

УДК 579.266.2

М.М. Чабан, В.О. Іваниця

Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
вул. Дворянська 2, Одеса, 65082, Україна, e-mail: chaban.nik@onu.edu.ua

АНАММОКС БАКТЕРІЇ – УНІКАЛЬНІ МІКРООРГАНІЗМИ КРУГООБІГУ АЗОТУ

Наведено дані щодо мікроорганізмів із здатністю до ANAMMOX процесу, які беруть участь у циклі кругообігу азоту в природі. Ці унікальні мікроорганізми є представниками філіуму Planctomycetes. Описано будову клітини анаммокс бактерій, що здатні в анаеробних умовах використовувати амоній і нітрит для генерації енергії завдяки наявності у них специфічної органели – анаммоксосоми. Розглянуто біохімічний цикл перетворень амонію і нітриту з виділенням молекулярного азоту завдяки наявності в мембрані анаммоксосоми ладдеран ліпідів. Відображено значення анаммокс організмів у кругообігу азоту в природі та значення цих організмів для біотехнології очистки стічних вод від великих концентрацій амонію при незначних енергозатратах.

Ключові слова: анаммокс бактерії, систематика, будова, анаммоксосома, метаболізм, очистка стічних вод.

Аміак, нітрит і нітрат є головними проміжними сполуками у великому циклі азоту в біосфері. Вони утворюються та перетворюються через процеси фіксації азоту, нітрифікації, амоніфікації і денітрифікації [13]. У кінці 70-х років минулого століття Е. Брода зробив припущення про існування анаеробного окиснення аміаку до молекулярного азоту (N_2) за допомогою хемолітоавтотрофних мікроорганізмів [2].

У 1995 році на пілотній установці з очищення стічних вод в Нідерландах було виявлено значне зменшення амонію та виділення великої кількості газу N_2 [12]. Біологічний процес анаеробного окиснення амонію з подальшим виділенням молекулярного азоту було названо Анаммох (ANaerobic AMMonium OXidation). При цьому амоній виступає донором, а нітрит акцептором електронів. Подальші більш глибокі дослідження показали, що за анаммокс процес відповідають хемоавтолітотрофні мікроорганізми, існування яких передбачав Е. Брода ще у 1977 році, ґрунтуючись на зроблених ним термодинамічних обчисленнях [22, 23].



Після тривалих експериментів з накопичення біомаси було отримано культуру, що росте експоненціально, в якій частка анаммокс бактерій склала 70% [19]. Це дало можливість виділити у анаммокс бактерій 16S рРНК та у подальшому визначити їх систематичне положення серед прокарітних мікроорганізмів. Після розшифровки послідовностей і підбору праймерів було встановлено, що анаммокс бактерії відносяться до філіуму Planctomycetes. Відкриті мікроорганізми були названі *Candidatus Brocadia anammoxidans* [20].

Після підтвердження існування анаммокс бактерій, їх почали виділяти з різноманітних систем очищення води і морських екосистем. У результаті дослідження генів 16S рРНК анаммокс бактерій було виявлено та ідентифіковано інших представників: “*Candidatus Kuenenia stuttgartiensis*”, “*Candidatus Scalindua sorokinii*”, “*Candidatus Scalindua brodae*” і “*Candidatus Scalindua wagneri*” [9, 14, 15]. Філогенетичний аналіз послідовностей 16S рРНК відкритих анаммокс бактерій показав, що вони формують монофілетичний порядок у межах філіуму Planctomycetes, який включає три роди (рис. 1) з 90-відсотковою подібністю генів 16S рРНК між ними [14].

