

Л.М. Пуриш, Л.Г. Асауленко, Д.Р. Абдулина, Г.А. Иутинская

*Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины,
ул. Академика Заболотного, 154, Киев ГСП, Д 03680, Украина*

БИОРАЗНООБРАЗИЕ СУЛЬФАТРЕДУЦИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ, РАЗВИВАЮЩИХСЯ НА ОБЪЕКТАХ ТЕПЛОСТЕЙ

*Показано, что на участках городских теплосетей, эксплуатирующихся при разных температурах, развиваются сульфатредуцирующие бактерии, отличающиеся по морфолого-физиологическим свойствам. На участках, эксплуатируемых при температурах 35–45°C, выявлены бактерии рода *Desulfovibrio*, а на участках с температурой 60°C развиваются сульфатредуцирующие бактерии родов *Desulfotomaculum* и *Desulfomicrobium*. Анализ данных сиквенса гена 16S рРНК показал, что нуклеотидная последовательность штамма TC2 имеет 100 % гомологию с депонированной в GenBank нуклеотидной последовательностью *Desulfovibrio* sp. DSM 12803 (AJ251630.1), нуклеотидная последовательность штамма TC3 имеет 92 % гомологию с депонированной в GenBank нуклеотидной последовательностью *Desulfotomaculum* sp. ECP-C-5 (AF529223.1), а нуклеотидная последовательность штамма TC4 выявила 99 % подобие с последовательностью *Desulfomicrobium baculatum* DSM 2555 (AY464939.1). Выявленные бактерии представляют потенциальную опасность для теплосетей и могут быть возбудителями микробной коррозии.*

К л ю ч е в ы е с л о в а: биоразнообразие, сульфатредуцирующие бактерии, теплотети.

Развитие мегаполисов способствует увеличению техногенной нагрузки на подземные сооружения, что является причиной преждевременного износа и коррозионных разрушений систем теплоснабжения городских теплосетей. В последние годы увеличилось число аварий и коррозионных повреждений на этих объектах, что может свидетельствовать о распространении в таких техногенных экосистемах коррозионно-опасных бактерий [1, 6]. Вопрос участия бактерий в процессе коррозии городских теплосетей приобрел актуальность, поскольку развитие бактерий в трубопроводе может привести не только к коррозии металла, но и к биообрастанию трубопроводных систем, следствием чего может быть снижение качества воды. Масштабное подземное строительство приводит к нарушению динамического равновесия естественной среды обитания микробных сообществ. В условиях, характерных для теплосетей, наиболее коррозионно-опасными являются бактерии цикла серы. Основными возбудителями коррозии стальных трубопроводов являются сульфатредуцирующие бактерии, которые могут принимать непосредственное участие в электрохимическом процессе, что способствует интенсификации коррозии [1, 14]. Однако вопрос распространения и разнообразия этих бактерий на объектах теплосетей в настоящее время практически не изучался. Целью нашей работы было определить биоразнообразие сульфатредуцирующих бактерий на поверхности трубопровода городских теплосетей.

Материалы и методы. Объектами исследования были продукты коррозии и слизь, обнаруженные на поверхности труб и соединительных конструкций эксплуатируемой тепломагистрали (г. Киев).

Образцы отбирали на участках, эксплуатирующихся при разных температурах в диапазоне от 35° до 60°C.

Изоляты сульфатредуцирующих бактерий получали путем высева образцов на среду Постгейта «В» с лактатом натрия, температура инкубации 28°C. Чистые культуры бактерий получали методом очистки на средах, рекомендованных Постгейтом [13]. Количественный учет бактерий осуществляли методом предельных разведений на среде Постгейта «В» при температуре 28°C. Наиболее вероятное число микроорганизмов в единице объема рассчитывали по таблице Мак-Креди [7]. Накопление сероводорода определяли методом йодометрического титрования [4].

Идентификацию сульфатредуцирующих бактерий изучали по морфологическим и физиолого-биохимическим признакам.

Морфологию бактерий изучали используя трансмиссионный электронный микроскоп JEM-1400 («JEOL», Япония) при ускоряющемся напряжении 80 В и общем инструменталь-

ном увеличении $\times 3000-8000$ раз. Размеры клеток определяли используя программу *Image J* ver.143u (<http://rsb.info.nih.gov/ij>).

