

МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ *SULFOBACILLUS THERMOTOLERANS*: ПУТИ АССИМИЛЯЦИИ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА И ВОЗМОЖНОСТЬ ЛИТОТРОФНОГО РОСТА В ПРИСУТСТВИИ МОЛЕКУЛЯРНОГО ВОДОРОДА

© 2019 г. А. Е. Панюшкина*

Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва, 119071 Россия

*e-mail: zhuravleva-inmi@mail.ru

Поступила в редакцию 26.06.2019 г.

После доработки 15.07.2019 г.

Принята к публикации 29.07.2019 г.

Бактерия *Sulfobacillus thermotolerans* доминирует в сообществах ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов и представляет практическую значимость для биотехнологий переработки сульфидного сырья. Впервые показано, что геном вида *S. thermotolerans* кодирует хинон-связывающую [Ni-Fe]-гидрогеназу и обладает потенциальной возможностью литотрофного роста в присутствии молекулярного водорода. Компоненты путей ассимиляции соединений азота у *S. thermotolerans*, вероятно, включают две ассимиляционные нитратредуктазы, а NO-диоксигеназа и нитронатмонооксигеназы выполняют функцию обезвреживания токсичных для клеток окиси азота и нитросоединений. Изучение путей ассимиляции и детоксикации соединений азота, а также альтернативных акцепторов и доноров электронов у сульфобацилл способствует лучшему пониманию взаимодействий внутри сообществ ацидофильных хемолитотрофов в природных местообитаниях и промышленных процессах.

Ключевые слова: бактерии рода *Sulfobacillus*, *Sulfobacillus thermotolerans*, гидрогеназы, ассимиляция соединений азота

DOI: 10.1134/S0026365619060132

Ацидофильные хемолитотрофные микроорганизмы (АХМ) обнаруживают в месторождениях сульфидных руд, дренажных водах, термальных источниках и других местообитаниях (Кондратьева и соавт., 2012). Благодаря способности к окислению Fe^{2+} , S^0/S^{2-} и MeS, АХМ играют ключевую роль в круговороте серы и железа и представляют практическую значимость для биотехнологий переработки сульфидного сырья, содержащего цветные и благородные металлы (Brierley, Brierley, 2013). Род *Sulfobacillus* представлен грамположительными факультативно хемолитоавтотрофными бактериями с оптимальным миксотрофным типом питания. Сульфобациллы доминируют в составе сообществ АХМ в природных и техногенных местообитаниях, а также в процессах биовыщелачивания сульфидных руд и их концентратов (Кондратьева и соавт., 2012). Бактерии рода *Sulfobacillus* окисляют все перечисленные выше субстраты, а также используют органические соединения в качестве источника энергии при субстратном и окислительном фосфорилировании (Каравайко и соавт., 2001; Журавлева и соавт., 2009). Сульфобациллы являются факультативными анаэробами, способными к “железному

дыханию” (восстановлению Fe^{3+} в Fe^{2+} в ЭТЦ с получением энергии) (Bridge, Johnson, 1998; Johnson et al., 2008; Цаплина и соавт., 2010). У *S. thermosulfidooxidans*, *S. acidophilus* и *S. benefaciens* была обнаружена способность к аэробному и анаэробному окислению молекулярного водорода, сопряженному с железоредукцией (Hedrich, Johnson, 2013), а также к ассимиляционной и диссимиляционной нитратредукции (Justice et al., 2014; Zhang et al., 2017).