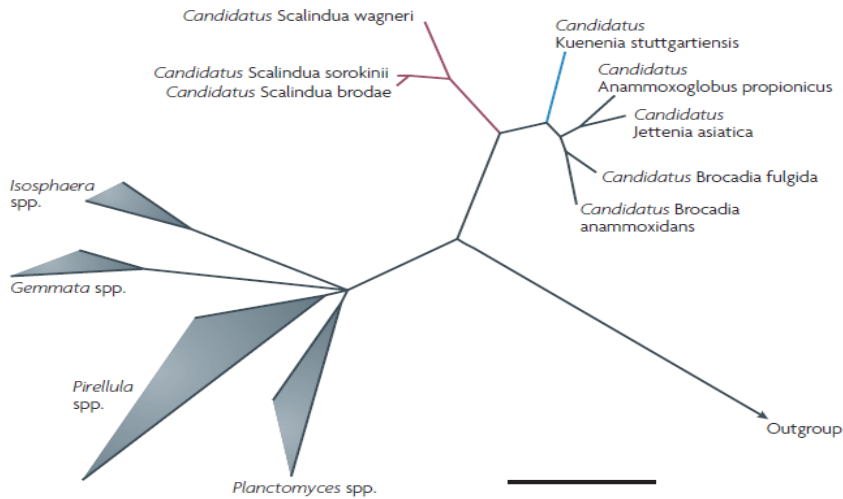


Рис. 1. Філогенетичне дерево анаммокс бактерій, побудоване на основі аналізу генів рибосомної 16S РНК.

Рисунок показує подібність різних родів анаммокс бактерій серед Planctomycetes. Дивергенція послідовності Planctomycetes від інших Bacteria (на рисунку показані як «outgroup») є високою. Риска масштабування означає 10%-у дивергенцію послідовності (Рисунок виконаний М. Jetten і колегами, університет Radboud, Nijmegen, The Netherlands) [4]

Fig. 1. A 16S ribosomal RNA-gene-based phylogenetic tree of anammox bacteria. The figure illustrates the relationships of the different families of anaerobic ammonium oxidation (anammox) bacteria among the Planctomycetes. The sequence divergence of the Planctomycetes from other Bacteria (indicated as outgroup) is high. The scale bar represents 10% sequence divergence. (Figure courtesy of M. Jetten and colleagues, Radboud University, Nijmegen, The Netherlands) [4]

Порівняльний аналіз послідовностей генів 16S рРНК анаммокс бактерій з родами *Gemmata*, *Isosphaera*, *Planctomyces* і *Pirellula* з філіуму *Planctomycetes*, показав їх низьку схожість — нижче 80%. На підставі цих даних анаммокс бактерії ймовірно можуть стати другим порядком у філіумі *Planctomycetes* [29].

Клітини анаммокс бактерій мають форму коків з діаметром менше ніж 1 мкм та фізіологічно відрізняються від усіх інших представників *Planctomycetes*. Вони є облігатними анаеробними хемолітоавтотрофами, їх час генерації складає 10–30 днів. У накопичувальних культурах анаммокс бактерії утворюють навколо твердих часток чи на волокнах різного походження колонії з червоним забарвленням (рис. 2).

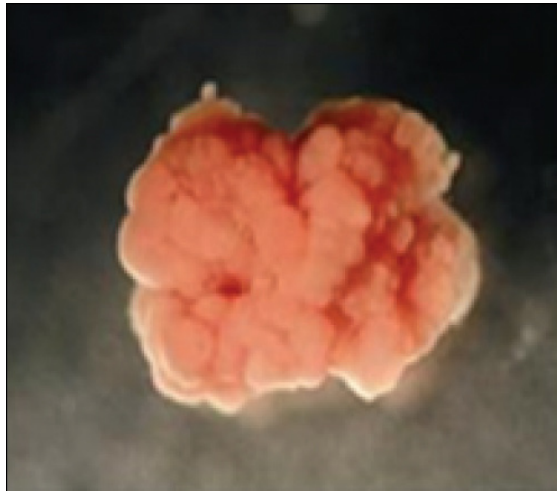


Рис. 2. Типова анаммокс колонія [4]

Fig. 2. Typical anammox granular sludge [4]

Концентрація кисню в середовищі, що перевищує 0,5%, гальмує ріст анаммокс бактерій [19].

Цитоплазма бактеріальної клітини розділена двошаровими мембранами на три відсіки (рис. 3), що було з'ясовано під час дослідження *Candidatus Brocadia anammoxidans* методом електронної мікроскопії [10]. Цитоплазма центрального відсіку оточена двошаровою анаммоксосомною мембраною, утворюючи специфічну органелу — анаммоксосому, що відповідає за генерацію енергії внаслідок окиснення амонію з утворенням молекулярного азоту [10, 27]. Цитоплазма, що знаходиться за анаммоксосомою — рибоплазма, оточена внутрішньою цитоплазматичною мембраною. У ній розташовується нуклеоїд і рибосоми. Третій відсік, що знаходиться на периферії клітини — паріфоплазма, оточений по периферії цитоплазматичною мембраною. За межами цитоплазматичної мембрани всю клітину анаммокс бактерії оточує клітинна стінка з пептидоглікану [10].

