**Cодовые озера - природная модель древней биосферы континента.**

Г.А. Заварзин, Т.Н. Жилина

**Введение**

Нет оснований сомневаться в том, что именно прокариотное сообщество в течение первых двух миллиардов лет существования биосферы так изменило условия на Земле, что смогли появиться иные, чем прокариоты, формы жизни. Но до сих пор неясно, пришла ли жизнь из океана на сушу или, наоборот, с суши в океан?

Традиционное представление о морском происхождении биоты подтверждают строматолиты, образованные древними цианобактериальными сообществами [Крылов И.Н., Заварзин Г.А., 1983; Сергеев В.Н., Нолл Э.Х., Заварзин Г.А.,1996]. В настоящее время их современных аналогов можно встретить в морских лагунах с высокой соленостью или в горячих источниках. Однако эти свидетельства отчасти связаны с условиями захоронения в прибрежной зоне, где осадки быстро накапливаются. На поверхности континентов, в отличие от областей седиментации, выветривание уничтожает подобные остатки. Лишь одиночные находки цианобактерий в районах древнего карста в Аризоне с возрастом в 2 млрд лет говорят об их присутствии на континентах. Тем не менее неясно, пришли ли цианобактериальные сообщества, оставившие мощные слои строматолитов в прибрежных областях, из океана на сушу или - наоборот? Какие условия могли быть на континентах в далеком прошлом?

**Часть 1**

В природе жизнедеятельность микроорганизмов - самых древних обитателей Земли - непосредственно связана с первичными геосферными процессами. Для высших организмов эта связь обычно опосредована через микробное звено. Чтобы понять, как развивалась биосфера, необходимо разобраться в том, как действовало микробное сообщество до появления высших организмов и даже эвкариот-протист.

Биосферные процессы проще всего представить через цикл углерода, в котором можно выделить циклы органического (Cорг) и неорганического углерода, сопрягающий их цикл углекислоты и ее растворимых форм. Считается, что источником углекислоты в поверхностных слоях Земли служит дегазация (сегодня ее связывают с подводным вулканизмом срединно-океанических хребтов) и регазация, происходящая в областях субдукции за счет переработки осадочных пород. Цикл углекислоты тесно связан с гидрологическими процессами. Предполагается, что ювенильная CO2 сначала поступает в океан, частично уходит из него в атмосферу, вымывается из нее дождями и попадает либо снова на поверхность моря, либо на континенты, откуда снова возвращается в океан с речным стоком. Обогащенная углекислотой дождевая вода способствует химическому выветриванию пород, которое непосредственно зависит от количества осадков и температуры. Сильнее всего оно проявляется во влажном гумидном климате, где формируются мощные коры выветривания.

Для эволюции поверхностной оболочки Земли очень важно взаимодействие углекислоты с изверженными горными породами. При этом силикаты разлагаются с выносом из них щелочных (Nа) и щелочноземельных (Сa) металлов. В первом случае в воды поступает NаНСО3, во втором - Сa(HCO3)2. В обоих случаях остаточным продуктом служат глинистые алюмосиликаты, которые останавливают дальнейшее разложение, если глины не выносятся с твердым стоком.

В геологическом масштабе времени углекислотное выщелачивание считается определяющим для стока углекислоты из атмосферы. В обратимой реакции [Са(НСО3)2 = СаСО3 + СО2 + Н2О] половина углекислоты возвращается в цикл, а другая выводится из него, образуя карбонаты (Скарб). В результате выветривание изверженных пород дает конечные продукты - карбонаты и глины. В течение архея-протерозоя химическое выветривание способствовало образованию мощных карбонатных платформ в зоне контакта континентов и океана как одних из главных осадочных пород. В этом процессе участвовали циано-бактериальные сообщества, сформировавшие толщи строматолитов. В фанерозое их сменили эвкариоты с карбонатным скелетом, образовавшие рифы.

Из реакции карбонат-бикарбонатного равновесия (СО2 + Н2О = НСО3- + Н+ = СО32- + 2Н+) следует, что рН среды зависит от доступного Са2+: пока он не израсходован, избыточная углекислота уходит в карбонаты и рН не повышается. С другой стороны, пока присутствует СаСО3, рН не понижается, поскольку карбонаты растворяются. Состав раствора зависит от соотношения Са и Na в изверженных породах. Особенно усиливается выщелачивание подземными водами мелкораздробленных вулканических продуктов, что нередко сочетается с повышенной температурой в областях рифтогенеза. Вместе с тем в обычных условиях углекислотное выщелачивание - довольно медленный процесс, который ускоряется под воздействием биоты в 10-100 раз.

