



УДК 579.26:579.69:574.42:502.55

СООБЩЕСТВА АЭРОБНЫХ БАКТЕРИЙ-ДЕСТРУКТОРОВ ДДТ КАК РЕЗУЛЬТАТ ЕСТЕСТВЕННОЙ И ИСКУССТВЕННОЙ СЕЛЕКЦИИ

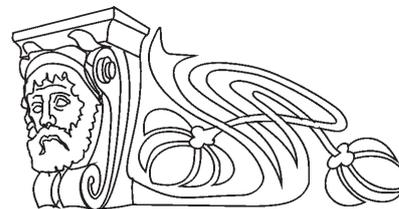
Д. О. Егорова^{1,2}, В. В. Фарофонова^{2,3},
Д. Н. Андреев², С. А. Бузмаков², В. А. Демаков^{1,2}

¹Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь

E-mail: daryao@rambler.ru

²Пермский государственный национальный исследовательский университет

³Пушкинский государственный естественно-научный институт



На протяжении 40 лет почвенная микрофлора ООПТ «Осинская лесная дача» (Пермский край) подвергалась воздействию высоких концентраций ДДТ. Почвы кварталов 11 и 32 были отобраны и использованы в процессе искусственной селекции аэробных бактериальных сообществ, способных разлагать ДДТ. Селекция в лабораторных условиях проводилась в 4 этапа. В результате были зафиксированы сукцессионные изменения, сопровождавшиеся сокращением количества и разнообразия морфотипов бактериальных штаммов в микробных сообществах. Анализ по 16S рРНК показал наличие представителей родов *Bosea*, *Chryseobacterium*, *Cupriavidus*, *Kocuria*, *Mesorhizobium*, *Sphingobium*, *Terrabacter*. Полученные в результате селекции сообщества эффективно разлагают ДДТ – 89–100% за 10 месяцев при начальной концентрации поллютанта – 160 мг/л.

Ключевые слова: ДДТ, аэробные бактерии, деструкция, селекция.

Community of the Aerobic Bacteria-destroyers of DDT as a Result of Natural and Artificial Selection

D. O. Egorova, V. V. Farofonova, D. N. Andreev,
S. A. Buzmakov, V. A. Demakov

For 40 years the soil microflora of the Landscape Reserve «Osinsk Forest Summer House» (Perm region, Russia) was exposed to high concentrations of DDT. Soil from the blocks 11 and 32 were selected and used in the process of artificial selection of aerobic bacterial communities capable of degrading DDT. Selection was carried out in the laboratory in four stages. As a result, successional changes were recorded, accompanied by reduction in the number and diversity of morphological types of bacterial strains in microbial communities. Analysis of 16S rRNA showed the presence of representatives of the genera *Bosea*, *Chryseobacterium*, *Cupriavidus*, *Kocuria*, *Mesorhizobium*, *Sphingobium*, *Terrabacter*. Communities, developed due to selection, were able to effectively degrade DDT – 89–100% over 10 months at an initial concentration of pollutant – 160 mg/l.

Key words: DDT, aerobic bacteria, degradation, selection.

DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-1-79-86

Введение

Дихлордифенилтрихлорэтан (ДДТ) – хлорорганический инсектицид широкого спектра действия. Во второй половине XX в. широко применялся по всему миру в сельском хозяйстве для защиты растений от паразитов, а также для

уничтожения насекомых–переносчиков заболеваний человека и животных. Активное использование привело к повсеместному загрязнению почв, а также других элементов экосистем [1–6]. В 2001 г. согласно решению Стокгольмской конвенции ДДТ включен в перечень стойких органических загрязнителей – соединений, особо опасных для окружающей среды и здоровья человека, список «В» [7]. Таким образом, его производство и применение разрешено на данный момент только в Индии и Китае в целях борьбы с малярией. Во всех остальных странах ДДТ должен быть уничтожен, как в местах складирования, так и в окружающей среде.

ДДТ – химически стабильное соединение, устойчивое к действию кислот, щелочей и высоких температур, плохо растворимое в воде, но хорошо растворимое в органических растворителях (липидах). В связи с этим процесс разложения ДДТ в естественных условиях под действием абиотических факторов протекает медленно и неэффективно. Так, известно что период полураспада ДДТ составляет 10–15 лет [7]. Учитывая уровень загрязненности, процесс очистки может затянуться на несколько десятилетий.