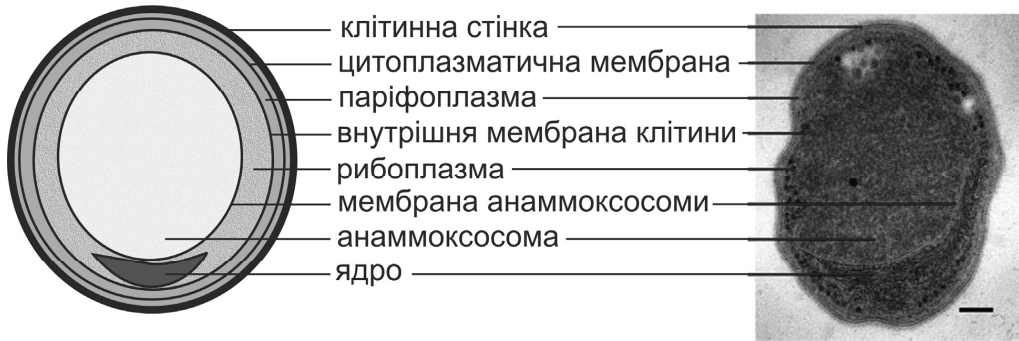


Рис. 3. Будова клітини анаммокс бактерії *Candidatus Brocadia anammoxidans*. Схематичне зображення (рисунок), ліворуч; фото тонкого зрізу *Candidatus Brocadia anammoxidans*, зроблене за допомогою електронної мікроскопії, праворуч. Риска – 100 нм. [27]

Fig. 3. The structure of the cell of anammox bacteria *Candidatus Brocadia anammoxidans*.

Schematic drawing (picture), left; thin section of cryosubstituted *Candidatus Brocadia anammoxidans* seen via transmission electron microscopy, right. Bar – 100 nm. [27]

Слід зауважити, що детальну будову зовнішньої оболонки анаммокс клітини і наявності паріфоплазми залишається все ще недостатньо вивчено. Недавні дослідження з розшифровки метаболізму анаммокс бактерій на основі сумарного генома, *Candidatus Kuenenia stuttgartensis*, надали достовірні дані, що свідчать про наявність паріфоплазми та грамнегативноподібної клітинної стінки [21].

За унікальну можливість анаммокс бактерій анаеробно окиснювати амоній відповідає центральна органела – анаммоксосома. За допомогою мічених атомів з'ясовано, що ця органела має спеціальний фермент, який окиснює гідрозин (проміжна токсична сполука) до молекулярного азоту (N_2) [10].

При поділі клітини бактерії анаммоксосома передається вертикально від материнської до дочірньої клітини [28].

Сама анаммоксосома у складі своєї подвійної мембрани містить багато різних ліпідів, серед яких зустрічаються унікальні, властиві тільки цим бактеріям ладдеран ліпіди [18]. Визначено три типи ладдеран ліпідів (рис. 4), представлених: 1 – кільцевою системою Y та жирною кислотою; 2 – моноалкільованою кільцевою системою X та гліцерину зв'язаного з ефіром; 3 – об'єднанням кінця жирної кислоти системи Y з кінцем системою X через гліцерин зв'язаний ефір [5].

Під час досліджень ліпідного складу мембран *Candidatus Brocadia anammoxidans* виявилось, що третій тип ладдеран ліпідів широко представлений у мембранах анаммокс бактерій. Вони складають 34% від

загальної кількості ліпідів анаммокс клітини [17]. Після вивчення структури мембранних ліпідів анаммокс бактерій за допомогою газової мас-спектрометричної хроматографії і ядерно-магнітного резонансу з'явилася можливість пояснити значення ладдеран ліпідів у мембрані анаммоксосоми. Зроблено висновок, що вони забезпечують міцність мембрани анаммоксосоми, створюючи захист клітини від токсичного гідразину та беруть участь в утворенні різниці концентрації іонів і метаболітів [17, 18].

