

## **ОСОБЕННОСТИ ГЕОХИМИИ НЕФТЯНЫХ ЗАЛЕЖЕЙ, НЕОБЪЯСНИМЫЕ БЕЗ УЧЕТА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ МИКРООРГАНИЗМОВ ПОДЗЕМНОЙ БИОСФЕРЫ В РЕЗЕРВУАРАХ**

М.Ю. Чудецкий  
ИПНГ РАН, e-mail: chudetsky@mail.ru

### **Микроорганизмы в многопластовых месторождениях, следы их жизнедеятельности и вертикальная зональность нефтей**

В органической геохимии нефти хорошо известна типичная особенность многопластовых нефтяных месторождений: нижние горизонты представлены нефтями линейноалканового состава (тип А<sup>1</sup> – по терминологии А.А. Петрова); в средних горизонтах преобладают нефти, обогащенные цепочечными изопреноидами (тип А<sup>2</sup>); для верхних горизонтов характерны нефти, обогащенные нафтенами (Б<sup>2</sup>, Б<sup>1</sup>) (рис. 1). С позиций катагенетического созревания нефти образование описанной последовательности труднообъяснимо. А.А. Петровым с соавторами в конце прошлого века была предложена гипотеза о бактериодеградационном механизме образования зональности указанного типа. Однако, следуя этой гипотезе, часто приходилось допускать палеобиодеградацию и последующее погружение палеобиодеградированных пород [1].

Бурение со специально маркированным раствором показывает присутствие способных к развитию микроорганизмов в породах, не имевших контактов с поверхностными водами практически во всех отложениях, доступных для бурения, за исключением пород, прогретых много выше температуры закипания воды при соответствующих давлениях. Следовательно, фактором, ограничивающим развитие микроорганизмов, являются, в основном, питательные вещества, при наличии которых заключенные в породе микроорганизмы переходят из скрытой стадии (анабиоза) в жизнедеятельную стадию. Важно, что у всех глубинных микроорганизмов сформировалась адаптация к повышенным температурам за счет укрепления мембран специальными липидами. Археи (или археобактерии) повышают термостойкость мембран, синтезируя длинноцепочечные изопреновые углеводороды, а в бактериях в узком смысле (или эубактериях) для термостойкости мембран синтезируются полициклические изопренаны типа бактериогпанов.

Многопластовые нефтяные месторождения могут иметь четко выраженную вертикальную геохимическую зональность, иметь сокращенную зональность или не обладать зональностью. Согласно нашей гипотезе такая геохимическая зональность

обусловлена изменением степени изолированности резервуаров в зависимости от глубины их залегания.

