



Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.
Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologiâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.
2013. 21(1)

ISSN 2310-0842

www.ecology.dp.ua

УДК 579.266.4

Вплив ферум (III) цитрату на АТФ-гідролази *Desulfuromonas acetoxidans* IMB B-7384

О.Д. Масловська, С.О. Гнатуш

Львівський національний університет імені Івана Франка, Львів, Україна

Досліджено вплив різних концентрацій ферум (III) цитрату на АТФ-гідролази *Desulfuromonas acetoxidans* IMB B-7384 протягом чотирьох діб культивування. Показано, що питома АТФ-гідролазна активність *D. acetoxidans* IMB B-7384 змінюється залежно від тривалості культивування та концентрації солі металу. Внесення ферум (III) цитрату у відносно низьких концентраціях (10–12 мМ) спричиняє зростання питомої АТФ-гідролазної активності клітин *D. acetoxidans* IMB B-7384 порівняно з контролем. Зі збільшенням концентрації солі металу питома АТФ-гідролазна активність *D. acetoxidans* IMB B-7384 інгібується. Зі збільшенням тривалості культивування питома АТФ-гідролазна активність знижується. Внесення ферум (III) цитрату у середовище культивування спричиняє зростання Na^+ , K^+ -АТФ-азної активності одночасно з інгібуванням активності Mg^{2+} -АТФ-гідролази протягом чотирьох діб культивування. Зміни активності АТФ-гідролаз можуть бути індикатором стресорного впливу, наприклад, токсичності важких металів.

Ключові слова: АТФ-гідролаза; ферум (III) цитрат; *Desulfuromonas acetoxidans* IMB B-7384

The influence of ferric (III) citrate on ATP-hydrolases of *Desulfuromonas acetoxidans* IMV B-7384

O. Maslovska, S. Hnatush

Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine

Desulfuromonas acetoxidans obtains energy for growth by the anaerobic oxidation of organic compounds with the carbon dioxide formation. It was found that ferrum and manganese are used as terminal electron acceptors in the processes of anaerobic respiration, such as dissimilative Fe^{3+} - and Mn^{4+} -reduction, carried out by these bacteria (Lovely, 1991). *D. acetoxidans* IMV B-7384 can be used as anode biocatalyst in microbial fuel cell with high electron recovery through acetate oxidation to the electric current as a result of electron transfer to the anode or 3d-type transition metals, such as ferrum and manganese, in the process of their reduction. Investigation of biochemical changes of *D. acetoxidans* IMV B-7384 under the influence of Fe (III) compounds is important for optimization of the process of bacterial electricity generation. ATP-hydrolase is located in cytoplasmic membrane, and its subunits are exposed to both the cytoplasm and the external environment. Therefore, the changes of that enzyme activity can be used as an indicator of various stress exposure. Presence of ferric iron ions in the bacterial growth medium could catalyze generation of organic reactive oxygen species, such as peroxy (ROO-) and alkoxy (RO-) radicals. Lipid peroxidation is one of the main reasons of cell damage and it's following death under the influence of reactive oxygen metabolites. It is known that lipid peroxidation and membrane transport processes are somehow interrelated, but mechanisms of such interaction are still unidentified. In our previous research we have shown the influence of ferric (III) citrate on the intensity of lipid peroxidation of *D. acetoxidans* IMV B-7384. Significant increase of the content of lipid peroxidation products (lipid hydroperoxides, conjugated dienes and malondialdehyde) in bacterial cells has been observed under the addition of ferric (III) citrate into the cultural medium. The increase of the concentration of lipid peroxidation products in bacterial cells confirms free radical mechanism of oxidation of polyunsaturated fatty acids. Thus, for fulfilling complete analyses of cell response against oxidative stress it was reasonable to investigate the influence of ferric (III) cit-

Львівський національний університет імені Івана Франка, пр. Червоної Калини, 121/39, Львів, 79049, Україна.
Тел.: +38-098-861-60-98. E-mail: sosnovska.olga@yandex.ua

Ivan Franko National University of Lviv, Chervona Kalyna str. 121, of. 39, Lviv 79049, Ukraine.
Tel.: +380988616098. E-mail: Sosnovska.olga@yandex.ua

