

Биологические свойства бактерий, выделенных из мерзлых толщ Центральной Якутии

А.В.Брушков

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, геологический факультет, Москва, Россия

Г.И.Грива

Тюменский научный центр СО РАН, Тюмень, Россия

В.Е.Репин

Институт Химической Биологии и Фундаментальной Медицины СО РАН

А.М.Петерсон, Е.В.Глинска

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Реферат

Изложены результаты исследований культивируемых микроорганизмов, выделенных из древних многолетнемерзлых пород обнажения Мамонтова гора в Якутии. Культивируемые бактерии немногочисленны, содержатся в мерзлых породах в виде единичных выживших клеток, споры и колонии при микроскопических исследованиях образцов пород не обнаружены. Таксономическое разнообразие микроорганизмов невелико, все выделенные штаммы грамположительны и отличаются незначительным набором признаков.

Ключевые слова: реликтовые микроорганизмы; многолетнемерзлые породы; таксономическое разнообразие, биохимические реакции.

Введение

Многолетнемерзлые породы широко распространены на Земле, а их возраст в некоторых регионах достигает сотни тысяч и миллионы лет. Они являются естественным хранилищем наиболее древних на Земле природных сообществ микроорганизмов, банком древних генов и биомолекул [Ashcroft 2000].

Изучение жизнеспособных бактерий в криосфере Земли представляет интерес в связи с рядом аспектов эволюции микроорганизмов [Репин 2008], оценкой микробиологического разнообразия на Земле [Brown et al, 2001], возможности существования жизни на других планетах [Abyzov et al, 2006] и потенциала биогеохимической активности микробной биомассы многолетнемерзлых пород [Johnson et al. 2007, Брушков и др. 2009]. Важность исследования микробиоты в криосфере связана также с вероятностью присутствия и сохранения в них жизнеспособных патогенных микроорганизмов и необходимостью разработки превентивных мер в случае их высвобождения вследствие антропогенной деятельности или естественного оттаивания многолетнемерзлых пород [Repin et al. 2000]. Кроме того, исследование свойств реликтовых микроорганизмов важно для решения такой фундаментальной задачи, как выяснение природы их длительной жизнеспособности.

Целью работ на данном этапе являлось изучение биохимических и других свойств жизнеспособных культивируемых микроорганизмов в древних мерзлых толщах Мамонтовой горы (Якутия), микробиологические исследования которых ранее не выполнялись.

Место отбора образцов

Мамонтова гора – хорошо изученное обнажение древних мерзлых толщ, простирающееся на 12 км вдоль левого берега р. Алдан в 325 км от его впадения в Лену.

Представляет собой интенсивно размываемый речной эрозией останец водораздельной возвышенности Алдано-Амгинского междуречья, сложенный серией разновозрастных аллювиальных отложений видимой мощностью до 80 м. Нижняя часть отложений, из которых отбирались пробы для микробиологических исследований, сложена преимущественно песчаными осадками с обильными включениями ископаемой неогеновой флоры, состав которой свидетельствует о том [Разрез новейших отложений Мамонтова гора 1973], что осадконакопление происходило в среднем миоцене 11-16 млн. лет назад.

Известно, что мерзлые толщи в этой части Евразии существовали уже в раннем плейстоцене 1.8 - 2 млн. лет назад [Лазуков 1989]. Однако многочисленные палеоклиматические реконструкции [Волкова и Кулькова 1988, Зубаков 1990], основанные на результатах значительного объема палинологических, палеогеографических, стратиграфических и др. исследований и датировок, свидетельствуют о постоянном похолодании климата на протяжении второй половины неогена с особо резким снижением среднегодовых температур на границе позднего миоцена – раннего плиоцена 5.5 млн. лет назад. Формирование же мерзлых толщ в данном регионе началось в позднем плиоцене 3.5 млн. лет назад, когда среднеиюльские температуры воздуха понизились до +12...+16°C, а среднеянварские до -12...-32°C. Важным свидетельством того, что реликтовые мерзлые толщи Мамонтовой горы не оттаивали в более поздние периоды геологического развития, является отсутствие наземного оледенения этого региона на протяжении всего Четвертичного периода. Результаты многих исследований [Архипов и Волкова 1994, Гричук и др. 1987, Грива 2005] позволяют говорить о том, что во время полных плейстоценовых оледенений восточной Евразии и частичных Западной Сибири эта часть Азии была свободна от покровных ледников, способствующих повышению

среднегодовой температуры пород и оттаиванию сформированных ранее мерзлых толщ.

