

## The usage of sulfide and thiosulfate ions by purple non-sulfur bacteria *Rhodopseudomonas yavorovii*

O. V. Tarabas, S. O. Hnatysh, O. M. Moroz, V. O. Vasylechko,  
G. V. Gryshchouk, G. I. Zvir, S. Y. Komplikevych

Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine

### Article info

Received 12.06.2017

Received in revised form

17.07.2017

Accepted 20.07.2017

Ivan Franko National University  
of Lviv, Hrushevsky Str., 4,  
Lviv, 79005, Ukraine.  
Tel.: +38-096-784-60-25.  
E-mail: otarabas@gmail.com

**Tarabas, O. V., Hnatysh, S. O., Moroz, O. M., Vasylechko, V. O., Gryshchouk, G. V., Zvir, G. I., & Komplikevych, S. Y. (2017). The usage of sulfide and thiosulfate ions by purple non-sulfur bacteria *Rhodopseudomonas yavorovii*. *Biosystems Diversity*, 25(3), 181–185. doi:10.15421/011727**

The article covers the patterns of oxidation of sulfide and thiosulfate ions by bacteria *Rhodopseudomonas yavorovii* Ya-2016 under different cultivation conditions. In the environments with 1.4–5.6 mM  $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ , *R. yavorovii* Ya-2016 bacteria accumulated biomass of 1.4–1.6 g/l, which was higher than biomass (1.2–0.6 g/l) accumulated by the bacteria with the same concentrations of  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$ . The efficiency of oxidation of 1.4, 2.8, 5.6 mM sulfide- and thiosulfate-ions as donors of electrons by the bacteria equaled 97.4, 42.6, 18.7 and 68.8, 28.0, 3.7%, relatively. As a result bacteria' oxidation of 1.4 mM hydrogen sulfide and sodium thiosulphate in the environment caused accumulation of 0.13–1.30 mM sulfate-ions, and the elemental sulfur became an intermediate metabolite in the environment with  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$ . *R. yavorovii* Ya-2016 bacteria are capable of using sulfate-ions as a single source of sulfate at increase in phototrophs. In the environment with 2.5 mM sulfate-ions concentration the bacteria biomass was 1.4 g/l, the bacteria assimilated 17.7% of sulfates. Because purple non-sulfur bacteria *R. yavorovii* Ya-2016 are capable of using sulfide-ions as donors of electrons of anoxygenic photosynthesis and using sulfate-ions as a single source of sulfate, they could be successfully used in the technologies of remediating the environment from compounds of sulfur.

**Keywords:** purple non-sulfur bacteria; sodium thiosulfate; elemental sulfur; hydrogen sulfide

## Використання сульфід- та тіосульфат-іонів пурпуровими несірковими бактеріями *Rhodopseudomonas yavorovii*

О. В. Тарабас, С. О. Гнатуш, О. М. Мороз, В. О. Василечко, Г. В. Гришук, Г. І. Звір, С. Я. Комплікєвич

Львівський національний університет імені Івана Франка, Львів, Україна

Охарактеризовано закономірності окиснення сульфід- та тіосульфат-іонів фототрофними пурпуровими несірковими бактеріями *Rhodopseudomonas yavorovii* Ya-2016. У середовищах з 1,4–5,6 mM  $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$  бактерії *R. yavorovii* Ya-2016 нагромаджували біомасу 1,4–1,6 г/л, яка перевищувала біомасу (1,2–0,6 г/л), нагромаджену бактеріями з аналогічними концентраціями  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$ . Ефективність окиснення 1,4, 2,8, 5,6 mM сульфід- та тіосульфат-іонів як донорів електронів бактеріями становила 97,4, 42,6, 18,7 та 68,8, 28,0, 3,7%, відповідно. В результаті окиснення бактеріями 1,4 mM гідроген сульфід та натрій тіосульфату у середовищі нагромаджується 0,13–1,30 mM сульфат-іонів, а елементна сірка – проміжний метаболіт у середовищі з  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$ . *R. yavorovii* Ya-2016 здатні використовувати сульфат-іони як єдине джерело сульфору за фототрофного росту. За концентрації 2,5 mM сульфат-іонів у середовищі біомаса бактерій була 1,4 г/л, бактерії асимілювали 17,7% сульфатів. Оскільки пурпурові несіркові бактерії *R. yavorovii* Ya-2016 здатні використовувати сульфід-іони як донори електронів аноксигенного фотосинтезу та сульфат-іони як єдине джерело сульфору, вони можуть бути успішно використані у технологіях ремедіації довкілля від сполук сульфору.