© О.Д. Масловська, С.О. Гнатуш

rate on specific ATP-hydrolase activity, Na^+ , K^+ -ATP-hydrolase activity and Mg^{2+} -ATP-hydrolase activity of *D. acetoxidans* IMV B-7384. Bacteria were cultivated in the modified Postgate C medium during four days under the anaerobic conditions and temperature +27°C with addition from 10 to 20 mM of ferric (III) citrate into the growth medium. Control samples didn't contain investigated metal salt. Chosen concentrations of metal salt caused inhibition of bacterial growth by 20–50%. Activities of ATP-hydrolases were investigated as described. It was shown, that specific ATP-hydrolase activity of *D. acetoxidans* IMV B-7384 is changing in dependence on duration of ferric (III) citrate exposure and concentration of the metal salt. Addition of the ferric (III) citrate in relatively low concentrations (10–12 mM) causes increasing of specific ATP-hydrolase activity of *D. acetoxidans* IMV B-7384 in comparison with control. Activity of investigated enzymes was inhibited under the increasing of metal salt concentration in bacterial growth medium. Increase of duration of *D. acetoxidans* IMV B-7384 cultivation causes decrease of ATP-hydrolase activity. Addition of ferric (III) citrate causes simultaneous increasing of Na^+ , K^+ -ATP-hydrolase activity and inhibition of Mg^{2+} -ATP-hydrolase activity during four days of bacterial cultivation.

Keywords: ATP-hydrolase activity; ferric (III) citrate; *Desulfuromonas acetoxidans* IMV B-7384

Вступ

Бактерії роду *Desulfuromonas*, подібно до інших бактерій, що відновлюють сірку, мають унікальний метаболізм. Вони використовують велику різноманітність органічних сполук для відновлення сірки до сульфиду. Бактерії *Desulfuromonas acetoxidans* одержують енергію при окисненні ацетату до діоксиду карбону за анаеробних умов (Gebhardt et al., 1985). Клітини *D. acetoxidans* швидко відновлюють розчинний Fe (III) за присутності ацетату, тоді як за його відсутності відновлення Fe (III) є незначним (Lovely, 1991). Етанол, пропанол, піруват і бутанол також є донорами електронів у процесі Fe (III)-редукції (Lovely, 1991; Barton, 2004; Lovely et al., 2004). Проблема дослідження взаємодії сірководновловальних бактерій із металами актуальна, оскільки використання цих мікроорганізмів, резистентних до високих концентрацій токсичних металів у навколишньому середовищі, дасть змогу нейтралізувати токсичність кінцевого продукту дисиміляційного відновлення сірки (гідроген сульфід) та іонів металів унаслідок їх часткового зв'язування з утворенням нерозчинних осадів. Бактерії *Desulfuromonas acetoxidans* IMV B-7384 також розглядають як високоефективний біокатализатор для мікробно-анодних паливних елементів, що забезпечують формування електричного струму при окисненні органічного карбону, внаслідок переміщення електронів при процесах відновлення перехідних металів 3d-типу, зокрема феруму та мангану (Zhang et al., 2006; Vasylyv et al., 2012). Дослідження змін біохімічних властивостей у клітинах *D. acetoxidans* IMV B-7384 за впливу сполук Fe (III), залежно від їх концентрації у середовищі, є важливим для оптимізації процесів екзоелектрогенезу.

Аденозинтрифосфатгідролаза (АТФ-гідролаза) – один із ключових ферментів енергетичного метаболізму клітини, завдяки якому відбувається формування різниці електрохімічних потенціалів на мембрані (Yoshimura et al., 1978; Hasan et al., 1979; Kuhlbrandt, 2004). Фермент локалізується у плазматичній мембрані таким чином, що його субодиниці експоновані як до цитоплазми, так і до зовнішнього середовища, тому його активність може бути використана як індикатор будь-якого стресорного впливу. Тобто чутливість мембранних ферментних систем можна використовувати, з одного боку, як індикатор токсичності стресора до певного виду мікроорганізмів, наприклад, токсичності важких металів, а з іншого – як критерій біологічного потенціалу резистентності мікроорганізмів. Тому мета даної роботи – охарактеризувати зміни питомої АТФ-гідролазної активності, Mg^{2+} -залежної АТФ-гідролазної активності та Na^+ , K^+ -АТФ-

гідролазної активності *D. acetoxidans* IMV B-7384 за впливу різних концентрацій ферум (III) цитрату залежно від тривалості культивування.

