

Udział mikroorganizmów w przebiegu procesów biogeochemicznych w geologicznych środowiskach przypowierzchniowych. Część II – mikroorganizmy beztlenowe

Dorota Wolicka¹



Participation of microorganisms in biogeochemical processes in geological near-surface environment. Part II – Anaerobic microorganisms. Prz. Geol., 58: 1098–1102.

A b s t r a c t. Microorganisms play key roles in the biosphere, particularly in the areas of element biotransformations and biogeochemical cycling, mineral transformations, decomposition, bioweathering, and soil and sediment formation. Direct and indirect physical, chemical and biochemical mechanisms are involved in mineral biotransformation by microbes. The role of anaerobic microorganisms and influence of their activity products on geological environmental condition in the weathering zone of lithosphere is discussed. The most important anaerobic microorganisms are sulphate-reducing bacteria (SRB) and methanogenic Archaea. These groups of microorganisms play significant role in biodegradation of organic matter and participate in formation of different kind of mineral phases e.g. carbonates and metal sulphides.

kind of mineral phases e.g. carbonates and metal sulphides.

Keywords: anaerobic microorganisms, biogeochemical processes, mineral formation

Organizmy żywe podlegają różnorodnym przekształceniom, podczas których bezustannie przepływa przez nie strumień materii i energii.

Rola mikroorganizmów w biosferze polega przede wszystkim na odnawianiu zasobów bądź przywróceniu w środowisku pierwiastków biogennych, będących podstawowym budulcem organizmów żywych, a także utrzymaniu równowagi biochemicznej w biosferze.

Warunki życia mikroorganizmów w środowiskach, gdzie obecny jest tlen, są całkowicie inne niż w środowiskach ubogich w ten pierwiastek lub też pozbawionych go. Mimo to środowiska beztlenowe nie są pozbawione życia, a zachodzące w nich procesy biochemiczne prowadzone są przez wiele wyspecjalizowanych grup mikroorganizmów, do których zaliczane są m.in.: bakterie fotosyntetyzujące, bakterie denitryfikacyjne, bakterie redukujące siarczany i archeony metanogenne. Mikroorganizmy występujące w środowiskach beztlenowych odgrywają ogromną rolę w biogeochemicznym obiegu pierwiastków w przyrodzie, a także w utrzymaniu równowagi w biosferze. W pierwszej pracy z tego cyklu opisano aktywność mikroorganizmów tlenowych w procesach biogeochemicznych, zaś tematem niniejszej części jest scharakteryzowanie procesów przeprowadzanych przez mikroorganizmy beztlenowe.

Udział mikroorganizmów beztlenowych w procesie biodegradacji związków organicznych

W ekosystemach pozbawionych tlenu rozwijają się mikroorganizmy, które energię do procesów metabolicznych otrzymują na drodze oddychania beztlenowego. Wykorzystują one jako akceptor elektronów azotany, siarczany, węglany, żelazo (III) i wiele innych związków. Produktem redukcji azotanów jest azot cząsteczkowy; siarczanów i siarki elementarnej – siarkowodór; CO² i węglanów – kwas octowy lub metan; żelaza (III) – żelazo (II). Przykłady grup mikroorganizmów beztlenowych oraz przeprowadzane przez nie procesy przedstawia tab.1.

Grupą mikroorganizmów odgrywającą znaczącą rolę zarówno w procesach biodegradacji związków organicznych, jak i w procesach mineralotwórczych są **bakterie redukujące siarczany (BRS)**. Są one mikroorganizmami heterotroficznymi i obligatoryjnymi beztlenowcami. Redukują siarczan (VI) do siarczków z jednoczesnym utlenianiem łatwo dostępnych dla nich związków organicznych według reakcji (Hao i in., 1996):



Bakterie redukujące siarczany odgrywają zasadniczą rolę w biodegradacji materii organicznej we wszystkich beztlenowych środowiskach bogatych w siarczany i związki organiczne. W środowisku źródłem jonów siarczanowych, z którego korzystają BRS, są łatwo rozpuszczalne siarczany, np. Na₂SO₄, ale również trudno rozpuszczalne, takie jak hanebachit (CaSO₄), jarosyt (KFe₃[OH]₆(SO₄)₂), anglezyt (PbSO₄), baryt (BaSO₄) (Karnachuk i in., 2002) czy też gips (CaSO₄·2H₂O) (Wolicka, 2006). Siarczany występujące w środowisku beztlenowym mogą być wykorzystywane co najmniej w dwóch procesach – asymilacyjnej i dysymilacyjnej redukcji siarczanów. Asymilacyjna redukcja siarczanów pozwala na stosowanie SO₄²⁻ jako źródła siarki niezbędnej do syntezy np. aminokwasów (metionina, cysteina), witamin (biotyna, tiamina, kwas liponowy) i koenzymów (Rehm, 1988). Siarczan (VI) jest redukowany do S²⁻, a następnie anion ten jest przyłączany do seryny, w wyniku czego powstaje L-cysteina. Odminnym procesem, jakiemu podlegają jony siarczanowe w środowisku, jest dysymilacyjna redukcja siarczanów, którą określa się też mianem oddychania siarczanowego. W wyniku redukcji siarczanu (VI) jako produkt reakcji powstaje H₂S:



