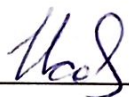


МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ВЛАДИВОСТОКСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
ИНЖЕНЕРНАЯ ШКОЛА
КАФЕДРА ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

ОТЧЕТ
ПО УЧЕБНОЙ ПРАКТИКЕ НИР
(получение первичных навыков
научно-исследовательской работы)

Студент
гр. МЭП-25-1



И.В. Исаева

Руководитель практики:
к.т.н., доцент кафедры ЕН



В.Н. Макарова

Руководитель практики от
профильной организации:
с.н.с. ТОИ ДВО РАН



А.Л. Пономарева

Владивосток 2026

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ВЛАДИВОСТОКСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
ИНЖЕНЕРНАЯ ШКОЛА
КАФЕДРА ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ ЗАДАНИЕ
на учебную практику НИР (получение первичных навыков
научно-исследовательской работы)

Студенту: гр. МЭП-25-1 Исаевой Ирине Вячеславовне

Срок сдачи работы: 18.07.2026

Задание 1. Анализ поставленной задачи (ОПК-3).

Определить цели и задачи практики. Представить развернутое описание поставленной задачи с точки зрения ее актуальности, истоков возникновения проблемы, возможных форм проявлений и последствий; анализ содержания проблемы с точки зрения сфер, которые она затрагивает (социальная, экономическая, политическая и т.п.); Разбить поставленную цель исследования на задачи, разработать план исследования, выбрать методы исследования. обосновать актуальность тематики научной работы (магистерской диссертации), исследования проблемы на решение которой она направлена, дать характеристику объекту и методам исследования, выделить научную новизну и практическую значимость, обосновать выбор темы научного исследования.

Задание 2. Сбор и анализ информации (ОПК-3).

Определить перечень информации/данных, необходимых для анализа и поиска решения поставленной задачи; определить источники необходимой информации/данных; систематизировать информацию/данные. Составить обзор литературы с обязательным использованием профессиональных баз данных и профессиональных Интернет-ресурсов. Рассмотреть состояние изученности темы исследования (подготовить обзор литературы).

Задание 3. Разработка решения поставленных задач (ОПК-3).

Сформулировать выводы и заключения по результатам проведенного анализа информации; разработать и обосновать решения поставленных задач на основе полученных результатов исследования; определить возможные направления дальнейших исследований анализируемой проблемы.

Задание 4. Представить основные результаты работы в форме отчета по практике (ОПК-3).

По каждой главе сформулировать выводы. При написании работы использовать научный стиль изложения.

Структура отчета по практике:

Введение: определить цель и задачи практики, основные методы, необходимые для их достижения.

1 Аннотированный отчет по результатам выполнения работы: подготовить краткое изложение материала, согласно поставленным задачам по каждому пункту задания.

2 Обзор и список литературы для ВКР (представить список с обзором по теме научной работы).

Заключение: сделать вывод о достижении поставленных целей и задач в ходе практики.

Список использованных источников (не менее 10-ти позиций): составить список литературы с использованием профессиональных баз данных и профессиональных Интернет-ресурсов. Оформить работу в соответствии со стандартами ВВГУ.

Руководитель

канд. техн. наук, доцент

Руководитель практики от

предприятия (организации)

с.н.с. ТОИ ДВО РАН

Задание получил:



В.Н. Макарова

А.Л. Пономарева

И.В. Исаева

МИНОБРНАУКИ РОССИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
ВЛАДИВОСТОКСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ВВГУ

КАЛЕНДАРНЫЙ ПЛАН-ГРАФИК

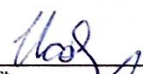
учебной практики НИР (получение первичных навыков научно-исследовательской
работы)

Студент Исаева Ирина Вячеславовна группы МЭП-25
направляется для прохождения учебной практики НИР (получение первичных
навыков научно-исследовательской

С 25.05.26 по 18.07.26

Содержание выполняемых работ	Сроки исполнения	
	начало	Окончание
Постановка целей и задач практики, характеристика объекта и методов исследования	25.05.26	03.06.26
Выполнение практической части работы в соответствии с целями и задачами практики.	04.06.26	20.06.26
Анализ литературных данных (научные труды, нормативно-правовые документы, отраслевая библиография) и представление практических решений в соответствии с целями и задачами практики.	21.06.26	05.07.26
Оформление и защита отчёта.	06.07.26	18.07.26

Студент-практикант Исаева Ирина Вячеславовна


Подпись

Руководитель практики от Макарова Вера Николаевна
кафедры


Подпись

Руководитель практики от Пономарева Анна Леонидовна
предприятия



Содержание

Введение	5
1 Теоретическое обоснование и постановка задачи магистерского исследования.....	6
1.1 Обоснование выбора темы. Постановка целей и задач.....	6
1.2. План и методы магистерской диссертации	8
2 Аналитический обзор литературы по теме исследования.....	11
2.1 Вулканические объекты как экстремальные местообитания	11
2.1.1 Грязевые вулканы: строение и экологические факторы	11
2.1.2 Магматический вулканизм и гидротермальные системы	15
2.1.3 Общие черты и различия двух типов вулканических сред	19
2.1.4 Классификация экстремофилов по параметрам среды.....	20
2.2 Разнообразие микроорганизмов в вулканических экосистемах.....	23
2.2.1 Наземные грязевые вулканы Керченско-Таманской и Сахалинской провинций	23
2.2.2 Подводные гидротермальные системы Курильской островной дуги.....	26
2.3 Сравнительный анализ и экологическое значение	27
2.3.1 Общие черты и различия микробных сообществ	28
2.3.2 Экологическое значение сравнения наземных и подводных вулканов	29
2.4 Биогеохимическая и биотехнологическая значимость экстремофилов	31
2.4.1 Роль экстремофилов в биогеохимических круговоротах.....	31
2.4.2 Биотехнологический потенциал	33
3 Направления дальнейших исследований	37
Заключение.....	40
Список источников литературы.....	43
Приложение А. Классификация экстремофилов по параметрам среды	49

Введение

Учебная практика НИР (получение первичных навыков научно-исследовательской работы) направлена на формирование компетенций, необходимых для выполнения магистерской диссертации. В ходе практики осуществляется анализ научной проблемы, сбор и систематизация литературных данных, а также разработка методологической программы исследования.

Цель практики – выполнение комплекса подготовительных работ по теме магистерской диссертации, включающего анализ поставленной задачи, сбор и анализ информации, а также определение направлений дальнейших исследований.

Задачи практики:

1. Провести анализ поставленной научной задачи: обосновать актуальность темы, определить цели и задачи магистерского исследования, дать характеристику объекту и методам, выделить научную новизну и практическую значимость, разработать план диссертации.

2. Выполнить сбор и анализ информации по теме: определить перечень необходимых данных и источники, систематизировать информацию, составить обзор литературы с использованием профессиональных баз данных (Web of Science, Scopus, PubMed, eLibrary), рассмотреть состояние изученности темы.

3. На основе проведённого анализа сформулировать выводы, разработать и обосновать решения поставленных задач, определить возможные направления дальнейших исследований.

Методы, используемые в ходе практики: системный поиск информации, критический анализ, сравнительное сопоставление, синтез, обобщение, классификация. Поиск проводился в базах Web of Science, Scopus, PubMed, Google Scholar, eLibrary.ru по ключевым словам: mud volcanoes, thermophilic hydrocarbon-oxidizing microorganisms, extremophiles, Kuril Islands, Taman Peninsula, Sakhalin. Критический анализ позволил выявить дискуссионные вопросы и пробелы. Сравнение, синтез и классификация использованы для систематизации типов вулканических местообитаний, групп экстремофилов и их метаболических стратегий.

Итогом прохождения учебной практики НИР является отчёт, структура которого включает введение, три основных раздела – «Теоретическое обоснование и постановка задачи магистерского исследования», «Аналитический обзор литературы по теме исследования», «Направления дальнейших исследований» – заключение и список использованных источников, и служит теоретической основой для перехода к эмпирическому этапу магистерской диссертации.

1 Теоретическое обоснование и постановка задачи магистерского исследования

1.1 Обоснование выбора темы. Постановка целей и задач

Выбор темы магистерской диссертации «Биоразнообразие термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов, выделенных из наземных и подводных вулканов» обусловлен необходимостью понимания экологических функций микробных сообществ в экстремальных вулканических средах. Термофильные углеводородокисляющие микроорганизмы играют ключевую роль в биогеохимических циклах углерода и серы, участвуя в окислении метана (мощного парникового газа) и деградации углеводородов, поступающих из глубинных флюидов. Изучение этих процессов имеет прямое экологическое значение для оценки вклада вулканических систем в глобальный баланс парниковых газов и понимания пределов устойчивости экосистем.

Изучение научных публикаций показало, что, несмотря на значительное количество работ по термофилам гидротермальных источников, целенаправленное сравнительное исследование термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов (ТУОМ) из наземных и подводных вулканов практически отсутствует. Имеющиеся данные фрагментарны и не позволяют установить связь между типом вулканической среды и таксономическим составом сообществ, их углеводородокисляющей активностью. С экологической точки зрения это означает, что мы до сих пор не знаем, насколько эффективно природные сообщества вулканических систем утилизируют эмитируемые углеводороды и метан, и какие группы микроорганизмов за это отвечают. Это определяет научную проблему: существует пробел в понимании экологических закономерностей формирования сообществ ТУОМ в контрастных экстремальных экосистемах – наземных грязевых вулканах (Керченско-Таманская и Сахалинская провинции) и подводных гидротермальных системах (Курильская островная дуга).

Экологическая значимость проблемы связана с оценкой природных процессов утилизации парниковых газов (метана и углекислого газа) в вулканических системах, которые являются крупнейшими естественными источниками этих газов. Экономический аспект обусловлен возможностью использования выделенных штаммов в экологических биотехнологиях – биоремедиации нефтезагрязнённых горячих сред, что снижает антропогенную нагрузку на экосистемы. Социальный аспект заключается в минимизации экологического ущерба от углеводородных загрязнений в геотермально-активных и труднодоступных регионах.

Объект исследования – термофильные углеводородокисляющие микроорганизмы (бактерии и археи), обитающие в наземных и подводных вулканических экосистемах (облигатные и факультативные анаэробы, способные к деструкции углеводородов при температурах выше 50°C).

Предмет исследования – закономерности биоразнообразия (таксономического состава и относительного обилия) и углеводородокисляющей активности микробных сообществ, выделенных из контрастных типов вулканических местообитаний, в их связи с экологическими функциями (окисление метана, деградация нефтяных углеводородов).

Цель исследования – сравнительное изучение биоразнообразия и оценка углеводородокисляющей активности сообществ термофильных микроорганизмов, выделенных из наземных и подводных вулканов, с акцентом на их экологическую роль.

Задачи исследования:

1. Выделить и идентифицировать штаммы углеводородокисляющих микроорганизмов из экстремальных местообитаний.
2. Проанализировать углеводородокисляющую активность выделенных штаммов.
3. Провести сравнительный анализ биоразнообразия различных типов наземных и подводных вулканов.

Научная новизна заключается в том, что впервые будет проведено целенаправленное сравнительное исследование термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов из наземных грязевых вулканов и подводных гидротермальных систем с выделением чистых культур и оценкой деструктивной активности. С экологической точки зрения новизна состоит в установлении связи между газовым составом флюидов и структурированием сообществ деструкторов, что позволит прогнозировать экологическую эффективность природных систем по утилизации парниковых газов и углеводородов.

Практическая экологическая значимость работы состоит в создании коллекции активных термофильных штаммов-деструкторов, которые могут быть использованы в экологических технологиях биоремедиации горячих нефтезагрязнённых почв и промышленных стоков. Такие технологии относятся к «зелёным» (природоподобным) и позволяют снижать антропогенную нагрузку на окружающую среду без применения агрессивных химических реагентов. Кроме того, результаты исследования могут быть применены для разработки методов биовыщелачивания металлов, что также снижает экологический ущерб от традиционной горнодобычи.

Предложенный научный аппарат, включающий четко определенные объект и предмет, обеспечивает логическую стройность и содержательную целостность планируемого исследования, направленного на получение новых фундаментальных знаний об экологических функциях экстремофильных микроорганизмов в вулканических экосистемах и создание основы для экологически безопасных биотехнологий.

1.2. План и методы магистерской диссертации

Работа над диссертацией планируется в соответствии со следующей структурой:

Введение. Предполагается обосновать актуальность темы, сформулировать научную проблему, определить цель и задачи, объект и предмет исследования.

Глава 1. Литературный обзор. Микробные сообщества экстремальных вулканических экосистем: биоразнообразие и метаболический потенциал.

1.1. Физико-химические особенности наземных и подводных вулканических биотопов.

1.2. Таксономическое разнообразие термофильных прокариот в экстремальных средах.

1.3. Микробная деградация углеводов в условиях высоких температур: ключевые пути и микроорганизмы.

1.4. Биотехнологические аспекты использования термофильных деструкторов.

Глава 2. Материалы и методы исследования.

2.1. Характеристика объектов исследования (районы отбора проб).

2.2. Методы отбора проб и микробиологического анализа.

2.3. Молекулярно-генетические методы.

2.4. Методы оценки деструктивной активности и статистической обработки данных.

Глава 3. Результаты и обсуждение.

3.1. Выделение и филогенетическая идентификация термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов.

3.2. Сравнительная характеристика углеводородокисляющей активности чистых культур.

3.3. Сравнительный анализ биоразнообразия и структуры микробных сообществ наземных и подводных вулканических экосистем.

3.4. Обсуждение экологической роли и биотехнологического потенциала изученных микроорганизмов.

Заключение. Будут подведены основные итоги работы, сформулированы выводы, а также представлены научная новизна и практическая значимость полученных результатов.

Список литературы (планируется включить не менее 80-100 источников, преимущественно зарубежных, за последние 10-15 лет).

Приложения.

Предполагается, что предложенная структура обеспечит логичную последовательность изложения материала – от теоретического обоснования к экспериментальным результатам и их интерпретации. В ходе работы структура может уточняться и корректироваться.

Методы исследования. Для решения поставленных задач планируется использовать комплекс методов, включающий микробиологические, молекулярно-генетические, аналитические и статистические подходы.

Микробиологические методы. Выделение и культивирование термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов будет проводиться на селективных питательных средах, содержащих углеводороды (н-алканы, полиароматические углеводороды) в качестве единственного источника углерода и энергии. Инкубацию предполагается осуществлять в анаэробных условиях при температуре 60°C. Для создания строгих анаэробных условий используется продувание сред азотом с последующей герметизацией. Чистоту культур будут контролировать микроскопированием и высевом на агаризованные среды.

Молекулярно-генетические методы. Филогенетическую идентификацию выделенных штаммов предполагается проводить секвенированием гена 16S рРНК. Для сравнительного анализа таксономического состава микробных сообществ исходных проб (без культивирования) будет применяться секвенирование ампликонов гена 16S рРНК. Полученные последовательности будут обработаны с использованием стандартных биоинформатических подходов для определения таксономической принадлежности и относительного обилия операционных таксономических единиц. На основе этих данных предполагается рассчитать индексы биоразнообразия и провести сравнительный анализ сообществ из разных типов вулканических сред.

Аналитические методы. Оценку углеводородокисляющей активности выделенных штаммов планируется проводить методом газовой хроматографии с масс-спектрометрическим детектированием (ГХ-МС). Будет определяться остаточная концентрация углеводородов в культуральной жидкости после инкубации с микроорганизмами, что позволит рассчитать степень деградации и скорость утилизации субстрата.

Статистические методы. Обработку экспериментальных данных предполагается осуществлять с использованием стандартных статистических критериев для сравнения эффективности деградации разными штаммами, а также для анализа структуры микробных сообществ (например, оценка различий между группами образцов). Конкретные методы статистического анализа будут выбраны после получения первичных результатов.

