

УДК 579.26

**А.Б. Таширев², В.А. Романовская¹, П.В. Рокитко¹, С.О. Шилин¹,
Н.А. Черная¹, А.А. Таширева²**

¹Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины,

ул. Академика Заболотного, 154, Киев ГСП, Д03680, Украина

²Национальный антарктический научный центр МОН Украины

бульв. Тараса Шевченко, 16, Киев

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НАЗЕМНЫХ БИОТОПОВ АНТАРКТИКИ

Проведен микробиологический анализ 120-ти образцов наземных биотопов западного побережья Антарктического полуострова (мыс Rasmussen, мыс Tuxen, гора Waugh), островов Аргентинского архипелага (Galindez, Skua, Corner, Barchans, Irizar, Uruguay, Cruls, Three little pig, King-Georg), а также близлежащих к ним островов (с севера – Petermann, с востока – группа островов Jalour, с юго-востока – Berthelot), и более удалённых от них островов (Darboux, Lippmann, Booth). Установлено, что общее количество хемоорганотрофных аэробных микроорганизмов составляло 10^6 – 10^8 клеток/г почвы, что меньше на 2–3 порядка, чем в регионах с умеренным климатом. Наблюдается тенденция уменьшения количества хемоорганотрофных микроорганизмов в антарктических биотопах (клеток/г образца) в таком порядке: почва (1×10^7 – 8×10^6), подземная часть мха (1×10^6 – 5×10^7), трава *Deschampsia antarctica* (10^6 – 10^8), ил пресного водоёма (10^5 – 10^7), наземная часть мха (10^3 – 10^6), лишайники (10^3 – 10^6). В антарктических образцах обнаружены представители нескольких филогенетических линий: Proteobacteria (роды *Pseudomonas*, *Methylobacterium*, *Enterobacter*), Firmicutes (роды *Bacillus*, *Staphylococcus*), Actinobacteria (роды *Brevibacterium*, *Actinomyces*, *Streptomyces*). Выявленные в Антарктике роды бактерий, как правило, широко распространены в различных регионах Земли с умеренным климатом. Из биоплёнок обрастания на вертикальных скалах острова Galindez, а также из почвы острова Irizar изолированы микроорганизмы, подобные виду *Ecxophiala nigra* (Issatsch.) Naats et de Hoog 1999, который впервые был обнаружен академиком Б.Л. Исаченко 100 лет назад в воде Арктики.

Ключевые слова: острова Антарктики, антарктические биотопы, разнообразие микроорганизмов.

Первые работы по микробиологии полярных регионов Земли (Антарктики и Арктики) относятся к концу XIX – началу XX века. Однако, несмотря на многочисленные публикации, они не дают полного представления о разнообразии микроорганизмов в такой уникальной географической зоне как Антарктика. В 2002 г. Институт микробиологии и вирусологии НАН Украины при научно-организационной, финансовой и логистической поддержке Национального антарктического научного центра МОН Украины приступил к изучению антарктических микроорганизмов на острове Галиндез, где на Украинской антарктической станции «Академик Вернадский» был основан биогеографический исследовательский полигон. С 2005 г. эти исследования были расширены за счет системного микробиологического анализа других островов Аргентинского архипелага, а также западного побережья Антарктического полуострова. Цель работы – оценить разнообразие хемоорганотрофных аэробных микроорганизмов в наземных биотопах Антарктики.

Материалы и методы. Образцы для микробиологических исследований отбирали стандартными методами в различных биотопах западного побережья Антарктического полуострова, а также на прилегающих к нему островах Аргентинского архипелага. Исследовали следующие биотопы: почва, трава, мхи, лишайники и ил пресных водоёмов.

Хемоорганотрофные аэробные микроорганизмы выделяли из нативных (хранение при температуре +5°C, 10 сут.) и замороженных (хранение при -20°C, 30 сут.) образцов. Количество микроорганизмов в исследуемых образцах определяли путём посева последовательных десятикратных разведений образцов (0.1 мл) на агаризованные питательные среды: NA –

*Работа выполнена при частичном финансировании Государственного фонда фундаментальных исследований (проект № Ф28.4/030, договор № Ф28/417), а также Национального антарктического центра МОН Украины.

