

КРИОСФЕРА ЗЕМЛИ

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Криосфера Земли, 2024, т. XXVIII, № 2, с. 14–23

<https://www.sibran.ru>

МИКРОБИОЛОГИЯ КРИОСФЕРЫ

УДК: 579.26:551.345

DOI: 10.15372/KZ20240202

EDN: VPLZHI

МИКРОБНОЕ ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЖЕЛЕЗА В ОБРАЗЦАХ ТУНДРОВЫХ ПОЧВ ВОСТОЧНО-СИБИРСКОЙ АРКТИКИ

А.Г. Захарюк^{1,*}, В.Э. Трубицын¹, Т.А. Вишневецкая², Е.М. Ривкина², В.А. Щербакова¹

¹Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрябина РАН,
142290, Пущино, Московская обл., пр. Науки, 5, Россия

²Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
142290, Пущино, Московская обл., пр. Науки, 2, Россия

*Автор для контакта; e-mail: kuran82@mail.ru

Из образцов тундровых почв (п-ов Быковский, Северная Якутия) были получены накопительные культуры психрофильных и психротолерантных бактерий, восстанавливающие трехвалентное железо при температурах 6–15 °C. Установлено, что самые высокие концентрации ионов Fe(II) наблюдались в накопительных культурах, выращенных с использованием растворимой соли трехвалентного железа в виде цитрата Fe(III). Анаэробные сообщества двух накопительных культур, полученные из проб мерзлотных почв урочища Мамонтовый Хайата и культивируемые при 15 °C, использовали в качестве акцептора электронов нерастворимый оксид Fe(III), а в качестве донора электронов – ацетат и формиат. С применением методов молекулярной биологии и биоинформатики были получены экспериментальные данные о составе микробных сообществ, населяющих почвы криолитозоны. Впервые было проведено сравнение состава природного микробного сообщества, сформированного в течение длительного времени в естественных условиях при низких температурах, и микробного сообщества, культивируемого в лаборатории. Показано, что, несмотря на холодные и олиготрофные условия, прокариотные сообщества арктических экосистем Северной Якутии филогенетически разнообразны. В природных образцах доминируют представители филумов *Proteobacteria* и *Actinobacteria* (~30–50%). Однако основную массу культивируемого микробного сообщества, полученного в лабораторных условиях, составляли *Firmicutes* (38%).

Ключевые слова: почвы тундровой зоны, Арктика, железоредукция, анаэробные сообщества, метагеном.

Ссылка для цитирования: Захарюк А.Г., Трубицын В.Э., Вишневецкая Т.А., Ривкина Е.М., Щербакова В.А. Микробное восстановление железа в образцах тундровых почв Восточно-Сибирской Арктики // Криосфера Земли, 2024, т. XXVIII, № 2, с. 14–23. DOI: 10.15372/KZ20240202. EDN: VPLZHI.

MICROBIAL REDUCTION OF Fe(III) IN SAMPLES OF TUNDRA SOILS FROM THE EAST SIBERIAN ARCTIC

А.Г. Захарюк^{1,*}, В.Э. Трубицын¹, Т.А. Вишневецкая², Е.М. Ривкина², В.А. Щербакова¹

¹Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Russian Academy of Sciences,
prosp. Nauki 5, Moscow region, Pushchino, 142290 Russia

²Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences,
prosp. Nauki 2, Moscow region, Pushchino, 142290 Russia

*Corresponding author; e-mail: kuran82@mail.ru

Enrichment cultures of psychrophilic and psychrotolerant bacteria capable of reducing ferric iron at temperatures of 6 to 15 °C were obtained from samples of two tundra soils from the Bykovsky Peninsula (Northern Yakutia, eastern sector of Russian Arctic). The highest concentrations of Fe(II) ions were observed in enrichment cultures grown with the use of a soluble ferric salt in the form of Fe(III) citrate. Furthermore, anaerobic communities from two enrichment cultures derived from permafrost soil samples of the Mammoth Khayata tract and cultivated at 15 °C demonstrated a preference for insoluble Fe(III) oxide as an electron acceptor while utilizing acetate and formate as electron donors. Experimental data on the composition of microbial communities inhabiting permafrost soils were obtained through molecular biology and bioinformatics methods. Notably, this study presents a novel comparison between the composition of a naturally occurring microbial community that developed over an extended period under natural conditions at low temperatures, and a laboratory-cultivated microbial community. The results demonstrate that prokaryotic communities of the soils of Arctic ecosystems of Yakutia are phylogenetically diverse despite the cold and oligotrophic (nutrient-poor) conditions. While

© А.Г. Захарюк, В.Э. Трубицын, Т.А. Вишневецкая, Е.М. Ривкина, В.А. Щербакова, 2024

representatives of *Proteobacteria* and *Actinobacteria* phyla dominate in natural samples of tundra soil (~30–50 %), the cultivated microbial community obtained *in vitro* from natural samples was dominated by *Firmicutes* (38 %).