Матеріал і методи досліджень

Для досліджень використовували бактерії *Desulfuromonas acetoxidans* IMV B-7384, виділені з озера Яворівське, одержані в чистій культурі й ідентифіковані на кафедрі мікробіології Львівського національного університету імені Івана Франка. Бактерії вирощували на модифікованому середовищі Постгейта С. Донором і акцептором електронів був фумарат (42 мМ). Біомасу визначали фотометруванням (Vasylyv and Hnatysh, 2011). Для отримання мембранної фракції клітини руйнували ультразвуком і центрифугували за схемою, поданою нижче. Відмиті від культуральної рідини та ресуспендовані в буфері А (10 мМ трис- HCl , pH 7,4; 4 мМ $MgCl_2$; 1 мМ феназинметилсульфонілфторид; 1 мМ дитіотреїтол) клітини руйнували ультразвуком (дезінтегратор УЗДН – 1, 22 кГц, сила анодного струму 0,4–0,7 А, резонансні умови) 3,0–3,5 хв. Отриманий таким чином диспергат центрифугували 15–20 хв (6 000 об./хв). Осад (залишки клітин і фрагменти клітинних оболонок) відкидали, а надосадову рідину повторно центрифугували при 12–15 тис. об./хв при +4 °С 30 хв на центрифугу ЦР-2. Кількісно субклітинні препарати характеризували за наявністю в них білка, який визначали методом Лоурі (Lowry et al., 1951).

Визначення загальної АТФ-гідролазної активності проводили у стандартному середовищі інкубації (об'єм – 0,4 мл) такого складу: 5 мМ АТФ, 5 мМ $MgCl_2$, 50 мМ $NaCl$, 100 мМ KCl , 1 мМ етиленглікольтетраацетат (ЕГТА), 20 мМ трис- HCl , pH 7,4 та дигітонін 0,01%. Кількість білка мембранної фракції у пробі (у середньому) становила 25 мкг/мл, тривалість інкубації – 15 хв, температура – +27 °С. Контролем (на неферментативний гідроліз АТФ та вміст ендogenous фосфору) були проби, що за своїм складом відповідали стандартному середовищу інкубації, але містили мембранний препарат, АТФ-гідролазну активність якого попередньо інактивували 10% розчином трихлороцтової кислоти. АТФ-гідролазну реакцію ініціювали внесенням до середовища інкубації аліквоти (30 мкл) суспензії мембранного препарату, ферментативний процес гальмували додаванням до розчину 1 мл охолодженого до +8 °С 10% розчину трихлороцтової кислоти (Danilovich et al., 2004; Danilovich et al., 2007). Вміст неорганічного фосфору визначали за модифікованим методом Фіске – Суббароу (Fiske and Subbarow, 1925).

Mg^{2+} -залежну АТФ-азну активність обчислювали як різницю між загальною АТФ-азною активністю та контрольним показником. У разі використання стандартного середовища інкубації кальцієвий хелатор ЕГТА в концентрації 1 мМ, як відомо, надійно забезпечує зв'язування ендогенних іонів Ca^{2+} . Отже, за таких умов йдеться про визначення саме Ca^{2+} -незалежної Mg^{2+} -залежної АТФ-азної ферментативної активності (Danilovich et al., 2004).

Визначення активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази базується на здатності серцевого глікозиду убаїну інгібувати цей фермент (Danilovich et al., 2004). Для цього визначали активність мембранного препарату в інкубаційному середовищі без додавання убаїну та паралельно вимірювали АТФ-азну активність за присутності глікозиду (1 мМ). Na^+ , K^+ -АТФ-азну активність визначали як різницю величини активності у середовищі з убаїном і без нього.

Статистичне опрацювання результатів проводили з використанням критерію Стьюдента (Lakin, 1990).

