УДК 579.2

# Алкалофильное микробное сообщество как аналог наземной биоты протерозоя

**Г.А. Заварзин**

Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, Москва
E-mail: zavarzin@inmi.host.ru

Углекислотное выветривание представляет определяющий химический процесс для изменения состава атмосферы за счет удаления углекислоты в результате субаэральной реакции с силикатными породами. Продуктами выветривания являются бикарбонатные воды. Реакция образования преимущественно бикарбонатных вод характерна для наземных мест обитания. В бессточных областях после осаждения карбонатов кальция происходит образование содовых озер. Это местообитание есть экстремальный результат субаэрального углекислотного выветривания в наземных условиях. Оно может быть противопоставлено морской среде обитания. В содовых озерах развивается алкалофильное микробное сообщество. Оно подчиняется общим правилам формирования трофических связей в автономном микробном сообществе за счет кооперативного взаимодействия функционально взаимодополняющих микроорганизмов. Открытые в последние годы алкалофильные микроорганизмы позволяют поставить вопрос о возможной альтернативе тезису «жизнь вышла из моря» тезис «жизнь вышла из озера». Экстремальные условия позволяют сохраниться микробным сообществам, возможно аналогичным первым наземным сообществам. В статье приводятся результаты исследования различных функциональных групп алкалофильных микроорганизмов, доказывающие, что сообщество полноценно.

*Ключевые слова:* углекислотное выветривание, содовые водоемы, алкалофильные микроорганизмы.

## Углекислотное выветривание

Биосфера развивается в пределах географической оболочки Земли. Взаимодействие между атмосферой, гидросферой, литосферой обусловлено взаимосвязанными процессами выветривания и литогенеза. При выветривании и седиментогенезе происходит геохимическая дифференциация пород. Она протекает по-разному в субаквальных условиях на дне океана, где доминируют гидротермальные процессы взаимодействия магматических пород с массой вод океана, и в субаэральных условиях суши, где определяющим служит взаимодействие горных пород с атмосферой, обусловленное атмосферным гидрологическим циклом.

В результате субаэрального химического выветривания происходит формирование континентальных вод и речного стока в океан как конечный бассейн аккумуляции с последовательными стадиями формирования из изверженных пород коры выветривания, переходящей в почво-грунты с остаточными продуктами трансформации в виде глин. Активным химическим компонентом атмосферы, определяющим кислотно-щелочные реакции, служит углекислота. Углекислотное выветривание действует на всем протяжении истории Земли, включая ее ранние этапы, как постоянный фактор дифференциации. Ему противостоит геологический рецикл, связанный с погружением осадочных пород, их метаморфизацией, выносом на поверхность, где породы становятся объектом вторичного углекислотного выветривания.

В процессе выветривания углекислота атмосферы расходуется на реакцию с минералами горных пород и ее количество в атмосфере уменьшается. Удаление $CO_2$ из атмосферы меняет энергетический баланс географической поверхности планеты, обусловленный солнечным светом, вследствие регулирования отраженного поверхностью излучения, уходящего в космос через спектральные окна пропускания. Состояние окон пропускания зависит от концентрации паров воды и содержания углекислоты в первую очередь. Изменение баланса падающего и отраженного планетой света в зависимости от поглощающих отраженное излучение газов называется парниковым эффектом, и в дополнение к астрономическим факторам, таким как светимость Солнца и положение Земли, признается важнейшим внутренним параметром системы, определяющим в первую очередь температуру атмосферы и глобальный климат, связанный в свою очередь с циркуляцией атмосферы.

Если для дегазации $CO_2$ установлены 1) сток в карбонаты и 2) постепенная замена на $O_2$ при фотосинтезе и конверсии в $C_{орг}$, то для других газов решение затруднено. Предполагается, что $N_2$ был первоначально выделен в атмосферу и увеличение содержания его лишь в слабой степени поддерживалось дегазацией. $N_{2,}$ содержание которого в атмосфере составляет $3.8 \cdot 10^5$Pg и $14–57 \cdot 10^6$ Pg в изверженных породах, связывается биотой в процессе азотфиксации, доступной многим анаэробам при доступе восстановителя (включая $H_2$), и цианобактериями. Энергодающая реакция, которая использовала бы $N_2$ как восстановитель, неизвестна. $NH_2$-биомассы при аммонификации переходит в $NH_4^+$, который в присутствии $O_2$ превращается микроорганизмами в нитрат, значительнейший резервуар которого ($20 \cdot 10^3$Pg) находится в океане. Нитрат для множества бактериальных реакций служит окислителем, являясь посредником между $O_2$ атмосферы и восстановителями. Денитрификация мощностью в 6–50 терра грамм-атомов азота/год возвращает $N_2$ в атмосферу. Принимается, что потенциальная мощность денитрификации превосходит азотфиксацию в большинстве природных условий.

Дегазация в современных условиях оценивается в $4.8 \pm 1.3 \cdot 10^{12}$ Тмоль $H_2$/год (Holland, 2002). Это существенный эндогенный источник восстановителя для гидрогенотрофных микроорганизмов, в том числе анаэробных. Важнейшим газом дегазации, особенно в прошлом, признается $CO_2$.

Углекислотное выветривание приводит к выносу из выветриваемых пород ряда элементов, оставляя алюмосиликатный скелет, компоненты которого стабилизируются в виде глинистых минералов и окислов (Дривер, 1985). Образующийся бикарбонатный раствор вынесенных катионов при промывном режиме выносится с речным стоком в океан. Если же сток в океан ограничен, то в бессточных областях происходит накопление растворенных солей за счет речного притока и подземного стока в локальные бассейны аккумуляции. При преобладании испарения над осадками происходит концентрация, и при пересыщении соли выпадают из раствора с образованием эвапоритов и сильно минерализованных вод — вплоть до рассолов. Эвапориты суммируют результаты углекислотного выветривания для области водосбора. Конечным результатом выветривания в бессточных областях служит образование содовых озер и месторождений, представляющих тупиковый маршрут, заканчивающийся в геологических ловушках. Таким образом, содо-

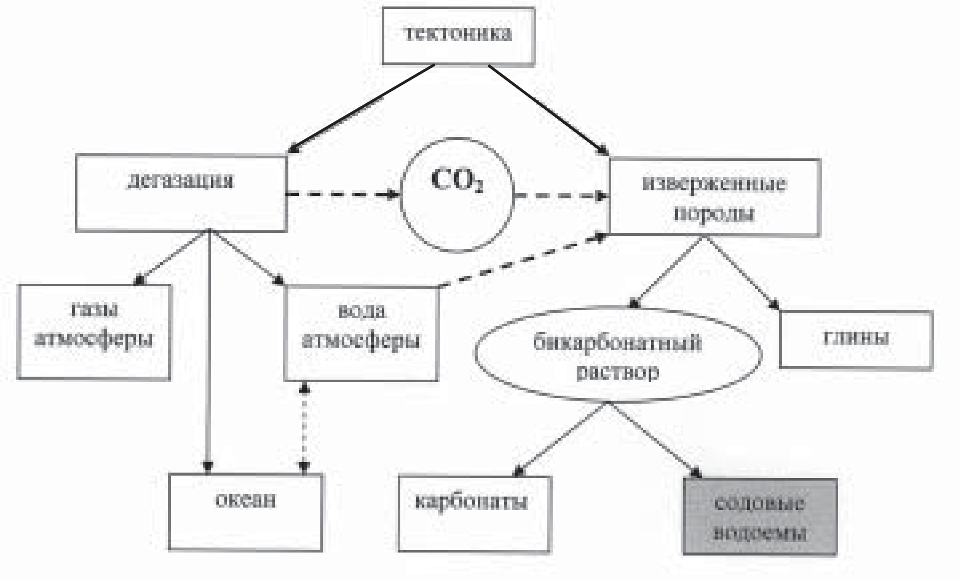

Рис. 1. Образование содовых водоемов в педиплене. Дождевые воды просачиваются через изверженые породы и насыщаются карбонатами. Основная реакция сводится согласно Гаррельс и МакКензи к обменной реакции с аугитом, образованием монтмориллонита как остаточного компонента и формированию содового раствора. При дегазации происходит выпадение карбонатов кальция и магния и в растворе остается натрий. Испарение или вымораживание ведут к насыщению рассола карбонатами и хлоридами натрия и образованием донных осадков эвапоритов. При вымораживании происходит преимущественное обогащение рассола хлоридами из-за пониженной растворимости карбонатов на холоду. В мелководных водоемах происходит обильное развитие микроорганизмов с образованием циано-бактериальных матов на отмелях и евтрофикация водоема из-за обилия биогенов при высокой минерализации. Донные осадки находятся в постоянно анаэробных условиях и в отличие от содовых солончаков не подвергаются высушиванию.

вые озера суммируют в локальной естественной модели процесс континентального углекислотного выветривания в субаэральных условиях под действием атмосферного гидрологического цикла.

Связь интересующих нас геологических процессов представлена на схеме (см. табл. 1). Содовые водоемы образуются преимущественно в области педиплена, где присутствие свежих изверженных пород создает условия для ускоренного выветривания. Можно считать эту географическую закономерность указанием на первичный характер процесса. Содовые месторождения представляют ловушку, обусловленную выходом из цикла и захоронением материала.

Шансы получить достоверные палеонтологические свидетельства развития процессов на субаэральной поверхности древних массивов суши крайне малы, так как это область интенсивной денудации. Свидетельством древних процессов может служить существование псевдоморфозов по нахколиту. Наиболее древние карбонаты Барбертона в форме минерала нахколита $NaHCO_3$ имеют возраст 3,4 млрд. лет, последующие имеют возраст 3,2 млрд. лет, что указывает на раннюю щелочную обстановку на первых известных континентальных блоках Каапвааль и Пилбара. При высокой температуре бикарбонат

Таблица 1. Схема геологических процессов, связанных с образованием содовых водоемов




разлагается с образованием соды. Песчаники Барбертона указывали на интенсивный режим выветривания, удаливший неустойчивые исходные минералы как плагиоклаз, и обусловленный, скорее всего, углекислотным выветриванием. После 3,2 млрд. лет нахколит не обнаруживается в зеленокаменных поясах и появляется только много позже (Lowe, Tice, 2004).