Гораздо более континентальный по сравнению с современными условиями климат наряду с чрезвычайно малым (до 250 мм) годовым количеством осадков обеспечивал сохранение неогеновых отложений в мерзлом состоянии на протяжении всего плейстоцена. Не оттаивали они и в период климатического оптимума голоцена, о чем свидетельствует изученное нами криогенное строение верхней части миоценовой толщи и перекрывающих ее более молодых отложений.

Кроме того, благодаря направленности тектонических движений в позднем кайнозое [Лазуков 1989], данная территория никогда не была подвержена влиянию морских трансгрессий и связанных с ними периодических оттаиваний реликтовых мерзлых толщ, как это происходило в более северных приморских низменностях Якутии и всей Евразии в целом. Таким образом, возраст реликтовых неогеновых многолетнемерзлых толщ Мамонтовой горы, не оттаивавших после их формирования в позднем плиоцене, достигает 3-3.5 млн. лет.



Рис. 1. Место отбора образцов

Пробы мерзлых пород на микробиологические исследования отбирались в зонах максимальной интенсивности речной эрозии из свежесброшенных вертикальных стенок обнажения (рис. 1) в средней и нижней его части в интервалах 15-30 м выше уреза реки и 40-50 м ниже уровня земной поверхности. Скорость термоэрозионного разрушения обнажения в местах отбора, по данным выполняемых нами режимных наблюдений, превышает 4-5 м в год в верхней части и достигает 1-1.5 м в средней. Отбор производился с глубин, превышающих мощность сезонноталого слоя на 1-1.5 м, что исключало попадание в зону отбора ранее оттаивавших пород.

Методы исследований

Одной из главных проблем любого палеомикробиологического исследования является возможность контаминации. Для контроля проникновения внутрь отобранного монолита мерзлых пород современной

микробиоты или ДНК был проведен модельный опыт, при котором его поверхность обрабатывалась раствором специально синтезированного ампликона (D-петля митохондриальной ДНК длиной 1100 пн). Результаты анализа концентраций ампликона на разных глубинах в монолите после 3-х месяцев его хранения позволяют говорить о практической невозможности проникновения, по крайней мере при непродолжительном хранении, поверхностных загрязнений вглубь отобранных проб мерзлых пород ненарушенной структуры.

При микроскопировании мазков оттаявшего грунта вегетативные клетки микроорганизмов или бактериальные споры не обнаруживались. Это говорит об их малочисленности и, возможно, о тесном контакте с частицами породы [Звягинцев 1987]. Электронномикроскопические исследования также показали наличие в пробах мерзлого грунта лишь единичных клеток, изолированных полисахаридными/полипептидными пленками и прикрепленных к почвенным частицам.

Видимый бактериальный рост на всех средах появлялся на третьи сутки культивирования. На ГРМ-агаре рост был слабый, чаще полупрозрачный. В жидких питательных средах наблюдалось лёгкое помутнение. В мазках обнаруживались мелкие и крупные бациллы, грамположительные неспоровые палочки, грамположительные кокки неправильной формы.

Далее проводили рассев культур, выделенных на плотных и жидких питательных средах, на чашки с ГРМ-агаром для получения изолированных колоний. Посевы культивировали при 28 и 37°C в течение 3-х суток. Большая часть культур при повторном посеве на питательную среду роста не давала. В чистую культуру удалось получить штаммы №№ 6, 13, 14, 15.

