

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА  
МИКРОБНЫМ СООБЩЕСТВОМ ИЗ ДОННЫХ ОСАДКОВ  
АКАДЕМИЧЕСКОГО ХРЕБТА (оз. Байкал)**

**О.Н. Павлова<sup>1</sup>, С.В. Букин<sup>1</sup>, Е.А. Костырева<sup>2</sup>, В.И. Москвин<sup>2,5</sup>, А.Ю. Манаков<sup>3</sup>,  
И.В. Морозов<sup>4,5</sup>, Ю.П. Галачьянц<sup>1</sup>, А.В. Хабуев<sup>1</sup>, Т.И. Земская<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Лимнологический институт СО РАН, 664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3, Россия

<sup>2</sup>Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН,  
630090, Новосибирск, просп. Академика Коптюга, 3, Россия

<sup>3</sup>Институт неорганической химии им. А.В. Николаева СО РАН,  
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 3, Россия

<sup>4</sup>Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН,  
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 8, Россия

<sup>5</sup>Новосибирский государственный университет, 630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 2, Россия

Обсуждаются результаты модельного эксперимента по культивированию микробного сообщества из района грязевого вулкана Хобой (Академический хребет), проведенного в условиях, характерных для зоны генерации углеводородов (80 °С, 5 МПа). Культивирование в условиях обогащения биомассой байкальской диатомеи *Synedra acus* приводит к изменению состава органического вещества (ОВ). Степень преобразованности ОВ в осадке после эксперимента составила 16 %, при этом снижалась концентрация фенантронов относительно метилзамещенных гомологов, включая ретен, увеличивалась концентрация дибензотиофенов относительно нормальных алканов, идентифицированы три- и моноароматические стероиды, включая и 17-дисметил-, 23-метилмоноароматические стероиды C<sub>27</sub>. Увеличение концентрации три- и моноароматических стероидов в осадке после эксперимента может свидетельствовать, что биомасса байкальской диатомеи *S. acus* подверглась деструкции, это привело к повышению концентрации стероидов. В контрольном (стерильном) осадке изменений в составе ОВ после культивирования не выявлено. С помощью молекулярно-генетических методов в структуре микробного сообщества до и после эксперимента выявлены представители различных таксонов, способных выживать в анаэробных термофильных условиях. Их наличие в поверхностных осадках может быть обусловлено поступлением глубинных минерализованных флюидов и брекчии из глубинных осадочных отложений.

*Глубинная биосфера, преобразование органического вещества, микробное сообщество, термо-барические условия, оз. Байкал.*

**EXPERIMENTAL TRANSFORMATION OF ORGANIC MATTER BY THE MICROBIAL COMMUNITY  
FROM THE BOTTOM SEDIMENTS OF THE AKADEMICHESKY RIDGE (Lake Baikal)**

**O.N. Pavlova, S.V. Bukin, E.A. Kostyeva, V.I. Moskvina, A.Yu. Manakov, I.V. Morozov,  
Yu.P. Galach'yants, A.V. Khabuev, and T.I. Zemskaya**

We discuss the results of a model experiment on cultivation of the microbial community from the area of the Khoboi mud volcano (Akademicheskyy Ridge) conducted under conditions typical of the hydrocarbon generation zone (80 °C, 5 MPa). The cultivation under conditions of biomass enrichment with the Baikal diatom *Synedra acus* changed the composition of organic matter. The transformation degree of organic matter in the sediment after the experiment was 16%, whereas the concentration of phenanthrenes relative to methyl-substituted homologues, including retene, decreased, and the concentration of dibenzothiophenes relative to normal alkanes increased. We have identified tri- and monoaromatic steroids, including 17-dimethyl-, 23-methyl monoaromatic steroids C<sub>27</sub>. An increase in the concentration of tri- and monoaromatic steroids in the sediments after the experiment might indicate that the biomass of the Baikal diatom *S. acus* was destructed, which led to an increase in the steroid concentration. In the control (sterile) sediment, we detected no changes in the composition of organic matter. Representatives of various taxa capable of surviving in anaerobic thermophilic conditions have been identified in the microbial community by molecular genetic methods. Their presence in the surface sediments might be due to the inflow of deep-seated mineralized fluids and breccia from deep-seated sedimentary rocks.

*Deep biosphere, transformation of organic matter, microbial community, temperature and pressure conditions, Lake Baikal*

## ВВЕДЕНИЕ

Донные отложения (ДО) морских и пресноводных водоемов представляют собой крупнейший резервуар органического углерода на Земле и в то же время являются уникальной средой обитания микробных сообществ. По некоторым оценкам общая биомасса микроорганизмов в морских осадках составляет  $2.9 \times 10^{29}$  клеток и превышает численность прокариот в морской воде ( $1.2 \times 10^{29}$ ) и почве ( $2.6 \times 10^{29}$ ) [Kallmeyer et al., 2012]. Деятельность микроорганизмов определяет практически все процессы, протекающие в донных осадках в диагенезе и раннем катагенезе. Глубинные донные осадки характеризуются отсутствием кислорода, высоким гидростатическим давлением, дефицитом доноров и акцепторов электронов, а также нехваткой легкодоступных органических источников углерода, обусловленной активными процессами деструкции органического вещества в водной толще и поверхностном слое осадков [Parkes et al., 2014]. С глубиной осадка численность микроорганизмов значительно снижается [Kallmeyer et al., 2012]. Однако в районах геологических аномалий, где в ДО наблюдаются повышенные концентрации ОВ и/или неорганических доноров и акцепторов электронов, численность и активность микробных популяций значительно выше [Parkes et al., 2000; Bonch-Osmolovskaya et al., 2003; Horsfield et al., 2006; Bennett et al., 2013; Parkes et al., 2014; Anderson et al., 2014; Ruff et al., 2015].

Одним из перспективных мест изучения микробных сообществ, ассоциированных с геологическими аномалиями, является оз. Байкал — самое глубокое озеро мира, возраст которого датируется 25—30 млн лет [Biddle et al., 2012]. Озеро Байкал, занимающее Байкальскую рифтовую впадину в центральной части Байкальской рифтовой зоны, характеризуется длительной историей осадконакопления [Grachev et al., 1998]. Преобразование ОВ в осадках Байкала по мере изменения термобарических условий в недрах кайнозойской толщи способствовало процессам генерации углеводородов и возникновению их скоплений различного типа — нефтяных, газовых и газогидратных [Рябухин, 1934; Кузьмин и др., 2001; Конторович и др., 2007].

Ранний диагенез в донных осадках оз. Байкал является предметом многочисленных исследований [Мизандронцев, 1978; Гранина, 2008; Och et al., 2012], в то время как процессы преобразования органического вещества микробным сообществом глубинных ДО и возможность их поступления в приповерхностные осадки оз. Байкал исследовались эпизодически. Значения биомаркерных показателей катагенеза нефти и изотопный состав углерода метана и этана свидетельствуют, что в отдельных районах оз. Байкал миграция нефти и газов к поверхности дна, где температура близка к  $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ , происходит с глубин не менее 2–3 км, характеризующихся термобарическими условиями [Конторович и др., 2007; Хлыстов и др., 2007]. В поровых водах таких районов обнаружены аномальные концентрации отдельных ионов, обусловленные тепловыми потоками разной интенсивности, наличием газовых гидратов, типом геологических структур [Ломоносов, 1974; Гранина и др., 2001; Кузьмин и др., 2001; Конторович и др., 2007; Khlystov et al., 2013; Хлыстов и др., 2017]. Очевидно, что восходящие флюиды, имеющие разную природу и происхождение, могут захватывать и выносить в поверхностные осадки микроорганизмы глубинных слоев.

Поступление глубинных микроорганизмов из зоны генерации углеводородов в поверхностные осадки оз. Байкал выявлено в районе метановых сипов Посольская Банка и Голоустное, показана их роль в деструкции органического вещества в термобарических условиях [Vanneste et al., 2002; Klerkx et al., 2006; Pavlova et al., 2016; Bukin et al., 2016; Черницына и др., 2016; Ханаева и др., 2017]. Воспроизведение условий, характерных для тектонически-активной зоны озера (температура  $80\text{ }^{\circ}\text{C}$  и давление 50 атм), стало возможным после разработки специальных камер высокого давления (КВД) (Институт неорганической химии СО РАН им. А.В. Николаева). В КВД проведены модельные эксперименты в термобарических условиях в атмосфере  $\text{CH}_4:\text{H}_2:\text{CO}_2$ . Первые эксперименты показали, что при участии микробного сообщества в ДО метановых сипов, обогащенных детритом байкальской диатомеи *Synedra acus*, идут процессы деструкции биомассы водорослей с образованием углеводородов-биомаркеров, таких как ретен, либо гаммацерен [Pavlova et al., 2016; Bukin et al., 2016].

Очевидно, что этих исследований недостаточно для понимания процессов, происходящих в других зонах глубоководной разгрузки углеводородных газов оз. Байкал, где существуют иные типы геологических структур, с разнообразными температурными условиями, интенсивностью поступления и состава глубинных флюидов.

Особое значение имеет изучение процессов преобразования ОВ микробным сообществом в ДО Академического хребта. Органическое вещество ДО Академического хребта представляет собой смесь органического углерода и биогенного кремнезема, образуемого преимущественно диатомовыми водорослями [Безрукова и др., 1991; Granina, 1992; Granina et al., 1992]. Тектоническое поднятие в центральной части Байкала, отделенное от берегов глубокими бассейнами, всегда представляло интерес для исследований, направленных на проведение палеоклиматических реконструкций [Zonenshain et al., 1995; Kuzmin et al., 1995; Грачев и др., 1997; Moore et al., 1997; Хлыстов и др., 2000, 2001; Mats et al., 2000; Кузьмин и др., 2001; Вологина и др., 2003; Вологина, Федотов, 2013]. В настоящее время в районе Ака-

## Рис. 1. Карта-схема отбора проб.

Батиметрические данные — INTAS Project 99–1669 Team, 2002.