Выбранные методы взаимодополняют друг друга и в совокупности позволят решить все поставленные задачи: выделить и идентифицировать штаммы, оценить их деструктивную активность, провести сравнительный анализ биоразнообразия. Ожидается, что результаты исследования будут иметь как фундаментальное значение для экстремальной микробиологии, так и практическую ценность для экологической биотехнологии (биоремедиация, получение термостабильных ферментов), что будет подробно представлено в заключении диссертации.

В главе 1 проведено теоретическое обоснование темы магистерской диссертации. Рассмотрена актуальность сравнительного изучения термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов (ТУОМ) из наземных грязевых вулканов и подводных гидротермальных систем. Сформулирована научная проблема – пробел в понимании экологических закономерностей формирования сообществ ТУОМ в контрастных экстремальных экосистемах. Определены объект, предмет, цель и задачи исследования. Проанализирована научная новизна и практическая значимость работы. Разработан детальный план диссертации с выделением глав, а также комплекс методов (микробиологических, молекулярно-генетических, аналитических, статистических), которые будут использованы для выделения чистых культур, оценки углеводородокисляющей активности и сравнительного анализа биоразнообразия. Таким образом, в главе 1 заложен научный аппарат и методологическая основа дальнейшего экспериментального исследования.

2 Аналитический обзор литературы по теме исследования

2.1 Вулканические объекты как экстремальные местообитания

Изучение микроорганизмов, адаптированных к жизни в экстремальных условиях, невозможно без детального анализа самих местообитаний, в которых эти организмы сформировали свои уникальные метаболические и физиологические свойства. Среди природных экстремальных сред особое место занимают вулканические объекты, представленные двумя принципиально различными типами: грязевыми (осадочными) и магматическими вулканами. Оба типа характеризуются комплексом экстремальных абиотических факторов – повышенными температурами, аномальными значениями pH, высокой минерализацией, анаэробными условиями, присутствием токсичных газов (метана, сероводорода, углекислоты) и тяжёлых металлов. Эти параметры создают уникальные природные лаборатории, в которых формируются специализированные микробные сообщества, включающие термофильных, ацидофильных, галофильных и других представителей экстремофилов.

В настоящем подразделе рассматриваются геологическое строение, механизмы формирования и экологические характеристики двух основных типов вулканических сред – грязевых и магматических вулканов, а также связанных с ними гидротермальных систем. Особое внимание уделяется факторам, которые определяют возможность существования и активной метаболической деятельности микроорганизмов в этих суровых условиях. Понимание физико-химической специфики вулканических местообитаний является необходимой основой для последующего анализа таксономического разнообразия и биотехнологического потенциала термофильных углеводородокисляющих прокариот.

2.1.1 Грязевые вулканы: строение и экологические факторы

По мнению А.Ф. Лимонова, грязевой вулканизм относится к числу глобальных геологических явлений: на Земле насчитывается более 1700 надводных и подводных построек, встречающихся как на континентах, так и на морском дне – от шельфа до глубоководных впадин с глубинами свыше 2-3 км [1]. Пространственное распределение грязевых вулканов подчиняется той же закономерности, что и магматических: подавляющее их большинство концентрируется в Альпийско-Гималайском и Тихоокеанском подвижных поясах [1]. В континентальной части, по данным В.Н. Холодова, выделяется 27 грязевулканических провинций, образующих широтный пояс от Мексиканского залива через Средиземноморье до Индонезии и Новой Зеландии; от этого пояса отходит субмеридиональная ветвь к Японии и Сахалину [2]. Наиболее крупные провинции расположены в Азербайджане (более 220 вулканов), на Керченском и Таманском полуостровах, в Туркмении, а также в акваториях Каспийского, Чёрного и Средиземного морей [3, 4, 5].

Схема распространения грязевых вулканов на Земле приведена на рисунке 1.

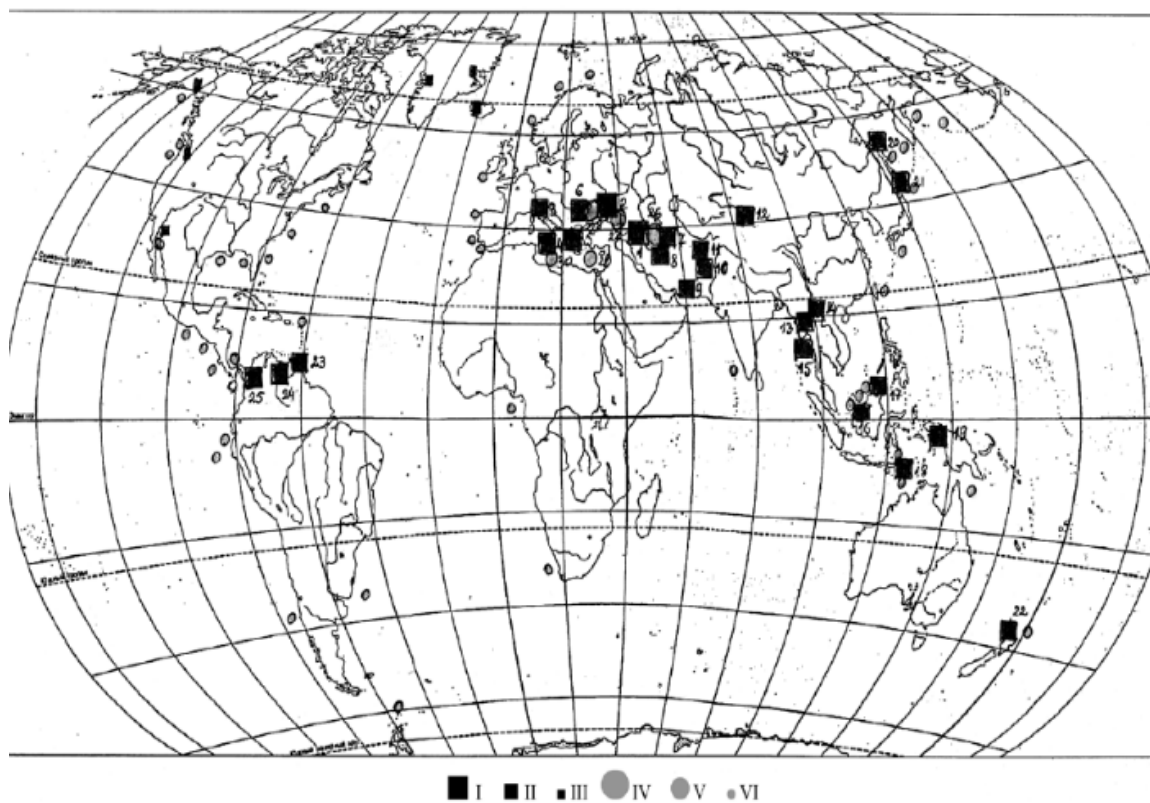


Рисунок 1 – Схема распространения грязевых вулканов на Земле

Составлено автором по [2, 6]

Наземные вулканы: I – крупные грязевулканические провинции: 1 – Апшеронский полуостров, юго-западный Гобустан, Нижнекуринская впадина; 2 – Керченский полуостров и Тамань. II – средние грязевулканические провинции: 3 – Северная Италия; 4 – остров Сицилия; 5 – побережье Албании; 6 – Румыния; 7 – Западно-Туркменская впадина; 8 – Гогранское побережье Ирана; 9 – Макранское побережье Ирана и Пакистана; 10 – районы Белуджистана и Пенджаба в Пакистане; 11 – провинции Ассам и Восточный Пенджаб, Индия; 12 – Джунгария, КНР; 13 – острова Западной Бирмы; 14 – среднее течение р. Иравади, Бирма; 15 – Андаманские острова; 16 – остров Калимантан, Малайзия; 17 – остров Калимантан, Малайзия; 18 – остров Тимор, Индонезия; 19 – остров Новая Гвинея, Индонезия; 20 – остров Сахалин, Россия; 21 – остров Хоккайдо, Япония; 22 – остров Северный, Новая Зеландия; 23 – остров Тринидад (Тринидад и Тобаго); 24 – Венесуэла; 25 – Северная Колумбия. III – отдельные грязевые вулканы. Подводные вулканы: IV – крупная грязевулканическая провинция: 26 – Южный Каспий. V – средние грязевулканические провинции: 27 – восточная часть Чёрного моря; 28 – западная часть Чёрного моря; 29, 30 – Средиземное море. VI – отдельные грязевые вулканы и сипы.

Необходимым условием формирования грязевых вулканов Лимонов считает наличие мощного (первые километры) осадочного чехла с пластичными глинистыми толщами – материнскими формациями [1]. Как показали исследования Холодова, при погружении таких глин

на глубины 3-8 км в зону повышенных температур и давлений развиваются катагенетические процессы: монтмориллонит переходит в гидрослюда с выделением кристаллизационной воды, а рассеянное органическое вещество последовательно трансформируется в кероген, нефть и газ [2]. В замкнутой системе уплотнённых глин с низкой проницаемостью эти фазовые переходы генерируют сверхвысокие давления флюидов, которые выступают движущей силой извержений [2]. Геофизические данные показывают, что корневые зоны грязевых вулканов залегают на глубинах 5-8 км, а в Южно-Каспийской впадине они прослеживаются до 9 км [3, 6]. В Керченско-Таманской провинции, как отмечают Е.Ф. Шнюков с соавторами, корни вулканов преимущественно локализуются в майкопских глинистых отложениях олигоцена – нижнего миоцена [4, 5]. Тектонический контроль также важен: большинство грязевых вулканов приурочено к зонам разломов и областям латерального сжатия, особенно к аккреционным призмам в зонах субдукции [1, 7]. По данным V. Nagarajan с соавторами, в зоне субдукции Тайваня выявлена чёткая связь между минеральным составом пород и разнообразием микробных сообществ в грязевых вулканах [7]. Встречаются они и в тектонически пассивных обстановках – в Мексиканском заливе, на плато Воринг и в центральной части Чёрного моря [2].

Механизм образования грязевых вулканов показан на рисунке 2.

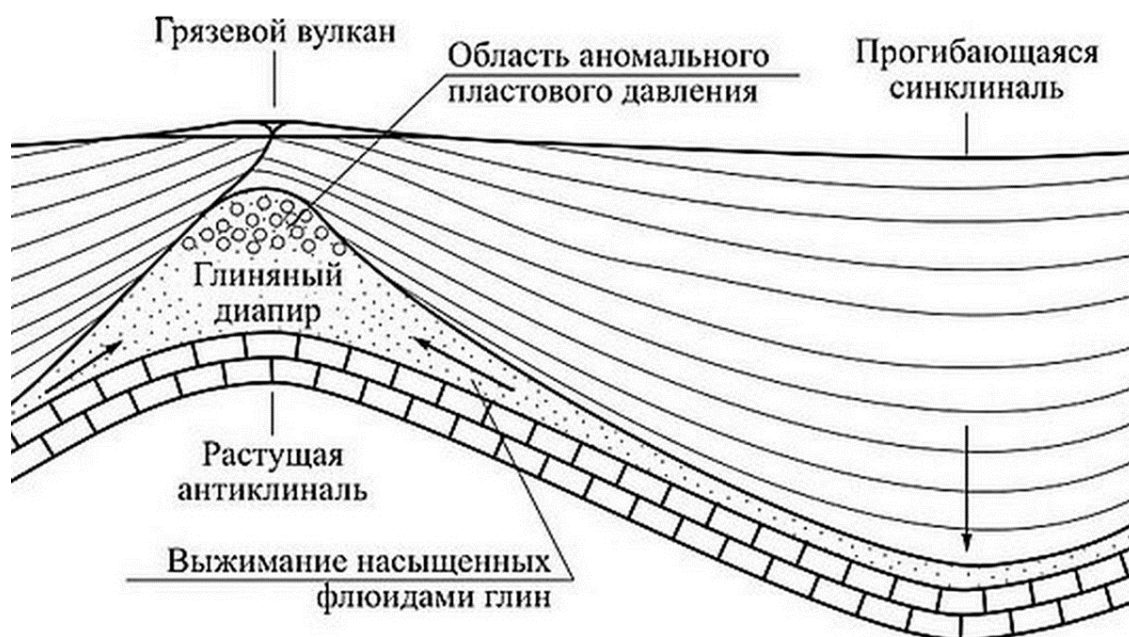


Рисунок 2 – Схема механизма образования грязевых вулканов

Составлено автором по [8]

Как следует из схемы, грязевые вулканы образуются в строго определённых условиях, к числу которых относятся благоприятная тектоническая обстановка, прежде всего диапировые структуры, и мощная глинистая толща («подушка»), способствующая возникновению аномально высоких пластовых давлений (АВПД) газов в недрах. При наличии в недрах залежей газа с АВПД и водоносных горизонтов для возникновения грязевого вулкана необходимы

разрывные нарушения (каналы миграции) продуктов грязевого вулканизма. Газы и воды увлекают за собой глинистые породы, переработанные вследствие тектонических процессов в брекчии. Последние в процессе перемещения дезинтегрируются, окатываются, превращаясь в брекчевидные сопочные глины [8].

Морфологическое разнообразие грязевых вулканов, согласно классификации Холодова, включает четыре основных типа [2]. Диапировые вулканы (некки) – каменистые усечённые конусы высотой до 30-40 м, сложенные глиняным или песчаным диапиром (вулкан Боя-Даг в Туркмении). Конусовидные постройки образуются при периодических излияниях полужидких грязебрекчий; их высота может достигать 400-420 м, а площадь основания – 20-25 км² (вулканы Туорогай, Дашгиль в Азербайджане). Грязевые болота и солончаки занимают большие площади и осложнены сальзами и грифонами (Булганакское поле в Крыму). Вдавленные синклинали и кратерные озёра возникают при обрушении постройки после выноса больших масс брекчии (озёра Порсугель на Челекене). В пределах одной провинции эти типы могут сменять друг друга, отражая разные стадии эволюции [2].

Новейшие геолого-геофизические исследования, выполненные Т.Ю. Тверитиновой с коллегами на Таманском полуострове, показали, что вулкан Карабетова приурочен к асимметричной диапировой антиклинали субмеридионального простираения, а его постройка сложена покровом сопочной брекчии мощностью до 40-50 м [9]. Д.А. Преснов и соавторы применили метод микросейсмического зондирования к крупнейшему грязевому вулкану Керченского полуострова – Джау-Тепе. Им впервые удалось охарактеризовать субвертикальные флюидопроводящие структуры, питающие этот вулкан: питающий канал прослеживается до глубины не менее 4 км, а область генерации флюидов находится в интервале 4,5-9 км [10]. Результаты этих исследований подтверждают современные представления о глубинном строении грязевых вулканов [7]. Стоит отметить, что новые проявления грязевого вулканизма продолжают обнаруживать и в других регионах мира. Так, О.В. Лунина с соавторами описали новые находки грязевого вулканизма у северо-западного побережья озера Байкал, что расширяет географию этого явления [11]. В акватории Баренцева моря также обнаружен крупный грязевой вулкан Borealis, что свидетельствует о широком распространении подобных структур в высоких широтах [12]. Кроме того, А.А. Верхотуровым проведена стратиграфическая привязка крупнообломочного материала из отложений Южно-Сахалинского грязевого вулкана, что позволило уточнить глубину корневых зон этого объекта [13].

Извержения могут быть катастрофическими взрывными (эксплозивная стадия) либо спокойными – в виде непрерывного выделения грязи, воды и газа через грифоны и сальзы [1]. При взрывных извержениях часто воспламеняется метан, и над кратером поднимается факел высотой в сотни метров [1]. Твёрдая составляющая – сопочная брекчия – представляет собой

несортированную смесь глинистого матрикса с обломками песчаников, известняков, мергелей и кремней. Размеры обломков, по данным Холодова, варьируют от микроскопических до гигантских: на Булганакском поле найдена глыба известняка объёмом 1,3 м³, на Восходовском вулкане – глыба песчаника 2,5 м³ [2]. В Азербайджане при извержении вулкана Локбатан (1935 г.) на поверхность были выброшены глыбы перемятых глин объёмом в сотни кубических метров [2]. Общие объёмы переработанного материала колоссальны: в Керченско-Таманской области масса брекчии достигает 40 млрд м³, а в Азербайджане за 150 лет – до 160 млрд м³ [1, 2].