Окраску по Граму и подвижность бактерий изучали по методикам, описанным в [5].

Физиолого-биохимические свойства определяли по способности бактерий использовать разные источники углерода: спирты, органические кислоты, аминокислоты (как донор электронов и источник углерода). Органические кислоты и спирты вносили в концентрациях 3,5 г/л, аминокислоты – 2 г/л в среду Постгейта «С» без дрожжевого экстракта. В качестве акцепторов электронов в среду Постгейта «В» вносили в концентрации 4,5 г/л сульфат, сульфит, тиосульфат, элементную серу. Способность микроорганизмов к спорообразованию проверяли прогревая суспензии клеток в запаянных ампулах на водяной бане при 80 °С в течении 10, 20, 30 мин [5].

Родовую принадлежность некоторых штаммов определяли также молекулярно-генетическим методом, а именно частичным секвенированием генов, кодирующих 16S рРНК изучаемых бактерий.

Выделение и очистку ДНК проводили из 7-14-и суточных культур бактерий набором «ДНК Сорб-В» (Россия) согласно инструкции производителя. Амплификацию генов 16S рРНК проводили с использованием пары универсальных праймеров: прямого RNNF1 5'-CGG-CCC-AGA-CTC-CTA-CGG-GAG-GCA-GCA -3' (соответствует 310–340 парам нуклеотидов *E. coli* 16S рРНК гена) и обратного RNN1 5'-GCG-TGG-ACT-ACC-AGG-GTA-TCT-AAT-CC-3' (соответствует 770–740 парам нуклеотидов *E. coli* 16S рРНК гена) (Jeffery D. Newman, <http://lyso.lycoming.edu/~newman>) с помощью ПЦР на приборе «2720 Thermal Cycler». Объем амплификационной смеси – 50 мкл. Температурный режим амплификации: (1) первоначальная денатурация при 94°С в течении 5 мин, (2) последующие 35 циклов денатурация при 94°С в течении 30 с, (3) гибридизация праймеров при 55°С в течении 30 с, полимеризация при 72°С в течении 30 с, а по окончании 35 цикла финальное охлаждение до 4°С. Анализ продуктов ПЦР проводили электрофорезом в 1 % агарозном геле с этидием бромидом в концентрации 1 мкл/мл, напряжение поля 10 В/см. Время электрофореза 20 мин. Маркер молекулярной массы и количества MassRuller DNA Ladder Mix SM 0403 (Fermentas, Литва).

Выделение и очистку фрагментов ДНК из агарозы проводили центрифугированием колонок геля через аэрозольные фильтры. Преципитация ДНК: к полученному раствору ДНК вносили 1/10 объема 3М ацетата натрия и 0,7 объема изопропанола. Для секвенирования осадок растворяли в 12 мкл ТЕ буфера.

Сиквенс гена проводили на сиквенаторе «3130 Genetic Analyzer» с набором реактивов «BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit». Поиск гомологических депонированных в GenBank нуклеотидных последовательностей, кодирующих ген 16S рРНК, проводили с использованием программы BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>).

Статистическую обработку результатов проводили с помощью пакета программ Microsoft Office Excel 2010.

Результаты и их обсуждение. При обследовании отдельных коррозионно-опасных участков трубопровода и других объектов городской теплотрассы было отмечено, что трубы покрыты слизью и продуктами коррозии рыжего цвета. На всех участках в разном количестве обнаружены сульфатредуцирующие бактерии. На участках, температура эксплуатации которых была 35-45°С, количество сульфатредуцирующих бактерий (изоляты TC1, TC2, TC6) составляло 10^2-10^4 кл/мл (табл. 1). В образцах, отобранных в точках, эксплуатируемых при температуре 60°С (изоляты TC3, TC4, TC5) сульфатредуцирующих бактерий обнаружено на 2-6 порядков больше (10^5-10^8 кл/мл). Следовательно, повышение температуры эксплуатации теплотрассы способствовало развитию сульфатредуцирующих бактерий.