демического хребта, где признаки нахождения грязевых вулканов или газовых гидратов прежде не регистрировались, описана новая грязевулканическая гидратоносная область оз. Байкал. С помощью съемки многолучевым эхолотом на склоне Академического хребта обнаружена группа грязевых вулканов. При помощи био-стратиграфической и сейсмостратиграфической корреляции было установлено, что материал, входящий в грязевую брекчию исследуемых грязевых вулканов (г/в), имеет возрастной интервал от позднего миоцена до раннего плиоцена (от 5.6 до 4.6 млн лет) и мог быть поднят с глубины не более 310 м ниже дна. Гряда в средней части хребта получила название АкадемХребет, около о. Ольхон — Хобой [Хлыстов и др., 2017]. Микробиологических исследований в районе этих структур ранее не проводилось.

Основная цель работы — изучение процессов преобразования органического вещества под воздействием микробного сообщества донных осадков г/в Хобой в термобарических условиях.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Керн St. 3. GC–8 (длина 200 см) отобран на Академическом хребте в 2015 г. в точке с координатами 53°41', 528' с.ш. 107°87', 549' в.д. (рис. 1). Отбор отложений осуществляли большой гравитационной трубой с борта научно-исследовательского судна ЛИН СО РАН «Г.Ю. Верещагин». Образцы отбирали с соблюдением правил стерильности и помещали в жидкий азот, где они хранились до начала проведения экспериментального культивирования.

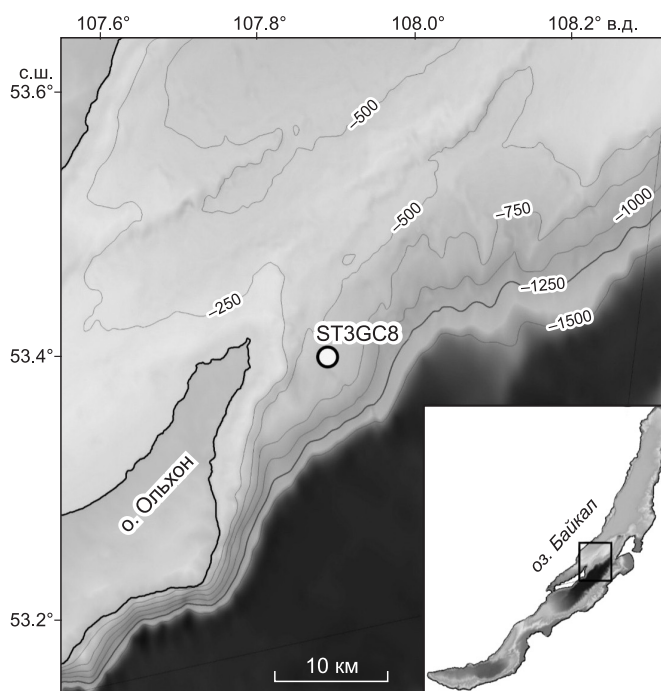
Экспериментальное культивирование проводили в двух специальных камерах высокого давления (КВД), разработанных и собранных в Институте неорганической химии СО РАН им. А.В. Николаева по методике [Pavlova et al., 2016; Bukin et al., 2016] в течение 7 мес. при 80 °С и давлении метана 50 атм. Осадки были обогащены биомассой байкальской диатомовой водоросли *Synedra acus* из аксеничной культуры, полученной в отделе Ультраструктуры клетки ЛИН СО РАН [Shishlyannikov et al., 2011]. КВД № 1 содержал нативный природный осадок, осадок в КВД № 2 был стерилизован автоклавированием и выступал в качестве отрицательного контроля.

Состав и распределение углеводов мальтеновой части в предварительно полученном хлороформном экстракте из образцов донных отложений до начала (с учетом дополнительно вносимых органических субстратов) и в конце эксперимента исследовали хромато-масс-спектрометрическим методом по методике [Каширцев и др., 2001].

Для анализа изменений в структуре и составе микробных сообществ из образцов природного осадка и осадка после культивирования выделяли препараты суммарной ДНК с использованием метода ферментативного лизиса с последующей фенол-хлороформной экстракцией [Sambrook et al., 1989]. ДНК подлежащих анализу локусов получали с использованием полимеразной цепной реакции (ПЦР), из продуктов которой готовили библиотеки для массового параллельного секвенирования на платформе Illumina MiSeq (ЦКП «Геномика», г. Новосибирск). Массовое параллельное секвенирование и филогенетический анализ проводили, как описано ранее [Bukin et al., 2016].

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Литологическая характеристика осадка, использованного в эксперименте.** Используемые в эксперименте слои осадка (150–185 см) представлены восстановленным рыхлым алевропелитовым илом серого цвета с многочисленными трещинами дегазации, прилегающими к слою газовых гидратов. Осадок окислен с поверхности и до глубины 0.5 см. Осадки представлены с поверхности до глубины



20 см диатомовыми илами с прослоями гидротроилита. На глубине 20—182 см глина алевропелитовая, содержащая грязевулканическую брекчию с включениями гидротроилита. На глубине 182—200 см отмечены слои массивных газовых гидратов.

**Преобразование органического вещества в условиях эксперимента.** В контрольном образце из КВД № 2 геохимических изменений в составе ОВ выявить не удалось из-за маленького содержания хлороформенного экстракта. В составе ОВ донных осадков, обогащенных детритом водоросли *S. acuis* (КВД № 1), выявлены процессы его преобразования.

Содержание органического углерода ( $C_{орг}$ ) в образцах после эксперимента (0.79 %) практически не изменилось ( $\pm 0.09$  % на породу) относительно первоначальных (0.88 %), хлороформенного битумоида (вхл) — с 0.02 до 0.05 %.

Маленькие навески битумоидов (7 мг) не позволили выделить асфальтены и разделить мальтены на насыщенные и ароматические УВ. Количество углеводородов и асфальтово-смолистых компонентов в битумоиде из образца до эксперимента составило 22.8 и 77.2 % соответственно. После эксперимента концентрация углеводородов возросла до 29.3 %, асфальтово-смолистых компонентов уменьшилась до 70.7 %.

Кривая распределения нормальных алканов «пилообразная» с доминированием нечетных углеводородов ( $C_{23}$ ,  $C_{25}$ ,  $C_{27}$ ,  $C_{29}$ ,  $C_{31}$ ,  $C_{33}$ ), при этом с ростом их молекулярной массы в образце до эксперимента концентрация увеличивается, достигая максимума на  $n$ - $C_{31}$  до 17 % от суммы  $n$ -алканов (рис. 2).

Содержание  $n$ - $C_{33}$  сопоставимо с  $n$ - $C_{23}$  (6.4—6.8 % от суммы  $n$ -алканов) соответственно в образце до эксперимента и с  $n$ - $C_{24}$  (4.8 % от суммы  $n$ -алканов) в образце после эксперимента.

Индекс нечетности для высокомолекулярных углеводородов (CPI), рассчитанный по формуле [Peters et al., 2007], уменьшился незначительно с 4.3 до 3.6.

$$CPI = \left( \frac{C_{25} + C_{27} + C_{29} + C_{31} + C_{33}}{C_{24} + C_{26} + C_{28} + C_{30} + C_{32}} + \frac{C_{25} + C_{27} + C_{29} + C_{31} + C_{33}}{C_{26} + C_{28} + C_{30} + C_{32} + C_{34}} \right) / 2. \quad (1)$$

