

28
K24

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

24
mf

На правах рукописи

КАРНАЧУК Ольга Викторовна

**ОБРАЗОВАНИЕ И РАСТВОРЕНИЕ СЕРОСОДЕРЖАЩИХ
МИНЕРАЛОВ СУЛЬФАТРЕДУЦИРУЮЩИМИ БАКТЕРИЯМИ**

Специальность 03.00.07 – микробиология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Навукова-
бібліографічний
відділ

Москва - 2006

28.4.03.1
К24

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

Работа выполнена в Томском государственном университете

Научный консультант – академик РАН М. В. Иванов

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор

В. М. Горленко

Доктор биологических наук, профессор

И. Н. Гоготов

Доктор биологических наук, профессор

А. С. Яненко

Ведущая организация: Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им.

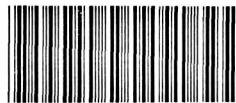
Г. К. Скрыбина РАН

Защита диссертации состоится 23 октября 2006 г., в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д002.224.01 при Институте микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН по адресу: 117811, Москва, проспект 60-летия Октября, д.7, корп. 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН.

Автореферат разослан «21» сентября 2006 г.

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью, просим направлять по адресу: г. Москва, 117811, проспект 60-летия Октября, д.7, корп. 2., Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН, Ученому секретарю Совета Т. В. Хижняк. Факс (495) 1356530.



* 20504267 *

Ученый секретарь
диссертационного Совета
кандидат биологических наук

Т. В. Хижняк

Т. В. Хижняк

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Большое значение диссимиляторного восстановления сульфатов в процессах образования минералов хорошо известно исследователям, а работы Г. А. Надсона (1903) по образованию карбоната кальция на сероводородных озерах и Б. Л. Исаченко (1912) по наблюдению сульфидов железа внутри клеток сульфатвосстанавливающих бактерий стоят у истоков возникновения геологической микробиологии наряду с работами Х. Эренберга (1838) и С. Н. Виноградского (1887, 1888). Исследования последних двух десятилетий привели к существенной корректировке наших знаний о сульфатредуцирующих бактериях (СРБ). Толерантность к кислороду (Krekeler et al., 1997; Minz et al., 1999; Schramm et al., 1999; Matsui et al., 2004) и возможность его использования в качестве конечного акцептора электронов (Cypionka, 2000), ранняя (3.47 млрд. лет назад) эволюция сульфатного дыхания (Shen et al., 2001; Shen and Buick, 2004), его вероятное монофилетическое происхождение (Wagner et al., 1998; Stahl et al., 2002) и распространение внутри различных доменов через горизонтальный перенос генов (Klein et al., 2001; Zverlov et al., 2005), а также активность СРБ в широком диапазоне температур и кислотности среды, предполагают более широкие возможности сульфатредукторов в сфере геохимических преобразований. Особое значение имеют геохимические реакции, приводящие к осаждению или растворению минералов, связанные с мобилизацией или выведением из круговорота соединений различных элементов. Эти реакции можно охарактеризовать как ключевые пункты биогеохимических циклов элементов.

Образование сульфидов железа и, прежде всего, пирита, в результате микробной сульфатредукции в современных осадках Мирового океана определяют как важнейший биогеохимический процесс выведения серы из ее глобального круговорота (Иванов, 1983; Ehrlich, 1996). Большое значение этот процесс имеет в высокопродуктивных экосистемах прибрежных осадков, получающих значительное количество биогенов и реакционноспособного железа, наряду с терригенным органическим веществом. Хотя образование сульфидов было описано в осадках прибрежных маршей (Howarth, 1979; Howarth and Giblin, 1983; Howarth and Merkel, 1984), детальное изучение образования различных восстановленных форм серы в мелководных морских осадках, подверженных активному антропогенному влиянию, ко времени начала наших исследований не проводилось. Осадки северо-западного шельфа Черного моря, получающего более 75% всего речного стока и отличающегося высоким содержанием автохтонного и аллохтонного органического вещества и железа, являются одним из ярких примеров таких экосистем.

