

УДК 579.26:57.025

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЦИАНОБАКТЕРИЙ С ВУЛКАНИЧЕСКИМИ ПЕПЛАМИ

© 2013 г. Л. М. Герасименко*,¹, В. К. Орлеанский*, Г. А. Карпов**, Г. Т. Ушатинская***

*Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН, Москва

**Институт вулканологии и сейсмологии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский

***Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва

Поступила в редакцию 31.01.2012 г.

На примере двух осцилляториевых цианобактерий, выделенных из разных мест обитания, показана возможность их роста в водных суспензиях вулканических пеплов. Динамика роста зависит от физических и химических характеристик пеплов, pH среды. В процессе роста цианобактерий происходит выщелачивание ряда элементов как стимулирующих, так и ингибирующих их рост. Вышедшие в раствор элементы могут адсорбироваться на слизистых чехлах и минерализовать трихомы. Выделяемые цианобактериями внеклеточные полисахариды способствуют связыванию частичек пеплов и изменению их состава. Эти примеры позволяют проводить аналогию между процессами, которые происходят в настоящее время в вулканогенных областях с процессами биогенного выветривания на вулканическом грунте в начальный период развития жизни на Земле.

Ключевые слова: вулканические пеплы, цианобактерии, выщелачивание, минерализация.

DOI: 10.7868/S0026365612060067

В настоящее время большое внимание уделяется изучению биогенного выветривания горных пород и минералов, которое происходит под влиянием деятельности различных микроорганизмов и продуктов их метаболизма [1, 2]. Исследование вулканических пеплов, с этой точки зрения, представляет особый интерес, так как в данном случае мы имеем дело с веществом, которое впервые непосредственно поступает в биосферу из недр Земли и является исходным материалом для процессов вулканогено-осадочного литогенеза и почвообразования.

Работы по взаимодействию микроорганизмов и пеплов – единичны. Т.Д. Брок констатировал факт обрастания пеплов цианобактериями [3], Е.П. Пименов описал разнообразие микроорганизмов, развивающихся на пеплах [4]. Т.И. Кузякиной проведено изучение пеплов, отобранных во время извержений на нескольких вулканах [5]: Тятя, 1973 г. (о. Кунашир, Курильские о-ва); Толбачик (Камчатка), Большое трещинное Толбачинское извержение, Северный прорыв, 1975 г.; Алайд (о. Атласова, Курильские о-ва), 1981 г.; Безымянный (Камчатка), 1980 г. Автором было показано, что в исследуемых образцах свежесывавших пеплов бактерии практически отсутствуют, пеплы оказались стерильными. При проведе-

нии опытов по выяснению пригодности таких пеплов для заселения бактериями было показано, что их рост отсутствовал и на стерильных, и на нестерильных пеплах. По мнению автора, свежие вулканические пеплы неблагоприятны для жизнедеятельности микроорганизмов из-за присутствия токсичных для них веществ [5]. С другой стороны, Г.А. Карпов с соавт. описывают активное развитие циано-бактериальных матов в озере Карымское в результате изменения состава воды при обильном пеплопаде во время извержения вулкана Карымский [6].

При проведении экспериментальных работ с аноксигенными фотосинтезирующими бактериями было выявлено стимулирующее действие вулканических пеплов на рост этих бактерий [7]. Продукты жизнедеятельности бактерий образуют с пепловым субстратом минерально-органические комплексы. Возможно, это начальный этап образования глинистых минералов из вулканических пеплов.

Пеплы бедны источниками энергии и питательными веществами. Среди микроорганизмов, оседающих на пеплах из воздуха, попадающих с атмосферными осадками и при таянии снега, могут выжить только те, которые обладают экономным метаболизмом и приспособились к “бедным” условиям существования. К таким относится эколого-трофическая группа олиготрофных и

¹ Автор для корреспонденции (e-mail: L_Gerasimenko@mail.ru).

факультативно-олиготрофных микроорганизмов [4, 5]. Можно полагать, что цианобактерии (как фотосинтетики и азотфиксаторы), способные к росту в самых экстремальных условиях, также могут участвовать в трансформации вулканических пеплов.