В отличие от умеренных термофилов, термотолерантная бактерия *S. thermotolerans* исследована недостаточно, в то время как именно этот вид преобладает в сообществах АХМ в биотехнологических процессах при 35–45°C и эффективно выщелачивает/окисляет сульфидные минералы (Dopson, Lindström, 2004; Bogdanova et al., 2006; Tan et al., 2008; Цаплина и соавт., 2008; Булаев и соавт., 2012; Панюшкина и соавт., 2014, 2018; Булаев et al., 2017). Ранее нами было показано, что при снижении концентрации O_2 в среде культивирования и в условиях гипоксии *S. thermotolerans* переключается на использование альтернативного кислороду акцептора электронов Fe^{3+} . При этом

органические субстраты или тетратионат служат донорами электронов (Цаплина и соавт., 2010). Такие условия могут формироваться в природных местообитаниях и в промышленных процессах (например, в процессе чанового или кучного биовыщелачивания). В условиях непостоянной концентрации кислорода необходима быстрая перестройка метаболических путей микроорганизмов: переключение на альтернативные акцепторы электронов и эффективное использование доступных источников энергии.

Объект настоящей работы – типовой штамм *S. thermotolerans* Kг1^T (ВКМ В-2339^T = DSM 17362^T). Вид *S. thermotolerans* отличается чрезвычайно гибким углеродным и энергетическим метаболизмом, а также устойчив к высокому содержанию ионов тяжелых металлов и другим неблагоприятным факторам окружающей среды (Цаплина и соавт., 2008, 2010; Panyushkina et al., 2019). К настоящему времени был опубликован и аннотирован первый и пока единственный геном вида *S. thermotolerans*, штамм Kг1 (номер в GenBank CP019454, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/CP019454.1?report=genbank>) (Panyushkina et al., 2019). С целью идентификации гидрогеназ, ответственных за литотрофный рост на H₂, а также компонентов путей ассимиляции соединений азота был проанализирован геном этого штамма с использованием инструментов веб-ресурсов NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) и KOALA (KEGG Orthology and Links Annotation) (Kanehisa et al., 2016) и проведено его сравнение с геномами других штаммов сульфобацилл, доступных в базах NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=Sulfobacillus>). Выравнивание и филогенетический анализ белков проводили с использованием алгоритма NCBI BlastP (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) и программного пакета MEGA7 (Kumar et al., 2016). При построении филогенетического дерева использовали метод neighbor-joining с “bootstrap-анализом” (1000 альтернативных деревьев). Для расчета эволюционных расстояний применяли метод Poisson (Zuckerandl, Pauling, 1965).

В результате проведенного исследования впервые было показано, что геном вида *S. thermotolerans* кодирует хинон-связывающую [Ni-Fe]-гидрогеназу первой группы, функционирование которой сопряжено с использованием H₂ в качестве источника энергии. В местообитаниях с низкими значениями pH молекулярный водород образуется в результате кислотного растворения металлов (например, в местах добычи сульфидных руд) и некоторых минералов и, следовательно, является потенциально доступным донором электронов для ацидофилов (Hedrich, Johnson, 2013). У штамма *S. thermotolerans* Kг1 был впервые идентифицирован генный кластер (16 генов), участвующий в окислении молекулярного водорода (табл. 1).

Окисление H₂ [Ni-Fe]-гидрогеназой связано с пулом хинонов дыхательной цепи через цитохромную субъединицу *b*-типа (Vignais, Billoud, 2007), обнаруженную у штамма Kг1 в том же кластере генов (табл. 1). [Ni-Fe]-гидрогеназа (группа 1) была также идентифицирована у *S. acidophilus* ТРУ, *S. acidophilus* 10332, *S. thermosulfidooxidans* ST и *S. thermosulfidooxidans* AMDSBA5 (Justice et al., 2014). В отличие от *S. thermotolerans* Kг1, геномы других представителей рода *Sulfobacillus* содержали по крайней мере еще одну [Ni-Fe]-гидрогеназу II, IV или V групп (Justice et al., 2014).

