

**К. В. Шоляк, Т. Б. Перетятко, С. П. Гудзь, С. О. Гнатуш,
Н. С. Верхоляк, А. А. Галушка**

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського 4, м. Львів, 79005, Україна
Sholjak@gmail.com

ВИКОРИСТАННЯ ФУМАРАТУ СУЛЬФАТВІДНОВЛЮВАЛЬНИМИ БАКТЕРІЯМИ *DESULFOMICROBIUM SP. CrR3 I* *DESULFOTOMACULUM SP.*

Сульфатвідновлювальні бактерії *Desulfomicrobium sp. CrR3* та *Desulfotomaculum sp.* здатні використовувати фумарат як донор і акцептор електронів. За умов використання фумарату як акцептора електронів у культуральній рідині накопичується сукцинат. Якщо фумарат виконує роль донора електронів, у культуральній рідині крім сукцинату виявлено незначні кількості цитрату, ізоцитрату і ацетату. За одночасного внесення фумарату, SO_4^{2-} та $Cr_2O_7^{2-}$ останній пригнічує використання фумарату та SO_4^{2-} .

К л ю ч о в і с л о в а: сульфатвідновлювальні бактерії, фумарат, SO_4^{2-} , $Cr_2O_7^{2-}$.

У природних умовах сульфатвідновлювальні бактерії використовують SO_4^{2-} як кінцевий акцептор електронів у процесі окиснення органічних сполук. *Desulfovibrio desulfuricans*, *Desulfovibrio gigas*, *Desulfomicrobium apsheronum*, *Desulfomicrobium baculatum*, *Desulfomicrobium macestii* засвоюють органічні речовини, зокрема фумарат та сукцинат, використовуючи їх як донори чи акцептори електронів [10].

У більшості сульфат- і сірковідновлювальних бактерій, зокрема *Desulfovibrio vulgaris*, *D. desulfuricans*, *Desulfobacterium autotrophicum*, *Desulfotalea psychrophila*, *Geobacter sulfurreducens*, відновлення фумарату відбувається за участю фумаратредуктази (EC 1.3.1.6) [13]. Цей фермент (сукцинат:хіноноксидоредуктаза) може виконувати функцію сукцинатдегідрогенази при окисненні сукцинату, а також хінон:фумаратредуктази при фумаратному диханні [12]. Заунмюллер та співавт. встановили, що фумаратредуктаза *D. desulfuricans* бере участь у фумаратному диханні, а також у перетворенні (диспропорціонуванні) фумарату [12]. Цей фермент також функціонує як сукцинатдегідрогеназа. Ланкастер і співавт. стверджують, що фумаратредуктаза такого типу наявна і в інших протеобактеріях [8].

Сульфатвідновлювальні бактерії *Desulfomicrobium sp. CrR3* та *Desulfotomaculum sp.* є перспективними для очищення навколишнього середовища від SO_4^{2-} , NO_3^- і $Cr_2O_7^{2-}$, оскільки здатні використовувати їх, за наявності лактату у середовищі, як кінцеві акцептори електронів [5].

Метою роботи було дослідити використання фумарату як донора та кінцевого акцептора електронів сульфатвідновлювальними бактеріями *Desulfomicrobium sp. CrR3* та *Desulfotomaculum sp.* Завданням роботи було порівняти використання фумарату за наявності альтернативних акцепторів електронів SO_4^{2-} і $Cr_2O_7^{2-}$, виявити продукти його відновлення та окиснення.

Матеріали і методи. У роботі використано сульфатвідновлювальні бактерії *Desulfomicrobium* sp. CrR3 [5] та *Desulfotomaculum* sp. [1], які виділені з різних етапів очистки стічних вод. Бактерії культивували у модифікованому середовищі Постгейта С (г/л): K_2HPO_4 – 0,5; NH_4Cl – 1; NaCl – 0,7; $\text{CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ – 0,06; $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ – 0,055; дріжджовий екстракт – 1. Замість лактату вносили фумарат. Cr (VI) та SO_4^{2-} вносили у формі водних розчинів $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$, $\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$, у концентраціях 0,5 та 12 мМ, відповідно, після стерилізації.