**Ключові слова:** пурпурові несіркові бактерії; натрій тіосульфат; елементна сірка; гідроген сульфід

### Вступ

Фотосинтезувальні пурпурові бактерії здатні фіксувати карбон діоксид, молекулярний азот і окиснювати відновлені сполуки сульфору, тому вони відіграють важливу роль у глобальних біо-геохімічних циклах карбону, нітрогену і сульфору (Poretsky, 2003). Пурпурові несіркові бактерії (ПНБ) та пурпурові сіркові бактерії (ПСБ) здійснюють аноксигенний фотосинтез в анаеробних умовах. У цьому процесі екзогенними донорами електронів можуть бути сульфіді, тіосульфати, тетрагіонати, молекулярна сірка, молеку-

лярний водень у фотолітотрофів і органічні речовини у фотоорганотрофів (Kozlova et al., 2008). ПНБ – мікроорганізми, що належать до класів Alphaproteobacteria (види родів *Rhodospirillum*, *Rhodocista* та ін. родини Acetobacteraceae; види родів *Rhodobacter*, *Rhodovulum* та ін. родини Rhodobacteraceae; види родів *Rhodopseudomonas* та ін. родини Bradyrhizobiaceae; види роду *Rhodomicrobium* родини Rhodomicrobiaceae та види роду *Rhodobium* родини Rhodobiaceae) та Betaproteobacteria (Ghosh and Dam, 2009).

Пурпурові бактерії можуть рости фотогетеротрофно, фотоавтотрофно або хемогетеротрофно залежно від забезпеченості кис-

нем, наявності джерела карбону (CO<sub>2</sub> для автотрофного росту, органічних сполук для гетеротрофного росту), а також джерела світла (необхідне для фототрофного росту).

Термін «несіркові» виник тому, що вважали, що ПНС бактерії не використовують водень сульфід як донор електронів в умовах фотоавтотрофного росту. Проте вони можуть використовувати сульфід-іон як донор електронів, але не за таких високих концентрацій як ПСБ (Basak and Das, 2007). ПНС також можуть використовувати тіосульфат як донор електронів у процесі аноксигенного фотосинтезу. На молекулярно-генетичному та біохімічному рівнях окиснення тіосульфату найкраще описане на прикладі пурпурових сіркових бактерій *Allochrochromatium vinosum*, у яких є два різні шляхи окиснення цієї сполуки. У першому – два аніони тіосульфату окиснюються мікроорганізмами до тетраціонату. У другому шляху – периплазматичний мультиензимний Sox комплекс бере участь у повному окисненні тіосульфату до сульфату. *A. vinosum* окиснює тіосульфат двома шляхами одночасно. Багато видів пурпурових сіркових і несіркових бактерій і навіть декілька видів зелених фотосинтезуючих бактерій здатні засвоювати та відновлювати сульфат-іони за відсутності відновлених сполук сульфору (Hallenbeck, 2017).

Водень сульфід негативно впливає на живі організми (Gallish et al., 2012). Застосування методів біологічного очищення стічних вод від токсичних сполук сульфору економічно доцільніше. Використання фізико-хімічних методів потребує значних витрат, тому їх застосовують для попереднього очищення (Dzhigirej, 2004). Мета нашого дослідження – виявити закономірності використання сульфід- та тіосульфат-іонів пурпуровими несірковими бактеріями *Rhodospseudomonas yavorovii* Ya-2016, виділеними нами з води озера Яворівське, для оцінювання потенційної можливості їх застосування у технологіях очищення від сполук сульфору. Відомо (Vasylychko and Gryshchuk, 2008; Moroz et al., 2008), що у водоймах Яворівського сіркового родовища, зокрема, у воді новоутвореного Яворівського озера, наявний високий вміст водень сульфід.

## Матеріал і методи досліджень

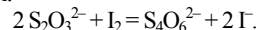
Об'єкт дослідження – культура пурпурових несіркових бактерій *Rhodospseudomonas yavorovii* Ya-2016, виділена з води озера Яворівське, ідентифікована на кафедрі мікробіології ЛНУ імені Івана Франка (Tarabas et al., 2017).