«Nutrient Agar» (фирма HiMedia Laboratories Pvt. Ltd.) и СА – сусло агар. Для подавления грибной микрофлоры в среду NA добавляли 50 мг нистатина на 1 л среды. Эксперименты проводили в трех повторностях (15–20°C, 5–15 суток).

Для выявления качественного разнообразия аэробных хемоорганотрофных бактерий в исследованных образцах учет количества выросших колоний на NA проводили дифференцированно в течении 15-ти суток (с периодичностью двое-трое суток). Подсчитывали различные морфотипы колоний в чашках, где общее количество колоний не превышало 50-ти, т.е. учитывали только доминирующие в каждом исследованном образце морфотипы хемоорганотрофов. Основным критерием для определения различных морфотипов колоний служила совокупность следующих признаков: пигментация, выделение водорастворимого пигмента, образование внеклеточной слизи, консистенция, размер, образование воздушного и субстратного мицелия и т.п.

Чистые культуры выделяли, выполняя стандартные процедуры. Идентификацию бактерий до рода проводили на основании изучения их морфолого-культуральных и некоторых физиологических свойств общепринятыми методами по [6], а также используя сиквенс-анализ генов 16S рРНК. В частности, определяли следующие культурально-морфологические свойства: окраску клеток по Граму, форму, размеры и подвижность клеток, образование спор и капсул, способ деления клеток, почкование. Колонии характеризовали, как указано выше, для выявления различных морфотипов. У изолированных штаммов определяли наличие каталазы, способность факультативно расти в анаэробных условиях (О/Ф тест), ассимиляцию источников углерода, рост при различных температурах [6]. Методами, описанными нами ранее [7], из биомассы антарктических бактерий выделяли препараты ДНК, с использованием ПЦР получали амплификаты гена 16S рРНК, которые далее сиквенировали. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей генов 16S рРНК антарктических микроорганизмов с таковыми различных видов проводили, используя базу данных GenBank, что позволяло установить их родовую принадлежность.

Результаты и их обсуждение. Проведен микробиологический анализ 120-ти образцов биотопов, которые типичны для западного побережья Антарктического полуострова (мыс Rasmussen, мыс Tuxen, гора Waugh), островов Аргентинского архипелага (Galindez, Skua, Corner, Barchans, Irizar, Uruguay, Cruls, Three little pig, King-Georg), а также близлежащих к ним островов: с севера – Petermann, с востока – группа островов Jalour, с юго-востока – Berthelot, и более удалённых островов: Darboux, Lippmann, Booth. В таблице представлены результаты некоторых наиболее полно изученных регионов Антарктики.

Установлено, что общее количество хемоорганотрофных микроорганизмов составляло 10^6 – 10^8 клеток/г почвы (таблица), что меньше на 2–3 порядка, чем в регионах с умеренным климатом (например, в дерново-подзолистых почвах Украины). Видимо, это закономерный факт для Антарктики, обусловленный как низкой температурой окружающей среды даже в летний период (+5...+10°C), так и особенностями исследуемых почв (малое содержание органических веществ и гумуса, как было показано в работе [3]). В почвах других исследованных регионов (острова Irizar, Uruguay, Corner, Skua, King-Georg, Barchans, Berthelot, Cruls), не представленных в таблице, количество хемоорганотрофных микроорганизмов находилось примерно в том же диапазоне: 1×10^7 – 8×10^8 клеток/г образца. Сравнительный анализ показал, что как из нативных (хранение при температуре +5°C, 10 сут.), так и из замороженных (хранение при -20°C, 30 сут.) образцов из одних и тех же пунктов отбора выделяется примерно равное количество клеток микроорганизмов. Наиболее высокая их численность обнаружена как в почвах – 1×10^7 – 8×10^8 клеток/г образца, так и в почвенно-растительных образцах (подземная часть мха, трава *Deschampsia antarctica*) – 1×10^6 – 5×10^7 клеток/г образца. Следует отметить, что *D. antarctica* является доминирующим представителем высших растений в исследованных регионах Антарктики. Высокая численность микроорганизмов в почвенно-растительных образцах, видимо, обусловлена наличием почвенных частиц на них, т.е. не следует оценивать этот факт, как преобладание эпифитных бактерий в данных образцах. На наземной части мхов и на лишайниках обнаружено меньшее количество хемоорганотрофных микроорганизмов. В этих образцах, также как и на траве (*Deschampsia antarctica*), выявлены розовоокрашенные метилотрофные бактерии рода *Methylobacterium* [8].

