*

Филум**	Класс	Порядок	Род	Вид
<i>Firmicutes</i>	<i>Clostridia</i>	<i>Clostridiales</i>	<i>Desulfotomaculum</i>	<i>D. salinum</i> , <i>D. thermobenzoicum</i>
			<i>Dethiobacter</i>	<i>D. alkaliphilus</i>
<i>Proteobacteria</i>	<i>Gammaproteobacteria</i>	<i>Enterobacteriales</i>	<i>Pantoea</i>	<i>P. agglomerans</i> ***
	<i>Deltaproteobacteria</i>	<i>Desulfobacterales</i>	<i>Desulfobulbus</i>	<i>D. propionicus</i>
			<i>Desulfocapsa</i>	<i>D. sulfoexigens</i> , <i>D. thiozymogenes</i>
			<i>Desulfofustis</i>	<i>D. glycolicus</i>
			<i>Desulfurivibrio</i>	<i>D. alkaliphilus</i>
		<i>Desulfovibrionales</i>	<i>Desulfonatronospira</i>	<i>D. delicata</i> , <i>D. thiodismutans</i>
			<i>Desulfonatronovibrio</i>	<i>D. magnus</i> , <i>D. thiodismutans</i>
			<i>Desulfonatronum</i>	<i>D. lacustre</i> , <i>D. thioautotrophicum</i> , <i>D. thiodismutans</i> , <i>D. thiosulfatophilum</i> , <i>D. parangueonense</i>
			<i>Desulfovibrio</i>	<i>D. brasiliensis</i> , <i>D. desulfuricans</i> ***, <i>D. oxyclinae</i> , <i>D. sulfodismutans</i>
		<i>Desulfurellales</i>	<i>Desulfurella</i>	<i>D. amilsii</i>
		<i>Syntrophobacterales</i>	<i>Desulfomonile</i>	<i>D. tiedje</i>
		Другие <i>Deltaproteobacteria</i>	<i>Dissulfuribacter</i>	<i>D. thermophilus</i>
			<i>Dissulfurimicrobium</i>	<i>D. hydrothermale</i>
			<i>Dissulfurirhabdus</i>	<i>D. thermomarina</i>
<i>Thermodesulfobacteria</i>	<i>Thermodesulfobacteria</i>	<i>Thermodesulfobacteriales</i>	<i>Caldimicrobium</i>	<i>C. thiodismutans</i> , <i>C. rimae</i>
			<i>Thermosulfurimonas</i>	<i>T. dismutans</i> , <i>T. marina</i>
			<i>Thermosulfuriphilus</i>	<i>T. ammonigenes</i>

\* На основании гена 16S рРНК.

\*\* Все известные микроорганизмы относятся к домену *Bacteria*.

\*\*\* Не типовой штамм вида.

*thiodismutans* и два штамма *Caldimicrobium rimae* (Slobodkin et al., 2016; Kojima et al., 2016; Merkel et al., 2017).

Применение молекулярных методов для исследования распространения прокариот, диспропорционирующих соединения серы, ограничено ввиду отсутствия однозначных филогенетиче-

ских и функциональных маркеров. Гены 16S рРНК членов рода *Desulfocapsa* постоянно идентифицируются в экосистемах с низкими значениями восстановительного потенциала, в особенности в метановых сипах (Lloyd et al., 2006; Pjevac et al., 2014; Ruff et al., 2015). В глубоководных морских гидротермах Среднеатлантического хребта,

бассейна Гуаймос и спредингового центра Восточное Лау (Тихий океан) детектируются нуклеотидные последовательности гена 16S рРНК рода *Thermosulfurimonas* (Flores et al., 2011; Slobodkin et al., 2012). В горячих нейтральных источниках Камчатки широко распространены представители рода *Caldimicrobium*, где их относительная доля в общем прокариотном разнообразии может составлять от 1 до 52% (Chernyh et al., 2015; Merkel et al., 2017).

### Физиология

Большинство микроорганизмов, диспропорционирующих серные соединения, могут расти и за счет других энергетических процессов (табл. 3). Однако для *Caldimicrobium thiodismutans*, *Desulfocapsa sulfoexigens* и *Dissulfurimicrobium hydrothermale* иных метаболических процессов, поддерживающих рост, кроме диспропорционирования экспериментально не обнаружено (Finster et al., 1998; Kojima et al., 2016; Slobodkin et al., 2016). Значительное число серодиспропорционаторов способны к диссимиляционному восстановлению сульфата и изначально были описаны как сульфатредукторы. Конечно, не все сульфатвосстанавливающие прокариоты способны к диспропорционированию, некоторые штаммы родов *Desulfobacter*, *Desulfobacterium*, *Desulfotomaculum* и *Desulfovibrio* не растут за счет дисмутирования (Kramer, Cypionka, 1989). Все известные серодиспропорционаторы являются строгими анаэробами, лишь *Pantoea agglomerans* — факультативный аэроб (Francis et al., 2000). Многие серодиспропорционаторы, как способные, так и неспособные к сульфатредукции, восстанавливают разнообразные акцепторы электронов, такие как сульфит, тиосульфат, элементная сера, нитрат, Fe(III), фумарат и некоторые другие (табл. 3). При этом в качестве донора электронов используются либо органические соединения, либо молекулярный водород. Значительное число серодиспропорционирующих микроорганизмов может сбрасывать органические вещества, в основном пируват. Недавно у глубоководных термофильных серодиспропорционаторов *Thermosulfurimonas dismutans*, *Dissulfuribacter thermophilus* и *Thermosulfuriphilus ammonigenes* обнаружен новый микробный процесс трансформации неорганических соединений — диссимиляционное восстановление нитрата в аммоний с элементной серой в качестве донора электронов (Slobodkina et al., 2017a, 2017b).

Серодиспропорционаторы различаются по способности дисмутировать различные соединения серы (табл. 3). Тиосульфат используется

большинством серодиспропорционаторов, однако имеется несколько микроорганизмов, неспособных его диспропорционировать. Возможность дисмутирования сульфита проверялась реже и известна примерно для половины серодиспропорционаторов. Элементная сера используется всеми известными несульфатредуцирующими серодиспропорционаторами, но среди сульфатредуцирующих таких микроорганизмов только два. К микроорганизмам, для которых показана способность к диспропорционированию всех трех веществ — сульфита, тиосульфата и элементной серы, относятся 3 мезофильных штамма рода *Desulfocapsa*, а также 6 термофильных бактерий: *Caldimicrobium thiodismutans*, *Dissulfuribacter thermophilus*, *Dissulfurimicrobium hydrothermale*, *Thermosulfurimonas dismutans*, *Thermosulfurimonas marina* и *Thermosulfuriphilus ammonigenes* (Janssen et al., 1996; Finster et al., 1998; Peduzzi et al., 2003; Kojima et al., 2016; Slobodkin et al., 2012, 2013, 2016; Slobodkina et al., 2017b; Фролова и соавт., 2018).