Keywords: *tundra zone soils, Arctic, iron reduction, anaerobic communities, metagenome.*

ВВЕДЕНИЕ

По крайней мере последний миллион лет на территории Северного полушария существуют климатические условия, благоприятствующие формированию многолетнемерзлых отложений (ММО) [Abramov *et al.*, 2021]. Бактерии и археи обнаруживаются в почвах арктической тундры и ММО различного возраста. В последнем случае прокариоты вынуждены выживать при температурах ниже нуля, низком содержании питательных веществ и свободной воды в течение длительного времени.

Изучение биогеохимии арктических почв обеспечивает комплексное представление о взаимодействии между окружающей средой и почвенными сообществами и дает понимание того, как эти процессы способствуют функционированию экосистемы и регулированию глобального климата. Круговорот железа, осуществляемый микроорганизмами, является важной частью биогеохимических циклов. Долгое время окислительно-восстановительные реакции с участием железа считались преимущественно абиотическими процессами [Kappler *et al.*, 2021]. Восстановление железа микроорганизмами привлекло внимание ученых в 1950-х гг. Тогда анаэробный цикл железа рассматривался в основном в работах почвенных микробиологов и касался восстановления железа в почвах и илах гетеротрофными микроорганизмами, которые чаще всего восстанавливают его по ассимиляционному пути [Калакуцкий, Дуда, 1964; Bromfield, 1954]. В этом случае восстановление железа не сопровождается выходом энергии, однако может стимулировать рост и изменять состав продуктов брожения. Здесь микроорганизмы, как правило, используют трехвалентное железо как акцептор сбрасывания избыточных электронов. Вопрос о том, способны ли прокариоты получать энергию от восстановления железа, долго оставался открытым. Только в 1980 г. была показана возможность восстановления железа при использовании в качестве донора электронов молекулярного водорода [Балашова, Заварзин, 1980]. После этого в течение очень короткого времени была открыта физиологическая группа диссимиляционных железоредукторов, которые используют различные соединения железа для дыхания [Slobodkin, Wiegel, 1997; Holmes *et al.*, 2004; Nixon *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2022]. К настоящему времени опубликован ряд работ, в которых показано, что в почвах и отложениях Арктики восстановление Fe(III) играет важную роль на терминальных этапах окисления органического углерода в анаэробных условиях [Риевкина и др., 2020; Kostka *et al.*, 1999; Glud *et al.*, 2000].

Целью настоящей работы было выявить микробные процессы восстановления железа, получить накопительные культуры железовосстанавливающих бактерий (ЖВБ), а также провести сравнительный анализ филогенетического разнообразия прокариот как в накопительных культурах, так и в исходных образцах почв п-ова Быковский.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район и объекты исследования. В работе использовали образцы двух почвенных профилей восточного сектора Арктики, отобранные на п-ове Быковский, расположенным на губе Буор-Хая в устье р. Лены: в районе урочища Мамонтовый Хайата (разрез 139-19) ($71^{\circ}46'56.3''$ с.ш., $129^{\circ}24'47.5''$ в.д.) и в районе Ивашкиной лагуны (разрез 149-19) ($71^{\circ}44'43''$ с.ш., $129^{\circ}24'21''$ в.д.) (рис. 1). Отбор проб проводили с соблюдением всех требований стерильности, как описано ранее [Гиличинский и др., 1989; Shi *et al.*, 1997]. Почвенные образцы хранились в замороженном виде при -20°C до начала микробиологических исследований.

Урочище Мамонтовый Хайата находится в средней части Быковского полуострова. Разрез 139-19 был заложен на поверхности возвышенности с абсолютной высотой 40 м. Для микробиологических исследований были отобраны три образца дерново-глеевой почвы с горизонтов, обозначенных как BG, AP и DP. Горизонт BG (глубина

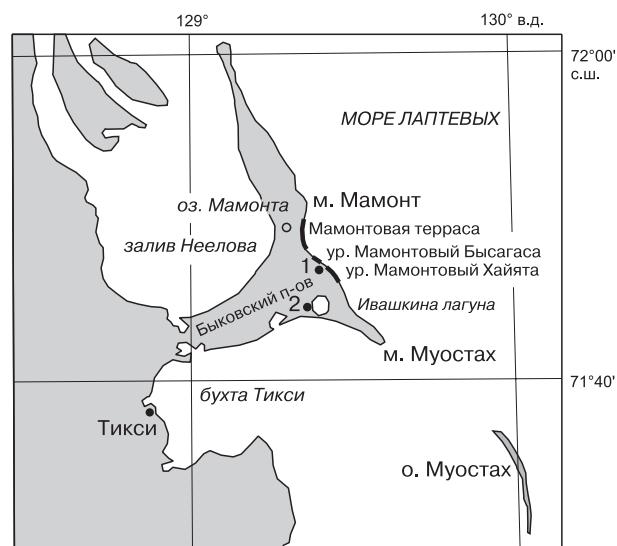


Рис. 1. Район исследования:

1 – расположение разреза 139-19; 2 – расположение разреза 149-19.

