

УДК 579.8

А.А. Кривушина<sup>1</sup>, Т.В. Бобырева<sup>1</sup>, Е.В. Николаев<sup>1</sup>, А.В. Славин<sup>1</sup>

## МЕХАНИЗМЫ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ ДЕСТРУКЦИИ УГЛЕВОДОРОДНОГО ТОПЛИВА И ДРУГИХ НЕФТЕПРОДУКТОВ МИКРОМИЦЕТАМИ (обзор)

DOI: 10.18577/2071-9140-2020-0-3-66-71

*Развиваться за счет производных нефти способны многие микроорганизмы, среди которых мицелиальные грибы, или микромицеты, представляющие наибольшую опасность. Способность микромицетов вызывать микробиологическую деструкцию топлива напрямую зависит от его углеводородного состава. К важнейшим физиологическим механизмам, позволяющим микромицетам вызывать микробиологическую деструкцию углеводородного топлива и других нефтепродуктов, относится синтез ферментов и кислот. Основной принцип действия грибных ферментов состоит в том, что сложные углеводороды превращаются в простые соединения, которые могут быть усвоены микроорганизмами в качестве источника углерода. Принцип деструктивного действия синтезируемых грибами кислот заключается в кислотном катализе множества реакций окисления.*

**Ключевые слова:** микромицеты, грибоустойчивость, микробиологическая деструкция, авиационное топливо, предельные углеводороды, кислоты, ферменты, нефтепродукты, биоповреждения, *Cladosporium resinae*.

А.А. Krivushina<sup>1</sup>, Т.В. Bobyreva<sup>1</sup>, Е.В. Nikolaev<sup>1</sup>, А.В. Slavin<sup>1</sup>

## MECHANISMS OF HYDROCARBON FUEL AND OTHER PETROLEUM PRODUCTS DESTRUCTION BY MICROMYCETES (review)

*Many microorganisms are able to grow using the oil derivatives, among which mycelial fungi, also known as micromycetes, are the most dangerous. The ability of micromycetes to cause microbiological destruction of fuel directly depends on its hydrocarbon composition. The main physiological mechanism that allows micromycetes to cause microbiological destruction of hydrocarbon fuels and other petroleum products is the synthesis of enzymes and acids. The basic principle of fungal enzymes' action is to convert complex hydrocarbons into simple compounds that can be absorbed by microorganisms as a source of carbon. The destructive action of acids synthesized by fungi is mediated by acid catalysis of numerous oxidation reactions.*

**Keywords:** micromycetes, fungal resistance, microbiological destruction, aviation fuel, limiting hydrocarbons, acids, enzymes, oil products, biological damage, *Cladosporium resinae*.

---

<sup>1</sup>Федеральное государственное унитарное предприятие «Всероссийский научно-исследовательский институт авиационных материалов» Государственный научный центр Российской Федерации [Federal State Unitary Enterprise «All-Russian Scientific Research Institute of Aviation Materials» State Research Center of the Russian Federation]; e-mail: admin@viam.ru

### Введение

Среди всех видов биоповреждений наибольшую опасность представляют микробиологические повреждения углеводородного топлива и различных видов нефтепродуктов, среди которых масла, смазки, смазочно-охлаждающие жидкости и др. Развиваться за счет производных нефти способны бактерии, мицелиальные грибы (микромицеты), дрожжи, но наибольшую опасность представляют именно микромицеты [1–5]. Развитие грибов в углеводородном топливе и других нефтепродуктах может приводить к поломке

техники и даже аварийным ситуациям, поскольку грибы быстро наращивают биомассу, мешающую нормальной эксплуатации техники. Кроме того, микромицеты выделяют в окружающую среду различные агрессивные вещества – метаболиты, которые могут разрушать поверхность неметаллических материалов, усиливать коррозию металлических деталей, нарушать герметичность баков, что затем также приводит к негативным последствиям [1–9].