После двухнедельной инкубации почвенной взвеси при комнатной температуре в окрашенных по Граму мазках обнаруживались грамположительные палочки различных размеров и кокки неправильной формы. Посев почвенной взвеси проводили по вышеуказанной схеме. На всех питательных средах на первые сутки культивирования наблюдался слабый рост, на третьи – обильный. В мазках обнаруживались мелкие и крупные бациллы, грамположительные неспорообразующие палочки. В отличие от первого варианта опыта, большая часть культур при повторном посеве на питательную среду давала видимый рост. В чистую культуру удалось получить штаммы №№ 17, 20, 27, 29, 30, 32, 33, 34, 37, 39, 40.

Таким образом, можно предположить, что бактерии, сохранившие жизнеспособность в многолетнемерзлых породах, находятся там в покоящихся формах, и для перехода в вегетативное состояние им требуется около трёх суток пребывания при положительных температурах.

По культуральным и морфологическим признакам часть выделенных штаммов были схожи и выделены в условные группы (табл. 1).

Наибольшую группу составляли штаммы (№№13, 15, 17, 30), дающие на ГРМ-агаре блестящие морщинистые колонии неправильной формы. В мазках обнаруживались однотипные короткие грамположительные споровые палочки с закруглёнными концами. Во вторую типичную группу были включены штаммы бактерий (№№20, 27, 40),

образующие на агаре крупные круглые колонии с матовой поверхностью. По морфологии клеток эта группа штаммов также отличалась от предыдущей и представляла собой

длинные спорообразующие палочки с обрубленными концами.

Таблица 1 Морфологические и культуральные признаки выделенных штаммов

Штаммы	Культуральные признаки	Морфологические признаки			
		Окраска по Граму	Форма клетки	Наличие споры	Подвижность
6	Средняя, непрозрачная, круглая, желтая, плоская, гладкая, блестящая,	+	Короткая палочка с закругленными концами	-	+
13 15 17 30	Средняя, непрозрачная, неправильной формы, бесцветная, плоская, морщинистая, блестящая	+	Короткая палочка с закругленными концами	+	+
14	Мелкая, полупрозрачная, круглая, бесцветная, плоская, гладкая, блестящая	+	Короткая палочка с закругленными концами	-	+
20 27 40	Крупная, непрозрачная, круглая, бесцветная, плоская, гладкая, матовая	+	Длинная палочка с обрубленными концами	+	+
29	Крупная, непрозрачная, круглая, бесцветная, плоская, морщинистая, матовая	+	Короткая палочка с закругленными концами	+	+
32	Мелкая, полупрозрачная, круглая, бесцветная, плоская, гладкая, блестящая	+	Короткая палочка неправильной формы	-	+
33 37	Мелкая, полупрозрачная, круглая, бесцветная, плоская, гладкая, блестящая	+	Короткая палочка с обрубленными концами	-	+
34	Мелкая, полупрозрачная, круглая, оранжевая, плоская, гладкая, блестящая	+	Короткая палочка с обрубленными концами	-	+
39	Мелкая, непрозрачная, круглая, бесцветная, плоская, морщинистая, блестящая	+	Короткая палочка неправильной формы	-	+

Штамм №29 по морфологии клеток был близок ко второй группе споровых бактерий, но по культуральным свойствам несколько отличался (табл.2). Остальные выделенные штаммы представляли собой грамположительные неспоровые палочки, различающиеся по морфологии клеток (правильной или неправильной формы, с закругленными или обрубленными концами) или культуральным свойствам (гладкие или морщинистые, наличие или отсутствие пигмента). Выделение большого количества жизнеспособных споровых микроорганизмов можно объяснить наличием у них покоящихся форм (эндоспор), известных высокой устойчивостью к экстремальным физико-химическим факторам [Greenblatt et al. 1999, Nicholson et al. 2000]. Значительно больше вопросов вызывает выделение из столь древних образцов неспорообразующих бактерий. Однако механизм сохранения стабильности биологических молекул в течение сотен тысяч и миллионов лет, пусть даже в составе покоящихся форм микроорганизмов, до конца не ясен [Baker & Agard 1994, Jaenicke 1996, Levy & Miller 1998].