Наряду с морскими осадками, характеризующимися высокими концентрациями сульфата, существуют наземные экосистемы, где высокое содержание SO_4^{2-} может обеспечивать активные процессы сульфатредукции и сульфидообразования. Это зоны гипергенеза сульфидных руд и многочисленные

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

места хранения отходов добычи и переработки металлов. Активные окислительные процессы являются причиной высокой концентраций ионов SO_4^{2-} и различных форм железа. Окисление сульфидных минералов сероокисляющими микроорганизмами традиционно рассматривают как основной биогеохимический процесс в этих экосистемах, где преобладают окисленные условия и часто низкие значения pH среды (Иванов, Каравайко, 2004). Новые данные о физиологии СРБ предполагают, что эта группа бактерий может принимать участие в образовании вторичных сульфидов в экосистемах, характеризующихся высоким содержанием SO_4^{2-} , несмотря на окисленные и кислые условия среды. Хотя отдельные сообщения о присутствии значительной популяции СРБ в окисленных зонах хвостохранилищ добычи металлов были известны из литературы (Fortin et al., 1996; 2000), их активность, распространение и разнообразие оставались малоизученными. Современные методы молекулярной экологии, позволяют достоверно описать микробное сообщество, включая культивируемые и некультивируемые микроорганизмы, осуществляющие диссимиляторное восстановление сульфатов.

Исследование образования сульфидов в условиях повышенной концентрации ионов металлов, отличных от железа, имеет большое прикладное значение для создания современных биотехнологий очистки от металлов. Существенный недостаток наших знаний в области устойчивости СРБ к катионам тяжелых металлов ограничивает их использование в технологиях (Johnson, 2000; Sani et al. 2001; Valls, de Lorenzo, 2002). К моменту начала наших исследований СРБ, способные развиваться в условиях концентраций, превышающих сотню мг/л ионов Cu(II) и других металлов, были неизвестны. Существовало мнение, что СРБ не могут играть значительной роли в образовании сульфидов, отличных от железа, в силу высокой токсичности ионов металлов для микроорганизмов (Davidson et al., 1962; Ehrlich, 1996).

Так как сульфаты обладают значительно большей растворимостью и составляют большой резервуар в природе, то внимание исследователей, изучающих процессы микробной сульфатредукции, было в основном направлено на исследование восстановления растворимых сульфатов. Однако некоторые экосистемы могут содержать большие количества нерастворимых сульфатов/сульфитов. Следует отметить, что здесь и далее мы используем химическую классификацию, следуя которой, нерастворимыми называют соединения, если их количество, переходящее в раствор, составляет менее 0.01 г вещества на 100 г воды. Примером являются сульфаты бария в морских осадках (особенно в зонах гидротерм и холодных сипов), сульфаты радия, распространенные в отходах урановых рудников, и сульфиты кальция, которые образуются в больших количествах в промышленности при улавливании SO_2 и часто захораниваются вместе с бытовыми отходами. Возможность участия СРБ в восстановлении нерастворимых сульфатов/сульфитов не получила детального рассмотрения. Однако, учитывая масштабы образования этих соединений, их возможное восстановление может вносить вклад в потоки серы в природе.

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

Цель и задачи исследования. В связи с отмеченными малоизученными вопросами в нашем знании о геологической активности СРБ, цель настоящей работы состояла в изучении реакций цикла серы и металлов, осуществляемых СРБ и связанных с образованием и растворением минералов. Следующие задачи были сформулированы для достижения поставленной цели:

1. Изучить особенности процесса образования сульфидов железа и пирита в осадках мелководных шельфовых зон, характеризующихся высокими скоростями микробной сульфатредукции.
2. Исследовать распространение и активность СРБ в экосистемах, связанных с добычей и переработкой сульфидных минералов.
3. Определить состав микробного сообщества, диссимиляторно восстанавливающего сульфаты, включая культивируемые и некультивируемые формы в экосистемах, связанных с добычей и переработкой сульфидных минералов.
4. Выделить СРБ устойчивые к катионам металлов, изучить их физиологию, возможные механизмы устойчивости к металлам и реакции осаждения сульфидов металлов.
5. Изучить реакции использования нерастворимых сульфатов и сульфитов в качестве акцептора электронов чистыми культурами и природными популяциями СРБ и определить возможность образования минералов в качестве конечных продуктов этих реакций.

Научная новизна работы. Результаты исследования расширяют представления о процессах диагенетического пиритообразования в шельфовых зонах Мирового океана и описывают особенности микробной сульфатредукции в мелководных морских экосистемах в условиях антропогенного стресса. Показана зависимость скорости образования пирита от суммарной скорости микробной сульфатредукции и окислительно-восстановительных условий среды в осадках, характеризующихся относительно высокими концентрациями реакционноспособного железа. Впервые исследованы процессы образования диагенетических сульфидов в мелководных осадках северо-западного шельфа Черного моря, изучен их изотопный состав и закономерности процесса фракционирования стабильных изотопов серы в условиях высоких скоростей осадконакопления в системе близкой к замкнутой по сульфату.

