

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРООРГАНИЗМОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В ДЕСТРУКЦИИ УГЛЕВОДОРОДОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

© 2021 А.И. Еськова^{1,2}, А.Л. Пономарева¹, А.А. Легкодимов¹,
Р.Б. Шакиров¹, А.И. Обжиров¹

¹Тихоокеанский океанологический институт имени В.И. Ильичева ДВО РАН,
Владивосток, Россия, 690041; e-mail: eskova.ai@poi.dvo.ru

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия, 690090

Обзор посвящен биоразнообразию микроорганизмов, способных к деструкции углеводородов нефти в морских донных отложениях, и их взаимосвязи с сопутствующей микробиотой, которая включает в себя сульфатредуцирующих и денитрифицирующих прокариот. Особое внимание уделено биоразнообразию углеводородоокисляющих бактерий, в частности термо- и гипертермофильных, в районах нефтяных месторождений. В них же широко распространены сульфатредуцирующие микроорганизмы. Некоторые из них способны не только к восстановлению сульфата, но и к окислению углеводородов. Такие микроорганизмы в основном относят к классу *Deltaproteobacterium*. Взаимосвязь численности нефтеокисляющих и денитрифицирующих микроорганизмов чаще всего представлена на территориях с высокой антропогенной нагрузкой и в прибрежной зоне. Кратко рассмотрены возможные механизмы анаэробного окисления углеводородов и сосуществование аэробных и анаэробных микроорганизмов в едином сообществе.

Ключевые слова: донные отложения, биодegradация углеводородов, сульфатредуцирующие микроорганизмы.

ВВЕДЕНИЕ

Морские отложения покрывают более двух третей поверхности Земли и представляют собой сложные системы, в которых происходит взаимодействие геологических, гидрологических, физико-химических и биологических процессов (Köster, Meyer-Reil, 2001). Дифференцировка веществ в осадочном процессе — это многостадийное явление. Она начинается с выветривания, переноса и седиментации, и продолжается в ходе диагенеза. Деятельность микроорганизмов определяет практически все диагенетические процессы Земли. Прокариоты в донных отложениях составляют до трети всей живой биомассы (D'Hondt et al., 2004). Общее их количество примерно равно 10^{29} клеток (Kallmeyer et al., 2012).

Лимитирующими факторами развития микроорганизмов в донных отложениях являются количество органического вещества (Kallmeyer et al., 2012), его возраст (Walsh et al., 2016) и глубина от поверхности дна (Parkes et al., 2014).

Морские отложения играют важную роль в круговороте веществ, в первую очередь, в глобальном круговороте углерода и сопряженного с ним циклов (Kirkpatrick et al., 2019). Микроорганизмы способные разлагать углеводороды являются неотъемлемой частью морской среды (Bian et al., 2015). А так как кислород в донных отложениях расходуется особенно интенсивно и его содержание уменьшается с глубиной, биодegradация углеводородов нефти микроорганизмами происходит аэробным и анаэробным путями. Из-за свободного доступа кислорода, аэробное окисление нефти протекает с большой скоростью (Каюкова и др., 2015); происходит дegradация нефти с разрушением насыщенных и ароматических углеводородов (Баранов и др., 2016).

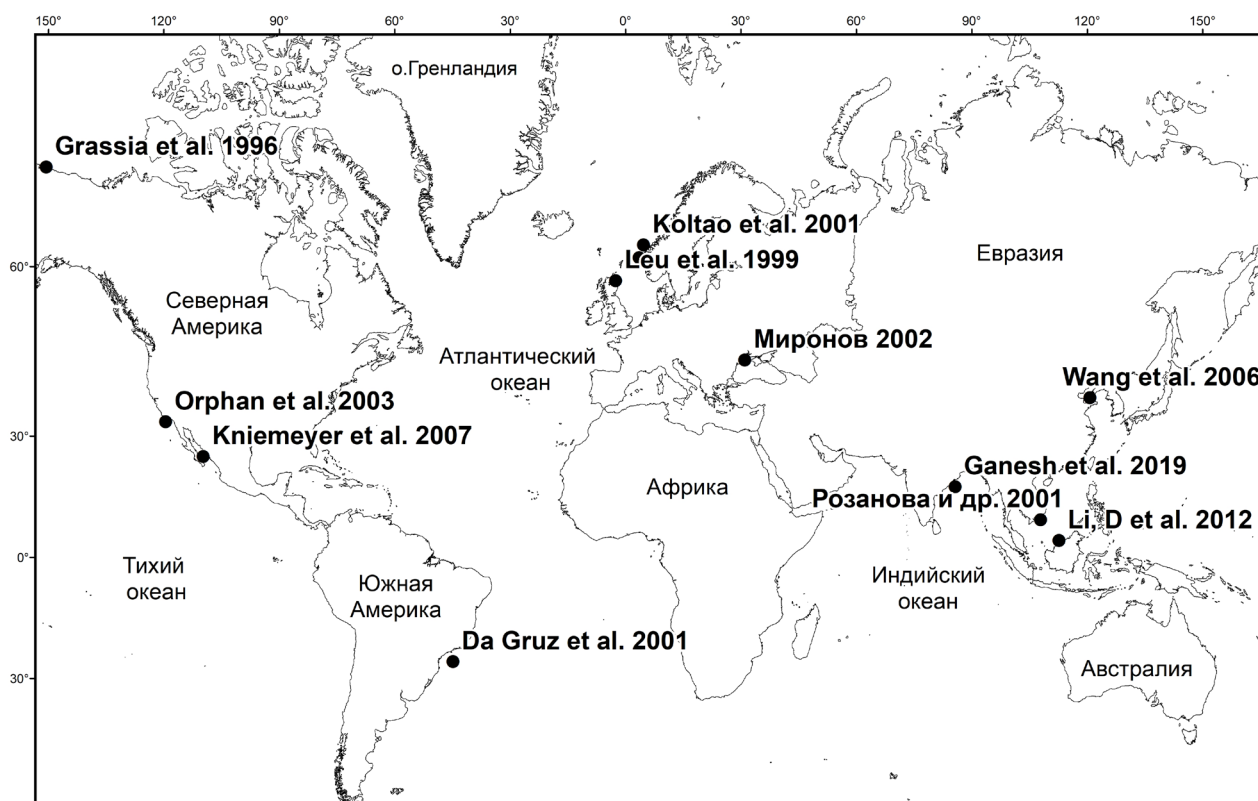
Высокая экологическая пластичность и биоразнообразии углеводородоокисляющих бактерий, позволяет предположить возможность переключения их, в зависимости от условий, на потребление того или иного соединения углерода (Ehrlich et al., 2015).