Одним из эффективных способов очистки природных сред от инсектицидов является биоремедиация с применением бактериальных штаммов [8]. Анализ литературы показывает, что микроорганизмы разрушают ДДТ как в анаэробных, так и в аэробных условиях [8–10]. Однако минерализация, то есть полное разложение до соединений, неопасных для окружающей среды, возможна только в аэробных условиях. Описано несколько бактериальных штаммов родов *Alcaligenes*, *Pseudomonas* и *Terrabacter*, осуществляющих трансформацию ДДТ до 4-хлорбензойной кислоты (4-ХБК) [8]. 4-ХБК является хлорорганическим соединением 4-го класса опасности. Таким образом, при аэробной трансформации ДДТ образуются соединения менее опасные для человека и животных.



Известно, что при длительном загрязнении почв химическими соединениями в микробиоценозе протекает естественная селекция, направленная на преимущественное развитие бактериальных штаммов, обладающих способностью разлагать вещество-загрязнитель. Так, в почвах, длительно загрязненных хлорорганическими отходами химических производств, значительную долю в микробиоценозе составляют штаммы-деструкторы ароматических поллютантов и их хлорированных производных [11–14]. Длительное загрязнение почвы хлорсодержащими пестицидами ведет к формированию микрофлоры, устойчивой к их воздействию, а также способной к частичной или полной трансформации пестицида [15–17].

Цель настоящего исследования – изучить возможность получения бактериального сообщества, эффективно утилизирующего ДДТ в аэробных условиях, в результате сочетания естественной и искусственной селекции.

Условия эксперимента

В работе использовали аналитически чистые химические реактивы, ДДТ (>98%) фирмы Sigma-Aldrich (Steinheim, Germany). Культивирование осуществляли с использованием среды К1, состава (г/л): $K_2HPO_4 \cdot 3H_2O$ – 3.2, $NaH_2PO_4 \cdot 2H_2O$ – 0.4, $(NH_4)_2SO_4$ – 0.5, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0.15, $Ca(NO_3)_2$ – 0.01; и среды LB, состава (г/л): триптон – 10, дрожжевой экстракт – 5, NaCl – 10 [18, 19], для получения

плотных питательных сред вносили агар-агар до конечной концентрации 1.5%.

Образцы почв отбирали с территории ООПТ «Осинская лесная дача» (Пермский край, Россия), обработанной в 1968–1970 гг. инсектицидными препаратами, содержащими ДДТ и гексахлороциклопексан. Пробоотбор производили в квартале 32 – образец 1 и 2, и в квартале 11 – образец 3 и 31 в соответствии с государственной нормативной документацией [20–22]. Все образцы почв отбирали по методу «конверта» с соблюдением правил асептики. Для дальнейшего анализа брали усредненную пробу.

Эксперимент по искусственной селекции проводили согласно следующей схеме (рис. 1). 10 г почвенного образца помещали в колбу Эрленмейера объемом 250 мл, содержащую 95 мл среды К1 и 0,1 г/л ДДТ (первая стадия искусственной селекции). Колбы выдерживали в термостате (ТС-1/80 СПУ, Россия) при +28°C. Последующие три стадии селекции проводили также в колбах Эрленмейера объемом 250 мл, содержащих 95 мл среды К1 и 0,1 г/л ДДТ, с последовательным переносом по 5 мл культуры и аэрированием на термостатируемой круговой качалке (Environmental Shaker-Incubator ES 20/60, «BioSan», Латвия) при 120 об/мин и +28°C. В результате были получены 4 микробных сообщества с 3-й стадии селекции (обозначены как НК2-№ образца) и 4 микробных сообщества с 4-й стадии селекции (обозначены как НК3-№ образца) (см. рис. 1).



Рис. 1. Схема эксперимента по искусственной селекции аэробных бактериальных сообществ-деструкторов ДДТ

Для изучения микробного состава сообществ проводили выделение чистых культур методом посева на плотную питательную среду LB. Морфологию колоний изолированных штаммов описывали согласно классическим рекомендациям [23]. Все полученные культуры

распределяли по морфотипам, каждому морфотипу присваивали порядковый номер.

Разнообразие выделенных штаммов из селектированных сообществ на геномном уровне изучали с использованием метода ВОХ-ПЦР, как описано [24]. Продукты реакции разделяли



методом электрофореза в агарозном геле (1%) при напряжении 8V/см, окрашивали раствором бромистого этидия (5 мг/л) и фотографировали в УФ-свете в системе гель-документирования Gel Doc™ XR (фирма «Bio-Rad Laboratories», США). Детекцию полос в геле осуществляли, используя алгоритм поиска полос пакета программ Quantity One версия 4.6 (фирма «Bio-Rad Laboratories», США). На основании проведенного анализа профиля ПЦР-продуктов штаммы распределяли по геномгруппам, каждой из которых также присваивали порядковый номер.