Bakterie redukujące siarczany są szeroko rozpowszechnione w przyrodzie. Można je spotkać w glebie, wodach

¹Uniwersytet Warszawski, Wydział Geologii, Instytut Geochemii, Mineralogii i Petrologii, Zakład Mineralogii, ul. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa; d.wolicka@uw.edu.pl

słodkich i morskich, w mułach i osadach dennych zbiorników wodnych, źle przewietrzanych glebach, gorących źródłach, na powierzchni korodującej stali. Jednak najbardziej charakterystycznymi środowiskami dla tej grupy mikroorganizmów są osady morskie, pola naftowe, zbiorniki ropy naftowej oraz środowiska antropogeniczne skażone produktami ropopochodnymi (Wolicka & Borkowski, 2007; Wolicka, 2008a, 2009). BRS obecne są również w środowiskach ekstremalnych warunków fizykochemicznych, np. w słonych jeziorach czy lądolodach (w temp. poniżej 5°C). Bakterie redukujące siarczany to bardzo zróżnicowana grupa bakterii. Obejmuje ona typy glebowe i wodne, psychrofilne, mezo- i termofilne, halofilne i barofilne (Postgate, 1984).

Szacuje się, że w przybrzeżnych osadach morskich BRS uczestniczą w rozkładzie ponad 50% docierającej do nich materii organicznej (Jorgensen, 1982; Parkes i in., 1989). Ze względu na brak zdolności do syntezy enzymów hydrolitycznych włączają się one w beztlenową biodegradację materii organicznej na poziomie małowcząsteczkowych związków organicznych, takich jak: kwasy organiczne (np. octowy, propionowy, mrówkowy), alkohole (np. etanol, propanol, butanol) i inne (Fauque i in., 1991). Najprawdopodobniej to właśnie jest powodem tworzenia się w środowisku miniobiegów siarki, tzw. sulfuretum, będących układami bakterii pozostających we wzajemnej ścisłej zależności nie tylko przestrzennej, ale i metabolicznej. W układach tych produkt działalności jednej grupy bakterii stanowi substrat dla następnej. Można przyjąć, że sulfuretum występuje we wszystkich środowiskach beztlenowych, gdzie stwierdza się konkurencję międzygatunkową dotyczącą np. związków organicznych. Szczególnie widoczne jest to w środowiskach beztlenowych. Współzawodnictwo różnych grup bakterii w obecności siarczanów przebiega na różnych poziomach procesu biodegradacji (Colleran i in., 1995). Schemat beztlenowej biodegradacji materii organicznej obejmujący potencjalne interakcje między różnymi grupami mikroorganizmów przedstawiono na ryc. 1.

Jak wspomniano wcześniej, bakterie redukujące siarczany spotykane są w ropie naftowej i wodach złożowych. Stanowią one grupę organizmów najczęściej izolowanych z tych ośrodków w celach badawczych. W dostępnej literaturze jak dotąd jest niewiele prac dotyczących izolacji mikroorganizmów z tego typu środowisk na terenie Polski (Wolicka, 2008; Wolicka i in., 2009). Z pobranych na obszarze Polski próbek ropy naftowej i wód złożowych wyizolowano zespoły beztlenowych mikroorganizmów zdolnych do biodegradacji ropy i produktów ropopochod-