Бактерії вирощували анаеробно за температури +27...+30 °C та інтенсивності освітлення 200 лк у пробірках об'ємом 25 мл. Пробірки повністю заповнювали середовищем і закривали пластиковими корками на закрутку. Анаеробні умови забезпечували кип'ятінням і швидким охолодженням середовища культивування, що зумовлює зменшення в ньому концентрації розчиненого кисню (Postgate, 1985). Мікроорганізми культивували упродовж 13 діб у модифікованому середовищі ATCC № 1449 такого складу (г/л): амоній хлорид – 0,4, калій дигідрофосфат – 0,6, кальцій хлорид дигідрат – 0,05, магній сульфат гептагідрат – 0,320, натрій ацетат тригідрат – 0,816. рН середовища 7,0–7,3. Початкова концентрація клітин була 0,2 г/л.

Для дослідження впливу сульфід- та тіосульфат-іонів на ріст клітин у середовище культивування вносили різні концентрації (1,4, 2,8, 5,6 мМ) натрій сульфід наногідрату та натрій тіосульфату. Замість магній сульфат гептагідрату у середовище культивування вносили 0,261 г/л магній хлориду. Щоб дослідити використання сульфат-іонів як єдиного джерела сульфору, у модифіковане середовище ATCC № 1449 вносили різні концентрації (0,5, 1, 2, 2,5, 3, 4, 5 мМ) магній сульфату гептагідрату. Інтенсивність освітлення вимірювали люксметром Ю-116.

Біомасу вимірювали турбідиметрично з використанням фотоелектроколориметра КФК-3 ( $\lambda = 660$  нм). Для екстракції сірки клітини осаджували на нітроцелюлозних фільтрах (діаметр пор – 0,4  $\mu$ м). Позаклітинну сірку екстрагували етанолом, а її вміст визначали спектрофотометрично з використанням спектрофотометра СФ-46 ( $\lambda = 260$  нм) за методикою Ван Гемердена, застосову-

ючи калібрувальну криву (Gud et al., 2014). Концентрацію водень сульфід визначали спектрофотометрично ( $\lambda = 665$  нм) за утворенням метиленової сині з використанням *n*-амінодиметиланілін дигідрохлориду (Sugiyama, 2002). Вміст сульфат-іонів визначали турбідиметрично ( $\lambda = 520$  нм) після їх осадження барій хлоридом. Для стабілізації суспензії використовували гліцерин (Pochvy. Metod opredelenija ionov sulfata v vodnoj viyitiazhke). Концентрацію тіосульфат-іонів визначали йодометричним методом, в основі якого є реакція:



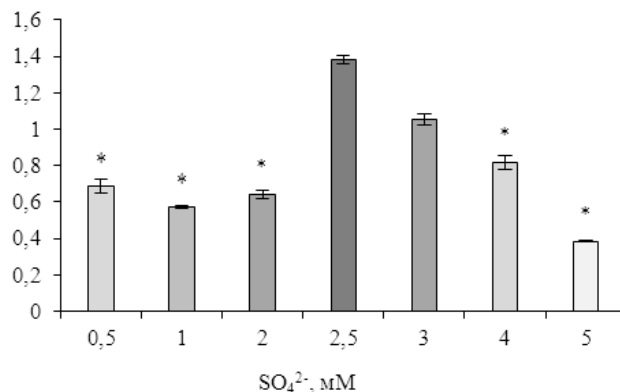
Для встановлення точки еквівалентності брали розчин крохмалю як індикатор (Lur'e and Rybnikova, 1974).

Статистичну обробку результатів досліджень та побудову графіків проводили за допомогою програми Microsoft Excel 2016. Результати представлені як середнє значення з поправкою на стандартну похибку ( $M \pm SE$ ). Достовірність даних і різниці між ними оцінювали за коефіцієнтом Стюдента. Достовірною вважали різницю за рівня значимості  $P < 0,05$ .

## Результати

Сульфур у відновлених формах має високу реакційну здатність. Сульфати або сульфідні у воді та ґрунті, а також діоксид сульфору в атмосфері становлять основну частину сульфору в природі (Hallenbeck, 2017). Сульфур входить до складу білків (0,8–2,4%), вітамінів, глікозидів, коферментів тощо.  $\text{SO}_4^{2-}$  – окиснена форма сульфору, що використовується як джерело сульфору рослинами та мікроорганізмами (Grabovich, 1999).  $\text{SO}_4^{2-}$  у разі асиміляції мікроорганізмами відновлюється до сульфід-іона, що включається у процеси біосинтезу (асиміляційна сульфатредукція) і не накопичується у довкіллі (Kozlova et al., 2008).