При отборе образцов был зафиксирован ощутимый запах сероводорода. Известно, что сероводород продуцируется сульфатредуцирующими бактериями при восстановлении серы сульфатов из среды ($S^{+6} \rightarrow S^{-2}$). Известно, что биогенный сероводород, взаимодействуя с ионами железа, приводит к образованию сульфида железа, который как дополнительный катод может принимать непосредственное участие в электрохимическом коррозионном процессе [1, 12]. Ранее нами было показано, что накопление сероводорода *Desulfovibrio* sp. 10 коррелировало с коррозионным разрушением стальных образцов [8]. Учитывая тот факт, что

сероводород является активным коррозионным агентом, нами исследовано образование сероводорода выделенными изолятами сульфатредуцирующих бактерий в диапазоне температур, соответствующих условиям эксплуатации теплосетей: от 20 до 60°C (табл. 2).

Таблица 1

Количество сульфатредуцирующих бактерий, обнаруженных на различных участках теплосети

Изолят	Температура эксплуатации в точке отбора, °С	Количество бактерий, кл/мл
ТС2	35–40	$2,5 \times 10^3$
ТС6	35–40	$1,3 \times 10^4$
ТС1	40–45	$1,5 \times 10^2$
ТС5	60	$1,3 \times 10^7$
ТС3	60	$0,6 \times 10^8$
ТС4	60	$1,3 \times 10^5$

Таблица 2

Образование сероводорода сульфатредуцирующими бактериями при разных температурах

Изолят	Температура в точке отбора, °С	Количество сероводорода, мг/л			
		20°C	28°C	42°C	60°C
ТС2	35–40	280±7	280±6	325±12	250±7
ТС6	35–40	270±6	260±6	290±7	270±7
ТС1	40–45	250±4	300±10	300±11	200±7
ТС5	60	240±3	250±3	250±4	280±6
ТС3	60	215±7	280±8	400±11	420±13
ТС4	60	225±4	240±7	260±4	280±9

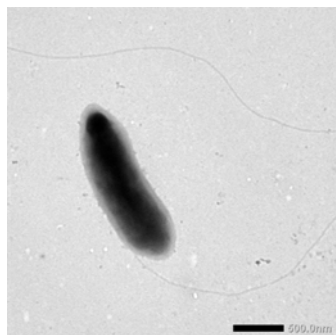
Было отмечено, что при культивировании выделенных изолятов сульфатредуцирующих бактерий при разной температуре продукция сероводорода была различной. Изоляты ТС2 и ТС6, выделенные на участке с температурой эксплуатации 35–45°C, накапливали максимальное количество сероводорода (290–325 мг/мл) при температуре 42°C, а изолят ТС1 при температуре 28–42°C. Изоляты ТС3, ТС4, ТС5, выделенные на участках, эксплуатируемых при температуре 60°C, больше продуцировали сероводород при температуре культивирования 60°C. Наибольшее количество сероводорода (до 420 мг/мл) продуцировал в этих условиях изолят ТС3, что почти на 50 % больше, чем при температуре 28°C. Варибельность продукции сероводорода при культивировании в разном температурном диапазоне свидетельствует о способности большинства сульфатредукторов адаптироваться к условиям существования в теплосетях, кроме того является свидетельством их коррозионной агрессивности.

Вследствие этого возникла заинтересованность в более детальном изучении морфологических и физиолого-биохимических свойств, обнаруженных при обследовании теплосетей сульфатредуцирующих бактерий. Установлено, что штаммы сульфатредуцирующих бактерий отличались морфологически (рисунок). Клетки штамма ТС1, ТС5 и ТС6 имели форму вибрионов, иногда соединены попарно, с пучком жгутиков, расположенных полярно. Штамм ТС2 имел форму палочек. Размер клеток штаммов ТС1 и ТС2, ТС5 варьировал в диапазоне 1,76–1,85×0,59–0,67 мкм. Клетки штамма ТС6 имели размер 2,30×0,71 мкм (рисунок).

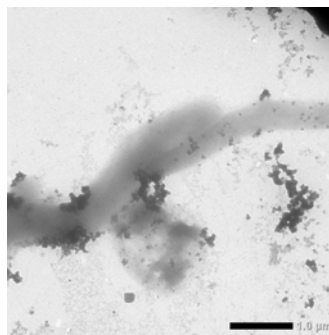
Клетки штамма ТС3 представлены палочками, способными к образованию терминально расположенных спор (видно на срезе (×8000 раз)). Размер клеток варьировал в диапазоне 2,31×0,65 мкм. Клетки штамма ТС4 имеют сигмовидную или серповидную форму. Размер клеток варьировал в пределах 2,06×0,6 мкм (рисунок).