Изучение путей ассимиляции соединений азота показало, что геном *S. thermotolerans* Kг1 кодирует две нитратредуктазы, участвующие в ассимиляционном процессе (табл. 1). Геномы *S. thermosulfidooxidans* ST и *S. benefaciens* AMDSBA1 также кодировали ассимиляционные нитратредуктазы, а геномы штаммов *S. acidophilus* – медьсодержащие NO-образующие нитритредуктазы; штамм *S. acidophilus* AMDSBA3 содержал оперон *NarGHJI*, ответственный за диссимиляционную нитратредукцию (Justice et al., 2014). Геном штамма Kг1 содержит гены, кодирующие уреазу, которая катализирует реакцию гидролиза мочевины с образованием аммиака, а также глутаматдегидрогеназу, глутаминсинтетазу и глутаматсинтазу, участвующие в ассимиляции NH₄⁺ (табл. 1). Кроме того, у *S. thermotolerans* Kг1 обнаружен ген, кодирующий NO-диоксигеназу, аннотированную ранее лишь у одного штамма сульфобацилл – *S. thermosulfidooxidans* AMDSBA2 (Justice et al., 2014). Фермент NO-диоксигеназа окисляет *NO до NO₃⁻, участвуя в механизме обезвреживания токсичной для клеток окиси азота (Gardner, 2005).

Интересно, что в настоящей работе у сульфобацилл были впервые идентифицированы гены, кодирующие нитратмонооксигеназы (НМО, КФ 1.13.12.16). НМО (ранее 2-нитропропандиоксигеназа, КФ 1.13.11.32) катализируют ФМН-зависимое окисление первичных и вторичных нитроалканов до альдегидов/кетонов и нитрита (Gadda, Francis, 2010). У *S. thermotolerans* Kг1 были обнаружены два фермента НМО. Сравнение с геномами других сульфобацилл показало, что отдельные штаммы вида *S. thermosulfidooxidans* также содержали гомологи одного из ферментов НМО штамма Kг1 (BXT84_12200) (50–52% идентичности по аминокислотным последовательностям), которые оказались уникальными для этих двух видов среди всех известных представителей рода *Sulfobacillus*. Сравнение аминокислотных последовательностей НМО *S. thermotolerans* (BXT84_12200) и *S. thermosulfidooxidans* показал, что они образуют два подкластера в отдельном кластере на филогенетическом дереве (рис. 1). Ближайшими гомологами НМО этих двух видов сульфобацилл оказались белки почвенных бактерий *Ktedonobacter* spp. (идентич-

Таблица 1. Компоненты путей ассимиляции соединений азота и окисления молекулярного водорода у *S. thermotolerans* Krl

Ген	КО	Белок, а. к.	Гомолог
Гидрогеназы			
VXT84_13725	K04652	214	НурВ; белок, встраивающий Ni в гидрогеназу
VXT84_13730	K04651	118	НурА/НурF; встраивает Ni в гидрогеназу
VXT84_13735	—	252	Гипотетический белок
VXT84_13740	K02573	194	НурG; 4Fe-4S ферредоксин-подобный белок
VXT84_13745	K04653	80	НурС; экспрессия/формирование гидрогеназы
VXT84_13750	K03605	198	НурD; протеаза, необходимая для созревания гидрогеназы; КФ 3.4.23.-
VXT84_13755	K03620	230	НурС; [Ni-Fe]-гидрогеназа, цитохром <i>b</i> -типа (субъединица)
VXT84_13760	K05922	564	НурВ; большая субъединица [Ni-Fe]-гидрогеназы [КФ 1.12.5.1]
VXT84_13765	K05927	425	НурА; малая субъединица [Ni-Fe]-гидрогеназы [КФ 1.12.5.1]
VXT84_13770	—	257	Гипотетический белок
VXT84_13775	K03116	63	TatA; sec-независимый транслоцирующий белок
VXT84_13780	K04655	344	НурЕ; экспрессия/формирование гидрогеназы
VXT84_13785	K04654	381	НурD; экспрессия/формирование гидрогеназы
VXT84_13790	—	93	Гипотетический белок
VXT84_13795	K04653	98	НурС; экспрессия/формирование гидрогеназы
VXT84_13800	K04656	776	НурF; белок для созревания гидрогеназы
Ассимиляция соединений азота			
VXT84_10235	K00260	417	GudB; глутаматдегидрогеназа [КФ 1.4.1.2]
VXT84_04400	K01915	490	GlnA; глутаминсинтаза [КФ 6.3.1.2]
VXT84_12035	K00265	1424	GltB; глутаматсинтаза (НАД(Ф)Н) [КФ 1.4.1.13 1.4.1.14]
VXT84_13865	K03190	280	UreD; уреазы-специфичный акцессорный белок
VXT84_13870	K03189	208	UreG; уреазы-специфичный акцессорный белок
VXT84_13875	K03188	230	UreF; уреазы-специфичный акцессорный белок
VXT84_13880	K03187	154	UreE; уреазы-специфичный акцессорный белок
VXT84_13885	K01428	571	UreC; α -субъединица уреазы [КФ 3.5.1.5]
VXT84_13890	K01429	124	UreB; β -субъединица уреазы [КФ 3.5.1.5]
VXT84_13895	K01430	107	UreA; γ -субъединица уреазы [КФ 3.5.1.5]
VXT84_12200	K00459	318	Ncd2; нитронатмонооксигеназа [КФ 1.13.12.16]
VXT84_14530	K00459	320	Нитронатмонооксигеназа [КФ 1.13.12.16]
VXT84_10745	K05916	405	Hmp; NO-диоксигеназа [КФ 1.14.12.17]
VXT84_08075	—	488	Нитратредуктаза
VXT84_09455	—	489	Нитратредуктаза