Нет недостатка в предположениях, что ранняя обстановка в терригенных условиях была щелочной. Примером развития содовых водоемов служат озера бессточной области Восточной Африки, прежде всего в области Рифта — глубокого корытообразного углубления, протянувшегося в меридиональном направлении от Красного моря до Южной Африки (Gerdler, 1991). Восточная Африка обладает многими чертами древних континентов, так как ее территория сложена в основном кристаллическими интрузивными и вулканическими породами. На основании этого уже давно были сделаны выводы, что «содовые водоемы заведомо существовали с древнейших времен и были тогда, вероятно, развиты гораздо сильнее, чем сейчас, ибо их субстрат — магматические породы — занимали в древности гораздо большие площади на поверхности Земли, чем теперь. Для докембрия, континентальные массивы которого были сложены преимущественно изверженными и вулканическими породами, воды изолированных бассейнов, независимо от того, принадлежали они к внутренним озерам или первичным океанам, были скорее натриевого карбонатно-бикарбонатного, чем натриевого хлоридного, типа» (Баталин и др., 1973, с.115). Масштабы процесса оценены Кемпе и Дегенсом (Kempe et al., 1989), пришедшими к представлению о существовании древнего «содового океана». Слово «океан» вызвало большие сомнения, поскольку у геологов оно прочно ассоциируется с базальтовой океанической корой. Геохимические исследования говорят скорее о «содовой гидросфере». Разумным кажется предположение, что дегазация с высвобождением $CO_2$ происходила преимущественно в области тонкой океанической коры, а древние кратоны служили своего рода «пробками» для дегазации, за исключением, конечно, областей рифтогенеза. Тогда палеоокеан был относительно обогащен углекислотой, а субаэральные поверхности суши служили стоком для нее вследствие углекислотного выветривания. Для этой ситуации было предложено название «содовый континент» (Zavarzin, 2003).

Существенным фактом, говорящим в пользу преимущественно бикарбонатного состава вод древнего океана (это слово употребляется здесь в смысле больших взаимосвязанных масс воды), оказывается отсутствие сульфатов в осадках, не связанных с вулканизмом. Эти данные имеются как для Фенноскандинавского щита, демонстрирующего появление сульфатов при переходе к протерозою 2,5 млрд лет назад одновременно с появлением $O_2$ в атмосфере (Melezhik et al., 2005), так и для древнейших блоков Южной Африки и Северо-Западной Австралии, где на основании исследования полутораста кернов железистых формаций было установлено отсутствие или крайне редкое содержание в них серы. Сульфаты достоверно отсутствуют в предшествующий «железный век», представленный 3-миллиардолетним кратоном Каапваалль (Yamaguchi et al., 2005). Кажется вероятным, что в этот период господствовали либо бактериальная диссимиляторная редукция железа, как об этом можно судить по изотопии железа в диагенетическом пирите сланцев, или/и диффузионное фракционирование изотопов при просачивании железа из глубинных источников (Rouxel et al., 2005). Совместимым с «железным веком» до 1,8 млрд лет оказывается преимущественно бикарбонатный океан. Повышенная концентрация $CO_2$ в атмосфере отражает высокое содержание бикарбоната в воде. Соответственно возникает возможность миграции закисного железа. Сейчас именно в таких болотных условиях функционирует бактериальный цикл железа, который подавляется сульфатредукцией в присутствии соединений серы. Миграция железа давала возможность формированию железистых кварцитов, появление окисленных форм железа в которых представляло загадку. Возможные пути для образования ключевого соединения цикла железа — ферригидрита — заключаются в оксическом или же аноксическом фотосинтезе. Вторичный магнетит мог образовываться в осадках под действием железо-редуцирующих бактерий (Заварзина, 2004).

Образование больших масс доломитов происходило в период господства цианобактериальных матов, оставивших неопровержимые следы своего существования в виде строматолитов (Кузнецов, 2003). Доломиты связывали большие массы кальция и магния, поступавшие из магматических пород в раствор в результате как субаэрального выветривания, так и вследствие субаквального выщелачивания. Отложение карбонатов связано с дегазацией и выделением $CO_2$; прогрев на мелководье представляется наиболее естественным физическим процессом. Мелководье — область развития фототрофных организмов как первичных продуцентов. Цианобактерии ответственны, по меньшей мере, за текстуру образующихся осадков (Герасименко, в печати), но, более вероятно, участвуют и в процессах минерализации, создавая матрицу слизи, как было показано для озер аридного климата (Arp et al., 2001). Вместе с тем оксигенный фотосинтез дает возможность глубокой деструкции органического вещества. Действительно, в синхронном разрезе для Прионежья было показано отсутствие органического вещества в строматолитах раннего протерозоя и накопление его в аноксических областях седиментации вплоть до образования углеродистых шунгитов (Мележик и др., 1988).

Если области седиментации в возможной степени полно охарактеризованы палеонтологическими и минералогическими свидетельствами, то области мобилизации на континентах остаются менее ясными, хотя именно они служат источником последующих процессов. Ведущим процессом для мобилизации элементов служит углекислотное выветривание силикатов. Выветриванию посвящен большой ряд работ, в которых поиск условий для выветривания связан с кинетическими ограничениями, требующими или высокой температуры (Schwartzman, 1999), или концентрации органического вещества автотрофами в биопленках (Fossil…, 2003). Масштабы процесса оценены недавно (Савенко, 2004, 2005).

Концентрирование углерода прокариотными автотрофами при достаточном освещении обусловлено лимитацией фосфатом. Рассеянный фосфор из акцессорных апатитов изверженных пород мобилизуется в виде растворимых фосфатов, причем, фосфор в океан поступал преимущественно из терригенного сноса. Для современного океана такой точки зрения придерживается Г.Н. Батурин (2004). Мобилизация фосфора бактериями представляет хорошо известный процесс, наглядно иллюстрируемый зонами растворения кальциевых фосфатов вокруг бактериальных колоний на чашках Петри. В щелочных водах из-за отсутствия кальция и железа фосфаты могут оставаться в растворе, и это в значительной степени объясняет высокую продуктивность содовых озер. В.Н. Холодов (2002) отмечает, что вся деятельность биосферы в зоне гипергенеза представляется направленной на преобразование акцессорного апатита в фосфориты и фосфорсодержащие растворы. Самые древние отложения Земли были обеднены фосфором, и только со временем его содержание увеличилось. При этом в докембрийских водоемах не реализуется постоянная геохимическая связь гидроксидов железа с фосфором. В море под действием цианобактериальных бентосных сообществ фосфор связывается в фосфориты, как это убедительно показала бактериальная палеонтология при исследовании осадочных фосфоритов и моделирование процесса в лаборатории (Природа фосфатных зерен…, 1999). Из микробиологической практики обесфосфачивания известно, что связывание фосфора происходит преимущественно в аэробных условиях, в то время как в анаэробных он переходит в раствор (Кортисти и др., 2000). Однако в богатом железом бикарбонатном океане можно было бы ожидать связывания фосфатов реакцией с $Fe^{3+}$ и образованием керченита с соответствующей лимитацией развития фототрофов. Необходимо согласование геохимических процессов в богатом железом бикарбонатном палеокеане с возможной биопродуктивностью.

Признание значимости субаэрального выветривания требует гораздо большего внимания к процессам в области мобилизации, чем это возможно на основании лишь материалов седиментологии. Возникавшие во внутренних областях континентов содовые водоемы были эфемерными геологическими образованиями, и откладывавшиеся в них эвапориты могли сохраниться лишь в уникальных условиях.

## Актуалистическая бактериальная палеонтология

Если в палеонтологии исследователь имеет только формы и сравнительный метод как основной инструмент исследования, то в бактериальной палеонтологии значение формы сводится к минимуму, к факту присутствия возможно бактериальных клеток с очень общими характеристиками и постоянным сомнением о возможности имитации этих форм минеральными структурами. Зато в руках исследователя как указание на вероятную химическую функцию появляются минералы и изотопные данные. В этом отношении бактериальная палеонтология оказывается обладающей функциональной характеристикой своих объектов в химических терминах на основе палеоминералогии.

Для понимания процессов, происходивших в далеком прошлом, необходимо пользоваться сравнительным методом и рассматривать современные процессы аналогичных древним. Точно так же для понимания строения животных прошлого приходится сравнивать их ископаемые остатки с их современными потомками и судить на основании общих вневременных закономерностей. О процессах раннего протерозоя можно получить представление, рассматривая современные процессы в условиях предположительно аналогичным процессам прошлого. Актуалистическая бактериальная палеонтология дает возможность судить о прошлом на основании современности. Она не является доказательством протекания процессов в прошлом, но лишь указывает на возможность таких процессов. Доказательством служат образование характерных минералов и псевдоморфозов по ним, сохраняющихся в геологической летописи, изотопные отношения в минералах, химические маркеры в керогене, преимущественно липидной природы. Основным ограничением для применения принципа актуализма к периоду до появления $O_2$ в древней атмосфере служит состав современной атмосферы, где углекислота заменена на кислород. Главным агентом превращений послужило цианобактериальное сообщество, которому посвящен ряд исследований. Наибольшее внимание было уделено галофильным матам морских побережий, послуживших аналогом предшественников строматолитов, в работах 1970-х гг., начатых исследованиями на Солар-Лейк на Синае (Dupraz a. Visscher, 2005). Трофические взаимоотношения в цианобактериальном мате при идущем дневном фотосинтезе и ночью были наглядно представлены В.Крумбейном и его сотрудниками (Fossil., с. 14–16). Содовые водоемы до последнего времени в этом отношении не исследовались. Исследования на содовых озерах в Центральной Азии и на Пиринейском полуострове показали, что структура бентосных матов вполне аналогична структуре галофильных (Guerrero et al., 1994; Герасименко и др., 2003; Герасименко, в печати). Предположение о том, что в содовых озерах, возможно, сохранились аналоги наземной микробиоты далекого прошлого (Заварзин, 1993), вызвало ряд работ в Институте микробиологии, сейчас обобщенных в специальном выпуске (Алкалофильное сообщество. Труды Ин-та микробиол., вып. 14, в печати), и использованных в настоящей статье.

