

фильтра. Метилотрофные бактерии (диссипотрофы) потребляют продукты, которые образуются в результате неполного окисления метана и выполняют в сообществе роль микрофлоры рассеяния. Гетеротрофные аэробные бактерии используют органическое вещество почвы в качестве субстрата для роста. Все представители бактериального сообщества хорошо адаптированы к существованию в холодных и кислых условиях заполярной тундры России.

Литература:

1. Чернов Ю.И. Жизнь тундры. Москва. «Мысль». 1980. 236 с.
2. Fung I., John J., Lerner J., Matthews E., Prather M., Steele L.P., Fraser P.J. Three-dimensional model synthesis of the global methane cycle // *J. Geophys. Res.* 1991. V. 96. P. 13033–13065.
3. Берестовская Ю.Ю., Русанов И.И., Васильева Л.В., Пименов Н.В. Процессы образования и окисления метана в почвах заполярной тундры России // *Микробиология.* 2005. Т. 74. № 2. С. 261 – 270.
4. Берестовская Ю.Ю., Васильева Л.В., Честных О.В., Заварзин Г.А. Метанотрофы психрофильного микробного сообщества заполярной тундры России // *Микробиология.* 2002. Т. 71. № 4. С. 538 – 544.
5. Омельченко М.В., Васильева Л.В., Заварзин Г.А., Савельева Н.Д., Лысенко А.М., Митюшина Л.Л., Хмеленина В.Н., Троценко Ю.А. Новый психрофильный метанотроф рода *Methylobacter* // *Микробиология.* 1996. Т. 65. №3. С. 384 – 389.
6. Morita R.Y. Psychrophilic bacteria // *Bacteriol. Rev.* 1975. V. 39. № 2. P. 144 – 167.
7. Dedysh S.N., Berestovskaya, J.J., Vasilyeva, L. V., Belova S.E., Zavarzin G.A., Khmelenina V.N., Susina N.E., Trotsenko Y.A., Liesack W. *Methylocella tundra* sp.nov., a novel methanotrophic bacterium from acidic tundra peatlands // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2004. V. 54. № 1. P. 151 – 156.
8. Васильева Л.В., Савельева Н.Д., Омельченко М.В., Лысенко А.М., Пушева М.А., Троценко Ю.А., Заварзин Г.А. *Arthrobacter crygenae* sp. nov. и *Acidovorax psychrofacilis* sp. nov. – психрофильные водородные бактерии из почвы тундры // *Микробиология.* 1998. Т. 67. № 2. С.237–243.
9. Berestovskaya, J.J., Kotsyurbenko, O. R., Tourova, T. P., Kolganova, T.V., Doronina, N. V., Golyshin P. N., Vasilyeva, L. V. *Methylorosula polaris* gen. nov., sp. nov., an aerobic, facultatively methylotrophic psychrotolerant bacterium from tundra wetland soil // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2012. M. 62. P. 638 – 646.
10. Берестовская Ю.Ю., Лысенко А.М., Турова Т.П., Васильева Л.В. Психротолерантный *Caulobacter* из почвы заполярной тундры России // *Микробиология.* 2006. Т. 75. № 3. С. 377 – 382.
11. Vasilyeva, L. V., Omelchenko M.V., Berestovskaya, J.J., Lysenko A.M., Dedysh S.N., Zavarzin G.A., Abraham W.-R. *Asticcacaulis benevestitus* sp. nov., a psychrotolerant, dimorphic, prosthecate bacterium from tundra wetland soil // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2006. V. 56. № 9. P. 2083 – 2088.

КРИОБИОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ МЕРЗЛЫХ ПОРОД.

А.В.Брушков

кафедра геокриологии МГУ им. М.В.Ломоносова

Экстремофилы, как известно, приспособлены к жизни в холодных условиях. Признаки их жизнедеятельности найдены в сезонном и многолетнем льду, в снегу, в ледниках Арктики и Гренландии. Почвы и мерзлые породы криолитозоны также содержат микроорганизмы. Разнообразие бактерий и грибов изучено в Якутии, на Аляске и других местах. Отмечены их находки также в различных условиях, в которых они остаются жизнеспособными в течение неопределенных периодов времени. Выживание ДНК имеет большое значение в исследованиях эволюции. Молекулярные основы термической устойчивости биологических материалов - значительная, пока еще нерешенная, проблема. Такие бактерии могут дать ключ к разгадке самого происхождения жизни.

CRYOBIOLOGY AND MICROBIOLOGY OF FROZEN SOILS

A.Brouchkov

Geocryology department of Lomonosov Moscow State University

Extremophiles are known to be able to live in cold places. Microbial activity has been found in perennial and permanent ice, in snow, in Arctic and Greenland glaciers. Permafrost soils also contain microorganisms. Variety of bacteria and fungi is studied in Yakutia, Alaska and other places. There are number of cases of bacteria in diverse environments, which have remained viable over inordinate lengths of time. The survival of DNA has great significance in studies of evolution. The molecular basis of thermal stability of biological materials is a significant, as yet unsolved, problem. Such bacteria may give clues to the very origin of life.