Идентификацию штаммов осуществляли на основании анализа нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК, которую получали с использованием бактериальных праймеров 27F и 1492R, как описано [25], и определяли с применением набора реактивов Big Dye Terminator Cycle Sequencing Kit на автоматическом секвенаторе Genetic Analyser 3500XL («Applied Biosystems», США). Поиск гомологичных последовательностей производили по базам данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) и EzTaxon (<http://www.ezbiocloud.net>).

Способность полученных бактериальных сообществ использовать ДДТ в качестве единственного источника углерода и энергии изучали в периодической культуре. Бактериальное сообщество вносили в колбы Эрленмейера объемом 250 мл, содержащие 100 мл среды К1 и 0,16 г/л ДДТ, с аэрированием на термостатируемой круговой качалке (Environmental Shaker-Incubator ES 20/60, «BioSan», Латвия) при 120 об/мин и +28°С. Рост культуры определяли по изменению оптической плотности при 600 нм (спектрофотометр BioSpec-mini, «Shimadzu», Япония). Концентрацию ДДТ оценивали в культуральной жидкости, освобожденной от клеток центрифугированием (центрифуга miniSpin, «Eppendorf», Германия), методом ВЭЖХ, как описано [26].

Способность индивидуальных штаммов использовать ДДТ, а также его возможные метаболиты или схожие по химической структуре соединения в качестве источника углерода изучали в периодической культуре. Штаммы вносили в колбы Эрленмейера объемом 100 мл, содержащие 20 мл среды К1 и 0,1 г/л субстрата (ДДТ, бифенил, 4-ХБК), с аэрированием при 120 об/мин и +28°С. Рост культуры определяли по изменению оптической плотности при 600 нм (спектрофотометр BioSpec-mini, «Shimadzu», Япония). Изменение оптической плотности культуры свидетельствовало об использовании субстрата в качестве источника углерода.

Статистический анализ полученных результатов проводили в программе Microsoft Excel 2010.

Результаты и их обсуждение

В 1968–1970 гг. территория ООПТ «Осинская лесная дача» (Пермский край, Россия) была обработана хлорорганическими инсектицидами, в том числе ДДТ. Согласно архивным данным препараты вносили из расчета 300 кг на 1 га, при этом содержание хлорорганического соединения составляло 25% от внесенной массы. В дальнейшем обработка территории инсектицидами не проводилась. Рекультивационные мероприятия, направленные на снижение содержания инсектицидов в почве, также не осуществлялись. Таким образом, в почве ООПТ «Осинская лесная дача» были созданы условия для естественной селекции бактериальных штаммов, способных разлагать ДДТ.

Химический анализ почв, отобранных на территории кварталов 32 и 11, выявил различия между уровнем загрязненности образцов инсектицидами [27]. Так как в почве образцов 1 и 2 на данный момент не зафиксировано присутствие ДДТ, можно предположить, что естественный отбор в направлении штаммов-деструкторов завершен. Напротив, в почве образцов 3 и 31 присутствуют хлорорганические соединения (концентрация ДДТ составляет 25,05 мг/кг почвы) [27]. В связи с этим микроорганизмы находятся под давлением негативного фактора и, вероятно, процесс селекции штаммов-деструкторов протекает в настоящий момент.

Микробные сообщества всех почвенных образцов были проведены через четыре стадии искусственной селекции, где в качестве селективного фактора был использован труднодоступный источник углерода – ДДТ (см. рис. 1). Состав сообществ был проанализирован на третьей и четвертой стадиях (табл. 1). Установлено, что в сообществах последней стадии селекции количество морфотипов бактериальных колоний сокращается. Такая тенденция согласуется с классической теорией сукцессионных изменений в составе ценоза, в данном случае микробоценоза [28]. Сокращение разнообразия свидетельствует о переходе сообщества в стационарную стадию, наиболее приспособленную к существованию в данных условиях. Таким образом, можно предположить, что в микробных сообществах НКЗ представлено сочетание бактериальных штаммов, наиболее эффективно разлагающих ДДТ и его метаболиты.



