

УДК 556.555.6:579.844 + 574.68

Е. А. Соколова

**ПРОЦЕСС БАКТЕРИАЛЬНОЙ СУЛЬФАТРЕДУКЦИИ
В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ОЗЕР РАЗНОГО ТИПА**

Исследован процесс сульфатредукции в донных отложениях 23 озер разного типа трофии. Показано, что в пресных водоемах в летний период численность сульфатредуцирующих бактерий, скорость процесса сульфатредукции и содержание сероводорода варьировали в значительных пределах, увеличиваясь от олиготрофных к евтрофным озерам. Статистически достоверно установлены основные экологические факторы, оказывающие влияние на процесс восстановления сульфатов.

Ключевые слова: скорость сульфатредукции, численность сульфатредуцирующих бактерий, содержание сероводорода, тип трофии.

Бактериальное восстановление сульфатов — один из наиболее важных микробиологических процессов, протекающий в водоемах и играющий существенную роль на терминальных этапах анаэробной деструкции органического вещества. Сульфатредуцирующие бактерии (СРБ) широко распространены в анаэробных зонах морских и континентальных водоемов. Достигнуты значительные успехи в изучении процесса сульфатредукции в озерах, различающихся степенью трофии [4, 6, 7, 13, 17]. Однако в большинстве из обзоров сравниваются данные за 20—30 лет, полученные авторами в разных странах, выполненные по неодинаковым методикам. Это вызывает затруднения в выявлении закономерностей функционирования СРБ.

Целью нашей работы было проведение сравнительных исследований распространения СРБ и скорости процесса сульфатредукции в пресных и соленых озерах разного типа трофии с использованием стандартных методов.

Материал и методика исследований. В качестве объектов исследования выбраны 23 озера, расположенные в Ярославской и Вологодской областях, Южной Карелии, Латвии, Крымском полуострове и в Азии (оз. Байкал) и различающиеся по многим показателям: по типу трофии, характеру перемешивания водной толщи, цветности и солености (табл. 1). По классификации Ярнфельда [18], гумифицированные озера называют, добавляя к слову, обозначающему тип водоема, приставку «хтонио», например, «хтониоевтрофные». Донные отложения отбирали трубчатым стратометром. Анализировали верхний двухсантиметровый слой ила. Значения Eh и pH измеряли элект-

© Соколова Е. А., 2009

1. Краткая характеристика обследованных озер

| Водоёмы | Время отбора проб | Типы трофии и перемешиваемость |
|-------------------------|-------------------|--------------------------------|
| Карелия | 1983, VIII | |
| Пертозеро | | Олиготрофный, Д |
| Корбламба | | Хтониоевтрофный, Д |
| Куалика | | Хтониоевтрофный, Д |
| Карасево | | Хтониоевтрофный, Д |
| Вороновская ламба 2 | | Хтониоевтрофный, Д |
| Северо-Двинская система | 1983, VI | |
| Сиверское | | Мезотрофный, Д |
| Кишемское | | Мезотрофный, Г |
| Латвия: | 1984, VI | |
| Доткас | | Евтрофный, Г |
| Вишки | | Мезотрофный, Г |
| Лукнас | | Мезотрофный, Г |
| Ростовское | | Мезотрофный, Д |
| Бригенес | | Мезотрофный, Д |
| Заболотниеку | | Мезотрофный, Д |
| Байкал | 1984, VIII | Олиготрофный, Д |
| Неро (Ярославская обл.) | 1988, VI | Евтрофный, Г |
| Дарвинский заповедник | 1989, VI | |
| Хотавец | | Хтониоевтрофный, Г |
| Кривое | | Хтониоевтрофный, Д |
| Дубровское | | Хтониомезотрофный, Г |
| Змеиное | | хтониомезотрофный, Г |
| Соленые озера Крыма | 1989, VI | |
| Восточное Сакское | | Мезотрофный, Г |
| Западное Сакское | | Евтрофный, Г |
| Ярылгач | | Евтрофный, Г |
| Джарылгач | | Мезотрофный, Г |

Примечание. Д — димиктический, Г — голомиктический.