Таким образом, в нейтральной среде развитие живых организмов связано с присутствием в ней кальция. Следовательно, нейтральные условия определяются в той или иной степени его наличием - его постоянной концентрацией 10 мМ, как в океанской воде. У живых организмов углекислотное равновесие устанавливается с помощью фермента карбоангидразы, который катализирует целый ряд важных процессов - от поступления углекислоты в клетки автотрофных организмов с образованием органического углерода до выброса ее из клеток органотрофных. Специальный случай представляет формирование известкового скелета, в котором карбоангидраза способствует удалению СО2 при образовании СаСО3.

Высокая щелочность приводит к удалению кальция как макрокомпонента. При рН более 9 в осадок уходит большинство металлов. Доминирующими остаются катион натрия и анионы - карбонат/бикарбонат и хлорид ионы, создающие в зависимости от минерализации более или менее мощную буферную систему. Присутствует также и сульфат, концентрация которого варьирует. Отсутствие Ca и Fe в растворе приводит к тому, что фосфат не связывается в нерастворимые минералы и перестает быть лимитирующим соединением. Такие условия возникают в бессточных внутриконтинентальных областях, если количество осадков может обеспечивать выщелачивание, но недостаточно для промывного режима. Образование карбонатов в почвах служит хорошим индикатором семиаридного (полузасушливого) климата, где карбонаты задерживаются в почве, а раствор соды стекает в депрессии, образуя содовые озера. Вместе с бикарбонатами мигрируют и хлориды, которые удаляются из среды только при испарении воды, образуя эвапориты. Содовые озера, приуроченные к поясу семиаридного климата, представляют типичную внутриконтинентальную экосистему.

С.Кемпе и Э.Дегенс (Германия) выдвинули гипотезу первичного "содового океана", рассчитав, что благодаря углекислотному выщелачиванию масса вод могла быть щелочной [Kempe S., Degens E.T.,1985]. Трудно сказать, реально ли это для океана с его тонкой корой и большой массой воды, но что такие условия могли и, скорее всего, преобладали внутри континента, сомневаться трудно.

Отсюда следует, что содовые озера в принципе можно противопоставить морским условиям как внутриконтинентальные места обитания первичной биоты. С одной стороны, при высокой минерализации такие водоемы вряд ли подходили для жизни высших организмов, включая эвкариот. С другой - хорошо известно, что в них необычайно пышно развивается микрофлора. Это свойство поражало всех исследователей, начиная с Б.Л.Исаченко, первого микробиолога, изучавшего содовые озера Кулундинской степи, и кончая современными исследователями африканских озер.

**Часть 2**

Вместе с тем содовые озера - это лишь маленькие модели, гидрохимически весьма разнообразные. Небольшие размеры озер обусловливают их большую нестабильность в зависимости от колебаний климата. В геологическом масштабе времени - это явно эфемерные образования. Будучи экстремальными местами обитания, они, очевидно, населены своеобразным сообществом алкалофилов, приспособленных к высокощелочной среде с избытком натрия и очень низким содержанием иона водорода.

Действительно, могут ли содовые озера служить моделью жизни на континентах в докембрии, пока отсутствовали эвкариоты? Нельзя ли представить, что прокариотная биосфера вышла не из океана, а с континентов? Не сохранилась ли в современных содовых озерах древняя наземная микрофлора? Каким требованиям должно удовлетворять алкалофильное микробное сообщество таких озер, чтобы рассматривать его как исходное для эволюции наземной биоты [Заварзин Г.А., 1993]?

Во-первых, в содовых озерах должны присутствовать все основные функциональные группы организмов, чтобы замкнуть биогеохимические циклы, т.е. система должна быть автономной. Во-вторых, алкалофильное сообщество должно включать представителей большинства филогенетических ветвей, чтобы не оказаться тупиковой ветвью. В-третьих, сообщество должно быть открытым, т.е. при уменьшении экстремальных факторов оно должно переходить в "нормальные" наземные сообщества, прежде всего почвы и континентальных вод.

Для обоснования этих положений в качестве природной модели мы выбрали экстремально щелочные с рН 9-10 высокоминерализованные водоемы Восточно-Африканского рифта, прежде всего экваториальное оз.Магади, находящееся в области недавней вулканической деятельности, и низкоминерализованные озера Центральной Азии и Прибайкалья, расположенные в восточносибирских степях вдоль рек Енисея (южнее Кызыла), Селенги, Онона.