По ряду физиолого-биохимических признаков сульфатредуцирующие бактерии можно охарактеризовать следующим образом (табл. 3). Все выделенные штаммы являются грамотрицательными, мезофильными, факультативными анаэробами, кроме штамма ТС3, который оказался грамположительным и спорообразующим. В качестве донора электронов и источника углерода все штаммы использовали ряд простых органических кислот и спиртов, таких как лактат, этанол, бутанол, ацетат, пируват, сукцинат, аланин, лизин, триптофан, совсем не использовали формиат, оксалоацетат, малеат, глутамат и аспарагинат. Акцепторами электронов

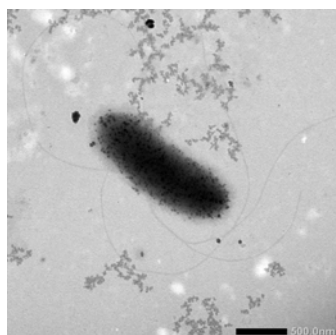
служили такие соединения серы как сульфат, сульфит и тиосульфат. Исследованные штаммы, кроме TC5 и TC6, использовали также нитрат.



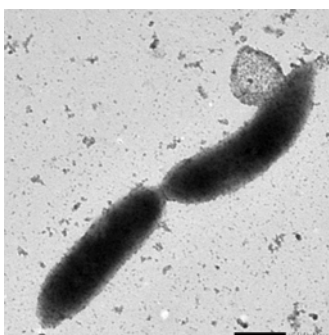
TC1



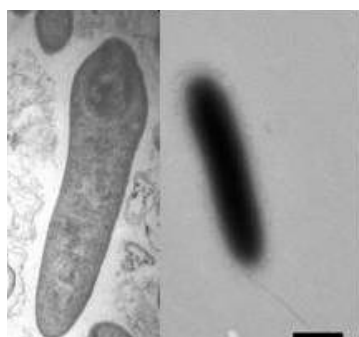
TC4



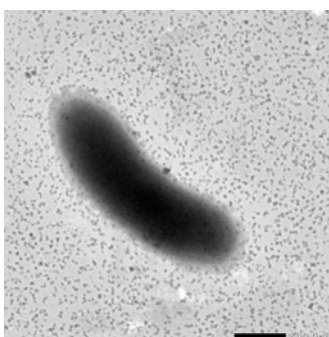
TC2



TC5



TC3



TC6

Рисунок. Электронная микроскопия штаммов сульфатредуцирующих бактерий, длина масштабной метки – 500 нм: *Desulfovibrio* sp. TC1, TC2, TC5, TC6, *Desulfotomaculum* sp. TC3, *Desulfomicobium* sp. TC4.

Штаммы TC1, TC2, TC5, TC6 оказались подобными по физиолого-биохимическим свойствам. За исключением того, что штамм TC2 в качестве акцептора электронов мог использовать элементную серу и нитрат, не использовал ацетон как донор электронов и источник углерода, а штамм TC5 использовал в качестве донора электронов фенол. По морфологическим и физиолого-биохимическим признакам штаммы сульфатредуцирующих бактерий TC1, TC2, TC5 и TC6, согласно Bergey's Manual of Systematic Bacteriology [11], близки к представителям рода *Desulfovibrio*.

Штамм TC3 как донор электронов и источник углерода использовал лактат, этанол, бутанол, ацетат, ацетон, сукцинат, пируват, аланин, лизин, триптофан, аргинин, фенол. Не ассимилировал серин и аспарагин. Согласно «Определителю бактерий Берджи» [6], оказался близким к представителям рода *Desulfotomaculum*.

Физиолого-биохимическая характеристика штаммов СРБ, выделенных из теплосетей.