Таблица 1

Морфологический анализ сообществ на 3-й и 4-й стадиях искусственной селекции

Элемент анализа	Образец почвы							
	1		2		3		31	
Микробное сообщество	НК2-1	НК3-1	НК2-2	НК3-2	НК2-3	НК3-3	НК2-31	НК3-31
Количество морфотипов	5	4	6	5	9	7	9	6
Количество новых морфотипов*	–	2	–	2	–	5	–	2
№ доминирующего морфотипа	20	29	1	32	8	36	11	38

Примечание. *Морфотипы, не встречавшиеся в сообществе на 2-й стадии селекции.

Отмечено, что в НК3 встречаются морфотипы, не зафиксированные в составе сообществ предыдущей стадии (табл. 1, 2). Вероятно, численность бактерий данных морфотипов в сообществах НК2 была очень низкой, однако в процессе селекции они смогли занять соответствующую нишу, что и привело к увеличению их количества. Процесс селективного отбора и связанные с ним изменения в микробоценозе подтверждаются также сменой доминирующего морфотипа (см. табл. 1).

Установлено, что состав сообществ НК3 сохраняется в течение 8–10 последовательных пересевов на селективные среды, что подтверждает выдвинутое ранее предположение, что микробные ассоциации четвертой стадии искусственной селекции являются сформировавшимися сообществами, наиболее приспособленными для разложения ДДТ в аэробных условиях.

Путем высева на агаризованные среды получены чистые культуры штаммов, входящих в состав бактериальных ассоциаций НК2 и НК3 (см. табл. 2). Максимальное разнообразие выявлено в ассоциации НК3-3. Установлено, что в ее состав входят 7 штаммов, из них грамположительных – 1, грамотрицательных – 6, принадлежащих 7 различным морфо- и геномогруппам. Минимальное разнообразие отмечено для ассоциации НК3-1. В ее составе присутствуют 4 штамма, из них два грамположительных и два грамотрицательных, все штаммы принадлежат разным морфо- и геномогруппам (см. табл. 2).

Идентификация отдельных штаммов на основании анализа нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК показала, что в сообществах представлено значительное разнообразие видов и родов аэробных бактерий (табл. 3).

В результате сравнения нуклеотидной последовательности амплифицированных фрагментов гена 16S рРНК изолятов и известных последовательностей гена 16S рРНК типовых штаммов установлено, что штаммы WD100, WD101 и WD16р имели 100% сходство с представителями родов *Sphingobium*, *Chryseobacterium* и *Terra-*

bacter соответственно. Штаммы WD24 и WD25 филогенетически близки бактериям рода *Kocuria*, но демонстрируют сходство с различными видами данного рода. Наибольший интерес в филогенетическом плане представляет штамм WD13р, показавший наименьший процент сходства с известными видами. Можно предположить, что при дальнейшей идентификации данный штамм может быть описан как представитель нового вида бактерий.

У штаммов, формирующих бактериальные сообщества 3-й и 4-й стадий селекции была изучена способность использовать (хлор)ароматические субстраты в качестве источника углерода и энергии. Субстратную специфичность оценивали по росту бактериальной культуры в минеральной среде К1, содержащей ДДТ, бифенил или 4-хлорбензойную кислоту (см. табл. 2).

Установлено, что 34% выделенных штаммов эффективно растут на ДДТ, 30% утилизируют бифенил и 36% штаммов способны использовать в качестве ростового субстрата 4-хлорбензойную кислоту (см. табл. 2). Таким образом, штаммы, изолированные из почв, загрязненных ДДТ, обладают широкой субстратной специфичностью по отношению к веществам-ксенобиотикам.

Также установлено, что одиннадцать бактериальных штаммов проявляют деградационную активность ко всем трем из исследованных субстратов, а десять штаммов – к двум субстратам в разной комбинации (см. табл. 2). Данное явление может быть объяснено энергетической выгодой для микроорганизма от полной минерализации вещества и, возможно, плазмидной локализацией генов, отвечающих за деструкцию соответствующих субстратов.