Отрицательные температуры, охватывая определенную область биосферы являются лимитирующим и организующим фактором, приводящим к разномасштабной организации живого вещества. Научные основы криобиологии были заложены в конце 19 в. П. И. Бахметьевым, изучавшим явление переохлаждения у насекомых [6]. Микроорганизмы и семена отличаются устойчивостью; многие из них легко переносят замораживание. Даже высокоорганизованные существа, гусеницы бабочек, «оживали» после длительного замораживания при -78 , -196 и даже -269°C . Рачок *Chydorus sphericus*, найденный в мерзлоте, возраст которой несколько тысяч лет, на глубине 3.5 м в долине реки Большой Невер П.Н.Каптеревым [5], вернулся к жизни. Для сохранения живых клеток в течении нескольких месяцев достаточно охладить их до температуры около -70°C . При температурах около -130°C и ниже клетки могут сохранить жизнеспособность, возможно, в течении многих сотен лет. Особый интерес представляют микроорганизмы, как ввиду своего разнообразия, так и в связи с их широким распространением в окружающей среде. Они могут быть использованы как индикаторы условий формирования отложений, имеют большое значение в образовании газовой составляющей горных пород, а также для фундаментальных исследований поведения живого вещества при низких температурах.

Биологическим проблемам криолитогеनेза уделяется неоправданно мало внимания. Жизнедеятельность и ее продукты, изменяющие состав и строение горных пород, представляют собой компонент криолитогеनेза. Микроорганизмы встречаются везде, и без их участия не обходится ни выветривание, ни перенос, ни седиментация, ни диагенез осадков. Долгое время вопрос существования микроорганизмов в глубоких слоях литосферы не вызывал большого интереса; считалось, что жизнь на планете существует только в небольшом поверхностном слое. Однако микробная жизнь в литосфере существует, но как за короткий срок - а сейчас предполагается, что это около 500 миллионов лет или менее – она могла возникнуть? Представить прокариотную биосферу ранее 3.5 млрд лет затруднительно из-за отсутствия должных геологических данных. Напрашивается предположение, что она могла быть привнесена извне. В таком случае перелет потребовал бы огромного количества времени, и клетки должны были выжить при низких температурах. Возможно, какие-то из привнесенных живучих организмов не изменились и живы до сих пор. Тогда древняя мерзлота именно то место, где их следует искать.

В последние годы появились материалы о возможностях живых организмов существовать в экстремальных, в том числе холодных условиях длительное время [44]. Если учесть, что целенаправленные работы по поиску живых микроорганизмов в древних породах не проводятся, то возраст наиболее древних организмов на Земле еще не установлен. Так как большая часть земной поверхности имеет температуру ниже 5°C , способность клеток к существованию при низких температурах имеет важное значение для их способности к выживанию [35]. Первые свидетельства жизнеспособности микроорганизмов в мерзлоте появились давно. Большинство

исследований микроорганизмов проводилось в Арктических и Антарктических мерзлых породах, которые не оттаивали в течение нескольких миллионов лет. Согласно этим результатам, выделенные из мерзлых пород бактерии оказались способны к росту при повышении температур до положительных значений [19]. Изучение мерзлых морских осадков полуострова Ямал, выполненное автором, подтвердило такую возможность. С.С.Абызов [1], [9] обнаружил во льду на Антарктической станции Восток бактерии, грибы, диатомеи и другие микроорганизмы.

Большинство микроорганизмов не размножается при температурах ниже 0°C, хотя имеются бактерии, способные при этом к росту [44], [48], [49], иногда сравнительно быстрому [41]. Метаболизм бактерий в вечной мерзлоте был отмечен при температурах около -20°C [19]. Например, бактерия *Psychrobacter cryopegella* может расти при -10 °C, и даже продолжать метаболизм при -20 °C [47]. Мембраны психрофилов содержат больше ненасыщенных жирных кислот, концентрация которых растет с понижением температуры, чтобы обеспечить проницаемость мембраны [38]. Психрофилы производят адаптированные к холоду ферменты, у которые могут обеспечивать метаболизм при низких температурах [16]. Исследования показали присутствие определенных генов, активных при низкой температуре [23]. Кроме того, белки-криопротекторы были найдены у психрофилов [21]. Таким образом, сегодня имеется ряд доказательств, что микроорганизмы, сохраняемые во льду и вечной мерзлоте в течение длительного времени, могут продолжать жизнедеятельность.

Насколько широко микроорганизмы используют мерзлоту как среду для роста? Следует признать, что в реальных условиях она трудно реализуема. Промерзание почвы и кристаллизация воды резко уменьшает способность к микробному росту. Поры породы насыщаются на 85-90 % и более льдом, таким образом, микроорганизмы оказываются изолированными среди минеральных частиц и льда, лишены способности движения - пространство, которое занимают бактерии, лишь немного больше их собственного размера. Наконец, обездвиженные клетки в течение длительного времени могут погибнуть из-за отравления метаболитами.