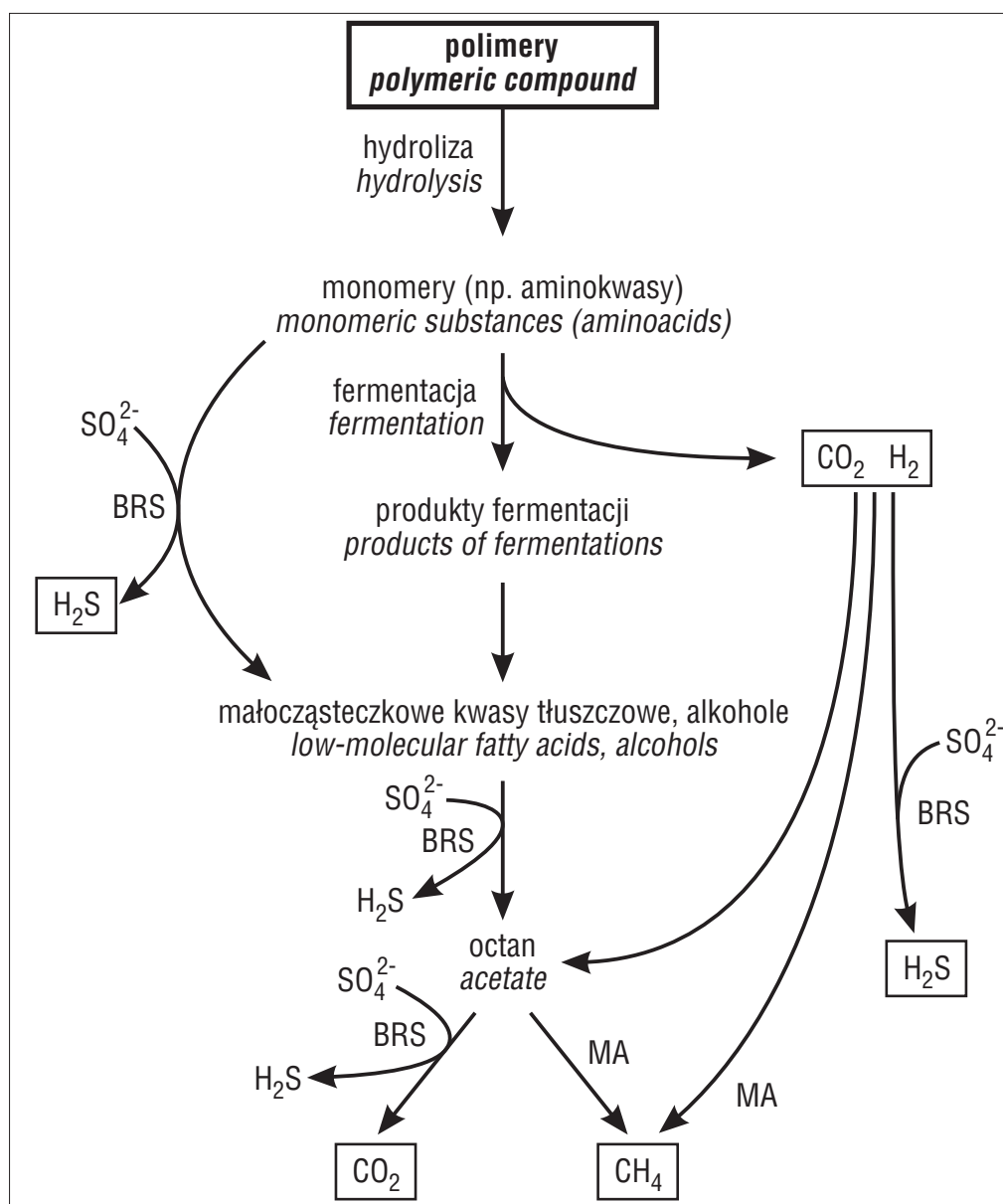
nych. W celu identyfikacji zastosowano metody biologii molekularnej. Na podstawie uzyskanych wyników stwierdzono, że w hodowlach występują BRS z rodzajów *Desulfovibrio*, *Desulfohalobium*, *Desulfuromonas*, *Desulfonatronospira* i *Desulfomicrobium*. Fragmenty sekwencjonowanego genu, który został wykryty, wykazują ponadto podobieństwo do analogicznych fragmentów genomu takich bakterii jak: *Bacillus* sp., *Pseudomonas* sp., *Thioalkalivibrio* sp., *Ralstonia* sp., *Shewanella* sp. czy *Methanococcus* sp. (Wolicka i in., 2009).

Kolejną grupą mikroorganizmów, mającą kluczowe znaczenie w procesach geochemicznych zachodzących w warunkach beztlenowych, są **archeony metanogenne (AM)**, dawniej zwane bakteriami metanogennymi lub archebakteriami. Podobnie jak BRS, uczestniczą one w ostatnim etapie rozkładu materii organicznej, zachodzącym w warunkach charakteryzujących się bardzo niskim potencjałem utleniająco-redukcyjnym. Z archeonami metanogennymi związany jest proces zwany metanogenezą, czyli powstawanie biogenicznego metanu. Jest to pewnego rodzaju oddychanie beztlenowe, charakteryzujące się niewielką wydajnością energetyczną. Sposób pozyskiwania energii z wytworzeniem biogenicznego metanu jest procesem przeprowadzanym wyłącznie przez archeony metanogenne i nie występuje u żadnej innej grupy mikroorganizmów. Źródłem biogenicznego metanu w przyrodzie są środowiska, w których dochodzi do powstawania warunków całkowicie beztlenowych. Przykładem mogą być niektóre osady denne, pola ryżowe, bagna, piaszczyste tereny nadmorskie, tundra, ale także żwacze zwierząt przeżuwających. We wszystkich tych środowiskach panują stale bądź okresowo warunki beztlenowe, będące czynnikiem koniecznym do rozwoju archeonów metanogennych odpowiedzialnych za procesy metanogenezy.