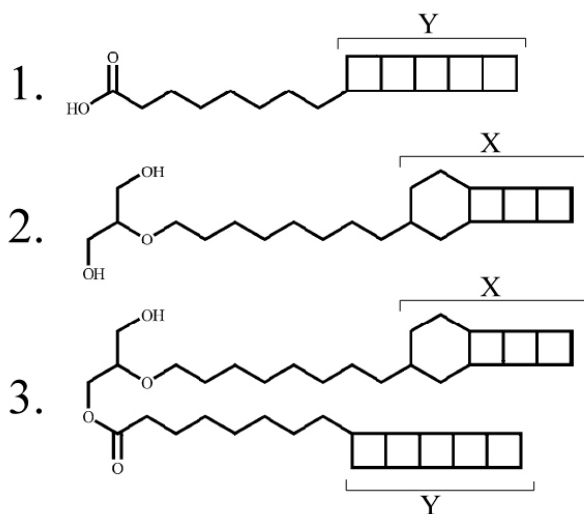
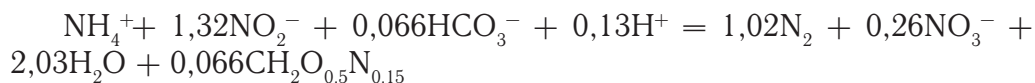


Рис. 4. Схематична будова трьох видів ладдеран ліпідів [5]

Fig. 4. Schematic structure of three types of ladderan lipids [5]

Анаммокс бактерії єдині відомі організми, які в анаеробних умовах окиснюють амоній і відновлюють нітрит з виділенням N_2 . При цьому вони генерують енергію, яка використовується для фіксації вуглекислоти. Анаммокс бактерії використовують нітрит не лише як акцептор, але і як донор електронів для фіксації діоксиду вуглецю [19].



Ця біохімічна реакція була виявлена завдяки використанню мічених атомів азоту амонію ($^{15}NH_4^+$) та нітриту ($^{14}NO_2^-$). У результаті цих досліджень були визначені такі проміжні речовини як гідроксиламін (NH_2OH) та гідразин (N_2H_4) [24]. Припускається, що гідроксиламін може утворюватися з окису азоту або нітриту, а об'єднання гідроксиламіну та амонію призводить до утворення гідразину. Реакцію об'єднання гідроксиламіну з амонієм каталізує гідразин гідролаза (НН) [4]. Після виявлення генів, відповідальних за кодування нітрит редуктази та гідрозин

оксидоредуктази, з'явилася повна картина енергетичного обміну та утворення гідразину в анаммоксосомі [21].

Таким чином, є дві біохімічні реакції енергетичного обміну та утворення гідразину, основані на нітритному та нітрит-нітратному окисненні. Гідразин, утворений у результаті об'єднання окису азоту та амонію з використанням трьох електронів гідразин гідролазою, під дією гідразин оксидоредуктази передає чотири електрони на ферредоксин та відновлює його з виділенням молекулярного азоту. Ферредоксин віддає чотири електрони на комплекс хінонів (Q) і H⁺-транслокаційний комплекс цитохрому (bc₁), для утворення протонної сили (PMF) та активації АТФ-ази з подальшим синтезом АТФ у рибоплазмі. При проході електронів по ланцюгу хінон-цитохром, електрони втрачають свою енергію та повертаються назад для утворення нового гідразину. Один електрон використовується нітрит редуктазою, а решту три електрони – гідразин гідролазою для утворення гідразину (рис. 4а).

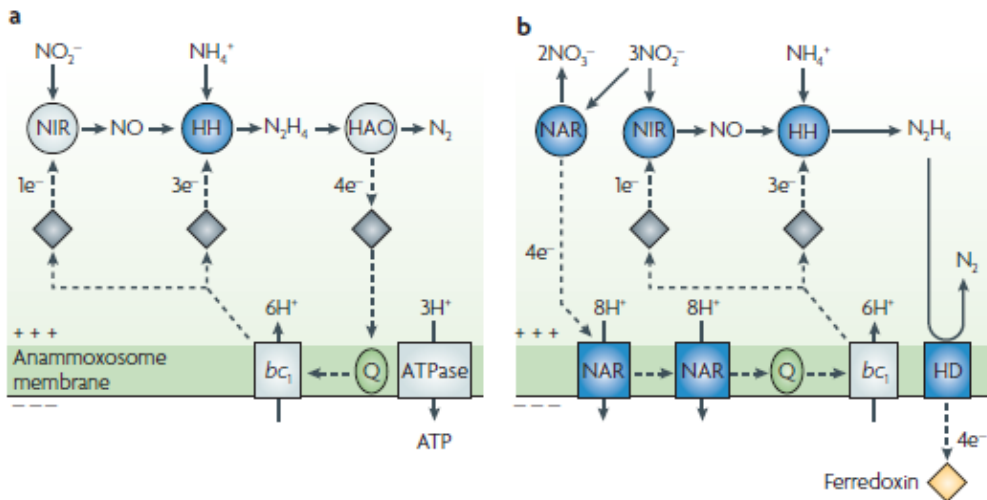


Рис. 4. Два можливих шляхи переносу електронів у мембрані анаммоксосоми [21]