Специально следует рассмотреть возможность проникновения в мерзлые толщи микроорганизмов извне. Незамерзшая вода в мерзлых породах при отрицательных температурах - необходимый элемент их структуры. Однако проникновение микроорганизмов в мерзлые породы по пленкам незамерзшей воды, очевидно, невозможно, потому что отсутствуют проводящие пути соответствующего размера. Лишь в значительно засоленных породах это, по-видимому, возможно. Прослойки незамерзшей воды при температурах - 3 и - 4°C тонкие, их толщина составляет приблизительно 0.01 - 0.1 микрон, то есть, как правило, меньше, чем размеры микроорганизмов, которые составляют, по крайней мере, 0.3 - 1.4 микрон и более.

Если микроорганизмы в вечной мерзлоте живы, но не способны к делению, какой механизм поддерживает их жизнеспособность? Информационные молекулы наследственности ДНК, которые содержат информацию для построения других биомолекул, в результате действия мутаций повреждаются. Сейчас принято считать, что именно вследствие потери части информации, хранящейся в ДНК, и происходит старение. По существу, продолжительность жизни определяется способностью репаративных ферментов «реставрировать» поврежденные участки ДНК и тем самым сохранять информацию. Поскольку мутации происходят и в неделящихся клетках, то именно мутации будут определять максимальную продолжительность жизни многоклеточных организмов. Даже тепловое движение атомов и молекул является разрушающим фактором, потому что температура далека от абсолютного нуля. Цитоплазма клетки полностью не замерзает, очень вероятно, она не замерзает вообще, из-за температуры: значения -2° - -5°C недостаточно низки. Поэтому трудно

предположить, что организм в анабиозе неограниченно долго находится в состоянии термодинамического равновесия, которое в природных условиях недостижимо.

Молекулярные основы тепловой стабильности биологических материалов до сих пор представляют собой нерешенную проблему [29], [33], [34]. Некоторые вычисления показывают, что время существования молекулярных связей составляет менее 300 лет. Для периода температурных колебаний молекул 10^{-8} - 10^{-9} секунды и энергии активации $G=20$ ккал/моль время существования молекулярных связей - менее года. Максимальное же известное значение энергии активации - приблизительно 45 ккал/моль; обычно - намного меньше [2]. Приведенные оценки очень приблизительны, но и они показывают, насколько нестабильны белки и ДНК. Таким образом, неясно, как микроорганизмы выживают в тысячелетней мерзлоте.

Для исследования микроорганизмов в мерзлых породах нами в течение нескольких лет отбирались образцы из обнажений и подземных сооружений в нескольких районах. Одно из них расположено на левом берегу Алдана, в 325 километрах вверх по течению от его впадения в Лену, на Мамонтовой горе. Образцы были отобраны в толще, залегающей на глубине 20-40 м от поверхности речной террасы и в 0.9-1 м глубже слоя сезонного оттаивания. Обнажение разрушается рекой (более 10-15 см в год), так что отложения, из которых отбирались образцы, находились, очевидно, в многолетнемерзлом состоянии. Они представляют собой тонкозернистые пески и алевролиты; их возраст соответствует среднему миоцену [4]. Похолодание началось здесь в конце плиоцена, около 3 - 3.5 миллионов лет тому назад. Температура в январе была оценена Н.Т.Бакулиной и В.Б.Спектором [3] от -12 до -32°C , а в июле от $+12$ до $+16^{\circ}\text{C}$. Отложения, по-видимому, не оттаивали в плейстоцене из-за холодного климата Якутии. Таким образом, возраст мерзлоты на Мамонтовой горе, вероятно, может достигать 3.5 миллионов лет. Кроме того, были отобраны образцы из повторно-жильных льдов ледяного комплекса как в Якутии, так и на Аляске: в тоннеле Фокс и на золотом руднике вблизи Фербенкса. Были также опробованы стенки подземелья Института Мерзлотоведения им. П.И.Мельникова в Якутске.

На Мамонтовой горе в мерзлых миоценовых отложениях была найдена бацилла, способная к аэробному и анаэробному росту в средах GYP, MRS и NA; оптимальная температура роста $+37^{\circ}\text{C}$. Она также росла при -5°C . Бацилла представляет собой сравнительно большую (1-1.5 x 3-6 микрон) палочку, которая в культуре соединяется в цепи, и способна образовывать споры круглой формы [43]. Она оказалась близка к *Bacillus sereus*. Выживание бацилл при низких температурах наблюдался ранее [10]; известно, например, что *Bacillus anthracis* легко переносит замораживание. Однако, оптимальная температура роста найденной бациллы довольно высока. Несмотря на то, что она может расти, вероятно, и ниже нуля, колоний на отобранных образцах не наблюдалось. Споры бацилл известны как наиболее резистентные [39]. Поэтому находка живой бациллы в древней мерзлоте Мамонтовой горы в целом не удивительна. К настоящему времени для образцов мерзлых пород обнажения Мамонтова гора методами метагеномики [54] показано, что там содержится достаточно большое количество различных видов микроорганизмов, что не является исключением, так как подобные результаты были получены ранее [50], [60].