Следует отметить, что большая часть выделенных штаммов характеризуется слабым ростом в условиях, когда источником углерода является ДДТ. Данное явление может быть обусловлено тем, что эффективный рост бактериальной культуры возможен только при полной минерализации субстрата и, таким образом, максимальном использовании представленного



Таблица 2

Состав сообществ аэробных бактерий-деструкторов ДДТ

Сообщество	Индивидуальные штаммы	Группа (№)		Грамположительные (+) / граммотрицательные (-)	Разлагаемые соединения
		морфо-	геномо-		
НК2-1	WD17p	17	1	+	ДДТ
НК2-1	WD18p	18	2	-	ДДТ
НК2-1	WD19p	19	3	-	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК2-1/НК3-1	WD20.1	20	4	+	ДДТ
НК2-1/НК3-1	WD28	28	5	+	Бифенил
НК3-1	WD29	29	6	-	4-ХБК
НК3-1	WD43	43	7	-	4-ХБК, ДДТ
НК2-2	WD1p	1	8	-	Бифенил
НК2-2	WD4p	4	9	-	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК2-2	WD5p	5	10	+	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК2-2/НК3-2	WD24	24	11	+	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК2-2/НК3-2	WD25	25	12	+	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК2-2/НК3-2	WD26	26	13	+	4-ХБК, ДДТ
НК3-2	WD34.1	34	14	-	4-ХБК, ДДТ
НК3-2	WD32	32	15	-	Бифенил, ДДТ
НК2-3	WD7p	7	16	-	Бифенил
НК2-3	WD8p	8	17	+	Бифенил
НК2-3	WD10p	10	18	+	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК2-3	WD10.1	10	19	-	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК2-3	WD21.1	21	20	+	Бифенил
НК2-3	WD21.2	21	21	+	Бифенил
НК2-3	WD21.3	21	22	+	Бифенил
НК2-3/НК3-3	WD22.1	22	23	+	4-ХБК
НК2-3/НК3-3	WD23	23	24	-	4-ХБК, ДДТ
НК3-3	WD36	36	25	-	4-ХБК, ДДТ
НК3-3	WD37	37	26	-	Бифенил
НК3-3	WD41.1	41	27	-	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК3-3	WD100	44	28	-	Бифенил, 4-ХБК
НК3-3	WD101	45	29	-	4-ХБК
НК2-31	WD11p	11	30	+	4-ХБК
НК2-31	WD12p	12	31	+	Бифенил, ДДТ
НК2-31	WD12.1	12	32	+	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК2-31	WD13p	13	33	+	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК2-31	WD14p	14	34		Бифенил
НК2-31/НК3-31	WD14.1	14	35	+	Бифенил, ДДТ
НК2-31/НК3-31	WD15p	15	36	+	бифенил
НК2-31/НК3-31	WD16p	16	37	+	ДДТ, бифенил, 4-ХБК
НК2-31/НК3-31	WD16.1	16	38		Бифенил
НК3-31	WD30	30	39	+	4-ХБК, ДДТ
НК3-31	WD38	38	40	+	ДДТ



Таблица 3

Идентификация штаммов-деструкторов ДДТ

Сообщество	Штамм	Типовой штамм	Сходство, %
НКЗ-2	WD4p	<i>Cupriavidus basilensis</i> CCUG 49340(T)	99,90
	WD5p	<i>Bosea thiooxidans</i> DSM 9653 ^T	99,68
	WD24	<i>Kocuria rosea</i> DSM 20447(T)	99,37
	WD25	<i>Kocuria rhizophila</i> DSM 11926 ^T	99,87
НКЗ-3	WD100	<i>Sphingobium yanoikuyae</i> ATCC 51230(T)	100
	WD101	<i>Chryseobacterium profundimaris</i> DY46 ^T	100
	WD13p	<i>Mesorhizobium qingshengii</i> CCBAU 33460 ^T	96,69
	WD16p	<i>Terrabacter carboxydivorans</i> PY2 ^T	100
НКЗ-31	WD10.1	<i>Cupriavidus basilensis</i> CCUG 49340 ^T	99,88

в нем углерода. Вероятно, большая часть изолированных штаммов осуществляет частичную трансформацию ДДТ.

Исследована способность бактериальных сообществ стадии НКЗ разлагать ДДТ (рис. 2). Из представленных на диаграммах данных видна корреляционная зависимость между набором биомассы и уменьшением концентрации субстрата (коэффициент корреляции составил 0,91–0,99), что подтверждает способность дан-

ных микробных сообществ использовать ДДТ для собственного роста как источник углерода и энергии. Удельная скорость деструкции при этом варьировала в пределах от 3×10^{-3} до 5×10^{-3} (мг ДДТ)/(л)/(сут). По данному показателю исследуемые бактериальные сообщества уступают штамму *Sphingobacterium* sp. D6 [29], однако стоит отметить, что концентрация ДДТ свыше 50 мг/л может оказывать ингибирующий эффект на деструктивную активность штаммов [15].