При изучении биохимической активности бактерий, выделенных из многолетнемёрзлых пород, было установлено, что большая часть штаммов была способна к анаэробному росту на ГРМ-агаре или на среде Гисса с глюкозой [Меджидов, 2003]. Часть штаммов росла в анаэробных условиях только на ГРМ-агаре с добавлением 0.2% KNO₃, осуществляя, вероятно, анаэробное нитратное дыхание. Штаммы №№13, 17, 29, 30 и 33 не давали анаэробного роста ни на одной из использованных сред. Однако нельзя исключать способность указанных штаммов

развиваться в естественной бескислородной среде за счёт сбраживания каких-либо иных субстратов (например, сложных биополимеров растительного происхождения). Вместе с тем, можно предположить, что в многолетнемёрзлых породах могут сохраняться как анаэробные, так и аэробные формы, поскольку бактерии пребывают здесь, очевидно, в состоянии глубокого анабиоза.

Все выделенные микроорганизмы были каталазоположительными, редуцировали нитраты до газообразных продуктов и не содержали казеиназу. Результаты остальных биохимических тестов варьировали у разных штаммов. Обращает на себя внимание низкая сахаролитическая активность изолятов: лишь три штамма неспоровых палочек обладали амилазой, а из 7 предложенных сахаров отдельные штаммы использовали лишь маннит и маннозу. При изучении пептолитической активности установлена способность большинства штаммов выделять сероводород при разложении пептонов. К образованию аммиака или индола не был способен ни один из исследованных штаммов. Большинство (10 из 15) изолятов фиксировали атмосферный азот и давали обильный рост на безазотистой среде Эшби. Способность к азотфиксации имеет немаловажное значение в выживании микроорганизмов в условиях дефицита азотного питания.

Интересно сравнение биохимической активности штаммов, объединённых нами в группы по культуральным и морфологическим признакам. Биохимические свойства штаммов первой группы были практически идентичны, лишь штамм №13 отличался от остальных изолятов данной

группы по способности к продукции сероводорода и фиксации азота. Вторая группа также оказалась достаточно однородной по биохимической активности: отличия были отмечены лишь в способности к использованию цитрата в качестве единственного источника углерода и в продукции сероводорода. Штаммы №33 и 37, имеющие схожие

культуральные и морфологические свойства, по биохимической активности сильно различались, поэтому в дальнейших исследованиях рассматривались нами отдельно.

Таблица 2. Биохимические свойства выделенных штаммов

Штаммы	Каталаза	Оксидаза	Тест Фогес-Проскауэра	Использование цитрата	Редукция нитратов	Гидролиз			Образование кислоты из						Образование			Фиксация N ₂	
						Казеина	Желатина	Крахмала	Глюкозы	Маннита	Арабинозы	Ксилозы	Лактозы	Маннозы	Сорбита	Аммиака	Индола		Сероводорода
6	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
13	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
14	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+
17	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+
20	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+
27	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
29	+	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+
30	+	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+
32	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
33	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+
34	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
37	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
39	+	+	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+
40	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+

Таблица 3. Выживаемость выделенных штаммов при экстремальных условиях

Штаммы	Рост при															
	+2°C	+8°C	+43°C	6.5% NaCl	10% NaCl	pH 4.0	pH 5.0	pH 5.5	pH 6	pH 8.5	pH 9.0	pH 10.0	pH 10.5	pH 11.0	pH 12.0	
6	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	
13	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	
14	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	
15	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	
17	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	
20	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	
27	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	
29	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	
30	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	
32	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	
33	-	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	
34	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	
37	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	
39	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	
40	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	

Интересно сравнение биохимической активности штаммов, объединённых нами в группы по культуральным и морфологическим признакам. Биохимические свойства штаммов первой группы были практически идентичны, лишь штамм №13 отличался от остальных изолятов данной группы по способности к продукции сероводорода и фиксации азота. Вторая группа также оказалась достаточно однородной по биохимической активности: отличия были отмечены лишь в способности к использованию цитрата в качестве единственного источника углерода и в продукции

сероводорода. Штаммы №33 и 37, имеющие схожие культуральные и морфологические свойства, по биохимической активности сильно различались, поэтому в дальнейших исследованиях рассматривались нами отдельно.