Біомасу визначали турбідиметрично на фотоелектроколориметрі КФК-3 ($\lambda=340$ нм, кювета 3 мм). Вміст SO_4^{2-} визначали турбідиметрично ($\lambda=520$ нм, кювета 10 мм) після осадження барій хлоридом [2]. Як стабілізатор суспензії використовували гліцерин. Кількість гідроген сульфід у культуральній рідині колориметрично з використанням n-амінодиметиланіліндигідрохлориду ($\lambda=665$ нм, кювета 30 мм) [11]. Вміст хромату визначали колориметрично ($\lambda=540$ нм, кювета 10 мм) дифенілкарбазидним методом [9]. Для визначення Cr (III) використовували хромазурол S ($\lambda=590$ нм, кювета 10 мм) [6].

Вміст органічних кислот (фумарату, сукцинату, лактату, цитрату, ізоцитрату, ацетату) визначали методом високоефективної рідинної хроматографії (HPLC). Хроматографічна система складалася з двох pomp Varian ProStar 210, хроматографічної колонки Polaris 5 C18-A, $250 \times 4,6$ мм у модулі колонок Varian ProStar 500 (Agilent Technologies, Австралія), спектрофотометричного детектора з фотодіодною матрицею Varian ProStar 335 (Agilent Technologies, Австралія). Як рухоми фазу використовували два розчинники: ацетонітрил та 0,2 % трифтороцтової кислоти (AppliChem, Німеччина). Хроматографічне розділення здійснювали у 0,2 % розчині трифтороцтової кислоти протягом 8 хв. Потік розчинника становив 1,5 мл/хв [7]. Хроматограми записували при довжині хвилі 210 нм. Температура колонки була $+35^\circ\text{C}$.

Статистичне оброблення результатів проводили за Лакінім [3]. Результати представлені як середнє значення з поправкою на стандартну похибку ($M \pm m$).

Результати та їх обговорення. У наших попередніх роботах [5] показано, що сульфатвідновлювальні бактерії *Desulfomicrobium* sp. CrR3 можуть використовувати фумарат як донор та кінцевий акцептор електронів. На рис. 1 подано нагромадження біомаси сульфатвідновлювальними бактеріями *Desulfomicrobium* sp. CrR3 (А) та *Desulfotomaculum* sp. (Б) за наявності у середовищі фумарату як донора та акцептора електронів.

На четверту добу культивування біомаса обох штамів бактерій у середовищах з фумаратом, фумаратом і сульфатом, фумаратом і лактатом є приблизно однаковою і становить 2,5-3 г/л. Внесення у середовище культивування фумарату і калій біхромату, фумарату, калій біхромату і сульфату спричинило зниження нагромадження біомаси обома штамми сульфатвідновлювальних бактерій. За цих умов на сьому добу культивування бактерії *Desulfomicrobium* sp. CrR3 нагромаджують до 1,56 г/л клітин, а *Desulfotomaculum* sp. – 0,88 г/л (рис. 1). Це свідчить про вищу чутливість бактерій *Desulfotomaculum* sp до йонів шестивалентного хрому порівняно з *Desulfomicrobium* sp. CrR3.

Продукти окиснення та відновлення фумарату у культуральній рідині визначали після переходу бактерій у стаціонарну фазу росту. За умов культивування досліджених штамів бактерій у середовищах з фумаратом, фумаратом і сульфатом, фумаратом і лактатом бактерії переходили у стаціонарну фазу росту на