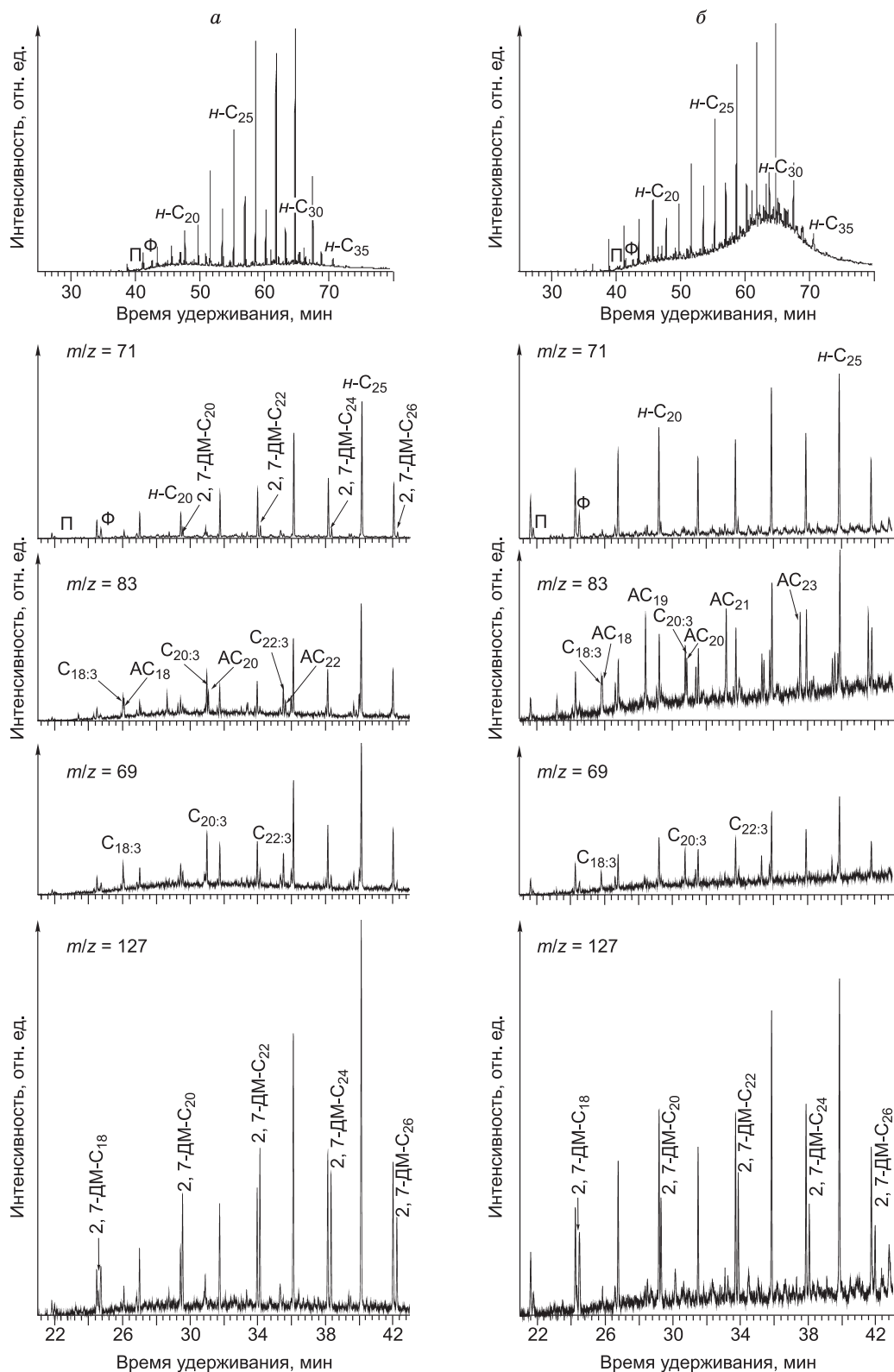
Соотношение концентрации нормальных алканов к ациклическим в образце после эксперимента уменьшилось почти в 2 раза (32 против 58). Значение отношения  $n$ - $C_{27}$  к  $n$ - $C_{17}$  после эксперимента снизилось в 5 раз (6 против 31). В составе УВ как до эксперимента, так и после идентифицированы 1- и 3-алкены, что подтверждает невысокую степень преобразованности ОВ (см. рис. 2).

В составе углеводородов (УВ) идентифицированы алкилциклогексаны (АС) при  $m/z$  83 с доминированием в образцах до эксперимента четных УВ ( $AC_{20}$ ,  $AC_{22}$ ,  $AC_{24}$ ) (см. рис. 2). В образцах после эксперимента максимум алкилциклогексанов сместился на нечетные УВ ( $AC_{19}$ ,  $AC_{21}$ ,  $AC_{23}$ ,  $AC_{25}$ ). На хромато-масс-фрагментограммах при  $m/z$  127 идентифицированы 2,7-диметилалканы с максимальной концентрацией на четных УВ, которая уменьшилась по сравнению с содержанием нормальных алканов после эксперимента (см. рис. 2). Разница в доминировании четных и нечетных алкилциклогексанов, более низкие концентрации 3-алкенов и 2,7-диметилалканов объясняются большей преобразованностью ОВ в образце после эксперимента. Среди изопреноидов ( $C_{13}$ — $C_{25}$ ) в максимальной концентрации находится фитан. Значение отношения пристана к фитану равно 0.5 как до, так и после эксперимента.

В составе циклических УВ-биомаркеров стеранового ряда доминируют этилхолестаны — 39—48 % от суммы стеранов  $C_{27}$ — $C_{30}$  (см. рис. 2). Значения отношения стеранов  $C_{29}$  к  $C_{27}$  в осадке до эксперимента и после равны 1.2—1.4. В образце после эксперимента понижена концентрация низкомолекулярных стеранов — прегнанов (значение отношения (стераны+прегнаны) к прегнанам равно 12.7 против 3.6), что видно на хромато-масс-фрагментограммах  $m/z$  217, 218. В составе терпанов преобладают гопаны ( $C_{27}$ — $C_{35}$ ) (рис. 3).

Среди трицикланов ( $C_{19}$ — $C_{31}$ ) доминируют УВ со средней длиной цепи  $C_{23}$ — $C_{26}$  (37.8 % от суммы трицикланов). Трициклановый индекс ( $2(C_{19} + C_{20}) / \Sigma C_{23-26}$ ) равен 0.6. В образцах до эксперимента идентифицированы биогопаны ( $\beta\beta$ -гопаны) и концентрации R изомеров выше, чем S в гомогопанах ( $C_{31}$ — $C_{35}$ ). В образце после эксперимента, как видно на хромато-масс-фрагментограмме  $m/z$  191, биогопаны находятся в следовых количествах, изомеров S больше, чем R в гомогопанах, что подтверждает увеличение степени преобразованности ОВ (см. рис. 3). Значение отношения гопанов Ts к Tm остается невысоким и после эксперимента ( $Ts / Tm \leq 0.5$ ).

В мальтеновой фракции битумоидов идентифицированы также и ароматические соединения (рис. 4). В составе фенантронов отмечается увеличение метилзамещенных гомологов после эксперимента. Значение метилфенантронового индекса ( $MPI-I = (1.5 \times (2MP + 3MP)) / (P + 1MP + 9MP)$ ) изменяется незначительно ( $\leq 0.8$ ), больший разброс (от 1.4 до 2.1) получается при подсчете параметра зрелости ( $PP-1modified = (1MP + 9MP) / (2MP + 3MP)$ ) [Peters et al., 2007]. В составе фенантронов отмечается также наличие ретена, который, по мнению исследователей, образуется в хвойных растениях [Каширцев и др., 2018]. В составе дибензотиофенов зафиксировано увеличение метилзамещенных гомологов после экс-



**Рис. 2.** Хроматограммы и хромото-масс-фрагментогаммы *n*-алканов ( $m/z$  71), алкилциклогексанов ( $m/z$  83) и 3-алкенов ( $m/z$  69) и 2,7 диметилалканов ( $m/z$  127) в битумоидах из образцов до (а) и после эксперимента (б).

$n$ - $C_n$  — нормальные алканы,  $AC_n$  — алкилциклогексаны,  $C_n:3$  — 3-алкены, 2,7-DM- $C_n$ -2, 7 диметилалканы, где  $n$  — количество атомов углерода, П — пристан, Ф — фитан.