Из повторно-жильных льдов Якутии и Аляски было выделены десятки видов различных групп микроорганизмов. Многие из выделенных бактерий грамм-положительны и близки к *Arthrobacter* and *Micrococcus spp.*, а грибы - к *Geomyces sp.* Большинство изолятов оказались способны к росту при -5°C , но не росли при $+30^{\circ}\text{C}$ [31]. Интересно, что ДНК метаногенов нескольких групп была также обнаружена и идентифицирована в аллювиальных мерзлых отложениях Якутии.

В подземелье Института Мерзлотоведения им. П.А.Мельникова, на глубине около 7 метров на стенах найден белый грибной мицелий. Идентификация выделенного вида (штамм PF) была основана на его морфологических характеристиках и анализе последовательности нуклеотидов амплифицированной 18S rRNA; он близок к *Penicillium echinulatum*. Штамм PF сравнительно быстро рос при -5°C . Выделенный штамм *Penicillium echinulatum* в подземелье Института Мерзлотоведения им. П.И.Мельникова в Якутске, несмотря на его адаптацию к холоду и условиям питания, вполне может быть современным, занесенным с поверхности.

При анализе чистых культур микроорганизмов из мозга Юкагирского мамонта [8] не были обнаружены какие-либо вирусные или вирусоподобные частицы. Традиционный анализ морфологических и биохимических характеристик позволил отнести штаммы к родам *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Flavobacterium*, *Bacillus*, *Cellulomonas*. Таксономическое сравнение этих микроорганизмов различными методами идентификации выявило некоторые расхождения [8]. Аналогичные расхождения были отмечены и для микроорганизмов, извлеченных из янтаря [25]. В них указывалось на комбинаторные сдвиги. Это послужило авторам поводом предположить, что в янтаре идут эволюционные изменения генотипа на уровне обмена информацией [25], что может объяснить их выживание в изолированных условиях несколько десятков миллионов лет. Вероятно, даже в мерзлом состоянии, но при существовании незамерзшей воды [15], возможна активность репарационных систем, позволяющая предотвращать деградацию генома [13].

Из мозга мамонта выделялись бактерии, тогда как в современной почве наблюдается преимущественное распространение грибов. Доминирование бактериальной микрофлоры характерно и для почвенных микроорганизмов вечной мерзлоты. В исследованиях микроорганизмов почвы реки Максунуоха (недалеко от места захоронения) из 717 выделенных микроорганизмов лишь единицы являлись плесневыми грибами, психрофильными дрожжами и актиномицетами; все остальные - бактерии [8]. При этом неспорозные микроорганизмы составляют около 75% от общего числа микробных изолятов. Широко представлены коринеморфные микроорганизмы родов *Arthrobacter*, *Brevibacterium*, *Rhodococcus*, *Corinebacterium*, а также - *Pseudomonas*, *Flavobacterium*. Штаммы кокков и кокко-бацилл обнаружены как среди мезофильных, так и психрофильных микробных изолятов (*Acinetobacter*, *Micrococcus* и др.) [8].

Факты обнаружения живых клеток в толщах пород возрастом тысячи и миллионы лет настолько необычны, что кажутся недостоверными. Есть мнение, что результаты относительно жизнеспособных бактериальных клеток и нуклеиновых кислот, полученных из каменных солей, янтаря, изо льда или вечной мерзлоты возрастом от сотен тысяч до миллионов лет, должным образом не заверены, и могли быть результатом загрязнения [20], [58], [59].

Дело в том, что геномы погибших и находящихся в покое (в анабиозе) клеток разрушаются со временем. Теоретические и эмпирические вычисления показывают, что короткие фрагменты ДНК (около 100–500 пар нуклеотидов) не выживают более 10^4 лет в умеренной окружающей среде и 10^5 лет в холодных районах [58]. Миллион лет был предложен в качестве предела для амплификации всех нуклеиновых кислот [27].

Таким образом, клетка, даже покоящаяся, должна стареть, а геномы должны разрушаться. Известно, что старению подвержены многоклеточные организмы, но проблема старения одноклеточных недостаточно изучена. Было замечено, что стареют и умирают некоторые асимметрично делящиеся одноклеточные организмы, такие как *Saccharomyces cerevisiae* [37] и *Caulobacter crescentus*. Поэтому предполагалось, что различие между стареющими организмами и нестареющими (если такие существуют)

зависят от асимметрии в воспроизводстве reproduction [42]. Однако недавнее исследование [53] показывает, что даже бактерии, которые, кажется, делятся симметрично, такие как кишечная палочка, фактически производят функционально асимметричные клетки во время клеточного деления, и, соответственно, способны к старению.