рометрически при помощи переносного иономера И-102. С помощью газового хроматографа CHN-1 исследовали содержание общего углерода, а количество «легкоусвояемых» органических соединений — по методике [15]. Потери массы ила находили при прокаливании. Содержание сульфатов в

водной вытяжке из иловых отложений определяли в лаборатории весовым методом [1]. Для нахождения общего количества сероводорода нами была предложена новая модификация метода [10]. Численность СРБ определяли методом предельных разведений на агаризованной среде Постгейта В с добавлением в качестве органического вещества лактата, скорость процесса сульфатредукции — радиоизотопным методом с $\text{Na}_2^{35}\text{SO}_4$. Методики подробно описаны в руководстве и в наших работах [9, 11, 12].

Результаты исследований и их обсуждение

Важным экологическим фактором, влияющим на характер микробиологических процессов, являются окислительно-восстановительные условия, характеристикой которых служат активная реакция среды (рН) и окислительно-восстановительный потенциал (ОВП). Наши измерения показали, что наиболее низкие значения рН характерны для водоемов, питающихся стоком окружающих болот (озера Карелии и Дарвинского заповедника). В большинстве озер средней полосы реакция илов близка к нейтральной или слабощелочная. Только в оз. Лукнас в Латвии и соленых озерах Крыма илы имели щелочную реакцию (табл. 2). Значения Eh поверхностного слоя иловых отложений обычно не превышали +200 мВ, что указывает на существование в них слабовосстановленных условий. Низкий ОВП зарегистрировали в хтониоевтрофных димиктических озерах Карелии, некоторых озерах Дарвинского заповедника и соленых озерах Крыма (–60 мВ — –120 мВ).

Органическое вещество (ОВ) — наиболее важный компонент донных отложений. По данным А. Н. Буторина [2], в иловых отложениях олиготрофного Пертозера содержалось 33,1 мг С/г сухой навески общего органического углерода. В мезотрофных озерах концентрация ОВ выше в 3–8 раз. В хтониоевтрофных озерах в иловых отложениях органического углерода было в 1,2–1,6 раза больше, чем в светловодном евтрофном оз. Доткас. Концентрация усвояемого органического углерода в олиготрофном Пертозере была минимальной, в мезотрофных озерах — в 4 раза больше: $41,4 \pm 4,7$ мг С/г. Наиболее высоким содержанием усвояемого ОВ характеризовались хтониоевтрофные водоемы Карелии — в среднем $67,2 \pm 7,0$ мг С/г сухого ила. Величина потерь массы ила при прокаливании, которая дает общее представление о содержании ОВ в донных отложениях, составляла в олиготрофных озерах — $7,8 \pm 0,8$, в мезотрофных — $43,1 \pm 3,8$, в евтрофных — $47,3 \pm 3,3$ и в хтониоевтрофных — $73,6 \pm 10,5\%$. Таким образом, содержание общего и усвояемого ОВ и потери массы ила при прокаливании в озерах разной степени трофии варьировали более чем на порядок, увеличиваясь от олиготрофных к евтрофным водоемам.

По нашим результатам, содержание сульфатов в водной фазе иловых отложений колебалось в небольших пределах, составляя в олиготрофных озерах в среднем $8,8 \pm 0,4$, в мезотрофных — $9,0 \pm 1,5$, в хтониомезотрофных кислотных озерах Дарвинского заповедника — $10,1 \pm 0,7$, в хтониоевтрофных озерах — $16,4 \pm 5,3$ мг S/кг (табл. 3). Среди обследованных пресных водоемов высоким содержанием сульфатов выделяется оз. Неро, что связано с тем, что грунтовые воды Ростовской низины имеют повышенную соленость вследствие подтока минеральных вод. В гиперсоленых озерах Крыма содержание сульфатов было на 3 порядка больше, чем в пресных водоемах.