Результати та їх обговорення

Функціональна необхідність феруму як чинника, що відіграє важливу роль в окисно-відновних процесах у ряді біохімічних реакцій, безперечна. Однак іони феруму можуть каталізувати вільнорадикальне перекисне окиснення ліпідів. Іони феруму у середовищі культивування бактерій стимулюють утворення пероксидних радикалів та органічних активних метаболітів, таких як пероксил (ROO^{\cdot}) та алкоксил (RO^{\cdot}) радикали (Papanikolaou and Pantopoulos, 2005). Однією з основних причин пошкодження та загибелі клітин унаслідок дії АМК вважають перекисне окиснення ліпідів. Перекисне окиснення ліпідів (ПОЛ) – частина метаболічних реакцій, які відбуваються у клітині; інтенсивність ПОЛ залежить від ненасиченості, в'язкості, гідрофобності ліпідів. Ці характеристики досить стаціонарні, контролюються системою антиоксидантного захисту, що включає ферментативні та неферментативні компоненти (Golovchak et al., 2012). Однак якщо генерація активних метаболітів кисню збільшується чи знижується потужність систем їх деградації або ці два процеси відбуваються одночасно, спричиняється оксидативний стрес. За цих умов відбувається підвищення стаціонарної концентрації АМК (Semchyshyn and Lushchak, 2004).

Беззаперечним є твердження про те, що процеси мембранного транспорту та процеси пероксидного окиснення ліпідів та білків певним чином взаємопов'язані, проте невстановленими залишаються механізми перебігу даних процесів (Zup, 2012). Нами досліджено вплив ферум (III) цитрату на інтенсивність перекисного окиснення ліпідів та показники системи антиоксидантного захисту клітин *D. acetoxidans* ІМВ В-7384 за впливу ферум (III) цитрату. За внесення солі металу в культуральне середовище спостерігали зростання вмісту гідропероксидів ліпідів, дієнових кон'югатів і малонового діальдегіду у клітинах *D. acetoxidans* ІМВ-В7384, що підтверджує вільнорадикальний механізм окиснення поліненасичених жирних кислот (Maslovska and Hnatysh, 2013). З огляду на вищезазначене доцільно дослідити зміни питомої АТФ-гідролазної активності, Mg^{2+} -залежної

АТФ-гідролазної активності та Na^+ , K^+ -АТФ-гідролазної активності *D. acetoxidans* ІМВ В-7384 за впливу ферум (III) цитрату.

Для дослідження впливу ферум (III) цитрату на активність АТФ-гідролаз *D. acetoxidans* ІМВ В-7384 у культуральне середовище вносили 10–20 мМ солі металу. У контроль солі металу не вносили. Ці концентрації ферум (III) цитрату спричиняють інгібування росту культури на 20–50%.

Питома АТФ-гідролазна активність *D. acetoxidans* ІМВ В-7384, вирощених без внесення ферум (III) цитрату, знижувалася зі збільшенням тривалості культивування (рис. 1). Так, на другу добу культивування питома АТФ-гідролазна активність становила $4,29 \pm 0,095$ мкмоль/хв/мг білка. На третю добу спостерігали зниження активності ферменту до $2,40 \pm 0,065$, а на четверту – $2,06 \pm 0,085$ мкмоль/хв/мг білка.

Внесення ферум (III) цитрату у концентрації 10 мМ на другу добу культивування зумовлювало незначне зниження питомої АТФ-гідролазної активності порівняно з контролем (рис. 1). На третю добу культивування за впливу цієї концентрації солі металу питома АТФ-гідролазна активність зростала в 1,5 раза порівняно з контролем. На четверту добу культивування спостерігали зниження активності ензиму порівняно з контролем в 1,3 раза. Подібні зміни питомої АТФ-гідролазної активності *D. acetoxidans* ІМВ В-7384 спостерігали і за внесення 12 мМ ферум (III) цитрату. Внесення 16 мМ ферум (III) цитрату у середовище культивування бактерій *D. acetoxidans* ІМВ В-7384 зумовлювало значне інгібування питомої АТФ-гідролазної активності порівняно з контролем. Вже на другу добу культивування питома активність ензиму знизилася в 2,5 раза. За збільшення тривалості культивування до чотирьох діб спостерігали інгібування АТФ-гідролазної активності утричі. Внесення 20 мМ ферум (III) цитрату на другу добу культивування зумовлювало зниження питомої АТФ-гідролазної активності *D. acetoxidans* ІМВ В-7384 в 1,8 раза порівняно з контролем. Однак на третю та четверту доби питома активність ферменту бактерій *D. acetoxidans* ІМВ В-7384, вирощених за впливу 20 мМ ферум (III) цитрату, практично не відрізнялася від контролю.