В период создания реактивной авиации неоднократно появлялись сообщения об

обнаружении в топливных баках самолетов плесневого гриба, который впоследствии получил название «керосиновый гриб» – *Hormoconis resiniae*. Культуры «керосинового гриба» выделяли из топливных баков самолетов в разных странах, таких как Англия, Дания, Индия, Сирия, Нигерия, Япония, Новая Зеландия, Куба и др. Ряд исследователей выдвинули предположение, что именно *Hormoconis resiniae* является основной причиной многих авиакатастроф [3, 10–16]. После многократных случаев обнаружения микромицетов в топливе, а также на других нефтепродуктах, началось всестороннее изучение физиологических процессов, которые помогают грибам существовать в этой экологической нише.

В данной статье приведены сведения об основных физиологических механизмах, позволяющих микромицетам использовать углеводороды нефти для жизнедеятельности, тем самым вызывая микробиологическую деградацию углеводородного топлива и ряда нефтепродуктов.

#### **Зависимость метаболизма микромицетов от углеводородного состава топлива**

Основа для реактивных топлив – углеводороды, содержание которых составляет более 99,0% (по массе). Кислородные, сернистые и азотистые соединения, являющиеся гетероорганическими производными углеводородов, присутствуют в топливах в количестве не более 0,89% (по массе) [17]. Доступность топлив для микроорганизмов связана, прежде всего, с их углеводородным составом. Нефть и продукты ее перегонки содержат ~80% углеводородов парафинового ряда. Микроорганизмы способны использовать углеводороды нефти в качестве источника углерода, расщепляя их до более простых соединений. Синтетические и дизельные топлива состоят в значительной степени из n-алканов, которые, согласно микробиологическим и химическим анализам топлив в хранилищах, в основном и подвергаются разрушению [1, 18, 19]. Хорошо изученный «керосиновый гриб» *Hormoconis resiniae* окисляет жидкие и твердые n-алканы через спирты, альдегиды и кислоты, способен развиваться и на n-алканах. При этом у мицелиальных грибов механизмы окисления схожи с таковыми у бактерий и дрожжей [20].

Способность *Hormoconis resiniae* утилизировать n-алканы протестирована на целом ряде углеводородов – от n-гексана до n-октадекана. Данные исследований несколько различаются между собой. Однако тот факт, что микромицеты (в частности, *Hormoconis resiniae*) лучше растут на углеводородах

с более длинными углеродными цепочками, подтверждается всеми научно-техническими литературными источниками [1, 20–22].

Одни исследования показали, что грибы не способны использовать в процессах метаболизма n-гексан, n-гептан и n-октан. Все эти углеводороды, особенно n-гексан, оказывают ингибирующее действие на развитие спор и рост мицелия [22]. Хотя n-гексан не поддерживает рост мицелиальных грибов, экстракты грибных клеток окисляют его до гексанола и гексанола [20].

Согласно другим исследованиям, все углеводороды с более длинными углеродными цепочками (от n-нонана до n-октадекана) используются «керосиновым грибом» *Hormoconis resiniae* в качестве источника питания [5, 23]. Накопление биомассы *Hormoconis resiniae*, например в тетрадекане, увеличивается в 2–4 раза за период от двух до четырех недель, а углеводороды с большим количеством атомов углерода, такие как гексадекан и гептадекан, показывают максимальное накопление биомассы. Необходимо отметить, что именно гексадекан и гептадекан, используемые грибом наилучшим образом, являются основой ряда топлив. Смесь n-алканов с числом атомов углерода 24–35 гриб использует хорошо, но не лучше, чем гептадекан [1]. Клетки *Hormoconis resiniae* растут не только на додекане и гексадекане, но и на их первичных спиртах и на производных кислот. Гомологичные альдегиды не поддерживают роста, но окисляются препаратами из клеток [20].

По ряду исследований известно, что гриб *Aspergillus fumigatus*, выделенный из дизельного топлива и вызывающий его поражение, расщепляет преимущественно углеводороды с длиной углеродной цепи  $C_{11}$ – $C_{13}$ . В результате метаболических процессов содержание  $C_{11}$ ,  $C_{12}$  и  $C_{13}$  в топливе уменьшилось на 47,7; 37,5 и 51% соответственно [24].