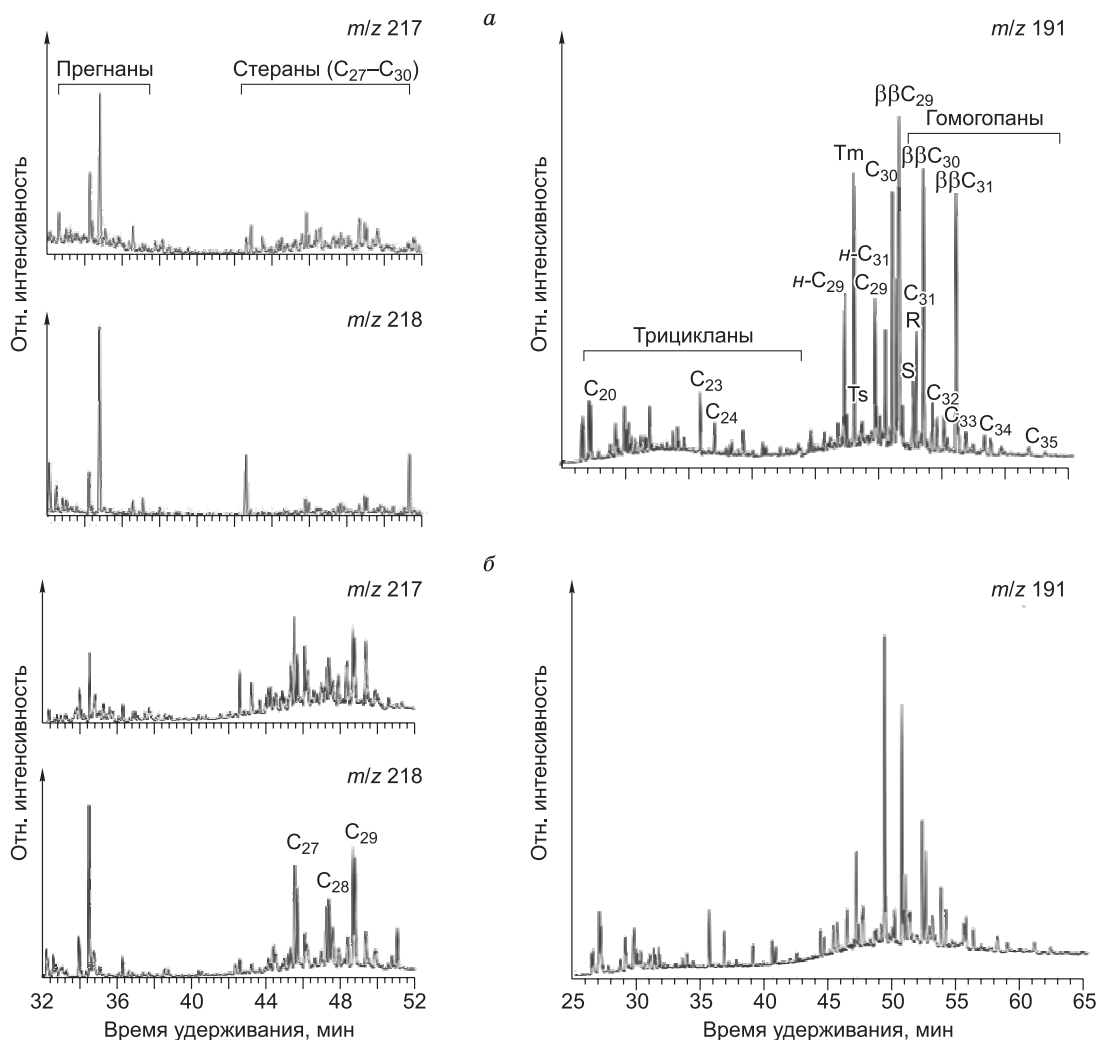
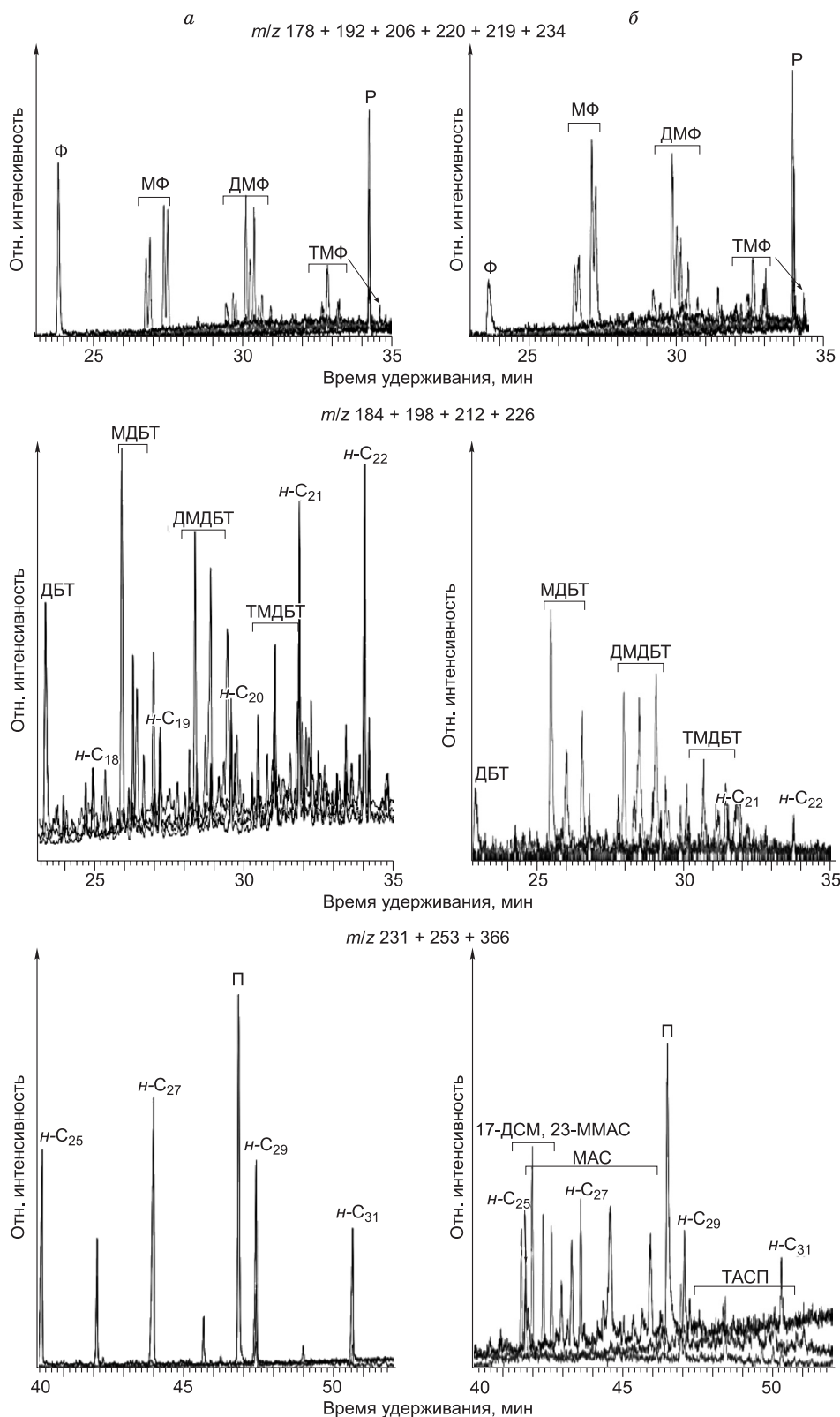


Рис. 3. Хромато-масс-фрагментограммы стеранов ( $m/z$  217, 218) и терпанов ( $m/z$  191) в битумоидах из образцов до (а) и после эксперимента (б).

перимента, при этом используемый параметр зрелости 4-МДБТ/1-МДБТ не меняется и равен 2. В мальтенах после эксперимента при  $m/z$  253 идентифицированы моноароматические стероиды, а по иону  $m/z$  366 еще и 4 диастереомера 17-дисметил-, 23-метилмоноароматические стероиды  $C_{27}$ , которые ранее были определены в отложениях карбона, перми и мела [Каширцев и др., 2016; Каширцев, 2018]. На рис. 4 видно, что концентрация ароматических соединений увеличивается по сравнению с нормальными алканами после эксперимента. Изменения в составе ароматических соединений также подтверждают увеличение преобразованности ОВ после эксперимента. В составе углеводородной фракции идентифицирован периллен, полиароматический углеводород. Его концентрация выше в образце осадка после эксперимента. Считается, что его источником может быть как аквагенное, так и террагенное ОВ.

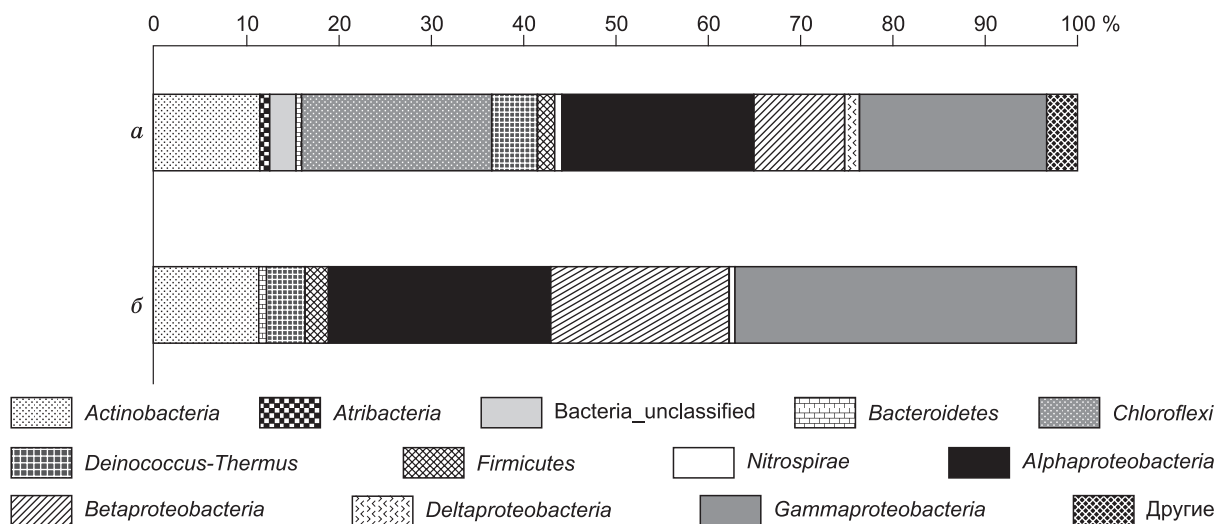
**Филогенетический состав микробного сообщества образцов донных отложений до эксперимента.** Данные массового параллельного секвенирования библиотек ампликонов фрагментов генов 16S рРНК природного образца до эксперимента свидетельствуют о том, что среди *Bacteria* наиболее многочисленны последовательности представителей филумов *Chloroflexi* (20.7%), *Actinobacteria* (11%), классов  $\alpha$ - (20.7%),  $\beta$ - (9.7%) и  $\gamma$ -*Proteobacteria* (20.5%), *Deinococcus-Thermus* (5%). В небольших количествах (менее 3%) отмечены последовательности генов 16S рРНК *Atribacteria* (OP9), *Bacteroidetes*, *Firmicutes*, *Nitrospirae*, класса  $\delta$ -*Proteobacteria* и др. (рис. 5, а).

В библиотеке генов 16S рРНК архея выявлены последовательности филумов: *Bathyarchaeota* (96.2%), *Diapherotrites* (0.14%), классы *Thermoplasmata* (3.2%) и *Methanomicrobia* (0.1%), представляющих филум *Euryarchaeota* (данные не представлены).



**Рис. 4.** Хромато-масс-фрагментограммы фенантронов ( $m/z$  178, 192, 206, 219, 220, 234), дибензотиофенов ( $m/z$  184, 198, 212, 226), ароматических стероидов ( $m/z$  253, 231, 366) мальтенов битумоидов из образцов до (а) и после (б) эксперимента.

Ф — фенантроны, МФ — метилфенантроны, ДМФ — диметилфенантроны, ТМФ — триметилфенантроны, Р — ретен (1-метил, 7-пропилфенантрен), ДБТ — дибензотиофены, МДБТ — метилдибензотиофены, ДМДБТ — диметилдибензотиофены, ТМДБТ — триметилдибензотиофены; стероиды: ТАС — триароматические, МАС — моноароматические, 17-ДСМ, 23-ММАС — 17-дисметил, 23-метилмоноароматические  $C_{27}$ , П — перилен,  $n-C_n$  — нормированные алканы, где  $n$  — количество атомов углерода.