Таким образом, в наземных биотопах исследованных антарктических островов и западном побережье Антарктического полуострова наблюдается тенденция уменьшения количества хемоорганотрофов (клеток/г почвы) в таком порядке: почва ($1 \times 10^7 - 8 \times 10^8$), подземная часть мха ($1 \times 10^6 - 5 \times 10^7$), трава *Deschampsia antarctica* ($10^6 - 10^8$), ил пресного водоёма ($10^5 - 10^7$), наземная часть мха ($10^3 - 10^6$), лишайники ($10^3 - 10^6$). Как правило, количество доминирующих морфовидов было выше в тех образцах, в которых больше численность клеток (острова Lippmann, Darboux) (таблица).

Таблица

Численность хемоорганотрофных микроорганизмов в наземных биотопах антарктических образцов некоторых изученных регионов

Регион	Характеристика образца	Выявлено в 1 г образца	
		Клеток	Морфовидов
Острова			
Lippmann	Почва (под мхом)	2×10^8	6
– " –	¹ Почва на склоне	1×10^7	4
– " –	Зелёный мох (с почвой)	1.5×10^7	5
– " –	² Трава	1.5×10^8	4
– " –	³ Лишайник	6×10^4	4
– " –	⁴ Лишайник	3×10^7	4
Darboux	Почва (под мхом)	1×10^7	4
– " –	Мох	2.6×10^7	4
– " –	² Трава	1×10^8	5
– " –	Лишайник (кустистый)	8×10^4	3
Booth, Порт Шарко	⁵ Почва (осадок)	2.8×10^7	4
– " –	Наземная часть мха	$1,0 \times 10^6$	2
– " –	⁶ Лишайник	5×10^5	2
– " –	Ил пресного водоёма	6×10^6	4
Petermann	Почва	$2,7 \times 10^7$	4
– " –	Наземная часть мха	1×10^3	1
– " –	Подземная часть мха	4×10^6	6
– " –	² Трава	2×10^7	3
– " –	⁷ Лишайник (кустистый)	1×10^6	3
– " –	Ил пресного водоёма	$3,2 \times 10^7$	3
Западное побережье Антарктического полуострова			
Мыс Тухен	Почва (под мхом)	2×10^7	3
– " –	Наземная часть мха	3×10^5	1
– " –	Подземная часть мха	3×10^7	3
– " –	⁸ Лишайник	2×10^5	1
– " –	⁶ Лишайник на камне	1×10^6	5
мыс Rasmussen	Почва (под мхом)	2×10^7	3
– " –	Наземная часть мха	6×10^4	2
– " –	Подземная часть мха	3×10^7	3
– " –	² Трава	5×10^7	3
– " –	Лишайник	4×10^6	2
– " –	Ил пресного водоёма	6×10^5	2
гора Waugh	⁹ Мох (с почвой)	4×10^6	3
– " –	¹⁰ Мох (с почвой)	4×10^6	4
– " –	² Трава	4×10^8	4
– " –	³ Лишайник	8×10^5	4

Примечания. ¹Почва, на которой отсутствует растительность. ²Трава *Deschampsia antarctica*. ³Смесь разных видов лишайников, расположенных на камне. ⁴Лишайники, похожие на березовую кору (диаметр 1 см, высота – 0,5 см), расположенные в скальной нише. ⁵Находились в районе стока воды. ⁶Находились на камне среди мхов. ⁷Кустистый лишайник на скале. ⁸Смесь различных видов лишайников, в том числе *Prosiola*. ⁹Разные виды мха на горизонтальной части скалы. ¹⁰Зеленый однородный мох, расположен на склоне скалы.