NIR – нітрит редуктаза; HH – гідразин гідролаза; HAO – гідразин оксидоредуктаза; NAR – нітрат редуктаза; HD – гідразин дегідрогеназа

Fig. 4. Two possible ways to transfer electrons in membrane anammoxosome [21]

NIR – nitrite oxidoreductase; HH – hydrazine hydrolase; HAO – hydrazine oxidoreductase; NAR – nitrate reductase; HD – hydrazine dehydrogenase

Для фіксації діоксиду вуглецю відновлений ферредоксин передає чотири електрони у ацетил-СоА шлях. В результаті цієї передачі електронів виникає нехватка електронів у системі анаеробного окиснення амонію. Нехватка електронів заповнюється в результаті нітрит-нітратної окисної реакції нітрат редуктазою (NAR) двох молекул нітриту. Отримані в результаті окиснення електрони, енергетично дуже слабкі, проте після того як вони проходять через групу нітрат редуктаз у мембрані

анаммоксосоми, набирають енергію і, проходячи через хінон до цитохрому, повертаються до циклу утворення гідразину. При проходженні електронів через редуктази мембран та хінон, утворюється протонна сила (PMF), яка використовується для синтезу АТФ (рис. 4b) [21].

Додаткові біохімічні дослідження показали, що анаммокс організми, будучи автотрофами, можуть окиснювати ацетат, форміат і пропіонат до діоксиду вуглецю [3]. Дослідження з органічними речовинами, в яких були присутні мічені атома вуглецю ^{14}C , показали, що вони не асимілюються в клітинах анаммокс бактерій [6]. Окиснення ацетату, форміату і пропіонату до діоксиду вуглецю анаммокс організмами, відбувається при дефіциті вуглецю у навколишньому середовищі, а утворений діоксид вуглецю фіксується у біомасу [7].

З моменту відкриття анаммокс процесу, стало зрозуміло, що у цього процесу є велике майбутнє, пов'язане зі значними масштабами очищення води від небажаних концентрацій сполук амонію. Незважаючи на досить невеликий час, який минув з моменту відкриття анаммокс бактерій, у світі вже існують установки очищення води від амонію, в основу яких покладено анаммокс процес. Після налагодження методики отримання культур анаммокс бактерій, було розроблено проект під назвою SHARON (Single reactor system for High activity Ammonium Removal Over Nitrite – установка для високошвидкісного видалення амонію за наявності нітриту) [26]. В основі цієї установки лежить конверсія високих концентрацій амонію в стічній воді в N_2 за участі збагаченої культури анаммокс бактерій. У Роттердамі (Нідерланди) вже функціонує промислова установка, об'ємом 80 м^3 , що обробляє стічні води станції Dokhaven-Sluisjesdijk. Установка перетворює приблизно $8\text{--}10 \text{ кг}\cdot\text{м}^3$ азоту N_2 на добу [25].

Незважаючи на те, що дослідники вже пристосували анаммокс організми до очищення стічної води на очисних станціях від аміаку, залишається ще безліч відкритих питань. У даний момент сили наукових дослідницьких груп спрямовані на більш глибоке вивчення анаммокс бактерій. Залишається незрозумілим механізм, який є відповідальним за підвищення електрохімічного градієнта, що діє через анаммоксосому. Труднощі в цих дослідженнях пов'язані з виділенням очищених інтактних анаммоксосом [27]. Також, до цих пір залишається невідомим, як об'єднані і регулюються в анаммокс організмі два типи живлення – автотрофний і органотрофний, та як організм синтезує власні кільця циклобутану для ладдеран ліпідів [1].