Практически недоступны для микроорганизмов изооктан, диизобутилен, циклогексен и толуол. Крайне слабый рост отдельных штаммов наблюдали на средах с изопропилбензолом, триизопропилбензолом, декалином, тетралином,  $\alpha$ -метилнафталином и этилбензолом. Хороший рост ряда микроорганизмов обеспечивает только додецилбензол. Наибольшее ингибирующее действие оказывают диизобутилен, циклогексен и  $\alpha$ -метилнафталин [25].

Изоалканы, циклоалканы и ароматические компоненты авиационного топлива не поддерживают рост гриба. Наиболее интенсивный рост наблюдают на алканах с нечетным числом атомов в углеродной цепочке. В процессе роста *Hormoconis resiniae* отмечено снижение pH среды за счет накопления в топливе экстрацеллюлярных продуктов метаболизма. Установлено,

что расщепление n-алканов грибами и бактериями идет по пути образования спиртов, альдегидов и органических кислот (жирных кислот и кислот трикарбонного цикла) [26].

#### Ферменты микромицетов, поражающих нефтепродукты

Метаболические особенности грибов заключаются в их очень богатом ферментативном аппарате. С помощью ферментов грибы осуществляют различные химические превращения сложных субстратов, недоступных для других микроорганизмов, среди которых и нефтепродукты. Основной принцип действия грибных ферментов – превращение сложных углеводов в простые соединения, которые могут быть усвоены микроорганизмами в качестве источника питания. У мицелиальных грибов найдены ферменты, относящиеся ко всем шести классам существующей международной классификации. Грибы синтезируют инвертазы, амилазы, протеазы, липазы, фосфатазы, танназы, оксидазы  $\alpha$ -аминокислот, пектиновые ферменты, полифенолоксидазу, каталазу, комплекс целлюлаз и др. [7, 27].

При инициации повреждений нефтепродуктов основная роль принадлежит эндоферментам, т. е. ферментам, которые функционируют внутри клетки, а экзоферментам – метаболитам, выделяющимся в окружающую среду. Микромицеты, которые вызывают повреждения топлив и смазок, наиболее активны как продуценты липаз и оксидоредуктаз. Из ферментов, относящихся к классу оксидоредуктаз и синтезирующихся грибами, хорошо изучены пероксидаза и каталаза. Довольно сильной пероксидазной активностью обладают представители родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Verticillium*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Helminthosporium*, отдельные виды которых способны к росту в топливе. При процессах окисления перекисью водорода различных органических соединений – фенолов, аминов, гетероциклических соединений – пероксидаза выполняет роль катализатора. Она относится к группе железопротеидов, так как железо пероксидазы находится в трехвалентной форме. Многие виды рода *Penicillium* очень активно продуцируют фермент каталазу, которая катализирует реакцию разложения перекиси водорода на воду и молекулярный кислород. При изучении активности каталазы, пероксидазы, полифенолоксидазы и суммарных дегидрогеназ у биодеструкторов *Aspergillus niger*, *Aspergillus flavus*, *Penicillium cyclopium*, *Penicillium chrysogenum*, *Paecilomyces varioti*, *Trichoderma viride* установлено, что максимальной активностью из всех перечисленных ферментов обладают *Aspergillus niger* и *Trichoderma viride* [7, 28, 29].

Из ферментов оксидоредуктаз важную роль в разложении углеводов играют оксигеназы. Особое значение оксигеназа заключается в непосредственном присоединении кислорода к окисляемому субстрату. Подобные процессы обычно являются первым этапом метаболизации живой клеткой многих ксенобиотиков, в том числе и топлив. Если при этом происходит включение в молекулы субстрата обоих атомов молекулы кислорода, то ферменты относятся к подгруппе диоксигеназ. Многие диоксигеназы содержат в качестве активного компонента гемовое или негемовое железо, а для действия некоторых из них требуется  $\alpha$ -кетоглутарат. Чаще всего диоксигеназы выполняют функцию катализатора при разрыве связей в ароматическом кольце. В других случаях к субстрату присоединяется только один атом кислорода, образуя гидроксидную группу, а второй атом кислорода восстанавливается при этом до воды. Ферменты этой подгруппы называют монооксигеназами или гидроксиллазами. Монооксигеназы грибов катализируют, в частности, окисление концевых метильных групп углеводов.