Благодаря этой способности они являются системной составляющей многих бактериальных сообществ и способны образовывать устойчивые синтрофные связи с различными экологическими группами микроорганизмов (Oliver, Magot 2005). Оценка разнообразия, как самих углеводородоокисляющих бактерий, так и их спутников позволяет расширить представление о процессах протекающих как в природных, так и техногенных нефтезагрязненных средах (Валитов и др., 2019; Пономарева и др., 2015). Также необходимо рассматривать и их биоиндикационную роль.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ АЭРОБНЫХ НЕФТЕОКИСЛЯЮЩИХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Существует большое количество работ по изучению аэробного окисления углеводородов микроорганизмами, выделенными из нефтяных месторождений (Grassia et al., 1996; Magot et al., 2000). В основном эти биодеструкторы представлены бактериями (Tang et al., 2012; Wang et al., 2006), археями (Bonch-Osmolovskaya et al., 2003; Tang et al., 2012) и микроскопическими грибами (Нечай и др., 2015), реже встречаются дрожжи (Рябцева и др., 2016). Метагеномные данные по видовому составу нефтеоокисляющих микроор-

ганизмов приведены в работе (Ehrlich et al., 2015). Анализ гена 16S рРНК показал, что наиболее часто из нефтяных месторождений выделяют бактерий, относящихся к типу Firmicutes, в котором широко представлены Proteobacteria (Hubert et al., 2012). Чаше всего микроорганизмы оказывались термофилами (Li et al., 2007), способными расти при высоких температурах: 50°C (Salinas et al., 2004), 65°C (Li et al., 2007), 80°C (Hao, Wang, 2004), также встречались гипертермофилы (способные расти при температуре до 91°C). Такие микроорганизмы были выделены и проанализированы из Аляскинских нефтяных месторождений Северного моря (Grassia et al., 1996) (рисунок). Как правило, биодegradация нефти протекает при температурах пласта не выше 80°C, а с уменьшением температуры, скорость биодegradации уменьшается (Баранов и др., 2016). Нефтеоокисляющие бактерии месторождений морфологически разнообразны: среди них встречались палочки, как грамположительные (Salinas et al., 2004), так и грамтрицательные (Hao et al., 2004); реже кокки (Li et al., 2007). Видовое разнообразие таких бактерий было представлено, как уже известными деструкторами углеводородов: *Pseudomonas*, *Acinetobacter* (Tang et al., 2012), *Bacillus* — из Семангкокского нефтяного резервуара Южно-Китайского моря



Распространение микроорганизмов, способных к деструкции углеводородов нефти в морских донных отложениях.

Distribution of microorganisms capable of destruction of oil hydrocarbons in sea bottom sediments.

(Ilias et al., 2001), *Staphylococcus sp.* (Pineda-Flores et al., 2004), *Rhodococcus* (Феоктистова и др., 2015), *Marinomonas*, *Azotobacter*, *Enthrobacter*, *Marinococcus* (Алекперова, 2009), *Alteromonas*, *Microbacterium*, *Arthrobacter* (Цыбульский и др., 2010), *Vibrio*, *Oleiphilus* (Golyshin et al., 2002) и др., так и теми у кого эта способность была описана впервые: *Geobacillus*, *Petvotoga* (Orphan et al., 2010), *Thermosipho*, *Thermococcus* (Orphan et al., 2010) и бактерии рода *Deferribacteraceae* — выделенные из Малазийского месторождения (Li et al., 2012).