Omawiana grupa archeonów nie jest jednorodna fizjologicznie. Niektóre z AM zdolne są do wiązania azotu atmosferycznego, np. *Methanosarcina mazei* (Ehlers i in., 2002), *Methanococcus thermolithotrophicus* (Souillard & Sibold, 1989). Wiele archeonów metanogennych posiada zdolność wiązania dwutlenku węgla, jak również wykorzystywania związków małowcząsteczkowych, np. metanolu, mrówczanu czy octanu, jako jedyne źródła węgla do syntezy związków organicznych. Większość AM wykorzystuje wodór jako donor, a dwutlenek węgla jako akceptor elektronów, co w efekcie prowadzi do tworzenia metanu. Znane są również archeony metanogenne zdolne do wytwarzania siarkowodoru w procesie redukcji siarki (Mikesell & Boyd, 1990).

Tab. 1. Przykłady mikroorganizmów beztlenowych i przeprowadzanych przez nie procesów (wg Madigan & Martinko, 2006)
Table 1. Examples of anaerobic microorganisms and their activity (after Madigan & Martinko, 2006)

Grupa bakterii Group of bacteria	Gatunki reprezentatywne Representative species	Akceptor elektronów Electron acceptors	Produkt redukcji Product of reduction
Denitryfikacyjne Denitrificators	<i>Pseudomonas denitryficans</i>	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻ , NO, N ₂ O, N ₂
Redukujące siarczany Sulphate reducing bacteria	<i>Desulfovibrio desulfuricans</i>	SO ₄ ²⁻	S ²⁻
Redukujące siarkę Sulphur reducing bacteria	<i>Desulfuromonas acetoxidans</i>	S ⁰	S ²⁻
Acetogenne Acetogenic bacteria	<i>Acetobacteriu woodii</i>	CO ₂ , HCO ₃ ⁻	CH ₃ COOH
Archeony metanogenne Methanogenic archaeons	<i>Methanosarcina barkei</i>	CO ₂ , HCO ₃ ⁻	CH ₄
Żelazowe Iron reducing bacteria	<i>Alteromonas putrefaciens</i>	Fe ³⁺	Fe ²⁺



Ryc. 1. Biodegradacja materii organicznej w warunkach beztlenowych. BRS – bakterie redukujące siarczany, AM – archeony metanogenne (na podstawie Kalyuzhnyi i in., 1998)

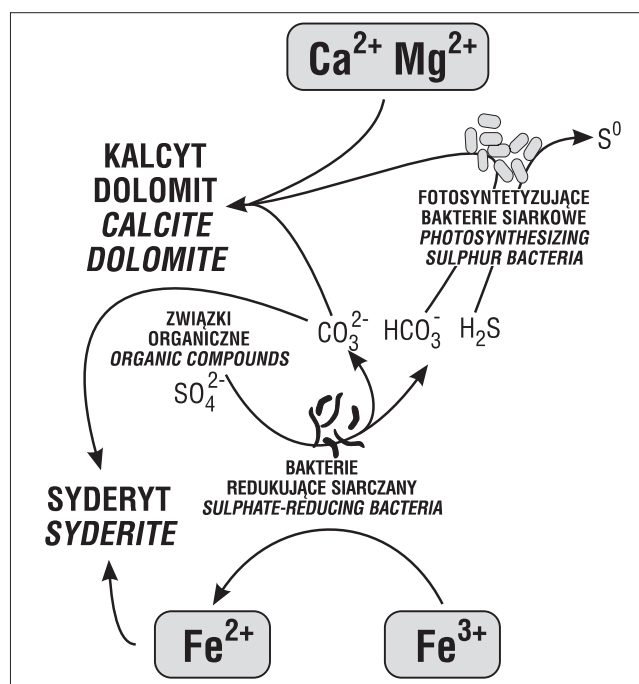
Fig. 1. Biodegradation of organic matter under anaerobic condition. BRS – sulphate-reducing bacteria, AM – methanogenic archaea (based on Kalyuzhnyi et al., 1998)

Zdecydowana większość AM to organizmy mezofilne, jednak znajdują się wśród nich również gatunki ekstremofilne. Przykładem takiego gatunku jest *Methanopyrus kandleri*, który potrafi egzystować w temp. 110°C (Kurr i in., 1991) oraz *Methanococcus vulcanicus* (Jeanthon i in., 1999).