2. Физико-химическая характеристика донных отложений озер

| Озера | pH ² | Еh, мВ ² | С _{общ} , мг /г ¹ | | С _{усв} , мг /г ¹ | | Доля С _{усв.} сух. от С _{общ.} сух. ¹ | Потери при про- калива- нии, % ² |
|-----------------------------|-----------------|------------------------|---------------------------------------|------|---------------------------------------|------|---|--|
| | | | сух. | сыр. | сух. | сыр. | | |
| Олиготрофные | | | | | | | | |
| Пертозеро | 6,7—7,4 | + 170 | 33,1 | 7,2 | 10,5 | 2,3 | 31,7 | 8,5 |
| Байкал | 6,7—8,0 | × | × | × | × | × | × | 7,0 |
| Мезотрофные | | | | | | | | |
| Вишки | 7,4 | + 130 | × | × | × | × | × | 55,5 |
| Лукнас | 8,3 | + 10 | 203,2 | 16,8 | 37,3 | 3,1 | 18,4 | 41,3 |
| Ростовское | 7,6 | + 130 | 278,4 | 10,3 | 49,2 | 1,8 | 17,7 | 51,0 |
| Бригенес | 7,6 | + 190 | 207,7 | 15,8 | 43,9 | 3,3 | 21,1 | 34,5 |
| Заболотниеку | 7,2 | + 280 | 267,3 | 15,3 | 51,3 | 2,9 | 19,2 | 47,7 |
| Сиверское | 8,0 | + 20 | 112,7 | 15,3 | 25,5 | 2,1 | 22,6 | 25,9 |
| Кишемское | 7,6 | + 140 | × | × | × | × | × | 45,8 |
| Хтониомезотрофные кислотные | | | | | | | | |
| Дубровское | 4,7 | × | × | 16,3 | × | × | × | × |
| Змеиное | 4,7 | × | × | 14,1 | × | × | × | × |
| Евтрофные | | | | | | | | |
| Доткас | 7,4 | 0 | 268,1 | 16,8 | 42,4 | 2,7 | 15,8 | 50,6 |
| Неро | 7,0—7,2 | × | × | × | × | × | × | 44,0 |
| Хтониоевтрофные | | | | | | | | |
| Корбламба | 6,6 | + 15 | 339,2 | 9,4 | 64,6 | 1,8 | 19,0 | 50,2 |
| Куалика | 6,4 | -40 | 368,9 | 10,8 | 54,5 | 1,6 | 14,8 | 61,5 |
| Карасево | 5,8 | + 170 | 442,2 | 7,5 | 87,2 | 1,5 | 19,7 | 91,3 |
| Вороновская дамба 2 | 5,9 | × | 404,4 | 7,7 | 62,3 | 1,2 | 15,4 | 91,3 |

П р и м е ч а н и е. ¹ — данные А. Н. Буторина [2], ² — собственные данные; сух. — сухой навески, сыр. — сырой навески; здесь и далее «×» — отсутствие данных.

В зависимости от степени трофии концентрация сероводорода в различных озерах изменялась в 10—60 раз. В олиготрофных водоемах H₂S отсутствовал или его количество было незначительным — в среднем $4,3 \pm 1,7$ мг S/кг. В мезотрофных озерах Латвии и Северо-Двинской системы сероводорода в 30 раз больше, в среднем $116,5 \pm 42,6$ мг S/кг. Максимальное количество H₂S зарегистрировали в черных илах на глубоководной станции озера Сиверского. В евтрофных оз. Доткас и Неро сероводорода содержалось немного больше, чем в мезотрофных озерах — $126,6 \pm 1,8$ мг S/кг. В хтониомезотрофных и хтониоевтрофных водоемах Карелии и Дарвинского заповед-

ника H_2S было меньше, чем в светловодных озерах аналогичной степени трофии, что, возможно, связано с его диагенетическими преобразованиями. В соленых озерах Крыма количество сероводорода было значительным — $640,9 \pm 193,4$ мг S/кг.

Образующийся сероводород расходуется на образование свободной (элементарной) серы и тиосульфатов, на связывание подвижными формами железа в гидротроилит, маккинавит, пирит (марказит) [3]. Часть сероводорода окисляется хемо- и фотосинтезирующими бактериями. Какая-то доля его диффундирует в водную толщу, окисляется в химическом процессе абиогенно, вызывая ухудшение кислородного режима водоема и гибель гидробионтов.

Распространение СРБ в водоемах различных типов исследовалось многими авторами. По имеющимся литературным данным, количество СРБ в олиготрофных озерах не превышало 10 клеток в 1 мл, в мезотрофных колебалось от 0,5 до 470,0 тыс. кл/мл, в евтрофных — 300,0 тыс. кл/мл. В илах соленых евтрофицированных озер были найдены десятки миллионов клеток в 1 мл [5]. По мнению других авторов [7], численность СРБ обычно варьирует от сотен клеток до нескольких тысяч на 1 г ила олиготрофных озер и от сотен тысяч до нескольких десятков миллионов клеток на 1 г ила евтрофных озер. Особенно много СРБ в меромиктических и высокопродуктивных соленых озерах и морских лагунах.