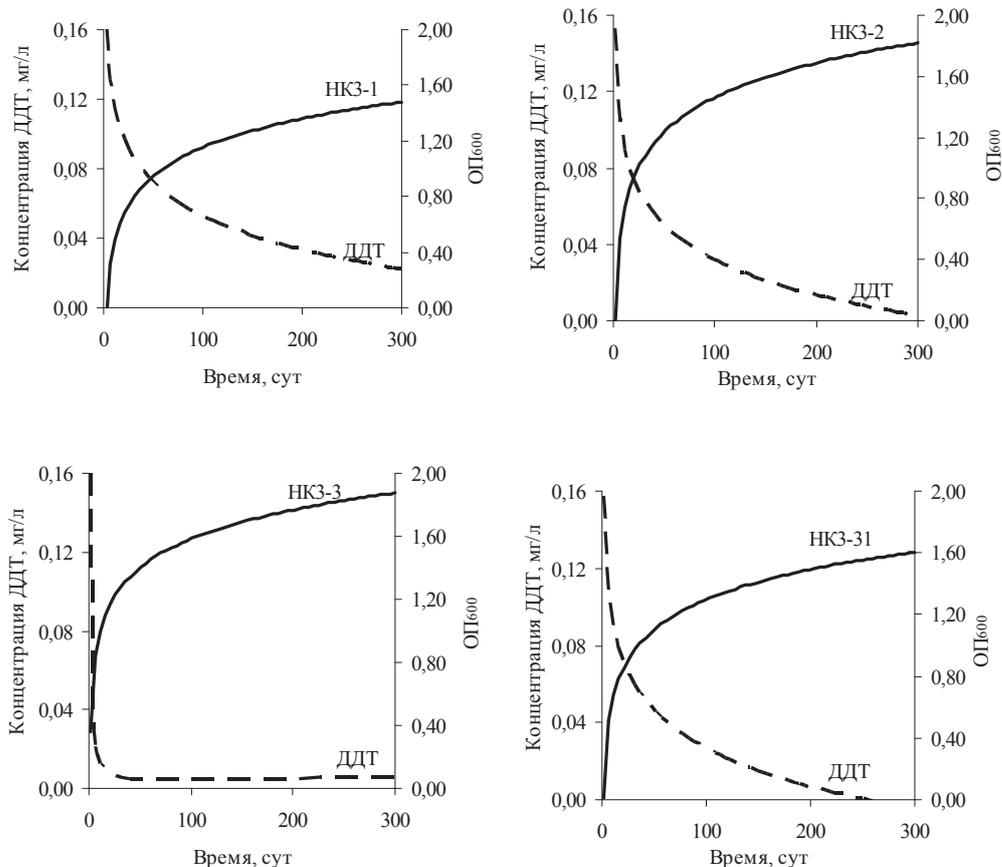


Рис. 2. Рост микробных сообществ в минеральной среде K1 с ДДТ в качестве единственного источника углерода



Заключение

На основании результатов, полученных при анализе культуральной среды методом ВЭЖХ, установлено, что в течение первого месяца культивирования наиболее эффективно ДДТ разлагает бактериальная ассоциация НКЗ-3, однако через 10 месяцев максимальная убыль субстрата отмечена при культивировании ассоциации НКЗ-31 (табл. 4). Известны бактериальные сообщества, а также индивидуальные штаммы, осуществляющие разложение 80–96% ДДТ при исходной концентрации 50–100 мг/л за аналогичный отрезок времени [16, 30].

Таблица 4

Разложение ДДТ (%) аэробными бактериальными сообществами

Время, сут	Бактериальное сообщество				Минеральный контроль
	НКЗ-1	НКЗ-2	НКЗ-3	НКЗ-31	
30	52,18	57,7	96,25	32,7	0,2
300	89,30	97,8	96,40	100	2,1

В работе [31] описаны бактериальные штаммы, способные за 30 дней осуществлять разложение 40–64% ДДТ при исходной концентрации 200 мг/л. Таким образом, сообщества аэробных бактерий, полученные в настоящей работе в результате селекции, не уступают по своей деградативной активности известным индивидуальным штаммам – деструкторам ДДТ, а также бактериальным сообществам, трансформирующим ДДТ.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ-Урал (проект № 14-04-96021р_урал_а).