**Рис. 5. Состав бактериального сообщества донных осадков г/в Хобой до (а) и после термобарического культивирования (б).**

Доминирование представителей филумов *Proteobacteria* ( $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -) и *Actinobacteria* в составе микробных сообществ донных отложений характерно для большинства образцов осадков из других районов оз. Байкала, ассоциированных с разгрузкой углеводов. Ранее при молекулярно-биологическом анализе состава микробных сообществ из районов, характеризующихся разгрузками нефте- и газосодержащих флюидов, выявлена значительная доля последовательностей генов 16S рРНК филумов *Proteobacteria*, *Actinobacteria* и *Cyanobacteria* [Zemskaya et al., 2015; Черницына и др., 2016], как и в осадках многих других пресноводных озер [Winters et al., 2014; Zhang et al., 2014; Ding et al., 2015].

В библиотеке генов 16S рРНК микробного сообщества отмечено высокое содержание  $\alpha$ -*Proteobacteria* (20.7 %). Класс представлен порядком *Shingomonadales*, представители которого обнаруживаются в различных средах обитания (пресноводные и морские экосистемы, почва, корневые системы растений, клинические образцы и другие). Широкое распространение в окружающей среде связано со способностью использовать широкий спектр органических соединений (в том числе токсичных), расти и выживать в условиях низкого уровня питательных веществ.

Последовательности  $\beta$ -*Proteobacteria* составляли 9.7 % от общего числа, среди них преобладали последовательности представителей порядка *Burkholderiales*, которые в поверхностных осадках способны анаэробно окислять ацетат с перхлоратом [Yoshida et al., 2005], в качестве акцепторов электронов или окислять водород в глубоководных осадках [Orcutt et al., 2011]. В библиотеке ДНК образца до эксперимента выявлены последовательности родов *Pelomonas* и *Methylophilus*. Последние окисляют метанол и используют в качестве источника азота соли нитрата и аммония.

Класс  $\gamma$ -*Proteobacteria* представлен последовательностями порядков *Oceanospirillales*, *Alteromonadales* и *Pseudomonadales*, представители которых, за исключением порядка *Pseudomonadales*, являются галофильными обитателями морских экосистем.

Последовательности *Chloroflexi* составляли 20.7 % от общего числа. Доля последовательностей представителей данного филума была сопоставима с таковой (21.8 %), выявленной в микробиомах из глубинных донных осадков метанового сипа Посольская Банка [Черницына и др., 2016] и в основном была представлена последовательностями некультивируемой группы MSB-5B2, класса *Dehalococcoidia* и семейства *Anaerolineaceae*. Среди последовательностей семейства *Anaerolineaceae* были наиболее представлены последовательности бактерий рода *Pelolinea*, анаэробные представители которого изолированы из метаногенного сообщества донных осадков в Японии [Imachi et al., 2014]. В то время как представители класса *Dehalococcoidia* используют водород в качестве донора электронов и получают энергию с помощью органолипидного дыхания (путем восстановления дегалогенированных органических соединений) [Major et al., 2002].

Последовательности филума *Actinobacteria*, как правило, доминирующего в донных осадках оз. Байкал, представлены последовательностями порядков *Micrococcales*, *Corynebacteriales*, *Propionibacteriales*. Последние составляли 95 % в библиотеке генов 16S рРНК. Бактерии рода *Propionibacterium* являются анаэробными микроорганизмами с особым метаболизмом и способны синтезировать пропионовую кислоту, используя необычные транскарбоксилазные ферменты [Cheung et al., 1975].



В библиотеке генов 16S рРНК микроорганизмов, присутствовавших в осадке до культивирования, также многочисленны последовательности бактерий филума *Deinococcus-Thermus* (5 %), которые обычно представлены в других районах оз. Байкал в небольшом количестве, за исключением глубинных донных осадков метанового сипа Посольская Банка [Черницына и др., 2016]. Среди последовательностей филума *Deinococcus-Thermus* наиболее представлены операционные таксономические единицы бактерий рода *Thermus*, облигатно аэробные, хемоорганогетеротрофные, экстремально термофильные представители которого, обитают в горячих источниках, глубоководных морских источниках и гейзерах Йеллоустонского национального парка [Garrity et al., 2001].

Таким образом, по результатам сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей библиотек генов 16S рРНК бактерий и архей, природное микробное сообщество исследуемого образца донных отложений до эксперимента представлено филумами, обладающими большим набором метаболических возможностей и широко распространенными в пресноводных экосистемах [Newton et al., 2011]. Наряду с типично мезофильными микроорганизмами в составе микробного сообщества выявлены представители термофильных таксонов (*Deinococcus-Thermus*, *Firmicutes* и др.), доминирование которых характерно для сообществ различных морских глубинных экосистем, включая сипы и газогидратные сайты [Orcutt et al., 2011; Parkes et al., 2014; Ruff et al., 2015].

В библиотеках генов 16S рРНК домена *Archaea* доминировали последовательности представителей филума *Bathyarchaeota*, содержащего большое число разнообразных филогенетических линий и распространенных повсеместно [Inagaki et al., 2006; Webster et al., 2006; Yanagawa et al., 2013; Parkes et al., 2014]. Среди представителей типа *Bathyarchaeota* возможно наличие ферментативного типа метаболизма и/или способности к метилотрофному метаногенезу [Evans et al., 2015; Lazar, 2016; Каллистова и др., 2017]. Еще одна широко представленная группа архей — *Thermoplasmata*. Несмотря на то, что большинство культивируемых штаммов данного класса изолированы из аэробных/термофильных мест обитания, последовательности некультивированных представителей (некультивированные *Thermoplasmales* в нашем случае) многочисленны в холодных донных отложениях морских и пресноводных экосистем [Lloyd et al., 2013]. Функции первичных и вторичных анаэробов в микробном сообществе исследуемых донных отложений могут выполнять представители и других обнаруженных таксонов, а именно: *Deinococcus-Thermus*, *Firmicutes*, *Atribacteria* (OP9), *Bacteroidetes*, *Nitrospirae*,  $\delta$ -*Proteobacteria*.

Через 7 мес. термобарического культивирования в КВД № 1, содержащем донный осадок, обогащенный биомассой диатомовой водоросли *S. acus*, выявлены изменения как в составе органического вещества, так и в составе микробного сообщества.

В библиотеках генов 16S рРНК не выявлены последовательности представителей домена *Archaea*. Среди последовательностей домена *Bacteria* не выявлены представители филумов *Atribacteria*, *Nitrospirae*, *Chloroflexi* и класса *Deltaproteobacteria*. Процент последовательностей филумов *Actinobacteria*, *Deinococcus-Thermus* и *Firmicutes* остался на том же уровне. В микробном сообществе после культивирования доминировали последовательности представителей филума *Proteobacteria* ( $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -) (см. рис. 5, б). Отсутствие значительных изменений в составе микробного сообщества, вероятно, связано с доминированием в нативном природном осадке микроорганизмов, способных выживать в анаэробных термофильных условиях. К таковым относятся представители филумов *Actinobacteria*, *Deinococcus-Thermus* и *Firmicutes*, которые могут поступать с минерализованными флюидами из глубинных осадочных отложений.

Проведенные исследования показали, что за время культивирования изначально незрелое ОВ из донных осадков смешанного типа (террагенно-аквагенное) стало более зрелым в ходе эксперимента, несмотря на то, что значение коэффициента СРІ уменьшилось незначительно.

Известно, что в ОВ осадков, не испытавших диагенетических и катагенетических преобразований, преобладают молекулы УВ с нечетным количеством атомов углерода. Поэтому отношение нечетные/четные (коэффициент СРІ в различных модификациях) имеет значения 5—6. В процессе термического превращения ОВ количество четных и нечетных молекул УВ выравнивается. Коэффициент СРІ по величине становится близким к единице и при последующих позднекатагенных преобразованиях (после прохождения главной стадии нефтеобразования) не меняется [Mukhopadhyay et al., 1979]. В природе температурные условия термического разложения ОВ (катагенеза) варьируют от 85 до сотен градусов Цельсия [Schobert, 2013], однако в нашем случае (культивирование при 80 °С) фиксируемые изменения являются следствием процессов биологической деструкции, так как данные значения, с одной стороны, приближаются к пороговым для живых организмов, с другой — являются нижней границей значений, характерных для мезокатагенеза, и обеспечивают отсутствие влияния физических факторов на процесс преобразования органического вещества.

Регистрируемые изменения в составе ОВ донных осадков г/в Хобой не столь значительны (16 %) в сравнении с данными, полученными в эксперименте с донными осадками метанового сипа Посоль-

ская Банка, где данный показатель был равен 41 % [Bukin et al., 2016]. Но даже при достаточно небольшом времени экспозиции (7 мес.) при культивировании осадка из г/в Хобой зафиксировано снижение концентрации фенантронов относительно его метилзамещенных гомологов, включая ретен и увеличение серосодержащих соединений (ДБТ и его метилзамещенных гомологов) относительно нормальных алканов, а также образование моноароматических стероидов, включая и 4 диастереомера 17-дисметил, 23-метилмоноароматические стероиды  $C_{27}$  и триароматических стероидов. Доминирование S- над R-изомерами в гомогонанах, наличие биогонанов в следовых количествах также свидетельствуют о большей преобразованности ОВ в образце после эксперимента.