При этом свидетельства сохранения клеток в древних толщах возрастом тысячи и миллионы лет множатся. Так, галофилы разными научными группами были найдены начиная с пермского периода (250 миллионов лет назад) в соленосных толщах [24], [51], [52], [55], [56], [45], [18], [26], [17]. Vreeland и др. [55], [56] выделил бактерии из жидких включений в галите пермского периода (250 миллионов лет), и архей из мелового периода (около 121–112 миллионов лет) и плейстоцена (34,000 лет). Mormile и др. [36] получил *Halobacterium salinarum* из жидкого включения в 97,000-летнем кристалле галита из Долины Смерти, Калифорния. Fish и др. [18], амплифицировал древнюю бактериальную и архейную ДНК из различных образцов галита возрастом 11-425 миллионов лет. Были найдены живые бактерии в древнем янтаре [25], [32] и остатках млекопитающих [46].

Однако оказалось, что бактерия из кристалла каменной соли, которая [56] считалась имеющей возраст 250 миллионов лет, отличается от современного галлофила *Salibacillus marismortui*, всего 3 нуклеотидами в 16 rDNA, против ~59 BP, что ожидалась бы, если бы эти бактерии эволюционировали с той же скоростью, что и другие бактерии [40]. Из чего был сделан вывод о том, что *B. permians* [56], наиболее вероятно, предназначен, чтобы присоединиться к растущему списку таких неожиданных и неправдоподобных существ как миоценовая магнолия [22] и долгоносик мелового периода [14], которые, оказалось, были современными [11], [57].

Каким образом у бактерии, сохранившийся в течение многих миллионов лет, оказывается геном, близкий к геному современного вида? Очевидно, такое невозможно [40], что вместе с соображениями о невозможности сопротивления генома распаду в течение длительного времени является неопровержимым доказательством того, что вышеперечисленные работы по древним солям, и наши, да и другие публикации [19] по микроорганизмам из вечной мерзлоты являются ошибкой или заблуждением. Тем более, что для бактерий из мерзлоты был также получен сходный результат: выделенная на Мамонтовой горе из мерзлых плиоценовых отложений бацилла оказалась очень близка современной *Bacillus cereus* [12]. Было построено филогенетическое дерево для штаммов *Bacillus cereus*, построенное по 16s рРНК и включающее выделенные штаммы [7]. Скорость эволюции 16s рРНК лежит в пределах $1 \cdot 10^{-8}$ - $5 \cdot 10^{-8}$, то есть за 3.5 млн лет последовательность длиной 1500 нуклеотидов должна бы накопить минимум 500 нуклеотидных замен, чего в действительности не наблюдалось. Кроме того, предположительно древние бактерии g27, g20 40, также выделенные из этого же образца мерзлого плиоценового песка Мамонтовой горы, не являются предковыми ветвями на филогенетическом дереве, а окружены современными штаммами.

В результате может показаться, что эти бактерии «из прошлого» являются плодами воображения. Автор настоящей работы работал с этими образцами в течение ряда лет и убежден, что дело в другом. Кроме того, множатся публикации по находкам живых бактерий в каменных солях, янтаре и древних мерзлых породах, их общее число составляет десятки, причем результаты получены различными группами в США, Израиле, Европе и России. Ответ на вопрос, действительно ли мы имеем дело с бактериями, способными выживать миллионы лет, или нет, на наш взгляд, неожиданно является и ответом на следующий вопрос, а именно, каков возможный механизм такого длительного выживания. И ответ этот заключается в том, что бактерии этих видов

способны предотвращать повреждения ДНК и соответственно мутации генома при определенных условиях. Те «современные» штаммы, полученные из окружающей среды в настоящее время, на самом деле одновременно и «древние», потому что им удастся стабилизировать геном. В окружающей среде, таким образом, может оказаться множество «древних» микроорганизмов, и некоторые свидетельства этому есть [28]. На первый взгляд, это противоречит теории «молекулярных часов». Однако уже известно, что «молекулярные часы» идут по-разному для различных генов. Предположение, что «древние» бактерии имеют эффективный протекторный механизм, было высказано нами ранее [13], а впоследствии аналогичный вывод был сделан и другими [30].

Исследование древних микроорганизмов в мерзлоте имеет теоретическое и практическое значение, и, несомненно, приблизит к решению ряда фундаментальных проблем. Среди них такие, как происхождение жизни, а так же возможность переноса живого вещества в космосе; создание медицинских препаратов, обеспечивающих увеличение продолжительности жизни; понимание роли микроорганизмов в формировании состава и строения мерзлых пород, и их участие в криолитогенезе.