Цікавим питанням залишається взаємодія анаммокс бактерій з денітрифікувальними бактеріями та роль органічних сполук у цих відносинах. Дослідження в Чорному морі показали, що у товщі води деякі бактерії і кренархео нітрифікатори утворюють нітрит, який далі може використовуватися анаммокс бактеріями [8, 11].



ЛІТЕРАТУРА

1. Boumann H.A., Hopmans E.C., van de Leemput I., Op den Camp H.J., van de Vossenberg J., Strous M., Jetten M.S., Sinninghe Damsté J.S., Schouten S. Ladderane phospholipids in anammox bacteria comprise phosphocholine and phosphoethanolamine headgroups // *FEMS Microbiol. Lett.* – 2006. – 258. – P. 297–304.
2. Broda E. Two Kinds of Lithotrophs Missing in Nature // *Allg. Mikrobiol.* – 1977. – 17. – P. 491–493.
3. Guven D., Dapena A., Kartal B., Schmid M.C., Maas B., Katinka van de Pas-Schoonen, Sozen S., Mendez R., Huub J.M. Op den Camp, Mike S.M. Jetten, Strous M., Schmidt I. Propionate oxidation by and methanol inhibition of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2005. – 71. – P. 1066–1071.
4. Jetten M.S.M., Strous M., van de Pas-Schoonen K.T., Schalk J., van Dongen U.G.J.M., van de Graaf A.A., Logemann S., Muyzer G., van Loosdrecht M.C.M. and Kuenen J.G. The anaerobic oxidation of ammonium // *FEMS Microbiol. Rev.* – 1998. – 22. – P. 421–437.
5. Jetten M.S.M., Sliemers O., Kuypers M., Dalsgaard T., van Niftrik L., Cirpus I., van de Pas-Schoonen K., Lavik G., Thamdrup B., Le Paslier D., Op den Camp H.J.M., Hulth S., Nielsen L.P., Abma W., Third K., Engstrom P., Kuenen J.G., Jurgensen B.B., Canfield D.E., Sinninghe Damsté J.S., Revsbech N.P., Fuerst J., Weissenbach J., Wagner M., Schmidt I., Schmid M. and Strous M. Anaerobic ammonium oxidation by marine and freshwater planctomycete-like bacteria // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2003. – 63. – P. 107–114.
6. Kartal B., Kuypers M.M.M., Lavik G., Schalk J., Huub J.M. Op Den Camp, Jetten M.S.M., Strous M. Anammox bacteria disguised as denitrifiers: nitrate reduction to dinitrogen gas via nitrite and ammonium // *Environ. Microbiol.* – 2007. – 9. – P. 635–642.
7. Kartal B., Rattray J., van Niftrik L.A., van de Vossenberg J., Schmid M.C., Webb R.I., Schouten S., Fuerst J.A., Damsté J.S., Jetten M.S., Strous M. *Candidatus* “Anammoxoglobus propionicus” a new propionate oxidizing species of anaerobic ammonium oxidizing bacteria // *Syst. Appl. Microbiol.* – 2007. – 30. – P. 39–49.
8. Koenneke M., Bernhard A.E., de la Torre J.R., Walker C.B., Waterbury J.B., Stahl D.A. Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon // *Nature* – 2005. – 437. – P. 543–546.
9. Kuypers M.M.M., Sliemers A.O., Lavik G., M. Schmid B.B., Jurgensen J.G., Kuenen J.S., Sinninghe Damsté, Strous M., Jetten M.S.M. Anaerobic ammonium oxidation by anammox bacteria in the Black Sea // *Nature* – 2003. – 422. – P. 608–611.
10. Lindsay M.R., Webb R.I., Strous M., Jetten M.S.M., Butler M.K., Forde R.J., Fuerst J.A. Cell compartmentalisation in planctomycetes: novel



types of structural organisation for the bacterial cell // Arch. Microbiol. — 2001. — 175. — P. 413–429.

11. Lam P., Jensen M.M., Lavik G., McGinnis D.F., Muller B., Schubert C.J., Amann R., Thamdrup B., Kuypers M.M.M. Linking crenarchaeal and bacterial nitrification to anammox in the Black Sea // Proc. Natl Acad. Sci. USA. — 2007. — 104. — P. 7104–7109.

12. Mulder A., A.A. van de Graaf, Robertson L.A., Kuenen J.G. Anaerobic ammonium oxidation discovered in a denitrifying fluidized bed reactor // FEMS Microbiol. Ecol. — 1995. — 16. — P. 177–184.