Исследовались водоемы, где "трава не растет и скот не пьет". В таких водоемах эвкариоты практически отсутствуют, а вместе с ними выпадает и пастбищная трофическая цепь в сообществе. Химический состав и минерализация озер, расположенных в Центральной Азии и Прибайкалье, очень пестрые, что часто обусловлено подстилающими их породами. Поэтому такие озера оказались удобным полигоном для изучения видового разнообразия алкалофильных и галоалкалофильных бактерий при рН 8.5-10 и солености 2-20%. Каждое такое озеро фактически может рассматриваться как природная накопительная культура для развития соответствующего микробного сообщества алкалофилов.

Особый интерес представило карбонат-хлоридное (с рН 9.5) оз.Хилганта, расположенное в озерно-сопочном степном ландшафте Читинской обл. Дно этого озера на всем протяжении более 300 м2 покрыто цианобактериальным матом толщиной 10 мм с типичным для предшественников строматолитов слоистым строением. В двух верхних слоях из цианобактерий преобладали Microcoleus и Phormidium molle. Ранее цианобактериальные маты щелочных озер Пиренейского п-ова описали М.Герреро с сотрудниками [Guerrero M.C., Tadeo A.B., 1994]. Можно считать доказанным, что в содовых озерах континентального происхождения могут развиваться цианобактериальные сообщества, имеющие все черты предшественников строматолитов.

Чтобы выяснить трофическую структуру любого сообщества, прежде всего необходимо найти источник органического вещества. Содовые водоемы Африки с высоким (десятки миллиграмм в литре) содержанием фосфатов исключительно богаты первичной продукцией, производимой цианобактериями. Их развитие приводит к зарастанию (евтрофированию) водоемов, подобно тому, как это бывает в равнинных водохранилищах, куда с полей попадают удобрения. Для культур цианобактерий, выделенных в лабораториях на искусственных средах, были определены поля развития в координатах: минерализация-рН и соленость-щелочность [Дубинин А.В., Герасименко Л.М., Заварзин Г.А., 1995]. Оказалось, что множество цианобактерий хорошо приспособлено к резко щелочным условиям наземных содовых вод. Высокое значение рН не служит ограничивающим фактором еще и потому, что в результате фотосинтеза в плотных массах водорослей показатель поднимается до рН11. Можно без преувеличения утверждать, что содовые водоемы - наиболее характерное местообитание для цианобактерий, из которого их не вытеснили эвкариоты, в противоположность морю, где разнообразие цианобактерий не так велико. Как все евтрофные водоемы, содовые озера оказались богаты и разнообразны по микрофлоре.

Даже в экстремальных условиях оз.Магади при насыщении воды троной (NaHCO3\*Na2CO3\*2H2O) над 30-метровым слоем содовых отложений при минерализации 260 г/л микрофлора необыкновенно пестрая. Достаточно посмотреть в микроскоп, чтобы утверждать, что морфологическое разнообразие в алкалофильном сообществе покрывает все известные морфотипы прокариот: здесь есть и многочисленные спирохеты, и простекобактерии с выростами, множество изогнутых микроциклусов, спирилл, палочек и кокков, угловатые плоские клетки архей.

К началу наших исследований микробных сообществ содовых озер среди алкалофилов были известны лишь несколько видов преимущественно органотрофных аэробов и аноксигенных фототрофов, причем их рассматривали вне связи с сообществами, в которых они развивались.

Чтобы существовать в течение длительного времени (а в случае реликтовых сообществ, аналогов биоты прошлого, речь идет о миллиардах лет), сообщество должно представлять трофическую целостность. Поэтому для понимания трофической взаимосвязи групп организмов в сообществе и их роли в биогеохимических циклах в содовых водоемах необходимо изучать микробное сообщество как единую систему. Способ питания прокариот ограничен осмотическим поступлением веществ в клетку. Для построения пищевой системы сообщества прокариот продукт-субстратное взаимодействие оказывается наиболее важным. Такую схему можно построить и дедуктивным путем с помощью метода элективных культур, выделив типичных представителей каждой функциональной группы. В раннем протерозое атмосфера в целом была бескислородной, за исключением небольших островков гипероксии, создаваемых цианобактериями во время фотосинтеза; все остальные организмы должны были развиваться анаэробно. Мортмассу цианобактерий разлагали преимущественно анаэробы, как и в современных водоемах с высокой продуктивностью, где аэробы, полностью поглощающие кислород в 2-3 мм от поверхности осадка, обеспечивают анаэробные условия. Исходя из этого, основное наше внимание было сконцентрировано на изучении анаэробов.