Сульфиды в форме  $H_2S$ ,  $HS^-$  или  $S^{2-}$ , образующиеся при диспропорционировании соединений серы, могут оказывать токсическое воздействие на рост микроорганизмов. При лабораторном культивировании добавление ферригидрита (слабокристаллический оксид Fe(III)) значительно снижает концентрацию сульфидов в среде. Вероятно, в зависимости от штаммовой чувствительности к сероводороду одни микроорганизмы растут только в присутствии ферригидрита, тогда как другие способны к росту и без его добавления (Slobodkin et al., 2012, 2013; Poser et al., 2013). По-видимому, pH среды имеет меньшее значение, так как диспропорционирование  $S^0$  в отсутствие ферригидрита продемонстрировано не только в щелочных, но и в нейтральных условиях, когда концентрация наиболее токсичного  $H_2S$  должна быть выше (Poser et al., 2013; Florentino et al., 2019).

При диспропорционировании соединений серы многие микроорганизмы могут расти автотрофно, используя  $CO_2$  или его анионы в качестве единственного источника углерода. Способность к автотрофному росту показана для 17 штаммов серодиспропорционаторов, принадлежащих к различным филогенетическим группам (табл. 3). Остальным микроорганизмам для роста за счет диспропорционирования требуются органические вещества, такие как ацетат.

Микроорганизмы, диспропорционирующие соединения серы, представлены как мезофильными, так и термофильными видами (табл. 1). Среди 13 термофильных (оптимальная температура роста выше 50°C) серодиспропорционаторов

Таблица 3. Метаболические характеристики серодиспропорционирующих микроорганизмов

Микроорганизм, штамм	Диспропорционирование			Автотрофный рост	Брожение	Акцепторы электронов*
	элементная сера	тиосульфат	сульфит			
Сульфатвосстанавливающие микроорганизмы						
<i>Desulfobulbus propionicus</i> 1pr3 <sup>T</sup>	+	—	—	+	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , Fe(III), Mn(IV), NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
<i>Desulfocapsa thiozymogenes</i> Bra2 <sup>T</sup>	+	+	+	+	—	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfocapsa</i> sp. Cad626	+	+	+	—	—	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfofustis glycolicus</i> PerGlyS <sup>T</sup>	+	Hc	Hc	—	—	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sup>0</sup>
<i>Desulfomonile tiedje</i> DCB-1 <sup>T</sup>	Hc	+	Hc	—	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfonatronospira delicata</i> AHT 6 <sup>T</sup>	—	+	+	+	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfonatronospira thiodismutans</i> ASO3-1 <sup>T</sup>	—	+	+	+	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfonatronovibrio magnus</i> AHT22 <sup>T</sup>	—	+	+	—	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfonatronovibrio thiodismutans</i> AHT9 <sup>T</sup>	—	+	+	+	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfonatronum lacustre</i> Z-7951 <sup>T</sup>	—	+	Hc	—	—	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfonatronum thioautotrophicum</i> ASO4-1 <sup>T</sup>	—	+	+	+	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfonatronum thiodismunans</i> MLF1 <sup>T</sup>	—	+	+	—	—	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfonatronum thiosulfatophilum</i> ASO4-2 <sup>T</sup>	—	+	+	—	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfonatronum parangueonense</i> PAR180 <sup>T</sup>	—	+	+	—	—	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfotomaculum salinum</i> 435 <sup>T</sup>	Hc	+	Hc	+	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sup>0</sup>
<i>Desulfotomaculum salinum</i> 781	Hc	+	Hc	+	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sup>0</sup>
<i>Desulfotomaculum thermobenzoicum</i> TSB <sup>T</sup>	Hc	+	Hc	—	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
<i>Desulfovibrio brasiliensis</i> LVform1 <sup>T</sup>	Hc	+	Hc	—	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sup>0</sup> , Fe(III), ДМСО**, фумарат
<i>Desulfovibrio desulfuricans</i> CSN	Hc	—	+	—	Hc	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>
<i>Desulfovibrio oxyclinae</i> P1B <sup>T</sup>	Hc	+	+	—	+	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sup>0</sup> , фумарат
<i>Desulfovibrio sulfodismutans</i> ThAc01 <sup>T</sup>	—	+	+	—	Hc	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>
Микроорганизмы неспособные к диссимиляционной сульфатредукции						
<i>Caldimicrobium thiodismutans</i> TF1 <sup>T</sup>	+	+	+	+	—	Нет
<i>Caldimicrobium rimae</i> FM8	+	Hc	Hc	Hc	Hc	Hc
<i>Caldimicrobium rimae</i> 76	+	Hc	Hc	Hc	Hc	Hc
<i>Desulfocapsa sulfoexigens</i> SB164P1 <sup>T</sup>	+	+	+	+	—	Нет
<i>Desulfurella amilsii</i> TR1 <sup>T</sup>	+	Hc	Hc	—	+	S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sup>0</sup>
<i>Desulfurivibrio alkaliphilus</i> AHT 2 <sup>T</sup>	+	Hc	Hc	—	Hc	S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sup>0</sup> , NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
<i>Desulfurivibrio</i> sp. AMeS2	+	Hc	Hc	—	Hc	S <sup>0</sup>
<i>Dethiobacter alkaliphilus</i> AHT 1 <sup>T</sup>	+	Hc	Hc	—	Hc	S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sup>0</sup>
<i>Dissulfuribacter thermophilus</i> S69 <sup>T</sup>	+	+	+	+	—	Fe(III), NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>



Таблица 3. Окончание

Микроорганизм, штамм	Диспропорционирование			Автотрофный рост	Брожение	Акцепторы электронов*
	элементная сера	тиосульфат	сульфит			
<i>Dissulfurimicrobium hydrothermale</i> Sh68 <sup>T</sup>	+	+	+	+	—	Нет
<i>Dissulfurirhabdus thermomarina</i> SH388 <sup>T</sup>	+	—	+	+	—	SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>
<i>Pantoea agglomerans</i> SP1	+	Нс	Нс	+	Нс	S <sup>0</sup> , Fe(III), NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , фумарат, АХДС***, Cr(VI)
<i>Thermosulfurimonas dismutans</i> S95 <sup>T</sup>	+	+	+	+	—	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
<i>Thermosulfurimonas marina</i> S872 <sup>T</sup>	+	+	+	+	—	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
<i>Thermosulfuriphilus ammonigenes</i> ST65 <sup>T</sup>	+	+	+	+	—	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>

Примечание. Нс — не сообщалось.

\* Акцепторы электронов, используемые в других процессах, кроме диспропорционирования сульфита, тиосульфата и элементной серы.

\*\* ДМСО — диметилсульфоксид.

\*\*\* АХДС — 9,10-антрахинон-2,6-дисульфонат.