У роботі Danilovich et al. (2004) досліджено каталітичні властивості Ca^{2+} -незалежної Mg^{2+} -залежної АТФ-гідролази (Mg^{2+} -АТФ-гідролази) *Bacillus sp.* B4253. Авторами припущено, що азидчутлива компонента АТФ-гідролазної активності пов'язана з функціонуванням ланцюга транспортування електронів у бактеріальній мембрані і є АТФ-азою F_0F_1 типу, подібною до мітохондріальної H^+ -АТФ-ази. Азидрезистентній компоненті АТФ-гідролазної активності притаманна базальна Mg^{2+} -АТФ-азна активність, функцію якої у клітинах прокариотів не досліджено (Danilovich et al., 2004). У цій роботі нами досліджено вплив ферум (III) цитрату на сумарну активність Mg^{2+} -АТФ-гідролази *D. acetoxidans* ІМВ В-7384. Найвищу Mg^{2+} -АТФ-гідролазну активність *D. acetoxidans* ІМВ В-7384, вирощених без внесення ферум (III) цитрату в культуральне середовище, спостерігали на другу добу культивування. На третю та четверту доби культивування Mg^{2+} -АТФ-гідролазна активність знижувалася, порівняно з показником активності на другу добу культивування.

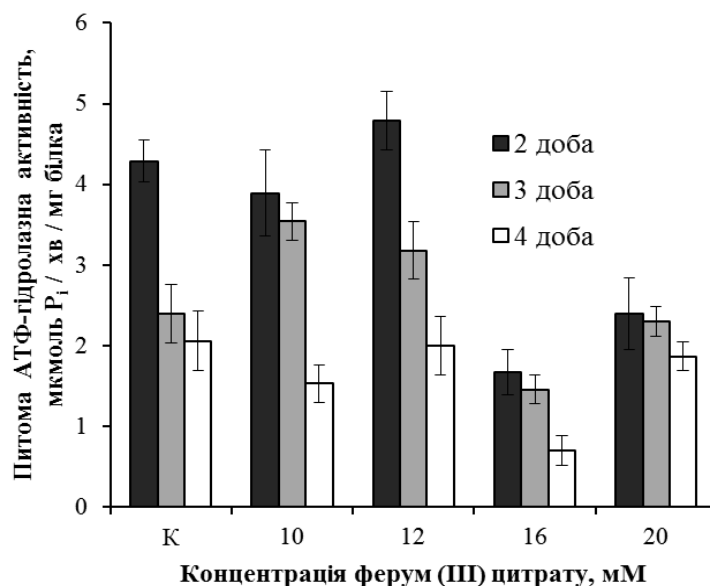


Рис. 1. Вплив ферум (II) цитрату на питому АТФ-гідролазну активність *D. acetoxidans* IMB V-7384

За впливу ферум (II) цитрату Mg^{2+} -АТФ-гідролазна активність залежала від тривалості культивування та концентрації солі металу (рис. 2). Найвищу Mg^{2+} -АТФ-гідролазну активність відмічено на другу добу культивування за усіх досліджуваних концентрацій. За збільшення тривалості культивування до чотирьох діб спостерігали зниження активності ферменту порівняно з другою добою культивування. Внесення 10 мМ ферум (II) цитрату зумовлювало зниження активності ферменту на другу добу культивування порівняно з контролем. На третю добу культивування за впливу такої концентрації солі металу спостерігали незначне зростання Mg^{2+} -АТФ-гідролазної активності порівняно з контрольним зразком. На четверту добу культивування за впливу 10 мМ ферум (II) цитрату активність Mg^{2+} -АТФ-гідролазни знижувалася порівняно з контролем на 30%. За внесення 12 мМ ферум (II) цитрату в культуральне середовище активність Mg^{2+} -АТФ-гідролазни *D. acetoxidans* IMB V-7384 на другу та третю доби культивування майже на відрізнялася від контролю. На четверту добу культивування спостерігали зниження активності ферменту на 30% порівняно з контролем.