Виділені нами бактерії *R. yavorovii* Ya-2016 здатні споживати сульфат-іони як єдине джерело сульфору. За вмісту в модифікованому середовищі ATCC № 1449 2,5 мМ сульфат-іонів біомаса *R. yavorovii* Ya-2016 була 1,4 г/л, що на 35,2% більше, ніж біомаса бактерій, культивованих у середовищі, яке містило 1 мМ  $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$  (рис. 1). Збільшення вмісту магній сульфату гептагідрату до 5 мМ спричинило зниження нагромадження біомаси дослідженими мікроорганізмами.



**Рис. 1.** Нагромадження біомаси бактеріями *Rhodospseudomonas yavorovii* Ya-2016 на 13-ту добу росту за впливу різних концентрацій  $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ ; контроль – середовище з 2,5 мМ  $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$

За росту у середовищі з 2,5 мМ сульфат-іонів бактерії асимілюють 17,7% сульфатів на 13-ту добу (рис. 2). Експоненційна фаза росту триває до 13-ї доби культивування за відсутності в середовищі відновлених сполук сульфору, на відміну від росту клітин у середовищі з натрій сульфідом наногідратом і натрій тіосульфатом (рис. 3а, б). За фототрофного росту ці бактерії використовують натрій сульфід наногідрат і натрій тіосульфат як донори електронів, на відміну від *Rhodospseudomonas rhodocensis* та *Rh. cryptotactis* (Imhoff, 2005).

Найбільшу біомасу (1,2 г/л) бактерії нагромаджували на 10-ту добу росту у середовищі з 1,4 мМ  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$ . Збільшення кон-

центрації  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$  у середовищі до 2,8 і 5,6 мМ спричиняло зниження нагромадження біомаси бактеріями *R. yavorovii* Ya-2016. За концентрації 5,6 мМ  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$  у середовищі нагромадження біомаси бактерій знижувалося вдвічі, порівняно з контролем (рис. 3а). За концентрації у середовищі 1,4 мМ  $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$  біомаса клітин *R. yavorovii* Ya-2016 була 1,4 г/л, тоді як за концентрації 2,8 мМ натрій тіосульфату – 1,5 г/л. За підвищення вмісту  $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$  до 5,6 мМ біомаса бактерій зростала до 1,6 г/л (рис. 3б). Максимальний приріст біомаси спостерігали на 10–13-ту добу культивування. На відміну від сульфід-іонів, тіосульфат-іони стимулювали ріст бактерій.

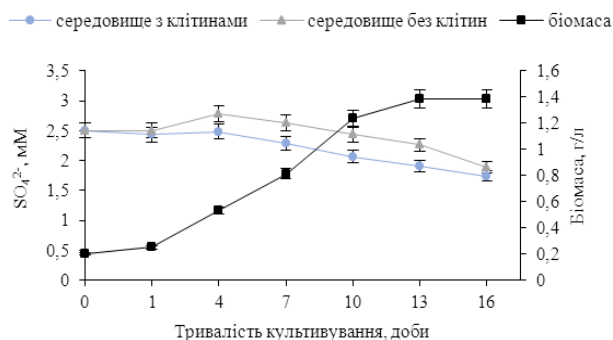


Рис. 2. Нагромадження біомаси бактеріями *Rhodospseudomonas yavorovii* Ya-2016 за використання 2,5 мМ сульфат-іонів