наиболее высокотемпературным является *Thermosulfurimonas dismutans*, способный к росту при 92°C (Slobodkin et al., 2012). Серодиспропорционирующие прокариоты, выделенные из содовых озер, являются облигатными алкалофилами с оптимумом pH для роста 9.5–10.0 (табл. 1). Для ацидотолерантной *Desulfurella amilsii*, восстанавливающей серу при pH 3.0, показана способность диспропорционировать элементную серу при pH 6.5 (Florentino et al., 2019). Предполагается, что диспропорционирование S<sup>0</sup> играет роль в анаэробном метаболизме *Acidithiobacillus ferrooxidans*, растущем при pH 1.8 в присутствии Fe(III) (Osorio et al., 2013).

### БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ДИСПРОПОРЦИОНИРОВАНИЯ СОЕДИНЕНИЙ СЕРЫ

О биохимических механизмах диспропорционирования соединений серы и ферментах, вовлеченных в этот процесс, известно мало. Ранние исследования, включавшие измерения активности ферментов, ингибиторный анализ и изотопные эксперименты не привели к однозначному описанию путей диспропорционирования. Из полученных данных можно предположить, что у штаммов *Desulfovibrio* диспропорционирование тиосульфата и сульфита происходит с участием аденозилфосфосульфата (АФС) редуктазы и включает обратный транспорт электронов, а промежуточными соединениями диспропорционирования тиосуль-

фата могут быть сульфит и элементная сера (Kramer, Sypionka, 1989; Sypionka et al., 1998). В диспропорционировании тиосульфата у *Desulfocapsa sulfoexigens* участвуют сульфитоксидоредуктаза, тиосульфатредуктаза, диссимиляционная сульфитредуктаза, АТФ-сульфуриллаза и АФС-редуктаза, однако ферменты, ответственные за окисление элементной серы, у данного организма не идентифицированы (Frederikson, Finster, 2003; Finster, 2008).

Наиболее непонятной является в настоящий момент окислительная часть серодиспропорционирования. Ни один из исследованных геномов не содержит генов, кодирующих ферменты известных путей окисления тиосульфата и элементной серы, таких как энзиматическая система Sox, сера оксигеназа-редуктаза (Sor) или сульфид: хинон оксидоредуктаза (Sqr). Наличие в большинстве геномов серодиспропорционаторов генов диссимиляционной сульфитредуктазы Dsr позволяет предположить, что, как и у сероокисляющих бактерий, окисление сульфатов в сульфит происходит при участии этого фермента, работающего в обратном направлении. В то же время, у серодиспропорционаторов, обладающих системой Dsr, субъединицы DsrAB относятся к восстановительному типу (Thorup et al., 2017). Более того, в геноме *Dethiobacter alkaliphilus* не обнаружено генов, кодирующих диссимиляционную сульфитредуктазу (Melton et al., 2017), хотя стоит отметить, что полноты секвенирования этого генома (95.8%), недостаточно для однозначного вывода об отсутствии генов DsrAB. Другая гипотеза пред-

полагает, что окисление элементарной серы осуществляется электронпереносным комплексом QmoABC и гетеродисульфидредуктазой (Quatrini et al., 2009; Finster et al., 2013; Mardanov et al., 2016). Дальнейшее окисление сульфита в сульфат, возможно, также происходит по обратимому пути сульфатредукции при участии АФС-редуктазы. Гены, кодирующие этот фермент, обнаружены во всех известных геномах серодиспропорционаторов, за исключением *Desulfurella amilsii*, использующей, очевидно, неизвестный пока путь окисления сульфита (Florentino et al., 2017). В дополнение к генам диссимиляционной сульфатредукции, геномы большинства микроорганизмов также содержат гены мембрансвязанных молибдоптеринового оксидоредуктаз, которые могут быть вовлечены в метаболизм серы в качестве субъединиц тиосульфат-, полисульфид- или тетратионатредуктаз.

Исследование микробного серодиспропорционирования с помощью дифференциальной протеомики проводилось для *Desulfurella amilsii* (Florentino et al., 2019). Шестнадцать белков были идентифицированы только в культурах, выращенных в условиях серодиспропорционирования, 112 белков показывали значительные различия в интенсивности для культур, выращенных в условиях сероредукции и серодиспропорционирования. В культурах, диспропорционирующих элементарную серу, отмечалось наибольшее относительное содержание роданазо-подобной серотрансферазы (rhodanese-like sulfurtransferase; DESAMIL20\_2007), большинство белков Dsr комплекса не детектировались.

#### СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГЕНОМОВ МИКРООРГАНИЗМОВ, ДИСПРОПОРЦИОНИРУЮЩИХ ЭЛЕМЕНТНУЮ СЕРУ

Неопределенность молекулярных механизмов, лежащих в основе серодиспропорционирования, затрудняет использование геномных данных для исследования этого процесса. Анализ полных геномов с целью выяснения биохимических путей серного метаболизма проводился ранее, с разной степенью детализации, для шести организмов, но выявить геномные детерминанты диспропорционирования серы не удалось (Finster et al., 2013; Mardanov et al., 2016; Slobodkina et al., 2017a; Thorup et al., 2017).

К марту 2019 г. в публичном доступе находятся 18 полных геномов микроорганизмов, способных к диспропорционированию тиосульфата, сульфита и элементарной серы. В данной работе мы провели сравнительный анализ всех доступных полных геномов микроорганизмов, способных диспропорционировать элементарную серу (10 геномов). В список анализируемых генов и генных кластеров вошли гены диссимиляционной суль-

фатредукции, гены, связанные с активацией и переносом серы в клетку, а также гены мембрансвязанных молибдоптеринового оксидоредуктаз, участвующих в серном метаболизме (табл. 4). Исследование проводилось с использованием биоинформатических методов, предоставляемых интернет-сервисами RAST (<http://rast.nmpdr.org>) и IMG/M (<https://img.jgi.doe.gov>).

Ни в одном из протестированных геномов не были найдены все 14 генов, выбранных для анализа. Большинство геномов содержат ключевые гены диссимиляционной сульфатредукции (Pereira et al., 2011), включая *sat* (сульфат-аденилтрансфераза), *aprAB* (А и В субъединицы аденозилфосфосульфатредуктазы), кластер *dsrABD* (диссимиляционная сульфитредуктаза), *dsrC* (белковый компонент диссимиляционной сульфитредуктазы), *dsrMK* (электронпереносный комплекс, ассоциированный с восстановлением сульфита) и *qmoABC* (электронпереносный комплекс, ассоциированный с аденозилфосфосульфатредуктазой). Как было сказано выше, исключениями являются *Dethiobacter alkaliphilus*, в геноме которого отсутствуют не только гены *dsrABD*, но и *dsrC*, *dsrMK* и *qmoABC*, а также *Desulfurella amilsii*, у которой есть гены системы Dsr, но нет *aprAB*, *qmoABC* и *sat*.