Жидкие продукты – сопочные воды – имеют минерализацию 110-9800 мг-экв/л, принадлежат к гидрокарбонатно-натриевому и гидрокарбонатно-кальциевому типам, часто обогащены бором, бромом, йодом, литием [2]. Газовый состав, по данным Ад.А. Алиева, почти полностью доминирует метан (до 99%), присутствуют также углекислый газ, азот, сероводород, а иногда и тяжёлые углеводороды [3, 14]. Дебит газа в спокойный период достигает 350–520 м³/сут на один вулкан, при извержении возрастает до 1500-2000 м³/сут [2]. Только в Керченско-Таманской провинции за время существования вулканов, по оценке Холодова, выделилось 11-15 трлн м³ газа [6].

С экологической точки зрения грязевые вулканы формируют комплекс экстремальных абиотических условий, которые могут служить средой обитания для специализированных организмов. К таким факторам относятся повышенные температуры (вплоть до 80-90 °С при воспламенении газа) [1, 2], специфический химический состав вод с высокой минерализацией и содержанием сероводорода [2, 3], анаэробная обстановка, обусловленная интенсивным выделением метана [1], а также наличие глубинного органического вещества (нефти, битумов) и восстановленных газов [1, 2, 3, 14]. Именно эти параметры создают уникальные местообитания, которые будут детально рассмотрены при анализе экстремофильных микробных сообществ.

2.1.2 Магматический вулканизм и гидротермальные системы

Магматический вулканизм представляет собой процесс подъёма расплавленной магмы из глубин Земли на поверхность, сопровождающийся выделением газов и формированием вулканических построек различной морфологии [15]. Среди многообразия вулканических сооружений выделяются два основных типа – щитовые вулканы и стратовулканы, которые различаются по форме, строению и механизму извержений. Щитовые вулканы образуются при излиянии высокоподвижной лавы, формируя пологие склоны, тогда как стратовулканы сложены чередующимися слоями лавы и пирокластики [15]. Основные типы магматических вулканов – щитовые и стратовулканы – показаны на рисунке 3.

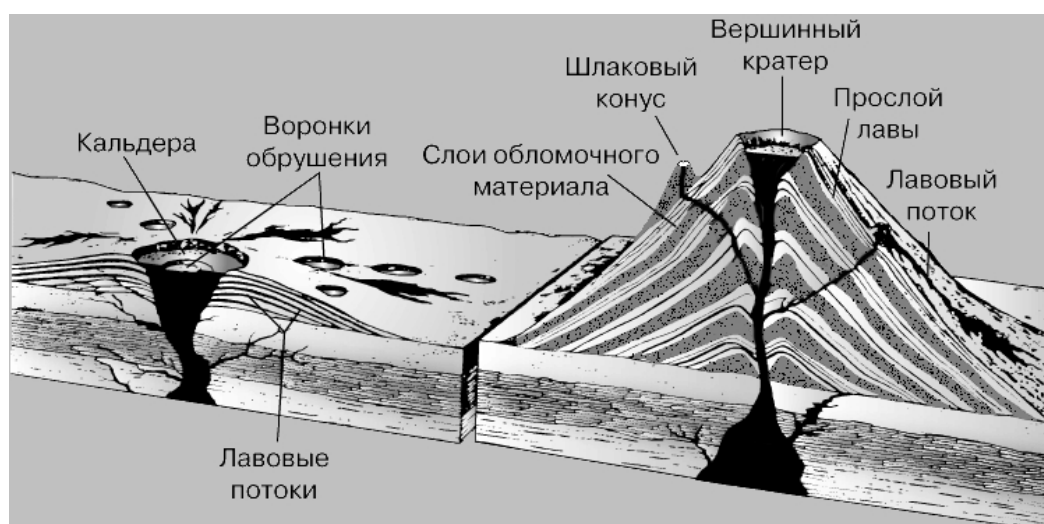


Рисунок 3 – Основные типы магматических вулканов

Составлено автором по [15]

Слева – щитовой вулкан с пологими склонами, большим кратером (кальдерой) на вершине и тонким покровом застывшей лавы на поверхности. Излияния лавы могут происходить как из кратера, так и через трещины на склонах; внутри кальдеры и на склонах встречаются воронки обрушения. Справа – стратовулкан, конус которого состоит из чередующихся слоёв лавы, пепла, шлаков и более крупных обломков; на склоне показан побочный шлаковый конус.

Подавляющее большинство магматических вулканов приурочено к Тихоокеанскому «огненному» кольцу. На карте голоценового вулканизма, составленной Global Volcanism Program of the Smithsonian Institution (рисунок 4), хорошо видно, как это кольцо протягивается через Камчатку, Курильские острова, Японию, Алеутские острова и далее вдоль западного побережья Северной и Южной Америки.

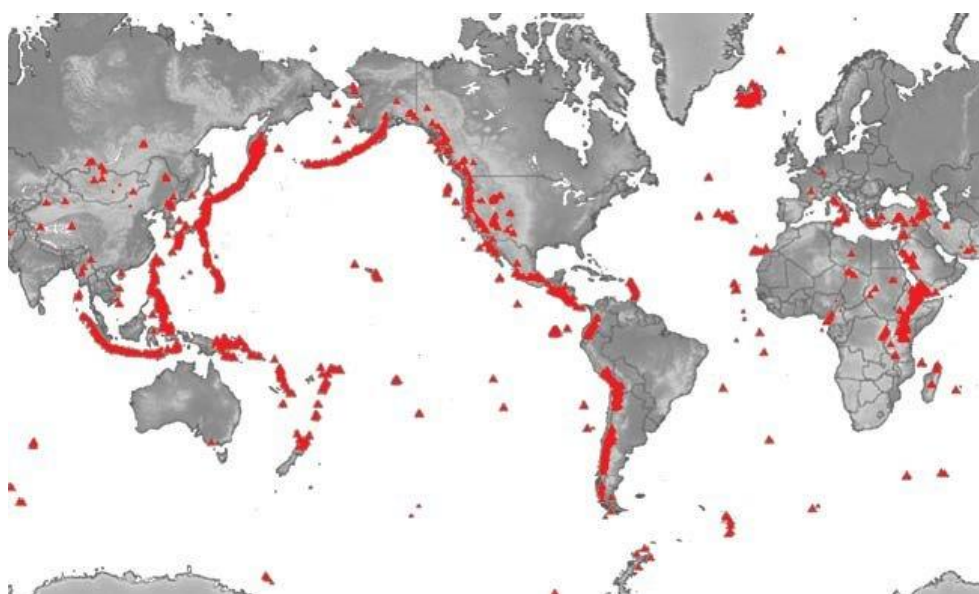


Рисунок 4. Распространение действующих магматических вулканов

Составлено автором по [18]

В пределах этого кольца насчитывается около 370 действующих вулканов, извергающих магму известково-щелочной серии с широким распространением андезитов [16, 17].

Камчатка является одним из наиболее активных регионов вулканизма в мире, поскольку расположена в переходной зоне столкновения Евразийской, Северо-Американской и Тихоокеанской литосферных плит [17]. Восточно-Тихоокеанский пояс сформировался вследствие поддвига тихоокеанской литосферы под Южно-Американскую, Карибскую и Северо-Американскую литосферные плиты по наклонным зонам Бенъофа [16].

Магматические и вулканические процессы являются ключевыми факторами быстрого перераспределения элементов между мантией и внешними оболочками Земли [19]. Подъём магматического тела к поверхности и его кристаллизация приводят к снижению растворимости летучих, присутствующих в расплаве. Высвободившиеся летучие образуют высокоминерализованные флюиды, отражающие состав высокотемпературных ($>800^{\circ}\text{C}$) магматических газов (H_2O , CO_2 , SO_2 , H_2S , HCl , HF и HBr) [19]. По определению Всероссийского научно-исследовательского геологического института, вулканическая гидротермальная система представляет собой гидротермальную систему, приуроченную к активным современным вулканам и структурам их основания в областях суши, для которых характерна большая роль инфильтрационных вод атмосферного питания, проникающих по зонам разломов на глубины до 3-5 км, что определяется положением внедряющихся магматических интрузий [20].

Признаками наличия гидротермальной системы в недрах вулкана являются разнообразные по химическому составу и температуре термальные источники, расположенные в кратерах, на склонах и у подножий вулканических построек [19]. Как установлено в ходе многолетних геохимических и геофизических исследований на примере кальдеры вулкана Головнина на острове Кунашир, формирование состава современных вулканических гидротермальных вод определяется сложным взаимодействием магматических флюидов, метеорных вод и вмещающих пород [21]. В активных вулканических дугах, таких как Курильская дуга, которая включает не менее 100 подводных вулканов и 5 подводных кальдер, широко развиты гидротермальные проявления и локальные гидротермальные системы, особенно активные в южной части дуги [22].

Газовый состав вулканических гидротермальных систем существенно отличается от других типов флюидных систем. В составе свободно выделяющихся газов обычно преобладает CO_2 с примесью H_2S , N_2 , H_2 [20]. Вулканические газы представлены преимущественно углекислотой, азотом и сероводородом [16]. Как показано в работах С.И. Набоко, состав газов лавовых вулканов Камчатки и Японии характеризуется высокими концентрациями CO_2 (от 0 до 95%), H_2S (от 0 до 76%) и N_2 (от 0 до 79%) [16]. Вулканические газы, растворяясь в

подземных водах, дают начало гидротермам, которые являются главными факторами поствулканического минералообразования [23].

Температура воды в источниках вулканических гидротермальных систем на суше часто превышает 70-80°C, а иногда превышает 100°C [20]. В Камчатском регионе температура горячих источников варьирует от 20°C до более 90°C, а химический состав вод также значительно изменяется: значения pH колеблются от 3,1 до 9,8 [17]. На фумарольных полях вулканов широко развиты выходы кислых (обычно $\text{pH} < 2-3$) хлоридных и сульфатных терм сложного катионного состава (Ca, Mg, Fe, Al, H и др.) с минерализацией обычно от 1-3 до 10-20 г/кг. В структурах основания вулканов широко развиты щелочные (pH до 7-9) хлоридные натриевые термы с минерализацией вод обычно от 1,5-5,0 до 10-15 г/кг [20]. Скважинами на глубинах 500-2000 м во многих вулканических гидротермальных системах вскрыты перегретые (до 250-300°C) хлоридные натриевые воды с минерализацией обычно 3-25 г/дм³ и преобладанием углекислых, азотно-углекислых газов с примесью сероводорода и водорода [20].

Одним из наиболее специфических типов термальных вод, встречающихся в областях активного вулканизма, являются ультракислые ($\text{pH} < 3$) $\text{SO}_4\text{-Cl}$ или Cl-SO_4 воды, формирующиеся в результате конденсации кислых магматических газов (SO_2 , HCl и HF) в подземных водах в близповерхностных условиях. Такие воды встречаются в виде кратерных озёр и термальных источников, расположенных вблизи эруптивных центров, где сосредоточена разгрузка магматических летучих на поверхности [19]. По данным С.Б. Бортниковой с соавторами, для газогидротерм активных вулканов Камчатки и Курильских островов характерен широкий диапазон физико-химических параметров, а высокие концентрации кремния являются отличительной особенностью термальных вод зон активного магматического вулканизма – они в среднем на порядок выше, чем в водах осадочно-гидротермальных систем [24].

В подводных магматических вулканах гидротермальная активность проявляется особенно интенсивно. Магматические гидротермальные системы срединно-океанических хребтов, где происходит циркуляция морской воды через верхние километры океанической коры, преобразуют геотермальную энергию в химическую и поддерживают богатые и уникальные сообщества организмов, в значительной степени или полностью независимые от солнечной энергии [25]. Процессы дегазации магмы в подводных условиях существенно зависят от гидростатического давления вышележащего водного столба, которое необходимо учитывать наряду с литостатическим давлением в подводящем канале [26]. В зонах субдукции, таких как Курило-Камчатский регион, циркуляция флюидов играет ключевую роль в продуктивности островодужных магм и круговороте летучих веществ в мантии [27].

С экологической точки зрения магматические вулканы и связанные с ними гидротермальные системы формируют комплекс экстремальных абиотических условий, которые могут

служить средой обитания для специализированных организмов. К таким факторам относятся высокие температуры (вплоть до 350-400°C в глубоководных гидротермальных системах), экстремальные значения pH (от 2-3 в кислых термах до 9-10 в щелочных), высокие концентрации сероводорода, тяжёлых металлов и других токсичных компонентов, а также анаэробная обстановка и высокое гидростатическое давление (до 300-400 атм на больших глубинах) [19, 24]. В глубоководных экосистемах Курильской котловины (Охотское море) и Курило-Камчатского жёлоба (Тихий океан) обнаружено большое количество животных с хемосинтетическими эндосимбиотическими бактериями, что свидетельствует о значительном вкладе хемосинтетического органического углерода в функционирование этих глубоководных экосистем [28]. Эти геохимические и термические особенности обуславливают формирование специфических гидротермальных биоценозов, изучению которых посвящены последующие разделы работы.

2.1.3 Общие черты и различия двух типов вулканических сред

Как показано в предыдущих пунктах, грязевые и магматические вулканы объединяет лишь внешнее сходство – формирование конусовидных построек и периодические извержения [1, 15]. В обоих случаях активность протекает стадийно: взрывная (эксплозивная) фаза сменяется длительным периодом спокойного выделения газов и жидкостей (грифоны, сальзы или фумаролы) [2, 16]. Оба типа вулканов часто приурочены к тектонически активным зонам – областям субдукции и коллизии литосферных плит, где создаются либо аномально высокие давления флюидов для грязевых вулканов, либо условия для генерации магмы для магматических [1, 15, 25].

Принципиальные различия обусловлены природой движущей силы и составом продуктов. Магматические вулканы питаются расплавленной магмой из мантии или коровых очагов; они извергают лаву, пепел, пирокластику и газы с высокими температурами (600-1200°C) [15, 17]. Грязевые вулканы не связаны с магматизмом – их энергия создаётся сверхвысокими давлениями флюидов, генерируемыми в осадочных бассейнах при катагенетических преобразованиях глин и разложении органического вещества; продукты извержений – глинистая брекчия, метан, вода, иногда нефть – имеют низкие температуры (20-90°C) [2, 3, 6]. Корневые зоны грязевых вулканов находятся на глубинах 3-9 км в осадочном чехле, тогда как магматические питаются очагами, залегающими на 30-150 км [3, 6, 15, 25]. Газовый состав также контрастен: в грязевых вулканах доминирует метан (до 99%), в магматических – углекислота, сероводород, диоксид серы, фтороводород [3, 14, 15, 16].

Систематическое сравнение двух типов вулканических сред приведено в таблице 1.