К классу оксидоредуктаз относят и другие ферменты, имеющие важное значение при процессах микробиологической деструкции углеводов, – дегидрогеназы и оксидазы. Дегидрогеназы являются катализатором при процессе переноса водорода с одного соединения на другое. Термин «оксидаза» применяется в тех случаях, когда акцептором водорода служит непосредственно кислород. Дегидрогеназы выполняют функцию катализатора и при процессах окисления гидроксильных групп до альдегидных и далее до карбоксильных, а также при образовании ненасыщенных соединений из предельных.

При выращивании штаммов *Hormoconis resiniae* на средах с глюкозой и гексадеканом наблюдали интересную зависимость набора активных ферментов от углеводородного состава. Четыре фермента, возможно участвующие в метаболизме глюкозы, – гексокиназа, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа, глюкозо-фосфат-изомераза, сукцинатдегидрогеназа – не найдены в клетках, растущих на гексадекане, но присутствовали в клетках, растущих на глюкозе. Добавление гексадекана к клеткам, растущим на глюкозе, приводило к утрате активности всех четырех ферментов. Спустя сутки активность ферментов восстановилась. Это объясняется тем, что в процессе роста на гексадекане клетки *Hormoconis resiniae* переводят гексадекан в глюкозу. Однако два других фермента – аденозинтрифосфатаза и аланинкетокислотная аминотрансфераза, не связанные с метаболизмом глюкозы,

не подавлялись гексадеканом. Возможно, активность этих двух ферментов связана с использованием гексадекана [21].

Ферменты липазы способны выделять многие виды мицелиальных грибов. Высокая липазная активность обнаружена у ряда представителей родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Cladosporium* и др. Крайне активен в этом процессе род микромицетов *Rhizopus*, синтезирующий две формы внеклеточных липаз [30].

### Кислоты микромицетов, поражающих нефтепродукты

Сильнейшими агрессивными веществами, выделяемыми микромицетами, являются органические кислоты. Разные виды мицелиальных грибов чаще других синтезируют лимонную, щавелевую, молочную, глюконовую, янтарную, фумаровую и яблочную кислоты. В частности, к метаболитам «керосинового гриба» *Hormoconis resiniae* относятся лимонная, цис-акотиновая, изолимонная,  $\alpha$ -кетоглутаровая, щавелевая, уксусная и додекановая кислоты [11, 27]. Один из основных путей их деструктивного действия на органические вещества заключается в кислотном катализе множества реакций расщепления. Кроме того, вследствие происходящих сложных реакций, началу которых может предшествовать появление кислот, в среде образуются и накапливаются различные вещества, такие как перекиси, сульфиды, сероводород и другие компоненты, являющиеся агентами коррозии [2, 31].

У разных видов микромицетов в ходе многочисленных исследований выделено более 40 типов органических кислот. Как правило, определенный вид плесневого гриба может продуцировать различные кислоты, близкие друг к другу по строению. По количеству продуцируемых кислот все виды микромицетов подразделяют на три группы. К первой группе относятся грибы, которые выделяют в среду органические кислоты в довольно больших количествах. Это, например, виды *Penicillium chrysogenum*, *Aspergillus oryzae* и *Aspergillus niger*, выделенные из топлива. Ко второй группе принадлежат грибы, выделяющие кислоты в довольно небольшом количестве. В эту группу входит большинство известных видов микромицетов. Наконец, третью группу составляют грибы, которые продуцируют самые малые количества кислот. Примером данной группы является род *Alternaria*, представитель которого *Alternaria alternata* неоднократно выделялась из топливных проб [28].

В исследованиях [32], посвященных изучению физиологических особенностей штам-

мов видов *Aspergillus niger* и *Penicillium chrysogenum*, получены следующие данные. По прошествии начальной фазы роста культур (непродолжительной по времени) биомасса грибов на протяжении всего периода (большая его часть) увеличивалась, при этом ее содержание в среде кислот линейно возрастало. Далее отмечалось снижение скорости обоих процессов. После того, как рост грибов останавливался, кислотность в среде уменьшалась. Согласно известным теоретическим данным [33], при равномерном росте мицелиальной биомассы скорость накопления кислот в среде должна увеличиваться. Модель основана на том, что все клетки популяции микроорганизмов продуцируют вещества (продукты метаболизма) более-менее равномерно. Несоответствие теории результатам, полученным в ходе данного эксперимента, можно объяснить тем, что не весь мицелий выделяет органические кислоты, а только конечные клетки нитей мицелия, которые носят название «гифы». Продуцирование микромицетами кислот относится к основным факторам деструкции топлива и других производных нефти, поэтому особенно важным является первый этап развития микромицетов, непосредственно связанный с синтезом органических кислот [34].

