

МИКРОБИОЛОГИЯ КРИОСФЕРЫ

УДК 551.345:631.46:579.8.017

ЖИЗНЬ В КРИОСФЕРЕ: ВЗГЛЯД НА ПРОБЛЕМУ

Е. А. Воробьева, Д. А. Гиличинский*, В. С. Соина

Московский государственный университет, ф-т почвоведения, 119899, Москва, Воробьевы горы, Россия

* Институт почвоведения и фотосинтеза РАН, 142292, Московская область, г. Пушкино, Россия

Запасы биомассы микроорганизмов в осадочных слоях литосферы значительно превосходят содержание живого вещества в почвенном покрове. В мерзлых осадочных породах численность микроорганизмов в 1 г грунта не меньше, чем в фильтруемых осадках и лишь незначительно уступает почвам. Устойчиво низкие температуры не являются экстремальным фактором, лимитирующим жизнеспособность организмов, а способствуют их стабилизации и адаптации. Уровень и длительность воздействия отрицательных температур в естественных местообитаниях определяют соотношение гипометаболических (культивируемых) клеток и клеток в состоянии глубокого покоя (жизнеспособных, но не культивируемых).

Нижняя граница биосферы, определяемая температурой тепловой деструкции клеток, в криосфере располагается на больших глубинах.

Микроорганизмы, клетки, жизнеспособность, литосфера, мерзлые осадочные породы, криосфера, отрицательные температуры

LIFE IN CRYOSPHERE: THE CURRENT VIEW

E. A. Vorobyova, D. A. Gilichinsky*, V. S. Soina

Moscow State University, Department Soil, 119899, Moscow, Vorobjovy Gory, Russia

* Institute of Soil Science and Photosynthesis, of the RAS, 142292, Moscow Region, Pushchino, Russia

The reserves of microbial biomass in subterranean sediments are considerably greater than in soils. Microbial abundance in both in frozen and unfrozen sediments is nearly the same. Therefore, the permanently low temperature in permafrost should be regarded not as an extreme but as a stabilizing factor that sustains life in deep cold biotopes. The level and duration of the influence of negative temperatures govern the ratio of hypometabolic cells, readily reversible to proliferation, and deeply resting cells (viable but non-culturable).

The biosphere boundary, depending on the temperature of cell destruction is localized at great depths in cryosphere should be expanded in the depth.

Viable microorganisms, cells, permafrost sediments, cryosphere, litosphere, negative temperatures

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы мы получаем все больше подтверждений, что жизнеспособные микроорганизмы в литосфере распространены до значительных глубин (таблица). Обнаружение микроорганизмов в осадочном чехле криосферы [Звягинцев и др., 1985; Гиличинский и др., 1996] и даже в гранитных каменистых породах, залегающих на больших глубинах [Pedersen, 1992], заставляет под новым углом зрения оценить границы биосферы. Эти данные свидетельствуют: по объему и массе жизнь в глубине земной толщи не только сравнима, но и существенно превос-

ходит поверхностную биомассу живых организмов. Показатели обилия бактерий в осадках: в среднем 10^7 — 10^8 колониеобразующих единиц на 1 г грунта (КОЕ/г) — лишь на порядок ниже, чем в почвах (10^8 — 10^9 КОЕ/г). Толща осадков мощностью от 20 до 50 м содержит биомассу равную по величине микробной биомассе почвенного слоя. С учетом общей мощности и повсеместного обнаружения микроорганизмов, в литосфере содержится значительно больше живого вещества, чем в почвах.