При исследовании морских нефтяных месторождений Калифорнии, при анализе гена 16S рРНК были идентифицированы *Methanobacterium*, *Thermoanaerobacter Desulfotomaculum*, *Anaerobaculum* (Orphan et al., 2010). В Бенгальском заливе с глубины 2100 м были выделены изоляты, которые принадлежали к родам *Oceanobacillus sp.*, *Nesiotobacter sp.*, *Ruegeria sp.*, *Photobacterium sp.*, *Enterobacter sp.*, *Haererehalobacter sp.*, *Exiguobacterium sp.*, *Acinetobacter sp.*, *Pusonabacter sp.* (Kumar et al., 2019).

Особенностью биодеградациии углеводородов нефти является то, что микроорганизмы обладают свойством избирательного отношения к различным углеводородам. Эта способность определяется различием в структуре вещества и количеством углеродных атомов, входящих в структуру. В статье (Тимергазина, Переходова, 2012) приводится исследование, в котором *Bacterium aliphaticum* и *Bacterium aliphaticum liquefaciens* окисляли *n*-гексан, *n*-октан, декан, гексадекан, триаконтан и тетратриоктан, а выделенная ими *Bacterium paraffinicum* окисляла только высшие гомологи этого ряда, начиная с гексадекана. В работе (Феоктистова и др., 2015) показано, что некоторые представители рода *Rhodococcus* способны усваивать неопределенные углеводородные соединения.

АНАЭРОБНОЕ ОКИСЛЕНИЕ НЕФТИ. РОЛЬ СУЛЬФАТРЕДУЦИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ

В анаэробных условиях из-за высоких концентраций сульфатов в морских отложениях, биодегградация углеводородов нефти обеспечивается сульфатредуцирующими бактериями (Chanton et al., 2015). Углерод с циклом серы связан в катализируемых сульфатредуцирующими бактериями реакциях сульфат- и сероредукции (сульфидогенеза) (Jofgensen et al., 2019). Поэтому сульфатредуцирующим бактериям предписана основная роль в анаэробной деструкции органического вещества и преобразовании морских осадков (Леин, Иванов, 2009).

Первые опубликованные исследования о нахождении сульфатредуцирующих бактерий

в нефтяных пластах датировались 1926 г., когда С. Эдсон с коллегами исследовали 67 образцов из нефтяных месторождений Калифорнии (Oliver, Magot, 2005). Позже данных о нахождении сульфатредуцирующих микроорганизмов в местах, связанных с нефтяными месторождениями, становилось больше. Так В. Кохран с соавторами (Cochrane et al., 1998) опубликовали данные о сульфидном окислении в нефтяном месторождении в Северном море. Позднее при бурении сверхглубокой скважины на Кольском полуострове в 1970-х гг. на глубине 7500 м советскими учеными были найдены бактерии, разлагающие нефть в анаэробных условиях, предположительно принадлежащие к сульфатредукторам, а на глубине свыше 8000 м при повышении температуры, количество бактерий возросло (Галанин, 2012).

Дж. Леу с соавторами (Leu et al., 1999) были выделены сульфатредуцирующие бактерии из нескольких нефтяных месторождений Северного моря, которые относились к роду *Desulfomicrobium*, обладавшие способностью окислять лактат, ацетат, пропионат, бутират, бензоат, гексадекан.

Е.П. Розанова с коллегами (2001) из нефти и вод нефтяного месторождения в Южно-Китайском море выделили термофильные сульфатредуцирующие бактерии, которые были способны окислять *n*-алканы C_{12} - C_{16} . Позднее Котлар Н. с коллегами (Kotlar et al., 2011), показали, что в нефтяных резервуарах Норвежского моря преобладают сульфатредуцирующие бактерии, относящиеся к родам *Desulfurovibrionales*, *Desulfuromonadales*, *Campylobacteriales*. В работе Биэн с соавт. (2015) говорится об анаэробной утилизации алканов нефти морскими сульфатредуцирующими бактериями. Цитируемые авторы полагают, что в нефтяных пластах анаэробная деструкция алканов происходит путем присоединения фумарата. В работе Кнеймер с соавт. (2007) при исследовании бескислородных донных отложений Калифорнийского Залива, в районах выхода морских углеводородов, выявлено, что дегградация углеводородов связана с сульфатредуцирующим штаммом BUS5, который относится к *Deltaproteobacterium* в кластере *Desulfosarcina / Desulfococcus*. Цитируемые авторы тестировали рост выделенного микроорганизма при различных температурных режимах: 12, 28 и 60°C; оптимум роста был зафиксирован при температуре 28°C. Из всех предложенных углеводородов (метан, этан, пропан, *n*-бутан, изобутан), исследуемый штамм использовал пропан и *n*-бутан.