Ни один из геномов не содержит гены белков окисления серы или тиосульфата, гомологичных *sox*, *sor* или *sqr*, которые присутствуют у сероокисляющих микроорганизмов. Гомолог *dsrL*, который кодирует Fe-S и флаavin-содержащую НАД(Ф)-зависимую оксидоредуктазу, участвующую в окислении серы у *Allochrochromatium vinosum* (Lübbe et al., 2006), присутствует только в геноме *Desulfurella amilsii*. Общими для большинства микроорганизмов являются гены, связанные с активацией и переносом нерастворимых соединений серы внутрь клетки. К ним относятся *tusA*, который кодирует небольшой серопереносный белок, относящийся к семейству сульфотрансфераз, *dsrE2*, кодирующий крупный трансмембранный белок, и *dsrE*, кодирующий белок, являющийся донором серы для DsrC у сероокисляющих бактерий (Stockdreher et al., 2012; Venceslau et al., 2014). Однако все три этих гена отсутствуют в геноме *Desulfurella amilsii*, а *dsrE* отсутствует у *Dethiobacter alkaliphilus*. Гомологи гена DESAMIL20\_2007, кодирующего у *Desulfurella amilsii* роданазо-подобную серотрансферазу, которая является специфическим белком, преобладающим в условиях серодиспропорционирования (Florentino et al., 2019), присутствует в геномах *Dissulfuribacter thermophilus* и *Thermosulfurimonas dismutans*. Гены других серотрансфераз с двумя роданазными доменами (SseA) детектируются в геномах шести проанализированных серодиспропорционаторов. Гены молибдоптерин-содержащих тиосульфат- и полисульфидредуктаз (*phsA/psrA*) обнаружены у всех проанализированных микроорганизмов,

**Таблица 4.** Гены белков серного метаболизма у микроорганизмов, способных диспропорционировать элементную серу

Ген или генный кластер	Микроорганизм									
	Cat	Dbp	Des	Det	Dva	Dam	Dfg	Dta	Dit	Tsd
<i>sat</i>	+	+	+	+	+	Нет	+	+	+	+
<i>aprAB</i>	+	+	+	+	+	Нет	+	+	+	+
<i>qmoABC</i>	+	+	+	+	+	Нет	+	Нет	+	+
<i>dsrABD</i>	+	+	+	AB	+	AB	+	Нет	+	+
<i>dsrC</i>	+	+	+	+	+	+	+	Нет	+	+
<i>dsrMK</i>	+	+	+	М	+	+	+	Нет	+	+
<i>dsrL</i>	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	+	Нет	Нет	Нет	Нет
<i>tusA</i>	+	+	+	+	+	Нет	+	+	+	+
<i>dsrE</i>	+	+	+	+	+	Нет	+	Нет	+	+
<i>dsrE2</i>	+	+	+	+	+	Нет	+	+	+	+
DESAMIL20_2007	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	+	Нет	Нет	+	+
<i>sseA</i>	Нет	Нет	+	Нет	+	+	+	Нет	+	+
<i>phsA/psrA</i>	+	+	+	+	+	+	+	Нет	+	+
<i>sudhAB</i>	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	+	+	+	Нет	Нет

Обозначения: *sat* – сульфатаденилитрансфераза (sulfate adenylyltransferase); *aprAB* – аденозилфосфосульфатредуктаза, субъединицы А и В (adenylylsulfate reductase subunits alpha and beta); *dsrABD* – диссимиляционная сульфитредуктаза (sulfite reductase, dissimilatory-type subunits alpha, beta and clustered protein DsrD); *dsrC* – белковый компонент диссимиляционной сульфитредуктазы (dissimilatory sulfite reductase, small protein DsrC); *dsrMK* – электрон-переносящий комплекс ассоциированный с аденозилфосфосульфатредуктазой (APS reductase-associated electron transfer complex QmoABC); *dsrE* – серопереносящий белок DsrE; *tusA* – серопереносящий белок TusA (sulfur relay protein TusA); *dsrE2* – трансмембранный серопереносящий белок; *dsrL* – Fe-S оксидоредуктаза (iron-sulfur flavoprotein with proposed NAD(P)H: acceptor oxidoreductase); *phsA/psrA* – тиосульфатредуктаза/полисульфидредуктаза субъединица А (polysulfide reductase/thiosulfate reductase chain A); *sudhAB* – сульфиддегидрогеназа субъединицы А и В (sulfide dehydrogenase subunit A and B); DESAMIL20\_2007 – тиосульфатсеротрансфераза, роданеза (thiosulfate sulfurtransferase, rhodanese) из *Desulfurella amilsii* TR1<sup>†</sup>; *sseA* – 3-меркаптопируват серотрансфераза с двумя роданезными доменами (3-mercaptopyruvate sulfurtransferase SseA, contains two rhodanese domains).

Микроорганизмы: Cat – *Caldimicrobium thiodismutans* TF1<sup>†</sup>; Dbp – *Desulfobulbus propionicus* 1pr3<sup>†</sup>; Des – *Desulfocapsa sulfoexigens* SB164P1<sup>†</sup>; Det – *Desulfocapsa thiozymogenes* Bra2<sup>†</sup>; Dva – *Desulfurivibrio alkaliphilus* АНТ 2<sup>†</sup>; Dam – *Desulfurella amilsii* TR1<sup>†</sup>; Dfg – *Desulfofustis glycolicus* PerGlyS<sup>†</sup>; Dta – *Dethiobacter alkaliphilus* АНТ 1<sup>†</sup>; Dit – *Dissulfuribacter thermophilus* S69<sup>†</sup>; Tsd – *Thermosulfurimonas dismutans* S95<sup>†</sup>.

кроме *Dethiobacter alkaliphilus*. Гомологи генов цитоплазматической НАД(Ф)-зависимой гидрогеназы, катализирующей также восстановление полусульфидов в сульфид (Ma et al., 2000) (сульфиддегидрогеназа, SUDH), есть в геномах *Desulfurella amilsii*, *Desulfofustis glycolicus* и *Dethiobacter alkaliphilus*.

Таким образом, наличие полного набора генов диссимиляционной сульфатредукции не является необходимым условием для способности к диспропорционированию элементной серы. Обязательного присутствия энзиматических комплексов Dsr (диссимиляционная сульфитредуктаза) и Apr (аденозилфосфосульфатредуктаза), по-видимому, также не требуется для осуществления этого процесса. Важными компонентами серодиспропорционирования являются белки, переносящие серосодержащие группы, а также ферменты, восстанавливающие элементную серу и/или полисульфиды, но у разных микроорганизмов эти

процессы, вероятно, осуществляются различными по строению серотрансферазами и полисульфидредуктазами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диспропорционирование соединений серы позволяет микроорганизмам получать энергию за счет использования лишь одного неорганического соединения в качестве как донора, так и акцептора электронов. Около половины культивируемых серодиспропорционаторов способны к литоавтотрофному росту. Хемолитоавтотрофные микроорганизмы являются важнейшим звеном биогеохимических циклов углерода и других биогенных элементов. Способность хемолитоавтотрофов осуществлять первичную продукцию органического вещества обуславливает существование автономных микробных сообществ, вероятно сыгравших существенную роль в формировании ран-