Численность бактерий в естественных местообитаниях

Среда	Число бактерий		Литература
	общее кол-во (кл/г)	культивируемые клетки (КОЕ/г)	
Почвы	10^8-10^{10}	10^5-10^8	[Мишустин и др., 1978; Звягинцев, 1987]
Осадочные породы			
• до 10 м,	10^7-10^9	10^2-10^6	[Poot и др., 1982]
• до 550 м	$<10^6-10^8$	$<10^2-10^8$	[Pedersen, 1993]
Мерзлые осадки			
• Арктика (>300 м)	10^7-10^9	10^2-10^8	[Звягинцев и др., 1985; Гиличинский и др., 1996]
• Антарктида (20 м)	10^7-10^8	$10-10^4$	[Friedmann et al., 1996]
Мерзлые погребенные почвы	10^9	10^4-10^6	[Хлебникова и др., 1990]
Озерные донные осадки			[Кузнецов, 1970]
• верхние слои	10^8-10^9	10^4-10^5	
• 3—8 м	10^8	10^2-10^3	
Центральная часть океана			
• вода	10^2-10^6 кл./мл	0—10 кл./мл	[Кресс, 1976]
• верхние донные слои	10^7	10^2-10^4	
Грунтовые воды (до 2000 м)	10^3-10^6 кл./мл	$10-10^5$ кл./мл	[Pedersen, 1993]
Антарктические льды (до 1800 м)		ед. кл./мл	[Abyzov, 1993]

Микробоценозы глубинных слоев являются преимущественно бактериальными, тогда как в большинстве почв грибная биомасса гораздо больше массы бактерий. Хотя дрожжи, актиномицеты и водоросли также обнаруживаются в глубоководных горизонтах, из-за спорадического присутствия они не могут быть приняты во внимание с точки зрения общей биологической активности отложений. Последние представляют, в первую очередь, бактериальные ниши, стабильные в течение длительного времени.

Заселение земных глубин микроорганизмами возможно двумя путями:

1. В процессе формирования осадочных толщ, т. е. погребения поверхностных слоев, заселенных микроорганизмами, что несомненно имеет место. В этом случае формируются „сообщества выживших“, когда микроорганизмы поставлены перед необходимостью адаптироваться или неопределенно долгое время переживать неблагоприятные условия.

2. Как результат возникновения и эволюции в литосфере в условиях постоянной температуры, давления, уровня радиации, химических и органических источников энергии самореплицирующихся живых систем, не зависящих от энергии солнца и фотосинтеза [Gold, 1992]. Очевидно, в этом случае речь может идти о более активных сообществах или популяциях микроорганизмов, вполне приспособленных к жизни в глубоких горизонтах, когда основными факто-

рами, лимитирующими выживание, является температура и наличие воды.

Весьма важным является вопрос об активности жизнеспособных микроорганизмов в осадках, т. е. степень их участия в биогеохимических циклах. Подобные вопросы трудно разрешимы при исследовании фильтруемых отложений, где существует привнос микроорганизмов с грунтовыми водами. Более чистыми моделями являются условно „закрытые“ системы: нефильтруемые местообитания типа лессов и, в первую очередь, криосфера. Простираясь на значительную глубину, этот тип биотопа может являться потенциальным и существенным резервуаром биогеохимической активности и вырабатывать механизмы адаптации к длительному воздействию отрицательных температур.

Однако чистый лед в криосфере практически стерилен [Казанский, 1932]. Жизнеспособные клетки использовавшимися методами в ископаемых льдах Арктики не выявлены — ни в инъекционных [Кресс и др., 1944], ни в полигонально-жильных льдах [Гиличинский и др., 1989; Хлебникова и др., 1990]. В ледниковом покрове Антарктиды [Абызов и др., 1982; Абызов, 1993] жизнеспособные микроорганизмы хотя и присутствуют, но количество их составляет не более нескольких десятков на 1 литр талой воды. При этом, достоверные данные имеются лишь по молодым (не древнее голоцена) клеткам.

Стерильность ископаемых льдов, по сравнению с мерзлыми породами, можно объяснить

следующими причинами: а) исходно малой заселенностью замерзшей влаги, что маловероятно, так как поверхностные воды, формирующие жильные льды, достаточно богаты микрофлорой; б) разрушением клеток льдом изнутри, этот процесс равновероятен как в ископаемых льдах, так и в породах; в) разрушением клеток кристаллами растущего льда снаружи — механическая гибель, что более вероятно внутри льда, а не мерзлых осадков; г) гибелью клеток в результате собственного метаболизма, если он происходит без вывода продуктов — „биохимическая смерть“ из-за отсутствия транспортных систем.