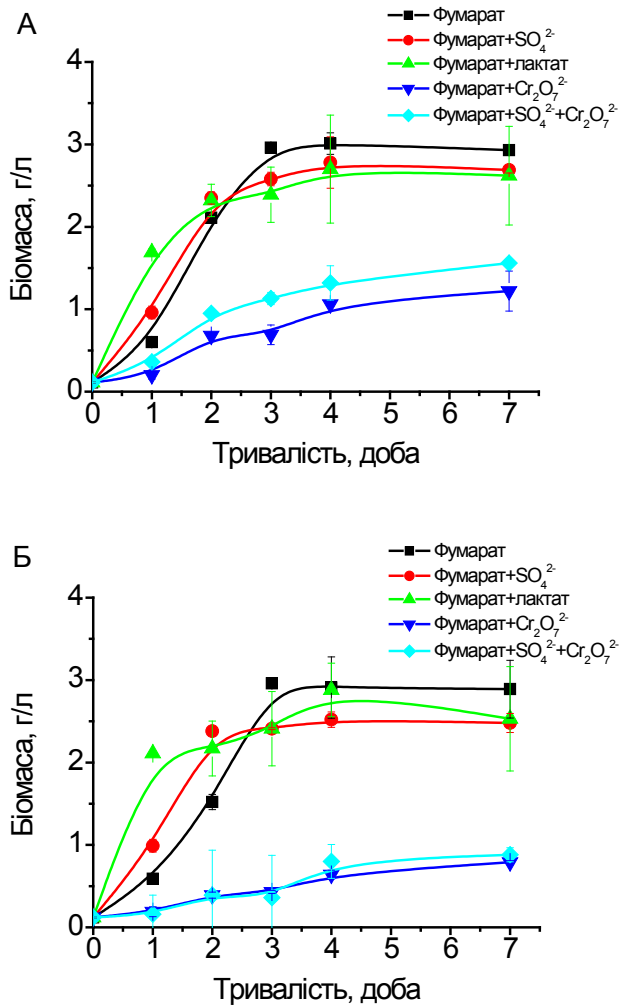


Рис. 1. Нагромадження біомаси сульфатвідновлювальними бактеріями *Desulfomicrobium sp. CrR3* (А) і *Desulfotomaculum sp.* (Б) за наявності у середовищі фумарату як донора (-■-, -●-, -◆-, -▼-) або акцептора (-■-, -▲-) електронів.

четверту добу. У середовищі з фумаратом та калій біхроматом, фумаратом, натрій сульфатом та калій біхроматом – на сьому добу культивування.

Фізіологічні особливості сульфатвідновлювальних бактерій дозволяють розмежувати усі види на дві групи. Група А охоплює ті види, які за наявності SO_4^{2-} у середовищі окиснюють органічні субстрати з утворенням ацетату та CO_2 . Група Б об'єднує види, що окиснюють органічні субстрати до CO_2 . Використання джерел карбону сульфатвідновлювальними бактеріями, для яких характерний метаболізм першого типу, здійснюється за участю модифікованого циклу трикарбонових кислот [4]. За умов перетворення фумарату сульфатвідновлювальними бактеріями, що належать до групи А, 1/3 фумарату окиснюється до ацетату, а 2/3 відновлюються до сукцинату [12].

У процесі росту сульфатвідновлювальних бактерій *Desulfomicrobium sp. CrR3* і *Desulfotomaculum sp.* у середовищі з фумаратом обидва штами на четверту добу культивування нагромаджують значну біомасу. За умов культивування сульфат-

відновлювальних бактерій *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом спостерігається більш інтенсивне зниження вмісту фумарату в культуральній рідині порівняно з культуральною рідиною *Desulfomicrobium* sp. CrR3 (табл. 1). При цьому у середовищі нагромаджується сукцинат.

Таблиця 1

Використання фумарату і утворення деяких проміжних продуктів за умов культивування сульфатвідновлювальних бактерій *Desulfomicrobium* sp. CrR3 і *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом

Органічна кислота	Концентрація органічної кислоти, г/л		
	Контроль*	<i>Desulfomicrobium</i> sp. CrR3	<i>Desulfotomaculum</i> sp.
Фумарат	4,77±0,05	0,68±0,10	0,11±0,06
Сукцинат	0,46±0,01	4,40±0,44	4,29±0,18
Цитрат	0,33±0,01	0,18±0,03	0,20±0,07
Ізоцитрат	0,30±0,03	0,03±0,00	0,10±0,01
Ацетат	0,36±0,21	0,53±0,04	1,05±0,08

*Контроль – середовище без бактерій

Проміжними продуктами за умов культивування *D. desulfuricans* у середовищі з фумаратом є малат [10]. У культуральній рідині *Desulfotomaculum* sp. та *Desulfomicrobium* sp. CrR3 виявлені незначні кількості цитрату, ізоцитрату та ацетату.