Принимается, что атмосфера архея была аноксической,$O_2$ появился в ней около 2,4 млрд. лет (Bekker et al., 2004) и новый подъем произошел в неопротерозое 1–0,6 млрд. лет назад. Отмечается, что подъемы $O_2$ происходили после глобальных похолоданий. Как факт приходится признать, что состав атмосферы, за исключением инертных газов, всегда находился под определяющим влиянием деятельности микроорганизмов (Заварзин, 1984). Во всех построениях принимается, что образование $O_2$ обусловлено оксигенным фотосинтезом цианобактерий, которые должны были быть активными задолго до появления $O_2$ в атмосфере. В меньшей степени осознается биологами, что глобальный геохимический баланс $O_2$ определяется захоронением органического углерода при неполном разложении его аэробами. Анаэробное разложение идет менее глубоко, что хорошо установлено для первого этапа образования нефтематеринских пород, когда происходит накопление трудно разлагаемых в анаэробных условиях липидных компонентов. Анаэробное разложение органического вещества ведет к конечным продуктам $CH_4$, $H_2S$, ацетату, которые могут образовываться гидрогенотрофными метанобразующими, сульфатредуцирующими, гомоацетатными бактериями. Эти соединения должны быть окислены аэробами, то есть цикл опять замыкается на $O_2$. Для поиска решения приходится опираться только на данные микробиологии, прилагая их к поиску решения в рамках актуалистической бактериальной палеонтологии.

Для предполагаемой ранней атмосферы возникает целый ряд трудностей с возможным балансом компонентов и выявлением циклических механизмов. Нециклические реакции не могут быть устойчивыми в геологическом масштабе времени. Поэтому для всех построений необходимо учитывать баланс элементов для средних геологических промежутков времени. Из нециклических реакций следует учитывать диссипацию $H_2$ в космическое пространство и эволюцию атмосферы в окислительном направлении. Географическую поверхность планеты для больших геологических времен нельзя рассматривать как замкнутую систему, поскольку здесь происходит поступление свежего материала из глубин Земли, и тектоника оказывает решающее воздействие на циклы элементов в пределах биосферы. Инертные газы служат возможным внутренним репером дегазации или же остатками первичной атмосферы.

Содержание сульфатов в гидросфере до появления $O_2$ в атмосфере, по современным представлениям, было низким, и сульфаты не могли выступать как окислитель глобального значения, хотя для раннего архея установлены отложения барита. В локальных областях, особенно приуроченных к зонам вулканической активности, сульфат образовывался очень рано, как об этом свидетельствуют псевдоморфозы по гипсу и ангидриту, и в этих областях шла сульфатредукция, регистрируемая изотопными отношениями, в то время как для основной массы вод изотопное фракционирование серы становится заметным лишь после 2,1 млрд. лет, когда появляются и осадочные сульфаты, а судя по окисленному железу, начинается необратимое окисление субаэральной поверхности земли (Melezhik et al., 2005). Бессульфатный океан и бескислородная атмосфера служат серьезным ограничением для возможности применения принципа актуализма к архею. Представлению о бессульфатном океане противоречит, например, утверждение об обилии отложений сульфата до 3,2 млрд. лет и после 1,8 млрд. лет в виде барита. Чтобы справиться с этим противоречием, предполагается наличие стратифицированного океана с фотохимически (а, возможно, и бактериально) продуцированным сульфатом в верхних слоях и железом в глубоких слоях. Процесс варьировал в зависимости от локальных условий бассейна (Huston, Logan, 2004).

Относительно хлора, представляющего инертный в биологическом отношении индикатор выветривания, трудно сделать надежные выводы. Хлор выводится из круговорота при образовании эвапоритов, географически изолированном процессе, масштабы которого, однако, столь велики, что растворение существующих залежей эвапоритов могло бы поднять соленость океана едва ли не вдвое. Обычно рассматривается лишь испарение в аридном климате как «солнечный путь» образования эвапоритов, но ледниковые периоды точно таким же путем должны были вызывать концентрацию солей в океане, в дополнение к повышению общей минерализации резко меняя соотношение хлоридов и сульфатов + бикарбонатов в пользу хлоридов, хотя бы в полузамкнутых бассейнах.

Итак, первичная гидросфера была преимущественно бикарбонатно-хлоридной, образованной преимущественно за счет газов субаквальной дегазации, если считать, что современное отношение подводного вулканизма к наземному примерно 10:1. Она находилась в равновесии с атмосферой и в случае повышенного содержания $CO_2$ могла быть умеренно кислой, с pH~5–6, допускающим миграцию $Fe^{2+}$. Отсюда возможность развития железного цикла в отсутствие серного цикла. Бикарбонатная гидросфера палеопротерозоя уравновешивалась глобальным субаэральным углекислотным выветриванием силикатных пород с образованием содовых вод .

Задача изучения микробиоты содовых водоемов становится не частным случаем, а вопросом, возможно, характерным для глобальной системы: изверженные породы (граниты?) – атмосферный гидрологический цикл – углекислотное выветривание (глины?) – содовый седиментогенез – сток в океан – геохимический барьер суша/море. Границу между содовыми условиями и нейтрофильными, «нормальными», определяет доступность $Ca^{2+}$. Отсюда необходимость получить более четкое представление о деятельности алкалофильного микробного сообщества. Особый интерес представляет биота аноксической области донных отложений современных содовых водоемов, возможно, аналогичная микробиоте ранних этапов развития биосферы. В силу ряда причин — прежде всего определенных трудностей работы с облигатными анаэробами — алкалофильные анаэробные организмы оставались до последнего времени вне области внимания микробиологов. Сейчас эта лакуна в знаниях до известной степени заполнена. Основное внимание микробиологов было до сих пор посвящено биотехнологическим особенностям алкалофильных микроорганизмов. В результате деятельности аммонифицирующих микробов локально в местах разложения азотистых соединений создаются резко щелочные условия. Поэтому для алкалофилов осуществляется микробиологический принцип «все есть всюду», относящийся к тому факту, что для распространяемых с аэрозолями микроорганизмов географическая изоляция имеет лишь условное значение. При надлежащем времени любое местообитание имеет шанс получить соответствующих ему микроорганизмов даже из отдаленных мест. Иллюстрируется это тем, что с помощью селективных сред можно выделять самые разные микроорганизмы из садовой почвы, «цветочного горшка». Так, алкалофильные бациллы выделяли из разлагающихся морских водорослей и донных отложений моря. Условия для их развития создавались алкалигенами, которые при разложении белковых веществ создавали локальные щелочные условия за счет аммонификации. Нужно иметь в виду, что обитатели преимущественно бикарбонатного почвенного раствора при иссушении испытывают осмотический стресс и должны обладать механизмами его компенсации. Для обитателей содовых озер было предложено название натронофилы.

Для микробного сообщества ситуация принципиально отличается от требований к виду: массовое развитие организмов в кооперативном сообществе происходит в тесном взаимодействии со средой обитания, на которую микробное сообщество оказывает сильнейшее влияние, например, сульфидогенезом в содовых водоемах, и при взаимодействии с другими компонентами сообщества. Взаимодействие подчиняется принципу «здесь и сейчас», а не происхождению. В связи с коротким жизненным циклом бактерий понятие «сейчас» относится к действительно короткому промежутку времени, а «здесь» может быть ограничено локальными условиями.

Устойчивое существование группы микроорганизмов в течение геологической истории возможно, если они образуют автономное сообщество, в котором потоки вещества замкнуты благодаря трофической сети. Условия для существования алкалофилов создаются благодаря внешним для них геохимическим процессам, обусловленным универсальным субаэральным процессом углекислотного выветривания горных пород. Содовые озера представляют тупиковую ветвь углекислотного выветривания, завершающуюся накоплением эвапоритов с доминированием карбонатов натрия. Филогенетическое разнообразие алкалофилов перекрывает все основные ветви филогенетической системы прокариотных микроорганизмов. Таксономическая специфичность проявляется преимущественно на родовом и видовом уровнях. На основании проведенных исследований трофическая система алкалофильного сообщества как по продуцентам, так и по системе деструкции, может считаться функционально полноценной, имея представителей всех основных трофических групп. Оно представляет кооперативное единство и соответствует правилу Виноградского: каждое природное вещество имеет своего микробного потребителя. Алкалофильное сообщество содовых озер, развивающееся в континентальных условиях, могло служить центром возникновения микробного разнообразия. Оно характерно для наземных условий в противоположность хлоридным условиям в океане. Не только путь из «моря на сушу», но и путь с «суши в море» для сообществ прокариотных микроорганизмов амфибиальных ландшафтов не противопоказан (Заварзин, в печати).

В современных содовых водоемах с высокой концентрацией солей разнообразие микроорганизмов, определяемое молекулярными методами, невелико — порядка сотни (сотен) видов (Rees et al., 2004). Это вполне согласуется с экологическим правилом Тинеманна, что видовое разнообразие экстремальных мест обитания невелико при массовом развитии немногих видов. Рассмотрение разнообразия морфологии бактериального планктона в насыщенных содой рассолах оз.Магади может привести к иному выводу, поскольку здесь наблюдаются все обычные и много необычных форм бактерий (Zavarzin, Zhilina, 2000).

Автономное алкалофильное сообщество развивается в содовых озерах, которые благодаря обильному минеральному питанию обладают высокой продуктивностью и эвтрофицируются, создавая большое количество органического вещества. Автономное алкалофильное сообщество является природным объектом и может быть противопоставлено сообществу с внешним источником аллохтонного органического вещества, как при очистке щелочных стоков, или же при сносе остатков береговой растительности, как это происходит в степных озерах. Эвтрофикация в сочетании с пониженным содержанием $O_2$ вследствие снижения и растворимости и быстрого потребления на разложение органических веществ ведет к преобладанию аноксических условий.

Автономное сообщество обладает собственными первичными продуцентами, которыми в содовых озерах могут быть планктонные фототрофные организмы или же бентосное сообщество. Планктон развивается в глубоких водоемах, примерами которых могут служить великие африканские озера. Доминирующим продуцентом здесь считаются виды *Spirulina*, послужившие объектом тщательных исследований. В планктоне высоко минерализованных озер присутствуют такие виды, как *Synechococcus, Synechocystis, Rhabdoderma* (Герасименко, в печати). В связи с тем, что фотосинтез создает высокое значение pH в любых условиях, этот фактор не является ограничивающим для развития зеленых водорослей, как нитчатых, так и одноклеточных, например *Chlorella minutissima*. Ограничивающим фактором служит высокое содержание солей. При насыщении солями способны развиваться виды зеленой хламидомонады *Dunaliella*. Поэтому не следует думать, что содовые водоемы служат обитанием исключительно цианобактерий. Развитие зеленых водорослей ограничивается преимущественно осмотическим фактором, и они обильны в слабоминерализованных «степных» озерах. В содовых озерах с низким содержанием солей разнообразие цианобактерий очень велико и включает десятки видов.