Более детальный микробиологический анализ был проведен на биогеографическом исследовательском полигоне на острове Галиндез. Полигон, расположенный на крутом холме, представляет собой уникальный термостатированный антарктический оазис, в котором присутствуют все типы наземных антарктических биотопов, такие как пресные водоёмы, ручьи, почва, водорослево-бактериальная плёнка, лишайники и мхи, высшие растения (трава *Deshampcia antarctica*, реже трава *Colombatus quitensis*), гнездовая птица. Полигон находится на небольшой высоте (40–58 м) и поэтому на протяжении всего полярного лета (средняя температура +5...+10°C) происходит постоянное таяние льда и снега, и, соответственно, идет непрерывный поток воды по водосборам полигона. Вследствие этого, на полигоне формируется режим, обеспечивающий жизнедеятельность микроорганизмов. Чтобы охватить различные климатические и почвенные условия стационарные пункты наблюдения были расположены в различных местах полигона: на северо-западном (№№ 10, 26, 30), северо-восточном (№№ 14, 17, 20) и юго-восточном (№№ 12, 21) склонах двух возвышенностей на высоте от 40 до 55 м над уровнем океана.

Результаты, полученные при посеве образцов некоторых стационарных пунктов наблюдения на острове Galindez, представлены на рисунке. Наблюдается тенденция уменьшения количества хемоорганотрофных микроорганизмов в наземных биотопах в таком порядке: почва, подземная часть мха, ил пресного водоёма, наземная часть мха (рисунок). Это соответствует закономерности, которая наблюдалась в других регионах Антарктики (таблица). Результаты, полученные при посеве образцов наземных биотопов некоторых стационарных пунктов наблюдения на полигоне острова Galindez, показали также, что общее количество микроорганизмов в них сравнимо с таковым на равнинной части острова.

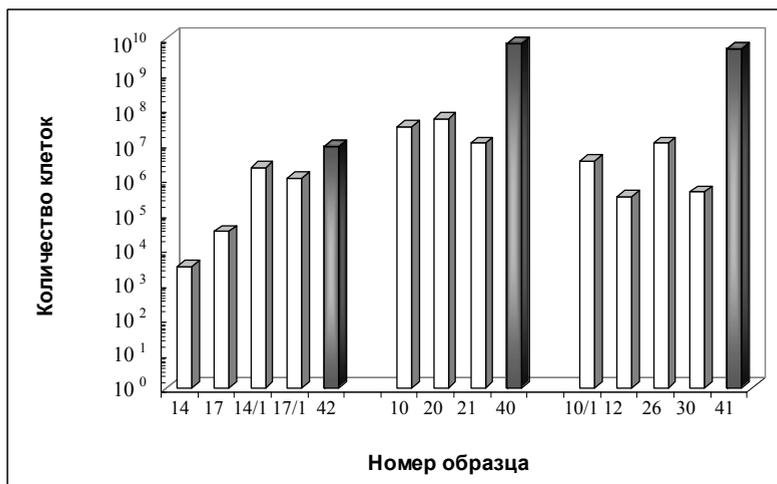


Рисунок. Количество хемоорганотрофных микроорганизмов на острове Galindez (Антарктика, экспедиция 2007 г.) и в окрестностях г. Киева (Украина).

№№ стационарных пунктов наблюдения на острове Galindez и исследованные биотопы: 14, 17 – наземная часть мха; 14/1, 17/1 – подземная часть мха; 10, 20, 21 – почва; 10/1, 12, 26, 30 – ил пресного водоёма. То же в окрестностях Киева: 40 – почва, 41 – ил пресного водоёма, 42 – наземная часть мха.

Среди специфических физиологических групп почвенных микроорганизмов в этих же образцах выявлены олигокарботрофы (2×10^6 клеток/г), меньшее количество олигоазотрофов и азотфиксаторов (1×10^5 клеток/г), а также целлюлозоразрушающих микроорганизмов (2×10^4 клеток/г) [3].