При- знак	Характеристика	ТС1	ТС2	ТС5	ТС6	ТС3	ТС4
Морфология клеток	Окраска по Граму	-	-	-	-	+	-
	Форма клеток	вибрионы	палочки	вибрионы	вибрионы	палочки	палочки
	Размер клеток	1,85×0,67	1,76×0,59	1,79×0,59	2,30×0,71	2,31×0,65	2,06×0,60
	Подвижность	+	+	+	+	+	+
	Спорообразование	-	-	-	-	+	-
Отношение к кислороду		Факультативные анаэробы					
Акцептор электронов	Сульфат	+	+	+	+	+	+
	Сульфит	+	+	+	+	+	+
	Тиосульфат	+	+	+	+	+	+
	Сера элементная	-	+	-	-	-	-
	Нитрат	+	+	-	-	+	+
Донор электронов и источник углерода	Лактат	+	+	+	+	+	+
	Этанол	+	+	+	+	+	+
	Бутанол	+	+	+	+	+	+
	Ацетон	+	-	+	+	+	+
	Ацетат	+	+	+	+	+	+
	Сукцинат	+	+	+	+	+	+
	Пируват	+	+	+	+	+	+
	Аланин	+	+	+	+	+	+
	Серин	+	+	+	+	-	+
	Лизин	+	+	+	+	+	+
	Триптофан	+	+	+	+	+	+
	Аспарагин	+	+	+	+	-	+
	Аргинин	+	+	+	+	+	-
	Фенол	-	-	+	-	+	-
	Формиат	-	-	-	-	-	-
	Бутират	-	-	-	-	-	-
	Оксалоацетат	-	-	-	-	-	-
	Малеат	-	-	-	-	-	-
Глутамат	-	-	-	-	-	-	
Аспарагинат	-	-	-	-	-	-	
Примечание: «+» - наличие роста, «-» - рост отсутствует.		<i>Desulfovibrio</i> sp. TC1	<i>Desulfovibrio</i> sp. TC2	<i>Desulfovibrio</i> sp. TC5	<i>Desulfovibrio</i> sp. TC6	<i>Desulfoto-</i> <i>maculum</i> sp. TC3	<i>Desulfomi-</i> <i>crobiu</i> m sp. TC4

Штамм ТС4 в качестве донора электронов и источника углерода использовал также серин, аспарагин, ацетон, но не ассимилировал фенол, аргинин. По морфологическим и физиологическим признакам штамм сульфатредуцирующих бактерий ТС4, согласно Bergey's Manual of Systematic Bacteriology [11], оказался близким к представителям рода *Desulfomicrobium*.

Для дальнейшей идентификации нами проведен частичный сиквенс участков ДНК штаммов ТС2, ТС3 и ТС4, кодирующих ген 16S рРНК.

По данным сиквенса гена 16S рРНК оказалось, что нуклеотидная последовательность штамма ТС2 имеет 100 % гомологию с депонированной в GenBank нуклеотидной последовательностью *Desulfovibrio* sp. DSM 12803 (AJ251630.1), нуклеотидная последовательность штамма ТС3 имеет 92 % гомологию с депонированной в GenBank нуклеотидной последовательностью *Desulfotomaculum* sp. ECP-C-5 (AF529223.1), а нуклеотидная последовательность штамма ТС4 обнаружила 99 % подобие последовательности *Desulfomicrobium baculatum* DSM 2555 (AY464939.1) (табл. 4.) Итак, с помощью молекулярно-генетических исследований была подтверждена принадлежность штамма ТС2 к роду *Desulfovibrio*, штамма ТС3 к роду *Desulfotomaculum*, а штамма ТС4 к роду *Desulfomicrobium*. Следует подчеркнуть, что определение структуры коротких фрагментов генов, кодирующих рибосомальную ДНК пригодно для идентификации бактерий, но требует определения структуры длиной не менее 200 оснований [2].

**Уровень гомологии нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК штаммов
сульфатредуцирующих бактерий из техногенных зон**

Штамм	Вид, номер и код доступа референт-штамма в базе данных GenBank	Идентичность последовательностей, %
<i>Desulfovibrio</i> sp. TC2	<i>Desulfovibrio</i> sp. DSM 12803 (AJ251630.1)	100
	<i>Desulfovibrio</i> sp. H1 (FJ225426.1)	
<i>Desulfotomaculum</i> sp. TC3	<i>Desulfotomaculum</i> sp. ECP-C5 (AF529223.1)	92
	<i>Desulfotomaculum</i> sp. DSM 7440 (Y11579.1)	90
<i>Desulfomicrobium</i> sp. TC4	<i>Desulfomicrobium baculatum</i> strain DSM 2555 (AY464939.1)	99
	<i>Desulfomicrobium</i> sp. La1.1 (AF228113.1)	

Таким образом, впервые было установлено, что на участках теплосетей Киева, эксплуатируемых при различных температурах, развиваются сульфатредуцирующие бактерии, отличающиеся по морфолого-физиологическим свойствам. При этом на участках, эксплуатируемых при температурах 35-45°C обнаружены бактерии рода *Desulfovibrio*, а на участках с температурой эксплуатации 60°C развиваются сульфатредуцирующие бактерии родов *Desulfotomaculum* и *Desulfomicrobium*.