**Часть 3**

 Трофическую цепь удобнее всего моделировать в накопительной культуре с нерастворимым субстратом, например целлюлозой, характерной прежде всего для наземных сообществ. Алкалофильные микробы разлагают целлюлозу в общих чертах так же, как нейтрофилы, но с участием других организмов и часто гораздо быстрее. Процесс начинают целлюлозолитические палочки, одевая частицы целлюлозы слизистым монослоем клеток. Продуктами разложения в первую очередь служат водород и ацетат, а углекислота уходит в карбонатный буфер.

По термодинамическим причинам водород должен быть удален из системы. Здесь возможны два пути: в присутствии окисленных соединений серы - сульфидогенез, а когда их недостаточно - ацетогенез. Для алкалофильного сообщества характерна водородная сульфатредукция. Хотя этот процесс как ведущий в содовых водоемах еще в 30-х годах описал Б.Л.Исаченко, выделить в культуру главного возбудителя долго не удавалось. Это было сделано у нас в лаборатории в 1995 г. Им оказался вибрион, использующий в качестве субстрата водород или формиат и восстанавливающий сульфат в сульфид. Сначала из оз.Магади выделили Desulfonatronovibrio hydrogenovorans, который затем обнаружили и в центральноазиатских озерах с меньшей минерализацией и совсем другим климатом. Тем не менее штаммы имели практиычески полную гомологию ДНК с африканскими. Отсюда возникают вопросы: приложим ли, согласно Конвенции по биоразнообразию, к микробам, распространяемым с пылью по всему свету, статус государственной собственности на генетические ресурсы? Не следует ли больше внимания уделить микробным сообществам в природе, для которых необходимы "заповедники" [Заварзин Г.А.,1990]?

Вслед за Desulfonatronovibrio мы описали еще один сульфатредуктор - более крупный вибрион Desulfonatronum. Клетки этого типа отчетливо наблюдаются в сообществе с целлюлозоразлагающими микроорганизмами на ранних стадиях процесса; позднее их сменяют споровые палочки, использующие ацетат.

В естественной среде ацетогенные (образующие ацетат) бактерии используют самые разнообразные субстраты, но для них характерен специфический метаболизм с участием фермента СО-дегидрогеназы. Описанная нами Natroniella acetogena из содовых рассолов оз.Магади стала объектом биохимических исследований группы алкалофильных гомоацетогенов. Она принадлежит к новой филогенетической ветви галоанаэробов, недавно выделенных в порядок Haloanaerobiales [Rainey F.A., Zhilina T.N., Boulygina E.S., Stackebrandt E., Tourova T.P., Zavarzin G.A., 1995]. Большинство этих организмов живет в гиперсоленой воде морского происхождения. Natroniella развивается при высокой концентрации NaCl (10-26%) и pH=10.

Следующую группу аммонифицирующих ацетогенов составляют организмы, сбраживающие аминокислоты. К ним относятся описанные нами в 1998 г. Tindallia magadiensis и Natronincola histidinovorans, основные продукты обмена которых - ацетат и аммиак. Эти организмы используют как субстрат брожения крайне ограниченное число соединений. Для Natronincola это лишь гистидин, что отражено в видовом названии, и глутамат. Tindallia специализирована на сбраживании органических оксикислот и некоторых аминокислот орнитинового цикла, в том числе аргинина, входящего в цианофицин - запасное азотистое вещество цианобактерий.

Среди анаэробов особое место занимают спирохеты. Эти организмы составляют отдельную филогенетическую ветвь (ранга порядка-класса) по классификации рРНК. Их присутствие в содовых озерах легко регистрируется с помощью микроскопа по характерной и очень своеобразной морфологии, но среди известных видов спирохет алкилофильные представители не были описаны. Из содовых озер нами выделено три вида галоалкалофильных спирохет: два из оз.Магади - Spirochaeta alkalica, S.africana и один - алкалофильная спирохета S.asiatica из оз.Хадын (Тува). Они сбраживают моно- и дисахариды и относятся к группе диссипотрофов, использующих рассеиваемые низкомолекулярные вещества (например, из мест гидролиза полисахаридов). Главными продуктами S.alkalica были ацетат и H2; S.africana - ацетат, этанол, H2; S.asiatica - ацетат, этанол, лактат, но не H2. Интересно, что спирохеты в отличие от целлюлозоразрушающих бактерий оказались очень устойчивыми по отношению к сероводороду.