Целью настоящих исследований было выяснить, могут ли пеплы являться субстратом, благоприятным для роста цианобактерий, могут ли цианобактерии участвовать в трансформации пеплов; происходит ли в присутствии пеплов минерализация цианобактерий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В эксперименте использовались альгологически чистые культуры цианобактерий (из рабочей коллекции лаборатории реликтовых микробных сообществ ИНМИ РАН) из двух различных мест обитания: *Oscillatoria terebriformis*, выделенная из гидротерм Узона (Камчатка), растущая при нейтральных значениях pH 7.8 (нейтрофильный штамм), и *Phormidium* sp., выделенная из содового озера Хилганта (Бурятия), растущая при pH 10 (алкалофильный штамм). Цианобактерии предварительно выращивали на оптимальных для них средах. Через 5 сут биомассу цианобактерий собирали на планктонную сетку, трижды отмывали водой, растирали в фарфоровой ступке до получения однородной суспензии, и вносили по 5 мл густой суспензии в сосуды с 50 мл среды или стерильной дистиллированной воды, содержащей 1 г порошка пепла. Культивирование проводили при освещении 2 тыс. лк и температуре 28°C.

Опыт ставили в четырех вариантах: 1 – цианобактерии выращивали на оптимальных для них средах: *Os. terebriformis* на среде Заварзина [8], *Phormidium* sp. на среде М [9]; 2 – цианобактерии выращивали на дистиллированной воде с добавлением одинаковой навески порошков пепла; 3 – цианобактерии выращивали на дистиллированной воде без пепла и 4 – дистиллированная вода с пеплами без цианобактерий. Для достижения условий, нужных для роста алкалофильного штамма, в вариантах 2, 3, 4 в дистиллированную воду добавляли: 3 г/л NaHCO₃; 17 г/л Na₂CO₃; 30 г/л NaCl. Результаты фиксировали через 0.5, 1.5, 2 и 3.5 месяца.

О характере роста цианобактерий судили визуально – по скорости разрастания по поверхности чашки, и микроскопически. Поскольку прирост биомассы нельзя определить по сухой биомассе из-за присутствия тонкодисперсных частичек пепла, не отделяющихся при центрифугировании, скорость роста оценивали спектрофотометрически по относительному содержанию хлорофилла “a”, при длине волны 665 нм (КФК-3, Россия). Для этого содержимое сосуда с пеплом и

цианобактериями взбалтывали, и взмученную массу аккуратно сливали в чашку Петри. Цианобактерии (нитчатые), имеющие тенденцию к образованию пленки, оставались в сосуде. Для определения ОП эту биомассу заливали 10 мл 80% этилового спирта, и определение ОП при $\lambda = 665$ нм проводили через сутки. Осадок с пеплом после трехкратного промывания дистиллированной водой и центрифугирования высушивали для анализа. Процентное изменение элементного состава порошков пеплов после взаимодействия с цианобактериями определяли относительно порошков пеплов, содержащихся в таких же условиях, но без цианобактерий.

Изменение pH в ходе опыта определяли на pH-метре Эксперт 001 (Россия). Микроскопирование проводили на световом микроскопе Ngob-6 и сканирующем микроскопе CamScan-4, Cambridge, с микроанализатором Link-860.

Порошки пеплов, отобранные Г.А. Карповым сразу после извержения камчатских вулканов: Карымского в 2008 г. (пепел № 1 – номер образца 5251), в 2003 г. (пепел № 3 – номер образца 4495), Безымянного в 2006 г. (пепел № 2 – номер образца 5203), различаются по химическому составу и содержанию макро- и микроэлементов (табл. 1, 2). Анализы пеплов, представленные в табл. 1 и 2, выполнены методом рентгено-флуоресцентной спектроскопии в Аналитическом центре Института вулканологии и сейсмологии ДВО РАН (аналитики Н.И. Чеброва, В.М. Рагулина, В.В. Дунин-Барковская). Для приготовления водной вытяжки 100 г пепла настаивали в течение суток в 1 л воды.

Гравиметрический состав пеплов определяли как описано в работе [10].

Химические анализы валового содержания элементов в порошке пеплов в лабораторных опытах осуществлены на спектрометре в Центре коллективного пользования научного оборудования ИФХиБПП РАН (Спектроскан МАКС-GV, оператор П.И. Калинин).

В работе приведены усредненные данные, полученные в опытах, которые проводили в 3 повторностях и 3 параллельных вариантах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика роста цианобактерий на разных пеплах была различной (рис. 1, 2). Так, на 10-й день развитие *Oscillatoria terebriformis* (рис. 1) на пеплах 1 и 3 отличалось от роста на оптимальной среде незначительно, в то время как на пепле 2 оно было таким же слабым, как и на воде. Через 15 дней рост на пеплах 1 и 3 ослабевал, но был лучше, чем на воде. В дальнейшем происходила остановка роста на всех пеплах, но морфологическая картина культуры на разных пеплах была различной.