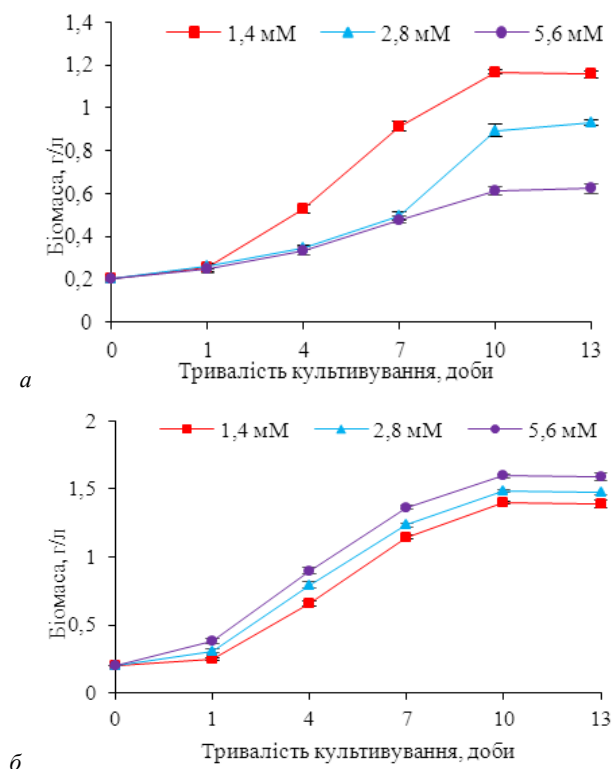


Рис. 3. Нагромадження біомаси бактеріями *Rhodospseudomonas yavorovii* Ya-2016 за внесення у середовище різних концентрацій  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$  (а) та  $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$  (б); контроль – середовище з 1,4 мМ  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$  чи  $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$

Деякі види фототрофних пурпурових несіркових бактерій можуть споживати гідроген сульфід і тіосульфати як донори електронів (Imhoff, 2005). Бактерії *R. yavorovii* Ya-2016 у середовищі з 1,4 мМ гідроген сульфід утворюють його вміст на 97,4%. За більших концентрацій у середовищі гідроген сульфід поглинається бактеріями менш інтенсивно, зокрема, за концентрації 2,8 мМ бактерії спожили 42,6% гідроген сульфід, 5,6 мМ – лише 18,7% (рис. 4а). Ймовірно, сповільнення окиснення бактеріями гідроген сульфід за високих

концентрацій у середовищі відбувається унаслідок пригнічення у них фотосинтетичних і ростових процесів. Можливо, гідроген сульфід, взаємодіючи з металовмісними білками та іншими клітинними метаболітами, пошкоджує структуру та функції світлозбиральних пігментів, фотохімічних реакційних центрів і фотосинтетичних електротранспортних систем у клітинах фототрофних бактерій (Julian et al., 2005). У середовищі з 1,4 мМ тіосульфат-іонів бактерії знижують їх вміст на 68,8% на 10-ту добу. За більших концентрацій у середовищі тіосульфат-іони поглинались бактеріями менш інтенсивно, зокрема, за концентрації 2,8 мМ бактерії спожили 28,0% тіосульфат-іонів, 5,6 мМ – лише 3,7% (рис. 4б).