При изучении диапазона устойчивости выделенных штаммов к различным физико-химическим факторам установлено, что большинство изученных штаммов одинаково хорошо росли при температуре от +8 до +43°C. Столь широкий температурный диапазон нередко

отмечается у бактерий, выделенных их зон вечной мерзлоты [Абызов и др. 2004]. Нижний температурный предел роста для большинства штаммов составлял +8°C. Инкубация при +2°C не приводила к образованию видимых колоний в течение 2 месяцев. В аналогичных экспериментах других исследователей [Катайма et al. 2007, Брушков и др. 2009] обнаруживались изоляты, способные к росту при -5°C. Высокие температуры (+43°C) подавляли рост четырех штаммов. По данным литературы, устойчивость микроорганизмов из многолетнемерзлых образцов к высоким температурам сильно варьирует. Так, изолят *Vacillus* sp. штамм 3М, выделенный ранее из пород Мамонтовой горы, имел температурный оптимум роста +37°C [Брушков и др. 2009]. Штаммы, изолированные из льдов Якутии и Аляски, не росли при температуре +30°C, т.е. являлись облигатными психрофилами [Катайма et al. 2007]. Из льдов Антарктиды выделялись как психрофильные, так и типично мезофильные микроорганизмы [Абызов и др. 2004].

Высокие концентрации хлорида натрия губительно действовали на большинство выделенных штаммов. Присутствие в среде 6.5% хлорида натрия подавляло рост семи штаммов, при содержании в среде 10% хлорида натрия ни один из исследованных штаммов видимого роста не давал. Нижний предел значений рН, при котором наблюдался рост выделенных культур, варьировал от 5.0 до 6.0. Для девяти штаммов была установлена устойчивость к высоким значениям рН (11.0). При значении рН 12.0 роста выделенных культур не наблюдалось (табл.3).

При сравнении пределов толерантности к различным физико-химическим факторам штаммов внутри выделенных нами групп было установлено, что устойчивость штаммов первой группы абсолютно идентична, штаммы второй группы имели небольшие отличия в чувствительности к 6.5 % NaCl и к кислотности (рН 5.0).

Таблица 4. Антибиотикоустойчивость штаммов микроорганизмов

Группы антибиотиков по хим. строению	Антибиотик	Штаммы														
		6	13	14	15	17	20	27	29	30	33	37	39	40	47	
Аминогликозиды	Стрептомицин	++	+	+	++	++	++	++	++	+	-	-	-	++	++	
	Неомицин	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
Макролиды	Эритромицин	++	-	-	++	++	++	++	++	+	++	-	-	++	++	
	Олеандомицин	++	-	-	+	++	++	++	-	++	-	-	-	++	++	
Бета-лактамы	Бензилпеницилин	++	++	-	++	++	+	-	++	++	++	-	-	-	-	
	Оксациллин	++	++	-	++	++	-	-	++	++	++	-	-	-	-	
	Карбенициллин	++	++	-	++	++	+	+	++	++	++	++	++	+	+	
Ароматические антибиотики	Левомецетин	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	

Примечание: -- устойчивые штаммы; + - умеренно устойчивые штаммы; ++ - чувствительные штаммы.

При сравнении антибиотикоустойчивости изолятов двух выделенных нами групп установлены существенные штаммовые различия в чувствительности к макролидным и беталактамным препаратам. Чувствительность к аминогликозидам оказалась более стабильным признаком. Полученные данные значительно отличаются от результатов аналогичных исследований микроорганизмов, выделенных из покровных льдов Антарктиды, где отмечена высокая устойчивость изолятов к большинству

антибиотиков [Андреева и др. 2008]. Возможно, это связано с гораздо более молодым возрастом антарктических льдов по сравнению с древними многолетнемерзлыми толщами центральной Якутии, поскольку несмотря на таксономическую схожесть микроорганизмов из природных льдов [Brinkmeyer et al. 2003], спектр их антибиотикоустойчивости отличается в зависимости от места выделения, возраста проб и вероятности контакта с современными организмами [Mindlin et al. 2008].