При исследовании свежих культур цианобактерий из оз. Магади оказалось, что зоны оптимального роста всех одноклеточных цианобактерий сконцентрированы в диапазоне 10% соды и 7% NaCI, что соответствует минеральному составу воды оз. Магади. Нитчатые цианобактерии приурочены к гораздо более низким значениям солености и щелочности, и, по-видимому, их массовое развитие должно наблюдаться лишь при значительном опреснении озера. Обильное цветение одноклеточных планктонных цианобактерий в содовых озерах и малая прозрачность воды в них создают неблагоприятные условия для роста нитчатых бентосных цианобактерий, которые развиваются в виде матов лишь при глубинах менее 0,5 м (Герасименко, в печати).

По моим наблюдениям в цилиндрах Виноградского как микрокосмах над насыщенным рассолом соды в течение 12 лет устойчиво развивались практически моновидовые сообщества одноклеточных цианобактерий, принадлежащих по морфологическим характеристикам к роду *Synechocystis* или «бледному синехококку» *Halothece*. К этому организму в качестве минорного компонента иногда присоединялась *Dunaliella viridis*, ответственная за желто-оранжевую окраску культуры в случае своего массового развития. Общее содержание солей в таких весьма плотных, но медленно растущих, культурах цианобактерий составляло до 22%.

При изучении морфологии цианобактерий, выращенных в различных условиях, было обнаружено, что некоторые одноклеточные формы (*Aphanothece stagnina, Chamaesiphon subglobosus*, *Rabdoderma lineare*), в отличие от нитчатых, подвержены значительной морфологической изменчивости. При этом в каждых конкретных условиях эти изменения носили устойчивый характер. Они касались размеров, формы и цвета клеток, однородности клеточного содержимого, размеров слизистых капсул, т.е. характерных признаков, используемых в альгологии при определении вида организма вообще и особенно в пробах природного материала. Например, *Aphanotece stagnina,* выращенная при 1% NaCI и 5% $Na_2CO_3$ морфологически определяется как *Oncobyrsa rivularis* (Герасименко, в печати).

Эвапоритовые условия создаются в мелководных водоемах с малой массой воды и усиленным испарением. В мелководных содовых водоемах на дне развивается бентосное сообщество с доминированием трихомных организмов с типовым представителем их *Microcoleus*, но также с присутствием различных видов *Phormidium* и примесью одноклеточных цианобактерий. Здесь образуется цианобактериальный мат, находящийся под воздействием сильной солнечной инсоляции и эвапоритовой тяги. Предел для массового развития трихомных цианобактерий находится около 17% солей.

Цианобактериальные маты содовых озер, служащие предшественниками хорошо известных озерных строматолитов с возрастом около 2,2 млрд. лет, хорошо известны для озер Испании. В наших исследованиях моделью послужили цианобактериальные маты промерзающего зимой озера Хилганта в Бурятии. Весь мат имел толщину 10 мм, довольно рыхлый из-за наличия во всех слоях неразложившихся нитей цианобактерий. Галофильные маты Сиваша очень плотные и имели толщину до 10 см. Тем не менее, в алкалофильных матах ясно видны 4 цветные зоны, разделенные минеральными слоями: 1) зона оксигенного фотосинтеза, зеленого цвета, с развитием нитчатых цианобактерий, сверху войлочная ткань *Phormidium*, ниже плотная кожа *Microcoleus,* 2) зона аноксигенного фотосинтеза — коричневато-малинового цвета, где слои развития пурпурных бактерий чередуются с прослоями минералов арагонита, кальцита и фосфатов кальция, 3) зона захоронения цианобактерий, коричнево-зеленого цвета, с прослоями минералов, 4) зона сульфатредукции, серовато-черного цвета. Полученные результаты позволили сделать вывод, что структура мата определяется в первую очередь биологией организма-эдификатора *Microcoleus*, и в меньшей степени — физико-химическими условиями среды. Маты континентальных водоемов оказываются не отличимыми от матов морских водоемов. В щелочных условиях возможна садка различных минералов, но в присутствии цианобактериального мата их образование отличается от чисто химических условий в первую очередь текстурой осадков (Герасименко, в печати). Распространенное представление о роли фотосинтеза в образовании карбонатов следует подвергнуть скептическому рассмотрению, поскольку отложение минералов происходит на мертвых клетках и внешних слизистых структурах, в то время как живые фотосинтезирующие трихомы избегают заключения в минеральную оболочку. Этот тип поведения особенно легко наблюдать для алкалофильных цианобактерий в градиентных условиях щелочности и содержания кальция, когда осаждение неизбежно (Заварзин и др., 2003). Возможно, что на процесс осаждения влияет наличие фермента карбоангидразы, обнаруженного в гликокаликсе *Microcoleus.* Этот фермент определяет установление равновесия углекислота/бикарбонат и, следовательно, может влиять на кислотно-щелочные условия в микрозоне гликокаликса (Куприянова и др., 2004).

Повышение минерализации в воде озер способствует избытку минеральных компонентов, в первую очередь фосфатов. Отсюда содовые водоемы обладают повышенной продуктивностью (Kilham, 1981), которая, как общее правило, зависит от доступности минеральных компонентов. Существует линейная зависимость между концентрацией солей и продуктивностью континентальных водоемов до перехода вод в рассолы. Поэтому содовые озера как конечные водоемы стока оказываются благоприятными местами обитания микробных сообществ, вплоть до наступления осмотического ограничения при чрезмерном повышении концентрации солей.

Обычным препятствием для массового развития кажется ограничение доступности большинства металлов, таких как магний и железо из-за растворимости соответствующих карбонатов и оксидов. Это заблуждение обусловлено тем, что не учитывается образование ионных пар и комплексов, которое происходит в карбонатной среде. В результате необходимые элементы удерживаются в растворе на микромолярном уровне, вполне достаточном для обеспечения потребностей микроорганизмов. Более того, наличие соответствующих осадков создает твердый буфер, ограничивающий развитие организмов только кинетикой обмена осадок — раствор и транспортом в водной толще. Отсюда массовое развитие водорослей при pH10, когда казалось бы весь магний должен находиться в осадке, не препятствует синтезу хлорофилла. Механизмы растворения и транспорта железа микроорганизмами с помощью сидерофоров над сульфидами железа в донных осадках тоже хорошо известны. Поэтому к представлению о гипотетическом ограничении развития микроорганизмов какими-либо микроэлементами, входящими в простетические группы ферментов, нужно относится с большой осторожностью. Речь идет о совершенно ином диапазоне концентраций, чем учитываемая в обычных геохимических анализах. Помимо концентрационных ограничений, при массовом развитии микроорганизмов следует учитывать извлечение доступных элементов биомассой при скорости ее образования, превосходящей поступление. В содовых водоемах, как конечных водоемах стока, большое значение имеет регенерационный цикл, связанный с разложением биомассы в донных осадках.

При обсуждении роли фотоавтотрофов в микробном сообществе необходимо иметь в виду, что обмен их резко различен днем при фотосинтезе на свету и ночью в темноте. На свету происходит автотрофная ассимиляция углекислоты и, помимо биомассы, накапливаются запасные вещества, прежде всего крахмал. Ночью эти запасные вещества используются как энергетический субстрат. В цианобактериальном мате цианобактерии быстро оказываются в анаэробных условиях из-за использования $O_2$ для дыхания и переходят к молочнокислому брожению как основной форме катаболизма (Stal, 2000). Продуктом оказывается молочная кислота, которая может служить субстратом для широкого круга анаэробных бактерий, сульфатредукторов в том числе. Восстановленные условия оказываются благоприятными для азотфиксации негетероцистными цианобактериями. Пик азотфиксации *in situ* в цианобактериальном мате приходится на рассвет. Необходимо учитывать, что избыточное количество органического вещества создает благоприятные условия для азотфиксирующих органотрофов и задача обеспечения азотом решается не на уровне вида, а на уровне кооперативного сообщества. Поэтому трофическая сеть сообществ с цианобактериями оказывается различной днем и ночью.

Резкие суточные переходы от аэробных условий вплоть до насыщения $O_2$ к анаэробным условиям с избытком $H_2S$ предоставляют условия для развития факультативных органотрофных анаэробов, например, с серным дыханием или ферментативным типом обмена, и для аэротолерантных анаэробов. В более глубоких слоях мата на глубине нескольких миллиметров сохраняются постоянно анаэробные условия.

Трофическая структура сообщества находит свое отражение в слоистой архитектуре мата, эдификаторами которого служат цианобактерии, занимающие освещенную поверхность. Под ними последовательно в виде микрозон располагаются трофические группы деструкторов.

Испарение приводит к тому, что вместе с солями к поверхности подтягиваются и концентрируются органические вещества, создавая в зоне осаждения солей условия для развития в рапе аэробных органотрофных архей (Звягинцева и др., 1995). В большинстве своем они используют высокие концентрации органического вещества и выделяются на средах с граммовыми количествами казаминовых кислот, пептона, дрожжевого экстракта. Питание в зоне образования эвапоритов требует устойчивости к насыщающим концентрациям солей. В этих экстремальных условиях развиваются представители *Euriarchaeota* галобактерии, которых сейчас известно 18 родов. Филогенетически они довольно четко разделяются на две группы: собственно галобактерий, развивающихся в рассолах в условиях испарения морской воды с NaCl и солями магния как основными компонентами твердой фазы, и натронобактерий, обитающих в условиях сочетания высокой концентрации солей с высокой карбонатной щелочностью и pH 9–10. Для первых принимаются названия *Halo*-, для вторых — *Natrono*-. Некоторые организмы филогенетически попадают в «чужую» группу: *Haloterrigena turkmenica* и *Halobiforma haloterresris* в группу натронобактерий, а *Natronomonas pharaonis* из Вади-Натрун (Египет) в группу галобактерий, вместе с выделенным из тибетского щелочного pH 9,4 хлоридно-сульфатного озера *Haloalkalicoccus tibetensis* (Xu et al., 2005).