В мерзлых породах имеются экологические ниши для сохранения клеток — свободное межпоровое пространство и пленочная вода. Пленки незамерзшей воды, обволакивающие кристаллы льда, минеральные частицы мерзлых пород и органическое вещество, служат криопротекторами, препятствуя механическому разрушению клеток кристаллами льда [Gilichinsky *et al.*, 1993].

Свидетельства выживаемости микроорганизмов в условиях вечной мерзлоты были получены русскими, американскими и канадскими учеными и обобщены в обзорах [Pewe, 1975; Звягинцев и др., 1985; Gilichinsky *et al.*, 1994]. Однако методы отбора образцов в этих работах не исключали возможности попадания посторонней микрофлоры. С 1978 г. нами ведутся планомерные исследования мерзлых толщ с использованием методов, исключающих загрязнение проб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовано около двух тысяч мерзлых образцов позднекайнозойских отложений Ямала, северо-восточной Сибири, Аляски, канадской Арктики и Антарктиды. Планомерное изучение микробных систем при отрицательных температурах ведется на Колымской низменности, в области сплошного распространения вечной мерзлоты со среднегодовыми температурами пород -9 — -12°C . Это один из регионов, где обнаружены наиболее древние мерзлые толщи позднеплейстоценового возраста, не протаивавшие в плейстоцене ни в результате геологических событий, ни под влиянием климатических флуктуаций [Гиличинский и др., 1996]. Для поздне- и среднеплейстоценовых осадков это подтверждается наличием в толщах сингенетических полигонально-жильных льдов. Для микробиологических исследований регион репрезентативен и потому, что слабо освоен и не загрязнен химическими и тепловыми стоками. Методы отбора, хранения и транспортировки образцов были описаны ранее [Звягинцев и др., 1985; Гиличинский и др., 1989; Shi *et al.*, 1997]. Здесь

приводятся лишь основные доказательства стерильности отбора проб:

— твердомерзлое состояние керна (температура не выше -7°C), что исключает возможность перемешивания слоев;

— отсутствие в центральной части мерзлого керна культуры-метки, введенной для контроля стерильности (скважины, буровой снаряд и образцы были инфицированы этой культурой);

— присутствие в образцах анаэробной микрофлоры;

— выделение редких или необычных штаммов, принципиально иные физиологические характеристики выделенных микроорганизмов, по сравнению с их современными аналогами;

— отсутствие культивируемых микроорганизмов в некоторых образцах.

Для подсчета общего количества микробных клеток применяли метод прямого счета (люминесцентная микроскопия с красителем). Микробный рост анализировали, используя широкий спектр бедных и богатых питательных сред при различных значениях pH, добавлении витаминов, дрожжевого экстракта и микроэлементов. Значительный рост клеток наблюдали только на богатых средах. Для оценки жизнеспособности и состояния микроорганизмов в мерзлоте использовали кинетический анализ образования колоний на питательной среде [Hattory, 1985]. Метод предполагает определение двух параметров: параметра (λ), отражающего вероятностную природу образования колонии клеткой и являющегося показателем вероятности возникновения колонии в единицу времени, и параметра t_p — лаг-времени, необходимого для формирования колонии видимого размера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вечномерзлые осадки полярных областей Земли содержат большое количество жизнеспособных микроорганизмов. Общее число бактерий в образцах различного литологического и химического состава, возраста и генезиса колеблется от 10^7 до 10^9 КОЕ/г. Даже в образцах, где микробный рост отсутствовал, прямым счетом обнаруживалось 10^7 КОЕ/г. Это количество клеток (не меньше чем 10^6), по-видимому, является минимальным содержанием микроорганизмов в известных почвенных местообитаниях. С этой точки зрения вечная мерзлота не отличается от фильтруемых отложений и бедных почв. Бактерии из мерзлоты адекватны современным почвам и по разнообразию физиологических групп, потенциально способных к осуществлению разнообразных процессов. Следовательно, длительный низкотемпературный стресс не оказывает фатального воздействия на природные микробные сообщества. Очевидно, микроорганизмы об-

ладают естественными механизмами защиты, что дает им возможность пережить или адаптироваться в условиях холода.