Внесення 16 та 20 мМ ферум (II) цитрату зумовлювало значне (52 і 54% відповідно) інгібування Mg^{2+} -АТФ-гідролазної активності порівняно з контролем протягом чотирьох діб культивування. Можливо, за впливу таких концентрацій солі металу кількість утворених активних метаболітів кисню перевищує потужність систем їх деградації. У кінцевому результаті створений дисбаланс викликає підвищення стаціонарної концентрації активних метаболітів кисню, які інгібують активність Mg^{2+} -АТФ-гідролазни (Semchyshyn and Lushchak, 2004).

АТФ-ази *P*-типу – велика родина мультидоменних білків, які транспортують іони проти градієнта концентрації, використовуючи енергію гідролізу АТФ. Субстратами для цих АТФ-аз є катіони H^+ , Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cu^+ , Ag^+ , Zn^{2+} , Cd^{2+} , Co^{2+} і Pb^{2+} . Na^+ , K^+ -АТФ-аза є відомими представником родини АТФ-аз *P*-типу (Maeda

et al., 1998). Цей фермент відіграє важливу роль у регулюванні внутрішньоклітинного іонного балансу. Відомо, що активність Na^+ , K^+ -АТФ-ази змінюється за дії різних ендогенних і екзогенних факторів, таких як *pH*, температура, концентрація АТФ, катіонів Mg^{2+} тощо. Ці фактори впливають як на фермент на рівні самого каталітичного циклу, так і на організацію АТФ-ази (Zup, 2012). Під час дослідження Na^+ , K^+ -АТФ-азної активності клітин *D. acetoxidans* IMB V-7384, вирощених без внесення ферум (II) цитрату у культуральне середовище, найвищу питому активність ензиму спостерігали на другу добу культивування (рис. 3).

Зі збільшенням часу культивування до чотирьох діб Na^+ , K^+ -АТФ-азна активність знижувалася. Можливо, коливання активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази протягом клітинного циклу пов'язані також зі змінами біологічного складу плазматичної мембрани (Zup, 2012). Внесення ферум (II) цитрату у концентраціях від 10 до 20 мМ спричиняло зростання Na^+ , K^+ -АТФ-азної активності, порівняно з контролем протягом чотирьох діб культивування. Так, за внесення ферум (II) цитрату у концентрації 10 мМ на другу добу культивування спостерігали зростання активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази в 0,3 раза, на третю – у 2,6, а на четверту – 4,7 раза порівняно з контролем.

За внесення 20 мМ ферум (II) цитрату активність Na^+ , K^+ -АТФ-ази протягом чотирьох діб залишалася 1,12 мкмоль/хв/мг білка. Відомо, що Na^+ , K^+ -АТФ-аза дуже чутлива до окиснення вільними радикалами. У результаті атаки вільних радикалів Na^+ , K^+ -АТФ-аза уповільнює активний транспорт іонів і втрачає гідролітичну активність. Припускаємо, що зростання активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази за впливу різних концентрацій ферум (II) цитрату може бути зумовлене змінами властивостей мембранних білків і ліпідів унаслідок дії активних метаболітів кисню. Такі зміни викликають зменшення мікров'язкості мембран, зумовлюють підвищення активності Na^+ , K^+ -АТФ-ази (Zup, 2012).