Последние изученные нами из организмов обширной группы анаэробов, метаногены, действуют на заключительном этапе деструкции. В содовых водоемах, как и в галофильных сообществах морских систем, характерен метилотрофный путь метаногенеза. Выделенный из оз.Магади Methanosalsus zhilinaeae использует для образования метана метанол или метиламины. Пока предшественники этих соединений в алкалофильной системе неизвестны, но ими могут быть осмопротекторы типа бетаина, как это установлено для галофильных сообществ [Жилина Т.Н., Заварзин Г.А., 1991].

**Часть 4**

Восстановленные газы ( сероводород, аммиак и метан), образуемые анаэробными организмами при переходе в аэробную зону, могут служить субстратами для литотрофных организмов, которые формируют окислительный фильтр. Его исследовал на примере содовых озер Кении и Прибайкалья Д.Ю.Сорокин. Он обнаружил в них ранее не известных экстремально алкалофильных тионовых бактерий, которые окисляют серные соединения, в том числе сероводород при pH10, и алкалофильных водородокисляющих бактерий. Но неожиданной находкой стало открытие им алкалофильного метанотрофа, способного окислять как метан в углекислоту, так и аммиак в нитрит. По цитологии нитрификаторы и метанотрофы очень похожи - их клетки набиты слоями мембран, но у всех известных метанотрофов аммиак ингибирует окисление метана. Это первый случай такого совмещения функций. Другую группу алкалофильных метанотрофов и метилотрофов из центрально-азиатских озер описали Ю.А.Троценко и его сотрудники. Британские исследователи выделили разнообразных аэробных органотрофов из щелочных озер Африки. Все эти организмы принадлежат к группе протеобактерий.

Известно, что нередко вода в содовых озерах становится красной. И причин тому две. Во-первых, это вишнево-красные аэробные археобактерии Natronobacter и Natronococcus, открытые Б.Тиндаллом - пионером микробиологического исследования оз.Магади. Они живут под слоем троны на поверхности рассола. Красную окраску бактерий определяет родопсин, который дает им возможность дополнительного источника энергии. Но главная причина - аноксигенные пурпурные бактерии. Такие организмы образуют анаэробный окислительный фильтр, работающий на свету в отсутствие кислорода. Типичные обитатели содовых водоемов - пурпурные бактерии рода Ectothiorhodospira - способны окислять сероводород, откладывая капли серы вне клеток, до сульфата. Они могут также использовать водород и ацетат. В последние годы В.М.Горленко открыл еще целый ряд представителей аноксигенных алкалофильных бактерий. В их числе оказались очень изящные тонкие "пружинки" нового рода гелиобактерии "Heliospira daurica", составившей совершенно иную филогенетическую ветвь. Массовое развитие пурпурных бактерий делает их наиболее значительными во вторичной продукции органического вещества, сопряженного с регенерацией сульфата путем окисления H2S, который образуют сульфатредукторы.

В связи с серным циклом возникает вопрос: откуда появился в океане сульфат? Абиогенные процессы сколько-нибудь значительного количества сульфата не дают; в небольших количествах он образуется фотохимически. Для биотического появления сульфата есть два пути. Первый связан с аэробными тионовыми бактериями, использующими для окисления серных соединений кислород, который продуцируют цианобактерии (для алкалофильного сообщества они описаны Сорокиным). Второй - анаэробный, осуществляемый пурпурными бактериями. Отсюда можно спросить: был "содовый океан" зеленым или пурпурным? Эта идея весьма соблазнительна, так как образование сульфата могло бы предшествовать появлению кислорода в атмосфере. В модельных опытах удалось показать оба пути: и образование сульфата из внесенного сульфида после развития цианобактерий и окисления в сульфат тионовыми, и развитие пурпурных в анаэробных условиях, с сульфидом, как это хорошо известно. Однако в аэробных условиях в цилиндрах, развитие пурпурных бактерий жестко связано с развитием сульфатредуцирующих бактерий. Приходится признать, что пара - пурпурные фототрофы и сульфатредукторы - звенья одного цикла. Интересно, что и разложение целлюлозы резко ускорялось на свету при участии пурпурных бактерий; при этом, как показал в нашей лаборатории В.В.Кевбрин, не появлялись промежуточные продукты, например ацетат.