Снижение концентрации фенантронов может быть обусловлено деятельностью представителей родов *Pseudomonas*, *Burkholderia*, филума *Actinobacteria*, *Firmicutes*, последовательности генов 16S рРНК которых выявлены в значительном количестве в составе микробного сообщества в образцах осадка как до, так и после эксперимента. Для представителей данных таксонов способность к деградации полициклических ароматических углеводородов является общепризнанной. Ранее для бактерий родов *Pseudomonas* и *Bacillus*, выделенных из оз. Байкал, показана селективная биodeградация флуорантена, фенантрена и пирена. В условиях модельного эксперимента в течение 30 сут. степень конверсии полициклических ароматических углеводородов составляла 18–30 % [Павлова и др., 2005].

Как известно, стероиды широко распространены в биосфере. Преимущественно они представлены производными холестерина ( $C_{27}$ ), кампе- и криностеролов ( $C_{28}$ ), сито- и стигмастеролов ( $C_{29}$ ), ланостерола и циклоартенола ( $C_{30}$ ). Наиболее широкий спектр стероидов, включающий производные всех групп, присутствует в водорослях [Volkman, 1986; Kodner et al., 2008]. Увеличение концентрации три- и моноароматических стероидов в образце осадка после эксперимента может свидетельствовать о биodeструкции биомассы байкальской диатомеи *S. acus*. Как показано ранее, диатомовые водоросли продуцируют разнообразные стероиды, которые в выделенных фракциях стеринов могут быть представлены 3–10 соединениями [Калиновский и др., 2010]. Кроме того, для байкальской диатомеи *Stephanodiscus meyerii* Genkal and Popovskaya показано в ее составе наличие двух основных стеролов — холестерина и 24-метилхлестерина, а также фитола [Ponomarenko et al., 2004].

Полученные результаты коррелируют с данными, полученными в работе О.В. Серебrenниковой с соавторами [2014], в которой было показано, что в образцах торфа из низинных болот Западной Сибири в составе органического вещества преобладают стероиды  $C_{29}$ , это свидетельствует о том, что основными растениями-торфообразователями были микроводоросли *Botryococcus braunii* [Metzger et al., 1990]. Эти водоросли характеризуются преобладанием высокомолекулярных гомологов *n*-алканов и содержат в своем составе  $C_{27}$ ,  $C_{28}$ ,  $C_{29}$  стеролы.

Дибензотиофены (ДБТ), как правило, накапливаются в ходе диагенетических преобразований аквагенного органического вещества в осадках морских водоемов с сероводородным заражением либо дефицитом кислорода в придонных водах. В пресных или даже соленых, но хорошо аэрируемых водоемах образование ДБТ в значительных концентрациях не происходит. Не образуются они в составе битумоидов в пресноводных, хорошо аэрируемых водоемах и при захоронении остатков высшей наземной растительности [Конторович и др., 2004]. В случае термобарического эксперимента культивирование микробного сообщества проведено в бескислородных условиях, в атмосфере метана. Данные условия могли способствовать образованию ДБТ в пресноводных образцах осадка.

Преобразование аквагенно-террагенного органического вещества исследуемых донных осадков привело к образованию моно- и триароматических стероидов и серосодержащих соединений — дибензотиофенов. Полученные результаты коррелируют с результатами, отраженными в исследовании А.Э. Конторовича с соавторами [2004]. При изучении битумоидов разнофациальных юрских пород Западно-Сибирского бассейна установлено, что в террагенном ОВ образуются в основном фенантрен и его метилпроизводные, а в аквагенном наряду с фенантренами — большое количество ароматических стероидов; стероиды захороненного аквагенного ОВ в большей степени преобразуются в три-, а в террагенном — в моноароматические [Конторович и др., 2004].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С помощью эксперимента, проведенного в условиях, характерных для зоны генерации углеводородов (80 °С, 5 МПа), установлено, что культивирование микробного сообщества донного осадка из района грязевого вулкана гряды Хобой (Академический хребет), обогащенного биомассой байкальской диатомеи *Synedra acus*, приводит к изменению состава органического вещества. Степень преобразованности ОВ в осадке после эксперимента составила 16 %, при этом снижалась концентрация фенантронов относительно метилзамещенных гомологов, включая ретен, увеличивалась концентрация дибензотиофенов относительно нормальных алканов, идентифицированы три- и моноароматические стероиды, включая и 17-дисметил, 23-метилмоноароматические стероиды  $C_{27}$ . Диатомовые водоросли продуциру-

ют разнообразные стероиды, во фракциях стеринов они могут быть представлены 3—10 соединениями. Увеличение концентрации три- и моноароматических стероидов в образце осадка после эксперимента может свидетельствовать о том, что биомасса байкальской диатомеи *S. acus* подверглась деструкции, что и привело к повышению концентрации стероидов. Доминирование S над R-изомерами в гомопопанах, наличие биопопанов в следовых концентрациях также свидетельствуют о большей преобразованности ОВ в образце после культивирования. В контрольном (стерильном) осадке изменений в составе ОВ не выявлено. Отсутствие значительных изменений в составе и разнообразии микробного сообщества донного осадка после экспозиции в экспериментальных условиях, вероятно, связано с доминированием в природном осадке микроорганизмов, способных выживать в анаэробных термофильных условиях (представители филумов *Proteobacteria* ( $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -), *Actinobacteria*, *Deinococcus-Thermus*, *Firmicutes*), которые могут поступать совместно с грязевыми потоками в составе глубокозалегающих осадочных отложений.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Отдела ультраструктуры клетки ЛИИ СО РАН за предоставление биомассы диатомовой водоросли *Synedra acus*, Иркутскому суперкомпьютерному центру СО РАН «Академик В.М. Матросов» за предоставление доступа к НРС-кластеру и Ивана Сидорова, системного администратора НРС-кластера за помощь в выполнении вычислений и рецензентов за ценные рекомендации, позволившие существенно улучшить статью.

Работа выполнена при финансовой поддержке блоков: 1. Физико-химические исследования, термобарические исследования. 2. Геохимические исследования. 3. Геолого-литологические, микробиологические исследования, химия поровых вод. 4. Молекулярно-генетические исследования проекта «Микроорганизмы глубинной биосферы озера Байкал и их роль в генерации углеводов» Комплексной программы ФНИ СО РАН II.1 (№ 0300–2018–0027, № 0331–2018–0012; № 0345–2018–0001; № 0309–2018–0013), тем гос. задания № 0345–2019–0007, № 0331–2019–0022 и гранта РФФИ № 16-04-00181\_а.

#### ЛИТЕРАТУРА

Безрукова Е.В., Богданов Ю.А., Вильямс Д.Ф., Гранина Л.З., Грачев М.А., Игнатова Н.В., Карабанов Е.Б., Купцов В.М., Курьлев А.В., Летунова П.П., Лихошвай Е.В., Черняева Г.П., Шимараева М.К., Якушин А.О. Глубокие изменения экосистемы Северного Байкала в голоцене // Докл. АН СССР, 1991, т. 321, № 5, с. 1032—1037.

Вологина Е.Г., Федотов А.П. Хлоритоид в донных осадках Академического хребта озера Байкал — индикатор золотого переноса // Геология и геофизика, 2013, т. 54 (1), с. 72—82.

Вологина Е.Г., Штурм М., Воробьева С.С., Гранина Л.З., Тошаков С.Ю. Особенности осадочно-накопления в озере Байкал в голоцене // Геология и геофизика, 2003, т. 44 (5), с. 407—421.

Гранина Л.З. Ранний диагенез донных осадков озера Байкал. Новосибирск, Академ. изд-во «Гео», 2008, 159 с.

Гранина Л.З., Каллендер Е., Ломоносов И.С., Мац В.Д., Голобокова Л.П. Аномалии состава поровых вод донных осадков Байкала // Геология и геофизика, 2001, т. 42 (1—2), с. 362—372.

Грачев М.А., Лихошвай Е.В., Воробьева С.С., Хлыстов О.М., Безрукова Е.В., Вейнберг Е.В., Гольдберг Е.Л., Гранина Л.З., Корнакова Е.Г., Лазо Ф.И., Левина О.В., Летунова П.П., Отиннов П.В., Пирог В.В., Федотов А.П., Яскевич С.А., Бобров В.А., Сухоруков Ф.В., Резчиков В.И., Федорин М.А., Золотарев К.В., Кравчинский В.А. Сигналы палеоклиматов верхнего плейстоцена в осадках озера Байкал // Геология и геофизика, 1997, т. 38 (5), с. 957—980.

Калиновский А.И., Горшков А.Г., Пономаренко Л.П., Стоник В.А., Дмитренко П.С., Грачев М.А. Получение  $^{13}\text{C}$ -24-метилхолеста-5,24(28)-диен-3 $\beta$ -ола культивированием байкальской диатомеи *Synedra acus* в среде с  $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$  // Известия РАН. Сер. химическая, 2010, № 1, с. 232—235.

Каллистова А.Ю., Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Пименов Н.В. Образование и окисление метана прокариотами // Микробиология, 2017, т. 86, № 6, с. 661—683.

Каширцев В.А. Углеводороды, окклюдируемые асфальтенами // Геология и геофизика, 2018, т. 59 (8), с. 1211—1219.

Каширцев В.А., Конторович А.Э., Филп Р.П., Чалая О.Н., Зуева И.Н., Иванова И.К., Меметова Н.П. Биодegradация насыщенных циклических хемофоссилий // Геология и геофизика, 2001, т. 42 (11—12), с. 1792—1800.