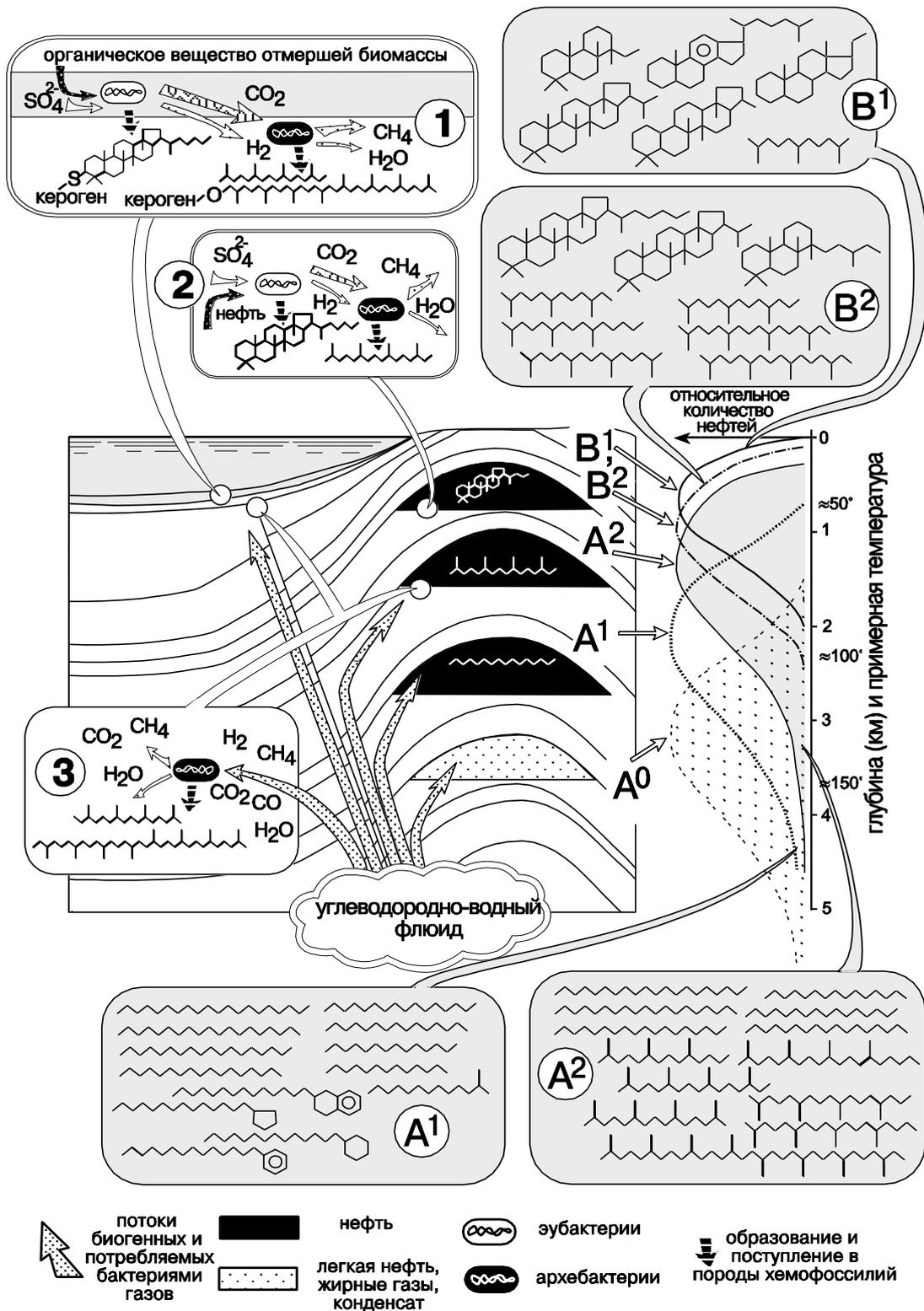


Рис. 1. Изменение состава биомаркеров в нефтях с глубиной под воздействием глубинных микробных сообществ подземной биосферы

Нижние резервуары изолированы сверху, но открыты снизу. В них возможно поступление коллекторонаполняющего углеводородного флюида и газов из подстилающих формаций. На питательной основе поступающей термодинамически неравновесной смеси может развиваться микробиальное сообщество флюидотрофов. В результате происходит формирование нефтей типа А<sup>1</sup> (без участия микроорганизмов) или А<sup>2</sup> (при синхронном развитии микробиального сообщества).

В средней части разреза может происходить поступление вод с окислами серы и железа из близлежащих по напластованию пород и развитие на основе образующегося контакта смеси частично метеорных вод и углеводородов бактериально-архейного сообщества [2]. Совместная жизнедеятельность бактерий и архей приводит к обогащению нефтей полициклическими изопреновыми алканами, поглощению нормальных алканов и приобретению нефтями свойств, характерных для типа Б<sup>2</sup>.

Для верхних резервуаров более вероятно поступление поверхностных вод с растворенным кислородом. Только при поступлении окислителей возможна *биodeградация* нефтей. При *биodeградации* преобладает изъятие микроорганизмами из состава нефти первичных компонентов, в отличие от предшествующих процессов *биотрансформации*. *Биотрансформация*, которая в отличие от *биodeградации* протекает в анаэробных условиях, характеризуется обогащением нефти новообразованными биосинтезированными микроорганизмами соединениями.