В последнее время встречаются работы, которые посвящены организации микроорганизмов в биопленки (Da Cruz et al., 2011; Pannekens et al., 2019). Считается, что микробные

биоленки широко распространены в природе и относятся к наиболее естественной форме жизни на Земле.

Предполагается, что в условиях небольших глубин аэробные и анаэробные микроорганизмы могут сосуществовать в виде консорциума (Da Cruz et al., 2011). Анаэробные микроорганизмы могут обеспечивать микроколичества кислорода для аэробной микробиоты путем восстановления солей, таких как сульфат, нитрат или перхлорат. За счет этого кислорода создаются микроаэрофильные условия, стимулируя рост аэробных бактерий и аэробный путь биodeградации. Постепенное потребление кислорода дает начало анаэробному жизненному циклу, а в смешанном консорциуме происходит чередование аэробных и анаэробных жизненных циклов. Цитируемые авторы отмечают, что именно в составе биопленок нескольких видов бактерий микроорганизмы лучше деградируют нефть. Подтверждением этому предположению может служить работа (Kumar et al., 2019), в которой при исследовании в Бенгальском заливе донных отложений с глубины 2100 м отмечено, что в составе консорциума, состоящего из различных видов микроорганизмов, биodeградация углеводородов нефти наиболее эффективна. По сравнению с элиминированием нефти монокультурами, процент деградации смешанным бактериальным консорциумом достигал максимума 70% от общего количества нефти.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НЕФТЕОКИСЛЯЮЩИХ И ДЕНИТРИФИЦИРУЮЩИХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Помимо сульфатредуцирующих бактерий в анаэробных процессах утилизации углеводородов нефти могут участвовать денитрифицирующие бактерии, подавляя при этом рост сульфатредуцирующих бактерий (Семенова и др., 2020). В работе (Миронов, 2002), говорится, что сопутствующей микрофлорой при анаэробной деградации нефти является группа денитрифицирующих микроорганизмов, а при исследовании морских осадков Севастопольской бухты денитрификаторы были выделены вместе с микроорганизмами, разлагающими углеводороды.

В экспериментальных условиях введение нитратов, в среду для моделирования процессов, происходящих в донных отложениях, способствовало культивированию умеренно термофильных микроорганизмов, осуществляющих деградацию углеводородов в сочетании с восстановлением нитратов (Vigneron et al., 2017). В работе (Kumar et al., 2019) говорится о важной

роли азота и фосфора в усилении процесса микробной деградации нефти.

ИССЛЕДОВАНИЕ НЕФТЕОКИСЛЯЮЩИХ МИКРООРГАНИЗМОВ В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ

На наш взгляд дальневосточные моря являются уникальным полигоном для изучения нефтеокисляющих бактерий и их взаимодействий с сопутствующей микробиотой, так как на дальневосточные моря оказывают влияние нефтяные загрязняющие вещества, как техногенного, так и природного происхождения (Журавель и др., 2004; Бузолева и др., 2008; Шакиров и др., 2019). Однако в литературе мало данных, касающихся исследований микробных сообществ, связанных с деструкцией углеводородов нефти в донных отложениях дальневосточных морей. В основном это связано с большими трудностями при получении материала для исследований. Ведущим направлением получения культивируемых микроорганизмов, способных к окислению углеводородов, является исследование микробиоты поверхностных вод (Бузолева и др., 2008). Все проведенные к настоящему моменту исследования носят эпизодический характер и поэтому мало информативны (Журавель и др., 2004).

В ходе 81 рейса НИС «М.А. Лаврентьев» в 2018 г. в северном замыкании Центральной котловины Японского моря и южном окончании Татарского трога на глубинах 3600 м были обнаружены абиссальные бактериальные сообщества, которые за короткое время в условиях судовой лаборатории оказались способны переработать природную нефть. В ходе работы экспедиции создан депозитарий микробиологических образцов и живых штаммов бактерий для исследования процессов окисления углеводородов в осадочных отложениях (Валитов и др., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение распределения микроорганизмов в донных отложениях важно для понимания функционирования глобальных биогеохимических циклов. Сульфатредуцирующие и нефтеокисляющие бактерии являются ключевыми участниками циклов углерода и серы в донных отложениях Мирового океана. В процессе метаболизма микроорганизмы могут использовать в качестве источника углерода — углеводороды нефти, как в аэробных, так и в анаэробных условиях.

Нефтеокисляющие бактерии взаимодействуют с сульфатредуцирующими в районах нефтяных месторождений или на больших глубинах (нефтяные месторождения Южно-Китайского моря (Розанова и др., 2001), донные отложения

Калифорнийского залива (Kniemeyer et al., 2007, 2007), нефтяные резервуары Норвежского моря (Leu et al., 1999), а с денитрифицирующими — в районах с высокой антропогенной нагрузкой (Севастопольская бухта (Миронов, 2002)).