Список литературы

1. Аладдин Д. Ю., Демин Д. В., Деева Н. Ф., Лупачев А. В., Ильина А. А., Севостьянов С. М. Анализ загрязнения хлорорганическими соединениями компонентов экосистемы Антарктиды // Изв. Уфим. науч. центра РАН. 2013. № 3. С. 110–113.
2. Бродский Е. С., Шелепчиков А. А., Фешин Д. Б., Агапкина Г. И., Артюхова М. В. Содержание и распределение дихлордифенилтрихлорэтана (ДДТ) в почвах Москвы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17: Почвоведение. 2016. № 1. С. 32–40.
3. Галиулин Р. В., Галиулина Р. А. Импактные зоны стойких хлорорганических соединений в окружающей среде // Агрохимия. 2011. № 3. С. 83–89.
4. Зыбалов В. С., Крупнова Т. Г. Исследование содержания хлорорганических пестицидов в объектах окружающей среды на территории Челябинской области // Вестн. ЮУрГУ. Сер. Химия. 2014. Т. 6, № 3. С. 39–43.
5. Odukkathil G., Vasudevan N. Toxicity and bioremediation of pesticides in agricultural soil // Rev. in Environ. Sci. and Biotechnol. 2013. Vol. 12. P. 421–444.
6. Verma J. P., Jaiswal D. K., Sagar R. Pesticide relevance and their microbial degradation: a state-of-art // Rev. in Environ. Sci. and Biotechnol. 2014. Vol. 13. P. 429–466.
7. Final act of the Conference of Plenipotentiaries on the Stockholm convention on the persistent organic pollutants, Stockholm, 22–23 May // UNEP/POPS/CONF/4. United Nations Environment Programme. Geneva, 2001. URL: <http://chm.pops.int>
8. Sudharshan S., Naidu R., Mallavarapu M., Bolan N. DDT remediation in contaminated soils: a review of recent studies // Biodegradation. 2012. Vol. 23. P. 851–863.
9. Quensen J. F. III, Tiedje J. M., Jain M. K., Mueller S. A. Factors controlling the rate of DDE dechlorination to DDMU in Palos Verdes margin sediments under anaerobic conditions // Environ. Sci. Technol. 2001. Vol. 32. P. 286–291.
10. Eganhouse R. P., Pontolillo J. Assessment of 1-chloro-4-[2,2-dichloro-1-94-chlorophenyl]ethenyl]benzene (DDE) transformation rates on the Palos Verdes Shelf // CA : U.S. Geological Survey Open-File Report 2007-1362. 119 p., 7 приложений. URL: <http://pubs.usgs.gov/of/2007/1362> (дата обращения: 10.05.2016).
11. Рыбкина Д. О., Плотникова Е. Г., Дорофеева Л. В., Мироненко Ю. Л., Демаков В. А. Новый аэробный грамположительный микроорганизм с уникальными свойствами деструкции орто- и пара-хлорированных бифенилов // Микробиология. 2003. Т. 72, № 6. С. 759–765.
12. Плотникова Е. Г., Рыбкина Д. О., Ананьина Л. Н., Ястребова О. В., Демаков В. А. Характеристика микроорганизмов, выделенных из техногенных почв Прикамья // Экология. 2006. № 4. С. 261–268.
13. Назаров А. В., Егорова Д. О., Макаренко А. А., Демаков В. А., Плотникова Е. Г. Эколого-микробиологическая оценка грунтов, загрязненных полихлорированными бифенилами // Экология человека. 2016. № 3. С. 3–8.
14. Megharaj M., Kantachote D., Singleton I., Naidu R. Effects of long-term contamination of DDT on soil microflora with special reference to soil algae and algal transformation of DDT // Environ. Pollution. 2000. Vol. 109. P. 35–42.
15. Bidlan R., Manonmani H. K. Aerobic degradation of dichlorodiphenyltrichloroethane (DDT) by *Serratia marcescens* DT-1P // Process Biochemistry. 2002. Vol. 38. P. 49–56.
16. Mwangi K., Boga H. I., Muigai A. W., Kiiyukia C., Tsanuo M. K. Degradation of dichlorodiphenyltrichloroethane (DDT) by bacterial isolates from cultivated and uncultivated soil // Afric. J. of Microbiol. Res. 2010. Vol. 4, № 3. P. 185–196;
17. Bajaj A., Mayilraj S., Mudiam M. K. R., Patel D. K., Manickam N. Isolation and functional analysis of a glycolipid producing *Rhodococcus* sp. strain IITR03 with potential for degradation of 1,1,1-trichloro-2,2-bis(4-chlorophenyl)ethane (DDT) // Bioresource Technology. 2014. Vol. 167. P. 398–406.