Таблица 1 – Сравнительная характеристика грязевых и магматических вулканов

Параметр	Грязевые вулканы	Магматические вулканы
Источник энергии	Сверхвысокие давления флюидов (газов, вод) в осадочных бассейнах	Тепловая энергия магмы, поднимающейся из мантии или коровых очагов
Природа выносимого материала	Глинистая брекчия, обломки осадочных пород, вода, метан, нефть	Лава, пепел, вулканические бомбы, магматические газы (H ₂ O, CO ₂ , SO ₂ , H ₂ S)
Температура продуктов	Обычно 20-40°C (пики до 80-90°C при воспламенении газа)	От 600°C (андезиты) до 1200°C (базальты)
Глубина корней	3-9 км (в осадочном чехле)	30-150 км (мантийные очаги)
Химический состав газов	Метан (до 99%), CO ₂ , N ₂ , H ₂ S, тяжелые углеводороды	CO ₂ , H ₂ S, SO ₂ , HCl, HF, N ₂ , H ₂ (метан отсутствует)
Экстремальные факторы среды	Повышенные температуры (до 80-90°C), анаэробноз, высокая минерализация, присутствие сероводорода, метана	Сверхвысокие температуры (до 400°C в гидротермах), экстремальные pH (2-10), высокие концентрации токсичных газов, давление (до 400 атм)
Типичные местообитания	Наземные и подводные грязевые поля, грифоны, сальзы	Наземные вулканические постройки, гидротермальные поля, «чёрные курильщики»
Экологическая роль	Крупнейший естественный источник метана; участие в круговороте углерода и серы; формирование хемосинтетических сообществ	Создание хемосинтетических экосистем, независимых от солнечного света; перераспределение элементов между мантией и корой

Составлено автором по [1-3, 6-7, 14-17, 22-26]

Сравнение двух типов вулканических сред позволяет понять, как разные геологические механизмы – осадочный диапиризм против магматического плавления – приводят к созданию экстремальных местообитаний. Несмотря на кардинальные отличия в энергетических субстратах (органическое вещество и метан в грязевых вулканах против сероводорода и водорода в магматических гидротермах), в обоих случаях формируются богатые хемосинтетические сообщества, включающие бактерии, археи и специализированных эукариот (двустворчатых моллюсков, вестиментифер) [1, 23, 26]. Изучение общих черт и различий этих систем необходимо для понимания устойчивости экосистем к экстремальным факторам и оценки биогеохимических циклов углерода и серы.

2.1.4 Классификация экстремофилов по параметрам среды

Согласно современным представлениям, обобщённым в обзоре B.N. Rekadwad с соавторами, экстремофилами называют организмы, адаптированные к жизни в среде, физико-химические параметры которой (температура, pH, солёность, давление, радиация и др.) выходят далеко за пределы, характерные для большинства известных биологических видов [29]. Такие микроорганизмы, относящиеся преимущественно к доменам Archaea и Bacteria, выработали

уникальные клеточные и молекулярные механизмы, позволяющие им не только выживать, но и активно размножаться в суровых условиях вулканических и гидротермальных систем [30].

В современной микробиологии экстремофилов классифицируют по тому фактору среды, который является для них лимитирующим и в котором они достигают оптимального роста. Основные типы включают термофилов и гипертермофилов (высокие температуры), психрофилов (низкие температуры), ацидофилов и алкалифилов (экстремальные значения pH), галофилов (высокая концентрация солей), барофилов (высокое гидростатическое давление) и полиэкстремофилов, устойчивых к двум и более факторам одновременно [30, 31]. Систематизированная информация по этим группам представлена в таблице А.1.

Термофилы способны размножаться при температурах от +45 до +75°C, тогда как гипертермофилы демонстрируют оптимальный рост выше +80°C, а отдельные представители архей сохраняют жизнеспособность до +113°C [32]. Такие организмы широко распространены в зонах активного вулканизма – в горячих источниках Камчатки, Исландии, Йеллоустонского парка, а также в глубоководных гидротермальных полях срединно-океанических хребтов [30]. Как показано в работах R. Salwan и V. Sharma, температурная адаптация термофилов обеспечивается особыми свойствами их белков (более плотная упаковка, повышенное содержание ионных связей и гидрофобных взаимодействий) и мембранных липидов (у бактерий преобладают насыщенные жирные кислоты, у архей формируются монослойные липиды с эфирными связями) [32, 33].

Противоположную группу представляют психрофилы (криофилы) – организмы, оптимально растущие при температурах +15°C и ниже, некоторые из них способны размножаться даже при –10°C [34]. Психрофилы играют ключевую роль в экосистемах полярных регионов, ледников, глубоководных зон Мирового океана и высокогорных массивов [31]. Их ферменты характеризуются высокой каталитической активностью в условиях низких температур за счёт увеличения гибкости молекулы и снижения энергии активации. В клеточных мембранах преобладают ненасыщенные жирные кислоты, предотвращающие фазовый переход липидов в гелеобразное состояние, а для защиты от кристаллов льда накапливаются антифризные белки и совместимые растворённые вещества (трегалоза) [31, 34].

Ацидофилы – микроорганизмы, оптимально растущие при значениях pH ниже 3,0, а часто и ниже 1,0. Они обычны в кислых дренажных водах шахт, в зонах окисления сульфидных руд и в областях активного вулканизма с высокими концентрациями сернистых газов [35]. Как отмечено в обзоре D.B. Johnson и R. Quatrini, ацидофилы поддерживают нейтральный внутриклеточный pH с помощью мощных протонных насосов, выкачивающих избыток H⁺, снижают проницаемость клеточной стенки для протонов и генерируют положительный мембранный потенциал, который ослабляет входящий поток протонов. Многие из них участвуют

в биогеохимическом цикле серы, окисляя восстановленные соединения серы до сульфатов [31, 35].

Алкалифилы, напротив, предпочитают среды с рН выше 9,0, а их рост нередко наблюдается при рН 11-12. Они населяют щелочные озёра (например, содовые озёра Кении и Сибири), карбонатные почвы и некоторые гидротермальные системы [36]. Согласно исследованиям Д.Ю. Сорокина с соавторами, в щелочной среде алкалифилы сохраняют нейтральный внутриклеточный рН путём активного транспорта протонов внутрь клетки с помощью Na^+/H^+ -антипортеров и используют специфические мембранные АТФ-синтетазы, активные при высоких значениях рН. Многие алкалифилы являются также полиэкстремофилами, адаптированными одновременно к высоким температурам и/или солёности [36, 37].

Галофилы – организмы, адаптированные к высокой концентрации солей (обычно NaCl). В зависимости от степени солеустойчивости их подразделяют на умеренные (оптимум 3-5% NaCl), крайние (15-30% NaCl) и экстремальные (до 30-37% NaCl). Они широко распространены в солёных озёрах, солончаках и зонах испарения морской воды [29, 30]. Для осмотической адаптации галофилы либо накапливают внутри клетки высокие концентрации ионов калия (K^+), либо синтезируют совместимые растворённые вещества – низкомолекулярные органические соединения (глицинбетаин, эктоин, трегалоза), не мешающие внутриклеточным процессам. Археи-галофилы служат классическим примером полиэкстремофилов, проявляя устойчивость также к ультрафиолету и окислительному стрессу [30].

Барофилы (пъезофилы) – организмы, оптимально растущие при гидростатическом давлении более 10 МПа (≈ 99 атм), причём экстремальные барофилы выдерживают давление до 100 МПа (≈ 987 атм) [38]. Они населяют глубоководные области Мирового океана (Марианский жёлоб, давление до 1100 атм), подводные каньоны и зоны субдукции [31]. Как показано в монографии К. Horikoshi и К. Tsujii, адаптация к сверхвысокому давлению включает повышенное содержание ненасыщенных жирных кислот в мембранах для сохранения текучести, компактную упаковку белков, устойчивую к сжатию, а также наличие барочувствительных промоторов в генах, активирующих экспрессию защитных белков [38].

Наиболее сложную в биологическом отношении группу представляют полиэкстремофилы – микроорганизмы, адаптированные к двум и более экстремальным факторам одновременно [37]. Такие организмы встречаются, например, в глубоководных гидротермальных источниках (высокое давление + высокая температура + токсичные газы), в щелочных термальных источниках (высокий рН + высокая температура), в содовых озёрах Сибири (высокая солёность + щелочная среда) [36, 37]. Полиэкстремофилы доминируют в экстремальных местобитаниях, формируя основу трофических сетей в зонах активного вулканизма и гидротермальных полей [30, 31].

2.2 Разнообразие микроорганизмов в вулканических экосистемах

Физико-химические особенности вулканических местообитаний, рассмотренные в предыдущем разделе, создают предпосылки для формирования специализированных микробных сообществ, адаптированных к жизни в экстремальных условиях. Изучение таксономического состава, структуры и метаболического потенциала таких сообществ является ключевой задачей экстремальной микробиологии, поскольку позволяет не только выявить новые, ранее неизвестные формы жизни, но и понять механизмы их адаптации к высоким температурам, анаэробным условиям, токсичным газам и тяжёлым металлам. В настоящем разделе представлен обзор современных данных о микробном разнообразии двух основных типов вулканических экосистем – наземных грязевых вулканов (на примере Керченско-Таманской и Сахалинской провинций) и подводных гидротермальных систем Курильской островной дуги.

2.2.1 Наземные грязевые вулканы Керченско-Таманской и Сахалинской провинций

Разнообразие микроорганизмов наземных грязевых вулканов Керченско-Таманской провинции детально изучено в работах А.И. Слободкина с соавторами и А.Я. Меркель с соавторами [39, 40]. В первом исследовании проанализированы пять грязевых вулканов Таманского полуострова – Гефелистый, Азовский, Гнилой, Шуго и Новая сопка – с использованием секвенирования ампликонов гена 16S рНК и метагеномного анализа. Установлено, что бактерии составляют от 65 до 99% прокариотического разнообразия, а доминирующими филумами являются Pseudomonadota, Desulfobacterota и Halobacterota [39]. Всего обнаружено 32 прокариотических рода с относительной численностью более 5%, включая метанотрофов, сульфат- или железоредукторов и факультативных анаэробов с широкими метаболическими возможностями. Скорости окисления метана варьировали от 2,0 до 460 нмоль CH_4 на см^3 в день – это первое прямое измерение высокой активности микробного окисления метана в наземных грязевых вулканах [39]. Наиболее представленным родом аэробных метанотрофов был *Methyloprofundus* (до 36%). Наиболее многочисленной группой анаэробных метанотрофов оказалась ANME-2a-b (Ca. *Methanocorpusculum*), идентифицированная в 60% образцов и достигавшая относительной численности 54%. Анализ метагеном-собранных геномов сообщества с высокой скоростью окисления метана показал важность фиксации CO_2 , восстановления Fe(III) и нитратов, а также окисления сульфида в этих микробных сообществах [39].

В исследовании Меркель с соавторами описано сообщество с высоким содержанием анаэробных метанооксиляющих архей группы ANME-3 (39% от всех прочтений гена 16S рНК). Методом количественной ПЦР подтверждено высокое количество архей ANME-3, а радиоизотопными экспериментами продемонстрирован процесс анаэробного окисления метана. Собранные метагеном-собранные геномы ANME-3 содержали полный набор генов для

метаногенеза, но не кодировали белки, участвующие в диссимиляционном восстановлении нитратов или сульфатов. Наличие многотемных с-типов цитохромов позволяет предположить, что ANME-3 могут сопрягать окисление метана с восстановлением оксидов металлов или с межвидовым переносом электронов на бактериального партнера [40]. Бактериальные члены сообщества были представлены в основном автотрофными, нитратредуцирующими, сероокисляющими бактериями, а также ферментативными микроорганизмами.

Из грязевых вулканов Таманского полуострова выделен ряд новых чистых культур экстремофилов. М.А. Хомякова с соавторами выделили *Pelovirga terrestris* gen. nov., sp. nov. – новый анаэробный, алкалофильный микроорганизм, восстанавливающий фумарат, арсенат, Fe(III) и серу [41]. А.А. Фролова с соавторами выделили и охарактеризовали новую алкалофильную сульфатредуцирующую бактерию *Desulfobotulus pelophilus* sp. nov., что подтверждает активное участие микроорганизмов грязевых вулканов в круговороте серы [42]. Также этими авторами описана новая факультативно анаэробная алкалофильная бактерия *Sulfurospirillum tamanensis* sp. nov. [43], выделенная из наземного грязевого вулкана Таманского полуострова. Кроме того, в 2020 году из наземного грязевого вулкана Таманского полуострова были выделены *Sulfurimonas crateris* sp. nov. (факультативно анаэробная сероокисляющая хемолитоавтотрофная бактерия) [44] и *Alkalibaculum sporogenes* sp. nov. (анаэробная, эндоспорообразующая бактерия) [45].

Что касается Сахалинской провинции, исследования здесь проводились на нескольких объектах. В работе Е.Г. Лебедевой с соавторами изучен химический состав минеральных вод, а также разнообразие и особенности распределения различных функциональных групп бактерий в микробных матах сахалинских минеральных источников. Установлено, что основными морфогенными бактериями в матах холодных источников являются бесцветные серные бактерии *Thiotrix* sp., играющие ключевую роль в окислении сероводорода. Микробные маты содержат большое количество различных функциональных групп бактерий, участвующих в геохимических циклах углерода, азота, серы, железа и марганца [46]. Преобладание бактерий циклов серы и углерода является особенностью микробных матов минеральных вод Антоновского и Невельского источников, что подтверждается высоким содержанием тионовых, сульфатредуцирующих бактерий и бесцветных серных бактерий. В матах Александровского термального источника обнаружено большое количество бактерий, участвующих в биогеохимических циклах углерода и азота [46].

Гидрогеохимическая характеристика грязевых вулканов Сахалина. Важные сведения об условиях формирования вод грязевых вулканов Сахалина представлены в работе Никитенко и Ершова [47]. Авторами проведено обобщение и анализ химического и изотопного состава вод всех известных грязевулканических проявлений острова – Южно-Сахалинского,

Пугачевского, Восточного, Лесновского и Дагинского. Установлено, что воды грязевых вулканов Сахалина весьма неоднородны по химическому составу. Наиболее высокая минерализация характерна для вод Южно-Сахалинского вулкана (в среднем 22,5 г/л), тогда как для Пугачевского и Восточного вулканов средний показатель составляет около 11,2 и 11,1 г/л соответственно. Воды Дагинского и Лесновского проявлений характеризуются низкой минерализацией (3,3 и 0,1 г/л) и, по мнению авторов, не могут быть отнесены к типичным грязевым вулканам [47]. По соотношению основных ионов воды Южно-Сахалинского, Пугачевского и Восточного вулканов относятся к гидрокарбонатно-хлоридно-натриевому типу, тогда как воды Дагинского участка имеют хлоридно-натриевый состав, а Лесновского – гидрокарбонатно-хлоридно-сульфатный натриево-магниевый. Изотопный состав ($\delta^{18}\text{O}$ и δD) свидетельствует, что воды Южно-Сахалинского, Пугачевского и Восточного вулканов формируются в результате смешения исходных седиментационно-погребенных морских вод с метеорными и дегидратационными водами. С помощью Mg-Li гидрохимического геотермометра рассчитаны температуры формирования вод этих вулканов: от 51 до 105 °С, что соответствует глубинам залегания питающих резервуаров от 1,3 до 2,6 км [47]. Эти данные важны для понимания глубинных условий существования микробных сообществ, поскольку температура и химический состав вод непосредственно влияют на состав и активность экстремофильных микроорганизмов. Авторы также отмечают, что для вод Южно-Сахалинского, Пугачевского и Восточного вулканов характерна сильная корреляционная зависимость между концентрациями Na^+ и Cl^- , что указывает на их формирование из исходных морских вод, а повышенное отношение Na/Cl (до 2,2) и обогащение бором и литием свидетельствуют о глубокой метаморфизации в системе «вода-порода-газ» [47].

Из термальных источников Сахалина также выделен ряд новых микроорганизмов. В 2020 году из Дагинских термальных источников была выделена новая анаэробная термофильная бактерия *Calorimonas adulescens* gen. nov., sp. nov., использующая метоксилированные бензоаты в качестве субстрата [48].