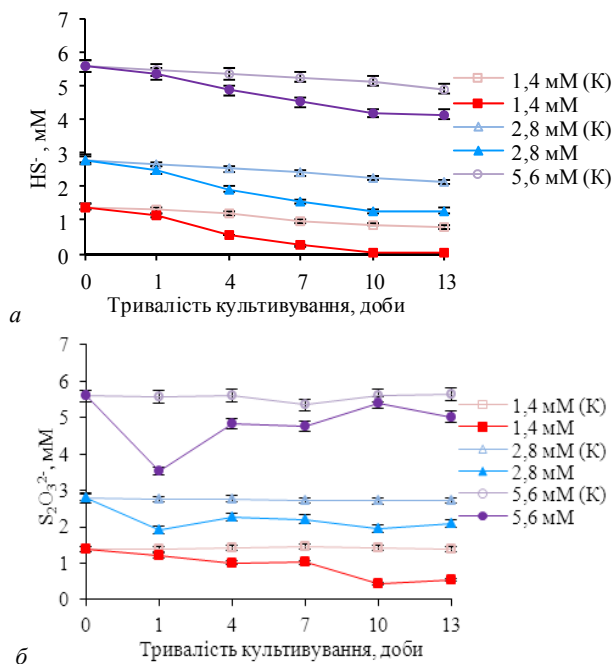


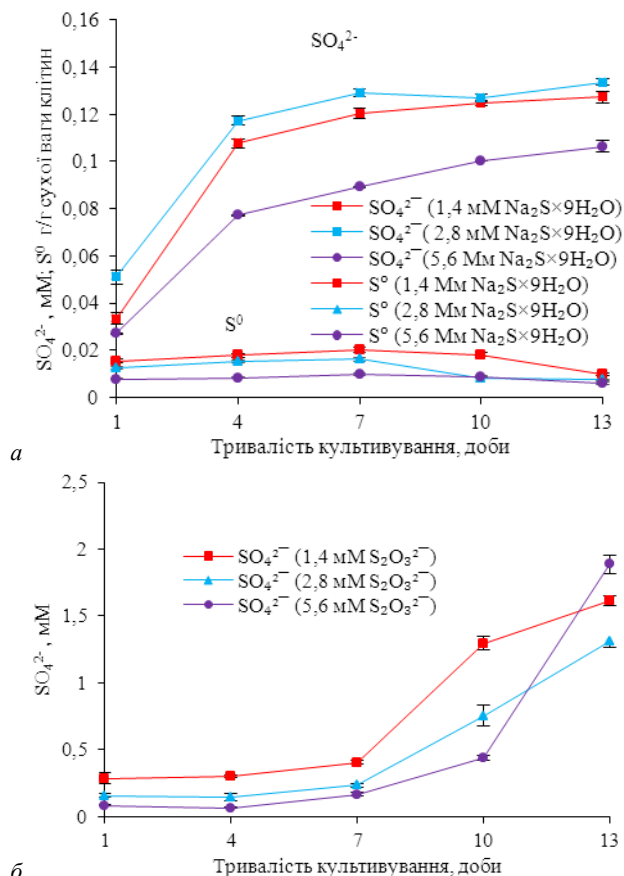
Рис. 4. Використання гідроген сульфід (а) та натрій тіосульфату (б) бактеріями *Rhodospseudomonas yavorovii* Ya-2016; контроль – середовище з 1,4 мМ  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$  чи  $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$

У результаті окиснення бактеріями гідроген сульфід за його вмісту 1,4, 2,8 та 5,6 мМ у середовищі нагромаджувалося 0,13, 0,12 та 0,11 мМ сульфат-іонів відповідно. Елементна сірка нагромаджувалася поза клітинами в невеликих кількостях: 0,009, 0,007 та 0,006 г/г сухої ваги клітин, відповідно, на 13-ту добу культивування (рис. 5а). У результаті дослідження закономірностей використання натрій тіосульфату *R. yavorovii* Ya-2016 встановили, що бактерії використовують останній як донор електронів під час аноксигеного фотосинтезу. Протягом 13 днів культивування в результаті окиснення тіосульфат-іонів за їх вихідних концентрацій 1,4, 2,8, 5,6 мМ у середовищі нагромаджувались сульфат-іони, концентрація яких на 10-ту добу культивування була 1,30, 0,75, 0,44 мМ відповідно (рис. 5б). *R. yavorovii* Ya-2016 споживають сульфат-іони у процесах асиміляції, про що свідчить крива росту бактерій (рис. 3б). Елементна сірка не нагромаджувалася поза клітинами за росту бактерій у середовищі з натрій тіосульфатом.

## Обговорення

Аналізуючи отримані дані, варто зазначити, що *R. yavorovii* Ya-2016, як і *Rhodospseudomonas globiformis* та *Rh. palustris*, використовують сульфат-іони як єдине джерело сульфору (Imhoff, 1981; Imhoff et al., 2005). *R. globiformis* (Imhoff et al., 1981) здатні рости у середовищі з концентрацією сульфат-іонів нижче 1 мМ. На відміну від цих бактерій, *R. yavorovii* Ya-2016 ростуть у середовищі з вищою у 2,5 раза концентрацією сульфат-іонів. *Rh. sulfoviridis* (Neutzing and Truper, 1982) не здатні споживати сульфат-іони як єдине джерело сульфору, порівняно з *R. yavorovii* Ya-2016.

Ріст *R. sulfoviridis* забезпечується наявністю у середовищі культивування сульфід-, тіосульфат-іонів, елементної сірки та цистеїну.