Впервые проведены комплексные исследования процессов микробной сульфатредукции в различных экосистемах, содержащих отходы добычи и переработки металлов. Эти исследования включали: 1) измерение скорости процесса с радиоактивной меткой; 2) изучение состава стабильных изотопов серы окисленных и восстановленных соединений; 3) аналитическое определение форм серы и других соединений; 4) определение численности культивируемых и некультивируемых СРБ традиционными и молекулярно-экологическими методами; 5) выделение чистых культур СРБ. Различными методами (определение скоростей в условиях приближенных к *in situ* с радиоактивным сульфатом и определение изотопного состава серы) впервые показано, что вторичные сульфиды могут образовываться за счет деятельности СРБ не только в

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

зоне вторичного сульфидного обогащения, характеризующейся анаэробными условиями, но и в окисленной зоне коры выветривания сульфидных месторождений и экосистем, связанных с хранением отходов добычи и переработки металлов. Охарактеризовано филогенетическое разнообразие СРБ в отходах добычи и переработки металлов. Показано преобладание групп СРБ с неполным окислением органических субстратов (*Desulfobulbus* spp. и *Desulfovibrio* spp.) в экосистемах, связанных с добычей и переработкой металлов, а также спорообразующих *Desulfosporosinus* spp., *Desulfotomaculum* spp. и *Clostridium* spp. в условиях низкого pH и повышенной концентрации металлов.

Впервые выделены в чистую культуру и охарактеризованы СРБ устойчивые к ионам двухвалентной меди и шестивалентного хрома. Показано, что устойчивость к меди у СРБ может определяться двумя механизмами – образованием сульфидов меди и активным энергозависимым транспортом меди из клетки. Последовательности, родственные генам *pscA*, кодирующим оксидазу – центральный белок системы *psc* у энтеробактерий, и *pscR* – белок-регулятор двухкомпонентной киназной системы *pscRS*, были ПЦР-амплифицированы из изолятов СРБ, устойчивых к меди. Выделение штаммов СРБ, способных к росту при высоких концентрациях меди позволило впервые провести исследование образования сульфидов меди с использованием методов рентгено-фазового и рентгено-флуоресцентного анализов и продемонстрировать возможность образования кристаллических сульфидов меди – ковеллита, халькоцита и халькопирита чистыми культурами СРБ.

Впервые показана способность использовать ханнебахит (CaSO_3) в качестве конечного акцептора электронов и исследованы закономерности восстановления других нерастворимых соединений серы чистыми культурами СРБ.

Практическая значимость работы. Обнаруженные закономерности протекания процесса микробной сульфатредукции в прибрежных осадках могут быть использованы для моделирования антропогенного влияния на мелководные шельфовые зоны Мирового океана, и в частности, для прогнозирования гидрохимической ситуации на северо-западном шельфе Черного моря.

Выявленные закономерности образования сульфидов в экосистемах, связанных с добычей и переработкой металлов, важны для создания технологий по очистке этих экосистем, таких как искусственные ветланды, активные зоны сульфатредукции и реакционные барьеры. Определенные скорости пиритообразования в коре выветривания рудных месторождений могут быть использованы при оценке естественных процессов аттенюации металлов.

Штаммы СРБ толерантные к ионам металлов могут быть использованы для изучения механизмов устойчивости и создания на их основе новых технологий осаждения меди, хрома и других металлов. Преимуществом биогенного осаждения в виде сульфидов является их низкая (по сравнению с образующимися при химической очистке гидроксидами) растворимость и возможность использования традиционных методов гидрометаллургии для извлечения металлов. Возможность рециклирования сульфидов металлов, образуемых в

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

схемах очистки сточных вод, основанных на сульфатредукции, приобретает особое значение с введением в ряде Европейских стран законодательства, запрещающего образование твердых отходов (например, гидроксидов металлов) при очистке сточных вод (van Houten et al., 2006). Определение основных кристаллических фаз сульфидов меди, образуемых чистыми культурами СРБ, может быть использовано при разработке методов рециклирования меди, осажденной в сульфатредукционных условиях. Важной особенностью некоторых из устойчивых изолятов является их активный рост на дисахаридах и полимерах, которые могут быть использованы как альтернативный субстрат спиртам (этанолу и метанолу), используемым в настоящее время в ряде промышленных схем для технологий осаждения металлов СРБ. Сведения о механизмах, определяющих устойчивость к меди у *Desulfovibrio* spp. и *Desulfomicrobium* sp. BL, могут быть использованы в дальнейшем при конструировании генно-инженерно модифицированных СРБ, устойчивых к меди.