Диссертационная работа А.А. Фроловой была посвящена новым анаэробным алкалофильным микроорганизмам наземных грязевых вулканов Сахалина. В рамках работы были выделены и охарактеризованы пять новых таксонов микроорганизмов, адаптированных к жизни в щелочных условиях, в том числе представители родов *Petrocella*, *Desulfobotulus* и *Pelovirga*, расширяющие представления о разнообразии алкалофильных анаэробных бактерий. Эти микроорганизмы обладают уникальными метаболическими путями, включая ферментацию, восстановление оксидов металлов и участие в циклах серы [49].

2.2.2 Подводные гидротермальные системы Курильской островной дуги

Гидротермальные системы Курильской островной дуги формируются в зоне активного магматического вулканизма и субдукции океанической коры, что создаёт экстремальные условия с высокими температурами (до 350-400°C), экстремальными значениями pH (от 2 до 10), высокими концентрациями сероводорода, тяжёлых металлов и значительным гидростатическим давлением [50, 51]. Курильские острова представляют собой цепь из 56 вулканических островов между Камчаткой и Хоккайдо, насчитывающую 39 действующих вулканов и многочисленные термальные источники, однако прокариотическое разнообразие курильских гидротермальных сред до недавнего времени оставалось фрагментарно изученным [50].

А.И. Карасева с соавторами провели первое крупномасштабное исследование микробных сообществ более 30 наземных горячих источников островов Кунашир и Итуруп с использованием секвенирования ампликонов гена 16S рРНК в сочетании с химическим анализом термальных вод и осадков. Было выделено три основных типа микробных сообществ в зависимости от pH и температуры. Группа нейтрально-щелочных бактерий охватывала источники с pH 5,7-8,5 и температурой 40-79°C, обладала самым высоким биоразнообразием и состояла почти исключительно из бактерий; в микробных матах источников с температурой до 60°C доминировали Cyanobacteriota (семейства *Leptolyngbyaceae* и *Oculatellaceae*) и фототрофные *Chloroflexota*, а при более высоких температурах преобладали *Aquificota* (виды *Sulfurihydrogenibium* и *Hydrogenobacter*) [50]. Кислая бактериальная группа включала источники с pH 2,2-3,6 и температурой 41-64°C, где сообщества были представлены родами *Acidithiobacillus*, *Hydrogenobaculum* и *Thiomonas*; кислая архейная группа объединяла источники с экстремальными значениями pH 1,5-2,9 и температурой 50-94°C, где были обильны археи родов *Acidianus*, *Metallosphaera*, *Thermoplasma* и *Caldisphaera*, а также некультивируемые линии (*Ca. Marsarchaeales*, *Ca. Caldiarchaeum*, BSLdp215). Микробный состав горячих источников Курил сильно коррелировал с pH и умеренно – с химическим составом воды, тогда как корреляция с температурой и географическим положением оказалась низкой [50].

Эти результаты согласуются с более ранними исследованиями Т.И. Кузякиной, которая изучала экологию и геохимическую деятельность микроорганизмов в гидротермах вулкана Менделеева и кальдеры вулкана Головнина на острове Кунашир. Ею были выявлены сообщества термофильных микроорганизмов, участвующих в биогеохимических циклах серы, железа и марганца, с преобладанием хемолитоавтотрофных бактерий в высокотемпературных зонах [51].

Особый интерес представляют мелководные морские гидротермальные экосистемы бухты Кратерной (остров Янкича, вулкан Ушишир). Как показали В.И. Харламенко с соавторами, здесь формируются литоральные и сублиторальные микробные сообщества,

адаптированные к газогидротермальным выходам. В бухте Кратерной описаны бактериальные, альгобактериальные и диатомовые маты, развивающиеся в зонах газогидротермальных выходов; скорость продукции органического вещества в альгобактериальных матах достигала $33,4 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, что свидетельствует о высокой продуктивности этой хемосинтетической экосистемы [52, 53].

На мелководных термальных источниках Кунашира (Столбовские источники) А.А. Малыгина с соавторами исследовали таксономическое разнообразие микробных биоплёнок вдоль температурного градиента горячих потоков с использованием метабаркодирования генов 16S рРНК (бактерии и археи) и 18S рРНК (протисты). Установлено, что богатство и разнообразие бактерий снижались с повышением температуры, тогда как для архей наблюдалась противоположная тенденция; различные типы биоплёнок в пределах одной локальной геотермальной системы значительно различались по таксономическому составу, причём на уровень их разнообразия существенно влияла температура воды [54].

Важное значение гидротермальные системы Курильской дуги имеют и для биотехнологии. Как отмечает В.Е. Аверьянова, Камчатка и Курильские острова являются регионами активной вулканической и гидротермальной деятельности, где температура термальных выходов колеблется от 15 до 96°C при pH 3,45–4,62, а воды содержат диоксид углерода, сероводород и другие восстановленные соединения серы, а также кремний, аммоний, фосфор, железо, марганец, цинк и другие элементы [55]. Эти регионы представляют собой перспективные местообитания для выделения термофильных хемолитоавтотрофных микроорганизмов, которые могут найти применение в процессах бактериально-химической переработки сульфидных руд (биовыщелачивании) [55]. Обзор Т.В. Кочетковой с соавторами обобщает ключевые результаты изучения разнообразия термофильных прокариот в горячих источниках Камчатки, Курильских островов и озера Байкал [56].

2.3 Сравнительный анализ и экологическое значение

Сопоставление микробных сообществ наземных грязевых вулканов и подводных гидротермальных систем Курильской дуги позволяет выявить, как различные геологические механизмы и связанные с ними физико-химические параметры определяют структуру и функции экстремофильных сообществ. Грязевые вулканы Керченско-Таманской и Сахалинской провинций, питаемые глубинными углеводородами и метаном, формируют метанотрофно-сульфатредуцирующие ассоциации. Гидротермальные поля Курильской дуги, обогащённые CO_2 и H_2S , служат средой обитания хемолитоавтотрофных сероокислителей. Сравнительный анализ этих систем раскрывает общие принципы адаптации жизни к экстремальным условиям и

имеет прямое экологическое значение – от оценки глобальных потоков парниковых газов до биотехнологического поиска термостабильных ферментов и штаммов-деструкторов.

2.3.1 Общие черты и различия микробных сообществ

Сравнительный анализ микробных сообществ наземных грязевых вулканов (Керченско-Таманская и Сахалинская провинции) и подводных гидротермальных систем Курильской островной дуги выявляет как фундаментальные сходства, так и ключевые различия, которые во многом определяются составом глубинных флюидов и физико-химическими параметрами сред. Систематическое сравнение приведено в таблице 2.

Таблица 2 – Сравнительная характеристика микробных сообществ наземных грязевых вулканов и подводных гидротермальных систем Курильской дуги

Параметр	Наземные грязевые вулканы	Подводные гидротермальные системы Курильской дуги
Температура среды	20-90°C (обычно 20-40°C)	40-94°C (наземные источники), до 350-400°C (подводные)
рН	Нейтрально-щелочной (7,0-9,2)	От кислого (1,5-3,6) до нейтрально-щелочного (5,7-8,5)
Основные источники энергии для микроорганизмов	Метан (CH ₄), углеводороды, органическое вещество, сероводород, восстановленные металлы	Сероводород (H ₂ S), водород (H ₂), диоксид углерода (CO ₂), элементарная сера
Газовый состав флюидов	Повсеместно доминирует метан (73-99% об.). Исключение – Южно-Сахалинский вулкан с аномально высоким содержанием CO ₂ (до 95% об.)	Преобладает CO ₂ , H ₂ S, SO ₂
Доминирующие бактерии	Pseudomonadota, Desulfobacterota, Halobacterota, Thiotrix sp.; ключевую роль играют метанотрофы (Methyloprofundus)	Cyanobacteriota (до 60°C), Aquificota (Sulfurihydrogenibium, Hydrogenobacter), Acidithiobacillus, Hydrogenobaculum, Thiomonas
Доминирующие археи	ANME-2a-b, ANME-3 (анаэробные метанотрофы)	Acidianus, Metallosphaera, Thermoplasma, Caldisphaera, некультивируемые линии
Ключевые метаболические процессы	Аэробное и анаэробное окисление метана, сульфатредукция, восстановление Fe(III) и Mn(IV), деградация углеводов	Окисление серы, восстановление сульфата, хемолитоавтотрофная фиксация CO ₂
Выделенные новые таксоны	Pelovirga terrestris, Petrocella pelovolcani, Desulfobotulus pelophilus, Sulfurimonas crateris, Alkalibaculum sporogenes, Sulfurospirillum tamanensis, Calorimonas adulescens	Acidianus spp., Metallosphaera spp., многие некультивируемые линии
Глубина формирования флюидов	1,3-2,6 км (температуры 51-105°C по геотермометрам)	Приурочены к магматическим очагам (глубины >5-10 км)

Составлено автором по [41-45, 48-49, 50-56]

Анализ данных, приведённых в таблице 2, показывает, что наиболее существенное различие между двумя типами экосистем связано с составом глубинных газов. Для подавляющего большинства грязевых вулканов, в том числе для вулкана Шуго и Пугачевского, характерно доминирование метана (CH_4), концентрация которого в Таманских вулканах варьирует от 73,4 до 99,0% об., составляя в среднем 89,2% об. [4, 39]. Это создаёт энергетическую основу для развития метанотрофных сообществ. Действительно, в грязевых вулканах Таманского полуострова выявлены высокие скорости окисления метана (до $460 \text{ нмоль } \text{CH}_4 \cdot \text{см}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), а среди аэробных метанотрофов доминирует род *Methyloprofundus* (до 36%), среди анаэробных – археи групп ANME-2a-b (до 54%) и ANME-3 (до 39%) [39-40].

В то же время Южно-Сахалинский грязевой вулкан демонстрирует уникальную аномалию: в его свободных газах резко преобладает углекислый газ (CO_2), содержание которого достигает 95 об.%, а доля метана снижается до 12–34% [46-47]. Такая геохимическая специфика напрямую влияет на структуру микробного сообщества: здесь ожидается доминирование хемолитоавтотрофных микроорганизмов, использующих CO_2 в качестве источника углерода и окисляющих сероводород или водород. Пугачевский вулкан занимает промежуточное положение: концентрация CO_2 в нём достигает 40 об.%, что выше, чем в типичных метановых вулканах, но ниже, чем на Южно-Сахалинском [46-47]. Соответственно, в его микробном сообществе могут сосуществовать как метанотрофы, так и сероокисляющие хемолитоавтотрофы.

В подводных гидротермальных системах Курильской дуги, где газовый флюид также обогащён CO_2 и H_2S , преобладают Aquificota (виды *Sulfurihydrogenibium* и *Hydrogenobacter*), *Acidithiobacillus* и термоацидофильные археи (*Acidianus*, *Metallosphaera*), окисляющие сероводород и восстанавливающие сульфат [50-51]. Таким образом, различия в газовом составе являются ключевым фактором, определяющим доминирующие метаболические пути и таксономический состав микробных сообществ.

2.3.2 Экологическое значение сравнения наземных и подводных вулканов

Сравнительный анализ наземных грязевых вулканов и подводных гидротермальных систем Курильской дуги имеет не только фундаментальное научное, но и важное прикладное экологическое значение. Эти два типа вулканических сред, несмотря на различия в геологических механизмах и физико-химических условиях, выполняют сходные экологические функции в глобальном масштабе и одновременно создают уникальные локальные местообитания.

Одним из ключевых аспектов экологической значимости грязевых вулканов является их роль в глобальном биогеохимическом цикле углерода. Как подчёркнуто в обзоре А. Asif с соавторами, грязевые вулканы являются крупнейшими естественными источниками метана в атмосфере, а их микробные сообщества играют решающую роль в биогеохимических циклах серы и метана на Земле. Метан (CH_4), который доминирует в газовом составе большинства

грязевых вулканов, обладает потенциалом глобального потепления, в 28-34 раза превышающим таковой для углекислого газа (CO_2) за 100-летний период. Ежегодная эмиссия метана через грязевые вулканы оценивается в десятки миллионов тонн, что сопоставимо с антропогенными источниками. При этом в подводных гидротермальных системах Курильской дуги основным парниковым газом является CO_2 , что определяет различный характер климатического воздействия этих двух типов вулканических сред [57].

Важнейшим экологическим аспектом является то, что сообщества экстремофилов, населяющие вулканические среды, способны утилизировать значительную часть выделяющихся парниковых газов. Как было показано в пункте 2.3.1, скорости окисления метана в наземных грязевых вулканах достигают $460 \text{ нмоль } \text{CH}_4 \cdot \text{см}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ [39], однако эти скорости всё ещё недостаточны для полной утилизации выделяемого метана. Это создаёт естественный фон выбросов парниковых газов, который необходимо учитывать при глобальных климатических моделях. Уточнение баланса метана в различных вулканических провинциях остаётся актуальной задачей экологической геологии.

Значительный вклад в понимание биогеохимической роли вулканических систем вносят исследования, проводимые в Курило-Охотском регионе. Учёными установлено, что в северо-восточной части острова Сахалин и прилегающем шельфе широко развиты структуры фокусированной разгрузки метана – газовые сипы и газогидратные залежи. Аномалии метана, обнаруженные в водной толще и в колонках осадков, приурочены главным образом к участкам распространения газовых факелов и газогидратов [47]. В осадочной толще этой части склона обнаружены все характерные признаки газовой разгрузки: большое количество гидротроплита, биотурбация осадков, специфическая газонасыщенная текстура, наличие карбонатных конкреций и корок, раковин симбиотрофных моллюсков, прослоев и линз газовых гидратов [58]. Всё это свидетельствует о широком развитии различных процессов диагенетического преобразования осадочной толщи, включая микробное разложение органического вещества, анаэробное окисление метана на участках газового просачивания и сульфат-редукцию. Аналогичные исследования подводных грязевых вулканов проводятся и в других регионах мира, в частности на вулкане Хаакон Мосби в Норвежском море, где также были обнаружены характерные сообщества метанотрофных и сульфатредуцирующих микроорганизмов и газогидратные залежи [59].

Таким образом, сравнительный анализ наземных и подводных вулканических систем раскрывает фундаментальные экологические закономерности: различия в газовом составе флюидов (метан против CO_2) определяют доминирующие метаболические пути микроорганизмов – метанотрофию и сульфатредукцию в грязевых вулканах против хемолитоавтотрофного окисления серы в гидротермах Курильской дуги. Экстремофильные сообщества,

населяющие эти среды, не только участвуют в глобальных биогеохимических циклах углерода и серы, но и служат природными моделями для изучения адаптации жизни к высоким температурам, экстремальным рН и анаэробным условиям. Полученные данные имеют прямое значение для оценки природных потоков парниковых газов, прогнозирования климатических изменений и развития биотехнологий, основанных на термостабильных ферментах и штаммах-деструкторах [57].

2.4 Биогеохимическая и биотехнологическая значимость экстремофилов

Изучение микробных сообществ вулканических экосистем имеет не только фундаментальное значение для понимания пределов жизни на Земле, но и открывает широкие перспективы для практического использования уникальных метаболических свойств экстремофилов. С одной стороны, эти микроорганизмы играют ключевую роль в глобальных биогеохимических циклах, регулируя потоки углерода, серы, азота и металлов в экстремальных условиях. С другой – их адаптации к высоким температурам, экстремальным значениям рН и токсичным соединениям делают их ценным ресурсом для биотехнологии, включая производство термостабильных ферментов (экстремозимов), биоремедиацию загрязнённых сред и биовыщелачивание металлов. В настоящем разделе рассматриваются оба аспекта: сначала подробно анализируется участие экстремофилов в биогеохимических круговоротах, затем – их биотехнологический потенциал.