Выполняя данную работу, мы предполагали, что микробиологический анализ образцов, отобранных на географически обособленных островах Антарктики, покажет, находятся ли изолированные микроорганизмы только в этом узком географическом ареале (эндемизм) или такие же виды существуют в других географических зонах, т. е. происходит ли глобальное распределение видов. Общепринято считать, что для микроорганизмов не существует геогра-

фических барьеров, которые, как известно, останавливают перемещения крупных животных и растений. Однако некоторые исследователи оспаривают такую вездесущность микроорганизмов, полагая, что те или иные таксоны могут быть привязаны только к определённым регионам, которые сформированы специфическими географическими или климатическими условиями [9, 13]. Поэтому у ряда антарктических штаммов мы определяли родовую принадлежность (на основании сиквенс-анализа генов 16S рПНК, а также морфолого-культуральных и некоторых физиологических тестов). В результате сиквенс-анализа генов 16S рПНК обнаружены представители родов *Brevibacterium*, *Methylobacterium*, *Enterobacter*, *Staphylococcus*. Ранее из этих же антарктических образцов изолировано три вида *Pseudomonas* [4]. На основании изучения морфолого-культуральных свойств показано, что некоторые антарктические микроорганизмы можно отнести к родам *Bacillus*, *Staphylococcus*, *Actinomyces*, *Streptomyces*. Таким образом, в антарктических образцах были обнаружены представители нескольких филогенетических линий: *Proteobacteria* (роды *Pseudomonas*, *Methylobacterium*, *Enterobacter*), *Firmicutes* (роды *Bacillus*, *Staphylococcus*), *Actinobacteria* (роды *Brevibacterium*, *Actinomyces*, *Streptomyces*).

Среди исследованных антарктических бактерий нами не было выявлено новых таксонов, хотя в последние годы из озёр Антарктики выделены новые виды хемоорганотрофных [11, 12] и хемолитоавтотрофных микроорганизмов [10]. Приведенные ссылки – это далеко не полный перечень работ, в которых описаны новые виды, изолированные из Антарктики. При этом следует иметь в виду, что за последние 5–10 лет не только в Антарктике, но также в других регионах и экосистемах Земли выявлено значительное количество новых видов микроорганизмов, что вызвано успешным применением современных методов при их идентификации. Наши результаты относительно идентификации изолированных антарктических микроорганизмов носят предварительный характер и не позволяют сделать однозначный вывод о наличии или отсутствии эндемизма у микроорганизмов в Антарктике. Требуются дальнейшие микробиологические исследования в этом уникальном регионе. Нам представляется важным противоположный эндемизму аспект, который прослеживается при анализе представленных результатов – это наличие в Антарктике микроорганизмов, которые относятся к традиционным классическим родам и видам, широко распространённым в различных регионах Земли с умеренным климатом. Не исключено, что большинство из них были занесены в Антарктику при миграции птиц, в результате антропогенного загрязнения на действующих станциях и т.п.

Вместе с тем мы изолировали из биоплёнок обрастания на вертикальных скалах острова Галиндез, а также из почвы острова Иризар, так называемые «чёрные дрожжи». Они синтезируют водонерастворимый внутриклеточный чёрный пигмент, который по предварительным данным является меланином. Изолированные нами из антарктических образцов «чёрные дрожжи» подобны *Exophiala nigra* (Issatsch.) Naats et de Hoog 1999. Впервые представители данного вида были обнаружены академиком Б.Л. Исаченко 100 лет назад в воде Арктики на глубине 5–10 м [1, 2]. Впоследствии «чёрные дрожжи» *Nadsoniella nigra var. hesuelica* были изолированы из Антарктики (из образца примитивной почвы, взятой с острова Хесуэлл) [5]. На сегодняшний день данный вид обнаружен исключительно в полярных регионах Земли, и пока отсутствуют сведения о существовании этого вида в регионах с умеренным климатом, что может свидетельствовать об эндемизме некоторых таксонов микроорганизмов в полярных регионах Земли.

В целом, полученные результаты свидетельствуют о таксономическом разнообразии микроорганизмов в наземных биотопах островов Аргентинского архипелага в Антарктике, а также на западном побережье Антарктического полуострова. Не обнаружено значительных различий относительно количественного состава микрофлоры в исследованных регионах. По предварительной оценке, несмотря на географическую изолированность островов Антарктики и специфические климатические условия на них, большинство изолированных нами микроорганизмов относятся к традиционным классическим таксонам, широко распространённым в различных регионах Земли с умеренным климатом, исключение – *Exophiala nigra* (Issatsch.) Naats et de Hoog 1999.