Нами было установлено, что численность СРБ, выросших на среде Постгейта В с лактатом, изменялась от сотен клеток до нескольких тысяч в 1 г ила олиготрофных озер и от десятков до сотен тысяч в 1 г ила евтрофных водоемов. Наименьшее количество СРБ обнаружено в олиготрофных озерах Байкал и Пертозеро — в среднем $4,2 \pm 1,1$ тыс. кл/г сырого ила. В мезотрофных озерах численность этих бактерий возрастала в 15 раз, достигая $64,5 \pm 13,3$ тыс. кл/г. В евтрофных оз. Доткас и Неро численность бактерий, восстанавливающих сульфаты, составляла $66,8 \pm 1,8$ тыс. кл/г и была значительно выше в хтониевтрофных озерах Карелии — $215,6 \pm 147,7$ тыс. кл/г. В соленых озерах количество СРБ находилось на уровне евтрофных пресных водоемов. Вероятно, сульфатредукторы представлены там галофильными видами, использующими другие доноры электронов.

Сравнительное изучение литературных данных показало, что скорость сульфатредукции не всегда связана с типом трофии водоема. Так, например, в олиготрофных озерах Литл Рок [21] и Лауренс [20] скорость сульфатредукции — соответственно 53,76 и 3,53 мг S/(кг·сут) была выше, чем в мезотрофных озерах Белое — 0,0002—0,0011 мг S/(кг·сут) [16]; Плещеево, Сомино — 0,01—0,16 мг S/(кг·сут), а также выше, чем в евтрофных оз. Неро — 0,01—0,19 мг S/(кг·сут) [8] и Винтергрин — 4,76 мг S/(кг·сут) [19]. Возможно, такое разнообразие величин связано с использованием неодинаковых методов при определении скорости сульфатредукции и с тем, что сравниваются данные, полученные в разные сезоны.

Наши исследования проведены по одной и той же методике и только в летние месяцы. Установлено, что минимальная интенсивность сульфатредукции зафиксирована в олиготрофных озерах Байкал и Пертозеро. В ме-

3. Процесс бактериальной редукции сульфатов в донных отложениях озер разного типа

| Озера | Содержание сульфатов, мг S/кг | Содержание сероводорода, мг S/кг | Численность СРБ, тыс. кл/г | Скорость сульфатредукции, мг S/(кг·сут) |
|-----------------------------|-------------------------------|----------------------------------|----------------------------|---|
| Олиготрофные | | | | |
| Пертозеро | 6,6 – 11,5 | 0 – 1,4 | 10,0 – 25,0 | 0,0014 – 0,0090 |
| | 9,1 ± 2,5 | 0,7 ± 0,7 | 17,5 ± 7,5 | 0,0052 ± 0,0038 |
| Байкал | 4,1 – 23,6 | 0 – 44,7 | 0,1 – 15,0 | 0,0001 – 0,0034 |
| | 8,4 ± 0,9 | 4,4 ± 1,8 | 3,3 ± 0,9 | 0,0005 ± 0,0001 |
| Мезотрофные | | | | |
| Вишки | 6,0 | 15,0 | 67,5 | 0,010 |
| Лукнас | 4,9 | 23,6 | 36,5 | 0,004 |
| Ростовское | 8,2 | 83,2 | Н | 0,018 |
| Бригенес | 12,1 | 167,7 | 100,0 | 0,014 |
| Заболотниеку | 6,0 | 94,4 | 20,0 | 0,007 |
| Сиверское | 16,4 | 345,1 | 100,0 | 0,160 |
| Кишемское | 9,1 | 86,4 | 63,0 | 0,125 |
| Хтониомезотрофные кислотные | | | | |
| Дубровское | 10,7 | 27,3 | × | 0,244 |
| Змеиное | 9,4 | 24,8 | × | 0,461 |
| Евтрофные | | | | |
| Доткас | 10,4 | 128,4 | 65,0 | 0,022 |
| Неро | 37,0 – 197,3 | 64,5 – 232,2 | 5,0 – 155,0 | 9,340 – 59,640 |
| | 112,6 ± 24,2 | 124,8 ± 21,4 | 68,6 ± 22,1 | 37,694 ± 7,915 |
| Хтониоевтрофные | | | | |
| Корбламба | 12,6 | 175,4 | 50,0 | 0,054 |
| Куалика | 42,8 | 99,3 | 650,0 | 0,072 |
| Карасево | 9,3 | 17,7 | 150,0 | 0,505 |
| Вороновская дамба 2 | 14,3 | 5,4 | 12,5 | 0,241 |
| Кривое | 10,0 | 26,7 | × | 0,974 |
| Хотавец | 9,4 | 26,7 | × | 1,406 |
| Соленые озера | | | | |
| Восточное Сакское | 18800,0 | 720,0 | 36,7 | 21,600 |
| Западное Сакское | 5100,1 | 1156,5 | 45,2 | 0,980 |
| Джарылгач | 2880,0 | 348,9 | 150,0 | 3,470 |
| Ярылгач | 1210,1 | 338,3 | 76,7 | 0,650 |

Примечание. Над чертой — пределы колебаний, под чертой — средние значения.