В результате в биodeградированных нефтях остается не потребляемый бактериями алканоциклический и ароматический остаток, а линейные и разветвленные алканы уничтожаются с образованием изотопно-легкого метана и воды. Таким образом, нефти любого типа могут перерождаться при биodeградации в нефти типа Б<sup>1</sup>.

Нефти А<sup>1</sup>, вероятно, формируются в том случае, когда углеводородный флюид достигал химического равновесия в стерилизованных (безбактериальных) условиях. В этих нефтях могут содержаться лишь микроколичества хемофоссилий (обычно в таких случаях преобладают стераны), заимствованных из мертвого рассеянного органического вещества и оригинальный набор псевдохемофоссилий – геомаркеров.

Нефти типа Б<sup>2</sup> формируются при контакте с водами, содержащими кислород, сульфат или Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub>. В этих условиях нефти испытывают первую фазу микробиального окисления бактериально-архейным сообществом. Бактерии и археи обогащают нефти новыми порциями циклических и линейных изопреноидов при каждой фазе обновления

пластовых вод. Подобные условия возникают при наличии протяженных водонефтяных контактов в пологозалегающих пластах или в связи с субгоризонтальными срывами; в таких условиях водообмен облегчается. Условия такого типа могут возникать при образовании месторождений, контактирующих с субгоризонтальными разломами или водоносными горизонтами с медленнодвигающимися водными массами. На то, что синтез гопанов происходит непосредственно в залежи, указывает изменение соотношения гопанов к стеранам в пределах одного пласта. Указанная закономерность прослежена для месторождений Западной Сибири: Оленьего, Первомайского [3] и Харампурского [4]. В залежах эта величина наглядно изменяется в пределах одного пласта по латерали. Соотношение гопанов к стеранам меньше в ядре антиклинальной ловушки, (где жизнедеятельность бактерий слабее) и больше по периферии залежи на водонефтяном контакте (где жизнедеятельность бактерий сильнее). На синтез циклических терпанов указывает и появление оптической активности у нефтей группы Б при отсутствии оптической активности у нефтей А<sup>1</sup> и очень малой – у нефтей А<sup>2</sup>.

Нефти типа А<sup>1</sup>, как уже говорилось, могут формироваться за счет углеводородного флюида без участия микроорганизмов. Изопреноидные хемофоссилии в них либо отсутствуют, либо находятся в таких количествах, которые могут быть объяснены заимствованием из рассеянного органического вещества окружающих пород.

Особо нужно остановиться на часто рассматриваемых в качестве хемофоссилий линейных алканах. Преобладание нечетных алканов над четными в нефтях типа А<sup>1</sup> бывает крайне редко и никогда не является сильным, иногда в нефтях А<sup>1</sup> четные алканы преобладают над нечетными. Некоторые исследователи рассматривают преобладание нормальных алканов над метилированными по второму атому углерода (изоалканы), а метилированных по второму атому углерода – над метилированными по третьему (антеизоалканы) как признак, причисляющий эти алканы к бактериальным биомаркерам. По мнению автора, этот признак тоже очень важен, но говорит не о биогенном происхождении этих молекул, а о синтезе их посредством реакций, близких к реакциям Фишера-Тропша. Для углеводородов, полученных посредством такой реакции, преобладание нормальных алканов над метилированными по второму атому углерода, а метилированных по второму атому углерода над метилированными по третьему – характерный признак. По соотношениям этих молекул можно реконструировать термодинамические условия реакции и агенты каталитического воздействия. В нефтях же

группы Б изоалканы и антеизоалканы с количеством атомов углерода не более 20 образуются, скорее всего, сульфатвосстанавливающими эубактериями на стадии окисления нефти.