Примечание. КО – KEGG Orthology; а. к. – длина аминокислотной последовательности.

ность на 47–48%). Второй фермент штамма Krl, также аннотированный как НМО (VXT84_14530), образует отдельную ветвь в кластере белков, принадлежащих штаммам видов *S. thermosulfidooxidans*, *S. benefaciens* и *S. acidophilus* (64–68% идентичности), а также бактериям других таксонов (*Alicyclobacillus* spp., *Thermoaerobacter subterraneus* и др.; 58–62% сходства). Поскольку НМО были

обнаружены у всех видов рода *Sulfo**bacillus*, вероятно, этот признак является у них консервативным. Можно предположить, что гены, кодирующие данные ферменты, могли обеспечивать конкурентное преимущество сульфобацилл в микробных сообществах в специфических условиях. Ранее НМО была идентифицирована еще у одного члена сообществ АХМ – грамтрицатель-

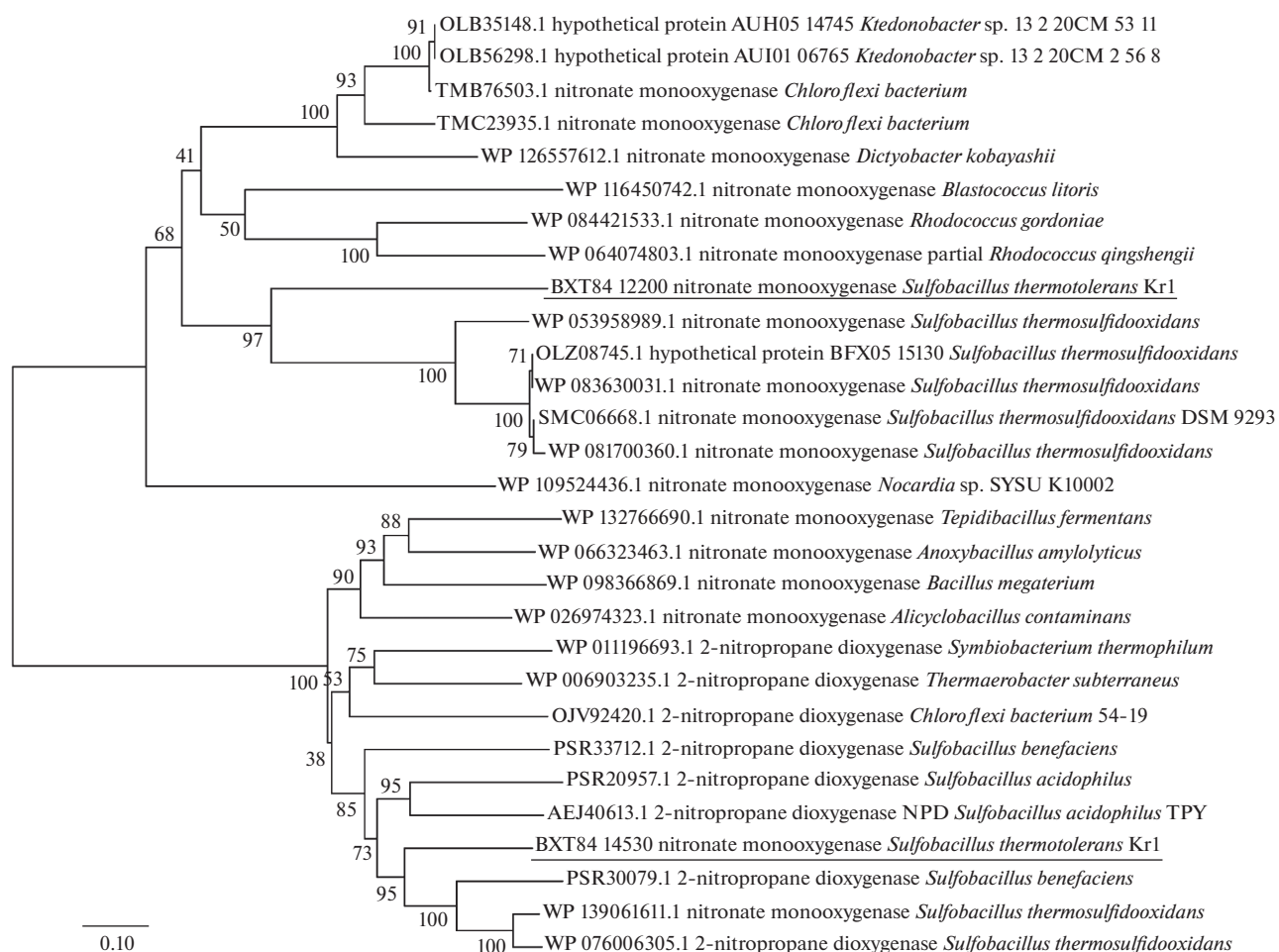


Рис. 1. Филогенетическое дерево, показывающее положение нитронатмонооксигеназ *S. thermotolerans* Krl1 и других сульфобацилл. Дендрограмма построена с помощью программного пакета MEGA7 (Kumar et al., 2006) и алгоритма neighbor-joining. Масштаб показывает эволюционное расстояние, соответствующее 10 заменам на каждые 100 аминокислотных остатков. Цифрами показана статистическая достоверность ветвления 1000 альтернативных деревьев, определенная с помощью “bootstrap”-анализа. Эволюционные расстояния рассчитывали с помощью метода Poisson (Zuckerkanndl, Pauling, 1965). Всего в анализе использовали 29 аминокислотных последовательностей (286 позиций).

ной бактерии *Acidithiobacillus ferrooxidans* (Lin et al., 2015). В целом физиологическая и экологическая роль НМО в клетках микроорганизмов к настоящему времени остается неясной. Предполагается, что основная функция НМО – защитная в ответ на повышение концентрации токсичных нитросоединений в клетке (Francis et al., 2013). Природные нитроалканы (например, высококотоксичное соединение 3-нитропропионат) были обнаружены в некоторых растениях, грибах и бактериях; они могут обладать сигнальными и антибактериальными свойствами (Pargy et al., 2011). Дальнейшее изучение этого фермента и других компонентов путей ассимиляции и детоксикации соединений азота у сульфобацилл и ацидофильных хемолитотрофов в целом, а также альтернативных акцепторов и доноров электронов будет