13. Rosswall T. The Biogeochemical Nitrogen Cycle, ed. G. Likens. *Some Perspectives of the Major Biogeochemical Cycles*, SCOPE (Scientific Committee on Problems of the Environment) 17, (New York: John Wiley & Sons, 1981), 25–49.

14. Schmid M., Twachtmann U., Klein M., Strous M., Juretschko S., Jetten M.S.M., Metzger J., Schleifer K.-H., Wagner M. Molecular evidence for genus level diversity of bacteria capable of catalyzing anaerobic ammonium oxidation // Syst. Appl. Microbiol. — 2000. — 23. — P. 93–106.

15. Schmid M., Walsh K., Webb R., Rijpstra W.I.C., K.T. van de Pas-Schoonen, Verbruggen M.J., Hill T., Moffett B., Fuerst J., Schouten S., J.S. Sinninghe Damster, Harris J., Shaw P., Jetten M.S.M., Strous M. Candidatus “*Scalindua brodae*,” sp. nov., Candidatus “*Scalindua wagneri*,” sp. nov.: two new species of anaerobic ammonium oxidizing bacteria. Syst. Appl. Microbiol. — 2003. — 26. — P. 529–538.

16. Schouten S., Strous M., Kuypers M.M.M., Rijpstra W. Irene C., Baas M., Schubert Carsten J., Jetten M.S.M., Damstü Jaap S. Sinninghe Stable carbon isotopic fractionations associated with inorganic carbon fixation by anaerobic ammonium-oxidizing bacteria // Appl. Environ. Microbiol. — 2004. — 70. — P. 3785–3788.

17. Sinninghe Damste J.S., Strous M., Rijpstra W.I.C., Hopmans E. C., Geenevasen J.A.J., van Duin A.C.T., van Niftrik L.A., Jetten M.S.M. Linearly concatenated cyclobutane lipids form a dense bacterial membrane // Nature. — 2002. — 419. — P. 708–712.

18. Sinninghe Damste J.S., Rijpstra W.I., Strous M., Jetten M.S.M., David O.R.P., Geenevasen J.A.J., van Maarseveen J.H. A mixed ladderane/n-alkyl glycerol diether membrane lipid in an anaerobic ammonium-oxidizing bacterium // Chem Commun. — 2004. — P. 2590–2591.

19. Strous M., Heijnen J.J., Kuenen J.G., Jetten M.S.M. The sequencing batch reactor as a powerful tool for the study of slowly growing anaerobic ammonium-oxidizing microorganisms // Appl. Microbiol. Biotechnol. — 1998. — 50. — P. 589–596.

20. Strous M., Fuerst J.A., Kramer E. H. M., Logemann S., Muyzer G., van de Pas-Schoonen K.T., Webb R., Kuenen J.G., Jetten M.S.M. Missing lithotroph identified as new planctomycete // Nature. — 1999. — 400. — P. 446–449.



21. Strous M., Pelletier E.S., Mangenot T., Rattei A., Lehner M.W., Taylor M., Horn H., Daims D., Bartol-Mavel P., Wincker V., Barbe N., Fonknechten D., Vallenet B., Segurens C., Schenowitz-Truong C., Merdigue A., Collingro B., Snel B.E., Dutilh H.J.M. *Op den Camp, van der Drift C., Cirpus I., van de Pas-Schoonen K.T., Harhangi H.R., van Niftrik L., Schmid M., Keltjens J., van de Vossenberg J., Kartal B., Meier H., Frishman D., Huynen M.A., Mewes H.-W., Weissenbach J., Jetten M.S.M., Wagner M., Le Paslier D.* Deciphering the evolution and metabolism of an anammox bacterium from a community genome // *Nature*. – 2006 – 440. – P. 790–794.

22. Van de Graaf A., Mulder A., de Bruijn P., Jetten M.S.M., Roberston L.A., Kuenen J.G. Anaerobic oxidation of ammonium is a biologically mediated process // *Appl Environ Microbiol.* – 1995. – 61. – P. 1246–1251.

23. Van de Graaf A., de Bruijn P., Roberston L.A., Jetten M.S.M., Kuenen J.G. Autotrophic growth anaerobic ammonium-oxidizing micro-organisms in a fluidized bed reactor // *Microbiology*. – 1996. – 142. – P. 2187–2196.