Отметим, что микромицеты рода *Penicillium* синтезируют в основном лимонную и глюконовую кислоты; микромицеты рода *Aspergillus* – лимонную, глюконовую и щавелевую. Для образования глюконовой кислоты наиболее благоприятен рН среды, близкий к 5,0, а также доступность кислорода. Глюконовую кислоту выделяют многие виды микромицетов, среди которых особенно активны *Aspergillus niger* (различные штаммы), *Aspergillus oryzae*, *Penicillium chrysogenum*. Молочную кислоту активно синтезируют грибы рода *Rhizopus*. Для этого же рода грибов характерно накопление фумаровой кислоты. Как и в случае образования других органических кислот, для продуцирования фумаровой кислоты самое важное значение имеют концентрация углеводов, а также отношение углерода к азоту в среде. Ионы цинка вызывают резкое уменьшение общего количества и скорости образования фумаровой кислоты. Относительно большое накопление янтарной кислоты характерно для грибов родов *Fusarium* и *Rhizopus*, а также некоторых представителей родов *Aspergillus* и *Penicillium*. Яблочная кислота обнаружена у грибов видов: *Aspergillus niger*, *Aspergillus flavus* и рода *Rhizopus* [28, 34].

При культивировании на углеводородах вида *Hormoconis resiniae* в среде обнаружены жирные кислоты, количество которых

возрастает с увеличением числа углеродных атомов. В результате сравнения выделения жирных кислот и массы сухого мицелия гриба получены следующие данные: количество жирных кислот коррелирует с биомассой гриба и зависит напрямую от строения самого углеводорода – в частности, от длины его углеродной цепочки. Таким образом, количество жирных кислот в культуральной жидкости может показывать, насколько гриб использует *n*-алканы в своем метаболизме [1]. При культивировании *Hormoconis resiniae* на глюкозе, *n*-додекане и *n*-гексадекане большее количество кислот скопилось на среде с глюкозой, чем при росте на алканах. Среди липидов преобладали нейтральные липиды, среди внеклеточных нейтральных липидов зафиксированы только триглицериды. Среди жирных кислот на всех трех средах преобладала додекановая кислота (более 60%); было меньше тетрадекановой, гексадекановой и октадекановой кислот. Кроме того, идентифицированы внеклеточные фосфолипиды: фосфатидилхолин, фосфатидилсерин, фосфатидилэтаноламин, а также кардиолипин или подобные ему компоненты. Фосфолипиды из всех трех сред содержали в своем составе додекановую кислоту, найденную только как внеклеточная свободная жирная кислота. Среда с глюкозой содержала уксусную, глиоксиловую, гликолевую и неопределенную органическую кислоты, которые могут способствовать снижению pH при росте на глюкозе. Жирные кислоты внеклеточных

липидов не были аналогичны жирным кислотам клеточных липидов и не зависели от длины углеродной цепи *n*-алканов [21].

### Заключения

К основным физиологическим механизмам, позволяющим микромицетам вызывать микробиологическую деструкцию углеводородного топлива и других нефтепродуктов, относится синтез ферментов и кислот. Значимую роль при инициации повреждений нефтепродуктов играют экзоферменты, такие как липазы, пероксидазы, каталазы, оксигеназы, диоксигеназы, монооксигеназы, дегидрогеназы, оксидазы и другие оксидоредуктазы. Важный принцип действия грибных ферментов – превращение сложных углеводородов в простые соединения, которые могут быть усвоены микроорганизмами в качестве источника питания. В деструктивных процессах также активно участвуют органические кислоты, продуцируемые микромицетами. Основной путь их деструктивного действия на органические вещества заключается в кислотном катализе множества реакций окисления. Кроме того, способность микромицетов вызывать микробиологическую деструкцию топлива напрямую зависит от его углеводородного состава.