Нефти типа Б<sup>1</sup> испытывают следующую, более глубокую фазу микробиальной трансформации, характеризующейся потерей, «выеданием» алканов и изоалканов нефтеокисляющими бактериями. Изъятие алканов обогащает нефть остающимися в остатке полициклоизопреноидами и ароматическими углеводородами. Подобные условия характерны для непрогретых приповерхностных залежей, разгерметизированных вертикальными разломами. Контакт с атмосферой, помимо биоокисления, приводит к химическому окислению и потере газообразных компонентов. От архей в этом сообществе почти не остается липидных следов, но они присутствуют в качестве спутников бактерий, потребляющих производимые бактериями ацетат, водород и углекислый газ с образованием изотопно-легкого метана.

Никелевые порфирины и линейные полиизопреноиды слагают тела архей и синтезируются в относительно малых относительно биомассы бактерий количествах. Наиболее массовым продуктом жизнедеятельности микроорганизмов является, выделяемый после переработки водорода и окислов углерода изотопно-легкий метан.

На основании сказанного можно построить итоговую картину участия бактерий и архей в генезисе углеводородных скоплений (см. рис. 1).

Особенности питания глубинных бактерий изучены в сообществах бактерий и архей из морских и озерных осадков (см. рис. 1, фрагмент 1) и из водонефтяных контактов биоокисляющихся нефтяных месторождений (см. рис. 1, фрагмент 2). Бактерии при наличии малых концентраций кислорода,  $SO_{4-2}$ , окислов железа или марганца могут разлагать высокомолекулярные углеводороды с образованием  $CO_2$ , низкомолекулярных окисленных углеводородов и  $H_2$ . Археи потребляют вещества, образованные бактериями с генерацией  $CH_4$  и  $H_2O$ . Набор веществ, образуемый бактериями, близок к веществам, которые содержатся во флюиде, поступающем в залежи в процессе формирования углеводородных месторождений. Следовательно, логично предположить, что археи могут существовать и без бактерий, используя вещества, приносимые флюидами (см. рис. 1, фрагмент 3), то есть выступая флюидотрофами. Микробиологические данные из Самотлорского месторождения полностью подтверждают данное предположение [5].

Распределение нефтей по глубине подчиняется определенной закономерности. Наиболее глубинные нефти и газоконденсаты содержат очень малое количество изопреноидных хемофоссилий, много меньше процента (см. рис. 1, фрагмент А<sup>1</sup> – пользуясь терминологией А.А. Петрова – и А<sup>0</sup> – назвав так нефти и газоконденсаты, в которых хемофоссилий обнаружить не удастся). В этих нефтях могут содержаться лишь микроколичества хемофоссилий, заимствованных из рассеянного органического вещества и оригинальный набор псевдохемофоссилий, подобных находимым в некоторых углеродистых метеоритах. Основные компоненты таких нефтей – линейные неразветвленные алканы. Оптическая активность в таких нефтях не проявляется.

Менее глубинные нефти (см. рис. 1, фрагмент А<sup>2</sup>) со значительным количеством (более процента) цепочечных изопреноидов типа фитана, пристана и их гомологов образуются при формировании месторождений в толщах пород в присутствии архебактерий, потребляющих неравновесный углеводородный геофлюид как питательную среду, причем температуры их развития могут быть более 100 °С. Цепочечные изопреноиды из мембран этих бактерий оказываются, в результате, в составе нефти. Существенно, что образование указанных хемофоссилий синхронно с генерацией нефтяных залежей, а не является их дальнейшим постгенетическим преобразованием.

Еще менее глубинные нефти (см. рис. 1, фрагмент Б<sup>2</sup>), обогащенные полицикланами, испытали последующее бактериальное окисление эу- и архебактериальным сообществом. Значительные количества гопаноидов, происходящих из мембран эубактерий, говорят о развитии эубактерий в нефтяном резервуаре при повышенных глубинных температурах (но не более 60 °С), а по изменению соотношения гопанов и стеранов в одной залежи можно судить о степени развития бактерий. На этой стадии происходит разрушение линейных алканов.