Микроорганизмы, населяющие донные отложения, постоянно подвергаются воздействию экстремальных значений давления, солености, температуры и доступности питательных веществ (Dasgupta et al., 2013). Организация в биопленках — микробная адаптация к экстремальным условиям среды. В связи с этим считается, что образование биопленок является преобладающей формой жизни в донных отложениях, и в нефтяных пластах, в частности (Pannekens et al., 2019) и позволяет сосуществовать в одном сообществе как аэробным, так и анаэробным микроорганизмам.

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы «Исследование состояния и изменений природной среды на основе комплексного анализа и моделирования гидрометеорологических, биогеохимических, геологических процессов и ресурсов Дальнего Востока» (0211-2021-0012). Регистрационный номер: № АААА-А19-119122090009-2.

Список литературы [References]

- Алекперова И.А.* О роли нефтеокисляющих бактерий в самоочищении загрязненного нефтью Самур-Апшеронского шельфа Каспийского моря // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. 2009. № 2. С. 6–9 [Alekperova I.A. About a role of petrooxidizing bacteria in autopurification of the Samur-Absheron shelf of Caspian sea polluted by oil // Bulletin of the MSRU. Series: Natural Sciences. 2009. № 2. P. 6–9 (in Russian)].
- Баранов Д.В., Петрова А.Н., Ибрагимов Р.К. и др.* Микробиологические методы увеличения добычи нефти: обзор // Вестник Казанского технологического университета. 2016. № 24. С. 35–39 [Baranov D.V., Petrova A.N., Ibragimov R.K. et al. Mikrobiologicheskie metody uvelicheniya dobychi nefiti: obzor // Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta. 2016. № 24. P. 35–39 (in Russian)].
- Бузолева Л.С., Смирнова М.А., Безвербная И.П.* Биологические свойства морских нефтеуглеводородоокисляющих бактерий из прибрежных акваторий дальневосточных морей с разным характером загрязнения // Известия ТИНРО. 2008. Т. 155. С. 210–218 [Buzoleva L.S., Smirnova M.A., Bezverbnaya I.P. Biological features of oil degrading bacteria in coastal water areas with different types of pollution // Izvestiya TINRO. 2008. V. 154. P. 210–218 (in Russian)].
- Валитов М.Г., Шакиров Р.Б., Яцук А.В. и др.* Комплексные геолого-геофизические, газогеохимические и океанографические исследования в Японском море и Татарском проливе в 81-ом рейсе НИС «Академик М.А. Лаврентьев» // Тихоокеанская геология. 2019. Т. 38. № 4. С. 97–105. <https://doi.org/10.30911/0207-4028-2019-38-4-97-105> [Valitov M.G., Shakirov R.B., Yazuk A.V. et al. Integrated geological-geophysical, gasgeochemical and oceanographic researches in the sea of Japan and the Tatar strait in the 81 cruise of the R/V «Akademik M.A. Lavrentyev» // Russia Journal of Pacific Geology. 2019. V. 38. № 4. P. 97–105 (in Russian)].
- Галанин А.В.* Литобиосфера Земли. 2012. Электронный ресурс. Режим доступа: <http://ukhtoma.ru/litobiosphere.htm> [Galanin A.V. Litobiosfera Zemli. 2012].
- Журавель Е.В., Безвербная И.П., Бузолева Л.С.* Микробная индикация загрязнения прибрежных вод Охотского моря и Авачинской бухты // Биология моря. 2004. Т. 30. № 2. С. 138–142 [Zhuravel E.V., Bezverbnaya I.P., Buzoleva L.S. Microbial indication of pollution of the coastal zone of the Sea of Okhotsk and Avacha Bay // Russian Journal of Marine Biology. 2004. V. 30. P. 121–126].
- Каюкова Г.П., Петров С.М., Успенский Б.В.* Свойства тяжелых нефтей и битумов пермских отложений Татарстана в природных и техногенных процессах // М.: ГЕОС, 2015. 343 с. [Kayukova G.P., Petrov S.M., Uspensky B.V. Properties of Permian Heavy Oils and Bitumens of Tatarstan in Natural and Anthropogenic Processes // Moscow: GEOS Publishers, 2015. 343 p. (in Russian)].
- Леин А.Ю., Иванов М.В.* Биогеохимический цикл метана в океане. Москва: Наука. 2009. 576 с. [Lein A.Yu., Ivanov M.V. Biogeochemical cycle of methane in the ocean. Moscow: Nauka. 2009. 576 p. (in Russian)].
- Миронов О.Г.* Бактериальная трансформация нефтяных углеводородов в прибрежной зоне моря // Морской экологический журнал. 2002. Т. 1. № 1. С. 56–66 [Mironov O.G. Bakterial'naya transformatsiya neftyanykh uglevodorodov v pribrezhnoy zone morya // Morskoy ekologichesky zhurnal. 2002. V. 1. № 1. P. 56–66 (in Russian)].
- Нечай Н.Л., Какижманова А.А., Ермеккалиев Т.С.* Микробиоты-деструкторы углеводородов // Биотехнология: состояние и перспективы развития. 2015. С. 370–372 [Nechai N.L., Kakizhmanova A.A., Ermekkaliev T.S. Mikromitsety-destryuktory uglevodorodov // Biotekhnologiya: sostoyanie i perspektivy razvitiya. 2015. P. 370–372 (in Russian)].
- Пономарева А.Л., Стом Д.И., Толстой М.Ю.* Интенсификация очистки сточной воды от нефтепродуктов с помощью катализаторов типа «Катан» и штаммов биодеструкторов нефти // В мире научных открытий. 2015. № 8–1 (68). С. 327–333 [Ponomareva A.L., Stom D.I., Tolstoy M.Yu. Intensification treatment of wastewater of oil pollution using the catalysts «Katan» and strains of biodegraders oil // In the World of scientific Discoveries. 2015. 8–1 (68). P. 327–333 (in Russian)].
- Розанова Е.П., Борзенков И.А., Тарасов А.Л. и др.* Микробиологические процессы в высокотемпературном нефтяном месторождении // Микробиология. 2001. Т. 70. № 1. С. 118–127 [Rozanova E.P., Borzenkov I.A., Tarasov A.L. et al. Microbiological processes in a high-temperature oil field // Microbiology (Russia). 2001. V. 70. № 1. P. 102–110. <https://doi.org/10.1023/A:1004809308305>].