Развитие галофилов связывалось с довольно высокой концентрацией магния в соляных рассолах морской воды, отсутствующей в содовых водоемах. Поэтому трудно было ожидать обнаружения галобактерий в содовых водоемах. Тем не менее, яркая красная окраска рапы содовых озер была отмечена не только Б.Л. Исаченко, приписавшим ее пурпурным бактериям, но и Х. Яннашем, обнаружившим ее в Вади-Натрун, и привлекшим ряд немецких исследователей в 1970–1980 х гг. (Трюпер, Имхофф, Галинский). Оказалось, что архебактерии содовых озер представлены новыми родами, получившими название «натронобактерий» (*Natronobacterium, Natronococcus)* и подробно исследованных Тиндаллом и Грантом в 1980-х гг. Они оказались распространены в озерах с pH 9,0–10,0 и содержанием натрия 3–4 М. В случае содовых озер это археи родов *Natronococci* и *Natronobacterium*, описанные Тиндаллом (Tindall et al., 1984; Tindall, 1988), число таксонов которых пополняется с развитием филогенетической систематики. Эти организмы создают вишневые скопления под слоем осаждающейся на поверхности троны. Если обмен галобактерий основан на использовании родопсин-зависящего фототрофного получения энергии, то для натронобактерий действует фобородопсин с отрицательным фототаксисом. По трофическим свойствам натронобактерии представляют органотрофов, использующих органические вещества, концентрирующиеся в зоне их развития вместе с солями при эвапоритовой тяге. Они рассматриваются как малоспецифичные трофически аэробные органотрофы. Библиотека клонов натронобактерий из различных содовых озер указывает на большое число еще не описанных генетически отличных видов.

Ко вторичным фототрофным продуцентам, использующим продукты обмена микробного сообщества, относятся анаэробные аноксигенные фототрофы с доминированием видов пурпурной серной бактерии *Ectothiorhodospira*. Серные фототрофы регенерируют сульфат, восстанавливаемый сульфатредукторами и совместно с ними выполняют роль конечных деструкторов. Аноксигенные фотоорганотрофные бактерии присутствуют в микробном сообществе содовых озер иногда в значительном количестве, придавая воде озер малиновую окраску (Горленко, в печати).

Разложение органического вещества мортмассы продуцентов следует правилу Виноградского: каждое природное вещество имеет своего специфического деструктора (рис. 2). Соответственно имеются три основных пути аэробной деструкции: сахаролитический, под которым подразумевается разложение безазотистых соединений, протеолитический для азотистых соединений и липолитический для жиров. Для сахаролитического пути, который включает разложение низкомолекулярных веществ и органических кислот, ти-

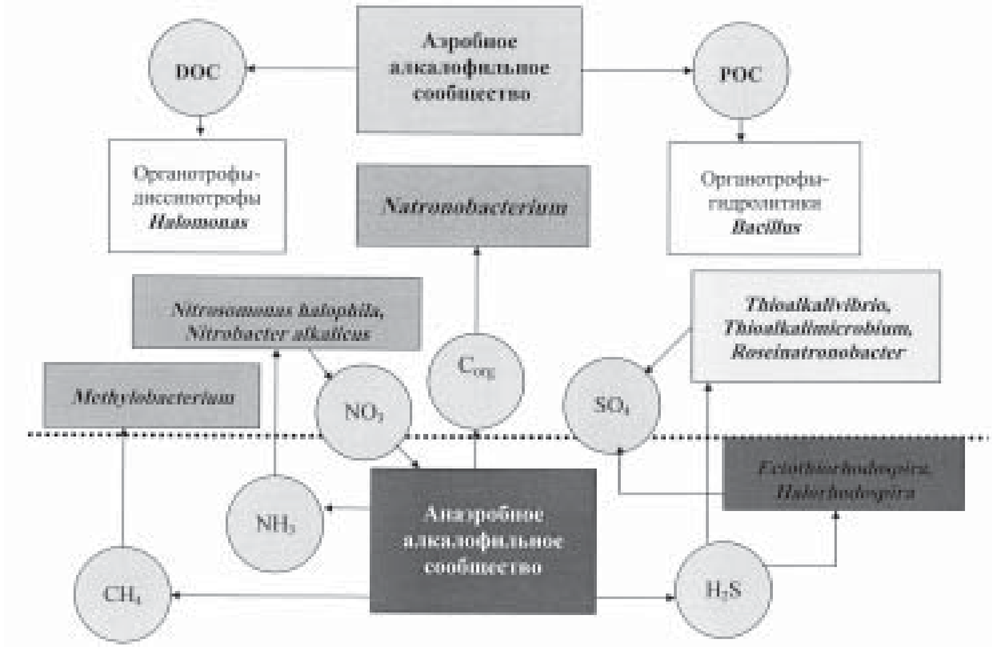



Рис. 2. Развитие планктонных микроорганизмов в толще воды содового водоема ведет к окислению основных продуктов, поднимающихся из анаэробной зоны. Тионовые бактерии аэробно окисляют восстановленные соединения серы, которые проходят через слой пурпурных бактерий, окисляющих их на свету. Азотистые соединения нитрифицируются при не слишком высокой солености до нитрата, который может как усваиваться первичными продуцентами так и служить субстратом денитрификации. Относительно слабый метаногенез допускает развитие метанокисляющих алкалофилов. Среди органотрофов следует обратить внимание на экстремально галофильных натронобактерий, которые развиваются в слое эвапоритов, куда одновременно подтягиваются и органические вещества. Бациллы приспособлены к развитию в высыхающих частях водоема. Среди них имеются и анаэробные формы. Приведенные как примеры микроорганизмы относятся в большинстве к видам, открытым за последнее десятилетие (см. текст).

пичными представителями могут считаться прежде всего алкалофильные галомонады и бациллы. Сюда же относятся организмы, способные гидролизовать растворимые полимеры (крахмал) и нерастворимые (целлюлозу), как основные продукты фототрофов. Большую проблему представляет разложение слизей чехлов цианобактерий, которые оказываются чрезвычайно устойчивыми и в лабораторных опытах с микрокосмом сохраняются в течение трех лет. Для протеолитического пути типичными представителями могут служить разнообразные алкалофильные бациллы, которые были предметом широких исследований японских ученых (Horikoshi, 1991). Число их видов превышает 15. Алкалофильные бациллы филогенетически принадлежат к группе «бацилл 6». Повышенный интерес вызвали алкалофильные амилолитические организмы. Оз. Богориа (Кения) с термальным источником на берегу, с топким илом и бесчисленными стаями фламинго, оказалось удобным местом для их выделения. Бациллы, обладающие внеклеточными щелочными амилазами, активными при pH 10 и 55°, были выделены из термальных источников. Они оказались идентичными *acillus halodurans*. Они гидролизовали крахмал, амилозу, амилопектин, пуллулан. Амилолитической активностью обладает новый род *Alkalimonas* с штаммами, выделенными из оз. Элементеита в Кении и содовых озер Китая. Эти строго аэробные органотрофные псевдомонады растут при pH 10–10,5 и солености 2–3%. Из озер Эфиопии были выделены алкалофильные амилолитические бациллы, росшие при солености до 10% NaCl. Наконец липолитический путь представляет особый биотехнологический интерес. Липолитические организмы из оз. Богориа в большинстве оказались принадлежащими роду *Halomonas*, близкими *H. desiderata*, и представителями рода *Bacillus*, близкими *B. halodurans, B. alcalophilus, B. licheniformis.* Важным фактором для выявления липолитического пути было наличие эмульгатора — гуммиарабика. Содовые озера и содовые солончаки пока не служили местом выделения этих организмов. Необходимо, однако, иметь в виду функциональное разнообразие бацилл, способных жить в условиях высокой щелочности. Как упоминалось, алкалофилы не ограничены в своих возможностях содовыми местообитаниями.

Таким образом, алкалофильные аэробы способны разлагать широкий круг органических веществ, и, по-видимому, выделение соответствующих микробов-специалистов определяется количеством затраченного на работу труда.

Цикл азота начинается азотфиксаторами, которыми при своем доминировании в качестве первичных продуцентов считаются алкалофильные цианобактерии. Однако способность к азотфиксации свойственна также многим анаэробам. При доступности фосфата азотфиксирующие первичные продуценты имеют благоприятные условия для развития по сравнению с эвкариотными зелеными водорослями. Азотфиксация в содовых водоемах, по-видимому, не лимитирована и представлена рядом видов. В этом отношении интересна способность к азотфиксации алкалофильного целлюлозолитического *Clostridium alkalicellulosi*, осуществляющего короткий трофический путь от мортмассы зеленых водорослей (Жилина и др. 2005). Разложение азотистых веществ биомассы начинается аммонификаторами, которые не были специально изучены для сообщества содовых озер, хотя щелочные протеазы алкалофильных бацилл изучались в связи с технологическими целями. Считается, что это широко распространенная функция галомонад и бацилл.

Поведение аммония в щелочных условиях обусловлено его легким улетучиванием при переходе в аммиак. Тем более интересно наличие цикла азота, включающего обе фазы нитрификации, как образование нитрита, так и образование нитрата. Обе группы нитрификаторов, обнаруженные в содовых озерах принадлежат к низкосолетолерантным алкалофилам. Аммоний-окисляющие изоляты принадлежат к виду *Nitrosomonas halophila*, но отличаются от своего нейтрофильного родственника исключительно высокой верхней границей pH для роста. Нитрит-окисляющие штаммы представляют новый вид *Nitrobacter alkalicus*. Алкалофильные хемосинтезирующие нитрификаторы обеих фаз нитрификации были обнаружены Д.Ю. Сорокиным (в печати), причем нитрификатор первой фазы обладал также необычной для организмов этой группы способностью к окислению метана. Нитрат в фотической зоне может использоваться для биосинтеза цианобактериями. В темное время и вне фотической зоны происходит восстановление нитрата денитрифицирующими алкалофильными галомонадами (Болтянская, в печати). Наконец, способность к автотрофному росту с водородом в натронофильных условиях аэробно или же анаэробно с нитратом показана соответственно для факультативно-автотрофных представителей альфапротеобактерий и гаммапротеобактерий родов *Alkalispirillum-Alkalilimnicola* (Sorokin, Kuenen, 2005; Сорокин, в печати).