Таблица 1. Содержание макроэлементов в вулканических пеплах (%)

Окислы	5251 Пепел № 1	5203 Пепел № 2	4495 Пепел № 3
SiO ₂	59.95	63.13	62.66
TiO ₂	0.85	0.96	0.98
Al ₂ O ₃	15.36	15.47	16.42
Fe ₂ O ₃	6.53	7.67	1.84
FeO	—	—	4.14
MgO	0.79	0.88	0.15
CaO	6.32	6.41	2.11
Na ₂ O	—	—	4.89
K ₂ O	1.43	1.53	4.27
TiO ₂	0.85	0.96	—
P ₂ O ₅	0.052	0.059	0.21
MnO ₂	0.125	0.136	0.13

“—” — не определяли.

Таблица 2. Содержание микроэлементов в вулканических пеплах (мкг/кг)

Элементы	5251 Пепел № 1	5203 Пепел № 2	4495 Пепел № 3
Ni	9	434	25.4
Cu	38	95	49.2
Zn	81	102	59
Ga	23	20	9
As	—	—	16.1
Cd	—	—	0.19
Pb	14	5	28.6
Rb	26	26	28.6
Sr	432	415	210
Y	30	31	—
Zr	165	176	—
Sn	—	—	0.82
Cs	—	—	31.6
Sb	—	—	13.8

“—” — не обнаружены.

На пепле 2 продолжалась постепенная деградация нитей цианобактерий, на пепле 3 нити были погружены в слизистый мешок. На пепле 1 на 20-е сут сформировался слоистый мат, что обеспечило жизнеспособность части цианобактерий и дало возможность дальнейшего их развития. Через 1.5 мес. образовалось устойчивое сообщество с ясно выраженной слоистой структурой, с живыми нитями цианобактерий в верхнем слое и минерализованными прослойками внутри мата (рис. 3в). На пепле 3, несмотря на отсутствие ро-

ста в месячной культуре, цианобактерии все же оставались жизнеспособными. Под световым микроскопом среди большого скопления слизи были хорошо видны ярко окрашенные нити цианобактерий, которые через 2 мес. дали вспышку нового роста (рис. 1).

Для алкалофильного штамма *Phormidium* sp. (рис. 2) характерно другое поведение. Эта цианобактерия оставалась жизнеспособной на протяжении 2-х мес. (время эксперимента) на пеплах 1 и 3. Однако прирост биомассы был на-

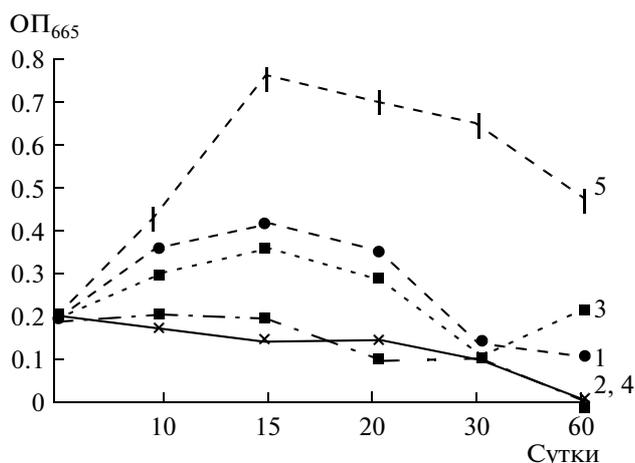


Рис. 1. Динамика роста *Os. telebriformis* в среде с разными пеплами (ОП₆₆₅): 1–3 — № пеплов; 4 — в воде; 5 — в среде.

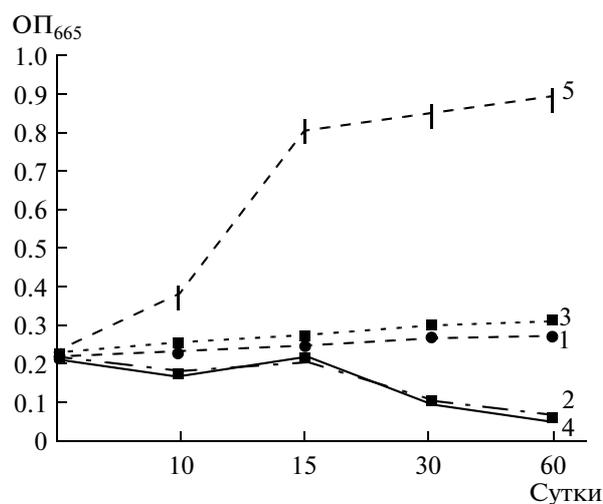


Рис. 2. Динамика роста *Phormidium* sp. в среде с разными пеплами (ОП₆₆₅): 1–3 — № пеплов; 4 — в воде; 5 — в среде.