18. Bertani G. Studies on lysogenesis. I. The mode of phage liberation by lysogenic *Escherichia coli* // J. of Bacteriol. 1951. Vol. 62. P. 293–300.
19. Zaitsev G. M., Tsoi T. V., Grischenkov V. G., Plotnikova E. G., Boronin A. M. Genetic control of degradation of chlorinated benzoic acids in *Arthrobacter globiformis*, *Corynebacterium sepedonicum* and *Pseudomonas ceracia* strains // FEMS Microbiol. Lett. 1991. Vol. 81. P. 171–176.
20. ГОСТ 17.4.3.01-83 Охрана природы. Почвы. Общие требования к отбору проб. М. : ИПК Изд-во стандартов, 2004. 4 с. URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200012800>
21. ПНД Ф 12.1:2.2:2.3.2-03 Отбор проб почв, грунтов, осадков биологических очистных сооружений, шламов промышленных сточных вод, донных отложений искусственно созданных водоемов, прудов-накопителей и гидротехнических сооружений. Методические рекомендации. М., 2003. 13 с. URL: http://snipov.net/database/c_4294956132_doc_4293831988.html
22. ГОСТ 12071-2014 Грунты. Отбор, упаковка, транспортирование и хранение образцов. М. : Стандартинформ, 2015. 12 с. URL: <http://docs.cntd.ru/document/gost-12071-2000>
23. Непрусов А. И., Егорова М. А. Практикум по микробиологии. М. : Академия, 2005. 608 с.
24. Versalovic J., Schneider M., Bruijn F. J. de Genomic fingerprinting of bacteria using repetitive sequence based polymerase chain reaction // Methods in Molecular and Cellular Biology. 1994. Vol. 5. P. 25–40.
25. Tirola M. A., Mannisto M. K., Puhakka J. A., Kulomaa M. S. Isolation and characterization of *Novosphingobium* sp. strain MT1, a dominant polychlorophenol degrading strain in a groundwater bioremediation system // Appl. Environ. Microbiol. 2002. Vol. 68. P. 173–180.
26. Егорова Д. О., Шумкова Е. С., Демаков В. А., Плотникова Е. Г. Разложение хлорированных бифенилов и продуктов их биоконверсии штаммом *Rhodococcus* sp. В7а // Прикладная биохимия и микробиология. 2010. Т. 46, № 6. С. 644–650.
27. Егорова Д. О., Андреев Д. Н., Первова М. Г. Анализ почв с территорий, подвергнутых обработке инсектицидами // Антропогенная трансформация природной среды. Науч. чтения памяти Н. Ф. Реймерса и Ф. Р. Штильмарка : материалы междунар. школы-семинара молодых ученых (13–14 ноября 2014 г.) / под ред. С. А. Бузмакова ; Перм. гос. нац. исслед. ун-т. Пермь, 2014. С. 146–149.
28. Одум Ю. Экология : в 2 т. / пер. с англ. М. : Мир, 1986. Т. 1. 328 с. ; Т. 2. 376 с.
29. Fang H., Dong B., Yan H., Tang F., Yu Y. Characterization of a bacterial strain capable of degrading DDT congeners and its use in bioremediation of contaminated soil // J. of Hazardous Materials. 2010. Vol. 184. P. 281–289.
30. Qu J., Xu Y., Ai G.-M., Liu Y., Liu Z.-P. Novel *Chryseobacterium* sp. PYR2 degrades various organochlorine pesticides (OCPs) and achieves enhancing removal and complete degradation of DDT in highly contaminated soil // J. of Environ. Management. 2015. Vol. 161. P. 350–357.
31. Sharma S. K., Sadasivam K. V., Dave J. M. DDT degradation by bacteria from activated sludge // Environ. Intern. 1987. Vol. 13. P. 183–190.

Образец для цитирования:

Егорова Д. О., Фарофонова В. В., Андреев Д. Н., Бузмаков С. А., Демаков В. А. Сообщества аэробных бактерий-деструкторов ДДТ как результат естественной и искусственной селекции // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 1. С. 79–86. DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-1-79-86.

Cite this article as:

Egorova D. O., Farofonova V. V., Andreev D. N., Buzmakov S. A., Demakov V. A. Community of the Aerobic Bacteria-Destructors of DDT as a Result of Natural and Artificial Selection. *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2017, vol. 17, iss. 1, pp. 79–86 (in Russian). DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-1-79-86.