Полученные нами результаты свидетельствуют о филогенетическом разнообразии сообщества сульфатредуцирующих бактерий, развивающихся на отдельных участках трубопроводов и других объектах теплосети. Доминирующей группой сульфатредукторов в этой эконише были бактерии рода *Desulfovibrio*, обладающие многообразными физиологическими и адаптивными способностями. Известно, что они широко распространены во многих экосистемах, в том числе отмечено их распространение в зонах прокладки и эксплуатации газопроводов, где эта группа бактерий является инициатором микробной коррозии стали [1, 14]. При проведении микробиологического обследования отдельных участков стальных трубопроводов и других объектов теплосети г. Москвы были обнаружены термофильные сульфатредуцирующие бактерии *Desulfotomaculum nigrificans*. Показано, что в этой тепловой сети протекает интенсивная внутренняя коррозия трубопроводов магистралей, связанная с развитием именно этой группы бактерий [9, 10]. *D. nigrificans* был найден также и в продуктах подземной коррозии наружных стенок колодцев теплосети, а также в прогреваемых теплопроводами грунтах [3]. Широкое распространение сульфатредуцирующих бактерий в коррозионных отложениях свидетельствует в пользу развития биогенных процессов сульфатредукции в трубопроводах тепловой сети.

Таким образом, можно предположить, что обнаруженные в теплосети г. Киева сульфатредуцирующие бактерии несут потенциальную опасность для трубопроводов и других объектов, поскольку могут быть возбудителями микробной коррозии. Особое предостережение вызывает распространение в теплосетях спорообразующих бактерий рода *Desulfotomaculum*, так как они могут сохраняться в течение длительного времени в широком диапазоне температур и при благоприятных условиях становиться очагом микробной коррозии. Изучение распространения и функционирования сульфатредуцирующих бактерий в условиях техногенных экологических ниш имеет важное значение, поскольку такие исследования необходимы для предупреждения отрицательного влияния на подземные коммуникации и для разработки эффективных методов противокоррозионной защиты.

Л.М. Пуріш, Л.Г. Асауленко, Д.Р. Абдуліна, Г.О. Іутинська

Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України, Київ

**БИОРИЗНОМАНІТТЯ СУЛЬФАТРЕДУКУЮЧИХ БАКТЕРІЙ, ЩО РОЗВИВАЮТЬСЯ
НА ОБ'ЄКТАХ ТЕПЛОМЕРЕЖ**

Резюме

Показано, що на ділянках міських тепломереж, які експлуатуються за різних температур, розвиваються сульфатредукуючі бактерії, що відрізняються за морфолого-фізіологічними властивостями. На ділянках, що експлуатуються за температур 35-45°C, виявлені бактерії роду *Desulfovibrio*, а на ділянках з температурою 60°C розвиваються сульфатредукуючі бактерії родів *Desulfotomaculum* та *Desulfomicrobium*. Аналіз даних сиквенсу гену 16S рРНК показав, що нуклеотидна послідовність штаму TC2 має 100% гомологію

з депонованою у GenBank нуклеотидною послідовністю *Desulfovibrio* sp. DSM 12803 (AJ251630.1), нуклеотидна послідовність штаму TC3 має 92 % гомологію з депонованою у GenBank нуклеотидною послідовністю *Desulfotomaculum* sp. ECP-C-5 (AF529223.1), а нуклеотидна послідовність штаму TC4 виявила 99 % подібність до послідовності *Desulfomicrobium baculatum* DSM 2555 (AY464939.1). Виявлені бактерії несуть потенційну небезпеку для тепломережі і можуть бути збудниками мікробної корозії.

Ключові слова: біорізноманіття, сульфатредукуючі бактерії, тепломережі.