О.Б. Таширєв², В.О. Романовська¹, П.В. Рокитко¹, С.О. Шилін¹,
Н.А. Чорна¹, Г.О. Таширєва²

¹Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України, Київ

²Національний антарктичний науковий центр МОН України, Київ

МІКРОБІОЛОГІЧНИЙ АНАЛІЗ НАЗЕМНИХ БІОТОПІВ АНТАРКТИКИ

Резюме

Проведено мікробіологічний аналіз 120-ти зразків наземних біотопів західного узбережжя Антарктичного півострова (мис Rasmussen, мис Tuxen, гора Waugh), островів Аргентинського архіпелагу (Galindez, Skua, Corner, Barchans, Irizar, Uruguay, Cruls, Three little pig, King-George), а також сусідніх з ними островів (з півночі – Petermann, із заходу – група островів Jalour, з південного сходу – Berthelot); та більш віддалених від них островів (Darboux, Lippmann, Booth). Встановлено, що загальна кількість хемоорганотрофних аеробних мікроорганізмів складала 10^6 – 10^8 клітин/г ґрунту, що менше на 2–3 порядки, ніж у регіонах з помірним кліматом. Спостерігається тенденція зменшення кількості хемоорганотрофних мікроорганізмів в антарктичних біотопах (клітин/г зразка) у такому порядку: ґрунт (1×10^7 – 8×10^8), підземна частина моху (1×10^6 – 5×10^7), трава *Deschampsia antarctica* (10^6 – 10^8), мул прісного водоймища (10^5 – 10^7), надземна частина моху (10^3 – 10^6), лишайники (10^3 – 10^6). В антарктичних зразках виявлено представників декількох філогенетичних ліній: *Proteobacteria* (роди *Pseudomonas*, *Methylobacterium*, *Enterobacter*), *Firmicutes* (роди *Bacillus*, *Staphylococcus*), *Actinobacteria* (роди *Brevibacterium*, *Actinomyces*, *Streptomyces*). Виявлені в Антарктиці роди бактерій, як правило, широко розповсюджені в різних регіонах Землі з помірним кліматом. Із біоплівки обростання на вертикальних скалах острова Galindez, а також з ґрунту острова Irizar ізольовано мікроорганізми, що подібні до виду *Exophiala nigra* (Issatsch.) Haats et de Hoog 1999, якого вперше було виявлено академіком Б.Л. Ісаченко 100 років тому у водах Арктики.

Ключові слова: острови Антарктики, антарктичні біотопи, різноманіття мікроорганізмів.

А.В. Таширєв², В.А. Романовська¹, П.В. Рокитко¹, С.О. Шилін¹,
Н.А. Чорна¹, А.А. Таширєва²

¹Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

²National Antarctic Scientific Centre, Ministry of Education and Science of Ukraine, Kyiv

MICROBIOLOGICAL ANALYSIS OF TERRESTRIAL BIOTOPES OF THE ANTARCTIC REGION

Summary

Microbiological analysis has been made of 120 samples from biotopes of the western coast of the Antarctic peninsula (Rasmussen cove, Tuxen cove, Waugh mountain), Argentine archipelago islands (Galindez, Skua, Corner, Barchans, Irizar, Uruguay, Cluls, Three Little Pigs, King-George), as well as neighbouring islands (Petermann – on the north, a group of Jalour islands – on the east, Berthelot – on the south-east); and more remote islands (Darboux, Lippmann, Booth). It was found out that the total number of chemoorganotrophic aerobic microorganisms was 10^6 – 10^8 cells/g of soil, that was by 2-3 orders lower than in the regions with temperate climate. One can observe a tendency of decreasing the quantity of chemoorganotrophic microorganisms in the Antarctic biotopes (cells/g of a sample) in the following order: soil (1×10^7 - 8×10^8), underground part of moss (1×10^6 - 5×10^7), grass *Deschampsia antarctica* (10^6 – 10^8), slit of fresh-water reservoir (10^5 – 10^7), ground part of moss (10^3 – 10^6), lichens (10^3 – 10^6). Representatives of several phylogenetic lines: *Proteobacteria* (genera *Pseudomonas*, *Methylobacterium*, *Enterobacter*), *Firmicutes* (genera *Bacillus*, *Staphylococcus*), *Actinobacteria* (genera *Brevibacterium*, *Actinomyces*, *Streptomyces*) have been found in the Antarctic samples. As a rule, genera of bacteria found in the Antarctic Region are widely distributed in different regions of the Earth with temperate climate. Microorganisms similar to the species *Exophiala nigra* (Issatsch.) Haats et de Hoog 1999, which was first detected 100 years ago by Academician B.L. Isachenko in the Arctic region water, were also isolated from biofilms on vertical rocks of the Galindez Island as well as from the soil of the Irizar Island.