Каширцев В.А., Фомин А.Н., Шевченко Н.П., Долженко К.В. Новые моноароматические стероиды в органическом веществе зоны апокатагенеза // ДАН, 2016, т. 469, № 4, с. 465—469.

Каширцев В.А., Парфенова Т.М., Головкин А.К., Никитенко Б.Л., Зуева И.Н., Чалая О.Н. Биомаркеры-фенантрены в органическом веществе докембрийских и фанерозойских отложений и в нефтях Сибирской платформы // Геология и геофизика, 2018, т. 59 (10), с. 1720—1729.

**Конторович А.Э., Меленевский В.Н., Иванова Е.Н., Фомин А.Н.** Фенантроны, ароматические стераны и дибензотиофены в юрских отложениях Западно-Сибирского нефтегазоносного бассейна и их значение для органической геохимии // Геология и геофизика, 2004, т. 45 (7), с. 873—883.

**Конторович А.Э., Каширцев В.А., Москвин В.И., Бурштейн Л.М., Земская Т.И., Костырева Е.А., Калмычков Г.В., Хлыстов О.М.** Нефтегазоносность отложений озера Байкал // Геология и геофизика, 2007, т. 48 (12), с. 1346—1356.

**Кузьмин М.И., Карabanов Е.Б., Каваи Т., Вильямс Д.Ф., Бычинский В.А., Кербер Е.В., Кравчинский В.А., Безрукова Е.В., Прокопенко А.А., Хурсевич Г.К., Гвоздков А.Н., Гелетий В.Ф., Калмычков Г.В., Горегляд А.В., Антипин В.С., Хомутова М.Ю., Сошина Н.М., Иванов Е.В., Хурсевич Г.К., Ткаченко Л.Л., Солотчина Э.П., Йошида Н., Гвоздков А.Н.** Глубоководное бурение на Байкале — основные результаты // Геология и геофизика, 2001, т. 42 (1—2), с. 8—34.

**Ломоносов И.С.** Геохимия и формирование современных гидротерм Байкальской рифтовой зоны. Новосибирск, Наука, 1974, 166 с.

**Мизандронцев И.Б.** Осадкообразование // Проблемы Байкала. Новосибирск, Наука, 1978, с. 33—46.

**Павлова О.Н., Парфенова В.В., Земская Т.И., Сулова М.Ю., Горшков А.Г.** Биodeградация нефти и углеводородов микробным сообществом оз. Байкал // Тезисы докладов и стендовых сообщений Четвертой Международной Верещагинской конференции. Иркутск, Изд-во Ин-та географии СО РАН, 2005, с. 146—147.

**Рябухин Г.Е.** К изучению Байкальского месторождения нефти (Тр. Нефтяного геолого-разведочного института. Сер. Биолог.). Новосибирск, 1934, 28 с.

**Серебrenникова О.В., Стрельникова Е.Б., Преис Ю.И., Дучко М.А.** Влияние источника и условий торфонакопления на индивидуальный состав битуминозных компонентов торфа на примере двух низинных болот Западной Сибири // Известия Том. политех. ун-та. Химия и химические технологии, 2014, т. 325, № 3, с. 80—91.

**Ханаева Т.А., Павлова О.Н., Черницына С.М., Хальзов И.А., Хабуев А.В., Никонова А.А., Новикова А.С., Земская Т.И.** Термофильная факультативно анаэробная бактерия р. *Geobacillus* из донных осадков озера Байкал // Acta Biologica Sibirica, 2017, т. 3, № 3, с. 39—46.

**Хлыстов О.М., Мац В.Д., Воробьева С.С., Климанский А.В., де Батист М., Черамикола С.** Строение и развитие подводного Академического хребта (оз. Байкал) // Геология и геофизика, 2000, т. 41 (6), с. 819—824.

**Хлыстов О.М., Мац В.Д., де Батист М.** Юго-западное окончание Северо-Байкальской впадины: геологическое строение и корреляция с кайнозойскими разрезами о. Ольхон и кернами BDP-96 и BDP-98 // Геология и геофизика, 2001, т. 42 (1—2), с. 373—383.

**Хлыстов О.М., Горшков А.Г., Егоров А.В., Земская Т.И., Гранин Н.Г., Калмычков Г.В., Воробьева С.С., Павлова О.Н., Якуп М.А., Макаров М.М., Москвин В.И., Грачев М.А.** Нефть в озере мирового наследия // ДАН, 2007, т. 414, № 5, с. 656—659.

**Хлыстов О.М., Минами Х., Хачикубо А., Ямашита С., де Батист М., Наудс Л., Хабуев А.В., Ченский А.Г., Губин Н.А., Воробьева С.С.** Возраст грязевой брекчии грязевых вулканов Академического хребта озера Байкал // Геодинамика и тектонофизика, 2017, т. 8, № 4, с. 923—932.

**Черницына С.М., Мамаева Е.В., Ломакина А.В., Погодаева Т.В., Галачьянц Ю.П., Букин С.В., Пименов Н.В., Хлыстов О.М., Земская Т.И.** Филогенетическое разнообразие микробных сообществ в донных отложениях Посольской банки, оз. Байкал // Микробиология, 2016, т. 85, № 6, с. 652—662.

**Anderson R.E., Sogin M.L., Baross J.A.** Biogeography and ecology of the rare and abundant microbial lineages in deep-sea hydrothermal vents // FEMS Microbiol. Ecol., 2014, v. 91, № 10, p. 1—11.

**Bennett B., Adams J.J., Gray N.D., Sherry A., Oldenburg T.B.P., Huang H., Larter S.R., Head I.M.** The controls on the composition of biodegraded oils in the deep subsurface — Part 3. The impact of microorganism distribution on petroleum geochemical gradients in biodegraded petroleum reservoirs // Org. Geochem., 2013, v. 56, p. 94—105.

**Biddle J.F., Sylvan J.B., Brazelton W.J., Tully B.J., Edwards K.J., Moyer C.L., Heidelberg J.F., Nelson W.C.** Prospects for the study of evolution in the deep biosphere // Front. Microbiol., 2012, v. 2, 285 p.

**Bonch-Osmolovskaya E.A., Miroshnichenko M.L., Lebedinsky A.V., Chernyh N.A., Nazina T.N., Ivoilov V.S., Belyaev S.S., Boulygina E.S., Lysov Yu.P., Perov A.N., Mirzabekov A.D., Hippe H., Stackebrandt E., L'Haridon S., Jeanthon C.** Radioisotopic, culture-based and oligonucleotide microchip analyses of thermophilic microbial communities in a continental high-temperature petroleum reservoir // Appl. Environ. Microbiol., 2003, v. 69, № 10, p. 6143—6151.

**Bukin S.V., Pavlova O.N., Manakov A.Y., Kostyрева E.A., Chernitsyna S.M., Mamaeva E.V., Pogodaeva T.V., Zemskaya T.I.** The ability of microbial community of Lake Baikal bottom sediments associated with gas discharge to carry out the transformation of organic matter under thermobaric conditions // Front. Microbiol., 2016, v. 7, № 690, p. 1—18.

**Cheung Y.F., Fung C., Walsh C.** Stereochemistry of propionyl-coenzyme A and pyruvate carboxylations catalyzed by transcarboxylase // *Biochemistry*, 1975, v. 14, № 13, p. 2981—2986.

**Ding X., Peng X.-J., Jin B.-S., Xiao M., Chen J.K., Li B., Fang Ch.-M., Nie M.** Spatial distribution of bacterial communities driven by multiple environmental factors in a beach wetland of the largest freshwater lake in China // *Front. Microbiol.*, 2015, v. 6, p. 129.

**Evans P.N., Parks D.H., Chadwick G.L., Robbins S.J., Orphan V.J., Golding S.D., Tyson G.W.** Methane metabolism in the archaeal phylum Bathyarchaeota revealed by genome-centric metagenomics // *Science*, 2015, v. 350, p. 434—438.

**Garrity G.M., Holt J.G., Battista J.R., Rainey F.A., da Costa M.S., Nobre M.F.** Phylum BIV. «*Deinococcus-Thermus*» / Eds. D.R. Boone, R.W. Castenholz, G.M. Garrity. *Bergey's manual of systematic bacteriology*. New York, Springer-Verlag, 2001, p. 395—420.

**Grachev M.A., Vorobyova S.S., Likhoshway E.V., Goldberg E.L., Ziborova G.A., Levina O.V., Khlystov O.M.** A high resolution diatom record of the palaeoclimates of East Siberia for the last 2.5 My from Lake Baikal // *Quat. Sci. Rev.*, 1998, v. 17, p. 1101—1106.

**Granina L.Z.** Ferromanganese formation in Lake Baikal: formation conditions, composition, distribution // International Project on Paleolimnology and Late Cenozoic Climate. IPPCCE Newsletter, 1992, v. 6, p. 39—47.

**Granina L.Z., Karabanov E.B., Shimaraeva M.K., Williams D.F., Kuptsov V.M.** Biogenic silica of Baikal bottom sediments used for paleoreconstructions // International Project on Paleolimnology and Late Cenozoic Climate. IPPCCE Newsletter, 1992, v. 6, p. 52—59.

**Horsfield B., Schenk H.J., Zink K., Ondrak R., Dieckmann V., Kallmeyer J., Mangelsdorf K., di Primlo R., Wilkes H., Parkes R.J., Fry J.C., Cragg B.A.** Living microbial ecosystems within the active zone of catagenesis: Implications for feeding the deep biosphere // *Earth Planet. Sci. Lett.*, 2006, v. 246, p. 55—69.