Полученные выводы и закономерности восстановления ханнебахита (CaSO_3) СРБ и образования нерастворимых продуктов важны в процессе менеджмента отходов предприятий, сжигающих ископаемое топливо и улавливающих SO_2 на скрубберах. Исследование представляет теоретическую основу для усовершенствования и создания новых биотехнологий с использованием процесса бактериальной сульфатредукции. Нерастворимые отходы промышленности, содержащие ханнебахит, могут быть использованы для контроля парниковых газов в местах захоронения бытовых и промышленных отходов (через переключение конечных этапов разложения органического вещества с метаногенеза на сульфатредукцию) и в качестве субстрата роста для СРБ при осаждении металлов в системах с низким содержанием SO_4^{2-} .

Отдельные этапы работы были поддержаны проектами Департамента Образования США (Title IV), грантами ИНТАС (01-2333) и ИНТАС (01-0737), 6-й Рамочной программой Европейской Комиссии (BioMineE contract 500329), грантами ФАО РФ А04-2.12-725 и РНП 2.1.1.7338.

Личный вклад соискателя. В цикле исследований, составляющих диссертационную работу, соискателю принадлежит решающая роль в выборе направления исследований, разработке методологии и экспериментальных подходов, и обобщении полученных результатов. Автор принимал личное участие во всех экспедиционных работах (кроме отбора проб донных отложений залива Батабано), начиная с этапа планирования и организации исследований до конкретного осуществления полевых экспериментов, анализа результатов и их литературного оформления.

Апробация работы. Материалы исследований по теме диссертации были представлены в виде устных и стендовых докладов на Российских и международных конференциях, включая: Международное рабочее совещание SCOPE/UNEP «Биогеохимические циклы углерода и серы в озерах и водохранилищах» (Иркутск, 1988), 9-й и 17-й Международные симпозиумы по биогеохимии окружающей среды (Москва, 1989; Джексон Хол, США, 2005),

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

Съезд Британского геологического общества (Ноттингем, Великобритания, 2001), III-е Международное совещание «Геохимия биосферы» (Новороссийск 2001), Международные симпозиумы по биогидрометаллургии (Оуро Прето, Бразилия, 2001; Афины, Греция, 2003), 1 и 2-ю Международные конференции по Арктической микробиологии (Рованиemi, Финляндия, 2004; Инсбрук, Австрия, 2006), 1-ю Международную конференцию по экологической, промышленной и прикладной микробиологии (Бадахос, Испания, 2005), 105-й съезд Американского микробиологического общества (Атланта, США, 2005), 11-й Симпозиум по Экологии Микроорганизмов (Вена, Австрия, 2006).

Публикации. Материалы диссертации опубликованы в 47 печатных работах, включая 26 экспериментальных работ, 4 главы в монографиях и 17 тезисов конференций.

Место проведения работы. Результаты исследований, представленные в диссертации, были получены автором за время работы в лабораториях биогеохимии ИБФМ АН СССР (1982-1985), микробной биогеохимии ИНМИ АН СССР (1985-1987), группе рудной микробиологии ИНМИ АН АрмССР (1988-1991), Томском государственном университете (1992 – 2006). Отдельные этапы работ были проведены в Институте биотехнологии и биоинженерии, Технологического университета Тампере и на Кафедре микробиологии университета штата Огайо.

Автор искренне признателен коллегам и соавторам Д. Бэнксу, М. Б. Вайнштейну, Дж. Виллиамс, Г. И. Гоговой, Е. В. Дейнеко, А. Х. Каксонен, К. Карлстром, А. Ю. Леин, Б. Э. Линдстрему, Ю. М. Миллеру, Б. Б. Намсараеву, Д. Никомрат, В. П. Парначеву, Н. В. Пименову, И. И. Русанову, К. Сасаки, Д. А. Старынину, В. А. Шакола, Е. А. Филипенко, Б. Френгстаду, Д. Хобману, С. К. Юсупову, а также студентам и аспирантам кафедр Физиологии растений и биотехнологии и Экологического менеджмента Томского государственного университета А. Герасимчук, А. Демянчук, А. Давыдову, Д. Ивасенко, А. Казаченок, С. Курочкиной, Т. Рычковой, О. Сухановой и Ю. Франк совместно с которыми были получены результаты этого исследования.