The paper is presented in Russian.

К е у w o r d s: Antarctic islands, Antarctic biotopes, diversity of microorganisms.

Т h e a u t h o r ' s a d d r e s s: Romanovskaya V.A., Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine; 154 Acad. Zabolotny St., Kyiv, MSP, D03680, Ukraine.

1. Исаченко Б.Л. Исследования надъ бактеріями Севернаго Ледовитаго Океана. – Петроградъ: Типографія В.О. Киршбаума, 1914. – 297 с.
2. Исаченко Б.Л. Избранные труды. – Москва-Ленинград: Изд. Академии наук СССР, 1951. – Т. 1. – 408 с.
3. Лутинська Г.О., Таширева Г.О. Мікробні угруповання ґрунто-субстратів антарктичного острову Галіндез // Мікробіол. журнал. – 2009. – 71, № 0. – С. 00-00.
4. Коцофляк О.І., Рева О.М., Таширев О.Б. Таксономічний склад та антагоністичні властивості антарктичних флуоресціюючих бактерій роду *Pseudomonas* // Мікробіол. журнал. – 2004. – 66, № 2. – С. 3–10.
5. Лях С.П., Рубан Е.Л. Антарктические «черные дрожжи» *Nadsoniella nigra* var. *hesuelica* (характеристика и идентификация штамма 365) // Известия Академии наук СССР. Сер. биол. – 1970. – № 4. – С. 581–592.
6. Методы общей бактериологии: Пер. с англ. / Под ред. Ф. Герхард и др. – Москва: Мир, 1983. – Т.3. – 263 с.
7. Романовская В.А., Рокитко П.В., Шилин С.О., Малащенко Ю.Р. Идентификация штаммов *Methylobacterium* с использованием сиквенс-анализа генов 16S рРНК // Микробиология. – 2004. – 73, № 6. – С. 846–848.
8. Романовская В.А., Рокитко П.В., Черная Н.А., Шилин С.О. Таширев А.Б. Распространение бактерий рода *Methylobacterium* в различных биотопах Антарктики // Мікробіол. журнал. – 2009. – 71, № 6. – С. 3–9.
9. Boenigk J., Pfandl K., Garstecki T., Harms H., Novarino G., Chatzinotas A. Evidence for Geographic Isolation and Signs of Endemism within a Protistan Morphospecies // Appl. Environ. Microbiol. – 2006. – 72, N 8. – P. 5159–5164.
10. Sattley W.M., Madigan M.T. Isolation, characterization, and ecology of cold-active, chemolithotrophic, sulfur-oxidizing bacteria from perennially ice-covered Lake Fryxell, Antarctica // Appl. Environ. Microbiol. – 2006. – 72, N 8. – P. 5562–5568.
11. Shivaji S., Reddy G.S., Suresh K., Gupta P., Chintalapati S., Schumann P., Stackebrandt E., Matsumoto G.I. *Psychrobacter vallis* sp. nov. and *Psychrobacter aquaticus* sp. nov., from Antarctica // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2005. – 55, N 2. – P. 757–762.
12. Van Trappen S., Vandecandelaere I., Mergaert J., Swings J. *Algoriphagus antarcticus* sp. nov., a novel psychrophile from microbial mats in Antarctic lakes // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2004. – 54, N 6. – P. 1969–1973.
13. Webster N.S., Negri A.P., Murray M.H., Battershill C.N. Diverse microbial communities inhabit Antarctic sponges // Environmental Microbiology. – 2004. – 6, N 3. – P. 288–300.

Отримано 05.11.2008