Повышенная продуктивность в высокоминерализованных водоемах обусловливает их эвтрофикацию и, соответственно, легкое создание анаэробной зоны из-за понижения растворимости кислорода и ограничения транспорта повышенной вязкостью среды. При эвтрофикации и особенно в плотных бентосных цианобактериальных матах быстро со-

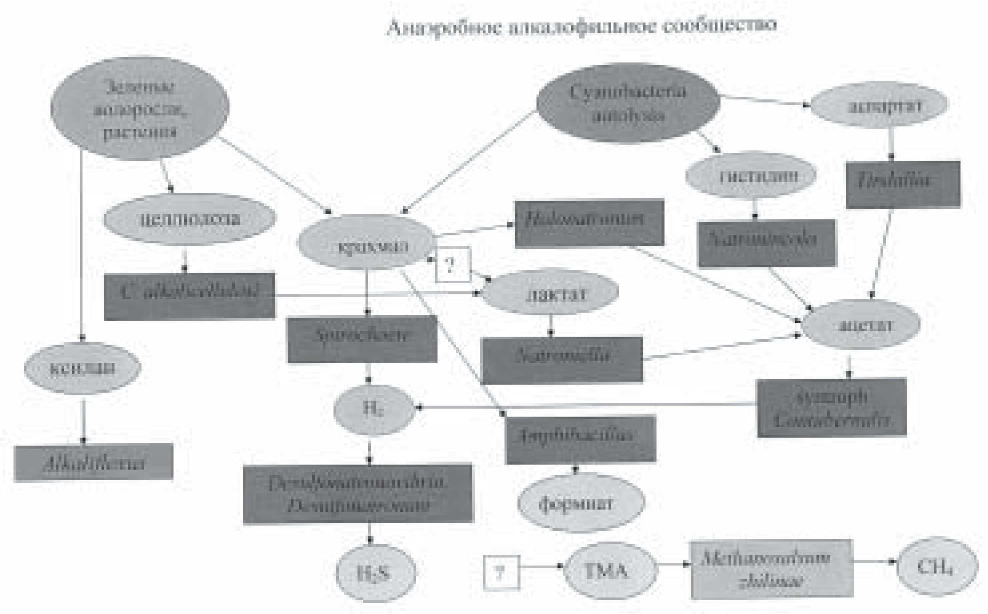



Рис. 3. Анаэробные организмы донных осадков составляют трофическую сеть с взаимодействующих групп. Названия типичных представителей даны в боксах, названия метаболитов — в овалах. Центральным метаболитом как протеолитического, так и сахаролитического пути служит ацетат. Разложение ацетата осуществляет синтрофная группировка *Contubernalis – Desulfonatronum*. В ней гидрогенотрофные сульфатредукторы поглощают $H_2$, создавая термодинамическую возможность для анаэробного разложения ацетата. Следует обратить внимание на образование формиата анаэробными алкалофилами и относительно нехарактерное образование $H_2$, например спирохетами. Главным продуктом деятельности сообщества является $H_2S$, окисление которого пурпурными серобактериями замыкает цикл деструкции в анаэробной зоне. Сообщество алкалофильных анаэробов представляет кооперативное единство. Приведенные в схеме микроорганизмы выделены и описаны Т.Н.Жилиной и ее группой за последние годы (см. текст).

здаются анаэробные условия. Деградация взвешенного органического вещества осуществляется анаэробными органотрофными микроорганизмами. Разложение происходит в виде каскада реакций, в котором первый этап осуществляют гидролитические организмы, далее следуют образующие органические кислоты и другие несбраживаемые вещества бродильщики, а замыкают трофическую цепь вторичные анаэробы, использующие внешние окислители. Анаэробное сообщество с особенной очевидностью следует правилу Виноградского: «каждый продукт должен иметь своего специфического потребителя», доминирующего в данных топических условиях. Анаэробные органотрофные алкалофилы до начала наших исследований практически не были изучены. В настоящее время получена довольно полная картина трофической цепи с выделением в чистую культуру представителей трофических групп (рис. 3).

Заключительные этапы разложения органического вещества осуществляют вторичные анаэробы. К ним в первую очередь относятся гидрогенотрофные организмы – метаногены и сульфатредукторы. Продуктами их обмена являются метан и сероводород. Сульфатредукторы в условиях повышенной минерализации имеют достаточно сульфата и органического вещества для осуществления в полной мере своего обмена. В щелочных условиях сероводород присутствует в форме относительно нетоксичных гидросульфид- и сульфид- ионов: $H_2S = H^+ + HS^-$ и $HS^- = H^+ + S^{2-}$. Вместе с тем в осадках обычно мало железа, связывающего сероводород в нерастворимые сульфиды. Поэтому цикл серы может проявляться в полной мере. В отличие от пресных условий, где недостаток сульфата и доступность железа приводят к быстрому выведению серы из цикла в виде гидротроиллита, ограничивают сульфидогенез и приводят к преобладанию метаногенеза, в содовых водоемах цикл серы может проявляться в полной мере. Алкалофильные сульфатредукторы, выделенные нами из черных осадков содовых озер, принадлежат к двум семействам: алкалофильным Desulfonatronoaceae и галофильным Desulfohalobiaceae. Эти организмы используют водород и обеспечивают термодинамические условия для возможности анаэробного окисления несбраживаемых продуктов.

Гидрогенотрофный метаногенез, как правило, в содовых водоемах проигрывает сульфидогенезу, хотя присутствие водородных метаногенов установлено в содовых водоемах и соответствующие организмы выделены в чистые культуры группой Буна из осадков Вади-Натрун в Северной Африке (обсуждение см. Жилина, в печати). Ограничивающим фактором для метаногенов служит высокая соленость, приводящая к доминированию неконкурентного метилотрофного пути метаногенеза, подобно тому, как это имеет место в галофильных сообществах. Типичным представителем метилотрофных алкалофильных метаногенов является *Methanosalsum zhilinae*. Понижение солености при высоком pH в сообществе позволяет развиваться различным метаногенам. Выделяющийся метан поднимается к поверхности. Соответственно в содовых озерах были обнаружены алкалофильные метанотрофы (Хмеленина и др., 1997). Культивируемые представители метанотрофов в содовых озерах относятся к умеренно солетолерантным, но облигатно алкалофильным видам группы I, представленной родом *Methylomicrobium*. Изученный штамм, выделенный из содовых озер Кении, был способен к окислению метана, метанола и аммиака при pH, выше 10. Кроме того, данный алкалофил также может участвовать в серном цикле, окисляя серосодержащие $C_1$-соединения (Сорокин, в печати).

Связь между продуцентами органических кислот и гидрогенотрофными анаэробными микроорганизмами осуществляют синтрофные организмы, способные разлагать органические кислоты с выделением $H_2$ при условии его немедленного удаления до очень низкой концентрации. При этом ключевое значение имеет разложение ацетата по суммарной реакции $CH_3COOH + 2H_2O = 2CO_2 + 4H_2$, осуществимой лишь при полном удалении водорода. Реакция может осуществляться лишь сопряженным путем при деятельности двух организмов. Примером служит анаэробное окисление ацетата с сульфидогенезом, осуществляемое в бинарных культурах облигатным синтрофом *Contubernalis* в паре с потребляющим водород *Desulfonatronum cooperativum*. Следует заметить, что в результате филогенетического анализа сообщества содового оз. Моно в Лейк, Калифорнии обнаружено значительное число клонов некультивируемых организмов, близких *Contubernalis*. Синтрофные организмы иногда обладают способностью к развитию за счет иных катаболических процессов, например брожения, и относятся к облигатным синтрофам, к которым неприменимо правило Коха о чистых культурах. Липолитический анаэробный термоалкалофильный организм *Thermosyntropha,* окисляющий липиды, в совместной культуре с метаногенами из экваториального оз. Богория был описан В. Светличным (Svetlichny et al., 1996). Для алкалофильных анаэробов характерно образование в качестве продуктов брожения не водорода, а формиата, возможно, как ответ на щелочные условия среды. Вместе с тем формиат служит превосходным источником энергии для алкалофильных сульфатредукторов. Возможно, что в алкалофильном анаэробном сообществе именно формиат оказывается преимущественным субстратом межвидового переноса восстановителя. Роль формиата как межвидового внеклеточного переносчика в анаэробном сообществе сейчас может считаться признанной. Деятельность сульфатвосстанавливающих бактерий, начиная с самых ранних работ, признается дополнительным биогенным фактором создания щелочности в содовых озерах.

Сероводород как конечный продукт может поступать в фотическую и/или аэробную зону и там окисляться до сульфата, регенерируя субстрат сульфатредукторов. Цикл серы в щелочных условиях отличается от хорошо изученных циклов серы в нейтральных и кислых местообитаниях образованием из серы желтых полисульфанов, которые не образуются в нейтральных условиях. В связи с низкой концентрацией металлов в содовых водоемах преимущественной формой анаэробной зоны следует считать гидросульфиды натрия; сульфиды железа здесь образуются лишь в незначительном количестве. Ряд аэробных алкалофильных тионовых бактерий, окисляющих соединения серы, описан Д.Ю. Сорокиным. Для регенерации сульфата существуют две возможности: первая связана с развитием в фотической зоне фототрофных серных бактерий, иногда столь обильных, что их можно считать важнейшими вторичными продуцентами органического вещества (Горленко, в печати; Намсараев, Намсараев, в печати). Среди хемолитоавтотрофных сероокисляющих алкалофилов доминируют две специфические группы аэробных бактерий, принадлежащие к родам *Thioalkalimicrobium* и *Thioalkalivibrio* и принадлежащие *к* $\alpha$- и $\gamma$-*Proteobacteria*. Последние генетически близки к серным пурпурным бактериям семейства Ectothiorhodospiraceae, другие — к нейтрофильным тионовым бактериям рода *Thiomicrospira*. Важным компонентом среди сероокисляющих бактерий являются алкалофильные *Roseinatronobacter,* способные окислять сульфид, тиосульфат, полисульфид и элементную серу до сульфатов или сульфита.