зотрофных озерах скорость этого процесса была в 50 раз больше и составляла $0,048 \pm 0,024$ мг S/(кг·сут). В хтониомезотрофных кислых озерах Дарвинского заповедника интенсивность сульфатредукции в 7 раз выше, чем в светловодных мезотрофных озерах — $0,353 \pm 0,109$ мг S/(кг·сут). В евтрофном оз. Доткас этот процесс протекал с небольшой скоростью и был на 3 порядка выше в оз. Неро, что вызвано антропогенным загрязнением и высоким содержанием сульфатов. В хтониоевтрофных озерах скорость процесса восстановления сульфатов в 1,5 раза выше, чем в хтониомезотрофных озерах, и на порядок больше по сравнению со светловодными мезотрофными водоемами и в среднем равнялась $0,542 \pm 0,222$ мг S/(кг·сут). Возможно, большая активность сульфатредукции, наблюдаемая в озерах с высокой цветностью воды, обусловлена более высоким содержанием ОВ в илах. Кроме того, по данным М. В. Тимаковой [14], микробиологические процессы существенно медленнее протекают в светловодных озерах, чем в темноводных. В группе соленых озер максимальную скорость процесса сульфатредукции зарегистрировали в оз. Восточное Сакское, минимальную — в оз. Ярлгач, а в среднем — $6,675 \pm 5,015$ мг S/(кг·сут), что значительно выше, чем в пресных водоемах.

Результаты исследования большого числа водоемов позволили нам определить степень корреляционной зависимости между скоростью процесса сульфатредукции и другими экологическими факторами [12]. Установлена невысокая, но достоверная связь (коэффициент корреляции $k = 0,46$ при $p < 0,05$) между величиной потерь массы ила при прокаливании и активностью процесса сульфатредукции. Более тесная взаимосвязь существует между интенсивностью сульфатредукции и содержанием ОВ в иловых отложениях ($k = 0,81$).

Большое влияние на развитие микробиологических процессов оказывают окислительно-восстановительные условия. Найдена отрицательная корреляционная зависимость между величиной ОВП и скоростью процесса сульфатредукции ($k = -0,43$), между содержанием O_2 в придонной воде и численностью СРБ ($k = -0,46$), между содержанием O_2 и количеством сероводорода ($k = -0,67$). Отсутствует достоверная зависимость между значениями рН и активностью процесса бактериального восстановления сульфатов. Установлена взаимосвязь между скоростью процесса сульфатредукции и содержанием сульфатов в илах ($k = 0,98$) и температурой ($k = 0,41$). Количество сероводорода тесным образом было связано с интенсивностью процесса сульфатредукции ($k = 0,93$), численностью СРБ ($k = 0,94$) и содержанием сульфатов в илах ($k = 0,93$).

Заключение

Исследования, проведенные с использованием одних и тех же методов оценки численности СРБ и скорости процесса сульфатредукции в донных отложениях 23 озер, показали, что в пресных водоемах в зависимости от типа их трофии в летний период численность СРБ и скорость процесса сульфатредукции варьировали в значительных пределах и составляли в среднем: $4,2 \pm 1,1$ тыс. кл/г и $0,0009 \pm 0,0003$ мг S/(кг сут) — в олиготрофных; $64,5 \pm 13,3$ тыс. кл/г и $0,048 \pm 0,024$ мг S/(кг сут) — в мезотрофных; $166,0 \pm 98,5$ тыс. кл/г и $0,468 \pm 0,202$ мг S/(кг сут) — в евтрофных озерах. Статистически достоверно установлено,

что основными факторами, влияющими на активность СРБ в осадках, являются: содержание органического вещества, температура, концентрация сульфатов и окислительно-восстановительные условия. В гиперсоленых озерах Крыма скорость сульфатредукции и содержание сероводорода существенно выше, чем в пресных озерах.