Искренняя благодарность Е. А. Бонч-Осмоловской, В. Ф. Гальченко, В. М. Горленко, С. Н. Дедыш и Т. Н. Назиной за помощь в формулировании положений автореферата диссертации.

Автор благодарит Группу Норильский Никель за предоставленную возможность и помощь в отборе проб.

Искренне признательна А. М. Адаму, Э. Г. Африкяну, В. И. Гридневой, Р. А. Карначук, Г. М. Маркосяну, Я. А. Пухакка и О. Х. Туовинену за помощь в организации и проведении исследований.

Автор в неоплатном долгу перед М. В. Ивановым, который направлял, помогал и консультировал на протяжении всего периода исследований.

Объем и структура диссертации. Диссертационная работа изложена на 200 страницах и состоит из введения, обзора литературы, экспериментальной части,

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

обсуждения, выводов и списка использованной литературы. Работа содержит 57 рисунков и 17 таблиц.

Основные защищаемые положения.

1. В мелководных шельфовых осадках окраинных и внутренних морей протекает высокоинтенсивный процесс микробной сульфатредукции, сопровождающийся образованием диагенетических сульфидов железа. В условиях высоких концентраций реакционноспособного железа скорость образования пирита зависит от суммарной интенсивности процесса восстановления сульфата и окислительно-восстановительных условий среды.
2. В экосистемах, связанных с отходами добычи и производства металлов, сульфатредуцирующие микроорганизмы ответственны за образование вторичных аутигенных сульфидов. Этот факт подтверждается измеренными скоростями сульфатредукции, анализом стабильных изотопов окисленных и восстановленных соединений серы и присутствием многочисленного сообщества СРБ.
3. В исследованных экосистемах отходов добычи и переработки металлов преобладают СРБ родов *Desulfobulbus* и *Desulfovibrio*, осуществляющие неполное окисление органических соединений. Методами, основанными на культивировании, обнаружены разнообразные спорообразующие *Firmicutes*, включая новых представителей рода *Clostridium*, способных к диссимиляторной сульфатредукции.
4. В природных экосистемах существуют СРБ, устойчивые к высокому содержанию ионов меди (II) и хрома (VI). Сульфатредукторы, растущие при высокой концентрации ионов Cu^{2+} , способны образовывать сульфиды меди: ковеллит, халькоцит и халькопирит.
5. СРБ способны использовать нерастворимые сульфаты - барит и англезит, и нерастворимый сульфит, ханнебахит, в качестве конечного акцептора электронов. При восстановлении англезита может образовываться вторичный сульфид, галенит.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ СУЛЬФАТРЕДУЦИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ

В обзоре литературы приведены материалы по истории и современным данным в области геологической деятельности сульфатредуцирующих бактерий.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Геологическая деятельность СРБ была изучена в прибрежных мелководных осадках Японского моря (залив Восток, бухта Троица) (Карначук и др. 1990), осадках и альго-бактериальных матах бухты Кратерная (Курильские острова, Охотское море) (Карначук и др. 1989), осадках залива Батабано (Карибское море) (Намсараев и др. 1990), осадках северо-западного шельфа Черного моря (Karnachuk and Ivanov, 1992), водной толще и осадках меромиктического соленого

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

сообщества составляют психрофильные/психроактивные *Desulfotalea Desulfofustis*.

4. Выделены в чистую культуру и охарактеризованы 4 штамма рода *Desulfovibrio*: *Desulfovibrio* sp. A1, *Desulfovibrio* sp. A2, *Desulfovibrio* sp. A4 и *Desulfovibrio* sp. R2, а также *Desulfomicrobium* sp. BL устойчивые к содержанию меди в среде до 2600 мг/л. Последовательности, родственные генам системы *pco*, кодирующую устойчивость к меди у энтеробактерий, амплифицированы методом ПЦР из всех устойчивых изолятов.