**Рис. 5.** Утворення сульфат-іонів і елементної сірки бактеріями *Rhodospseudomonas yavorovii* Ya-2016 у середовищі з  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$  (а) і  $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$  (б); контроль – середовище з 1,4 мМ  $\text{Na}_2\text{S} \times 9\text{H}_2\text{O}$  чи  $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$

Пурпурові несіркові бактерії, зокрема, представники порядків Rhodocyclales і Burkholderiales класу Betaproteobacteria, не використовують відновлені сполуки сульфуру як донори електронів анокисного фотосинтезу. Сульфіді пригнічують ріст цих мікроорганізмів за низьких концентрацій (Imhoff et al., 2005). Серед пурпурових несіркових бактерій (порядки Rhodospirillales, Rhizobiales, Rhodobacterales класу Alphaproteobacteria) є види, здатні поглинати відновлені сполуки сульфуру. Ці мікроорганізми значно відрізняються за проміжними та кінцевими продуктами окиснення сполук сульфуру. У *Rhodospseudomonas capsulatus* і *Rhodospirillum rubrum* сірка поза клітинами – кінцевий продукт окиснення сульфідів. Проте у видів роду *Rhodovulum*, бактерій *R. palustris*, *Blastochloris sulfoviridis* сульфати – кінцевий продукт окиснення сульфідів (Frigaard and Dahl, 2009). Деякі види, зокрема, *Rhodoplanes roseus* і *Rh. elegans* як донор електронів споживають лише тіосульфати (Hiraishi and Ueda, 1994). Пурпурові несіркові бактерії *R. yavorovii* Ya-2016 здатні використовувати останні як донори електронів, окиснюючи їх до сульфатів. *R. adriatica* окиснює сульфід до елементної сірки та перетворює їх частково до сульфатів, тоді як тіосульфати окиснюються до сульфатів без нагромадження сірки як проміжного продукту (Neutzing et al., 1984). Варто підкреслити, що *R. yavorovii* Ya-2016 окиснюють сульфід до сульфатів як кінцевого продукту з утворенням елементної сірки як проміжного метаболіту.

## Висновки

Виділені та ідентифіковані нами бактерії *R. yavorovii* Ya-2016 здатні використовувати сульфат-іони як єдине джерело сульфуру

за фототрофного росту. Зниження концентрацій сульфід- та тіосульфат-іонів у середовищі культивування свідчить, що пурпурові несіркові бактерії здатні використовувати останні як донори електронів у процесі анокисного фотосинтезу. У середовищі з 1,4 мМ сульфід- та тіосульфат-іонів досліджені бактерії знижують їх вміст на 97,4% і 68,8% відповідно. У результаті окиснення бактеріями гідроген сульфід елементна сірка – проміжний метаболіт. Здатність фототрофних пурпурових несіркових бактерій окиснювати гідроген сульфід та використовувати сульфат-іони як єдине джерело сульфуру робить їх перспективними об'єктами в технологіях біоремедіації ґрунтів та води.