Наконец, нефти, не имеющие алканов (см. рис. 1, фрагмент Б<sup>1</sup>), сформировались в результате приповерхностных изменений состава, связанных со значительным окислением, включая бактериальное. Линейные алканы и цепочечные изопреноиды в этих нефтях в основном утрачиваются (съедаются), и остаются лишь полиароматические и полициклические высокомолекулярные углеводороды. В таких нефтях возможно избирательное съедание бактериями стереоизомеров полициклических изопреноидов (стеранов).

Данные микробиологии указывают, что подземная биосфера делится на три части: верхняя, средняя и глубокая [6]. Границу верхней и средней зон определяют глубиной, куда проникают наземные, содержащие растворенный кислород, воды. Нижние зоны очень трудно поддаются исследованию. Вертикальная зональность в распределении изопреноидных хемофоссилий позволяет понять масштабы подземной микробиологической деятельности и таксономическую принадлежность действовавших микроорганизмов [7].

Отдельным вопросом является проблема проникновения микроорганизмов в залежи. Археи развиваются и в морских осадках на последней стадии переработки отмершей биомассы, эта стадия часто соответствует завершающей стадии диагенеза. Вернуться к поверхности осадка археям, замурованным в осадочную породу, часто уже невозможно. Вероятно, археи адаптированы к погружению на большие глубины с высокими температурами вместе с погружающимися осадками (гипертермофилы) и к возобновлению жизнедеятельности при появлении потоков углеводородных флюидов, формирующих углеводородные месторождения (гиперанабиоз). Большинство же бактерий не способно переносить температуры более 60 °С, по-видимому, они попадают в нефтяные залежи с потоками подземных вод.

Подводя итог, можно добавить, что поступающий в залежь химически неравновесный углеводородный флюид, содержащий такой окислитель, как СО или СО<sub>2</sub>, является не только исходным компонентом нефти, но и достаточной пищей для архея, а в смеси с более сильными окислителями, содержащимися в подземных водах, и для бактерий.

### **Изопреноидные хемофоссилии**

Наибольшей определенностью происхождения среди других молекул-биомаркеров обладают изопреноидные хемофоссилии. Их происхождение доказывает не только их уникальная упорядоченная внутримолекулярная структура, но и оптическая активность.

Абиогенное происхождение этих молекул очень маловероятно и без синхронного образования семейства побочных родственных продуктов невозможно. Однако в отношении происхождения этих хемофоссилий необходимо учитывать другие обстоятельства. При их относительно малых количествах в нефти они могут оказаться посторонней, инородной для нефти, примесью и тогда их происхождение, а также происхождение содержащей их нефти будут заведомо разными. Вполне обоснованы

предположения о заимствовании нефтями небольшого количества биомаркеров из рассеянного органического вещества пород. Вероятно, это предположение справедливо для некоторых стеранов [8].

Цепочечные (ациклические) изопреноидные хемофоссилии наиболее тесно связаны с остальными соединениями нефти. Их абсолютное содержание по массе в нефтях, относимых А.А. Петровым к группе А<sup>2</sup> доходит до 15% от содержания других углеводородов и закономерно согласовано с общей массой углеводородов. Менее надежны данные об абсолютном содержании полициклических изопреноидов. «Горб» на хроматограммах, соответствующий стероидам и гопаноидам, трудно расчленим, но, видимо, общее содержание молекул полицикланового типа, подобных гопанам, хейлантанам и их производным может достигать в нефтях, относимых А.А. Петровым к группе Б<sup>2</sup>, 2–5% от общей массы углеводородов. С большой вероятностью можно утверждать, что они так же, как и линейные изопреноиды, не являются посторонними примесями для указанных типов нефтей, а закономерно генетически связаны с общей массой углеводородов. Если воспользоваться палеонтологической терминологией, то изопреноидные хемофоссилии можно отнести к руководящим ископаемым остаткам.