Литература

1. Абызов С.С., Бобин Н.Е., Кудряшов Б.Б. Микробиологические исследования ледника в Центральной Антарктиде // Известия АН СССР. 1979. серия биология. №6. С. 828-836.
2. Александров В.Я. Клетки, макромолекулы и температура // Ленинград. Изд-во Наука, 1975.
3. Бакулина Н.Т., Спектор В.Б. Реконструкция климатических параметров неогена Якутии по палинологическим данным // В кн.: Климат и мерзлота. Г.Н. Максимов и А.Н.Федоров (ред.). Институт мерзлотоведения, Якутск, 2000. С. 21 - 32.
4. Баранова Ю.П., Ильинская И.А., Никитин В.П., Пнева Г.Н., Фрадкина А.Ф., Шварева Н.Я. Миоцен Мамонтовой горы // Труды ГИН СО АН СССР. Москва. Наука/, 1976.
5. Каптерев П.Н. Об анабиозе в условиях вечной мерзлоты. Изв. АН СССР. Сер. биол., 1936, No 6, с. 107–108.
6. Лозина-Лозинский Л.К. Очерки по криобиологии // Ленинград. Наука, 1972.
7. Науменко С.А., Едидин Г.М. Бактерии из древних отложений: древние или современные? 37-я Конференция-школа молодых ученых «Информационные технологии и системы» 1 - 6 сентября, Калининград, Россия. ИТИС 2013. Тезисы докладов. Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича Российской академии наук. 2013.
8. Репин В.Е., Пугачев В.Г., Таранов О.С., Тотменина О.Д., Беликов С.И., Орешкова С.Ф., Пучкова Л.И., Аргунов В.А., Чернявский В.Ф., Никифоров О.И., Софронова О.Н. Потенциальная опасность микроорганизмов, пришедших из прошлого. В книге: Юкагирский мамонт. Ред. Г. Г. Боескоров, А. Н. Тихонов, Н. Сузуки, СПб. Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2007. 250 с. С.183-190
9. Aabyov SS. 1993. Microorganisms in the Antarctic ice. In Antarctic microbiology, Friedmann EI (ed.). Wiley-Liss, Inc.: New York, N.Y.; 265-295
10. Ashcroft F. Life at the Extremes // HarperCollins. 2007. 326 p.
11. Austin, J. J., A. B. Smith, and R. H. Thomas. 1997. Palaeontology in a molecular world: the search for authentic ancient DNA. Trends Ecol. Evol. 12:303–306.
12. Brenner, E. V., Brouchkov, A. V., Kurilshikov, A. M., Griva, G. I., Kashuba, E., Kashuba, V. I., ... Vlassov, V. V. (2013). Draft Genome Sequence of *Bacillus cereus* Strain F, Isolated from Ancient Permafrost. Genome Announcements, 1(4), e00561–13. <http://doi.org/10.1128/genomeA.00561-13>
13. Brouchkov A. and Williams P. Could microorganisms in permafrost hold the secret of immortality? What does it mean? Contaminants in Freezing Ground. Collected Proceedings of 2nd International Conference. Cambridge, England, 2002. Part 1. pp. 49-56
14. Cano, R. J., H. N. Poinar, N. J. Pieiazek, A. Acra, and G.O. Poinar. 1993. Amplification and sequencing of DNA from a 120–135-million-year-old weevil. Nature 363:536–538.
15. Ershov, E. D. 1998. General geocryology. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom
16. Feller, G., Gerday, C. Psychrophilic enzymes: Hot topics in cold adaptation. Nat. Rev. Microbiol. 2003, 1, 200-208.
17. Fendrihan, S., Legat, A., Gruber, C., Pfaffenhuemer, M., Weidler, G., Gerbl, F., and Stan-Lotter, H., 2006. Extremely halophilic archaea and the issue of long term microbial survival. Reviews in Environmental Science and Biotechnology, 5, 1569–1605.
18. Fish, S. A., Shepherd, T. J., McGenity, T. J., and Grant, W. D., 2002. Recovery of 16S ribosomal RNA gene fragments from ancient halite. Nature, 417, 432–436. Erratum in: 2002. Nature, 420, 202.