Количество жизнеспособных клеток в вечномерзлых осадках сильно варьирует (10^1 — 10^7 КОЕ/г). При анализе арктических образцов 0,1—10% клеток, обнаруживаемых методом люминесцентной микроскопии, росли на питательной среде, а в случае антарктических образцов, только 0,001—0,01% клеток были способны к размножению. Современные почвы занимают промежуточное положение, т. е. около 0,01—0,1% клеток являются культивируемыми. Лишь в местообитаниях с повышенной биологической активностью при наличии высоких концентраций субстрата, например, в ризосфере, количество культивируемых клеток достигает 1—10%.

Высокие показатели отношения прямого счета к посеву могут говорить о значительном содержании анаэробной микрофлоры. Действительно, в некоторых скважинах численность метаногенов и денитрификаторов достигала высоких значений, до 10% от общего числа клеток. Однако в большинстве случаев количество аэробов и анаэробов было сопоставимо. По-видимому, большинство клеток способно развиваться как в аэробных условиях, так и в условиях гипоксии. Таким образом, следует искать иные причины различий в соотношении показателей прямого счета клеток и учета их посевом.

Влияние процессов замораживания на активность микробиологических сообществ в криосфере следует рассматривать с двух точек зрения: уровень и время воздействия низких температур. Изменение отношения культивируемых и некультивируемых форм микроорганизмов является критерием для оценки физиологического ответа клеток на экстремальные условия окружающей среды. Возникновение некультивируемого блока микробов можно объяснить как отбором некультивируемых форм в период промерзания, так и развитием адаптационных механизмов в клетках.

Механизм выживания микроорганизмов в вечной мерзлоте может быть понят при сравнении интегральных физиологических показателей микробных сообществ после восстановления их активности в оттаявших осадках при сопоставлении с современными криогенными почвами. Кинетика образования колоний на питательных средах отражает очень высокие значения показателя λ , характеризующего вероятность появления колоний в единицу времени в оттаявших образцах как мерзлых осадков, так и тундровых почв (рис. 1). При этом в осадках обнаруживали максимально высокие показатели при относительно более низком содержании клеток. Заметные различия в показателях λ для мерзлых осадков и тундровой почвы сохранялись

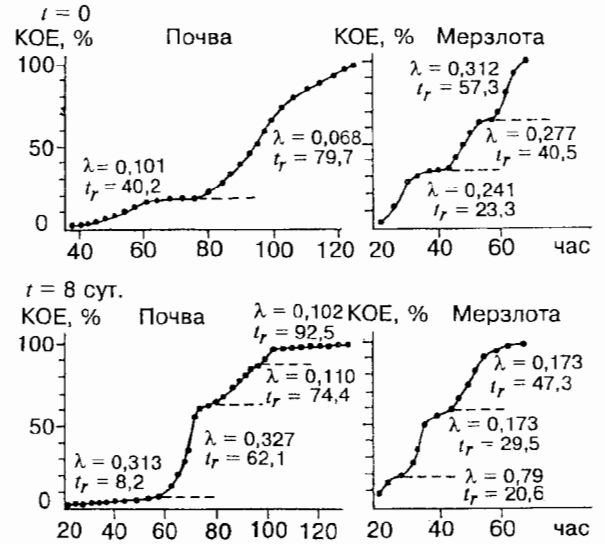


Рис. 1. Кинетика образования колоний на мясопептонном агаре.

t — время инкубирования оттаявших образцов при 20°C; t_r , час — лаг-время до образования колонии видимого размера; λ , час⁻¹ — вероятность появления видимых колоний в единицу времени.

в сукцессии в течение 60 суток. Гипотеза „криптического роста“ недостаточна для объяснения этого факта. „Взрывной“ рост клеток в процессе таяния говорит о наличии метаболической активности и физиологических адаптационных процессов в клетках, направленных на обеспечение быстрой реконструкции метаболических процессов после оттаивания.