Досліджувані бактерії здатні використовувати фумарат як акцептор електронів за наявності лактату у середовищі. За цих умов спостерігається повне використання фумарату (табл. 2).

Таблиця 2

Використання фумарату, утворення деяких проміжних продуктів за умов культивування сульфатвідновлювальних бактерій *Desulfomicrobium* sp. CrR3 і *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом та лактатом

Органічна кислота	Концентрація органічної кислоти, г/л		
	Контроль*	<i>Desulfomicrobium</i> CrR3	<i>Desulfotomaculum</i> sp.
Фумарат	2,64±0,01	0,01±0,00	0,00±0,00
Сукцинат	0,51±0,09	2,04±0,03	0,02±0,03
Цитрат	0,76±0,10	0,12±0,00	0,04±0,01
Ізоцитрат	0,56±0,19	0,00±0,00	0,00±0,00
Ацетат	0,00±0,00	0,01±0,00	2,19±0,06
Лактат	14,12±0,34	7,26±0,00	3,04±1,36

*Контроль – середовище без бактерій

Бактерії *Desulfotomaculum* sp. використовують лактат і фумарат швидше, ніж *Desulfomicrobium* sp. CrR3. На четверту добу культивування у культуральній рідині *Desulfotomaculum* sp. фумарату та сукцинату не виявлено, однак спостерігається нагромадження ацетату. У *Desulfomicrobium* sp. CrR3 на цей самий час виявлено 0,01 г/л фумарату, а вміст лактату зменшується удвічі порівняно з контролем. Концентрація сукцинату за цих умов становить 2 г/л. Ацетату у культуральній рідині не виявлено.

Внесення у середовище культивування фумарату та SO_4^{2-} спричинило використання фумарату та інгібування використання SO_4^{2-} обома штамми сульфатвідновлювальних бактерій (див. рис. 1). На четверту добу культивування досліджених культур сульфатвідновлювальних бактерій у середовищах було виявлено

незначні концентрації фумарату та збільшення вмісту сукцинату порівняно із контролем (табл. 3).

Таблиця 3
Використання фумарату і утворення деяких проміжних продуктів за умов культивування сульфатвідновлювальних бактерій *Desulfomicrobium* sp. CrR3 і *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом та SO_4^{2-}

Органічна кислота	Концентрація органічної кислоти, г/л		
	Контроль*	<i>Desulfomicrobium</i> CrR3	<i>Desulfotomaculum</i> sp.
Фумарат	3,61±0,08	0,05±0,01	0,01±0,00
Сукцинат	0,51±0,18	4,01±0,01	3,99±0,01
Цитрат	0,35±0,10	0,05±0,01	0,00±0,00
Ізоцитрат	0,29±0,16	0,02±0,00	0,00±0,00
Ацетат	0,53±0,22	0,54±0,06	0,97±0,03

*Контроль – середовище без бактерій

Оскільки біомаса бактерій (див. рис. 1) була дещо меншою порівняно з ростом у середовищі, що містило лише фумарат, то, ми припустили, що внесення фумарату може призводити до пригнічення сульфатредукції та утворення гідроген сульфіду. При подальшому дослідженні використання сульфату та утворення гідроген сульфіду за умов культивування *Desulfomicrobium* CrR3 і *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом та сульфатом показано, що на четверту добу концентрація SO_4^{2-} суттєво не зменшилась (табл. 4). Початкова концентрація SO_4^{2-} становила 12 мМ. За умов культивування бактерій *Desulfotomaculum* sp. вміст SO_4^{2-} у культуральній рідині був 9,88 мМ. За цих умов бактерії *Desulfomicrobium* sp. CrR3 та *Desulfotomaculum* sp. нагромаджували 0,87 та 1,4 мМ гідроген сульфіду, відповідно. У бактерій *Desulfomicrobium* sp. CrR3 вплив фумарату на використання SO_4^{2-} є більш виражений порівняно з бактеріями *Desulfotomaculum* sp. (табл. 4).