способствовать более глубокому пониманию взаимодействий внутри сообществ этой уникальной группы микроорганизмов в природных местобитаниях и промышленных процессах.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булаев А.Г., Пивоварова Т.А., Меламуд В.С., Бумажкин Б.К., Патутина Е.О., Колганова Т.В., Кузнецов Б.Б., Кондратьева Т.Ф. Изменение видового состава термотолерантного сообщества ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов при переключении на окисление нового энергетического субстрата // Микробиология. 2012. Т. 81. № 4. С. 428–433.
- Bulaev A.G., Pivovarova T.A., Melamud V.S., Bumazhkin B.K., Patutina E.O., Kolganova T.V., Kuznetsov B.B., Kondrat'eva T.F. Changes in the species composition of a thermotolerant community of acidophilic chemolithotrophic microorganisms upon switching to the oxidation of a new energy substrate // Microbiology (Moscow). 2012. V. 81. P. 391–396.
- Журавлева А.Е., Исмаилов А.Д., Цаплина И.А. Доноры электронов при окислительном фосфорилировании у бактерий рода *Sulfobacillus* // Микробиология. 2009. Т. 78. № 6. С. 853–856.
- Zhuravleva A.E., Ismailov A.D., Tsaplina I.A. Electron donors at oxidative phosphorylation in bacteria of the genus *Sulfobacillus* // Microbiology (Moscow). 2009. V. 78. P. 811–814.
- Каравайко Г.И., Красильникова Е.Н., Цаплина И.А., Богданова Т.И., Захарчук Л.М. Рост и углеводный метаболизм сульфобацилл // Микробиология. 2001. Т. 70. № 3. С. 293–299.
- Karavaiko G.I., Krasil'nikova E.N., Tsaplina I.A., Zakharchuk L.M. Growth and carbohydrate metabolism of sulfobacilli // Microbiology (Moscow). 2001. V. 70. P. 245–250.
- Кондратьева Т.Ф., Пивоварова Т.А., Цаплина И.А., Фомченко Н.В., Журавлева А.Е., Муравьев М.И., Меламуд В.С., Булаев А.Г. Разнообразие сообществ ацидофильных хемолитотрофных микроорганизмов в природных и техногенных экосистемах // Микробиология. 2012. Т. 81. № 1. С. 3–27.
- Kondrat'eva N.F., Pivovarova T.A., Tsaplina I.A., Fomchenko N.V., Murav'ev M.I., Melamud V.S., Bulaev A.G. Diversity of the communities of acidophilic chemolithotrophic microorganisms in natural and technogenic ecosystems // Microbiology (Moscow). 2012. V. 81. P. 1–24.
- Панюшкина А.Е., Цаплина И.А., Григорьева Н.В., Кондратьева Т.Ф. Термоацидофильное сообщество микроорганизмов, окисляющих золотосодержащий флотоконцентрат пиритно-арсенипиритной руды // Микробиология. 2014. Т. 83. № 5. С. 552–564.
- Panyushkina A.E., Tsaplina I.A., Grigor'eva N.V., Kondrat'eva T.F. Thermoacidophilic microbial community oxidizing the gold-bearing flotation concentrate of a pyrite-arsenopyrite ore // Microbiology (Moscow). 2014. V. 83. P. 539–549.
- Панюшкина А.Е., Цаплина И.А., Кондратьева Т.Ф., Белый А.В., Булаев А.Г. Физиологические и морфологические особенности ацидофильных бактерий *Leptospirillum ferriphilum* и *Acidithiobacillus thiooxidans* – членов хемолитотрофной ассоциации микроорганизмов // Микробиология. 2018. Т. 87. № 3. С. 252–265.
- Panyushkina A.E., Tsaplina I.A., Kondrat'eva T.F., Belyi A.V., Bulaev A.G. Physiological and morphological characteristics of acidophilic bacteria *Leptospirillum ferriphilum* and *Acidithiobacillus thiooxidans*, members of the chemolithotrophic microbial consortium // Microbiology (Moscow). 2018. V. 87. P. 326–338.