**

Досліджено процес сульфатредукції у донних відкладах 23 озер різного типу трофії. Показано, що у прісних водоймах у літній період чисельність сульфатредуючих бактерій, швидкість процесу сульфатредукції і вміст сірководню варіювали у значних межах, збільшуючись від олиготрофних до евтрофних озер. Статистично достовірно встановлені основні екологічні чинники, що справляють вплив на процес відновлення сульфатів.

**

The process of sulphate reduction was studied in bottom sediments from 23 lakes of different trophic type. It is shown that in freshwater bodies in summer the abundance of sulphate-reducing bacteria, the rate of sulphate reduction and the content of hydrogen sulphide varied significantly increasing from oligotrophic to eutrophic lakes. A statistically reliable determination of the main ecological factors influencing the process of sulphate reduction was made.

**

1. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1961. — 491 с.
2. Буторин А.Н. Бактерии и бактериальные процессы на границе донные отложения — вода в пресных водоемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1991. — 29 с.
3. Волков И.И. О сероводороде в осадках Черного моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. — 1961. — Т. 50. — С. 29—67.
4. Глобальный биогеохимический цикл серы и влияние на него деятельности человека / Под ред. М.В.Иванова. — М.: Наука, 1983. — 421 с.
5. Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. — М.: Наука, 1977. — 289 с.
6. Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. — Л.: Наука, 1970. — 440 с.
7. Кузнецов С.И., Саралов А.И., Назина Т.Н. Микробиологические процессы круговорота углерода и азота в озерах. — М.: Наука, 1985. — 213 с.
8. Лаптева Н.А., Монакова С.В., Даукшта А.С. Микробиологическая характеристика некоторых озер Латвийской ССР // Гидробиол. журн. — 1979. — Т. 15, № 6. — С. 21—26.
9. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. — Л.: Наука, 1974. — 194 с.
10. Романенко В.И., Рыбакова И.В., Соколова Е.А., Лайош Вереш Вариант диффузного метода определения свободной углекислоты, карбонатов и сульфидов в воде и донных отложениях в закрытом сосуде // Гидробиол. журн. — 1990. — Т. 26, № 5. — С. 64—69.

11. Соколова Е.А. Бактериальная редукция сульфатов в донных отложениях Южного Байкала // Сиб. экол. журн. — 2004. — № 2. — С. 157—160.
12. Соколова Е.А. Распространение сульфатредуцирующих бактерий и их функционирование в донных отложениях континентальных водоемах разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Борок, 2004. — 23 с.
13. Сорокин Ю.И. Первичная продукция и микробиологические процессы в оз. Гек-Гель // Микробиология. — 1968. — Т. 37, № 2. — С. 345—354.
14. Тумакова М.В. Зоопланктон Пертозера // Биологические ресурсы внутренних водоемов и их использование. — Петрозаводск, 1989. — С. 35—54.
15. Тюрин И.В. К вопросу о методике изучения органического вещества почвы в биохимических отношениях // Тр. Почв. ин-та им. В.Д. Докучаева. — М.: Изд-во АН СССР, 1934. — Т. 110, вып. 4. — С. 25—37.
16. Чеботарев Е.Н. Геохимическая деятельность сульфатвосстанавливающих бактерий: Автореф. дис.... канд. биол. наук. — М., 1975. — 26 с.
17. Gibson G.R. Physiology and ecology of the sulfate-reducing bacteria // Journal of Applied Bacteriology. — 1990. — Vol. 69. — P. 769—797.
18. Jarnfield H. Einige Randbemerkungen zur Seetypennomeklatur // Schweizerische Zeitschrift fur Hydrobiologic. — 1953. — Bd. 15, N 1. — P. 798—812.
19. Lovley D.R., Klug M.J. Intermediary metabolism of organic mater in the sediments of eutrophic lake // Appl. Environ. Microbiol. — 1982. — Vol. 43. — P. 522—560.
20. Lovley D.R., Klug M.J. Surface reducers can outcomplete methanogens at freshwater sulfate concentrations // Ibid. — 1983. — Vol. 45, N 1. — P. 178—182.
21. Urban N.R., Brezoni K.R., Sterman L.A. et al. Sulfate reduction and diffusion in sediments of Little Rock Lake, Wisconsin // Limnol. Oceanogr. — 1994. — Vol. 39, N 4. — P. 797—815.