L.M. Purish, L.G. Asaulenko, D.R. Abdulina, G.A. Iutynska

Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

BIODIVERSITY OF SULFATE-REDUCING BACTERIA GROWING ON OBJECTS OF HEATING SYSTEMS

S u m m a r y

It was shown that sulfate-reducing bacteria developed on the sections of Kyiv municipal heating systems, which are exploited in conditions of different temperatures. The bacteria were different as to their morphological and physiological properties. The bacteria of *Desulfovibrio* genus were revealed on the sections, which were exploited at a temperature of 35-40°C and bacteria of *Desulfomicrobium* and *Desulfotomaculum* genera were revealed on the sections with a higher temperature such as 60°C. Based on the 16S rRNA gene analysis data, it was demonstrated that sequences of TC2, TC3 and TC4 clones related to *Desulfovibrio* sp. DSM 12803 (100% sequence similarity), *Desulfotomaculum* sp. ECP-C-5 (92% sequence similarity) and *Desulfomicrobium baculatum* strain DSM 2555 (99% sequence similarity), respectively. The identified bacteria are potentially dangerous for heating systems and can be the agents of microbial corrosion.

The paper is presented in Russian.

К е у в о р д с: biodiversity, sulfate-reducing bacteria, heating systems.

T h e a u t h o r ' s a d d r e s s: *Purish L.M.*, Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine; 154 Acad. Zabolotny St., Kyiv, D 03680 MSP, Ukraine.

1. Андреев К.И., Козлова И.П., Коптєва Ж.П., Заніна В.В., Піляшенко-Новахатний А.І., Пуриш Л.М. Мікробна корозія підземних споруд. – Київ: Наук. думка, 2005. – 258 с.
2. Беликов С.И., Грачев М.А., Земская Т.И. и др. Определение таксономического положения бактерий из озера Байкал методом анализа последовательных фрагментов 16S рННК // Микробиология. –1996. – 65, №6. – С. 855–864.
3. Головачева Р. С., Розанова Е. П., Каравайко Г.И. Термофильные бактерии цикла серы из очагов коррозии стальных сооружений городской теплотети и грунтов // Микробиология. – 1986. – 55, № 1. – С. 105–112.
4. Лурье Ю. Ю. Унифицированные методы анализа вод. – Москва: Химия, 1971. – 194 с.
5. Методы общей бактериологии в 3 т. / Под ред. Ф. Герхардта и др. – Москва: Мир, 1984.
6. *Определитель* бактерий Берджи в 2 т.: Пер. с англ. / Под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита, Дж. Стейли, С. Уильямса. – Москва: Мир, 1997.
7. *Практикум по микробиологии.* / Под ред. проф. А.И. Нетрусова. – Москва: Академия, 2005. – 600 с.
8. Пуриш Л. М., Асауленко Л. Г., Абдулина Д. Р., Васильев В. Н., Иутинская Г. А. Роль экзополимерного комплекса в формировании биопленки на поверхности стали коррозионно-агрессивными бактериями // Прикл. биохим. и микробиол. – 2012. – 48, № 3. – С. 294–301.
9. Розанова Е. П., Дубинина Г. А., Лебедева Е. В. и др. Микроорганизмы в тепловых сетях и внутренняя коррозия стальных трубопроводов // Микробиология. – 2003. – 72, № 2. – С. 212–220.
10. Розанова Е. П., Ентальцева Л.А. Распространение сульфатвосстанавливающих бактерий в трубопроводах тепловой сети и причины появления в воде сероводорода // Там же. – 1999. – 68, № 1. – С. 100–106.
11. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology.* Second edition, Volume two, Part C / Eds D. Brenner, N. R, Krieg, J.T. Staley. – New York: Springer, 2005. – 1388 p.
12. Pérez E. J., Cabrera-Sierra R., González I., Ramírez-Vives F. Influence of *Desulfovibrio* sp. biofilm on SAE 1018 carbon steel corrosion in synthetic marine medium // Corrosion Science. – 2007. – 49, N 9. – P. 3580–3597.
13. Postgate J.R. The Sulphate-Reducing Bacteria (2nd ed.). – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984. – 208 p.
14. *Sulfate-Reducing Bacteria Environmental and Engineered Systems* / Eds L.L. Barton, W.A. Hamilton. – Cambridge: Cambridge University Press, 2007. – 524 p.

Отримано 16.09.2013