Таблиця 4
Використання сульфату і утворення гідроген сульфіду за умов культивування сульфатвідновлювальних бактерій *Desulfomicrobium* CrR3 та *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом та сульфатом

	Концентрація, мМ	
	SO_4^{2-}	H_2S
Контроль	12	-
<i>Desulfomicrobium</i> CrR3	11,03±0,23	0,87±0,09
<i>Desulfotomaculum</i> sp.	9,88±0,31	1,40±0,07

Пригнічення сульфатредукції фумаратом було описано для *D. desulfuricans* та *D. desulfuricans*, однак за умов культивування *Desulfovibrio gigas* у середовищі з фумаратом та сульфатом пригнічення сульфідогенної активності фумаратом не спостерігалось [10].

За умов використання $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ як альтернативного акцептора електронів для *Desulfomicrobium* sp. CrR3 і *Desulfotomaculum* sp. спостерігався протилежний ефект. $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ інгібував відновлення фумарату. Вміст фумарату при вирощуванні *Desulfotomaculum* sp. майже не відрізнялась від концентрації у контролі (табл. 5), а за умов культивування *Desulfomicrobium* sp. CrR3 дещо знижувалась.

Таблиця 5

Використання фумарату і утворення деяких проміжних продуктів за умов культивування сульфатвідновлювальних бактерій *Desulfomicrobium* sp. CrR3 і *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом та $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$

Органічна кислота	Концентрація органічної кислоти, г/л		
	Контроль *	<i>Desulfomicrobium</i> sp. CrR3	<i>Desulfotomaculum</i> sp.
Фумарат	3,86±0,02	3,77±0,28	3,83±0,24
Сукцинат	0,06±0,03	0,21±0,02	0,54±0,01
Цитрат	0,28±0,03	0,58±0,03	0,24±0,01
Ізоцитрат	0,38±0,04	0,78±0,04	0,49±0,04
Ацетат	0,11±0,03	0,71±0,03	0,99±0,01

*Контроль – середовище без бактерій

Нагромадження біомаси обома штамми сульфатвідновлювальних бактерій за наявності фумарату та калій біхромату зменшилось приблизно у 3 рази порівняно із ростом досліджуваних культур у середовищі з фумаратом (див. рис. 1). Очевидно, пригнічення нагромадження біомаси обумовлено токсичним впливом Cr (VI) на мікроорганізми. На цьому добу концентрація Cr (VI) у середовищі культивування *Desulfotomaculum* sp. не відрізнялась від вихідної і становила 0,52 мМ. За умов культивування *Desulfomicrobium* sp. CrR3 вміст Cr (VI) у культуральній рідині зменшився на 33 %, натомість концентрація Cr (III) була 0,19 мМ (табл. 6).

Таблиця 6

Використання Cr (VI) та утворення Cr (III) за умов культивування сульфатвідновлювальних бактерій *Desulfomicrobium* sp. CrR3 та *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом і хроматом

	Концентрація, мМ	
	Cr (VI)	Cr (III)
Контроль	0,52±0,03	-
<i>Desulfomicrobium</i> sp. CrR3	0,33±0,01	0,19±0,01
<i>Desulfotomaculum</i> sp.	0,52±0,01	0,07±0,02

За умов культивування *Desulfomicrobium* sp. CrR3 і *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом, SO_4^{2-} та $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ використання фумарату інгібувалось (табл. 7), подібно як і у середовищі з фумаратом і Cr (VI). Концентрація фумарату у середовищі культивування *Desulfotomaculum* sp. і *Desulfomicrobium* sp. CrR3 не змінювалась порівняно з контролем.