- Рябцева Н.Д., Никитина В.С., Абдуллин М.И. и др.* Изучение каталитических процессов микробного окисления нефтяных углеводородов // Вестник Башкирского ун-та. 2016. № 2. С. 308–313 [Ryabtseva N.D., Nikitina V.S., Abdullin M.I. et al. The activity of extracellular catalases of yeast culture *Candida lipolytica* // Bulletin of Bashkir University. 2016. № 2. P. 308–313 (in Russian)].
- Семенова Е.М., Ершов А.П., Соколова Д.Ш. и др.* Разнообразие и биотехнологический потенциал нитрат-редуцирующих бактерий из месторождений тяжелой нефти (Россия) // Микробиология. 2020. Т. 89. №6. С. 675–687 [Semenova E.M., Ershov A.P., Sokolova D.Sh. et al. Diversity and biotechnological potential of nitrate-reducing bacteria from heavy-oil reservoirs (Russia) // Microbiology. 2020. V. 89. № 6. P. 675–687].
- Тимергазина И.Ф., Переходова Л.С.* К проблеме биологического окисления нефти и нефтепродуктов углеводородокисляющими микроорганизмами // Нефтегазовая геология. Теория и практика. 2012. Т. 7. № 1. http://www.ngtp.ru/rub/7/16_2012.pdf [Timergazina I.F., Perekhodova L.S. K probleme biologicheskogo okisleniya nefiti i nefteproduktov uglevodorodokislyayushchimi mikroorganizmami // Neftegazovaya geologiya. Teoriya i praktika. 2012. V. 7. № 1. (in Russian)].
- Феоктистова Е.В., Осипенко М.А., Куюкина М.С. и др.* Математическая модель формирования кластеров бактерий в системе вода-бактерии-углеводород // Сборник трудов конференции «Математическое моделирование в естественных науках». Пермь: ПГНИУ, 2015. С. 415–417 [Feoktistova E.V., Osipenko M.A., Kuyukina M.S. et al. Matematicheskaya model' formirovaniya klasterov bakterii v sisteme voda-bakterii-uglevodorod // Sbornik trudov konferentsii «Matematicheskoe modelirovanie v estestvennykh nauках». Perm': PGNIU, 2015. P. 415–417 (in Russian)].
- Цыбульский И.Е., Корпакова И.Г., Белова Л.В. и др.* Характеристика процессов самоочистки морской среды с участием нефтеокисляющих микроорганизмов в районе аварии танкера в Керченском проливе // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. 2010. № 1. С. 78–82 [Tsybul'skiy I.E., Korpakova I.G., Belova L.V. et al. Kharakteristika protsessov samoochishcheniya morskoi sredy s uchastiem nefteokislyayushchikh mikroorganizmov v raione avarii tankera v Kerchenskom prolive // Izvestiya vuzov. Severo-Kavkazskii region. Seriya: Estestvennye nauki. 2010. № 1. P. 78–82 (in Russian)].
- Шакиров Р.Б., Обжиров А.И., Шакирова М.В. и др.* О газогидратах окраинных морей Восточной Азии: закономерности генезиса и распространения (обзор) // Геосистемы переходных зон. 2019. Т.3. №1. С. 65–106 [Shakirov R.B., Obzhirov A.I., Shakirova M.V. et al. About gas hydrates of East Asian marginal seas: patterns of genesis and distribution (review) // Geosistemy perehodnykh zon. 2019. V. 3. № 1. P. 65–106].
- Bian X.-Y., Mbadinga S.M., Liu Y.-F. et al.* Insights into the anaerobic biodegradation pathway of n-alkanes in oil reservoirs by detection of signature metabolites // Scientific Reports. 2015. V. 5. P. 1–12. <https://doi.org/10.1038/srep09801>
- Chanton J., Zhao T., Rosenheim B.E. et al.* Using natural abundance radiocarbon to trace the flux of petrocarbon to the seafloor following the Deepwater Horizon oil spill // Environmental Science and Technology. 2015. V. 49. Iss. 2. P. 847–854. <https://doi.org/10.1021/es5046524>
- Cochrane W.J., Jones P.S., Sanders P.F. et al.* Studies on the thermophilic sulfatereducing bacteria from a souring North Sea oil field // SPE Pap 18368. 1988. P. 301–316. <https://doi.org/10.2118/18368-MS>
- Da Cruz G.F., Vasconcellos S.P., Angolini C. F. et al.* Could petroleum biodegradation be a joint achievement of aerobic and anaerobic microorganisms in deep sea reservoirs? // AMB Express. 2011. V. 1. № 47. P. 1–10. <https://doi.org/10.1186/2191-0855-1-47>
- Dasgupta D., Ghosh R., Sengupta T.K.* Biofilm-mediated enhanced crude oil degradation by newly isolated *Pseudomonas* species // ISRN biotechnology. 2013. V. 2013. P. 1–13. <https://doi.org/10.5402/2013/250749>
- D'Hondt S., Jørgensen B.B., Miller D.J. et al.* Distributions of microbial activities in deep seafloor sediments // Science. 2004. V. 306. Iss. 5705. P. 2216–2221. <https://doi.org/10.1126/science.1101155>
- Ehrlich H.L., Newman D.K., Kappler A.* Ehrlich's Geomicrobiology // Boca Raton: CRC Press. 2015. 649 p.
- Golyshin P.N., Chernikova T.N., Abraham W.R. et al.* Oleiphilaceae fam. nov., to include *Oleiphilus messinensis* gen. nov., sp. nov., a novel marine bacterium that obligately utilizes hydrocarbons // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2002. V. 52. Iss. 3. P. 901–911. <https://doi.org/10.1099/00207713-52-3-901>
- Grassia G.S., Mclean K.M., Glenat P. et al.* A systematic survey for thermophilic fermentative bacteria and archaea in high-temperature petroleum reservoirs // FEMS Microbiology Ecology. 1996. V. 21. Iss. 1. P. 47–58. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1996.tb00332.x>
- Hao R., Lu A., Wang G.* Crude-oil-degrading thermophilic bacterium isolated from an oil field // Canadian Journal of Microbiology. 2004. V. 50. № 3. P. 175–182. <https://doi.org/10.1139/w03-116>
- Hubert C.R.J., Oldenburg T.B.P., Fustic M. et al.* Massive dominance of Epsilonproteobacteria in formation waters from a Canadian oil sands reservoir containing severely biodegraded oil // Environmental Microbiology. 2012. V. 14. Iss. 2. P. 387–404. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02521.x>
- Illias R.M.D., Wei O.S., Idris A.K., Rahman W.A.* Isolation and characterization of halotolerant aerobic bacteria from oil reservoir // Journal Teknologi. 2001. V. 35. P. 1–10. <https://doi.org/10.11113/jt.v35.599>
- Jørgensen B.B., Filday A. J., Pellerin A.* The biogeochemical sulfur cycle of marine sediments // Frontiers in Microbiology. 2019. V. 10. P. 1–27. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00849>
- Kallmeyer J., Pockalny R., Adhikari R.R. et al.* Global distribution of microbial abundance and biomass in subseafloor sediment // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. V. 109. № 40. P. 16213–16216. <https://doi.org/10.1073/pnas.1203849109>
- Kirkpatrick J.B., Walsh E.A., D'Hondt S.* Microbial selection and survival in subseafloor sediment // Frontiers in