5. Выделена чистая культура *Desulfomicrobium* sp. 63, являющаяся наиболее устойчивой из изученных ранее штаммов, к высоким концентрациям шестивалентного хрома в среде [до 105 мг/л Cr^{6+}]. Процесс осаждения хрома под действием штамма 63 протекает наиболее эффективно при низких концентрациях Cr^{6+} не превышающих 17.5 мг/л при использовании этанола в качестве субстрата роста.

6. Впервые показана способность чистых культур СРБ использовать нерастворимые сульфаты (англезит, барит) и сульфит (ханнебахит) в качестве терминальных акцепторов электронов для окисления органических соединений. Вероятный механизм использования малорастворимых соединений заключается в транспорте доступных анионов SO_4^{2-} и SO_3^{2-} в клетки бактерий, что сдвигает химическое равновесие и приводит к выделению новой партии анионов в раствор.

7. С использованием современных методов рентгенофазового и рентгено-флуоресцентного анализов впервые показано образование минералов галенита, ковеллита, халькоцита и халькопирита чистыми культурами СРБ.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Карначук О.В., Намсараев Б.Б., Иванов М.В. Современные процессы восстановления сульфатов в осадках бухты Кратерной // Биология моря. 1989. N 3. С. 59-65.
2. Намсараев Б.Б., Карначук О.В., Борзенков И.А., Старынин Д.А. Микробиологические процессы в донных осадках бухты Кратерной // Биология моря. 1989. N 3. С. 52-58.
3. Карначук О.В. Процесс бактериального восстановления сульфатов, как показатель мониторинга загрязнения морской среды. 1989. Иркутск. С.57.
4. Карначук О.В., Иванов М.В. Образование восстановленных соединений серы при бактериальной сульфатредукции в прибрежных морских осадках // Тезисы докладов 9-го Международного симпозиума по биогеохимии окружающей среды. Москва. 1989. С. 81
5. Намсараев Б.Б., Карначук О.В. Количественная оценка бактериальных процессов разрушения органического вещества в прибрежных осадках //

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

Тезисы докладов 9-го Международного симпозиума по биогеохимии окружающей среды. Москва. 1989. С. 83.

6. Карначук О.В., Намсараев Б.Б., Иванов М.В., Борзенков И.А. Процесс бактериальной сульфатредукции и его роль в разложении органического вещества в осадках прибрежных районов Японского моря // Микробиология. 1990. Т. 59. Вып. 1. С. 140-147.
7. Иванов М.В., Намсараев Б.Б., Нестеров А.И., Карначук О.В., Борзенков И.А., Большаков А.М. Участие микроорганизмов в разрушении органического вещества в прибрежных донных осадках Японского моря // Микробиология. 1990. Т. 59. Вып. 2. С. 321-329.
8. Намсараев Б.Б., Лухойто М., Бейота М., Муравет М.Е., Мицкевич И.Н., Карначук О.В., Иванов М.В. Участие микроорганизмов в деструкции органического вещества в донных осадках залива Батабано (Куба) // Микробиология. 1990. Т. 59. Вып. 5. С. 903-911.
9. Иванов М.В., Леин А.Ю., Карначук О.В. Новые доказательства биогенной природы сероводорода в Черном море // Геохимия. 1992. N 8. С. 1186-1194.
10. Karnachuk O.V., Ivanov M.V. Geochemical activity of sulfate-reducing bacteria in coastal shallow sediments of the Sea of Japan, Okhotsk, Carribean and Black Seas // Interaction of Biogeochemical Cycles in Aqueous Systems, Part 7, SCOPE/UNEP, Sonderband. Hamburg, 1992. P. 181-191.
11. Ivanov M.V., Lein A.Yu., Karnachuk O.V. New evidence for a biogenic origin for H₂S in the Black Sea // Geochemistry International. 1993. V.30 (3). P. 112-121.
12. Карначук О.В. Влияние шестивалентного хрома на образование сероводорода сульфатредуцирующими бактериями // Микробиология. 1995. Т. 64. N 3. С. 315-319.
13. Карначук О.В. Мобилизация фосфата из нерастворимых соединений под действием сульфатредуцирующих бактерий // Микробиология. 1995. Т. 64. N 4. С. 559- 563.
14. Карначук О.В., Максимова Н.М., Романенко И.В., Ванина Ю.Н. Мобилизация ортофосфата в подземных водах палеогеновых отложений Обь-Томского междуречья // Труды II совещания «Экология пойм Сибирских рек и Арктики». 22-26 ноября 2000. Томск: SST, С. 154-160.
15. Карначук О.В., Ивасенко Д.А., Давыдов А.А., Филлипенко Е.А., Дейнеко Е.В. Генетическая характеристика сульфатредуцирующей бактерии, устойчивой к повышенным концентрациям ионов двухвалентной меди // Биотехнология на рубеже двух тысячелетий Материалы международной конференции 12-15 сентября 2001. Саранск: Изд-во Мордовского университета, С. 229.
16. Карначук О.В., Парначов В.П., Бэнкс Д., Френгстад В. Особенности биогеохимии высокосульфатного меромиктического озера Ши́ра // Геохимия биосферы: Материалы III-го международного совещания, Новороссийск 10-15 сентября 2001. Ростов-на Дону: Изд-во Ростовского университета. С. 32-33.
17. Banks, D., Parnachev, V.P., Frengstad, B., Holden, W., Karnachuk, O.V., Vedernikov, A.A. The hydrochemistry of the Altaiskii, Askizskii, Beiskii, Bogradskii, Shirinskii, Tashtipskii and Ust'Abakanskii regions, Republic of