Анализ кинетики формирования колоний дает возможность выявить общее влияние криогенного фактора, в частности, эффект длительности действия холода на жизнеспособность микроорганизмов в природе. Характерной чертой микробных сообществ при оттаивании мерзлых пород и почв и выходе из переохлажденного состояния является высокая скорость размножения. Видимо, при замораживании вегетативные клетки переходят в обратимое состояние низкой метаболической активности (гипометаболизм), развивая антистрессовые механизмы, обеспечивающие быстрое восстановление биологической активности при оттаивании. Нельзя отрицать возможность развития дальнейших эндогенных регуляторных процессов в клетках и их переход в глубоко покоящееся состояние, так называемые „жизнеспособные, но не культивируемые“ клетки [Colwell, 1989]. Существует мнение, что этот процесс не зависит от внешних факторов. В этом случае следует ожидать увеличения количества некультивируемых клеток

после промерзания, особенно в результате длительного влияния холода.

Действительно, относительное содержание некультивируемых микроорганизмов в антарктических образцах превышает средний показатель в современных почвах. Но в арктических осадках процентное содержание размножающихся клеток необычайно высоко, на один-два порядка выше, чем в почве. Следовательно, уровень отрицательных температур определяет отношение гипометаболических (культивируемых) и жизнеспособных, но некультивируемых клеток (покоящихся) в естественных местообитаниях. Мы полагаем, что замораживание при -10 — -12°C стимулирует переход некоторой части некультивируемых клеток в гипометаболическое (культивируемое) состояние. Стабилизация температуры в течение длительного времени способствует адаптации клеток, и в этих условиях гипометаболические клетки готовы к репарации. Возможно при этом устанавливается баланс между медленно размножающимися и отмирающими клетками в микроколониях и агрегатах. Электронно-микроскопические наблюдения подтверждают, что 70—80% клеток в мерзлых осадках не проявляют признаков разрушения и имеют вид цистоподобных покоящихся форм. При этом большинство клеток (рис. 2, 3) образуют агрегаты и окружены защитной оболочкой [Soina et al., 1995; 1996].

Развитие этой модели во времени отражает кинетику количественных изменений гипометаболических (медленно размножающихся?), отмирающих и „жизнеспособных, но некультивируемых“ (покоящихся, анабиотических) клеток. Когда основные энергетические источники оказываются исчерпанными, большинство гипометаболических клеток реверсирует в состояние глубокого покоя, обеспечивая консервацию генома.

В арктической мерзлоте подтверждение этой гипотезы проявляется в снижении числа локусов с высоким содержанием культивируемых клеток

и увеличении числа „стерильных“ образцов в более древних осадках. Очевидно, при более низких температурах (-25 — -27°C) в антарктических осадочных толщах эти процессы происходят быстрее. При этом крайне низкое содержание органического вещества и отсутствие растительных остатков в антарктических отложениях может играть заметную роль. (Влияние содержания органического вещества на соотношение культивируемых и некультивируемых клеток можно видеть на примере обычного почвенного профиля.)

В соответствии с этой гипотезой, мы объясняем различия в динамике размножения клеток в оттаивающих арктических осадках и почвах, во-первых, как результат увеличения доли гипометаболических (культивируемых) клеток по отношению к глубоко покоящимся. Это объясняет высокий процент культивируемых форм. Второй причиной таких различий вероятно является наличие медленных метаболических перестроек в гипометаболических клетках. Развитие процессов их физиологической адаптации к длительному воздействию холода обеспечивает готовность клеток к быстрой реверсии биологической активности после таяния. В предыдущих исследованиях мы обнаружили определенные различия в кинетике синтеза РНК и ДНК в образцах оттаивающих мерзлых пород и криогенных почв [Vorobyova et al., 1996]. Основной особенностью культивируемых клеток из мерзлоты, в отличие от почвенных микроорганизмов, является наличие системы синтеза РНК, готовой к моментальной активизации, тогда как генетические структуры законсервированы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хотя в литосфере микроорганизмы распространены повсеместно и проникают до глубин по крайней мере 4000 м [Gold, 1992], изотермы

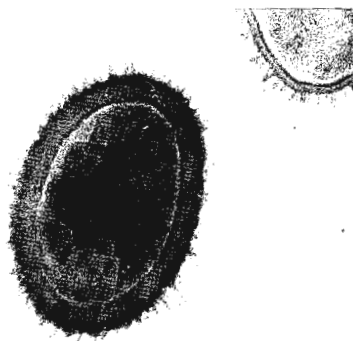


Рис. 2. Тонкий срез цистоподобной бактериальной клетки, изолированной из мерзлых осадков. $\times 60\ 000$.