19. Friedmann EI. 1994. Permafrost as microbial habitat. In *Viable Microorganisms in Permafrost*, Russian Academy of Sciences: Pushchino, Russia; 21-26.
20. Gilbert M. T. P., Bandelt H.-J., Hofreiter M. and Barnes I. Assessing ancient DNA studies. *TRENDS in Ecology and Evolution* Vol.20 No.10 October 2005
21. Gilbert, J.A.; Hill, P.J.; Dodd, C.E.; Laybourn-Parry, J. Demonstration of antifreeze protein activity in Antarctic lake bacteria. *Microbiology* 2004, 150, 171-180.
22. Golenberg, E. M., D. E. Giannasi, M. T. Clegg, C. J. Smiley, M. Durbin, D. Henderson, and G. Zurawsky. 1990. Chloroplast DNA sequence from a Miocene magnolia species. *Nature* 344:656–658.
23. Goodchild, A.; Saunders, N.F.W.; Ertan, H.; Raftery, M.; Guilhaus, M.; Curmi, P.M.G.; Cavicchioli, R. A proteomic determination of cold adaptation in the Antarctic archaeon, *Methanococoides burtonii*. *Mol. Microbiol.* 2004, 53, 309-321.
24. Grant, W. D. "Halobacteria: the Evidence for Longevity" *Extremophiles*, v, 270-287, 1998
25. Greenblatt C.L., Davis A., Clement B.G., Kitts C.L., Cox T., Cano R.J. Diversity of Microorganisms isolated from amber. *Microbial Ecology*. №38. 1999. P.58-68.
26. Gruber, C., Legat, A., Pfaffenhuemer, M., Radax, C., Weidler, G., Busse, H. J., and Stan-Lotter, H., 2004. *Halobacterium noricense* sp. nov., an archaeal isolate from a bore core of an alpine Permo-Triassic salt deposit, classification of *Halobacterium* sp. NRC-1 as a strain of *Halobacterium salinarum* and emended description of *Halobacterium salinarum*. *Extremophiles*, 8, 431–439.
27. Hofreiter, M. et al. Ancient DNA. *Nat. Rev. Genet.* 2001, 2, 353–360
28. Inagaki, F. Et al., Exploring deep microbial life in coal-bearing sediment down to ~2.5 km below the ocean floor. *Science* 24 Jul 2015 : 420-424
29. Jaenicke R. Stability and Folding of Ultrastable Proteins // In: *Eye Lens Crystallins and Enzymes from Thermophiles*. FASEB. № 10. 1996. P.84-92
30. Johnson, S. S., Hebsgaard, M. B., Christensen, T. R., Mastepanov, M., Nielsen, R., Munch, K., & Rønn, R. 2007. Ancient bacteria show evidence of DNA repair. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(36), 14401-14405.
31. Katayama T., Tanaka M., Moriizumi J., Nakamura T., Brouckov A., Douglas T.A., Fukuda M., Tomita F., and K. Asano. Phylogenetic Analysis of Bacteria Preserved in a Permafrost Ice Wedge for 25,000 Years. *Appl. Environ. Microbiol.*, Apr. 2007: 2360-2363
32. Lambert, L. H., Cox T., Mitchell K., Rossellomora R. A., Cueto C. D., Dodge D. E., Orkand P., and R. J. Cano. 1998. *Staphylococcus succinus* sp. nov., isolated from Dominican amber. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 48:511–518.
33. Levy M., Miller S.L. The stability of the RNA bases: Implications for the origin of life // *Biochemistry*. №95 (14). 1998. P.7933-7938
34. Lindahl, T. and Nyberg, B. Rate of depurination of native DNA. *Biochemistry* 1972, 11, 3610–3618
35. Morita, R. Y. "Psychrophilic bacteria." *Bacteriological reviews* 39.2 (1975): 144.
36. Mormile, M.R., Biesen, M.A., Gutierrez, M.C., Ventosa, A., Pavlovich, J.B., Onstott, T.C., and Fredrickson, J.K. 2003. Isolation of *Halobacterium salinarum* retrieved directly from
37. Mortimer, R.K., Johnston, J.R., 1959. Life span of individual yeast cells. *Nature* 183, 1751–1752.
38. Nichols, D.; Miller, M.R.; Davies, N.W.; Goodchild, A.; Raftery, M.; Cavicchioli, R. Cold adaptation in the Antarctic archaeon, *Methanococoides burtonii*, involves membrane lipid unsaturation. *J. Bacteriol.* 2004, 186, 8508-8515.
39. Nicholson W.L., Munakata N., Horneck G., Melosh H.J., Setlow P. Resistance of *Bacillus* endospores to extreme terrestrial and extraterrestrial environments // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* №64. 2000. P.548-572.
40. Nickle D. C., Learn G. H., Rain M.W., Mullins J. I., Mittler J.E. Curiously Modern DNA for a "250 Million-Year-Old" Bacterium. *J Mol Evol* (2002) 54:134–137
41. Panikov N.S, Sizova M.V. 2007. Growth kinetics of microorganisms isolated from Alaskan soil and permafrost in solid media frozen down to –35°C. *FEMS Microbiol. Ecol.* 59:500–512
42. Partridge, L., Barton, N., 1993. Optimality, mutation and the evolution of ageing. *Nature* 362, 305311.
43. Peterson A.M., Glinkaya E.V., Griva G.I., Brouckov A.V., Repin V.E., Chernyavskiy V.F., Sofronova O.N. 2011 Bacteria isolated from relict frozen terrains of the central Yakutia. *Yakut Medical Journal*, № 4, c. 116-129
44. *Psychrophiles: From Biodiversity to Biotechnology*. 2008. Editors: Margesin, R., Schinner, F., Marx, J.-C., Gerday, C. (Eds.) Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 462 p.
45. Radax, C., Gruber, C., and Stan-Lotter, H., 2001. Novel haloarchaeal 16S rRNA gene sequences from Alpine Permo-Triassic rock salt. *Extremophiles*, 5, 221–228.
46. Rhodes A.N., Urbance J.W., Youga H., Corlew-Newman H., Reddy C.A., Klug M.J. Tiedje J.M., Fisher D.C. Identification of bacterial Isolates obtained from intestinal contents associated with 12,000-year-old mastodon remains//*Applied and environmental microbiology*. –1998. –V.64, N2. – P.651-658