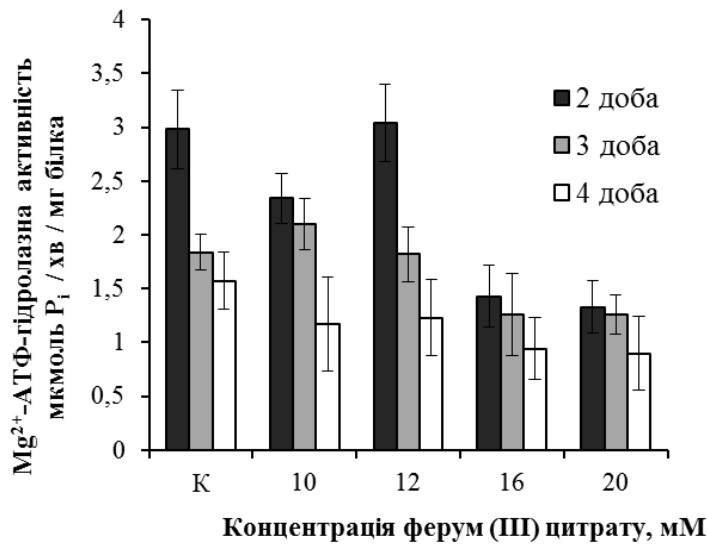


Рис. 2. Вплив ферум (II) цитрату на Mg^{2+} -АТФ-гідролазну активність *D. acetoxidans* IMB B-7384

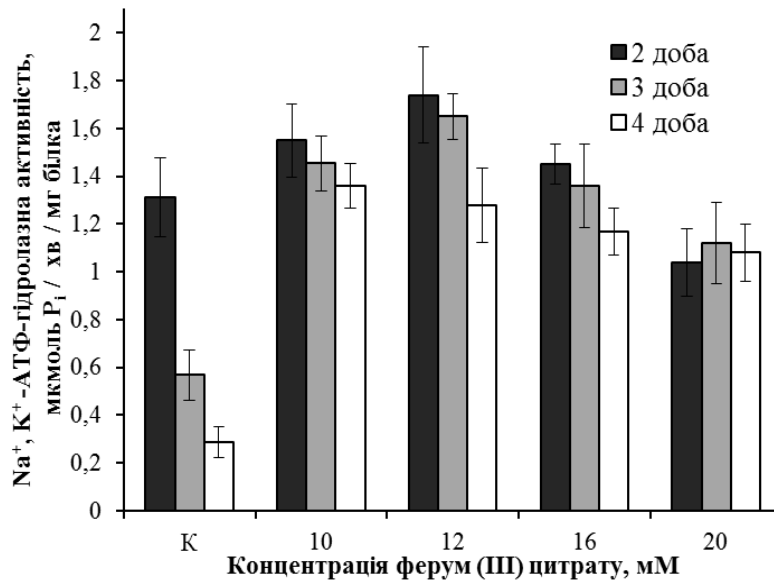


Рис. 3. Вплив ферум (II) цитрату на Na^+ , K^+ -АТФ-азну активність *D. acetoxidans* IMB B-7384

Висновки

Питома АТФ-гідролазна активність *D. acetoxidans* IMB B-7384 змінюється залежно від тривалості культивування та концентрації солі металу. Внесення ферум (II) цитрату у відносно низьких концентраціях (10–12 мМ) спричиняє зростання питомої АТФ-гідролазної активності клітин *D. acetoxidans* IMB B-7384 порівняно з контролем. За збільшення концентрації солі металу питома АТФ-гідролазна активність *D. acetoxidans* IMB B-7384 інгібується. Зі збільшенням тривалості культивування питома АТФ-гідролазна активність знижується. Внесення ферум (II) цитрату у середовище культивування спричиняє зростання Na^+ , K^+ -АТФ-азної активності одночасно з інгібуванням активності Mg^{2+} -АТФ-гідролази протягом чотирьох діб культивування.

Бібліографічні посилання

- Danilovich, G.V., Gruzina, T.G., Ulberg, Z.R., Kosterin, S.O., 2004. Identification and catalytic properties of Mg^{2+} -dependent ATP-hydrolase of plasmic membrane of *Bacillus sp.* B4253 capable to gold accumulation [Identifikacija ta katalitichni vlastivosti Mg^{2+} -zaleznoi ATF-gidrolazi citoplazmaticnoi membrani *Bacillus sp.* B4253, zdatnih do nakopichennja zolota]. Ukr. Biochem. J. 76(5), 45–51 (in Ukrainian).
- Danilovich, G.V., Gruzina, T.G., Ulberg, Z.R., Kosterin, S.O., 2007. Effect of ionic and colloid gold on ATP-hydrolase fermentative systems of *Bacillus sp.* B4253 and *Bacillus sp.* B4851 [Vpliv ionnogo ta koloidnogo zolota na ATF-gidrolazni fermentni sistemi v membrani mikroorganizmiv *Bacillus sp.* B4253 ta *Bacillus sp.* B4851]. Ukr. Biochem. J. 79(4), 46–53 (in Ukrainian).
- Barton, L., 2007. Sulfate-reducing bacteria: Environmental and engineered systems. New York, USA, Cambridge University Press.