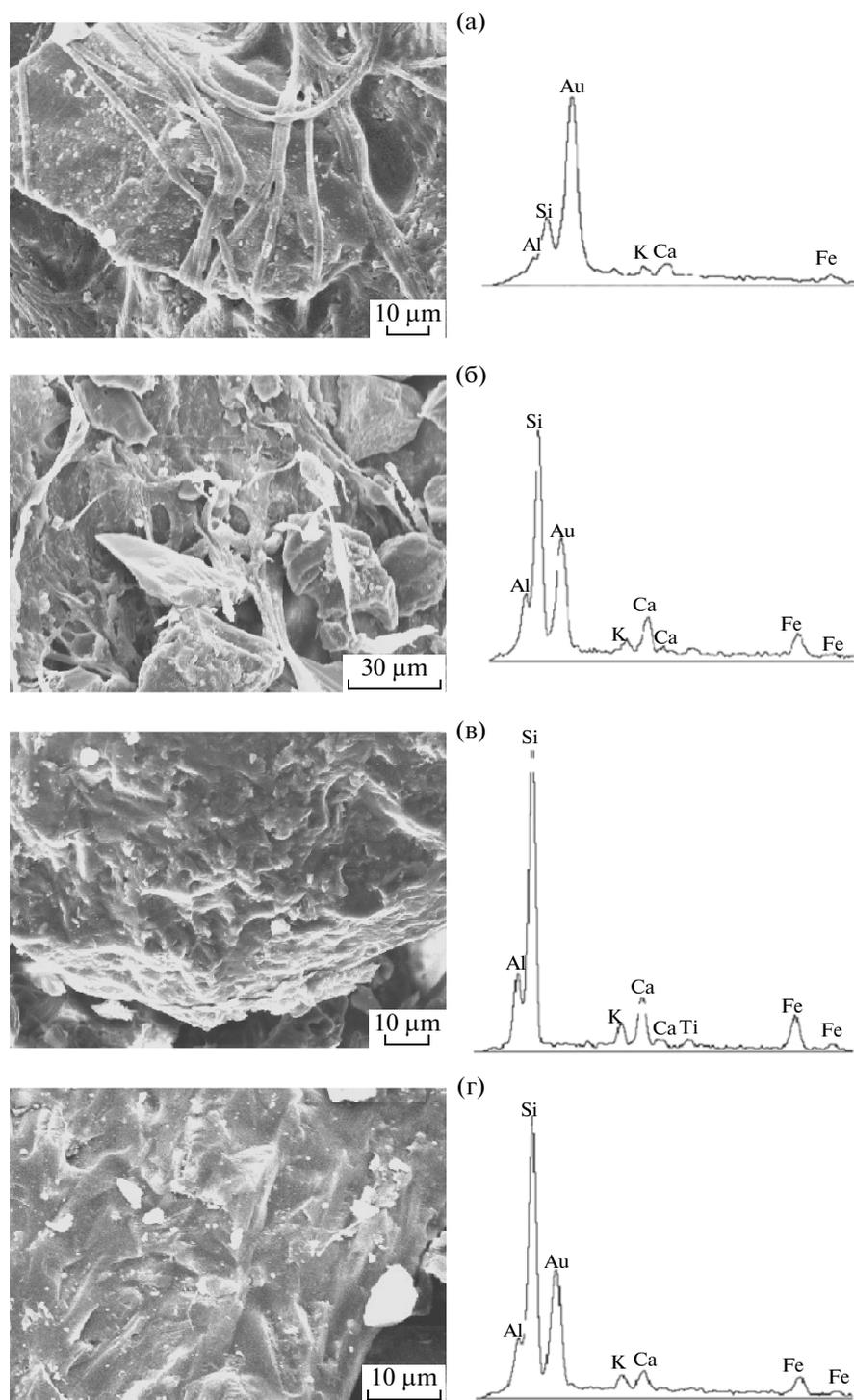


Рис. 3. Изменения морфологии и элементного состава (ЭС) цианобактерии *Os. terebriformis* в процессе минерализации при росте в среде с пеплом 1 в разные периоды их взаимодействия: а – живые нити цианобактерий на пепле, срок действия 2 нед.; ЭС – с нити; б – минерализованный чехол (в центре), срок взаимодействия 2 нед.; ЭС – с чехла; в – слоистый мат с минерализованным верхним слоем, срок взаимодействия 1.5 мес.; ЭС – с минерального слоя; г – минерализованная детритная масса с плохо различимыми отдельными нитями; срок взаимодействия 3.5 мес., ЭС – с детритной массы.