47. Rodrigues, D.F.; Jesus, E.C.; Ayala-del-Río, H.L.; Pellizari, V.H.; Gilichinsky, D.; Sepulveda-Torres, L.; Tiedje, J.M. Biogeography of two cold-adapted genera: Psychrobacter and Exiguobacterium. ISME J. 2009, 3, 658-665.
48. Russell N. 2007. Psychrophiles: Membrane Adaptations, p 155-164. In Gerday C, Glansdorff N (ed), Physiology and Biochemistry of Extremophiles. ASM Press, Washington, DC.
49. Russell, N. J., P. Harrison, I. A. Johnston, R. Jaenicke, M. Zuber, F. Franks, and D. Wynn-Williams. "Cold Adaptation of Microorganisms and Discussion" Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B Biological Sciences. Vol. 326, No. 1237, Life at Low Temperatures (1990): 595-611. JSTOR.
50. Shi, T., Reeve, R.H., Gilchinsky, D.A. and Friedman, E.I., Characterisation of viable bacteria from Siberian Permafrost by 16S rDNA sequencing, Microb. Ecol. 33:169–179, 1997.
51. Stan-Lotter, H., McGenity, T. J., Legat, A., Denner, E., Glaser, K., Stetter, K. O., Wanner, G 1999 "Very Similar Strains of Halococcus salifodinae are found in geographically separated Permo-Triassic salt deposits" Microbiology 145: p3565-3374
52. Stan-Lotter, H., Pfaffenhuemer, M., Legat, A., Busse, H. J., Radax, C., and Gruber, C., 2002. Halococcus dombrowskii sp. nov., an archaeal isolate from a Permo-Triassic alpine salt deposit. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 52, 1807–1814.
53. Stewart, E.J., Madden, R., Paul, G., Taddei, F., 2005. Aging and death in an organism that reproduces by morphologically symmetric division. PLoS Biol. 3 (2), e45.
54. Thompson J. D., Higgins D. G., Gibson T. J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Res. № 22. 1994. P. 4673-4680.
55. Vreeland R.H., Rosenzweig W.D., Powers D.W. Isolation of a 250 million-years-old bacterium from a primary salt crystal// Nature.-2000.- V.407.-P.897-900
56. Vreeland, R.H., Jones, J., Monson, A., Rosenzweig, W.D., Lowenstein, T.K., Timofeeff, M., Satterfield, C., Cho, B.C., Park, J.S., Wallace, A., and Grant, W.D. 2007. Isolation of live Cretaceous (121–112 million years old) halophilic Archaea from primary salt crystals. Geomicrobiol. J. 24:275–282.
57. Walden, K. K., and H. M. Robertson. 1997. Ancient DNA from amber fossil bees? Mol. Biol. Evol. 14:1075–1077.
58. Wellerslev E., Cooper A. Ancient DNA // Proc. R. Soc. B. №272. 2005. P.3-16
59. Willerslev E., Hansen A.J., Poinar, N. Isolation of nucleic acids and cultures from fossil ice and permafrost. TRENDS in Ecology and Evolution Vol.19 No.3 March 2004, 141-147
60. Zhang D., Brouchkov A., Griva G., Schinner F., Margesin R. 2013 Isolation and Characterization of Bacteria from Ancient Siberian Permafrost Sediment. Biology, том 2, № 1, с. 85-106

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПАСТБИЩПРИГОДНЫХ ЗЕМЕЛЬ В ПЕРЕДЕЛАХ ГАЗОНЕФТЕПРОМЫСЛОВ ТЮМЕНСКОГО СЕВЕРА

С.Ю. Дедюсова, Л.И. Зотова

МГУ им. М.В. Ломоносова, географический ф-т, Москва, Россия;
alrus@mail.ru, zotlar@mail.ru

Рассматривается продуктивность и современное состояние пастбищ домашнего северного оленя. Анализируются антропогенные факторы, влияющие на снижение качества кормовых угодий - механическая нарушенность почвенно-растительного покрова, шумовые и пирогенные воздействия, перевыпас и пр. На примере ряда месторождений Тюменского Севера, расположенных в подзонах субарктической тундры и северной тайги, определяется ценность пастбищ по зимним и летним кормам и категория их экологического состояния с учетом снижения качества в ходе эксплуатации газонефтепромыслов, дается прогноз их восстановления.

ASSESSMENT OF REINDEER PASTURES STATUS WITHIN THE TYUMEN NORTH GAS-OIL FIELDS

S.J. Dedjusova , L.I. Zotova