2.4.1 Роль экстремофилов в биогеохимических круговоротах

Экстремофилы являются ключевыми участниками глобальных биогеохимических циклов, осуществляя преобразование углерода, серы, азота и металлов в условиях экстремальных температур, кислотности, давления и токсичности, недоступных для большинства других форм жизни [60]. В анаэробных зонах грязевых вулканов археи групп ANME-2a-b и ANME-3 осуществляют анаэробное окисление метана, сопряжённое с восстановлением нитратов, сульфатов или оксидов металлов, тогда как аэробные метанотрофы (например, *Methyloprofundus*) окисляют метан в присутствии кислорода, снижая его эмиссию в атмосферу и вовлекая углерод в продукцию биомассы [39, 40]. Некоторые экстремофилы, в частности *Methylacidiphilum fumariolicum*, способны одновременно окислять метан и сероводород, обеспечивая связь циклов углерода и серы через единый метаболический путь [57]. В CO₂-богатых вулканических средах, включая рифтовые зоны и гидротермальные поля Курильской дуги, хемолитоавтотрофные бактерии и археи фиксируют неорганический углерод, используя в качестве источника энергии окисление восстановленных соединений серы или водорода, поступающих из глубинных флюидов [50, 56].

Сера в вулканических и гидротермальных системах присутствует в широком диапазоне степеней окисления – от сульфида до сульфата. В анаэробных зонах сульфатредуцирующие бактерии восстанавливают сульфат до сероводорода, используя его в качестве акцептора электронов при разложении органического вещества [42, 57]. В свою очередь, окисление сероводорода сероокисляющими бактериями (включая *Sulfurimonas crateris*, *Thiotrix* sp.) и археями (рода *Acidianus*, *Metallosphaera*, *Thermoplasma*) обеспечивает хемосинтетическую первичную продукцию в отсутствие света, служа энергетической базой для уникальных гидротермальных сообществ, включая бактериальные маты и вестиментифер [44, 46, 50]. Синхронное окисление сероводорода и метана у *Methylophilum fumariolicum* позволяет микроорганизмам эффективно утилизировать оба парниковых газа [57]. Многие термоацидофильные сероокислители вовлечены также в выветривание сульфидных минералов, высвобождая тяжёлые металлы и создавая кислые дренажные воды [55].

Экстремофилы участвуют практически во всех звеньях азотного цикла. В щелочных содовых озёрах Сахалина и гидротермальных источниках обнаружены алкалофильные бактерии, способные к фиксации атмосферного азота и денитрификации [46, 49]. В анаэробных осадках подводных вулканов активно протекают процессы анаэробного окисления аммония, а также нитрификация и денитрификация, которые в экстремальных условиях часто сопряжены с циклами серы и железа [57]. В высокотемпературных и кислых гидротермальных системах Курильских островов нитрифицирующие археи используют CO_2 в качестве источника углерода, доминируя в сообществах с pH ниже 2,0 [50, 51].

Вулканические и гидротермальные среды богаты железом, марганцем, медью, цинком и другими металлами, которые экстремофилы используют в качестве доноров или акцепторов электронов. Металл-восстанавливающие бактерии при окислении органических субстратов или водорода восстанавливают Fe(III), Mn(IV), U(VI), Cr(VI) и арсенат, способствуя миграции этих элементов в водной фазе [41, 57]. Некоторые сероокисляющие хемолитоавтотрофы одновременно окисляют как восстановленные соединения серы, так и Fe(II) [44]. Активное участие экстремофилов в выветривании сульфидных руд и мобилизации металлов приводит к формированию кислых стоков, загрязнённых тяжёлыми металлами, и одновременно создаёт возможности для биовыщелачивания ценных компонентов из отходов горного производства [55]. Экстремальные кислотные озёра вулканических кратеров служат природными моделями для изучения биогеохимии железа и серы, где микробные процессы окисления сульфидных минералов создают pH, близкий к нулю, и экстремальные концентрации металлов [57].

Экстремофилы способны одновременно участвовать в нескольких биогеохимических циклах, что особенно характерно для полиэкстремофилов. Например, щелочная анаэробная бактерия *Petrocella pelovolcani* ферментирует органические вещества с восстановлением

Fe(III), арсената и серы, объединяя циклы углерода, металлов и серы [49]. Металл-редуцирующие и сульфатредуцирующие микроорганизмы часто формируют синтрофные ассоциации, где продукты метаболизма одного вида служат субстратами для другого, повышая эффективность деградации органического вещества в анаэробных условиях [40, 57]. Многие ацидофилы, участвующие в окислении сульфидных руд, вовлечены также в нитрификацию и мобилизацию металлов, демонстрируя тесное переплетение серного, азотного и металлического циклов [55].

Экстремофильные микроорганизмы через многочисленные прямые и косвенные взаимодействия обеспечивают связь между глобальными биогеохимическими циклами углерода, серы, азота и металлов, играя ключевую роль в функционировании вулканических и гидротермальных экосистем. Понимание этих процессов необходимо не только для фундаментальной экологии, но также для прогнозирования глобального изменения климата, сохранения биоразнообразия и развития биотехнологий [57, 60].

2.4.2 Биотехнологический потенциал

Экстремофилы, адаптированные к жизни в условиях высоких температур, экстремальных значений pH, высокой солёности и токсичных соединений, обладают уникальными метаболическими путями и молекулярными механизмами, что открывает широкие перспективы для их применения в современных биотехнологиях [60]. Одним из ключевых направлений является использование термофильных углеводородоокисляющих микроорганизмов для биоремедиации нефтезагрязнённых сред, а также для синтеза термостабильных ферментов [61].

Микроорганизмы, обитающие в горячих источниках вулканических регионов, продуцируют экстремозимы – ферменты, сохраняющие активность при высоких температурах, в широком диапазоне pH и в присутствии органических растворителей [62]. Эти свойства делают их незаменимыми в промышленности, где требуется стабильный катализ в жёстких условиях, что снижает затраты на очистку и переработку. В частности, термостабильные ДНК-полимеразы, лежащие в основе метода ПЦР, широко используются в молекулярной биологии и медицинской диагностике [63]. Протеазы и липазы из термофилов применяются в пищевой и кожевенной промышленности, а также в производстве моющих средств [64]. Целлюлазы и ксиланазы термофильных бактерий используются для переработки биомассы в биотопливо, что способствует развитию возобновляемой энергетики. Термофильные белки находят применение в синтезе фармацевтических препаратов, хиральных соединений и в биоэлектрохимических системах для производства биоводорода [65].

Биоремедиация – второе важное направление – предполагает очистку окружающей среды с использованием живых микроорганизмов [66]. Экстремофилы из вулканических и гидротермальных систем способны разлагать или иммобилизовать широкий спектр токсичных

соединений. Психрофилы эффективно утилизируют нефтяные углеводороды в полярных регионах и очищают сточные воды при низких температурах, где мезофильные микроорганизмы неактивны [67]. Термофильные деструкторы нефти разлагают углеводороды при высоких температурах, что актуально для очистки почв и вод в жарком климате, а также для переработки горячих промышленных стоков. Археи-галофилы из высокоминерализованных вод разлагают фенолы и нефтепродукты в условиях высокой солёности. Ацидофилы и металл-восстанавливающие бактерии используются для иммобилизации тяжёлых металлов в загрязнённых водоёмах и почвах, преобразуя растворимые токсичные формы в менее опасные [68]. Микроорганизмы грязевых вулканов, адаптированные к нефтяным углеводородам, перспективны для утилизации нефтяных разливов, а термофильные бактерии – для переработки органических отходов в биогаз. Кроме того, экстремофилы продуцируют биополимеры, пигменты и антибиотки, востребованные в медицине и биотехнологии.

Третье направление – биовыщелачивание – экологически безопасное извлечение ценных металлов из руд и промышленных отходов с помощью микроорганизмов [69]. Термоацидофильные археи и бактерии, выделенные из горячих источников, окисляют сульфидные минералы, переводя металлы в растворимую форму. Биовыщелачивание не требует токсичных реагентов и позволяет перерабатывать бедные руды и техногенные отходы, нерентабельные для традиционной металлургии. Экстремальный термоацидофил *Sulfolobus metallicus* окисляет сульфиды при 70 °С, извлекая медь, цинк и золото. Археи родов *Acidianus* и *Metallosphaera*, доминирующие в кислых гидротермах, также обладают высокой биоокислительной активностью. Биовыщелачивание с использованием термофилов имеет преимущества: скорость реакций возрастает с температурой, а организмы выдерживают тепловыделение при экзотермическом окислении. Эта технология успешно применяется для извлечения металлов из летучей золы, отходов батарей, отработанных катализаторов, электронного лома, гальванических шламов и металлургических шлаков [70].

Таким образом, экстремофилы вулканических и гидротермальных сред представляют собой неисчерпаемый источник биокатализаторов и биотехнологических решений, востребованных в промышленности, экологии и энергетике. Их уникальные ферменты и метаболические пути уже находят применение в медицине, химическом синтезе и переработке отходов, а потенциал многих ещё не изученных таксонов остаётся практически не раскрытым (рисунок 3). Особый интерес представляют термофильные углеводородокисляющие микроорганизмы, способные одновременно деградировать нефтяные загрязнения и продуцировать термостабильные ферменты. Разработка промышленных технологий на их основе может существенно снизить антропогенную нагрузку на экосистемы в регионах с развитой добычей углеводородов. Дальнейшее изучение метаболического потенциала и генетических ресурсов

экстремофилов будет способствовать переходу к устойчивым экологически безопасным технологиям и развитию биоэкономики.



Рисунок 3 – Биотехнологический потенциал экстремофилов

Составлено автором по [60-70]

На рисунке 3 обобщены три основных направления биотехнологического применения экстремофилов, выделенных из вулканических и гидротермальных сред (по данным источников [60-70]). Экстремозимы (термостабильные ферменты) используются в медицине, пищевой промышленности и производстве биотоплива. Биоремедиация позволяет очищать загрязнённые нефтепродуктами и тяжёлыми металлами среды при экстремальных температурах, pH и солёности. Биовыщелачивание обеспечивает экологически безопасное извлечение ценных металлов из руд и техногенных отходов.

В главе 2 выполнен аналитический обзор литературы по теме исследования. Рассмотрены физико-химические особенности двух типов вулканических местообитаний – наземных грязевых вулканов (на примере Керченско-Таманской и Сахалинской провинций) и

подводных гидротермальных систем Курильской островной дуги. Показано, что ключевым дифференцирующим фактором служит газовый состав флюидов: метан доминирует в грязевых вулканах, а CO_2 и H_2S – в магматических гидротермах, что определяет развитие метанотрофных или сероокисляющих сообществ. Проанализировано таксономическое разнообразие экстремофилов: в грязевых вулканах преобладают *Pseudomonadota*, *Desulfobacterota* и археи *ANME*, а в гидротермах Курил – *Aquificota*, *Acidithiobacillus* и термоацидофильные археи (*Acidianus*, *Metallosphaera*). Описаны новые выделенные таксоны (*Pelovirga*, *Desulfobotulus*, *Sulfurimonas*, *Calorimonas* и др.). Рассмотрена биогеохимическая роль экстремофилов в циклах углерода, серы, азота и металлов, а также их биотехнологический потенциал (экстремозимы, биоремедиация, биовыщелачивание). Сделан вывод, что сравнительный анализ наземных и подводных вулканических систем имеет ключевое значение для понимания глобальных потоков парниковых газов и развития биотехнологий, не наносящих вреда окружающей среде.

3 Направления дальнейших исследований

В рамках магистерской диссертации уже выполнен ряд подготовительных этапов, и на основе полученных результатов, а также с учётом предстоящих экспедиционных возможностей, планируется развёрнутая программа дальнейших исследований. Следует подчеркнуть, что представленный ниже план является предварительным и в процессе работы может корректироваться в зависимости от получаемых данных, доступности экспедиционных объектов, успешности культивирования микроорганизмов, а также от результатов секвенирования и других объективных факторов.

На текущий момент отобраны пробы из трёх наземных грязевых вулканов, которые различаются по газовому составу флюидов и географическому положению. Во-первых, это вулкан Шуго на Таманском полуострове, относящийся к метан-доминирующему типу (содержание метана в газовой фазе достигает 73-99 об.%). Во-вторых, Южно-Сахалинский вулкан, который представляет собой уникальный объект с аномально высоким содержанием углекислого газа – до 95 об.% при существенно меньшей доле метана. В-третьих, Пугачевский вулкан (остров Сахалин), занимающий промежуточное положение: концентрация CO_2 в нём достигает 40 об.%, что заметно выше, чем в типичных метановых вулканах, но значительно ниже, чем на Южно-Сахалинском. Все отобранные пробы уже переданы для секвенирования ампликонов гена 16S рРНК, и в ближайшее время ожидаются результаты.

Полученные данные секвенирования позволят провести сравнительный анализ таксономического состава и структуры микробных сообществ трёх вулканов. Планируется выявить доминирующие филумы и роды, характерные для каждого местообитания, оценить индексы альфа-разнообразия (богатство и выравненность сообществ), а также сравнить сообщества между собой для определения степени их сходства или различий. Особый интерес представляет сопоставление Южно-Сахалинского вулкана (с аномальным газовым составом) с типичными метановыми вулканами, такими как Шуго. Если в сообществе Южно-Сахалинского вулкана будут доминировать не метанотрофные археи и бактерии, а хемолитоавтотрофные сероокислители (как это характерно для магматических гидротерм), то это подтвердит гипотезу о том, что именно газовый состав флюидов является ведущим фактором, определяющим структуру микробных сообществ в вулканических средах. В противном случае, если даже при высоком содержании CO_2 сохранится доминирование метанотрофов, потребуется пересмотреть роль метана как единственного ключевого субстрата.

На следующем этапе, после получения и анализа данных секвенирования, будут разработаны селективные питательные среды для культивирования термофильных углеводородо-кисляющих микроорганизмов. Поскольку большинство вулканических сред характеризуется

анаэробными условиями, культивирование планируется проводить в строго анаэробных условиях: для удаления кислорода из жидких сред будет использоваться продувание азотом. Будет проведён подбор оптимальных концентраций углеводородных субстратов – в первую очередь *n*-алканов (например, гексадекана) и полиароматических углеводородов (нафталина, фенантрена). Планируется также добавочные факторы, стимулирующие рост в анаэробных условиях (витамины, микроэлементы, восстановители).

Культивирование будет проводиться при температуре 60°C, что соответствует оптимальным условиям для роста типичных термофилов. Будут выполнены посеvy на накопительные культуры с последующим выделением чистых культур и высевом на агаризованные селективные среды. Чистота выделенных культур будет контролироваться микроскопированием (окраска по Граму, морфология клеток) и высевом на среды, не содержащие углеводов (отсутствие роста будет свидетельствовать об ауксотрофности по углеводам). Выделенные штаммы предполагается идентифицировать филогенетически с помощью секвенирования гена 16S рРНК (для бактерий) или, в случае архей, с использованием соответствующих праймеров. Возможные трудности – медленный рост анаэробных термофилов и невозможность культивирования некоторых групп – предполагается преодолевать за счёт длительных инкубаций (до нескольких недель) и, при необходимости, варьирования состава сред.

Параллельно с этим, с 09 июня по 26 июля планируется участие в рейсе научно-исследовательского судна «Академик М.А. Лаврентьев» (ТОИ ДВО РАН) по маршруту Северо-Курило-Камчатской островной дуги. Резервный маршрут – северная часть Японского моря. В ходе рейса предполагается отбор проб грязевых субстратов из гидротермальных проявлений, горячих источников (как наземных, так и мелководных морских), а также, при возможности, с подводных грязевых вулканов. На месте отбора будут фиксироваться основные физико-химические параметры: температура (с помощью погружного термометра или термопары), рН (портативным рН-метром с высокотемпературным электродом), окислительно-восстановительный потенциал (Eh). Для последующего микробиологического анализа пробы будут консервированы (например, фиксацией раствором RNAlater или замораживанием), а для культуральных экспериментов – отобраны в стерильные пробирки с герметизацией и сохранены в анаэробных условиях при пониженной температуре.