Таблица 3. Изменение содержания отдельных элементов в пеплах под влиянием *Os. terebriformis* (%). Время экспозиции 1 месяц

№ пеплов	Na	Mg	K	Ca	Fe	Al	Si
Пепел 1	–	-2.0 ± 0.1	+	–	–	-2.0 ± 0.02	-2.0 ± 0.03
Пепел 2	–	+	+	+	+	-1.1 ± 0.01	-2.0 ± 0.05
Пепел 3	–	–	–	-1.6 ± 0.01	$+1.0 \pm 0.01$	-2.0 ± 0.015	-3.0 ± 0.23
Контроль ₁	–	-0.21 ± 0.04	-0.28 ± 0.01	-0.3 ± 0.08	-0.1 ± 0.01	-0.53 ± 0.02	-0.14 ± 0.01
Контроль ₂	–	$+0.1 \pm 0.02$	$+0.17 \pm 0.03$	-0.2 ± 0.01	–	-0.4 ± 0.015	-2.0 ± 0.08
Контроль ₃	–	–	-0.12 ± 0.01	-0.4 ± 0.01	-0.1 ± 0.01	-0.38 ± 0.01	-1.8 ± 0.01

“–” – уменьшение $\leq 0.1\%$; “+” – увеличение $\leq 0.1\%$; контроль – пепел + вода.

Таблица 4. Изменение содержания отдельных элементов в пеплах под влиянием *Phormidium* sp. (%). Время экспозиции 1 месяц

№ пеплов	Na	Mg	K	Ca	Fe	Al	Si
Пепел 1	–	–	+	-8 ± 0.2	-1 ± 0.01	-3 ± 0.01	-12 ± 0.7
Пепел 2	–	+	+	-9 ± 0.09	-1.4 ± 0.01	-5.5 ± 0.04	-7 ± 0.2
Пепел 3	–	–	–	-6 ± 0.075	$+3 \pm 0.02$	-2 ± 0.015	7 ± 0.5
Контроль ₁	–	-1.7 ± 0.07	–	-1.6 ± 0.09	-0.3 ± 0.01	-1.2 ± 0.01	-3.94 ± 0.1
Контроль ₂	–	+	+	-1.8 ± 0.1	-1 ± 0.01	-1.7 ± 0.015	-4.1 ± 0.2
Контроль ₃	–	–	–	-1.3 ± 0.01	-1 ± 0.01	-1.2 ± 0.01	-4.9 ± 0.35

“–” – уменьшение $\leq 0.1\%$; “+” – увеличение $\leq 0.1\%$; контроль – пепел + вода.

столько мал (в 3 раза меньше по сравнению с контролем), что можно говорить не о росте, а о выживании этой цианобактерии.

Под воздействием цианобактерий происходило изменение соотношений отдельных элементов в составе пепла. При этом, в нейтральных условиях, при внесении *Oscillatoria*, изменения в элементном составе были незначительные (табл. 3) и мало отличались от контрольных вариантов без цианобактерий (происходило уменьшение содержания алюминия и кремния на 1–2%, при следовых изменениях всех остальных элементов). Существенные изменения фиксировались в химическом составе пеплов 1 и 3 при взаимодействии с алкалофильным *Phormidium* sp. по сравнению с их составом в контрольном варианте (вода + пепел) (табл. 4). В присутствии *Phormidium* отмечался вынос алюминия от 2 до 5.5%, кремния от 7 до 17%, Ca – от 6 до 9%.

Ряд содержащихся в пеплах макроэлементов (Si, Al, Ca, K, Fe) под воздействием цианобактерий частично переходил в раствор и, в свою очередь, участвовал в минерализации цианобактерий. Процесс минерализации начинался очень

рано – уже через 2 нед. после начала эксперимента среди активно растущих цианобактерий (рис. 3б) отмечалось образование минерализованной пленки и появление минеральных чехлов. Через полтора месяца был хорошо виден образовавшийся слоистый мат из *Os. terebriformis*, с минеральными прослоями (рис. 3в). Через 3.5 мес. *Oscillatoria* представляла собой детритную массу с плохо различимыми нитями, тоже, вероятно, частично минерализованную, о чем говорит характер графика (рис. 3г). Следует отметить, что элементный состав минерализованных нитей и слизистой пленки изменялся в течение опыта: нити в 2-недельном опыте (рис. 3а) содержали меньше алюмосиликатов по сравнению с составом пепла (рис. 4а), но состав минеральных чехлов (рис. 3б) и минерального слоя мата (рис. 3в), характеризовался увеличенным содержанием K, Ca и Fe.