- Цаплина И.А., Красильникова Е.Н., Журавлева А.Е., Егорова М.А., Захарчук Л.М., Сузина Н.Е., Дуда В.И., Богданова Т.И., Стадничук И.Н., Кондратьева Т.Ф. Сравнительные аспекты фенотипических свойств *Sulfobacillus thermotolerans* // Микробиология. 2008. Т. 77. № 6. С. 742–751.
- Tsaplina I.A., Zhuravleva A.E., Bogdanova T.I., Kondrat'eva T.F., Krasil'nikova E.N., Egorova M.A., Zakharchuk L.M., Suzina N.E., Duda V.I., Stadnichuk I.N. Phenotypic properties of *Sulfobacillus thermotolerans*: Comparative aspects // Microbiology (Moscow). 2008. V. 77. P. 654–664.
- Цаплина И.А., Журавлева А.Е., Егорова М.А., Богданова Т.И., Красильникова Е.Н., Захарчук Л.М., Кондратьева Т.Ф. Ответные реакции бактерий рода *Sulfobacillus* на кислородную лимитацию // Микробиология. 2010. Т. 79. № 1. С. 16–27.
- Tsaplina I.A., Zhuravleva A.E., Egorova M.A., Bogdanova T.I., Krasil'nikova E.N., Zakharchuk L.M., Kondrat'eva T.F. Response to oxygen limitation in bacteria of the genus *Sulfobacillus* // Microbiology (Moscow). 2010. V. 79. P. 13–22.
- Bogdanova T.I., Tsaplina I.A., Kondrat'eva T.F., Duda V.I., Suzina N.E., Melamud V.S., Tourova T.P., Karavaiko G.I. *Sulfobacillus thermotolerans* sp. nov., a thermotolerant, chemolithotrophic bacterium // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2006. V. 56. P. 1039–1042.
- Bridge T.A.M., Johnson D.B. Reduction of soluble iron and reductive dissolution of ferric iron-containing minerals by moderately thermophilic iron-oxidizing bacteria // Appl. Environ. Microbiol. 1998. V. 64. P. 2181–2186.
- Brierley C.L., Brierley J.A. Progress in bioleaching: part B: applications of microbial processes by the minerals industries // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2013. V. 97. P. 7543–7552.
- Bulaev A., Belyi A., Panyushkina A., Solopova N., Pivovarova T. Microbial population of industrial biooxidation reactors // Solid State Phenomena. 2017. V. 262. P. 48–52.
- Dopson M., Lindström E.B. Analysis of community composition during moderately thermophilic bioleaching of pyrite, arsenical pyrite, and chalcopyrite // Microb. Ecol. 2004. V. 48. P. 19–28.
- Francis K., Smitherman C., Nishino S.F., Spain J.C., Gadda G. The biochemistry of the metabolic poison propionate 3-nitronate and its conjugate acid, 3-nitropropionate // IUBMB Life. 2013. V. 65. P. 759–768.
- Gadda G., Francis K. Nitronate monooxygenase, a model for anionic flavin semiquinone intermediates in oxidative catalysis // Arch. Biochem. Biophys. 2010. V. 493. P. 53–61.
- Gardner P.R. Nitric oxide dioxygenase function and mechanism of flavohemoglobin, hemoglobin, myoglobin and their associated reductases // J. Inorg. Biochem. 2005. V. 99. P. 247–266.
- Hedrich S., Johnson D.B. Aerobic and anaerobic oxidation of hydrogen by acidophilic bacteria // FEMS Microbiol. Lett. 2013. V. 349. P. 40–45.
- Johnson D.B., Joulain C., d'Hugues P., Hallberg K.B. *Sulfobacillus benefaciens* sp. nov., an acidophilic facultative an-