Archeony metanogenne są mikroorganizmami bardzo wrażliwymi nawet na niewielkie, sięgające rzędu kilku ppm, stężenie tlenu (Elias i in., 1999). Środowiska, w których występują AM muszą spełniać dwa warunki – być beztlenowe i nie zawierać siarczanów. Wiąże się to z konkurencją, jaką z archeonami metanogennymi prowadzą bakterie redukując siarczany. BRS wykorzystują siarczany jako ostateczny akceptor elektronów w procesie oddychania beztlenowego, które jest procesem korzystniejszym energetycznie od metanogenezy. Efektem działalności BRS jest wykorzystanie dostępnych w środowisku donorów elektronów i hamowanie aktywności AM.

Istnieje jednak proces, w którym obie grupy mogą współistnieć, wykorzystując produkty własnej działalności metabolicznej – jest nim tzw. beztlenowe utlenianie metanu (AOM – *anoxic oxidation of methane*). Proces ten badano przede wszystkim w środowiskach osadów morskich, gdzie dochodzi do współistnienia organizmów AM i BRS. Istnieją dowody na to, że proces AOM jest przeprowadzany przez tzw. konsorcja mikrobiologiczne. Są to zespoły mikroorganizmów żyjących w syntrofii, która jest zjawiskiem często stwierdzanym, m.in. pomiędzy grupami związanymi z obiegiem siarki (Overmann & Schubert, 2002). Dowody wskazują na kilka rodzajów mikroorganizmów klasyfikowanych jako Archea, mających zdolność utleniania metanu bez syntroficznego partnera według reakcji:





Ryc. 2. Udział różnych grup mikroorganizmów w tworzeniu węglanów

Fig. 2. Participation of different group of microorganisms in carbonate formation

Obszary morskie, w których stwierdzono występowanie procesów AOM, to przede wszystkim obszary położone wzdłuż szelfu kontynentalnego, na których występują zmiany zawartości SO_4^{2-} i CH_4 (SMT – *sulfate-methane transition*). Jest to strefa, w której dochodzi do wzrostu zasadowości środowiska, co może być spowodowane dość dużą zawartością węglanów lub też różnicą w składzie izotopowym węgla nieorganicznego (DIC – *dissolved inorganic carbon*). Uważa się, że rozkład izotopowy węgla w tym środowisku jest w znacznym stopniu spowodowany procesem metanogenezy:



Udział mikroorganizmów beztlenowych w wybranych procesach mineralotwórczych

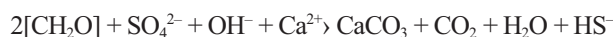
Oprócz zdolności metabolizowania różnorodnych związków organicznych wiele grup mikroorganizmów beztlenowych bierze udział w procesach powstawania minerałów. Udział mikroorganizmów może odbywać się w sposób pośredni, poprzez zmianę pH środowiska i stwarzanie w ten sposób optymalnych warunków do tworzenia się określonych faz mineralnych, lub też bezpośredni, gdy różne fazy mineralne powstają jako produkt procesów metabolicznych.

Przykładowo, mieszane populacje bakterii redukujących siarczany posiadają zdolność do wytrącania wielu różnych minerałów – **węglanów**, takich jak kalcyt, dolomit i syderyt (Perry & Taylor, 2006; Wolicka & Borkowski, 2010), fosforanów, np. apatytu (Wolicka & Kowalski, 2006), siarki elementarnej (Wolicka & Kowalski, 2006) czy siarczków (Labrenz i in., 2000).

Powstawanie dolomitu, kalcytu czy aragonitu w środowiskach typowych dla BRS i warunkach sprzyjających redukcji siarczanych spotykane jest przede wszystkim w

beztlenowych wysokozasolonych lagunach (Warthman i in., 2000), w osadach gipsów i anhydrytów (Peckmann i in., 1999), jak również w wysokozasolonych, bogatych w siarczany naturalnych jeziorach (Wright, 2000).