Таблиця 7

Використання фумарату і утворення деяких проміжних продуктів за умов культивування сульфатвідновлювальних бактерій *Desulfomicrobium* sp. CrR3 і *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом, SO_4^{2-} і $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$

Органічна кислота	Концентрація органічної кислоти, г/л		
	Контроль *	<i>Desulfomicrobium</i> sp. CrR3	<i>Desulfotomaculum</i> sp.
Фумарат	3,91±0,02	3,49±0,10	3,91±0,31
Сукцинат	0,06±0,03	0,13±0,02	0,86±0,05
Цитрат	0,32±0,01	0,28±0,02	0,51±0,03
Ізоцитрат	0,30±0,01	2,41±0,08	0,34±0,04
Ацетат	0,42±0,01	0,65±0,03	0,92±0,05

*Контроль – середовище без бактерій

У середовищах, що містили SO_4^{2-} , $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ та фумарат, було виявлено зростання вмісту ізоцитрату та ацетату. Цей процес супроводжувався відновленням 0,15 мМ Cr (VI) та нагромадженням Cr (III) (табл. 8).

Таблиця 8

Відновлення $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ та SO_4^{2-} за умов культивування сульфатвідновлювальних бактерій *Desulfomicrobium* sp. CrR3 і *Desulfotomaculum* sp. у середовищі з фумаратом, SO_4^{2-} і $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$

	Концентрація, мМ		
	Контроль*	<i>Desulfomicrobium</i> sp. CrR3	<i>Desulfotomaculum</i> sp.
$\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$	0,52±0,03	0,32±0,05	0,52±0,02
Cr (III)	-	0,15±0,01	0,08±0,01
SO_4^{2-}	12±0,03	11,30±0,92	11,19±0,86
Гідроген сульфід	-	0,83±0,11	0,74±0,01

*Контроль – середовище без бактерій

Вміст SO_4^{2-} за цих умов майже не змінювався.

Сульфатвідновлювальні бактерії *Desulfomicrobium* sp. CrR3 і *Desulfotomaculum* sp. здатні використовувати фумарат як донор та акцептор електронів. Коли фумарат виконує функцію акцептора електронів для досліджених бактерій, відбувається його відновлення до сукцинату. Цитрату та ізоцитрату у культуральній рідині за цих умов не виявлено. Одночасне внесення двох акцепторів електронів – фумарату і SO_4^{2-} – супроводжувалось інгібуванням сульфатредукції. За наявності у середовищі культивування біхромату, як альтернативного, енергетично більш вигідного акцептора електронів, досліджені бактерії використовують фумарат як донор електронів і джерело карбону, окиснюючи його до ацетату. У середовищах культивування нагромаджується ізоцитрат.

Таким чином, виділені нами сульфатвідновлювальні бактерії *Desulfomicrobium* sp. CrR3 та *Desulfotomaculum* sp. здатні використовувати фумарат як донор і акцептор електронів. За умов використання фумарату як акцептора електронів у культуральній рідині нагромаджується сукцинат. Якщо фумарат виконує роль донора електронів, у культуральній рідині крім сукцинату виявлено незначні кількості цитрату, ізоцитрату і ацетату. Внесення у середовище культивування фумарату, SO_4^{2-} та $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ спричиняло пригнічення фумарат- та сульфатредукції у бактерій *Desulfomicrobium* sp. CrR3 і *Desulfotomaculum* sp.

**Шоляк Е.В., Перетяко Т.Б., Гудзь С.П., Гнатуш С.А.,
Верхоляк Н.С., Галушка А.А.**

Львівський національний університет імені Івана Франка
ул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: Sholjak@gmail.com

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФУМАРАТА СУЛЬФАТРЕДУЦИРУЮЩИМИ
БАКТЕРИЯМИ *DESULFOMICROBIUM* SP. CrR3 И
DESULFOTOMACULUM SP.**

Резюме

Сульфатредуцирующие бактерии *Desulfomicrobium* sp. CrR3 и *Desulfotomaculum* sp. способны использовать фумарат как донор и акцептор электронов. При использовании фумарата в качестве акцептора электронов в культуральной жидкости накапли-

вається сукцинат. Якщо фумарат виконує роль донора електронів в культуральній рідині крім сукцината виявлено незначительне кількість цитрата, ізоцитрата і ацетата. При одночасному внесенні фумарата, SO_4^{2-} і $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$ останній подавляє використання фумарата і SO_4^{2-} .

Ключові слова: сульфатредуючі бактерії, фумарат, $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, SO_4^{2-} .