- Microbiology. 2019. V. 10. Iss. 10. P. 1–15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00956>
- Kniemeyer O., Musat F., Sievert S.M. et al.* Anaerobic oxidation of short-chain hydrocarbons by marine sulphate — reducing bacteria // *Nature*. 2007. V. 449. P. 898–901. <https://doi.org/10.1038/nature06200>
- Kotlar H.K., Lewin A., Johansen J. et al.* High coverage sequencing of DNA from microorganisms living in an oil reservoir 2.5 kilometres subsurface // *Environmental Microbiology Reports*. 2011. V. 3. Iss. 6. P. 674–681. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2011.00279.x>
- Köster M., Meyer-Reil L.* Characterization of carbon and microbial biomass pools in shallow water coastal sediments of the southern Baltic Sea (Nordrügenschel Bodden) // *Marine Ecology Progress Series*. 2001. V. 214. P. 25–41. <https://doi.org/10.3354/meps214025>
- Kumar A.G., Nivedha Rajan N., Kirubakaran R., Dharani G.* Biodegradation of crude oil using self-immobilized hydrocarbonoclastic deep sea bacterial consortium // *Marine Pollution Bulletin*. 2019. V. 146. P. 741–750. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.07.006>
- Li D., Midgley D.J., Ross J.P. et al.* Microbial biodiversity in a Malaysian oil field and a systematic comparison with oil reservoirs worldwide // *Archives of Microbiology*. 2012. V. 194. Iss. 6. P. 513–523. <https://doi.org/10.1007/s00203-012-0788-z>
- Li H., Yang S.Z., Mu B.Z.* Phylogenetic diversity of the archaeal community in a continental high temperature, water-flooded petroleum reservoir // *Current Microbiology*. 2007. V. 55. Iss. 5. P. 382–388. <https://doi.org/10.1007/s00284-007-9002-y>
- Leu J.Y., McGovern-Traa C.P., Porter A.J. et al.* The same species of sulphate-reducing *Desulfomicrobium* occur in different oil field environments in the North Sea // *Letters in Applied Microbiology*. 1999. V. 29. Iss. 4. P. 246–252. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.1999.00628.x>
- Magot M., Ollivier B., Patel B.K.* Microbiology of petroleum reservoirs // *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2000. № 77. P. 103–116. <https://doi.org/10.1023/A:1002434330514>
- Oliver B., Magot M.* *Petroleum Microbiology* // ASM Press New York. 2005. 365 p.
- Orphan V.J., Boles J.R., Goffredi S.K., et al.* Geochemical influence on community structure and microbial processes in high temperature oil reservoirs // *Geomicrobiology Journal*. 2010. V. 20. Iss. 4. P. 295–311. <https://doi.org/10.1080/01490450303898>
- Pannekens M., Kroll L., Müller H. et al.* Oil reservoirs, an exceptional habitat for microorganisms // *New Biotechnology*. 2019. V. 49. P. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2018.11.006>
- Parkes R.J., Cragg B., Roussel E. et al.* A review of prokaryotic populations and processes in sub-seafloor sediments, including biosphere: geosphere interactions // *Marine Geology*. 2014. V. 352. P. 409–425. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2014.02.009>
- Pineda-Flores G., Lira-Galeana C., Mesta-Howard A.M.* A microbial consortium isolated from a crude oil sample that uses asphaltene as a carbon and energy source // *Biodegradation*. 2004. V. 15 (3). P. 145–151. <https://doi.org/10.1023/b:biod.0000026476.03744.bb>
- Salinas M.B., Fardeau M.L., Thomas P. et al.* *Mahella australiensis* gen. nov., sp. nov., a moderately thermophilic anaerobic bacterium isolated from an Australian oil well // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2004. V. 54. Iss. 6. P. 2169–2173. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.02926-0>
- Tang Y.Q., Li Y., Zhao J.Y. et al.* Microbial communities in long-term, water-flooded petroleum reservoirs with different in situ temperatures in the Huabei Oilfield, China // *PLoS One*. 2012. V. 7. e33535. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033535>
- Vigneron A., Alsop E., Lomans B. et al.* Succession in the petroleum reservoir microbiome through an oil field production lifecycle // *Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*. 2017. № 11. P. 2141–2154. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.78>
- Walsh E. A., Kirkpatrick B., Pockalny R. et al.* Relationship of bacterial richness to organic degradation rate and sediment age in subseafloor sediment // *Applied and Environmental Microbiology*. 2016. V. 82. № 16. P. 4994–4999. <https://doi.org/10.1128/AEM.00809-16>
- Wang L., Tang Y., Wang S. et al.* Isolation and characterization of a novel thermophilic *Bacillus* strain degrading long-chain n-alkanes // *Extremophiles*. 2006. V. 10. P. 347–356. <https://doi.org/10.1007/s00792-006-0505-4>