## References

- Basak, N., & Das, D. (2007). The prospect of purple non-sulfur (PNS) photosynthetic bacteria for hydrogen production: The present state of the art. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 23, 31–42.
- Dzhigireji, V. S. (2004). *Ekologija ta ohorona navkolyshn'ogo seredovyssha* [Ecology and environment]. Znannya, Kyiv (in Ukrainian).
- Frigaard, N.-U., & Dahl, C. (2009). Sulfur metabolism in phototrophic sulfur bacteria. *Advances in Microbial Physiology*, 54, 103–200.
- Galushka, A. A., Peretjatko, T. B., & Gudž, S. P. (2012). Vplyv gidrogen sul'fidu na bilkovyj sklad klitynoi stinky drizhdzhiv *Saccharomyces cerevisiae* [Influence of hydrogen sulfide on the composition of cell wall proteins of *Saccharomyces cerevisiae* yeast]. *Biologichni Studii*, 6(3), 125–134 (in Ukrainian).
- Ghosh, W., & Dam, B. (2009). Biochemistry and molecular biology of lithotrophic sulfur oxidation by taxonomically and ecologically diverse bacteria and archaea. *FEMS Microbiology Reviews*, 33(6), 999–1043.
- Grabovich, J. M. (1999). Uchastie prokariot u kgugovorote seri [The participation of prokaryotes in sulfur turnover]. *Sorosovskij Obrazovatel'nyj Zhurnal*, 12, 16–21 (in Russian).
- Gudž, S. P., Hnatysh, S. O., Yavorska, G. V., & Bilinska, I. S., Borsukevych, B. M. (2014). *Praktykum z mikrobiologii* [Workshop on microbiology]. L'vivs'kyj Nacional'nyj Universytet imeni Ivana Franka, Lviv (in Ukrainian).
- Hallenbeck, P. C. (2017). *Modern topics in the phototrophic prokaryotes*. Springer International Publishing AG.
- Hiraishi, A., & Ueda, Y. (1994). *Rhodoplanes* gen. nov., a new genus of phototrophic bacteria including *Rhodospseudomonas rosea* as *Rhodoplanes roseus* comb. nov. and *Rhodoplanes elegans* sp. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 44, 665–673.
- Imhoff, J. F., Then, J., Hashwa, F., & Truper, H. (1981). Sulfate Assimilation in *Rhodospseudomonas globiformis*. *Archives of Microbiology*, 130, 234–237.
- Imhoff, J. F., Hiraishi, A., & Suling, J. (2005). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. The Proteobacteria. Part C. The Alpha-, Beta-, Delta-, and Epsilonproteobacteria. Edited by Garrity, G. M., Staley, J. T., Krieg, N. R., & Brenner, D. J. Springer, USA.
- Julian, D., April, K. L., & Patel, S. (2005). Mitochondrial depolarization following hydrogen sulfide exposure in erythrocytes from a sulfide-tolerant marine invertebrate. *Journal of Experimental Biology*, 208(21), 4109–4122.
- Kozlova, I. P., Radchenko, O. S., Stepura, L. G., & Kondratjuk, T. O. (2008). Geohimichna dijtal'nist' mikroorganizmiv ta i'i' prykladni aspekty [Geochemical activity of microorganisms and its practical aspects]. Naukova Dumka, Kyiv (in Ukrainian).
- Lur'e, J. J., & Rybnikova, A. I. (1974). *Himicheskij analiz proizvodstvennyh stochnykh vod* [Chemical analysis of industrial wastewater]. Himija, Moscow (in Russian).
- Moroz, O. M., Kolisnyk, J. I., Podoprygora, O. I., Klym, I. R., Gudž, S. P., Borsukevych, B. M., & Gnatush, S. O. (2008). Mikroflora vody ozera "Javorivske" [Microflora of the lake "Yavorivske" water]. *Naukovyj Visnyk Uzhgorod's'kogo Universytetu. Serija Biologichna*, 24, 131–138 (in Ukrainian).
- Neutzing, O., Imhoff, J. F., & Truper, H. G. (1984). *Rhodospseudomonas adriatica* sp. nov., a new species of the Rhodospirillaceae, dependent on reduced sulfur compounds. *Archives of Microbiology*, 137, 256–261.
- Neutzing, O., & Truper, H. (1982). Assimilatory sulfur metabolism in *Rhodospseudomonas sulfoviridis*. *Archives of Microbiology*, 33, 145–148.
- Pochvyi. Metod opredelenie ionov sulfata v vodnoj vyitiazhke [Soil. Method for determination of sulfate ions in water extract]. GOST 26426-85. Izdatel'stvo Standartov, Moscow (in Russian).
- Poretsky, R. S. (2003). Finding a niche: The habits and habitats of purple non-sulfur bacteria. *Microbial Diversity Athens, GA* 30602.
- Postgate, J. R. (1985). *The sulfate-reducing bacteria*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

- Sugiyama, M. (2002). Reagent composition for measuring hydrogen sulfide and method for measuring hydrogen sulfide. United States Patent No 6340596.
- Tarabas, O. V., Gnatush, S. O., Ostash, B. O., Mutenko, G. V., & Koshla, O. V. (2017). Identyfikacija purpurovyyh nesirkovyh bakterij *Rhodopseudomonas sp.* Ya-2016 [Identification of purple non-sulfur bacteria of *Rhodopseudomonas sp.* Ya-2016]. Visnyk L'vivs'kogo Universytetu. Seriya Biologichna, 75, 140–145 (in Ukrainian).
- Vasylechko, V. O., & Gryshuk, G. V. (2008). Himiko-analitychne doslidzhennja vodojmyshh Javorivs'kogo sirkovogo rodovyshha. Materialy V Mizhnarodnoi' naukovo-praktychnoi' konferencii' "Resursy pryrodnyh vod Karpats'kogo regionu" [Chemical and analytical study of water reservoirs of Yavorivsky sulfur deposit. Materials of the 5th International Scientific and Practical Conference: "Resources of the Natural Waters of the Carpathian Region"]. LvCNTEI, L'viv, 74–84 (in Ukrainian).