Węglany tworzą się podczas wielu procesów biologicznych, m.in. podczas fotosyntezy, zarówno w przypadku sinic, jak i bakterii fotosyntetyzujących oraz w procesie redukcji siarczanych (Dupraz & Visscher, 2005). Powstawanie CaCO_3 zależy od stężenia jonów CO_2 i Ca^{2+} w środowisku. Bakterie redukujące siarczany indukują powstawanie węglanów poprzez produkcję CO_2 w wyniku biodegradacji materii organicznej zgodnie z reakcją:



Podczas szlaku metabolicznego bakterie redukujące siarczany produkują dwutlenek węgla pochodzący z utleniania związków organicznych oraz siarkowodoru i/lub siarkę elementarną, będące produktem redukcji siarczanych (Wolicka i in., 2010). Ważnym czynnikiem wpływającym na proces wytrącania minerałów węglanowych jest istnienie zewnątrzkomórkowych związków polimerowych (EPS – *extracellular polymeric substances*), produkowanych przez niektóre mikroorganizmy. EPS są zbudowane przede wszystkim z polisacharydów i aminokwasów, i najprawdopodobniej mogą odpowiadać za akumulowanie wolnych jonów metali. Ponadto wiele BRS zdolnych jest do wytwarzania własnych EPS, dzięki czemu kontrolują wytrącanie węglanu wapnia (Braissant i in., 2007). Udział różnych grup mikroorganizmów w tworzeniu węglanów przedstawia ryc. 2.

Nie tylko bakterie redukujące siarczany przyczyniają się do powstawania minerałów węglanowych. Zasadniczą rolę odgrywać też może beztlenowe utlenianie metanu. Zjawisko to może być bardzo istotnym elementem obiegu węgla, gdyż odgrywa znaczącą rolę w procesie, w którym globalna produkcja metanu jest przekształcana do dwutlenku węgla. Ponadto proces ten może być kluczowy w powstawaniu minerałów węglanowych (Moore i in., 2004). To właśnie poprzez regulację stężenia dwutlenku węgla, jonów węglanowych i odczynu pH środowiska procesy AOM i metanogenezy istotnie wpływają na tworzenie się dolomitu w osadach morskich bogatych w związki organiczne. Powstawanie dolomitu pochodzenia organicznego jest także ściśle powiązane z procesami redukcji siarczanych, utleniania metanu i metanogenezy. Proces powstawania dolomitu jest kontrolowany przez aktywność jonów węglanowych, a także Ca^{2+} i Mg^{2+} w roztworze (Moore i in. 2004).

Warunki beztlenowe sprzyjają powstawaniu biogenicznych **siarczków metali**, o ile w środowisku znajdują się związki organiczne wykorzystywane przez heterotroficzne mikroorganizmy beztlenowe. W środowiskach, w których występują znaczne ilości siarczanych podczas dysymilacyjnej redukcji siarczanych mogą powstawać wtórne siarczki, głównie żelaza: piryty, markasyt, oraz innych metali, np.: galena (PbS), sfaleryt (ZnS), chalkopiryty (CuFeS_2), chalkozyn (Cu_2S), kowelin (CuS), cynober (HgS), realgar (AsS) i wiele innych. Panuje pogląd, iż cechą odróżniającą siarczki żelaza pochodzenia biogenicznego od tych o pochodzeniu abiotycznym jest między innymi forma wytrącających się minerałów (Gould i in., 1997). Zwykle uważa się, że biogeniczny piryty przyjmuje podczas wytrącania kształt frambo-

idealny, a siarczki pochodzenia chemicznego przyjmują bardziej uporządkowaną strukturę wewnętrzną. Jednak sam kształt powstających minerałów jest argumentem dyskusyjnym i nie może być jedynym kryterium odróżniającym obie fazy mineralne pod względem genezy (Gould i in., 1997).

Podsumowanie

Na podstawie przedstawionych powyżej faktów można z całą pewnością stwierdzić, że udział mikroorganizmów beztlenowych w procesach biochemicznych zachodzących w przypowierzchniowych warstwach litosfery jest znaczny. Z biogeochemicznego punktu widzenia to właśnie mikroorganizmy beztlenowe, takie jak bakterie redukujące siarczany i archeony metanogenne, odgrywają kluczową rolę w metabolizowaniu różnorodnej materii organicznej na końcowym etapie mineralizacji, a także w biogeochemicznym obiegu pierwiastków takich jak np. C, S, O. Ponadto BRS uczestniczą w wielu procesach biogeochemicznego wytrącania minerałów – np. węglanów (syderyt, kalcyt, aragonit), siarczków (piryt, markasyt), fosforanów (apatyt) oraz siarki elementarnej. Wiedza dotycząca tych zagadnień jest jednak dość szczątkowa, szczególnie w odniesieniu do środowisk beztlenowych. Z tego powodu istnieje konieczność uzupełnienia jej poprzez prowadzenie interdyscyplinarnych badań przyrodniczych, stojących na pograniczu mikrobiologii, geochemii, mineralogii, hydrogeologii.