Изучение механизмов микробиологической деструкции углеводородного топлива и других производных нефти необходимо для эффективной разработки способов защиты нефтепродуктов от поражения мицелиальными грибами.

### Библиографический список

1. Левкина Л.М., Ребрикова Н.Л. Физиологические особенности *Cladosporium resiniae* (Lindau) de Vries // Микология и фитопатология. 1976. Т. 10. №5. С. 374–380.
2. Билай В.И., Коваль Э.З. Рост грибов на углеводородах нефти. Киев: Наукова думка, 1980. 340 с.
3. Коваль Э.З., Сидоренко Л.П. Микодеструкторы промышленных материалов. Киев: Наукова думка, 1989. 187 с.
4. Ferrari M.D., Neirotti E., Alborno C. Occurrence of heterotrophic bacteria and fungi in an aviation fuel handling system and its relationship with fuel fouling // Revista Argentina de Microbiologia. 1998. No. 30. P. 105–114.
5. Hamme J.D.V., Singh A., Ward O.P. Recent advances in petroleum microbiology // Microbiology and molecular biology reviews. 2003. Vol. 67. No. 4. P. 503–549.
6. Rauch M.E., Graef H.W., Rozenzhak S.M. et al. Characterization of Microbial Contamination in United States Air Force Aviation Fuel Tanks // Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology. 2006. Vol. 33. No. 1. P. 29–36.
7. Семенов С.А., Гумаргалиева К.З., Заиков Г.Е. Биоповреждения материалов и изделий техники // Горение, деструкция и стабилизация полимеров. СПб.: Научные основы и технологии, 2008. С. 73–99.
8. Каблов Е.Н. Ключевая проблема – материалы // Тенденции и ориентиры инновационного развития России. М.: ВИАМ, 2015. С. 458–464.
9. Каблов Е.Н., Старцев В.О. Системный анализ влияния климата на механические свойства полимерных композиционных материалов по данным отечественных и зарубежных источников (обзор) // Авиационные материалы и технологии. 2018. №2 (51). С. 47–58. DOI: 10.18577/2071-9140-2018-0-2-47-58.