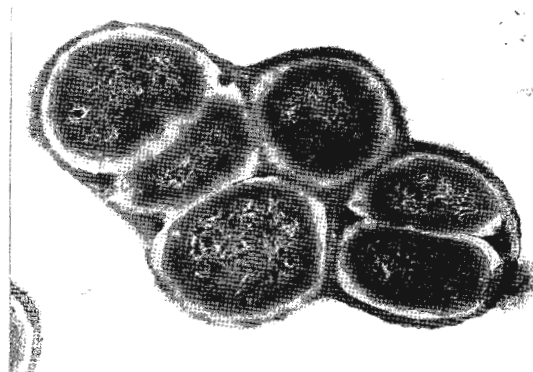


Рис. 3. Конгломераты бактериальных клеток, изолированных из мерзлых осадков. $\times 60\ 000$.

существования жизни обычно ограничены температурами тепловой деструкции клеток в естественной среде (предположительно 100—150°C). В криосфере наличие зоны отрицательных температур способствует проникновению указанных изотерм на большую глубину, т. е. нижняя граница биосферы простирается здесь ниже на величину, несколько большую мощности мерзлой зоны.

Микробиологические данные по льдам и снегу, с одной стороны, и мерзлым осадочным породам, с другой, свидетельствуют, что последние как среда обитания более благоприятны для сохранения жизни. Из составляющих криосферы именно криолитосфера (прочно сцементированные льдом тонкодисперсные мерзлые осадочные породы и погребенные среди них палеопочвы и торфяники), а не гляциосфера, обладает условиями для сохранения микроорганизмов. Поэтому она является оптимальным природным объектом для биоэволюционных построений в местообитаниях с отрицательной температурой.

Удельное содержание микроорганизмов в осадочных породах незначительно уступает удельному содержанию клеток в почвах, следовательно, резервы биомассы в глубоких слоях литосферы значительно превосходят содержание живого вещества в почвенном покрове.

В мерзлых и немерзлых осадочных породах содержание микроорганизмов одинаково, т. е. устойчиво низкие температуры следует рассматривать не как экстремальный, а как стабилизирующий фактор, обеспечивающий поддержание жизнеспособности клеток. Уровень и длительность воздействия низких температур в естественных местообитаниях определяют соотношение гипометаболических клеток и клеток в состоянии глубокого покоя.

Ряд факторов подтверждает наличие в микроорганизмах из мерзлых толщ адаптивных процессов, способствующих стабилизации и жизнеспособности микробных клеток. По-видимому, именно эти процессы, а не селекция устойчивых форм определяют формирование микробных сообществ мерзлых осадков.

Мерзлые осадочные породы представляют собой естественную среду обитания, где микроорганизмы реализуют неизвестные возможности адаптации к продолжительному воздействию холода на живые организмы. Можно предположить, что эти возможности являются универсальными для биологических систем.

Литература

Абызов С. С., Бобин Н. Е., Кудряшов Б. Б. О количественном учете микроорганизмов при микробиологическом исследовании толщи ледников Антарктиды // Изв. АН СССР, сер. биол., 1982, № 6, с. 897—905.

Гиличинский Д. А., Хлебникова Г. М., Звягинцев Д. Г. и др. Микробиологические характеристики при изучении осадочных пород криолитозоны // Изв. АН СССР, сер. геол., 1989, № 6, с. 103—115.

Гиличинский Д. А., Воробьева Е. А., Соина В. С., и др. Микробиология вечной мерзлоты // Тр. 1-го Съезда геокриологов России. Ч. 1, 1996, с. 174—183.

Звягинцев Д. Г. Почва и микроорганизмы. М., МГУ, 1987, 256 с.