#### **Микробальное происхождение полициклических изопреноидов нефти**

Биологическая природа и связь с нефтью изопреноидных хемофоссилий достаточно обоснованы. Однако необходимо определить, какими организмами эти биополимеры были синтезированы.

Исходно исследователями принималось представление о растительном, подобном углям, происхождении хемофоссилий. Первоначально все изопреноиды связывали с высшими растениями. Фитан и пристан считались происходящими от фитола хлорофилла. (Их происхождение неразрывно связывали с порфиринами, которые также, считали остатками хлорофилла растений. Однако содержание порфиринов и фитана с пристаном в нефти никак не скоррелировано.) Пентациклические тетратерпаны путем серии превращений выводили из бетулина березовых деревьев. Первыми переинтерпретации подверглись пентациклические тетратерпаны. Их структура оказалась значительно ближе к гопаноидам, присутствующим вместе с липидами в мембранах эубактерий, чем к бетулину деревьев. Гопаны ныне твердо связывают исключительно с бактериями. Более того, в последних микробиологических исследованиях было показано, что гопан синтезируется и новосинтезируется в нефтяных залежах в

анаэробных бактериях. Стераны менее характерны для анаэробных бактерий, но их присутствие возможно в микроаэробных грамотрицательных бактериях: цианобактериях, метанооксиляющих и некоторых других бактериях.

#### **Микробиальное происхождение цепочечных (ациклических) изопреноидов нефти**

Фитан и пристан – классические биомаркеры. Растительное происхождение фитана стало почти аксиомой, запечатленной даже в его названии. Данные о том, что в микроорганизмах-археях содержание фитана много больше, чем в растениях, пока никак не повлияли на сложившееся убеждение. Линейные тетратерпеноиды, состоящие из двух фитанолов, состыкованных «голова к голове», были обнаружены в мембранах термофильных архей, с ними вместе находятся дитерпеновые фитаноловые диэфиры. В наибольших количествах бифитаны находят во фракции углеводородов, получаемой при разрушении эфирных связей в керогене осадочных пород. В свободную фракцию должны попадать фрагменты бифитанов, расчлененные по слабому «голова к голове» звену, либо отдельные фитаны. В итоге эти соединения должны образовать смесь пристана и фитана и изопреноидов тяжелее фитана вплоть до сестертерпенов, содержащих 25 атомов углерода [9].

Таким образом, циклические и ациклические изопреноиды могут достигать значительных концентраций в нефтях и нести надежные признаки своего биогенного происхождения. Для ациклических изопреноидов таким признаком служит уникальная структура, а для циклических – оптическая активность.

#### **Биомаркеры как индикаторы происхождения нефти**

Традиционно биомаркеры используются при диагностике типа исходного органического вещества, исходя из их синтеза высшими не микробиальными, а ядерными (эукариотическими) организмами. Для синседиментационного с осадочными породами органического вещества, где роль микроорганизмов в биоценозах не основная, такой подход оправдан. Обычно дифференцируют континентальный и морской фациально-генетические типы органического вещества. [10].

При расшифровке генезиса нефтяных залежей без учета микробиального образования хемофоссилий использование подхода, применимого к синседиментационной органике, ошибочно и может создавать ложные заключения. Активное развитие архейного сообщества обогатит углеводороды линейными изопренанами, что создаст подобие континентального органического вещества. Если же в породах или залежах будут активно

развиваться бактерии, то они обогатят битумоид и нефти гопанами и тритерпеноидами [11]. Следовательно, бактерии могут создать псевдопризнаки морского (автохтонного) генезиса органического вещества [12].