ней биосферы Земли. Значение микробного диспропорционирования серных соединений в современном биогеохимическом цикле серы исследовано недостаточно, но широкое распространение способности к дисмутации тиосульфата, сульфита и элементарной серы у прокариот, обитающих в различных наземных и морских биотопах, указывает на важную экологическую роль этих микроорганизмов. В настоящее время прокариоты, диспропорционирующие соединения серы, представлены 30 видами бактерий, большинство из которых относятся к классу *Deltaproteobacteria*. Способность к диспропорционированию соединений серы характерна для сульфатвосстанавливающих бактерий, однако не является универсальным свойством этой физиологической группы. Интересно то, что геномы некоторых серодиспропорционаторов, неспособных к сульфатредукции, содержат полный набор генов, необходимых для диссимиляционного восстановления сульфата, и причина, по которой эти микроорганизмы не способны восстанавливать  $\text{SO}_4^{2-}$  при лабораторном культивировании, остается неясной. Хотя описан ряд микроорганизмов, для которых дисмутация серных соединений является единственным типом энергетического метаболизма, говорить о существовании облигатных серодиспропорционаторов преждевременно. Так, например, у *Thermosulfurimonas dismutans* недавно была обнаружена способность к окислению элементарной серы с нитратом в качестве акцептора электронов. Не исключено, что новые физиологические свойства будут найдены и у других “облигатных” серодиспропорционаторов. На сегодняшний день предложены только гипотезы биохимических механизмов диспропорционирования соединений серы, и ключевые ферменты этого процесса не определены, что затрудняет применение современных омиксных методов для исследования этого процесса. Проведенный нами сравнительный анализ полных геномов бактерий, диспропорционирующих элементарную серу, не позволил выявить одинаковый для всех микроорганизмов набор белков, необходимый для дисмутации  $\text{S}^0$ . Представляется вероятным существование различных энзиматических путей диспропорционирования серных соединений.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо материалов исследований с использованием животных в качестве объектов.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что нет конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Назина Т.Н., Розанова Е.П., Белякова Е.В., Лысенко А.М., Полтараус А.Б., Турова Т.П., Осипов Г.А., Беляев С.С. Описание “*Desulfotomaculum nigrificans* subsp. *salinus*” в качестве нового вида *Desulfotomaculum salinum* sp. nov. // Микробиология. 2005. Т. 74. С. 654–662.
- Nazina T.N., Rozanova E.P., Belyakova E.V., Lysenko A.M., Poltaraus A.B., Tourova T.P., Osipov G.A., Beliaev S.S. Description of “*Desulfotomaculum nigrificans* subsp. *salinus*” as a new species, *Desulfotomaculum salinum* sp. nov. // Microbiology. 2005. V. 74. P. 567–574.  
<https://doi.org/10.1007/s11021-005-0104-x>
- Пикута Е.В. Жилина Т.Н., Заварзин Г.А., Кострикина Н.А., Осипов Г.А., Рейни Ф.А. *Desulfonatronum lacustre* gen. nov., sp. nov.: новая алкалофильная сульфатвосстанавливающая бактерия, использующая этанол // Микробиология. 1998. Т. 67. С. 123–131.
- Pikuta E.V., Zhilina T.N., Zavarzin G.A., Kostrikin N.A., Osipov G.A., Rainey F.A. *Desulfonatronum lacustre* gen. nov., sp. nov.: a new alkaliphilic sulfate-reducing bacterium utilizing ethanol // Microbiology. 1998. V. 67. P. 105–113.
- Фролова А.А., Слободкина Г.Б., Баслеров Р.В., Новиков А.А., Бонч-Осмоловская Е.А., Слободкин А.И. *Thermosulfurimonas marina* sp. nov. — автотрофная серодиспропорционирующая и нитратвосстанавливающая бактерия, выделенная из мелководной морской гидротермы // Микробиология. 2018. Т. 87. С. 366–372.  
<https://doi.org/10.1134/S0026365618040080>
- Frolova A.A., Slobodkina G.B., Baslerov R.V., Novikov A.A., Bonch-Osmolovskaya E.A., Slobodkin A.I. *Thermosulfurimonas marina* sp. nov., an autotrophic sulfur-disproportionating and nitrate-reducing bacterium isolated from a shallow-sea hydrothermal vent // Microbiology. 2018. V. 87. P. 502–507.  
<https://doi.org/10.1134/S0026261718040082>
- Bak F., Cypionka H. A novel type of energy metabolism involving fermentation of inorganic sulphur compounds // Nature. 1987. V. 326. P. 891–892.
- Bak F., Phennig N. Chemolithotrophic growth of *Desulfovibrio sulfodismutans* sp. nov. by disproportionation of inorganic sulfur compounds // Arch. Microbiol. 1987. V. 147. P. 184–189.
- Blumentals I.I., Itoh M., Olson G.J., Kelly R.M. Role of polysulphides in reduction of elemental sulfur by the hyperthermophilic archaeobacterium *Pyrococcus furiosus* // Appl. Environ. Microbiol. 1990. V. 56. P. 1255–1262.
- Boyd E.S., Druschel G.K. Involvement of intermediate sulfur species in biological reduction of elemental sulfur under acidic, hydrothermal conditions // Appl. Environ. Microbiol. 2013. V. 79. P. 2061–2068.
- Canfield D.E., Thamdrup B. The production of 34S depleted sulfide during bacterial disproportionation of elemental sulfur // Science. 1994. V. 266. P. 1973–1975.
- Canfield D.E., Thamdrup B. Fate of elemental sulfur in an intertidal sediment // FEMS Microbiol. Ecol. 1996. V. 19. P. 95–103.
- Chernykh N.A., Mardanov A.V., Gumerov V.M., Miroshnichenko M.L., Lebedinsky A.V., Merkel A.Y., Crowe D., Pimenov N.V., Rusanov I.I., Ravin N.V., Moran M.A., Bonch-Osmolovskaya E.A. Microbial life in Bourlyashchy, the hottest thermal pool of Uzon Caldera, Kamchatka // Extremophiles. 2015. V. 19. P. 1157–1171.