**THE DISTRIBUTION AND CHARACTERISTIC OF MICROORGANISMS
INVOLVED IN THE DESTRUCTION OF HYDROCARBONS
IN MARINE SEDIMENTS (LITERATURE REVIEW)**

A.I. Eskova^{1,2}, A.L. Ponomareva¹, A.A. Legkodimov¹, R.B. Shakirov¹, A.I. Obzhirov¹

*¹V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute Far Eastern Branch Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, Russia, 690041*

²Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia, 690090

The review is devoted to the biodiversity of microorganisms capable of degrading oil hydrocarbons in sea deep sediments and their relationship with the accompanying microbiota, which includes sulfate-reducing and denitrifying prokaryotes. Particular attention is paid to the biodiversity of hydrocarbon-oxidizing bacteria, in particular thermo- and hyperthermophilic bacteria, in the areas of oil fields. Sulfate-reducing microorganisms are widespread in them. Some of them are capable not only of sulfate reduction, but also of hydrocarbon oxidation. Such microorganisms were generally classified in the Deltaproteobacterium class. The relationship between the number of oil-oxidizing and denitrifying microorganisms is most often presented in areas with a high anthropogenic load and in the coastal zone. Possible mechanisms of anaerobic oxidation of hydrocarbons and the coexistence of aerobic and anaerobic microorganisms in a single community are briefly considered.

Keywords: sediments, oil degradation, sulfate-reducing microorganisms.

Поступила в редакцию 06.07.2020

После доработки 03.07.2021

Принята в печать 27.09.2021