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

- Khakassia, Southern Siberia, Russian Federation // Data report. Nor Geol Unders Rap 2001.006/ 2001. Trondheim. – 116p.
18. *Karnachuk O.V., Kurochkina S.Y., Tuovinen O.H.* Growth of sulfate-reducing bacteria with hannebachite, gypsum, and anglesite as electron acceptors. Abstracts International Biohydrometallurgy Symposium, September, 16-19, 2001, Ouro Preto, Minas Gerais, Brazil, P. 91.
 19. *Карначук О.В., Парначев В.П.* Биогеохимическая характеристика водной толщи озера Ши́ра // В: Вопросы географии Сибири. 2001. Вып. 24, Томск: Изд-во ТГУ. С. 172-182.
 20. *Карначук О.В., Романенко И.В., Максимова Н.М., Вагина С.Э.* Эволюция биогенных элементов в водах палеогеновых отложений Обь-Томского междуречья // Environment of Siberia, the Far East and the Arctic: Selected papers presented at the International Conference ESFEA 2001. Tomsk, Russia. September 5-8, 2001/ Eds. Zuev V.V. and Turov Yu.P. Tomsk, 2001. P. 121-127.
 21. *Pimenov N.N., Rusanov I.I., Karnachuk O.V., Brjanseva L.A., Rogosin D.Yu.* Microbial processes of carbon and sulfur cycles in the salt lake Shira (Khakassia) // 8-th International Conference on salt Lakes, 23-26 July, 2002, Zhemchuzhny, Republic of Khakassia, P. 119.
 22. *Banks, D., Parnachev V.P., Holden W., Frengstad B., Vedernikov A.A., Karnachuk O.V.* Alkaline mine drainage from metal sulphide and coal mines: examples from Svalbard and Siberia // In: Mine Water Hydrogeology and Geochemistry / Eds. Younger P.L. and Robins N.S., Geological Society, London, Special Publications, 2002. 198. P. 287-296.
 23. *Banks D., Karnachuk O.V., Parnachev V.P., Holden W., Frengstad B.* Groundwater contamination from rural pit latrines: examples from Siberia and Kosova / J. CIWEM. 2002. V. 16. P. 147-152.
 24. *Karnachuk O.V., Kurochkina S.Y., Tuovinen O.H.* Growth of sulfate-reducing bacteria with solid-phase electron acceptors / Appl. Microbiol. Biotechnol. 2002. V. 58. P. 482-486.
 25. *Пименов Н.В., Русанов И.И., Карначук О.В., Рогозин Д.Ю., Брянцева И.А., Лунина О.Н., Юсупов С.К., Парначев В.В., Иванов М.В.* Микробные процессы циклов углерода и серы в озере Ши́ра (Хакасия) / Микробиология. 2003. Т. 72. N 2. С. 259-267.
 26. *Парначев В.П., Вишинецкий И.И., Макаренко Н.А., Петрова А.И., Копылова Ю.Г., Сметанина И.В., Карначук О.В., Туров Ю.П., Клопотова Н.Г., Джабаровна Н.К., Бэнкс Д., Березовский А.Я.* Природные воды Ширинского района Республики Хакасия. Томск: Изд-во Томского университета, 2003. - 183с.
 27. *Karnachuk O.V., Kurochkina S.Y., Nicomrat D., Frank Yu.A., Ivasenko D.A., Phyllipenko E.A., Tuovinen O.H.* Copper resistance in *Desulfovibrio* strain R2 / Antonie van Leeuwenhoek. 2003. V. 83. P. 99-106.
 28. *Karnachuk O.V., Pimenov N.V., Yusupov S.K., Ivanov M.V., Lindstrom E.B., Puhakka J.A., Tuovinen O.H.* Sulfate reduction potential in sediments impacted by tailings and smelter effluents in the Norilsk region, northern Siberia / In: Book of