- Cypionka H., Smock A.M., Böttcher M.E. A combined pathway of sulfur compound disproportionation in *Desulfovibrio desulfuricans* // FEMS Microbiol. Lett. 1998. V. 166. P. 181–186.
- DeWeerd K.A., Mandelco L., Tanner R.S., Woese C.R., Suflita J.M. *Desulfomonile tiedjei* gen. nov. and sp. nov., a novel anaerobic, dehalogenating, sulfate-reducing bacterium // Arch. Microbiol. 1990. V. 154. P. 23–30.
- Finster K.A.I., Liesack W., Thamdrup B.O. Elemental sulfur and thiosulfate disproportionation by *Desulfocapsa sulfoexigens* sp. nov., a new anaerobic bacterium isolated from marine surface sediment // Appl. Environ. Microbiol. 1998. V. 64. P. 119–125.
- Finster K. Microbiological disproportionation of inorganic sulfur compounds // J. Sulfur Chem. 2008. V. 29. P. 281–292.  
<https://doi.org/10.1080/17415990802105770>
- Finster K.W., Kjeldsen K.U., Kube M., Reinhardt R., Mussmann M., Amann R., Schreiber L. Complete genome sequence of *Desulfocapsa sulfoexigens*, a marine deltaproteobacterium specialized in disproportionating inorganic sulfur compounds // Stand. Genomic. Sci. 2013. V. 8. P. 58–68.
- Florentino A.P., Brienza C., Stams A.J.M., Sánchez-Andrea I. *Desulfurella amilsii* sp. nov., a novel acidotolerant sulfur-respiring bacterium isolated from acidic river sediments // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2016. V. 66. P. 1249–1253.  
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.000866>
- Florentino A.P., Stams A.J.M., Sánchez-Andrea I. Genome sequence of *Desulfurella amilsii* strain TR1 and comparative genomics of *Desulfurellaceae* family // Front. Microbiol. 2017. V. 8:222.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00222>
- Florentino A.P., Pereira I.A.C., Boeren S., van den Born M., Stams A.J.M., Sánchez-Andrea I. Insight into the sulfur metabolism of *Desulfurella amilsii* by differential proteomics // Environ. Microbiol. 2019. V. 21. P. 209–225.  
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.14442>
- Flores G.E., Campbell J.H., Kirshtein J.D., Meneghin J., Podar M., Steinberg J.I., Seewald J.S., Tivey M.K., Voytek M.A., Yang Z.K., Reysenbach A.L. Microbial community structure of hydrothermal deposits from geochemically different vent fields along the Mid-Atlantic Ridge // Environ. Microbiol. 2011. V. 13. P. 2158–2171.
- Francis C.A., Obraztsova A.Y., Tebo B.M. Dissimilatory metal reduction by the facultative anaerobe *Pantoea agglomerans* SP1 // Appl. Environ. Microbiol. 2000. V. 66. P. 543–548.
- Frederiksen T.M., Finster K. Sulfite-oxido-reductase is involved in the oxidation of sulfite in *Desulfocapsa sulfoexigens* during disproportionation of thiosulfate and elemental sulfur // Biodegradation. 2003. V. 14. P. 189–198.
- Friedrich M., Springer N., Ludwig W., Schink B. Phylogenetic positions of *Desulfofustis glycolicus* gen. nov., sp. nov., and *Syntrophobotulus glycolicus* gen. nov., sp. nov., two new strict anaerobes growing with glycolic acid // Int. J. Syst. Bacteriol. 1996. V. 46. P. 1065–1069.
- Hardisty D.S., Olyphant G.A., Bell J.B., Johnson A.P., Pratt L.M. Acidophilic sulfur disproportionation // Geochim. Cosmochim. Acta. 2013. V. 113. P. 136–151.
- Janssen P.H., Schuhmann A., Bak F., Liesack W. Disproportionation of inorganic sulfur compounds by the sulfate-reducing bacterium *Desulfocapsa thiozymogenes* gen. nov., sp. nov. // Arch. Microbiol. 1996. V. 166. P. 184–192.
- Jackson B.E., McInerney M. Thiosulfate disproportionation by *Desulfotomaculum thermobenzoicum* // Appl. Environ. Microbiol. 2000. V. 66. P. 3650–3653.
- Jorgensen B.B. A thiosulfate shunt in the sulfur cycle of marine sediments // Science. 1990. V. 249. P. 152–154.
- Kamyshny A., Jr., Goifman A., Gun J., Rizkov D., Lev O. Equilibrium distribution of polysulfide ions in aqueous solutions at 25°C: a new approach for the study of polysulfides' equilibria // Environ. Sci. Technol. 2004. V. 38. P. 6633–6644.
- Kamyshny A. Solubility of cyclooctasulfur in pure water and sea water at different temperatures // Geochim. Cosmochim. Acta. 2009. V. 73. P. 6022–6028.
- Kojima H., Umezawa K., Fukui M. *Caldimicrobium thiodismutans* sp. nov., a sulfur-disproportionating bacterium isolated from a hot spring, and emended description of the genus *Caldimicrobium* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2016. V. 66. P. 1828–1831.  
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.000947>
- Kramer M., Cypionka H. Sulfate formation via ATP sulfurylase in thiosulfate- and sulfite-disproportionating bacteria // Arch. Microbiol. 1989. V. 151. P. 232–237.
- Krekeler D., Sigalevich P., Teske A., Cypionka H., Cohen Y. A sulfate-reducing bacterium from the oxic layer of a microbial mat from Solar Lake (Sinai), *Desulfovibrio oxyclineae* sp. nov. // Arch. Microbiol. 1997. V. 167. P. 369–375.
- Lloyd K.G., Lapham L., Teske A. An anaerobic methane-oxidizing community of ANME-1b archaea in hypersaline Gulf of Mexico sediments // Appl. Environ. Microbiol. 2006. V. 72. P. 7218–7230.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.00886-06>
- Lovley D.R., Phillips E.J.P. Novel processes for anaerobic sulfate production from elemental sulfur by sulfate-reducing bacteria // Appl. Environ. Microbiol. 1994. V. 60. P. 2394–2399.
- Lübbe Y.J., Youn H.-S., Timkovich R., Dahl C. Siro(haem)amide in *Allochromatium vinosum* and relevance of DsrL and DsrN, a homolog of cobyrinic acid a,c-di-amide synthase, for sulphur oxidation // FEMS Microbiol. Lett. 2006. V. 261. P. 194–202.
- Ma K., Weiss R., Adams M.W.W. Characterization of hydrogenase II from the hyperthermophilic archaeon *Pyrococcus furiosus* and assessment of its role in sulfur reduction // J. Bacteriol. 2000. V. 182. P. 1864–1871.
- Mardanov A.V., Beletsky A.V., Kadnikov V.V., Slobodkin A.I., Ravin N.V. Genome analysis of *Thermosulfurimonas dismutans*, the first thermophilic sulfur-disproportionating bacterium of the phylum *Thermodesulfobacteria* // Front. Microbiol. 2016. V. 7:950.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00950>
- Melton E.D., Sorokin D.Y., Overmars L., Lapidus A.L., Pilay M., Ivanova N., del Rio T.G., Kyrpides N.C., Woyke T., Muyzer G. Draft genome sequence of *Dethiobacter alkaliphilus* strain AHT1<sup>T</sup>, a gram-positive sulfidogenic polyextremophile // Stand. Genomic Sci. 2017. V. 12:57.