В результате взаимодействия пеплов с культурой *Phormidium* sp. также происходили заметные изменения (рис. 4). В 2-недельной культуре сохранялась нормальная морфология нитей. На рис. 4в видно, как трихомы оплетают кусочки пепла, а выделяемые ими полисахариды покрыва-

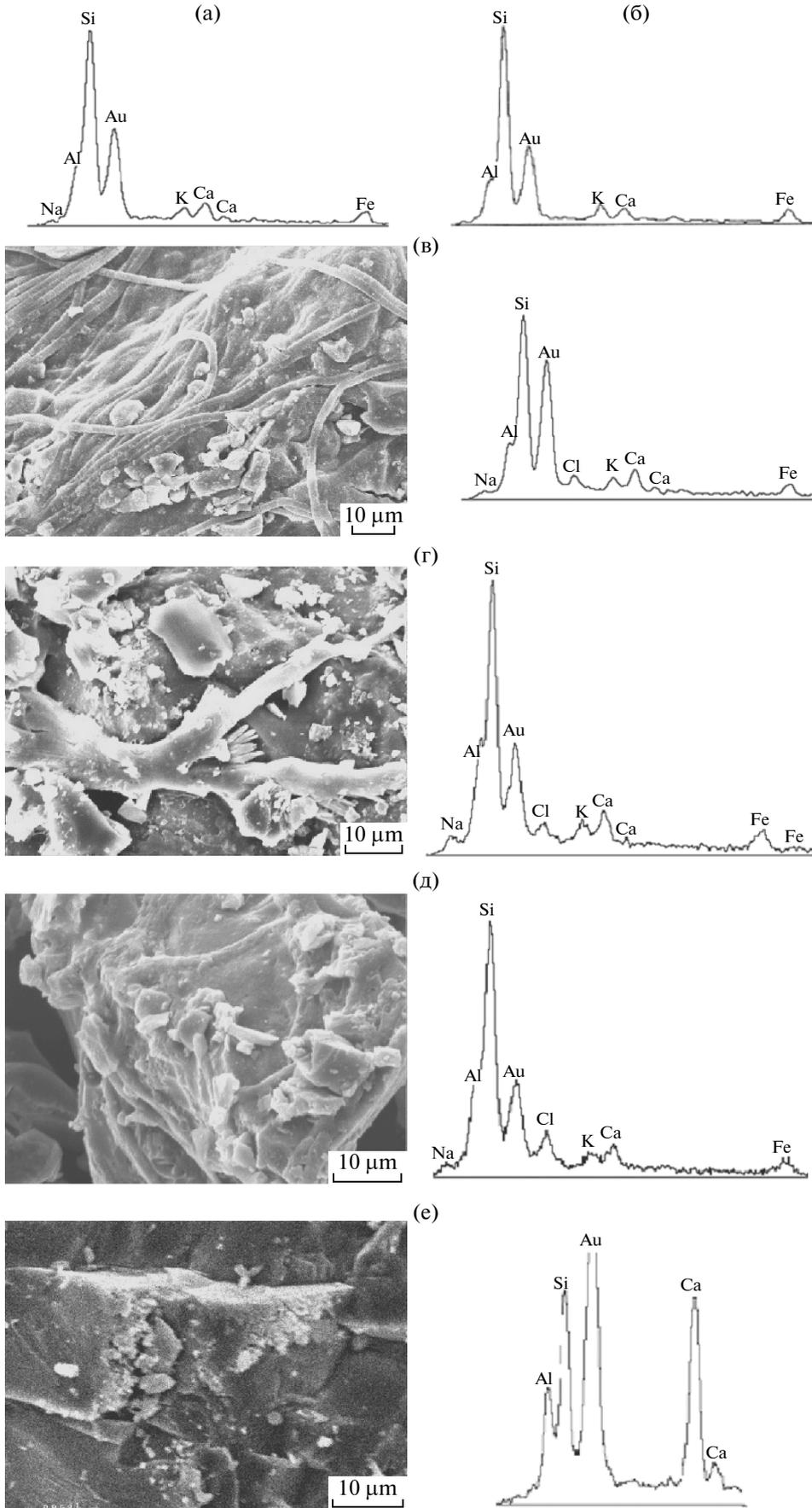


Рис. 4. Изменения морфологии и элементного состава (ЭС) цианобактерии *Phormidium* sp. в процессе минерализации при росте в среде с различными пеплами: а, б – ЭС различных пеплов (а – пепел 1; б – пепел 3); в – живые трихомы *Phormidium*, частично ослизненные с адсорбированными кусочками пепла, выросшие на пепле 1, срок взаимодействия 2 нед.; ЭС – с трихома; г – трихомы, заключенные в минеральные трубочки, выросшие на пепле 1, срок взаимодействия 2 мес.; ЭС – с минеральной трубки; д – минерализованный слоистый мат, выросший на пепле 3, срок взаимодействия 2 мес.; ЭС – с верхнего слоя мата; е – разрушение пепла 1 под воздействием *Phormidium* sp.; срок воздействия 2 мес.