Literatura

- BRAISSANT O., DECHO A.W., DUPRAZ C., GLUNK C., PRZEKOP K.M. & VISSCHER P.T., 2007 – Exopolymeric substances of sulfate reducing bacteria: Interactions with calcium at alkaline pH and implication for formation of carbonate minerals. *Geobiology*, 5: 401–411.
- COLLERAN E., FINNEGAN S. & LENS P. 1995 – Anaerobic treatment of sulphate-containing waste streams. *Antonie van Leeuwenhoek*, 67: 29–46.
- DUPRAZ C. & VISSCHER P. 2005 – Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats. *Trends in Microbiol.*, 13: 429–438.
- EHLERS C., GRABBE R., VEIT K. & SCHMITZ R.A. 2002 – Characterization of GlnK1 from *Methanosarcina mazei* Strain Gδ1: Complementation of an *Escherichia coli* glnK Mutant Strain by GlnK1. *Journ. of Bacteriol.*, 4: 1028–1040.
- ELIAS D.A., KRUMHOLZ L.R., TANNER R.S. & SUFLITA J.M. 1999 – Estimation of methanogen biomass by quantitation of coenzyme M. *Appl. Environ. Microbiol.*, 12: 5541–5545.
- FAUQUE G., LEGALL J. & BARTON L.L. 1991 – Sulfate-reducing and sulfur reducing bacteria. Variations in autotrophic life. Eds Shively J.M. & Barton L.L. Academic Press Ltd.
- GOULD W.D., FRANCIS M., BLOWES D.W. & KROUSE H.R. 1997 – Biomineralization: Microbiological formation of sulfide minerals. *Biological-Mineralogical Interactions*, 25: 169–186.
- HAO O.J., CHEN J.M., HUANG L. & BUGLASS R.L. 1996 – Sulfate-reducing bacteria. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 26: 155–187.
- JEANTHON C., L'HARIDON S., REYSENBACH A.L., CORRE E., VERNET M., MESSNER P., SLEYTR U.B. & PRIEUR D. 1999 – *Methanococcus vulcanicus* sp. nov., a novel hyperthermophilic methanogen isolated from East Pacific Rise, and identification of *Methanococcus* sp. DSM 4213T as *Methanococcus fervens* sp. nov. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 49: 583–589.
- JORGENSEN B.B. 1982 – Mineralization of organic matter in the sea bed – the role of sulphate reduction. *Nature*, 296: 643–645.
- KALYUZHNYI S., FEDOROVICH V., LENS P., POL L.H. & LETTINGA G. 1998 – Mathematical modelling as a tool to study population dynamics between sulfate reducing and methanogenic bacteria. *Biodegradation*, 9: 1572–9729.
- KARNACHUK O.V., KUROCHKINA S.Y. & TUOVINEN O.H. 2002 – Growth of sulfate-reducing bacteria with solid-phase electron acceptors. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 58: 482–486.
- KURR M., HUBER R., KOSNIG H., JANNASCH H.W., FRICKE H., TRINCONE A., KRISTJANSSON J.K. & STETTER K.O. 1991 – *Methanopyrus kandleri*, gen. et sp. nov. represents a novel group of hyperthermophilic methanogens, growing at 110 °C. *Arch. Microbiol.*, 156: 239–247.
- LABRENZ M., DRUCHEL G.K., THOMSEN-EBERT T., GILBERT B., WELCH S.A., KEMMER K.M., LOGAN G.A., SUMMONS R.E., DE STASIO G., BOND P.L., LAI B., KELLY D.S. & BANFIELD J.F. 2000 – Formation of sphalerite (ZnS) deposit in natural biofilms of sulfate-reducing bacteria. *Science*, 1744–1747.
- MADIGAN M.T. & MARTINKO J.M. 2006 – *Biology of microorganisms*. Pearson Inc.
- MIKESELL M.D. & BOYD S.A. 1990 – Dechlorination of chloroform by *Methanosarcina* strains. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56: 1198–1201.
- MOORE T.S., MURRAY R.W., KURTZ A.C. & SCHRAG D.P. 2004 – Anaerobic methane oxidation and the formation of dolomite. *Earth and Planetary Science Letters*, 229: 141–154.
- OVERMANN J. & SCHUBERT K. 2002 – Phototrophic consortia: model systems for symbiotic interrelations between prokaryotes. *Arch. Microbiol.*, 177: 201–208.
- PARKES R. J., GIBSON R., MUELLER-HARVEY, BUCKINGHAM W. J. & HERBERT A. 1989 – Determination of the substrates for sulphate-reducing bacteria within marine and estuarine sediments with different rates of sulphate reduction, *Journ. of Gen. Microbiol.*, 135: 175–187.