Нами были изучены антагонистические свойства выделенных штаммов в отношении стандартных тест-культур: *E. coli* 113-13, *S. aureus* 209-P, *B. cereus* 8035. Антагонистическую активность в отношении *E. coli* проявил лишь один штамм (№29). Рост грамположительных бактерий *S. aureus* и *B. cereus* подавляли штаммы №№13, 15, 30, 39. Штаммы №17 и 33 проявляли антагонистическую активность только в отношении *B. cereus*, штамм №29 – только в отношении *S. aureus*. Штаммы №№6, 14, 20, 27, 32, 34, 37, 40 не подавляли роста тест-культур, а штамм №37 оказывал стимулирующий эффект на рост *B. cereus*. Учитывая, что из многолетнемерзлых пород выделяются преимущественно грамположительные микроорганизмы, способность выделенных нами изолятов подавлять рост бактерий именно этой морфологической группы, делает их более конкурентоспособными в их естественной среде обитания.

Штаммы, отнесенные нами к I и II группам спорных бактерий, проявили схожую антагонистическую активность. В I группе штаммы №№13, 15, 30 подавляли рост *S. aureus* и *B. cereus*, штамм №17 – только *B. cereus*. Все изоляты II группы не проявили антагонизма по отношению к исследуемым тест-культурам.

При изучении антибиотикоустойчивости выделенных штаммов было установлено, что штаммы №№6, 15, 17, 30 чувствительны ко всем использованным антибиотикам, кроме левомицетина. Максимальную устойчивость проявили штаммы №№14, 37, 39. Остальные изоляты характеризовались неодинаковой чувствительностью к антибиотикам различных групп. Неомицин оказывал сильное антибактериальное действие в отношении всех выделенных штаммов. Наиболее слабую биологическую активность проявил левомицетин, к которому оказался чувствительным только штамм №27 (табл.4).

Выводы

Многолетнемерзлые породы обнажения Мамонтова гора содержат реликтовые жизнеспособные микроорганизмы. Культивируемые бактерии немногочисленны, содержатся в мерзлых породах в виде единичных выживших клеток, споры и колонии при микроскопических исследованиях проб грунтов не обнаружены.

Таксономическое разнообразие микроорганизмов невелико, большая их часть недоступна для культивирования, что подтверждается прекращением роста бактериальных клеток после переноса их на искусственные питательные среды. Доминантных культур не выявлено. Все выделенные штаммы грамположительны и отличаются незначительным набором признаков.

Отличительными особенностями изолятов Мамонтовой горы от других реликтовых микроорганизмов, выделенных из более молодых многолетнемерзлых пород других регионов, являются повышенная способность к азотфиксации, антибиотикочувствительность, незначительные антагонистические свойства и способность к активному росту в широком диапазоне значений температур, кислотности и при других экстремальных условиях.

Выявленные биологические свойства бактерий, наряду с самим фактом сохранения ими жизнеспособности на протяжении значительного промежутка времени, позволяет говорить о необходимости дальнейшего их изучения и перспективности использования в биотехнологиях.