Итак, можно заключить, что алкалофильное сообщество высокоминерализованных озер представляет полноценную трофическую сеть и функциональную систему, что необходимо для замыкания основных биогеохимических циклов. В нем большую роль играет серный цикл.

Следующий вопрос касается филогенетического разнообразия. Эта работа выполнена вместе с Ф.Рейни (Брауншвейг) и Т.П.Туровой (Москва). Если суммировать полученные результаты и расположить на филогенетическом дереве выделенные и описанные виды, то оказывается, что все ветви имеют своих представителей среди алкалофилов. В особенности это характерно для протеобактерий, цианобактерий, грамположительных "клостридий" и "бацилл", архей Euriarchaeota, названных так из-за их широкой распространенности. Ограничений здесь нет даже для высокоминерализованных водоемов. Вместе с тем филогенетически алкалофилы отличаются от аналогичных нейтрофилов на уровне рода-вида, но не представляют самостоятельной филогенетической ветви, которая исключила бы возможность рассматривать это сообщество как источник разнообразия наземной биоты.

"Открыта" ли такая система для эвкариот? В высокоминерализованных водоемах обитают такие вторичные вселенцы, как зеленая одноклеточная водоросль Dunaliella, а в содовых озерах - D.viridis (этот организм выделили из оз.Магади в рассоле с 260г/л соды). Однако для происхождения наземной биоты гораздо важнее почвенные водоросли. В пробах из разных содовых озер постоянно находят в виде небольшой примеси очень мелкий зеленый кокк с хлорофиллами а и b, далеко уступающий по размерам живущим там цианобактериям. Он был описан как представитель рода почвенных водорослей Chlorella - C.minutissima, который ранее в таких условиях не обнаруживали. Присутствие этого вида может указывать на связь микрофлоры содовых озер с микрофлорой окружающей почвы.

**Заключение**

Благодаря системному подходу, примененному нами для изучения сообщества алкалофильных микроорганизмов, удалось показать, что даже в водоемах, насыщенных содой, алкалофильное сообщество содержит представителей основных филогенетических ветвей - цианобактерий, аэробных и анаэробных архей, Haloanaerobiales, Thermotogales, протеобактерий, спирохет, грамположительных организмов (Clostridiaceae, Bacillaceae) - и, будучи представлено аналогичными организмами, соответствует разнообразию нейтрофильных прокариот. При современном, еще не полном уровне знаний это алкалофильное сообщество составляет полноценную функциональную систему. Таким образом, полученные результаты не противоречат гипотезе первичного "содового океана" и позволяют рассматривать такое сообщество как аналог наземных сообществ раннего протерозоя.

Авторы выражают глубокую благодарность Л.М.Герасименко, В.М.Горленко, Д.Ю.Сорокину за предоставленные материалы.

Работа поддержана грантом РФФИ 99-04-48056 и подпрограммой "Биологическое разнообразие" проект N 3, грант N 1 программы ФЦНТП.

**Список литературы**

Крылов И.Н., Заварзин Г.А. Цианобактериальные сообщества - колодец в прошлое // Природа. 1983. N 3. С.59-69; Сергеев В.Н., Нолл Э.Х., Заварзин Г.А. Первые три миллиарда лет жизни: от прокариот к эвкариотам // Природа. 1996. N 6. С.54-67

Kempe S., Degens E.T. // Chem. Geol. 1985. V.53. P.95-108.

Заварзин Г.А. // Микробиология. 1993. Т.62. С.789-800.

Guerrero M.C., Tadeo A.B. // Microbial mats NATO AWI ser. V.635 (Ed. L.G.Stal, P.Caumette. Berlin: Springer-Verlag, 1994. P.85-90.)

Дубинин А.В., Герасименко Л.М., Заварзин Г.А. // Микробиология. 1995. Т.64. С.845-849.

Заварзин Г.А. Заповедники для микробов // Природа. 1990. N 2. С.39-45.

Rainey F.A., Zhilina T.N., Boulygina E.S., Stackebrandt E., Tourova T.P., Zavarzin G.A. // Anaerobe. 1995. V.1. P.185-199.

Жилина Т.Н., Заварзин Г.А. // Журн. общ. биологии. 1991. Т.52. С.302-318.

Zhilina T.N., Zavarzin G.A. // Curr. Microbiol. 1994. V.29. P.109-112.

Заварзин Г.А. Жилина Т.Н., Кевбрин В.В. // Микробиология. 1999. N 5. С. 579-599.