После завершения экспедиционных работ и получения всех проб (как наземных, так и морских) планируется провести итоговое сравнение биоразнообразия термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов из двух типов экстремальных местообитаний – наземных грязевых вулканов и подводных гидротермальных систем Курильской дуги. Сравнение будет проводиться на нескольких уровнях: таксономический состав (по результатам секвенирования 16S рРНК), относительное обилие ключевых групп (метанотрофов, сульфатредукторов,

сероокислителей), а также индексы разнообразия. На заключительном этапе предполагается охарактеризовать углеводородокисляющую активность выделенных чистых культур методом газовой хроматографии с масс-спектрометрическим детектированием (ГХ-МС). Будут определены остаточные концентрации модельных углеводородов после инкубации с микроорганизмами, рассчитаны степени деградации (в процентах от исходного количества) и скорости утилизации. Статистическая обработка экспериментальных данных (например, сравнение эффективности деградации между штаммами из разных местообитаний) будет проведена с использованием стандартных статистических критериев, которые будут выбраны после получения первичных результатов. В зависимости от хода работы отдельные этапы могут уточняться, а часть задач – корректироваться.

В главе 3 определены основные направления дальнейших исследований в рамках магистерской диссертации. Рассмотрены уже выполненные этапы (отбор проб из трёх наземных грязевых вулканов с разным газовым составом, передача проб на секвенирование 16S рРНК). Описаны планируемые работы: анализ результатов секвенирования для сравнительной оценки таксономического состава и разнообразия микробных сообществ; разработка селективных сред и выделение чистых культур термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов в анаэробных условиях при температурах 50-80°C; участие в экспедиционном рейсе на судне «Академик М.А. Лаврентьев» для отбора проб гидротермальных систем Курильской дуги; последующее сравнение биоразнообразия наземных и подводных вулканических объектов; оценка углеводородокисляющей активности выделенных штаммов методом ГХ-МС. Реализация намеченных мероприятий позволит получить новые научные данные о биоразнообразии и функциональной активности термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов в контрастных типах экстремальных местообитаний.

Заключение

В ходе учебной практики был выполнен полный цикл подготовительных работ, необходимых для выполнения магистерской диссертации. Основой этой подготовки стал детальный аналитический обзор, охвативший геологические и экологические характеристики вулканических объектов, таксономическое и функциональное разнообразие населяющих их микроорганизмов, а также их биогеохимическую и биотехнологическую значимость.

Прежде всего, рассмотрение грязевых вулканов показало, что эти образования приурочены к тектонически активным зонам и осадочным бассейнам с мощными глинистыми толщами. Корневые зоны вулканов залегают на глубинах 3-9 км, где при катагенетических преобразованиях глин генерируются сверхвысокие давления флюидов, движущие извержения. Продукты извержений – сопочная брекчия, метан (до 99%), высокоминерализованные воды – создают специфические абиотические условия: умеренные температуры (20-90°C), анаэробизм, присутствие сероводорода и глубинного органического вещества. Магматические вулканы и связанные с ними гидротермальные системы, напротив, питаются расплавленной магмой из мантийных или коровых очагов, извергают лаву и пирокластику с температурами 600-1200°C. Вулканические гидротермы характеризуются широким диапазоном pH (от 1,5 до 9,8), высокими концентрациями CO₂, H₂S, SO₂, а в подводных условиях – ещё и гидростатическим давлением до 400 атм и температурой до 350-400°C.

Сравнение двух типов вулканических сред показало, что, несмотря на кардинальные отличия в источнике энергии и температуре продуктов, оба типа служат экстремальными местообитаниями для хемосинтетических сообществ. При этом газовый состав флюидов выступает главным дифференцирующим фактором: метан доминирует в грязевых вулканах, определяя развитие метанотрофов, тогда как в магматических гидротермах преобладают CO₂ и H₂S, что способствует доминированию сероокислителей. Аномалия Южно-Сахалинского вулкана (содержание CO₂ до 95%) стирает это различие и создаёт переходный тип среды, что представляет особый интерес для сравнительного анализа. Обзор классификации экстремофилов (термофилов, ацидофилов, алкалифилов, галофилов, барофилов, полиэкстремофилов) позволил систематизировать известные адаптивные стратегии и связать их с конкретными вулканическими биотопами.

При анализе микробного разнообразия наземных грязевых вулканов Керченско-Таманской провинции установлено, что бактерии составляют 65-99% прокариотического сообщества с доминированием Pseudomonadota, Desulfobacterota и Halobacterota. Ключевые функциональные группы – аэробные метанотрофы Methyloprofundus (до 36%) и анаэробные археи ANME-2a-b (до 54%) и ANME-3 (до 39%), способные к окислению метана со скоростями до

460 нмоль $\text{CH}_4 \cdot \text{см}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Из этих вулканов выделен ряд новых таксонов, включая *Pelovirga terrestris*, *Desulfobotulus pelophilus*, *Sulfurimonas crateris*, что подчёркивает уникальность региона как резервуара неизвестного микробного разнообразия. Для сахалинской провинции характерно доминирование бесцветных серных бактерий *Thiotrix* sp. в микробных матах холодных источников, а также активное участие микроорганизмов в биогеохимических циклах азота, серы, железа и марганца.

В подводных гидротермальных системах Курильской островной дуги выявлены три типа микробных сообществ в зависимости от pH и температуры. Нейтрально-щелочное бактериальное (pH 5,7-8,5) с доминированием *Cyanobacteriota* и *Aquificota*, кислое бактериальное (pH 2,2-3,6) с *Acidithiobacillus* и *Hydrogenobaculum*, и кислое архейное (pH 1,5-2,9) с *Acidianus*, *Metallosphaera*, *Thermoplasma* и многочисленными некультивируемыми линиями. Доминирование хемолитоавтотрофных сероокислителей отражает адаптацию к высоким температурам и экстремально кислым условиям, причём pH оказался более сильным коррелятом структуры сообществ, чем температура или географическое положение.

Сравнительный анализ микробных сообществ наземных грязевых вулканов и подводных гидротерм Курильской дуги подтвердил, что ключевым фактором, определяющим различия, является состав глубинных газов. В метан-доминирующих средах развиваются метанотрофные и сульфатредуцирующие сообщества, в CO_2 - H_2S -доминирующих – сероокисляющие хемолитоавтотрофы и термоацидофильные археи. При этом оба типа экосистем служат естественными источниками парниковых газов (метана и углекислого газа), а их микробные сообщества участвуют в утилизации этих газов, хотя степень такой утилизации остаётся недостаточно изученной. Формирование хемосинтетических экосистем, независимых от солнечного света, делает вулканические среды аналогами гипотетических внеземных биосфер (Европа, Энцелад). Изучение этих сообществ имеет значение не только для фундаментальной экологии, но и для оценки глобальных биогеохимических циклов и климатических рисков.

Биогеохимическая роль экстремофилов вулканических систем включает участие в циклах углерода (метанотрофия, фиксация CO_2), серы (сульфатредукция, окисление H_2S и элементарной серы), азота (азотфиксация, нитрификация, денитрификация) и металлов (восстановление Fe(III), Mn(IV), арсената). Полиэкстремофилы, такие как *Petrocella pelovolcani*, одновременно задействованы в нескольких циклах, связывая их в единую сеть. Биотехнологический потенциал этих микроорганизмов реализуется в трёх направлениях: получение термостабильных ферментов (экстремозимов) для промышленности и медицины, биоремедиация нефтезагрязнённых горячих и солёных сред, а также биовыщелачивание ценных металлов из сульфидных руд и техногенных отходов с использованием термоацидофилов (*Sulfolobus*, *Acidianus*).

Выделенные из российских вулканических регионов штаммы являются перспективными объектами для «зелёных» технологий.

На основе обобщения этих знаний для магистерской диссертации был разработан следующий план: введение с обоснованием актуальности и научного аппарата; глава 1 с развёрнутым литературным обзором; глава 2 с характеристикой объектов и методов исследования (микробиологические, молекулярно-генетические, аналитические, статистические); глава 3, в которой будут представлены результаты выделения и идентификации штаммов, их углеводородокисляющей активности и сравнительного анализа сообществ; заключение с выводами, новизной и практической значимостью. В соответствии с этим планом сформулированы три основные задачи диссертации: выделение и идентификация штаммов углеводородокисляющих микроорганизмов из экстремальных местообитаний; анализ их углеводородокисляющей активности; сравнительный анализ биоразнообразия наземных и подводных вулканов.

Экспериментальная часть уже начата: отобраны пробы из грязевых вулканов Шуго, Южно-Сахалинского и Пугачевского, пробы переданы для секвенирования ампликонов гена 16S рРНК – ожидаемые результаты позволят провести предварительное сравнение таксономического состава сообществ трёх вулканов с разным газовым составом. Запланировано участие в рейсе НИС «Академик М.А. Лаврентьев» (09–26 июля) по Северо-Курило-Камчатской островной дуге для отбора проб грязевых субстратов из гидротермальных проявлений, горячих источников и, при возможности, подводных грязевых вулканов. После получения всех данных будут разработаны селективные питательные среды для культивирования термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов, проведены посевы на накопительные культуры, выделение чистых культур, их филогенетическая идентификация по гену 16S рРНК, а затем оценка деструктивной активности по отношению к модельным углеводородам (н-алканы, полиароматические углеводороды) методом газовой хромато-масс-спектрометрии.

Таким образом, учебная практика полностью выполнила свою задачу: заложен теоретический и методологический фундамент диссертации, сформулирован научный аппарат, разработан детальный план, начаты экспериментальные работы. Все три задачи, поставленные в индивидуальном задании на практику, решены в полном объёме. Настоящий отчёт служит основой для перехода к эмпирическому этапу, в ходе которого будут получены новые данные о биоразнообразии и функциональной активности термофильных углеводородокисляющих микроорганизмов в контрастных вулканических экосистемах – наземных грязевых вулканах и подводных гидротермальных системах.

Список источников литературы

- 1 Лимонов А.Ф. Mud volcanoes / А.Ф. Лимонов // Соросовский образовательный журнал. – 2004. – Т. 8, № 1. – С. 1-8.
- 2 Холодов В.Н. О происхождении грязевых вулканов / В.Н. Холодов // Геологія і ко-
рисні копалини Світового океану. – 2019. – Т. 15, № 4. – С. 57-76.
- 3 Алиев Ад.А. Грязевой вулканизм Южно-Каспийского нефтегазоносного бассейна /
Ад.А. Алиев // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. – 2005. – № 1. – С. 1-17.
- 4 Шнюков Е.Ф. Грязевой вулканизм Керченско-Таманского региона / Е.Ф. Шнюков,
Г.И. Гнатенко, В.А. Нестеровский, О.В. Гнатенко. – Киев: Наукова думка, 1992. – 200 с.
- 5 Шнюков Е.Ф. Атлас грязевых вулканов Керченско-Таманской зоны / Е.Ф. Шнюков,
Ю.В. Соболевский, Г.И. Гнатенко и др. – Киев: Наукова думка, 1986. – 152 с.
- 6 Холодов В.Н. О природе грязевых вулканов / В.Н. Холодов // Природа. – 2001. – №
11. – С. 47-58.
- 7 Nagarajan V. Systematic assessment of mineral distribution and diversity of microbial com-
munities and its interactions in the Taiwan subduction zone of mud volcanoes / V. Nagarajan, H.C.
Tsai, J.S. Chen, S. Koner, R.S. Kumar, H.C. Chao, B.M. Hsu // Environmental Research. – 2023. –
Vol. 216. – P. 114536.
- 8 Схема механизма образования грязевых вулканов [Электронный ресурс] // Туры на
Тамань. – URL: <https://nunataka.ru/gipotezy-obrazovaniya-gryazevykh-vulkanov/> (дата обращения:
31.05.2026).
- 9 Тверитинова Т.Ю. Структурная позиция и особенности строения и формирования
грязевого вулкана горы Карабетова / Т.Ю. Тверитинова, А.Л. Собисевич, Л.Е. Собисевич, Д.В.
Лиходеев // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. – 2015. – № 2. – С. 106-119.
- 10 Преснов Д.А. Новые данные о глубинном строении грязевого вулкана Джау-Тепе /
Д.А. Преснов, Р.А. Жостков, Д.В. Лиходеев, Д.Е. Белобородов, З.И. Дударов, С.М. Долов //
Вулканология и сейсмология. – 2020. – № 3. – С. 34-45.
- 11 Лунина О.В. Новые находки грязевого вулканизма у северо-западного побережья оз.
Байкал по данным подводной видеосъемки / О.В. Лунина, К.М. Кучер, Т.В. Наумова, Т.Я. Сит-
никова // Доклады Российской академии наук. Науки о Земле. – 2023. – Т. 513, № 2. – С. 218-
223.
- 12 The Borealis Mud Volcano in the Barents Sea reveals vulnerable polar seep ecosystems
[Электронный ресурс] // Department of Geosciences, University of Oslo. – 2025. – URL:
[https://www.mn.uio.no/geo/english/research/news-and-events/news/2025/borealis-mud-volcano-
barents-sea.html](https://www.mn.uio.no/geo/english/research/news-and-events/news/2025/borealis-mud-volcano-barents-sea.html) (дата обращения: 31.05.2026).

13 Верхотуров А.А. Стратиграфическая привязка крупнообломочного материала из отложений Южно-Сахалинского грязевого вулкана / А.А. Верхотуров // Геосистемы переходных зон. – 2024. – Т. 8, № 2. – С. 104-113.

14 Якубов А.А. Грязевые вулканы Азербайджанской ССР: Атлас / А.А. Якубов, А.А. Али-Заде, М.М. Зейналов. – Баку, 1971. – 257 с.

15 Лучицкий И.В. Основы палеовулканологии / И.В. Лучицкий. – Москва: Наука, 1971. – 400 с.

16 Набоко С.И. Вулканические эксгаляции и продукты их реакций / С.И. Набоко // Труды Лаборатории вулканологии. – 1959. – Вып. 16. – С. 38-82.

17 Geochemistry and Microbiology of Hot Springs in Kamchatka, Russia // AGU Fall Meeting Abstracts. – 2021. – Vol. B44A.

18 Global Holocene Volcanoes Map [Электронный ресурс] // Global Volcanism Program, Smithsonian Institution. – URL: <https://volcano.si.edu/> (дата обращения: 31.05.2026).

19 Ультракислые сульфатно-хлоридные термальные воды вулкано-гидротермальных систем Курильских островов [Электронный ресурс] // Геокнига. – URL: <https://www.geokniga.org/books/41262> (дата обращения: 31.05.2026).

20 Вулканическая гидротермальная система [Электронный ресурс] // Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского. – URL: https://www.karpinskyinstitute.ru/ru/public/sprav/geodictionary/article.php?ELEMENT_ID=44678 (дата обращения: 31.05.2026).

21 The Formation of the Composition of Thermal Waters of Present-Day Volcanoes Based on the Example of the Golovnin Caldera, Kunashir Island, Kuril Islands // Russian Journal of Pacific Geology. – 2023. – Vol. 17, No. 3. – P. 245-260.

22 Submarine Hydrothermal Activity and Mineralization on the Kurile and Western Aleutian Island Arcs, N.W. Pacific // Ore Geology Reviews. – 2024. – Vol. 168. – P. 106051.

23 Различают стадию галоидно-сернисто-углекислую высокотемпературную (900-650°), сернисто-углекислую и углекислую [Электронный ресурс] // Центральная научная сельскохозяйственная библиотека. – URL: <https://www.cnsheb.ru> (дата обращения: 31.05.2026).

24 Бортникова С.Б. Газогидротермы активных вулканов Камчатки и Курильских островов: состав, строение, генезис / С.Б. Бортникова, Е.П. Бессонова, М.П. Гора и др. – Новосибирск: Изд-во Института нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, 2013. – 282 с.