- Fiske, C., Subbarow, Y., 1925. The colorimetric determination of phosphorus. *J. Biol. Chem.* 66, 375–400.
- Gebhardt, N., Thauer, R., Linder, D., Kaulfers, P., Pfenning, N., 1985. Mechanism of acetate oxidation to CO₂ with elemental sulfur in *Desulfuromonas acetoxidans*. *Arch. Microbiol.* 141, 392–398.
- Golovchak, N.P., Tarnovs'ka, A.V., Kocjumbas, G.I., Sanagurs'kij, D.I., 2012. Lipid peroxidation in living organisms [Procesy perekisnogo okisnennja lipidiv u zhivih organizmah]. Lviv, Ivan Franko Lviv National University (in Ukrainian).
- Hasan, S., Rosen, B., 1979. Properties and function of the proton-translocating adenosine triphosphatase of *Clostridium perfringens*. *J. Bacteriol.* 140(2), 745–747.
- Maeda, M., Hamano, K., Hirano, Y., 1998. Structures of P-type transporting ATP-ases and chromosomal locations. *Cell Structure and Function* 23, 315–323.
- Maslovska, O., Hnatysh, S., 2013. The influence of ferric (III) citrate on the intensity of lipid peroxidation and activity of antioxidative system of *Desulfuromonas acetoxidans* (Proc. 5th Ukrainian–Polish Weigl Conference). Chernivtsi, Ukraine, 46.
- Kuhlbrandt, W., 2004. Biology, structure and mechanism of P-type of ATP-ases. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 5, 282–295.
- Lakin, G.F., 1990. Biometrija [Biometrics]. Moscow, Vysshaja Shkola (in Russian).
- Lovely, D., Holmes, D., Nevin, K., 2004. Dissimilatory Fe (III) and Mn (IV) reduction. *Adv. Microb. Physiol.* 49, 246–259.
- Lovely, D., 1991. Dissimilatory Fe (III) and Mn (IV) reduction. *Microbiol. Rev.* 55(2), 259–287.
- Lowry, O., Rosenbrough, N., Farr, L., Randall, R., 1951. Protein measurement, with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193, 265–275.
- Papanikolaou, G., Pantopoulos, K., 2005. Iron metabolism and toxicity. *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 202, 199–211.
- Semchyshyn, H.M., Lushchak, V.I., 2004. Oxidative stress and control of catalase activity in *Escherichia coli* [Oksidativnij stres i reguljacija aktivnosti katalaz u *Escherichia coli*]. *Ukr. Biochem. J.* 76(2), 31–42 (in Ukrainian).
- Vasylyv, O., Hnatysh, S., 2011. Effect of transition metal compounds on catalase activity of sulfur-reducing bacterial *Desulfuromonas acetoxidans* cells. *Visn. Lviv Univ. Biol.* 57, 207–215.
- Vasylyv, O., Bilyy, O., Ferensovich, J., Hnatysh, S., 2012. Electric current generation by sulfur-reducing bacteria in microbial-anode fuel cell (Proc. SPIE). San-Diego, USA, 2012. 8472, 84720Z-1-7.
- Zhang, E., Xu, W., Diao, G., Shuang, C., 2006. Electricity generation from acetate and glucose by sedimentary bacterium attached to electrode in microbial-anode fuel cells. *J. Power Sources* 161, 820–825.
- Yoshimura, F., 1978. Properties of membrane adenosine triphosphatase of the obligately anaerobic bacteria *Veillonella alcalescens*. *J. Biochem.* 83, 1231–1238.
- Zyn, A., 2012. Prooxidant-antioxidant homeostasis and membrane transport in living organisms [Prooksidantno-antioksidantnij homeostaz i membrannij transport u zhivih organizmah]. *Visn. Lviv Univ. Biol.* 60, 20–39 (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 21.02.2013