Литература

- Андреева И. С. 2008. Природные резервуары множественной устойчивости микроорганизмов к антибиотикам. Материалы IV съезда Российского общества биохимиков и молекулярных биологов. – Новосибирск.- 11-15 мая, С.613
- Абызов С.С., Мицкевич И.Н., Поглазова М.Н., Иванов М.В. 2004. Микробиологические исследования ледниковой толщи Антарктиды // Труды ин-та микробиол. им. С.Н. Виноградского. Вып. 12. С. 7 - 28.
- Архипов С.А., Волкова В.С. 1994. Геологическая история, ландшафты и климаты плейстоцена Западной Сибири. Новосибирск, НИЦ ОИГТМ СО РАН, 105 с.
- Брушков А.В., Мельников В.П., Суховой Ю. Г., Грива Г. И., Репин В. Е., Каленова Л. Ф., Бреннер Е. В., Субботин А. М., Трофимова Ю. Б., Танака М., Катаяма Т., Утсуми М. 2009. Реликтовые микроорганизмы криолитозоны как возможные объекты геронтологии. // Успех геронтологии. Т.22, №2: 253 - 260.
- Волкова В.С., Кулькова Н.А. 1988. Количественная оценка некоторых элементов климата позднего олигоцена и неогена. Палинология СССР. – Новосибирск: 31 - 38.
- Грива Г.И. 2005. Геоэкологические условия разработки газовых месторождений Ямала. – Томск, 330 с.
- Гричук В.П., Зеликсон Э.М., Борисова О.К. 1987 Реконструкция климатических показателей раннего кайнозоя по палеофлористическим данным Климаты Земли в геологическом прошлом. – М: 69 - 77.
- Звягинцев Д.С.1987. Почва и микроорганизмы. М. 256 с.
- Зубаков В.А. 1990. Глобальные климатические события неогена. – Ленинград, 223 с.
- Лазуков Г.И. . 1989. Плейстоцен территории СССР. М. 320 с.
- Меджидов М.М. 2003. Справочник по микробиологическим питательным средам. – М., 208 с.
- Практикум по микробиологии. 2005. Под ред. А.И. Нетрусова. – М. 608 с.
- Разрез новейших отложений Мамонтова гора. 1973. Под ред. К.К. Маркова. – М., 1973. 198 с.
- Репин В.Е. Особенности эволюции бактерий. 2008. В кн.: Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле, ред. О.Т. Русинек, В.А.Филалков. – Новосибирск. С. 253 - 264.
- Abyzov, S.S., Duxbury, N.S., Bobin, N.E. 2006. Super-long Anabiosis of Ancient Microorganisms in Ice and Terrestrial Models for Development of Methods to Search for Life on Mars, Europa and other Planetary Bodies Advances in Space Research. V.38, 6: 1191 - 1197
- Ashcroft F. 2000. Life at the Extremes. Harper Collins, 326 p.
- Baker, D., Agard, D. 1994. Kinetics versus thermodynamics in protein folding. Biochemistry, 33: 7505 – 7509.
- Brinkmeyer R., Knittel K., Jürgens J. 2003. Diversity and Structure of Bacterial Communities in Arctic versus Antarctic Pack Ice. Appl. Environ. Microbiol. 11: 6610 - 6619.
- Brown M.V., Bowman J.P. 2001. A molecular phylogenetic survey of sea-ice microbial communities (SIMCO) . FEMS Microbiology Ecology. 2001. Vol.35: 267 - 275.
- Greenblatt C.L., Davis A., Clement B.G. 1999.. Diversity of Microorganisms isolated from amber. Microbial Ecology. №38: 58 - 68.
- Jaenicke R. 1996. Stability and Folding of Ultrastable Proteins In: Eye Lens Crystallins and Enzymes from Thermophiles. FASEB. №10: 84 - 92.
- Johnson S.S., Hebsgaard M.B., Christensen T.R. 2007. Ancient bacteria show evidence of DNA repair. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. №104: 14401 - 14405.
- Katayama T., Tanaka M., Moriizumi J. Brouchkov A. 2007. Phylogenetic analysis of bacteria preserved in a permafrost ice wedge for 25000 years . Appl. Environ. Microbiol. Vol. 73, №7: 2360 - 2363.
- Levy M., Miller S.L. 1998. The stability of the RNA bases: Implications for the origin of life . Biochemistry. №95 (14): 7933 - 7938.
- Mindlin S.Z., Soina V.S., Petrova M.A., Gorlenko Zh.M. 2008. Isolation of antibiotic resistance bacterial strains from Eastern Siberia permafrost sediments . Russian Journal of Genetics. Vol. 44: 27 - 34.
- Nicholson W.L., Munakata N., Horneck G.. 2000. Resistance of Bacillus endospores to extreme terrestrial and extraterrestrial environments. Microbiol. Mol. Biol. №64: 548 - 572.
- Репин В., Гус'ков А.А., Беланов Е.Ф. 2000. Permafrost as a potential source for replenishing collections with pathogenic microorganisms . Hydrological Science and Technology. Vol.16, №1-4: 35 - 39.