Звягинцев Д. Г., Гиличинский Д. А., Благодатский С. А. и др. Длительность сохранения жизнеспособных микроорганизмов в постоянно мерзлых осадочных породах и погребенных почвах // Микробиол., 1985, т. 54, с. 153—163.

Казанский А. Ф. К микрофлоре Новой Земли // Труды Полярной комиссии. Л., 1932, № 7, с. 79—108.

Крисс А. Е., Граве Н. А. Об анабиозе в вечной мерзлоте тысячелетнего возраста // Микробиол., 1944, т. 13, № 5, с. 251—255.

Крисс А. Е. Микробиологическая океанография. М., Наука, 1976, 230 с.

Кузнецов С. И. Геохимическая активность микрофлоры озер. Л., Наука, 1970, 175 с.

Мишустин Е. Н., Емцев В. Т. Микробиология. М., Колос, 1978, 324 с.

Роот П. Е., Хлебникова Г. М., Болотина И. Н. и др. Численность и значение микроорганизмов в глубоких осадочных породах // Инж. геол., 1982, № 6, с. 72—78.

Хлебникова Г. М., Гиличинский Д. А., Федоров-Давыдов Д. Г., Воробьева Е. А. Количественная оценка микроорганизмов в мерзлых осадках и погребенных почвах // Микробиол., 1990, 59, с. 148—155.

Abyzov S. S. Microorganisms in Antarctic ice // Antarctic microbiology. Ed E. I. Friedmann, Wiley-Liss, 1993, p. 265—297.

Colwell R. R. Viable but nonculturable phenomenon and relationship to starvation survival, „Injury“ and strategies for survival of bacteria in the environment // 5-th International Symposium of Microbial Ecology. Kyoto, August 27 — Sept. 1, 1989. Abstract 5—1.

Gilichinsky D. A., Soina V. S., Petrova M. A. Cryoprotective properties of water in the Earth cryolithosphere and its role in exobiology // Origins of Life and Evolution of the Biosphere. 1993, vol. 23, p. 65—75.

Gilichinsky D., Wagener S. Microbial life in Permafrost // Viable microorganisms in permafrost. Pushchino, 1994, p. 7—21.

Gold T. The deep hot biosphere // Proceedings of National Academy of Science USA, 1992, № 89, p. 6045—6049.

Friedmann E. I., Gilichinsky D. A., Wilson G. S. et al. Viable bacteria, methane and high ice content in Antarctica Permafrost // 8-th ISSM meeting. 11-th International Conference of the Origin of the Life. Orleans, France, July 5—12, 1996. Abstract 5—1, p. 60.

Hattory T. Kinetics of colony formation of bacteria: an approach to the basis of the plate count method // Reports of the Institute of Agricultural Research. Tohoku University, 1985, № 34, p. 1—36.

Pedersen K. The deep subterranean biosphere // Earth Sci. Rev. 1993, vol. 34, p. 243—260.

Pewe Troy L. Quaternary Geology of Alaska // Geological Survey Professional paper, 835. United States Government Printing Office. Washington, 1975, 139 p.

Shi T., Reeves R. H., Gilichinsky D. A., Friedmann E. I. Characterization of Viable Bacteria from Siberian Permafrost by 16S rDNA Sequencing // Microbial Ecology, 1997, vol. 33, p. 169—179.

Soina V., Vorobyova E., Zvyagintsev D., Gilichinsky D. Preservation of Cell Structures in Permafrost: a Model for Exobiology // *Advances in Space Research*. 1995, vol. 15, № 3, p. 237—242.

Soina V. S., Vorobyova E. A. Role of Cell differentiation in high resistance of prokaryots to cryoconservation in Permafrost // *Advances in Space Research*. 1996, vol. 18, № 12, p. 12—17.

Vorobyova E. A., Soina V. S., Mulukin A. L. Microorganisms and enzyme activity in Permafrost after removal of long-term cold stress // *Advances in Space Research*. 1996, vol. 18, № 12, p. 103—108.

*Поступила в редакцию
10 июня 1997 г.*