### **Биомаркеры как индикаторы флюидодинамики**

Наиболее важна (в целях поиска индикаторов динамики флюидов) реконструкция жизнедеятельности микроорганизмов в многопластовых месторождениях, в которых над глубоко расположенными нефтями  $A^1$  (по классификации Петрова) располагаются залежи с нефтями  $A^2$ . Согласно модели распространения, глубинных подземных архебактериальных сообществ (см. рис. 1), такая картина может быть показательным флюидодинамическим признаком. В районе Южного Каспия такие нефти встречены, в частности, в месторождениях Сураханы, Нефтяные Камни, Дуваный-море на глубинах до 3500 м. Присутствие активного архейно-микробиального сообщества под залежами с нефтями  $A_2$  является важным признаком продолжающегося активного поступления углеводородных флюидов с больших глубин. Прогнозы для месторождений Западной Сибири, сделанные согласно предлагаемой модели для пластов, располагающихся глубже горизонта с нефтями  $A_2$ , уже нашли свое подтверждение в работах микробиологов: 1) посевы аборигенных микроорганизмов, проведенные в лаборатории Бонч-Осмаловской, показали присутствие активного сообщества микроорганизмов-архей на предполагаемой глубине, 2) секвенирование метагенома из скважин Западной Сибири выявило резкое различие сообществ микроорганизмов-бактерий окислителей нефти и микроорганизмов-архей геофлюидотрофов [5]. Реконструкция жизнедеятельности микробиального сообщества второго типа – ключ к оценке подтока неравновесного геофлюида в нефтяные резервуары. Отсутствие притока в залежи неравновесных флюидов лишает флюидотрофов питания и микроорганизмы переходят в состояние анабиоза. Накопление в резервуарах линейных изопреноидов, в том числе тяжелее  $C_{20}$  (фитана), – признак жизнедеятельности флюидотрофного микробиоценоза. Для рассеянного органического вещества (РОВ) осадочных пород такой признак не характерен, за исключением органического вещества, откладывающегося в зонах разгрузок углеводородных газов на морское дно и подводного вулканизма типа LostCity.

Учет биосизирующей роли микробиоценозов подземной биосферы имеет важное генетическое значение [13]. В рамках интерпретации хемофоссилий как следов подземных микроорганизмов получают стройное объяснение многие феномены распределения

биомаркеров. Один из них – закономерное соответствие изотопного состава биомаркеров объясняется синтезом биомаркеров микроорганизмами «in situ» из исходного флюида. Эти особенности изотопного состава биомаркеров указывают на генетическое единство биомаркеров и окружающих их углеводородов. Это не позволяет предполагать, что биомаркеры были заимствованы углеводородами нефти из РОВ окружающих пород, но такая закономерность четко согласуется с синтезом биомаркеров бактериями в процессе жизнедеятельности в резервуарах вместе с углеводородами нефти [14].

В работах автора показано, что биомаркеры могут быть индикаторами наличия и масштаба поступления глубинных углеводородных потоков в коллекторы месторождений [15]. В проведенных автором исследованиях доказано, что основные хемофоссилии, извлекаемые из углеводородов нефтяных месторождений, синтезируются микроорганизмами подземной биосферы [16]. При этом выявляются микробиоценозы двух резко различных типов:

1) сообщество микроорганизмов малых глубин (преимущественно бактериальное) – осуществляет биodeградацию углеводородов за счет поступающих с поверхности молекул окислителей; 2) сообщество микроорганизмов-гипертермофилов на глубинах, критических для жизнедеятельности (температуры от +70 °С до более чем +120 °С), является геофлюидотрофным (преимущественно архейным, экстремофильным по многим показателям, анаэробным), эти микроорганизмы, биотрансформируя неравновесные флюиды, обогащают углеводородные скопления характерными биомаркерами.

Жизнедеятельность архейного сообщества микроорганизмов (второго типа) определяет биотрансформацию геофлюидов, поступающих в залежи из нижележащих слоев. Хемофоссилии же, по которым реконструируется жизнедеятельность архейного флюидотрофного сообщества, могут быть индикаторами продолжающегося поступления геофлюидов в залежи.