- PECKMANN J., THIEL V., MICHAELIS W., CLARI P., GAILLARD C., MARTIRE L. & REITNER J. 1999 – Cold seep deposits of Beauvoisin (Oxfordian; southeastern France) and Marmorito (Miocene; northern Italy): microbially induced, authigenic carbonates. *Int. Journ. Earth Sciences*, 88: 60–75.
- PERRY C.T. & TAYLOR K.G. 2006 – Inhibition of dissolution within shallow water carbonate sediments: impacts of terrigenous sediment input on syn-depositional carbonate diagenesis. *Sedimentology*, 53: 495–513.
- POSTGATE J.R. 1984 – *The sulphate reducing bacteria*. Cambridge University Press.
- REHM H. J. 1988 – Microbial production of glycerol and other polyols. In: Rehm HJ, Reed RH (eds) *Biotechnology*, 6: 51–69.
- SOUILLARD N. & SIBOLD L. 1989 – Primary structure, functional organization and expression of nitrogenase structural genes of the thermophilic archaeobacterium *Methanococcus thermolithotrophicus*. *Mol. Microbiol.*, 3: 541–551.
- WARTHMAN R., VAN LITH Y., VASCONCELOS C., MCKENZIE J.A. & KARPOFF A.M. 2000 – Bacterially induced dolomite precipitation in anoxic culture experiments. *Geology*, 28: 1091–1094.
- WOLICKA D. 2006 – Biotransformation of phosphogypsum in cultures of bacteria selected from petroleum [In:] *Proceedings of the International Conference Protection and Restoration of the Environmental VIII Chania*. s. 217–218.
- WOLICKA D. 2008 – Biodegradation of BTEX by sulphate reducing bacteria isolated from oil fields, 4th European Bioremediation Conference, Chania. s. 44.
- WOLICKA D. 2008a – Bioremediacja jako naturalna metoda likwidacji zanieczyszczeń na terenach eksploatacji ropy naftowej, Instytut Nafty i Gazu, *Prac. Inst. Nafty i Gazu*, 150: 675–680.
- WOLICKA D. 2009 – Application of sulphate reducing bacteria in bioremediation of soli polluted by petroleum products. *IMOG 24th International Meeting on Organic geochemistry*, Bremen. s. 191.
- WOLICKA D. & BORKOWSKI A. 2007 – The geomicrobiological role of sulphate-reducing bacteria in environments contaminated by petroleum products. *Geomicrobiol. Journ.*, 24: 1–9.
- WOLICKA D. & BORKOWSKI A. 2010 – Biogeochemistry of CaCO₃ precipitation under sulphate-reduction conditions [In:] *Advances in Stromatolite Geobiology; Series Lecture Notes in Earth Sciences*, 131.
- WOLICKA D., BORKOWSKI A., BORSUK P. & KOWALCZYK P. 2009 – Identification of sulphate reducing bacteria isolated from crude oil. *IMOG 24th International Meeting on Organic Geochemistry*, Bremen. s. 493.
- WOLICKA D., BORKOWSKI A. & DOBRZYŃSKI D. 2010 – Interactions between microorganisms, crude oil and formation waters. *Geomicrobiol. Journ.*, 27: 43–52.
- WOLICKA D., GÓJSKA A. & BORKOWSKI A. 2009 – Rola mikroorganizmów w procesie cementacji skał klastycznych. *Konferencja „Ropa i gaz a skały klastyczne Polski”*, Czarna. s. 61.
- WOLICKA D. & KOWALSKI W. 2006 – Biotransformation of phosphogypsum in petroleum-refining wastewaters. *Polish Journ. Environ. Stud.* 15: 355–360.
- WOLICKA D., SUSZEK A., BORKOWSKI A. & BIELECKA A. 2009 – Application of aerobic microorganisms in bioremediation in situ of soil contaminated by petroleum products. *Bioresource Technology*, 100: 3221–3227.
- WRIGHT D.T. 2000 – Benthic microbial communities and dolomite formation in marine and lacustrine environments – a new dolomite model. [In:] Glenn C.R., Lucas J. & Prevot L. (eds.). *Marine Authigenesis from Global to microbial SEPM Spec Publ.*, 66: 7–20.

Praca wpłynęła do redakcji 12.02.2010 r.
Po recenzji akceptowano do druku 22.03.2010 r.