Серный цикл в содовых озерах выражен наиболее ярко. Окислительная часть цикла в аэробных условиях осуществляется тиотрофными литоавтотрофами. Среди них наибольшего внимания заслуживает род *Thioalkalivibrio*, представители которого закрывают практически весь ряд pH-соленость содовых озер, а также большинство известных комбинаций веществ донор-акцептор, известных для этой группы хемолитотрофов. Для бактерий гиперсоленых содовых озер характерна не гало-алкало-филия, а натроно- (содо)-филия, одной из причин которой является существенная электрохимическая разница содовых и соленых рассолов (Сорокин, в печати).

Полученные на данный момент результаты позволяют заключить, что лишь серный цикл может функционировать в полном объеме в условиях гиперсоленых содовых озер.

В аэрируемых водоемах образуется сульфат натрия, который в криоаридном климате при вымораживании выпадает в виде мирабилита и является типоморфным минералом мирабилитовых озер. Специальное внимание следует уделить сульфату магния — эпсомиту, поскольку существует зона щелочности, в которой бикарбонат магния может присутствовать после осаждения карбонатов кальция и гипса. Эпсомит идентифицирован в метеоритах кометного происхождения (Оргей), где он слагает трихомные бактериоморфные остатки (Hoover, 2006).

Аноксигенный фотосинтез служит основным источником сульфатов в содовых озерах. Первые исследования серных пурпурных бактерий основывались на идентификации серобактерий по морфологическим признакам. В настоящее время круг пурпурных бактерий, идентифицированных современными методами, включает роды *Ectothiorhodospira, Halorhodospira, Thiorhodospira, Ectothiorhodosinus, Allochromatium, Lamprocystis, Thiocapsa, Thoalkalicocus.* Среди фототрофных бактерий, развивающихся при повышенной солености, алкалофилы составляют небольшую долю, но их таксономический ранг обычно находится на уровне рода – вида. Несерные пурпурные бактерии не характерны для этих водоемов, где быстро происходит органотрофное использование их субстратов. Недавно в них найден, пока единственный, алкалофильный вид несерных пурпурных бактерий *Rhodobaca bogoriensis*. В слабосоленых содовых озерах обнаружены также галотолерантные натронофильные гелиобактерии, отнесенные к двум новым видам рода *Heliorestis*. Одноклеточных серных зеленых бактерий никогда не находили в содовых озерах, в то время как присутствие трихомных зеленых бактерий морфологически сходных с родами *Oscillochloris* и *Chlorothrix*, было отмечено в микробных матах содовых озер с минерализацией до 40 г/л. Представители семейств Ectothiorhodospiraceae, Heliobacteriaceae и лишь некоторые Chromatiaceae относятся к облигатным алкалофилам с оптимумом pH 9–9,5; они нуждаются в ионах карбонатов. Виды *Ectothiorhodospira* наиболее приспособлены не только к экстремальной солености, но и к щелочным условиям среды, тогда как *Thiocapsa* является галотолерантом и алкалотолерантом. Большинство видов *Ectothiorhodospira* характеризуются своей способностью жить при щелочных значениях pH и при различном содержании NaCl, откладывать элементную серу вне клетки при росте с сульфидом — донором электронов для фотосинтеза. Виды *Halorhodospira* имеют нижним пределом 10% солености. (Горленко, в печати).

Особый интерес в связи с условиями древних бикарбонатных водоемов представляет железоредукция. В щелочных условиях в присутствии $O_2$ быстро образуется нерастворимый ферригидрит — ключевое вещество железного цикла. В аноксических условиях ферригидрит служит субстратом диссимиляторной железоредукции. Но для миграции железа необходима высокая концентрация $CO_2$, приводящая к снижению pH. Алкалофильные железоредукторы обнаружены в содовых озерах (Д.Г. Заварзина, личное сообщение). Подробно описаны умеренно галофильные, облигатно анаэробные железоредукторы рода *Alkaliphilus*, филогенетически близкому к *Tindallia*, из сточного пруда производства бора с pH 9,5 (Ye et al., 2004).

Особый интерес представляют в западных содовых озерах США мышьяк и селен. Оба элемента поступают в них из гидротермальных источников. В связи с их токсичностью им были посвящены специальные исследования. Мышьяк присутствует в оз. Моно на уровне 200μM, а в гиперсоленом оз. Сирлес на уровне 3000μM (Oremland et al., 2005). Повышенное содержание гидротермального мышьяка As (III) в придонных водах оз. Моно привело к изучению его анаэробного окисления денитрификаторами в менее токсичный As(IV). Организм оказался факультативным автотрофом, использующим для денитрификации кроме As (III), либо $H_2$ , либо $H_2S$, или ацетат как в аэробных, так и анаэробных условиях. Он относится к тиобциллам и принадлежит к *Gammaproteobacteria* (Oremland et al., 2002). Из бацилл на лактате из аноксических вод были выделены умеренно галофильные *Bacillus selenitreducens* и *B. arsenicoselenatis*, названия которых указывают на их физиологическую функцию. В озере восстановление мышьяка уступает только сульфатредукции. Геохимия мышьяка в Калифорнии подробно рассмотрена (Oremland et al., 2004). Следует отметить формирование серномышьяковых соединений. Арсенат использующий сульфатредуктор *Desulfosporosinus auripigmentum* при повышенном pH образовывал трисульфид мышьяка. В щелочных рассолах оз. Сирлесс, состоящих из (в молях на кг): Na 7,43; K 0,78; $HCO_3^{-}$+$CO_3^{2-}$ 0,64; $Cl^-$ 5,25; $SO_4^{2+}$ 0,73; $BO_3^{2+}$ 0,46, содержится ~4 mM мышьяка. В таком рассоле анаэробные органотрофные микроорганизмы после 1 года накопления оказались способными вести реакцию:

$$\text{лактат} + 2HAsO_4^{2-} + H^+ > \text{ацетат} + 2H_2AsO_3^- + HCO_3^- \quad \Delta G = -201.7 kJ.$$

Выделенный организм был экстремальным галоалкалофилом и не рос при менее 200 г/л солей с оптимумом при pH 9,5 и отсутствием роста при pH менее 9,1. Вместо лактата донором мог служить сульфид и организм представлял хемолитоавтотрофа. Другой штамм мог использовать $H_2$ как восстановитель. Филогенетически организм принадлежит к порядку *Halanaerobiales*, будучи близок к *Halocella*. Бесспорно, организм представляет крайний случай экстремофилии. Окисление арсенита известно с 1918 г., и довольно подробно было исследовано казахстанскими микробиологами, которые нашли среди них много гетеротрофных псевдомонад, выделявшихся из пород с арсенопиритом, скородитом, реальгаром (Илялетдинов, 1984). Часть штаммов, как *Alcaligenes eutrophus* штамм 280, продолжала окисление при pH 10–11, в то время как ниже pH6 окисления не было. Автотрофный организм, названный *Pseudomonas arsenitooxidans*, продуцировал арсенат как конечный продукт окисления. Таким образом, катализируемый бактериями цикл мышьяка вполне реален.

## Автономное алкалофильное сообщество

Накопленные к настоящему времени сведения об алкалофильных микроорганизмах — обитателях содовых озер как модельных экосистем — позволяют дать схему отношений в этих сообществах. При этом следует учитывать пестроту содовых озер, которые в отличие от морских местообитаний чрезвычайно вариабельны по своей гидрохимии. Служит ли это обстоятельство положительным или отрицательным фактором эволюции требует отдельного рассмотрения. По моему мнению, чрезвычайная устойчивость океанической среды обитания ограничивает возможности изменения. Поэтом тезис «жизнь вышла из моря» для мира бактерий представляется весьма условным. Варьирующие условия на суше и ее границах в условиях амфибиальных ландшафтов, к которым следует отнести и мелководья, предполагают относительную устойчивость, превосходящую требования толерантности к стрессам и выживанию как доминирующему фактору, вместе с варьированием условий и разнообразными переходами создают выгодные условия для эволюции. Для микробных сообществ амфибиальные ландшафты представляются оптимальными местами обитания.

Полученные к настоящему времени культуры алкалофильных микроорганизмов могут рассматриваться лишь как примеры представителей определенных функциональных групп в сообществах содовых озер. Они выделены из разных содовых озер: от «сухих озер» в вулканических областях, как оз. Магади в Восточно-Африканском Рифте, до «степных озер» во внутриконтинентальных областях Евразийского суперконтинента.

Полноценность микробного сообщества в функциональном отношении и способность его осуществлять циклы основных биогенных элементов (углерода, азота, фосфора) не накладывает ограничения на возможность его развития в отдаленном прошлом. Каковы были размеры содовых водоемов прошлого, относится к области палеогеографии. и в большой степени носит гадательный характер. Однако приуроченность биотопов этого типа к субаэральной поверхности наземных экосистем прошлого кажется вполне допустимой и даже вероятной для участков таких древних кратонов, как Каапвааль, и участков Фенноскандинавского щита в определенные моменты их существования. Геологические доказательства сводятся к идентификации древних кор выветривания.

Работа выполнена в рамках программ Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и «Молекулярная и клеточная биология».

## Литература

Баталин Ю.В., Касимов Б.С., Станкевич Е.Ф. 1973. Месторождения природной соды и условия их образования. М. 207 с.

Батурин Г.Н. 2004. Фосфатонакопление в океане. М.: Наука. 464 с.

Болтянская Ю.В. (в печати). Галоалкалофильные денитрифицирующие представители рода *Halomonas*: роль в функционировании микробного сообщества содовых озер и возможности практического применения // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 14.

Герасименко Л.М. (в печати). Алкалофильные оксигенные фотосинтезирующие организмы (видовое разнообразие, экофизиология и роль в отложении и трансформации минералов) // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 13.

Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. 1993. Реликтовые цианобактериальные сообщества // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. Ред. А.Ю. Розанов М.: Наука. С. 222–254.

Герасименко Л.М., Митюшина Л.Л., Намсараев Б.Б. 2003. Маты *Microcoleus* из алкалофильных и галофильных сообществ // Микробиол. Т. 72. № 1. С. 84–92.

Горленко В.М. (в печати). Аноксигенные фототрофные бактерии содовых озер // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 14.

Дривер Дж. 1985. Геохимия природных вод. М.: Мир. 440 с.

Жарков М.А. 1974. Палеозойские соляные формации мира. М.: Недра. 392 с.

Жарков М.А. 1984. Проблемы эволюции эвапоритового осадконакопления // Осадочные формации и условия их образования. Новосибирск. С. 3–13.