**Sholiak K.V., Peretyatko T.B., Gudz S.P., Hnatush S.O.,
Verkholyak N.S., Halushka A.A.**

*Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskiy str.,
Lviv 79005, Ukraine
e-mail: Sholjak@gmail.com*

**USAGE OF FUMARATE BY SULPHATE-REDUCING BACTERIA
DESULFOMICROBIUM SP. CrR3 AND *DESULFOTOMACULUM* SP.**

S u m m a r y

Sulphate-reducing bacteria *Desulfomicrobium* sp. CrR3 and *Desulfotomaculum* sp. are able to use fumarate as electron donor and acceptor. When they use fumarate as an electron acceptor succinate accumulates in the medium. If fumarate serves as electron donor, minor amounts of citrate, isocitrate and acetate are detected except succinate. In the case of simultaneous introduction of fumarate, SO_4^{2-} and $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, the last inhibits usage of fumarate and SO_4^{2-} .

Key words: sulphate-reducing bacteria, fumarate, $\text{Cr}_2\text{O}_7^{2-}$, SO_4^{2-} .

1. *Верхоляк Н., Перетятко Т., Гудзь С.* Про здатність сульфатвідновлювальних бактерій використовувати оксоаніони хлору як акцептори електронів // IX Міжнар. наук. конф. студентів та аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, квітень 2013 р.): тези доп. – Львів: Видав. центр ЛНУ ім. І.Франка, 2013. – С. 282–283.
2. ГОСТ 26426-85. Почвы. Метод определения ионов сульфата в водной вытяжке. – М.: Изд-во стандартов, 1985. – 7 с.
3. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
4. *Розанова Е. П., Назина Т. Н.* Сульфатвосстанавливающие бактерии (систематика и метаболизм) // Успехи микробиологии. – 1989. – **23**. – С. 191–226.
5. *Шоляк К. В., Перетятко Т. Б., Гудзь С. П.* Сульфатвідновлювальні бактерії, стійкі до підвищених концентрацій шестивалентного хрому // Мікробіологія і біотехнологія. – 2013. – N 2 (22). – С. 66–76.
6. *Honchar T. M., Ksheminska H. P., Patsay I. O., Huta O. M., Gonchar M. V.* Assay of chromium (III) in microbial cultures using chromazurol S and surfactants for monitoring chromate remediation processes // Biotechnology (Ukraine). – 2008. – **1**, N 4. – С. 85–94.
7. *Kerem Z., Bravdo B., Shoseyov O., Tugendhaft Y.* Rapid liquid chromatography–ultraviolet determination of organic acids and phenolic compounds in red wine and must // Journal of Chromatography A. – 2004. – **1052**, N 1–2. – P. 211–215.
8. *Lancaster, C. D. R., Simon J.* Succinate: quinone oxido-reductases from e-proteobacteria // Biochim. Biophys. Acta. – 2002. – **1553**, N 1–2. – P. 84–101.

9. *Marchart H.* Über die Reaktion von Chrom mit Diphenylcarbazid und Diphenylcarbazon // *Analytica Chimica Acta.* – 1964. – **196**, N 30. – P. 11–17.
10. *Miller J. D. A., Wakerley D. S.* Growth of Sulfate-reducing Bacteria by Fumarate Dismutation // *Journal gen. Microbiol.* – 1966. – **43**. – P. 101–107.
11. Pat. 6,340,596 B1 USA, Int. Cl. G 01 N 33/00. assignee Fujirebio Inc. – N 09/248,316; fil. 02.11.1999. Reagent composition for measuring hydrogen sulfide and method for measuring hydrogen / M. Sugiyama;. – publ. 22.01.2002.
12. *Zaunmüller T., Kelly D. J., Glöckner F. O., Unden G.* Succinate dehydrogenase functioning by a reverse redox loop mechanism and fumarate reductase in sulphate-reducing bacteria // *Microbiology.* – 2006. – **152**. – P. 2443–2453.
13. http://www.brenda-enzymes.info/php/result_flat.php4?ecno=1.3.1.6.

Отримано 13.02.2015