10. Поморцева Н.В., Нетте И.Т., Либер Л.И. Образование витамина В<sub>6</sub> грибом *Cladosporium resinae* // Прикладная биохимия и микробиология. 1977. Т. 13. №5. С. 718–721.
11. Андреюк Е.И., Билай В.И., Коваль Э.З., Козлова И.А. Микробная коррозия и ее возбудители. Киев: Наукова думка, 1980. 288 с.
12. McVea G.G., Solly R.K. Control of fuel microorganisms with magnetic devices: laboratory investigation with *Hormoconis resinae* // Aircraft Materials Technical Memorandum 408. 1991. P. 1–11.
13. Полякова А.В., Кривушина А.А., Горяшник Ю.С., Яковенко Т.В. Испытания на микробиологическую стойкость в условиях теплого и влажного климата // Труды ВИАМ: электрон. науч.-техн. журн. 2013. №7. Ст. 06. URL: <http://www.viam-works.ru> (дата обращения: 25.10.2019).
14. Полякова А.В., Кривушина А.А., Горяшник Ю.С., Бухарев Г.М. Испытания на микробиологическую стойкость в природных условиях различных климатических зон // Труды ВИАМ: электрон. науч.-техн. журн. 2016. №4 (40). Ст. 11. URL: <http://www.viam-works.ru> (дата обращения: 25.10.2019). DOI: 10.18577/2307-6046-2016-0-4-11-11.
15. Каблов Е.Н., Ерофеев В.Т., Светлов Д.А., Смирнов В.Ф., Богатов А.Д. Биоповреждения в космических аппаратах // Тр. Междунар. науч.-техн. конф. «Композиционные строительные материалы. Теория и практика». Пенза: Приволжский дом знаний, 2015. С. 40–46.
16. Брык Я.А., Елисеев О.А., Смирнов Д.Н. Защита от коррозии магниевых сплавов полисульфидными герметиками // Труды ВИАМ: электрон. науч.-техн. журн. 2017. №10 (58). Ст. 10. URL: <http://www.viam-works.ru> (дата обращения: 25.10.2019). DOI: 10.18577/2307-6046-2017-0-10-10-10.
17. Пискунов В.А., Зрелов В.Н., Василенко В.Т., Литвинов А.А., Чернова К.С. Химмотология в гражданской авиации: справочник. М.: Транспорт, 1983. С. 73–82.
18. Lin H.E., Jida N., Ihsuca H. Formation of organic acids and ergosterol from n-alkanes by fungi isolated from oil fields in Japan // Journal of Fermentation Technology. 1971. Vol. 49. No. 3. P. 771–777.
19. Каравайко Г.И. Биоразрушения. М.: Наука, 1976. С. 5–22.
20. Walker J.D., Cooney J.J. Pathway of n-alkane oxidation in *Cladosporium resinae* // Bacteriology. 1973. Vol. 115. No. 2. P. 635–639.
21. Siporin C., Cooney J.J. Inhibition of glucose metabolism by n-hexadecane in *Cladosporium (Amorphotheca) resinae* // Journal of Bacteriology. 1976. Vol. 128. No. 1. P. 235–241.
22. Teh J.S., Lee K.H. Utilization of n-Alkanes by *Cladosporium resinae* // Applied Microbiology. 1973. Vol. 25. No. 3. P. 454–457.
23. Teh J.S. Glucose transport and its inhibition by short-chain n-alkanes in *Cladosporium resinae* // Journal of Bacteriology. 1975. Vol. 122. No. 3. P. 832–840.
24. Bento F.M., Beech I.B., Gaylarde C.C. et al. Degradation and corrosive activities of fungi in a diesel–mild steel–aqueous system // World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2005. Vol. 21. No. 2. P. 135–142.
25. Егоров Н.С., Вишнякова Т.П., Гречушкина Н.Н. и др. Поражаемость нефтяных дистиллятных топлив микроорганизмами и их защита // Микроорганизмы и низшие растения – разрушители материалов и изделий. М.: Наука, 1979. С. 136–146.
26. Каневская И.Г. Биологическое повреждение промышленных материалов. Л.: Наука, 1984. 232 с.
27. Злочевская И.В. Экологические группы грибов, повреждающих материалы, и их особенности // Биологические науки. 1987. №8. С. 81–87.
28. Ильичев В.Д. Биоповреждения. М.: Высшая школа, 1987. С. 85–223.
29. Смирнов В.Ф., Леонтьева А.Н., Смирнова О.Н., Захарова Е.А. О действии фунгицидов на дыхание и активность каталазы и СОД гриба *Aspergillus niger* // IV Всесоюз. конф. по биоповреждениям: тез. докл. Н. Новгород, 1991. С. 69–70.
30. Анисимов А.А., Семичева А.С., Александрова И.Ф., Фельдман М.С., Смирнов В.Ф. Биохимические аспекты проблемы защиты промышленных материалов от повреждения микроорганизмами (обзор) // Актуальные вопросы биоповреждений. М.: Наука, 1983. С. 77–101.
31. Lin H.E., Jida N., Ihsuca H. Formation of organic acids and ergosterol from n-alkanes by fungi isolated from oil fields in Japan // Journal of Fermentation Technology. 1971. Vol. 49. No. 3. P. 771–777.
32. Кривушина А.А., Бобырева Т.В., Горяшник Ю.С., Бухарев Г.М. Изучение микроорганизмов-деструкторов функциональных полимерных материалов в условиях имитации тропического климата // Труды ВИАМ: электрон. науч.-техн. журн. 2019. №7 (79). Ст. 09. URL: <http://www.viam-works.ru> (дата обращения: 25.10.2019). DOI: 10.18577/2307-6046-2019-0-7-76-83.
33. Ильичев В.Д. Биоповреждения – проблема XX века // Биоповреждения в промышленности. Горький: Изд-во Горьк. гос. ун-та, 1983. С. 3–6.
34. Малама А.А., Миронова С.Н., Филимонова Т.В., Филимонов М.М. Выделение кислот некоторыми гифомицетами // IV Всесоюз. конф. по биоповреждениям: тез. докл. Н. Новгород: Изд-во Н. Новгород. гос. ун-та, 1991. С. 51.