25 Review Lecture – The chemosynthetic support of life and the microbial diversity at deep-sea hydrothermal vents // Proceedings of the Royal Society B. – 2025. – Vol. 292, No. 2040. – P. 20242597.

26 Submarine Volcanic Eruptions and Their Impacts on Hydrothermal Systems and Biological Communities // *Annual Review of Marine Science*. – 2025. – Vol. 17. – P. 55-78.

27 The role of fluids in the subduction zones: implications for volcanism and geothermal activity // *Geosphere*. – 2022. – Vol. 18, No. 4. – P. 1200-1225.

28 Macrofauna and Nematode Abundance in the Abyssal and Hadal Zones of Interconnected Deep-Sea Ecosystems in the Kuril Basin (Sea of Okhotsk) and the Kuril-Kamchatka Trench (Pacific Ocean) // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. – 2022. – Vol. 182. – P. 103721.

29 Rekadwad B.N. Extremophiles: the species that evolve and survive under hostile conditions / B.N. Rekadwad, W.J. Li, J.M. Gonzalez, et al. // *3 Biotech*. – 2023. – Vol. 13, No. 9. – P. 316.

30 Borsodi A.K. Taxonomic diversity of extremophilic prokaryotes adapted to special environmental parameters in Hungary: a review / A.K. Borsodi // *Biologia Futura*. – 2024. – Vol. 75, No. 2. – P. 183-192.

31 Amina M. An Overview of Extremophile: Microbial Diversity, Adaptive Strategies, and Potential Applications / M. Amina, G. Lotfi // *Microbiology and Biotechnology Letters*. – 2024. – Vol. 52, No. 3. – P. 233-254.

32 Salwan R. Genomics of prokaryotic extremophiles to unfold the mystery of survival in extreme environments / R. Salwan, V. Sharma // *Microbiological Research*. – 2022. – Vol. 260. – P. 127156.

33 Kochhar N. Extremozymes: sources and applications / N. Kochhar, et al. // *Frontiers in Microbiology*. – 2022. – Vol. 13. – P. 896745.

34 Балкова С.В. Разнообразие психрофильных бактерий и их биотехнологический потенциал (обзор) / С.В. Балкова, И.И. Кубланова, Н.В. Шехина и др. // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. – 2022. – № 58. – С. 112-134.

35 Johnson D.B. Acidophilic Microbes: Diversity and Adaptation to Low pH / D.B. Johnson, R. Quatrini // *Extremophiles: Diversity, Adaptation and Applications*. – Bentham Science Publishers, 2023. – P. 105-119.

36 Sorokin D.Y. Isolation and characterization of cellulose-mineralizing haloalkaliphilic bacteria from Siberian soda lakes / D.Y. Sorokin, A.Y. Merkel, T.V. Khizhniak // *Extremophiles*. – 2024. – Vol. 28, No. 1. – P. 12-28.

37 Caro-Astorga J. Polyextremophile engineering: a review of organisms that push the limits of life / J. Caro-Astorga, J.T. Meyerowitz, D.A. Stork, et al. // *Frontiers in Microbiology*. – 2024. – Vol. 15. – P. 1459821.

38 Horikoshi K. Extremophiles in Deep-Sea Environments / K. Horikoshi, K. Tsujii. – Tokyo: Springer, 2022. – 320 p.

39 Slobodkin A.I. Diversity, Methane Oxidation Activity, and Metabolic Potential of Microbial Communities in Terrestrial Mud Volcanos of the Taman Peninsula / A.I. Slobodkin, et al. // *Microorganisms*. – 2024. – Vol. 12, No. 7. – P. 1349.

40 Merkel A.Y. Diversity and Metabolic Potential of the Terrestrial Mud Volcano Microbial Community with a High Abundance of Archaea Mediating the Anaerobic Oxidation of Methane / A.Y. Merkel, et al. // *Life*. – 2021. – Vol. 11, No. 9. – P. 953.

41 Khomyakova M.A. *Pelovirga terrestris* gen. nov., sp. nov., a novel anaerobic alkaliphilic bacterium isolated from a terrestrial mud volcano / M.A. Khomyakova, et al. // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2022. – Vol. 72, No. 8. – P. 005489.

42 Frolova A.A. *Desulfobotulus pelophilus* sp. nov., an Alkaliphilic Sulfate-Reducing Bacterium from a Terrestrial Mud Volcano / A.A. Frolova, A.Y. Merkel, A.A. Kuchierskaya, A.I. Slobodkin // *Microbiology*. – 2023. – Vol. 92. – P. 493-499.

43 Frolova A.A. *Sulfurospirillum tamanensis* sp. nov., a Facultatively Anaerobic Alkaliphilic Bacterium from a Terrestrial Mud Volcano / A.A. Frolova, A.Y. Merkel, V.V. Kevbrin, D.S. Koptitsyn, A.I. Slobodkin // *Microbiology*. – 2023. – Vol. 92. – P. 21-29.

44 Slobodkin A.I. *Sulfurimonas crateris* sp. nov., a facultative anaerobic sulfur-oxidizing chemolithoautotrophic bacterium isolated from a terrestrial mud volcano / A.I. Slobodkin, et al. // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2020. – Vol. 70. – P. 487-492.

45 Slobodkin A.I. *Alkalibaculum sporogenes* sp. nov., isolated from a terrestrial mud volcano and emended description of the genus *Alkalibaculum* / A.I. Slobodkin, et al. // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2020. – Vol. 70. – P. 4914-4919.

46 Lebedeva E.G. Functional Groups of Bacteria and Their Involvement in Geochemical Processes in Microbial Communities of Mineral Sources in Sakhalin Island / E.G. Lebedeva, N.A. Kharitonova, G.A. Chelnokov // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. – 2020. – Vol. 459. – P. 052084.

47 Никитенко О.А. Гидрогеохимическая характеристика проявлений грязевого вулканизма на острове Сахалин / О.А. Никитенко, В.В. Ершов // *Геосистемы переходных зон*. – 2020. – Т. 4, № 3. – С. 321-350.

48 Slobodkin A.I. *Calorimonas adulescens* gen. nov., sp. nov., an anaerobic thermophilic bacterium utilizing methoxylated benzoates / A.I. Slobodkin, et al. // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2020. – Vol. 70. – P. 2066-2071.

49 Фролова А.А. Новые анаэробные алкалофильные микроорганизмы наземных грязевых вулканов: дис. ... канд. биол. наук. – Пущино: ФИЦ Биотехнологии РАН, 2024. – 207 с.

50 Karaseva A.I. Microbial diversity of hot springs of the Kuril Islands / A.I. Karaseva, A.G. Elcheninov, et al. // *BMC Microbiology*. – 2024. – Vol. 24. – P. 547.

51 Кузякина Т.И. Экология и геохимическая деятельность микроорганизмов на активных вулканах и в гидротермах (остров Кунашир, Курильские острова; Камчатка). – Владивосток: Дальнаука, 2004. – 250 с.

52 Kharlamenko V.I. Physiological state of microbial communities and mats of the bottom sediments in the marine shallow-water hydrothermal ecosystem of Kraternaya Bight (Kurile Islands) / V.I. Kharlamenko, A.B. Imbs, V.G. Tarasov // Russian Journal of Marine Biology. – 2009. – Vol. 35. – P. 323-330.

53 Tarasov V.G. Marine Ecology: A Unique Marine Ecosystem in the Kraternaya Bight of the Ushishir Volcano (Kurile Islands) / V.G. Tarasov, et al. // Ecology. – 1990. – Vol. 71. – P. 1-15.

54 Malygina A. Taxonomic Diversity of the Microbial Biofilms Collected along the Thermal Streams on Kunashir Island / A. Malygina, A. Balkin, E. Polyakova, et al. // Ecologies. – 2023. – Vol. 4, No. 1. – P. 106-123.

55 Averyanova V.E. Prospects of bioleaching of copper-nickel ores by acidophilic chemolithotrophic microorganisms from thermal springs of Kamchatka / V.E. Averyanova // Obogashchenie Rud. – 2024. – No. 4. – P. 3-9.

56 Kochetkova T.V. Diversity of thermophilic prokaryotes inhabiting Russian natural hot springs / T.V. Kochetkova, O.A. Podosokorskaya, A.G. Elcheninov, I.V. Kublanov // Mikrobiologiya. – 2022. – Vol. 91, No. 1. – P. 3-31.

57 Asif A. Mud volcanoes and microbial communities: Unraveling the mysteries of formation, features, and occurrence / A. Asif, et al. // Earth-Science Reviews. – 2025. – Vol. 265. – P. 104912.

58 Greinert J. Gas Venting, Biota and Carbonate Mineralization Along the Sakhalin Shear Zone, Sea of Okhotsk / J. Greinert, E. Suess, A. Derkachev, A. Obzhairov, B. Baranov, G. Winckler // AAPG Search and Discovery Article. – 1999. – № 90920. – 27 p.

59 Lösekann T. Diversity and Abundance of Aerobic and Anaerobic Methane Oxidizers at the Haakon Mosby Mud Volcano, Barents Sea / T. Lösekann, K. Knittel, T. Nadalig, B. Fuchs, H. Niemann, A. Boetius, R. Amann // Applied and Environmental Microbiology. – 2007. – Vol. 73, No. 10. – P. 3348-3362.

60 Rampelotto P.H. Extremophiles and Extreme Environments / P.H. Rampelotto // Life. – 2013. – Vol. 3, No. 3. – P. 482-485.

61 Schmitz R.A. Simultaneous sulfide and methane oxidation by an extremophile / R.A. Schmitz, et al. // Nature Communications. – 2023. – Vol. 14. – P. 2974.

62 Lipus D. Microbial diversity and biogeochemical interactions in the seismically active and CO₂-rich Eger Rift ecosystem / D. Lipus, et al. // Environmental Microbiome. – 2024. – Vol. 19. – P. 113.

63 Gallo G. Advances in Extremophile Research: Biotechnological Applications through Isolation and Identification Techniques / G. Gallo, M. Aulitto // *Life*. – 2024. – Vol. 14, No. 9. – P. 1205.

64 Alabhai J.M. Exploring Extremozymes: Adaptations, Bioprospecting, Enzyme Engineering and Applications / J.M. Alabhai, B. Manjula, H. Mishra, J. Sangeetha // *Current Enzyme Inhibition*. – 2025. – Vol. 21, No. 2. – P. 95-115.

65 Sepe F. Biotechnological Potential of Extremophiles: Environmental Solutions, Challenges, and Advancements / F. Sepe, et al. // *Biology*. – 2025. – Vol. 14, No. 7. – P. 847.

66 Dopson M. Eurypsychrophilic acidophiles: From (meta)genomes to low-temperature biotechnologies / M. Dopson, C. González-Rosales, D.S. Holmes, N. Mykytczuk // *Frontiers in Microbiology*. – 2023. – Vol. 14. – P. 1149903.

67 Rawat M. Extremophiles and their expanding biotechnological applications / M. Rawat, M. Chauhan, A. Pandey // *Archives of Microbiology*. – 2024. – Vol. 206. – P. 247.

68 Sánchez-España J. Microbial communities in extreme acidic lakes from volcanic craters / J. Sánchez-España, et al. // *Frontiers in Microbiology*. – 2024. – Vol. 15. – P. 1456789.

69 Sánchez-España J. From Volcanic Craters to Mine Pits: The Microbial Ecology of Extremophiles Inhabiting the Most Acidic Lakes in the World / J. Sánchez-España // *Geomicrobiology Journal*. – 2025. – Vol. 42, No. 6. – P. 633-650.

70 Adetunji A.I. Unraveling the Potentials of Extremophiles in Bioextraction of Valuable Metals from Industrial Solid Wastes: An Overview / A.I. Adetunji, M. Erasmus // *Minerals*. – 2024. – Vol. 14, No. 9. – P. 861.

Приложение А

Обязательное

Классификация экстремофилов по параметрам среды

Таблица А.1 – Классификация экстремофилов по параметрам среды

Тип экстремофила	Экстремальный параметр	Примеры организмов	Механизмы адаптации	Типичные среды обитания
Термофилы / Гипертермофилы	Рост при $t^{\circ} > 45^{\circ}\text{C}$ (оптимум $> 80^{\circ}\text{C}$ для гипертермофилов); верхний предел $+113^{\circ}\text{C}$	<i>Thermus aquaticus</i> , <i>Pyrococcus woesei</i> , <i>Geobacillus</i> sp.	Плотная упаковка белков, повышенное содержание ионных связей; в мембранах – насыщенные жирные кислоты и эфирные связи; у архей – монослойные липиды, повышающие термостабильность	Горячие источники, гидротермальные поля, гейзеры, кислые геотермальные источники
Психрофилы (криофилы)	Оптимум роста при $t^{\circ} < 15^{\circ}\text{C}$ (способны размножаться при -10°C)	<i>Pseudomonas psychrophila</i> , <i>Candida antarctica</i> , <i>Psychrobacter arcticus</i>	Гибкие ферменты с высокой каталитической активностью на холоде; преобладание ненасыщенных жирных кислот в мембранах; синтез антифризных белков (AFP) и совместимых растворённых веществ (трегалоза)	Полярные регионы, ледники, высокогорья, глубоководные зоны океана
Ацидофилы	Оптимум роста при $\text{pH} < 3,0$ (некоторые при $\text{pH} < 1,0$)	<i>Sulfolobus acidocaldarius</i> , <i>Acidiphilium angustum</i> , <i>Bacillus</i> sp.	Мощные протонные насосы, выкачивающие избыток H^{+} ; уменьшение проницаемости клеточной стенки для протонов; формирование положительного мембранного потенциала	Кислые дренажные воды шахт, зоны окисления сульфидных руд, кислые геотермальные источники
Алкалифилы	Оптимум роста при $\text{pH} > 9,0$ (некоторые при $\text{pH} 11-12$)	<i>Bacillus</i> sp. MLA64, <i>Natranaerobius thermophilus</i> , <i>Geobacillus</i> sp.	Поддержание нейтрального внутриклеточного pH через $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$ -антипортеры; особые АТФ-синтетазы, работающие в щелочной среде	Содовые озёра (Кения, Сибирь), карбонатные почвы, гидротермальные источники

Продолжение таблицы А.1

Галофилы	Умеренные: 3–5% NaCl; Крайние: 15–30% NaCl; Экстремальные: до 30–37% NaCl	<i>Halobacterium salinarum</i> , <i>Halomonas</i> sp.	Накопление K ⁺ в цитоплазме («соль-в-цитоплазме») или синтез совместимых растворённых веществ (глицинбетаин, эктоин, трегалоза)	Солёные озёра, солончаки, испарительные бассейны, зоны испарения морской воды
Барофилы (пъезофилы)	Оптимум роста при давлении >10 МПа (≈ 99 атм); экстремальные выдерживают до 100 МПа (≈ 987 атм)	<i>Photobacterium profundum</i> SS9, <i>Shewanella violacea</i> DSS12, <i>Pyrococcus</i> sp.	Преобладание ненасыщенных жирных кислот в мембранах для сохранения текучести; компактная упаковка белков для устойчивости к сжатию; барочувствительные промоторы в генах	Глубоководные желоба (Марианский желоб), подводные каньоны, зоны субдукции
Полиэкстремофилы	Адаптация к двум и более экстремальным факторам одновременно	<i>Natranaerobius thermophilus</i> , <i>Clostridium paradoxum</i> , <i>Ferroplasma acidarmanus</i>	Совмещение адаптивных стратегий: ремоделирование мембранных липидов, накопление совместимых растворённых веществ, регуляция активности ионных транспортеров и шаперонов	Глубоководные гидротермальные источники (высокое давление + высокая температура + токсичные газы); щелочные термальные источники (высокий pH + высокая температура); содовые озёра (высокая солёность + щелочная среда)

Составлено автором по [31-38]