**Imachi H., Sakai S., Lipp J.S., Miyazaki M., Satio Y., Yamanaka Y., Hinrichs K.U., Inagaki F., Takai K.** *Pelolinea submarina* gen. nov., sp. nov., an anaerobic, filamentous bacterium of the phylum *Chloroflexi* isolated from seafloor sediment // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2014, v. 64, p. 812—818.

**Inagaki F., Nunoura T., Nakagawa S., Teske A., Lever M., Lauer A., Suzuki M., Takai K., Delwiche M., Colwell F.S., Neilson K.H., Horikoshi K., D'Hondt S., Jørgensen B.B.** Biogeographical distribution and diversity of microbes in methane hydrate-bearing deep marine sediments on the Pacific Ocean margin // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2006, v. 103, № 8, p. 2815—2820.

**Kallmeyer J., Pockalny R., Adhikari R.R., Smith D.C., D'Hondt S.** Global distribution of microbial abundance and biomass in seafloor sediment // *PNAS*, 2012, v. 109, № 40, p. 16213—16216.

**Khlystov O.M., De Batist M., Shoji H., Hachikubo A., Nishio S., Naudts L., Poort J., Khabuev A., Belousov O., Manakov A., Kalmychkov G.** Gas hydrate of Lake Baikal: Discovery and varieties // *J. Asian Earth Sci.*, 2013, v. 62, p. 162—166.

**Klerkx J., De Batist M., Poort J., Hus R., Van Rensbergen P., Khlystov O.M., Granin N.** Tectonically controlled methane escape in Lake Baikal. Advances in the geological storage of carbon dioxide // *NATO Sci. Ser., IV. Earth Environ. Sci.*, 2006, v. 65, p. 203—219.

**Kodner R.B., Pearson A., Summons R.E., Knoll A.H.** Sterols in red and green algae: quantification, phylogeny, and relevance for the interpretation of geologic steranes // *Geobiology*, 2008, v. 6, p. 411—420.

**Kuzmin M.I., Logachev N.A., Grachev M.A., Hearn P.P., Williams D.F., Horie S., Kawai T.** Baikal Drilling Project: first results and prospects for future studies // *NATO ASI Ser. Partnership Sub-Series 4. Science and Technology Policy*, 1995, v. 1, p. 107—116.

**Lazar C.S., Baker B.J., Seitz K., Hyde A.S., Dick G.J., Hinrichs K.-U., Teske A.P.** Genomic evidence for distinct carbon substrate preferences and ecological niches of *Bathyarchaeota* in estuarine sediments // *Environ. Microbiol.*, 2016, v. 18, p. 1200—1211.

**Lloyd K.G., Schreiber L., Petersen D.G., Kjeldsen K.U., Level M.A., Steen A.D., Stepanauskas R., Richter M., Kleindienst S., Lenk S., Schramm A., Jørgensen B.B.** Predominant archaea in marine sediments degrade detrital proteins // *Nature*, 2013, v. 496, p. 215—218.

**Major D.W., McMaster M.L., Cox E.E., Edwards E.A., Dworatzek S.M., Hendrickson E.R., Starr M.C., Payne J.A., Buonamici L.W.** Field demonstration of successful bioaugmentation to achieve dechlorination of tetrachloroethene to ethane // *Environ. Sci. Technol.*, 2002, v. 36, № 23, p. 5106—5116.

**Mats V.D., Khlystov O.M., De Batist M., Ceramicola S., Lomonosova T.K., Klimansky A.** Evolution of the Academian Ridge accommodation zone in the central part of the Baikal Rift, from high-resolution reflection seismic profiling and geological field investigations // *Int. J. Earth Sci.*, 2000, v. 89, № 2, p. 229—250.

**Metzger P., Allard B., Casadevall E., Berkalooff C., Coute A.** Structure and chemistry of a new chemical race of *Botryococcus braunii* (Chlorophyceae) that produces lycopadiene, a tetraterpenoid hydrocarbon // *J. Phycol.*, 1990, v. 26, p. 258—266.

**Moore T.C., Klitgord K.D., Golmshtok A.J., Weber E.** Sedimentation and subsidence patterns in the central and north basins of Lake Baikal from seismic stratigraphy // *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 1997, v. 109, p. 746—766.

- Mukhopadhyay P.K., Hagemann H.W., Hollerbach A., Welte D.H.** The relation between organic geochemical and petrological parameters of coal in Indian coal basins // *Energ. Source*, 1979, v. 4, p. 313—328.
- Newton R.J., Jones S.E., Eiler A., McMahon K.D., Bertilsson S.** A guide to the natural history of freshwater lake bacteria // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 2011, v. 75, p. 14—49.
- Och L.M., Müller B., Voegelin A., Ulrich A., Göttlicher J., Steiniger R., Mangold S., Vologina E.G., Sturm M.** New insights into the formation and burial of Fe/Mn accumulations in Lake Baikal sediments // *Chem. Geol.*, 2012, v. 330—331, p. 244—259.
- Orcutt B.N., Sylvan J.B., Knab N.J., Edwards K.J.** Microbial ecology of the dark ocean above, at, and below the seafloor // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 2011, v. 75, № 2, p. 361—422.
- Parkes R.J., Cragg B.A., Wellsbury P.** Recent studies on bacterial populations and processes in subsurface sediments: a review // *Hydrogeol. J.*, 2000, v. 8, № 1, p. 11—28.
- Parkes R.J., Cragg B., Roussel E., Webster G., Weightman A., Sass H.** A review of prokaryotic populations and processes in sub-seafloor sediments, including biosphere: geosphere interactions // *Mar. Geol.*, 2014, v. 352, p. 409—425.
- Pavlova O.N., Zemskaya T.I., Lomakina A.V., Shubenkova O.V., Manakov A.Y., Moskvina V.I., Morozov I.V., Bukin S.V., Khlystov O.M.** Transformation of organic matter by a microbial community in sediments of Lake Baikal under experimental thermobaric conditions of protocatagenesis // *Geomicrobiol. J.*, 2016, v. 33, № 7, p. 599—606.
- Peters K.E., Walters C.C., Moldowan J.M.** The biomarker guide. Cambridge Univ. Press, 2007, 1135 p.
- Ponomarenko L.P., Stonik I.V., Aizdaicher N.A., Orlova T.Yu., Popovskaya G.I., Pomazkina G.V., Stonik V.A.** Sterols of marine microalgae *Pyramimonas cf. cordata* (Prasinophyta), *Attheya ussuriensis* sp. nov. (Bacillariophyta) and a spring diatom bloom from Lake Baikal // *Comp. Biochem. Physiol. Part B*, 2004, v. 138, p. 65—70.
- Ruff S.E., Biddle J.F., Teske A.P., Knittel K., Boetius A., Ramette A.** Global dispersion and local diversification of the methane seep microbiome // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2015, v. 112, p. 4015—4020.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T.** Molecular cloning. A laboratory manual. 2nd ed. New York, Cold Spring Harbor, 1989, 479 p.
- Schobert H.** Chemistry of fossil fuels and biofuels. New York, Cambridge University Press, 2013, 497 p.
- Shishlyannikov S.M., Zakharova Y.R., Volokitina N.A., Mikhailov I.S., Petrova D.P., Likhoshway Y.V.** A procedure for establishing an axenic culture of the diatom *Synedra acus* subsp. *radians* (Kütz.) Skabibitsch. from Lake Baikal // *Limnol. Oceanogr. Methods*, 2011, v. 9, p. 478—484.
- Vanneste M., Poort J., De Batist M., Klerkx J.** Atypical heat-flow near gas hydrate irregularities and cold seeps in the Baikal Rift Zone // *Mar. Petrol. Geol.*, 2002, v. 19, p. 1257—1274.
- Volkman J.K.** A review of sterol markers for marine and terrigenous organic matter // *Org. Geochem.*, 1986, v. 9, p. 83—99.
- Webster G., Parkes R.J., Cragg B.A., Newberry C.J., Weightman A.J., Fry J.C.** Prokaryotic community composition and biogeochemical processes in deep subsurface sediments from the Peru Margin // *FEMS Microbiol. Ecol.*, 2006, v. 58, p. 65—85.
- Winters A.D., Marsh T.L., Brenden T.O., Faisal M.** Molecular characterization of bacterial communities associated with sediments in the Laurentian Great Lakes // *J. Great Lakes Res.*, 2014, v. 40, p. 640—645.
- Yanagawa K., Kouduka M., Nakamura Y., Hachikubo A., Tomaru H., Suzuki Y.** Distinct microbial communities thriving in gas hydrate-associated sediments from the eastern Japan Sea // *J. Asian Earth Sci.*, 2014, v. 90, p. 243—249.
- Yoshida N., Takahashi N., Hiraishi A.** Phylogenetic characterization of a polychlorinated-dioxin-dechlorinating microbial community by use of microcosm studies // *Appl. Environ. Microbiol.*, 2005, v. 71, № 8, p. 4325—4334.
- Zemskaya T.I., Lomakina A.V., Mamaeva E.V., Zakharenko A.S., Pogodaeva T.V., Petrova D.P., Galachyants Yu.P.** Bacterial communities in sediments of Lake Baikal from areas with oil and gas discharge // *Aquatic Microb. Ecol.*, 2015, v. 76, p. 95—109.
- Zhang J., Yang Y., Zhao L., Li Y., Xie S., Liu Y.** Distribution of sediment bacterial and archaeal communities in plateau freshwater lakes // *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2014, v. 99, p. 3291—3302.
- Zonenshain L.P., Kazmin V.G., Kuzmin M.I.** New data on the history of Lake Baikal: Results of surveys by submersibles // *Geotectonics*, 1995, v. 29, № 3, p. 235—247.