- Merkel A.Yu., Pimenov N.V., Rusanov I.I., Slobodkin A.I., Slobodkina G.B., Tarnovetskii I.Yu., Frolov E.N., Dubin A.V., Perevalova A.A., Bonch-Osmolovskaya E.A. Microbial diversity and autotrophic activity in Kamchatka hot springs // *Extremophiles*. 2017. V. 21. P. 307–317.  
<https://doi.org/10.1007/s00792-016-0903-1>
- Milucka J., Ferdelman T.G., Polerecky L., Franzke D., Wegener G., Schmid M., Lieberwirth I., Wagner M., Widdel F., Kuypers M.M. Zero-valent sulphur is a key intermediate in marine methane oxidation // *Nature*. 2012. V. 491. P. 541–546.  
<https://doi.org/10.1038/nature11656>
- Mohn W.W., Tiedje J.M. Catabolic thiosulfate disproportionation and carbon dioxide reduction in strain DCB-1, a reductively dechlorinating anaerobe // *J. Bacteriol.* 1990. V. 172. P. 2065–2070.
- Obraztsova A.Y., Francis C.A., Bradley M.T. Sulfur disproportionation by the facultative anaerobe *Pantoea agglomerans* SP1 as a mechanism for chromium(VI) reduction // *Geomicrobiol. J.* 2002. V. 19. P. 121–132.
- Osorio H., Mangold S., Denis Y., Nancucheo I., Esparza M., Johnson D.B., Bonnefoy V., Dopson M., Holmes D.S. Anaerobic sulfur metabolism coupled to dissimilatory iron reduction in the extremophile *Acidithiobacillus ferrooxidans* // *Appl. Environ. Microbiol.* 2013. V. 79. P. 2172–2181.
- Pagani I., Lapidus A., Nolan M., Lucas S., Hammon N., Deshpande S., et al. Complete genome sequence of *Desulfobulbus propionicus* type strain (1pr3) // *Stand. Genomic Sci.* 2011. V. 4:100.  
<https://doi.org/10.4056/sigs.1613929>
- Peduzzi S., Tonalla M., Hahn D. Isolation and characterization of aggregate-forming sulfate-reducing and purple sulfur bacteria from the chemocline of meromictic Lake Cadagno, Switzerland // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2003. V. 45. P. 29–37.
- Pereira I.A.C., Ramos A.R., Grein F., Marques M.C., da Silva S.M., Venceslau S.S. A comparative genomic analysis of energy metabolism in sulfate-reducing bacteria and archaea // *Front. Microbiol.* 2011. V. 2:69.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2011.00069>
- Perez Bernal M.F., Souza Brito M.A., Bartoli M., Aube J., Fardeau M.-L., Cuevas Rodriguez G., Ollivier B., Guyoneaud R., Hirschler-Rea A. *Desulfonatronum parangueonense* sp. nov., a sulfate-reducing bacterium isolated from sediment of an alkaline crater lake // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2017. V. 67. P. 4999–5005.  
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.002399>
- Philippot P., Van Zuilen M., Lepot K., Thomazo C., Farquhar J., Van Kranendonk M.J. Early Archaean microorganisms preferred elemental sulfur, not sulfate // *Science*. 2007. V. 317. P. 1534–1537.
- Pikuta E.V., Hoover R.B., Bej A.K., Marsic D., Whitman W.B., Cleland D., Krader P. *Desulfonatronum thiodismutans* sp. nov., a novel alkaliphilic, sulfate-reducing bacterium capable of lithoautotrophic growth // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2003. V. 53. P. 1327–1332.
- Poser A., Lohmayer R., Vogt C., Knoeller K., Planer-Friedrich B., Sorokin D., Richnow H.-H., Finster K. Disproportionation of elemental sulfur by haloalkaliphilic bacteria from soda lakes // *Extremophiles*. 2013. V. 17. P. 1003–1012.  
<https://doi.org/10.1007/s00792-013-0582-1>
- Pjevac P., Kamysnyy A., Jr., Dykma S., Mußmann M. Microbial consumption of zero-valence sulfur in marine benthic habitats // *Environ. Microbiol.* 2014. V. 16. P. 3416–3430.  
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.12410>
- Quatrini R., Appia-Ayme C., Denis Y., Jedlicki E., Holmes D., Bonnefoy V. Extending the models for iron and sulfur oxidation in the extreme acidophile *Acidithiobacillus ferrooxidans* // *BMC Genomics*. 2009. V. 10:394.  
<https://doi.org/10.1186/1471-2164-10-394>
- Rabus R., Venceslau S.S., Wohlbrand L., Voordouw G., Wall J.D., Pereira I.A.C. A post-genomic view of the ecophysiology, catabolism and biotechnological relevance of sulphate-reducing prokaryotes // *Adv. Microb. Physiol.* 2015. V. 66. P. 55–321.  
<https://doi.org/10.1016/bs.ampbs.2015.05.002>
- Ruff S.E., Biddle J.F., Teske A.P., Knittel K., Boetius A., Rammette, A. Global dispersion and local diversification of the methane seep microbiome // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2015. V. 112. P. 4015–4020.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1421865112>
- Schauder R., Mueller E. Polysulphide as a possible substrate for sulphur-reducing bacteria // *Arch. Microbiol.* 1993. V. 160. P. 377–382.
- Slobodkin A.I., Reysenbach A.-L., Slobodkina G.B., Baslerov R.V., Kostrikin N.A., Wagner I.D., Bonch-Osmolovskaya E.A. *Thermosulfurimonas dismutans* gen. nov., sp. nov. a novel extremely thermophilic sulfur-disproportionating bacterium from a deep-sea hydrothermal vent // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2012. V. 62. P. 2565–2571.  
<https://doi.org/10.1099/ijms.0.034397-0>
- Slobodkin A.I., Reysenbach A.-L., Slobodkina G.B., Kolganova T.V., Kostrikin N.A., Bonch-Osmolovskaya E.A. *Dissulfuribacter thermophilus* gen. nov., sp. nov., a novel thermophilic autotrophic sulfur-disproportionating deeply-branching delta-proteobacterium from a deep-sea hydrothermal vent of the Eastern Lau Spreading Center // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2013. V. 63. P. 1967–1971.  
<https://doi.org/10.1099/ijms.0.046938-0>
- Slobodkin A.I., Slobodkina G.B., Panteleeva A.N., Chernyh N.A., Novikov A.A., Bonch-Osmolovskaya E.A. *Dissulfurirhabdus hydrothermale* gen. nov., sp. nov., a thermophilic, autotrophic, sulfur-disproportionating deltaproteobacterium isolated from a hydrothermal pond of Uzon Caldera, Kamchatka // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2016. V. 66. P. 1022–1026.  
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.000828>
- Slobodkina G.B., Kolganova T.V., Kopitsyn D.S., Viryasov M.B., Bonch-Osmolovskaya E.A., Slobodkin A.I. *Dissulfurirhabdus thermomarina* gen. nov., sp. nov., a thermophilic, autotrophic, sulfite-reducing and disproportionating deltaproteobacterium isolated from a shallow-sea hydrothermal vent // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2016. V. 66. P. 2515–2519.  
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.001083>
- Slobodkina G.B., Mardanov A.V., Ravin N.V., Frolova A.A., Chernyh N.A., Bonch-Osmolovskaya E.A., Slobodkin A.I. Respiratory ammonification of nitrate coupled to anaerobic oxidation of elemental sulfur in deep-sea autotrophic ther-