вают пепловые агрегаты слизистой пленкой. Со временем отмечалась деформация клеток, образование большого количества слизи, толстых слизистых чехлов вокруг трихомов (рис. 4г). Элементный состав минеральных трубок был близок к составу исходного порошка пепла (рис. 4а). При взаимодействии *Phormidium* с пеплом 3 через 2 мес. образовался слоистый сильно ослизненный мат, верхняя поверхность которого также была минерализована (рис. 4д), пепел разрушался (рис. 4е). В отличие от пепла (рис. 4б) элементный состав мата характеризовался появлением Na и Cl и незначительным увеличением Ca и Fe.

Возможность роста цианобактерий на пеплах и отсутствие роста на воде указывает на то, что при взаимодействии цианобактерий с пеплами происходит выщелачивание из них и переход в раствор ряда элементов, необходимых для роста микроорганизмов. При этом разные пеплы по-разному влияют на рост цианобактерий, несмотря на небольшие различия в их составе макроэлементов в твердой фазе. Одним из возможных объяснений отличия роста на пепле 2 от роста на других пеплах является разница в размерах частиц и в соотношении их фракций. В пепле 2 основное место занимает фракция с диаметром частиц 0.5 мм и выше (43.6%); присутствуют фракции частиц с $d \leq 0.5 \text{ мм} \geq 0.15 \text{ мм}$ (11.7%); $\leq 3.15 \geq 0.16 \text{ мм}$ (18%) и менее 0.16 мм (26.6%). В пепле 1 нет частиц больше 0.5 мм. Основная фракция – это частицы с $d \leq 0.315 - 0.16 \text{ мм}$ (46%); фракция частиц с $d \geq 0.315 \text{ мм}$ (15.4%); $d \geq 0.16 \text{ мм} - \leq 0.06 \text{ мм}$ (23.2%) и d меньше 0.06 мм (15.4%).

Кроме того, на рост цианобактерий может влиять кислотность пеплов (водная вытяжка пепла 2 имела pH 4.7, а пеплов 1 и 3 pH 5.7). Однако лабораторные опыты показали, что снижение pH, что имело место в наших опытах при внесении кислых пеплов, не может оказывать ощутимого действия на цианобактерии. При культивировании *Oscillatoria* на пепле 2 pH снижался с 7.8 до 6.7 и практически не менялся до конца опыта (pH 7.0 через месяц). На пеплах 1 и 3 pH снижался до 7.0 и повышался в процессе роста цианобактерий до 9. При добавлении пеплов в культуральную среду с *Phormidium* (pH 10) незначительное снижение pH было кратковременным из-за буферности раствора.

Третьей группой различий пеплов является состав микроэлементов. Возможно, отсутствие ро-

ста на пепле 2 связано с ингибирующим действием таких тяжелых металлов, как никель, цинк и медь, присутствующих здесь в больших количествах, чем в других пеплах. Такое же ингибирующее влияние пепла 2 было продемонстрировано в лабораторных опытах с аноксигенными фотосинтезирующими бактериями (АФБ), в которых было показано, что выход в среду меди приводил к угнетению их роста [7].

Представляет интерес также и различный характер действия микроорганизмов на ряд элементов пеплов. Так, рост АФБ “приводил к активному замещению обменных катионов Ca и Na на K и Mg, по-видимому, поступающих из среды” [7], чего не наблюдалось в опытах с цианобактериями. Различное взаимодействие цианобактерий и АФБ с пеплами, вероятно, можно объяснить разными условиями культивирования: наличием или отсутствием кислорода, разными средами культивирования. Тяжелые металлы, как известно, связываются разными участками клеточной оболочки (клеточной стенки и слизистого чехла), и их ингибирующий эффект для разных организмов различен [11, 12].

Таким образом, тонкозернистость пеплов 1, 3 и меньшее влияние тяжелых металлов могут являться факторами, определяющими возможность заселения этих пеплов осцилляториевыми цианобактериями.

Реакция используемых в эксперименте нейтрофильных и алкалофильных цианобактерий при росте на пеплах разная, т.е. существует зависимость от условий, в которых живут и развиваются цианобактерии, в частности, от pH среды. Наиболее активный вынос элементов в раствор из порошка пеплов происходит под воздействием алкалофильных цианобактерий (табл. 3, 4). При этом из пеплов выщелачиваются такие элементы, как Si, Al, Ca. Перешедшие в раствор, они сразу же начинают участвовать в минерализации клеточной оболочки и выделяемой слизи, образуя защитный панцирь, чем обеспечивают сохранность цианобактерий на протяжении всего опыта, т.е. в течение 2 мес. Часть трихомов остается запечатанной в этот панцирь, а другая, в силу способности осцилляториевых цианобактерий к движению, выползает из минерального чехла, что и дает небольшой прирост биомассы алкалофильной культуры (рис. 2).