- aerobic *Firmicute* isolated from mineral bioleaching operations // *Extremophiles*. 2008. V. 12. P. 789–798.
- Justice N.B., Norman A., Brown C.T., Singh A., Thomas B.C., Banfield J.F. Comparison of environmental and isolate *Sulfobacillus* genomes reveals diverse carbon, sulfur, nitrogen, and hydrogen metabolisms // *BMC Genomics*. 2014. V. 15. P. 1107.
https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-1107
- Kanehisa M., Sato Y., Kawashima M., Furumichi M., Tanabe M. KEGG as a reference resource for gene and protein annotation // *Nucleic Acids Res.* 2016. V. 44. № D1. P. D457–D462.
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // *Mol. Biol. Evol.* 2016. V. 33. № 7. P. 1870–1874.
- Lin K.-H., Liao B.-Y., Chang H.-W., Huang S.-W., Chang T.-Y., Yang C.-Y., Wang Y.-B., Lin Y.-T. K., Wu Y.-W., Tang S.-L., Yu H.-T. Metabolic characteristics of dominant microbes and key rare species from an acidic hot spring in Taiwan revealed by metagenomics // *BMC Genomics*. 2015. V. 16. P. 1029.
https://doi.org/10.1186/s12864-015-2230-9
- Panyushkina A.E., Babenko V.V., Nikitina A.S., Selezneva O.V., Tsaplina I.A., Letarova M.A., Kostryukova E.S., Letarov A.V. *Sulfobacillus thermotolerans*: new insights into resistance and metabolic capacities of acidophilic chemolithotrophs // *Scientific Reports*. 2019. In press.
- Parry R., Nishino S., Spain J. Naturally-occurring nitro compounds // *Nat. Prod. Rep.* 2011. V. 28. P. 152–167.
- Tan G.L., Shu W.S., Hallberg K.B., Li F., Lan C.Y., Zhou W.H., Huang L.N. Culturable and molecular phylogenetic diversity of microorganisms in an open-dumped, extremely acidic Pb/Zn mine tailings // *Extremophiles*. 2008. V. 12. P. 657–664.
- Vignais P.M., Billoud B. Occurrence, classification, and biological function of hydrogenases: an overview // *Chem. Rev.* 2007. V. 107. P. 4206–4272.
- Zhang X., Liu X., Liang Y., Guo X., Xiao Y., Ma L., Miao B., Liu H., Peng D., Huang W., Zhang Y., Yin H. Adaptive evolution of extreme acidophile *Sulfobacillus thermosulfidooxidans* potentially driven by horizontal gene transfer and gene loss // *Appl. Environ. Microbiol.* 2017. V. 83. P. e03098-16.
https://doi.org/10.1128/AEM.03098-16
- Zuckerlandl E., Pauling L. Evolutionary divergence and convergence in proteins // *Evolving Genes and Proteins* / Eds. Bryson V., Vogel H.J. New York: Academic Press, 1965. P. 97–166.