ОЗНАКОМИТЕЛЬНЫЙ ФРАГМЕНТ

Abstracts, International Biohydrometallurgy Symposium, September 14-19, 2003, Athens.

29. Banks D., Parnachev V.P., Frengstad B., Holden W., Karnachuk O.V., Vedernikov A.A. The evolution of alkaline, saline ground- and surface waters in the southern Siberian steppes. *Appl. Geochem.* 2004. V. 19. P. 1905-1926.
30. Karnachuk O.V., Puhakka J.A., Frank Y.A., Yusupov S.K., Kaksonen A.H., Pimenov N.V., Ivanov M.V., Lindström E.B., Tuovinen O.H. Bacterial sulfate reduction in Russian arctic sediments impacted by the mining industry / In: Abstracts, International Conference on Arctic Microbiology, 22-25.03.2004, Rovaniemi, Finland, P. 29.
31. Karnachuk O.V., Pimenov N.V., Yusupov S.K., Frank Y.A., Kaksonen A.H., Puhakka J.A., Ivanov M.V., Lindström E.B., Tuovinen O.H. Sulfate reduction potential in sediments in the Norilsk Mining area, Northern Siberia. *Geomicrobiol. J.* 2005. V. 22. P. 11-25.
32. Karnachuk O.V., Frank Y.A., Kaksonen A.H., Puhakka J.A., Sasaki K., Tuovinen O.H. Isolation and characterization of new copper-resistant sulfate-reducing bacteria. In: Book of Abstracts, 1st International Conference on Environmental, Industrial, and Applied Microbiology. March 15-18th 2005, Badajoz, Spain, P. 699.
33. Gramp J.P., Karnachuk O.V., Frank Y.A., Sasaki K., Bigham J.M., Tuovinen O.H. Biogenic sulfides produced by sulfate-reducing bacteria The American Society for Microbiology (USA, Washington), 105th General Meeting: June 5-9, 2005.
34. Карначук О.В., Пименов Н.В., Юсупов С.К., Франк Ю.А., Пухакка Я.А., Иванов М.В. Распределение, разнообразие и активность сульфатредуцирующих бактерий в водной толще озера Гек-Гель, Азербайджан. *Микробиология.* 2006. Т. 75. №1. С. 1-9.
35. Karnachuk O.V., Frank Y.A., Pimenov N.V., Yusupov S.K., Ivanov M.V., Kaksonen A.H., Puhakka J.A., Lindström E.B., Tuovinen O.H. Diversity and activity of sulfate-reducing bacteria in Russian Arctic subsurface sediments impacted by the mining industry. Joint International Symposia for Subsurface Microbiology (ISSM-2005) and Environmental Biogeochemistry (ISEB XVII). August 14-19th, 2005, Jackson Hole, Wyoming.
36. Gramp J.P., Sasaki K., Bigham J.M., Karnachuk O.V., Tuovinen O.H. Formation of covellite (CuS) under biological sulfate-reducing conditions. *Geomicrobiol. J.*, 2006. V. 23. P. 1-7.
37. Karnachuk O.V., Sasaki K., Gerasimchuk A.L., Sukhanova O., Ivasenko D.A., Kaksonen A.H., Puhakka J.A., Tuovinen O.H. Precipitation of Cu-sulfides by copper-tolerant *Desulfovibrio* isolates. 2006. (in press).
38. Karnachuk O.V., Pimenov N.V., Yusupov S.K., Frank Yu.A., Gerasimchuk A.L., Dedinsky V.A., Kaksonen A.H., Lindström E.B., Ivanov M.V., Puhakka J.A., Tuovinen O.H. Sulfate reduction in the oxic zone of mine tailings and metal-polluted sediments in boreal ecosystems. In: Book of Abstracts. 11th International Symposium on Microbial Ecology, Vienna, Austria, August 20-25, 2006. P. A77.