*Статья написана в рамках выполнения государственного задания (тема «Энергетика, динамика и дегазация Земли, теоретические и экспериментальные основы инновационных сейсмоакустических технологий исследования геологической среды и контроля за объектами нефтегазодобычи», № АААА-А16-116021510125-7).*

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Петров Ал.А.* Углеводороды нефти. М.: Наука, 1984. 264 с.
2. *Дахнова М.В., Жеглова Т.П., Пайзанская И.Л.* Геохимия сераорганических соединений и ее роль в прогнозе нефтегазоносности // Обзорная информация Министерства природных ресурсов Российской Федерации. М.: Геоинформмарк. 2000. 50 с.
3. *Плешивцева Э.К., Головкин А.К.* Состав и распределение стеранов и гопанов в нефтях многопластовых месторождений // Органическая геохимия нефтепроизводящих пород Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1999. С. 235–240.
4. *Чахмахчев А.В.* Геохимия процесса миграции углеводородных систем. М.: Недра, 1983. 231 с.
5. *Бонч-Осмоловская Е.А.* Высокотемпературные глубинные микробиальные сообщества возможный аналог древнейших экосистем // Проблемы происхождения жизни. М.: ПИН РАН, 2009. С. 52–57.
6. *Оборин А.А., Иларионов С.А., Рубинштейн Л.М.* Биосинтез углеводов микрофлорой природных экосистем // Критерии оценки нефтегазоносности ниже промышленно освоенных глубин и определение приоритетных направлений геологоразведочных работ: Сб. науч. докл. Всерос. науч.-практ. конф. Пермь, 2001. Кн. 1. С. 371–388.
7. *Machel H.G., Foght J.* Products and depth limits of microbial activity in petroliferous subsurface settings // Microbial sediments. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2000. P. 105–120.
8. *Гордадзе Г.Н., Гируц М.В., Кошелев В.Н.* Органическая геохимия углеводородов. Кн. 2. М.: РГУ нефти и газа имени И.М.Губкина, 2013. 303 с.
9. *Waples D.W., Machihara T.* Biomarkers for geologists: A practical guide to the application of steranes and triterpanes in petroleum geology // AAPG Methods in Exploration. Series 9. Tulsa, Oklahoma: The American Association of Petroleum Geologists, 1991. 91 p.
10. *Peters K.E., Moldowan J.M.* The biomarker guide interpreting molecular fossils in petroleum and ancient sediments. Prentice Hall. Englewood. New Jersey, 1993. 320 с.
11. *Blumenberg M., Operman B., Guyoneaud R., Michaelis W.* Hopanoid production by *Desulfotributium bastinii* isolated from oilfield formation water // FEMS Microbiology Letters. 2009. Vol. 1, No. 1. P. 73–78.

12. *Еляков Г.Б., Стоник В.А.* Стероиды морских организмов. М.: Наука, 1988. 208 с.
13. *Михайлов И.М.* Залежи нефти и газа – продукт жизнедеятельности колоний анаэробных организмов // Геология, геофизика и разработка нефтяных и газовых месторождений. 1998. № 1. С. 11–18.
14. *Гордадзе Г.Н., Гируц М.В., Пошибаева А.Р.* Типы нефтей по распределению стеранов и терпанов // Нефтехимия. 2017. Т. 57, № 5. С. 503–514.
15. *Чудецкий М.Ю.* Биотрансформация углеводородных флюидов микроорганизмами подземной биосферы // Нетрадиционные ресурсы углеводородов: распространение, генезис, прогнозы, перспективы разработки: Материалы Всерос. конф. с междунар. уч. М.: ГЕОС, 2013. С. 153–162.
16. *Dibrova D.V., Chudetsky M.Y., Galperin M.Y., Mulkidjanian A.Y.* The role of energy in the emergence of biology from chemistry origins of life and evolution of biospheres // The Journal of the International Astrobiology Society. 2012. Vol. 42, No. 5. P. 459–467.