Metabolic Potential of *Sulfobacillus thermotolerans*: Pathways for Assimilation of Nitrogen Compounds and the Possibility of Lithotrophic Growth in the Presence of Molecular Hydrogen

A. E. Panyushkina^{1, *}

¹Winogradsky Institute of Microbiology, Research Center of Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: zhuravleva-inmi@mail.ru

Received June 26, 2019; revised July 15, 2019; accepted July 29, 2019

Abstract—*Sulfobacillus thermotolerans* predominates in communities of acidophilic chemolithotrophic microorganisms and is of practical importance to biotechnologies for sulfide minerals processing. This is the first report on the presence of the genes encoding a quinone-binding [Fe-Ni] hydrogenase in *S. thermotolerans* genome; this microorganism is therefore potentially capable of lithotrophic growth in the presence of molecular hydrogen. Components of the pathways for nitrogen compounds assimilation by *S. thermotolerans* probably include two assimilatory nitrate reductases, while NO dioxygenase and nitronate monooxygenases are probably involved in detoxication of nitric oxide and nitrocompounds. Research on the pathways of assimilation and detoxication of nitrogen compounds, as well as on alternative electron donors and acceptors in sulfobacilli will improve our understanding of the interactions within acidophilic chemolithotrophic communities in nature and industry.

Keywords: *Sulfobacillus* species, *Sulfobacillus thermotolerans*, hydrogenases, assimilation of nitrogen compounds