Жилина Т.Н., Кевбрин В.В., Турова Т.П. и др. 2005. *Clostridium alkalicellum* sp.nov. — облигатно алкалофильный целлюлозолитик из содового озера Прибайкалья // Микробиол. Т. 74. С. 642–653.

Заварзин Г.А. 1984. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука. 268 с.

Заварзин Г.А. 1993. Эпиконтинентальные содовые водоемы как предполагаемые реликтовые биотопы формирования наземной биоты // Микробиол. Т. 62. Вып.5. С. 789–800.

Заварзин Г.А. (в печати). Алкалофильное микробное сообщество // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 14.

Заварзин Г.А., Жилина Т.Н. 2000. Содовые озера — природная модель древней биосферы континентов // Природа. № 2. С. 45–55.

Заварзин Г.А., Орлеанский В.К., Gehасименко Л.М. и др. 2003. Лабораторные модели цианобактериальных матов щелочного барьера // Микробиол. Т. 72. Вып. 1. С. 84–92.

Заварзина Д.Г. 2004. Образование магнетита и сидерита термофильными железоредуцирующими бактериями // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–8.

Звягинцева И.С., Герасименко Л.М., Кострикина Н.А. и др. 1995. Взаимодействие галобактерий и цианобактерий в галофильном цианобактериальном сообществе // Микробиол. Т. 64. С. 252–258.

Илялетдинов А.Н. 1984. Микробиологические превращения металлов. Алма-Ата: Наука. 266 с.

Кортисти Г. Дж. Дж., Аппельдорн К.Дж., Бонтинг К.Ф.С. и др. 2000. Биохимия и экология усовершенствованного биологического удаления фосфора // Биохимия. Т. 65. Вып. 3. С. 394–404.

Кузнецов В.Г. 2003. Эволюция карбонатонакопления в истории Земли. М.: ГЕОС. 262 с.

Куприянова Е.В., Маркелова А.Г., Лебедева Н.В. и др. 2004. Карбоангидраза алкалофильной цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes* // Микробиол. Т. 73. Вып. 3. С. 307–311.

Мележик В.А., Басалаев А.А., Предовский А.А. и др. 1988. Углеродистые отложения ранних этапов развития Земли (геохимия и обстановки накопления на Балтийском щите). Л.: Наука. 197 с.

Намсараев Б.Б., Намсараев З.Б. (в печати). Микробные процессы круговорота углерода и условия среды обитания в щелочных озерах Забайкалья и Монголии // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 13.

Природа фосфатных зерен и фосфоритов крупнейших бассейнов мира. 1999. / Э.Л. Школьник, Т. Тан, Э.А. Еганов и др. Владивосток: Дальнаука. 207 с.

Савенко В.С. 2004. Что такое жизнь? Геохимический подход к проблеме. М.: ГЕОС. 203 с.

Савенко В.С. 2005. Трансформация силикатов в процессе литогенеза как фактор, контролирую-

щий содержание $CO_2$ в атмосфере // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5 Геогр. № 5. С. 5–12.
Сорокин Д.Ю. (в печати). Натронофильные аэробные хемолитотрофные бактерии содовых озер // Труды Ин-та микробиол. РАН. Т. 14.
Сорохтин О.Г. 2005. Бактериальная природа оледенений Земли // Вестн. РАН. Т. 75. С. 1107–1122.
Хмеленина В.Н., Калюжная М.Г., Троценко Ю.А. 1997. Физиолого-биохимические особенности галоалкалотолерантного метанотрофа // Микробиол. Т. 66. С. 447–453.
Холодов В.Н. 2002. Проблемы возникновения эпох фосфоритообразования в истории Земли // Геология рудн. месторождений. Т. 44. № 5. С. 371–385.
Arp G., Reimer A., Reitner J. 2001. Photosynthesis-induced biofilm calcification and calcium concentrations in Phanerozoic oceans // Science. Vol. 292. P. 1701–1704.
Bekker A., Holland H.D., Wang P.L. et al. 2004. Dating the rise of atmospheric oxygen // Nature. Vol. 427. P. 117–120.
Dupraz Ch., Visscher P.T. 2005. Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats // Trends in Microbiol. Vol. 13. No. 9. P. 429–438.
Fossil and recent biofilms: A natural history of life on Earth. 2003. Eds. W.E. Krumbein, D.M. Peterson, G.A. Zavarzin. Dordrecht: Kluwer Acad.Publ. 482 p.
Gerdler R.W. 1991. The Afro-Arabian rift system – an overview // Tectonophysics. Vol. 197. P. 129–135.
Guererro M.C., Tadeo A.B., de Wit R. 1994. Environmental factors controlling the development of microbial mats in inland saline lakes; the granulometric composition of the sediment // Microbial mats. NATO ASI SER. Vol. G35. Eds. L.J. Stal, P. Caumette Berlin: Springer. P. 85–90.
Holland H.D. 2002. Volcanic gases, black smokers, and the Greate Oxidation Event. // Geochim. Cosmochim. Acta. Vol. 66. P. 3811–3826.
Horikoshi K. 1991. Microorganisms in alkaline environments. Tokio: Kodansha-VCH. 275 p.
Hoover R.B. 2006. Comets, carbonaceous meteorites, and the origin of the biosphere // Biogeosciences discussions. Vol. 3. P. 23–70.
Huston D.L., Logan G.A. 2004. Barite, BIFs and bugs: evidence for the evolution of the Earth's early hydrosphere // Earth and Planet. Sci. Letters. Vol. 220. P. 41–55.
Imhoff J.F., Sahl H.G., Soliman G.S.H., Trüper H.G. 1979. The Wadi Natrun chemical composition and microbial mass development in alkaline brines of eutrophic desert lakes // Geomicrobiol. J. 1. P. 213–234.
Fossil and recent Biofilms. 2003. A natural history of life on Earth. Eds. W.E.Krumbein, D.M. Peterson, G.A. Zavarzin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 482 p.
Kempe S., Kazmierczak J., Degens, E.T. 1989. The soda ocean concept and its bearing on biotic evolution // Origin, evolution and modern aspects of biomineralization in plants and animals / Ed. R.E. Crick N.Y.: Plenum Press. P. 29–39.
Kilham P. 1981. Pelagic bacteria: extreme abundance in African saline lakes // Naturwissenschaften. Vol. 67. P. 380–381.
Falkow S., Rosenberg E., Schleifer K-H., Stackebrandt E. N.Y.: Springer. http://link.springer-ny.com/link/service/books/10125/.
Lowe D.R., Tice M.M. 2004. Geological evidence for Archean atmospheric and climatic evolution: fluctuating levels of $CO_2$, $CH_4$, and $O_2$ with an overriding tectonic control // Geology. Vol. 32. P. 493–496.
Melezhik V.A., A.E.Fallick, D.E.Rychanchik, A.B.Kuznetsov. 2005. Palaeoproterozoic evaporites in Fennoscandia: implications for seawater sulphate, the rise of atmospheric oxygen, and local amplification of $\delta\,^{13}C$ excursion // Terra Nova. Vol. 17. P. 141–148.
Oremland R.S., Hoeft S.E., Santini J.M. et al. 2002. Anarobic oxidation of arsenite in Mono Lake water and by a facultative, arsenite-oxidizing chemoautotroph, strain MLHE-1 // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 68. P. 4795–4802.
Oremland R.S., Stolz J.F., Hollibaugh J.T. 2004. The microbial arsenic cycle in Mono Lake, California // FEMS Microbial. Ecol. Vol. 48. P. 15–27.
Oremland R.S., Kulp T.R., Blum J.S. et al. 2005 A microbial arsenic cycle in a salt-saturated, extreme environment // Science. Vol. 308. P. 1305–1308.
Rees H.C., Grant W.D., Jones B.E., Heaphy S. 2004. Diversity of Kenyan soda lake alkaliphiles assessed by molecular methods // Extremophiles. Vol. 8. P. 63–71.

Rouxel O.J., Bekker A., Edwards K.J. 2005. Iron isotope constraints on the Archean and Paleoproterozoic ocean redox state // Science. Vol. 307. P. 1088–1091.

Schwartzman D. Life, temperature, and the Earth: the self-organizing biosphere // N.-Y.: Columbia Univ. Press. 1999. 241 p.

Sorokin D.Y., Kuenen, J.G. 2005. Alkaliphilic chemolithotrophs from soda lakes // FEMS Microbiol. Ecol. Vol. 52. P. 287–295.

Stal L. 2000. Cyanobacterial mats and stromatolitess //The ecology of cyanobacteria Eds. B. Whiton, M. Pots Netherlands: Kluver Acad. Publ. P. 61–120.

Svetlitchnyi V., Rainey F., Wiegel J. 1996. *Thermosyntropha lipolytica* gen. nov., sp. nov., a lipolytic, anaerobic, alkalitolerant, thermophilic bacterium utilizing short-chain and long-chain fatty acids in syntrophic coculture with a methanogenic archaeum // Int. J. Syst. Bacteriol. Vol. 46. P. 1131–1137.

Tindall B.J., Ross H.N.M., Grant W.D. 1984. *Natronobacterium* gen. nov., and *Natronococcus* gen. nov., two new genera of haloalkaliphilic archaebacteria // Syst. Appl. Microbiol. Vol. 5. P. 41–57.

Xu Y., Fan H., Ventosa A., Grant W.D. et al. 2005. *Haloalkalicoccus tibetensis* gen.nov., sp.nov., representing a novel genus of haloalkaliphilic archaea // Inertntl. J. Syst. Evolut. Microbiol. Vol. 55. P. 2501–2505.

Yamaguchi K.E, Johnson C.M., Beard B.L., Ohmoto H. 2005. Biogechemical cycling of iron in the Archaen-Proterozoic Earth: constraints from iron isotope variations in sedimentary rock from Kaapvaal and Pilbara Cratons // Chem. Geol. Vol. 218. P. 135–169.

Zavarzin G.A. 2003. Diversity of cyano-bacterial mats // Fossil and recent biofilms. A natural history of life on Earth. Eds. W.E. Krumbein, D.M. Peterson, G.A. Zavarzin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 141–150.

Zavarzin G.A., Zhilina T.N. 2000. Anaerobic chemotrophic alkaliphiles // Diverse microbial Worlds / J. Seckbach (ed.). Netherlands: Kluwer Acad. Publ. P. 191–208.