- mophilic bacteria // *Front. Microbiol.* 2017a. V. 8:87. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00087>
- Slobodkina G.B., Reysenbach A.-L., Kolganova T.V., Novikov A.A., Bonch-Osmolovskaya E.A., Slobodkin A.I. *Thermosulfuriphilus ammonigenes* gen. nov., sp. nov., a thermophilic, chemolithoautotrophic bacterium capable of respiratory ammonification of nitrate with elemental sulfur // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2017b. V. 67. P. 3474–3479. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.002142>
- Sorokin D.Y., Tourova T.P., Henstra A.M., Stams A.J.M., Galinski E.A., Muyzer G. Sulfidogenesis under extremely haloalkaline conditions by *Desulfonatronospira thiodismutans* gen. nov., sp. nov., and *Desulfonatronospira delicata* sp. nov. — a novel lineage of *Deltaproteobacteria* from hypersaline soda lakes // *Microbiology (UK)*. 2008a. V. 154. P. 1444–1453.
- Sorokin D.Y., Tourova T.P., Mußmann M., Muyzer G. *De-thiobacter alkaliphilus* gen. nov. sp. nov., and *Desulfurivibrio alkaliphilus* gen. nov. sp. nov.: two novel representatives of reductive sulfur cycle from soda lakes // *Extremophiles*. 2008b. V. 12. P. 431–439.
- Sorokin D.Y., Tourova T.P., Kolganova T.V., Detkova E.N., Galinski E.A., Muyzer G. Culturable diversity of lithotrophic haloalkaliphilic sulfate-reducing bacteria in soda lakes and the description of *Desulfonatronum thioautotrophicum* sp. nov., *Desulfonatronum thiosulfatophilum* sp. nov., *Desulfonatronovibrio thiodismutans* sp. nov., and *Desulfonatronovibrio magnus* sp. nov. // *Extremophiles*. 2011. V. 15. P. 391–401.
- Stockdreher Y., Venceslau S.S., Josten M., Sahl H.G., Pereira I.A.C., Dahl C. Cytoplasmic sulfurtransferases in the purple sulfur bacterium *Allochromatium vinosum*: evidence for sulfur transfer from DsrEFH to DsrC // *PLoS One*. 2012. V. 7(7):e40785.
- Tasaki M., Kamagata Y., Nakamura K., Mikami E. Isolation and characterization of a thermophilic benzoate-degrading, sulfate-reducing bacterium *Desulfotomaculum thermobenzoicum* sp. nov. // *Arch. Microbiol.* 1991. V. 155. P. 348–352.
- Thamdrup B., Finster K., Hansen J.W., Bak F. Bacterial disproportionation of elemental sulfur coupled to chemical reduction of iron or manganese // *Appl. Environ. Microbiol.* 1993. V. 59. P. 101–108.
- Thauer R.K., Jungermann K., Decker K. Energy conservation in chemotrophic anaerobic bacteria // *Bacteriol. Rev.* 1977. V. 41. P. 100–180.
- Thorup C., Schramm A., Findlay A.J., Finster K.W., Schreiber L. Disguised as a sulfate reducer: growth of the *deltaproteobacterium Desulfurivibrio alkaliphilus* by sulfide oxidation with nitrate // *mBio*. 2017. V. 8:e00671-17. <https://doi.org/10.1128/mBio.00671-17>
- Trubitsyn D., Geurink C., Pikuta E., Lefèvre C.T., McShan W.M., Gillaspay A.F., Bazylnski D. Draft genome sequence of the obligately alkaliphilic sulfate-reducing bacterium *Desulfonatronum thiodismutans* strain MLF1 // *Genome Announc.* 2014. V. 2(4): e00741-14. <https://doi.org/10.1128/genomeA.00741-14>
- Venceslau S.S., Stockdreher Y., Dahl C., Pereira I.A.C. The “bacterial heterodisulfide” DsrC is a key protein in dissimilatory sulfur metabolism // *Biochim. Biophys. Acta*. 2014. V. 1837. P. 1148–1164.
- Warthmann R., Vasconcelos C., Sass H., McKenzie J.A. *Desulfovibrio brasiliensis* sp. nov., a moderate halophilic sulfate-reducing bacterium from Lagoa Vermelha (Brazil) mediating dolomite formation // *Extremophiles*. 2005. V. 9. P. 255–261.
- Wacey D., Kilburn M. R., Saunders M., Cliff J., Brasier M.D. Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia // *Nat. Geosci.* 2011. V. 4. P. 698–702.
- Wasmund K., Mußmann M., Loy A. The life sulfuric: microbial ecology of sulfur cycling in marine sediments // *Environ. Microbiol. Rep.* 2017. V. 9. P. 323–344.
- Wegener G., Krukenberg V., Ruff S.E., Kellermann M.Y., Knittel K. Metabolic capabilities of microorganisms involved in and associated with the anaerobic oxidation of methane. // *Front. Microbiol.* 2016. V. 7:46. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00046>
- Widdel F., Pfennig N. Studies on dissimilatory sulfate-reducing bacteria that decompose fatty acids. 11. Incomplete oxidation of propionate by *Desulfobulbus propionicus* gen. nov., sp. nov. // *Arch. Microbiol.* 1982. V. 131. P. 360–365.

## Diversity of Sulfur-Disproportionating Microorganisms

A. I. Slobodkin<sup>1</sup>,\* and G. B. Slobodkina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Winogradsky Institute of Microbiology, Research Center for Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

\*e-mail: aslobodkin@hotmail.com

Received March 27, 2019; revised April 11, 2019; accepted April 29, 2019

**Abstract**—Microorganisms disproportionating inorganic sulfur compounds are involved in biogeochemical cycles of elements in the modern biosphere. Sulfur-disproportionating prokaryotes are represented by 30 species of the *Bacteria* domain and belong to the phyla *Proteobacteria*, *Thermodesulfobacteria*, and *Firmicutes*. Most of the sulfur-disproportionating bacteria belong to four orders of the class *Deltaproteobacteria*. The microorganisms responsible for dismutation of sulfur compounds inhabit freshwater and shallow marine sediments, hypersaline and soda lakes, anthropogenic environments, and various natural thermal ecosystems. Most sulfur-disproportionating organisms are able to use other processes for growth, primarily dissimilatory sulfate reduction. Ability to grow autotrophically was shown for 17 sulfur-disproportionating strains from different phylogenetic groups. The biochemical mechanisms involved in disproportionation of sulfur com-

pounds remain uncertain, which hinders the application of the current omics techniques. Comparative analysis of available complete genomes of the microorganisms capable of elemental sulfur disproportionation is provided. The presence of the complete set of the dissimilatory sulfate reduction genes was found not to be necessary for  $S^0$  disproportionation. This process does not require dissimilatory sulfite reductase (Dsr) и and adenylyl-sulfate reductase (Apr). Sulfur relay proteins and the elemental sulfur- and/or polysulfides-reducing enzymes are important in sulfur disproportionation, but different microorganisms probably employ different-sulfur transferases and polysulfide reductases in these processes.

**Keywords:** disproportionation, sulfur compounds, elemental sulfur, sulfate reduction, autotrophic microorganisms, thermophilic microorganisms, microbial diversity