24. Van de Graaf A., de Bruijn P., Roberston L.A., Jetten M.S.M., Kuenen J.G. Metabolic pathway of anaerobic ammonium oxidation on the basis of ^{15}N studies in a fluidized bed reactor // *Microbiology*. – 1997. – 143. – P. 2415–2421.

25. Van der Star W.R.L., Abma W. R., Blommers D., Mulder J.W., Tokutomi T., Strous M., Picioreanu C., Van Loosdrecht M.C.M., Startup of reaction for anoxic ammonium oxidation: Experiences from the first full-scale Anammox reactor in Rotterdam // *Wat. Res.* – 2007. – 41. – P. 4149–4163.

26. Van Dongen U., Jetten M.S.M., Van Loosdrecht M.C.M., The SHARON-Anammox process for treatment of ammonium rich wastewater // *Water Sci.Technol.* – 2001. – 44. – 1. – P. 153–160.

27. Van Niftrik L.A., Fuerst J.A., Sinnighe Damstü J.S., Kuenen J.G., Jetten M.S., Strous M. The anammoxosome: an intracytoplasmic compartment in anammox bacteria // *FEMS Microbiol. Lett.*, – 2004. – 233. – P. 7–13.

28. Van Niftrik L.A., Geerts W.J.C., Van Donselaar E.G., Humbel B.M., Webb R.I., Fuerst J.A., Verkleij Arie J., Jetten M.S.M., Strous M. Linking ultrastructure and function in four genera of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria: cell plan, glycogen storage and localization of cytochrome *c* proteins // *J. Bacteriol.*, – 2007. – 190. – P. 708–717.

29. Ward N.L., Rainey F.A., Hedlund B.P., Staley J.T., Ludwig W., Stackebrandt E. Comparative phylogenetic analyses of members of the order *Planctomycetales* and the division *Verrucomicrobia*: 23S rRNA gene sequence analysis supports the 16S rRNA gene sequence-derived phylogeny // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, – 2000. – 50. – P. 1965–1972.



Н.Н. Чабан, В.А. Іваниця

Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова,
ул. Дворянская 2, Одесса, 65082, Украина, e-mail: chaban.nik@onu.edu.ua

**АНАММОКС БАКТЕРИИ – УНИКАЛЬНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ
КРУГОВОРОТА АЗОТА**

Реферат

Представлены данные о микроорганизмах со способностью к АНАММОХ процессу, которые принимают участие в круговороте азота в природе. Эти уникальные микроорганизмы являются представителями типа *Planctomycetes*. Описано строение анаммокс бактерий, которые способны в анаэробных условиях использовать аммоний и нитрит для генерации энергии благодаря наличию у них специфической органеллы – анаммоксосомы. Рассмотрен биохимический цикл превращений аммония и нитрита с выделением молекулярного азота благодаря наличию в мембране анаммоксосомы ладдеран липидов. Отображено значение анаммокс организмов в круговороте азота в природе и значение этих организмов для биотехнологии очистки сточных вод от больших концентраций аммония при небольших затратах энергии.

Ключевые слова: анаммокс бактерии, систематика, строение, анаммоксосома, метаболизм, очистка сточных вод.

M.M. Chaban, V.O. Ivanytsia

Odesa Mechnykov National University
2, Dvoryanska str., Odesa, 65082, Ukraine, e-mail: chaban.nik@onu.edu.ua

**ANAMMOX BACTERIA – UNIQUE MICROORGANISMS
OF NITROGEN CYCLE**

Summary

There were presented the data on the microorganisms with the ability to ANAMMOX process taken part in the nitrogen cycle in nature. These unique organisms are the representatives members of the type *Planctomycetes*. The were described the structure of anammox bacteria, capable to use anaerobic ammonium and nitrite for power generation due to the presence of specific organella in them – anammoxosome. The biochemical cycle of transformations of ammonium and nitrite with the release of molecular nitrogen due to the presence of membrane anammoxosome ladderan lipids was studied. In the review there were displayed the value of anammox organisms in the nitrogen cycle in nature and significance of these organisms for biotechnology of sewage purification from large concentrations of ammonium at low energy consumption.

Key words: anammox bacteria, taxonomy, structure, anammoxosome, metabolism, wastewater treatment.

Одержано 16.11.2011.