При внесении в воду с пеплом нейтрофильной *Oscillatoria* выщелачивание элементов идет менее интенсивно, и при высокой скорости роста в первые две недели происходит их полное исчерпание. В результате рост цианобактерий прекращается из-за лимитирования питательных веществ, а ингибирующее действие тяжелых металлов усиливается, что приводит к гибели культуры *Oscillatoria*. Таким образом, экологический фактор (в наших опытах величина рН) играет немаловажную роль при росте цианобактерий на вновь выпавших пеплах.

Итак, показано, что цианобактерии могут извлекать из вулканических пеплов нужные для их роста элементы, изменяя состав пеплов. Состав выщелоченных элементов зависит как от химического и физического состава самих пеплов, так и от среды обитания растущих на них цианобактерий. Под действием пеплов цианобактерии образуют мощный гликокаликс на трихомах и между ними, впоследствии минерализующийся. Свойство цианобактерий выделять внеклеточные полисахариды, которые связывают многие металлы, в том числе токсичные, оказывает определенное влияние на сохранение их жизнеспособности [11]. Способность нитчатых цианобактерий к движению, образованию слизистого гликокаликса, цементирующего частички пеплов, ведет к формированию циано-бактериальных матов. В этом процессе, безусловно, участвуют и сопутствующие бактерии (использованные в опытах культуры – неаксенические). Однако цианобактерии играют в этом процессе ведущую роль, так как в темноте при отсутствии роста цианобактерий маты не образуются. На этих примерах можно говорить о начале биогенного разрушения пеплов при участии цианобактерий и проводить аналогию между процессами, которые происходят в настоящее время в вулканогенных областях с процессами биогенного выветривания на вулканическом грунте на Земле в начальный период развития жизни.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы Президиума РАН “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы”, РФФИ № 11-05-00462а, № 11-05-00572а и Научной школы 65493-2010.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Каравайко Г.И.* Микробиологическая деструкция силикатных минералов // Труды Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН Отв. ред. В.Ф. Гальченко. Вып. 12. М.: Наука, 2004. С. 172–196.
2. *Кальдерные микроорганизмы.* Под ред. Г.А. Заварзина. М.: Наука, 2004. 120 с.
3. *Brock T.D.* Thermophilic microorganisms and life at high temperatures. Heidelberg-NY: Springer-Verlag, 1978. 478 p.
4. *Пименов Е.П.* Функционирование комплексов микроорганизмов в зоне интенсивных вулканических пеплопадов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата: Институт микробиологии и вирусологии АН КазССР, 1983. 16 с.
5. *Кузякина Т.И.* Преобразование вулканического пепла под воздействием микроорганизмов // Вулканизм и связанные с ним процессы. Вып. 3. Петропавловск-Камчатский: Дальнаука, 1985. С. 232–234.
6. *Карпов Г.А., Николаева А.Г., Лупкина Е.Г., Бортникова С.Б., Ушаков С.В.* Особенности гидрохимического и геохимического состава вещества бассейна озера Карымское в посткатастрофический период (1996–2005 гг.) // Мат. научно-технической конф. 17–18 января 2006 г.: Геофизический мониторинг Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 2007. С. 207–216.
7. *Наймарк Е.Б., Компанцева Е.И., Комова А.В.* Взаимодействие аноксигенных фототрофных бактерий *Rodovulum* sp. с вулканическим пеплом // Микробиология. 2009. Т. 78. № 6. С. 756–761.
8. *Орлеанский В.К., Герасименко Л.М.* Лабораторное моделирование термального циано-бактериального сообщества // Микробиология. 1982. Т. 51. № 4. С. 538–542.
9. *Герасименко Л.М., Дубинин А.В., Заварзин Г.А.* Алкалофильные цианобактерии содовых озер Тувы и их экофизиология // Микробиология. 1996. Т. 65. № 6. С. 844–849.
10. *Шеин Е.В.* Физика почв. Изд-во МГУ, 2005. 432 с.
11. *Obst M., Dynes J.J., Lawrence J.R., Swerhone G.D.W., Benzerara K., Karunakaran C., Kaznatcheev K, Tyliczszak T., Hitchcock A.P.* Precipitation of amorphous CaCO₃ (aragonite-like) by cyanobacteria: A STXM study of the influence of EPS on the nucleation process // Geochim. Cosmochim. Acta. 2009. V. 73. P. 4180–4198.
12. *Nies D.H., Silver S.* Metal ion uptake by a plasmid-free metal-sensitive *Alcaligenes eutrophus* strain // J. Bacteriol. 1989. Т. 171. С. 896–900.