0–8 см) был представлен буровато-серым с коричневым оттенком в верхней части, рыхлым оторванным суглинком. Горизонт АР (глубина 3–18 см) был представлен влажным, уплотненным, бесструктурным средним суглинком, окраска которого была неоднородной и определялась чередованием серо-сизых, буровато-серых и охристо-бурых морфонов. Горизонт DP (глубина 36–44 см) был представлен влажным, уплотненным, бесструктурным, сизовато-серым средним суглинком.

Разрез 149-19 был заложен на валике полигонального болота на аласной террасе в западной части котловины Ивашкиной лагуны. Для микробиологических исследований были отобраны три образца торфяно-глеевой почвы с горизонтами, обозначенных как TG, G2 и GC. Горизонт TG (глубина 8–17 см) был представлен сырьим, плотным, сизым торфом с высоким содержанием равномерно распределенного суглинистого материала. Горизонт G2 (глубина 27–35 см) был представлен влажным, плотным, бесструктурным тяжелым суглинком с неоднородной окраской: на сизо-сером фоне неравномерно выражены черные пятна. Горизонт G2 (глубина 35–70 см) был представлен сизо-серым, уплотненным, бесструктурным тяжелым суглинком, содержащим кристаллы льда.

Максимальная концентрация HCO_3^- в пробах достигала 42.7 мг/л. Наибольшее количество ионов Cl^- (74.3 мг/л) и ионов Na^+ (70.8 мг/л) зафиксировано в водной вытяжке из образца горизонта TG, отобранного в районе Ивашкиной лагуны с глубины 8–17 см. Концентрация SO_4^{2-} в водных вытяжках исследуемых проб была высокой и варьировала в пределах 14.4–56.5 мг/л. Для всех образцов pH был слабокислым (табл. 1).

Условия культивирования микроорганизмов. Для получения накопительных культур ЖВБ и дальнейшего их исследования 1 г почвы вносили в 60 мл среды. Использовали модифицированную среду состава (г/л): NaCl – 1; $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ – 0.2; NaHCO_3 – 2.5; KH_2PO_4 – 0.68; $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ – 0.1;

NH_4Cl – 1; дрожжевой экстракт (Difco) – 0.002; раствор микроэлементов [Slobodkin, Wiegel, 1997] – 1.0 мл; раствор витаминов [Wolin *et al.*, 1963] – 10.0 мл. В качестве источника углерода и доноров электронов использовали смесь формиата натрия и ацетата натрия в конечной концентрации 20 миллимоль (мМ). В качестве терминальных акцепторов электронов вносили цитрат Fe(III) – 10 мМ и аналог природного минерала ферригидрита в виде аморфного гидроксида железа (III) – 10 мМ, который готовили путем титрования 10%-го NaOH (вес/об.) раствора $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$. Приготовление минеральной среды и культивирование микроорганизмов проводили в строго анаэробных условиях под N_2 (100%-й в газовой фазе); pH среды 7.0–7.2. Многочисленные исследования вечной мерзлоты показали, что выделенные из многолетнемерзлых пород микроорганизмы чаще всего оказываются мезофилами с максимальной температурой роста 20–30 °C [Bai *et al.*, 2006; Steven *et al.*, 2006, 2008; Zhang *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2013]. В то же время истинные психрофилы [Morita, 1975], имеющие оптимальную температуру для роста ≤ 15 °C, составляют в пробах меньшинство [Steven *et al.*, 2007; Rivkina *et al.*, 2016]. С целью охватить как можно большее разнообразие культивируемых холодустойчивых микроорганизмов, населяющих тундровую почву, авторами были выбраны две температуры культивирования: 6 и 15 °C. Инкубировали в темноте в течение 30–60 сут. В качестве химического контроля для отслеживания абиотического восстановления железа использовали минеральную среду без инокуляции.

Морфология микроорганизмов. Живые клетки бактерий исследовали с помощью светового микроскопа AxioStar PLUS (“Carl Zeiss”, Германия) с фазовым контрастом при увеличении 1000×.

Аналитические методы. Восстановление трехвалентного железа определяли колориметрическим методом по образованию стабильно окра-

Таблица 1. Физико-химическая характеристика исследуемых почвенных проб

Горизонт	Глубина, см	pH	Анионы в водной вытяжке, мг/л			Катионы в водной вытяжке, мг/л			
			HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^+	Na^+
<i>Ивашкина лагуна, разрез 149-19</i>									
TG	8–17	5.72	42.7	74.3	30.8	14	8.4	3.9	70.8
G2	27–35	6.32	9.2	53.1	н.д.	10.0	6.0	1.56	26.9
GC	35–70	6.39	9.2	53.1	56.5	23.5	4.8	1.56	22.5
<i>Урочище Мамонтовый Хайат, разрез 139-19</i>									
BG	0–8	6.11	9.1	2.5	20.5	2.1	1.1	1.17	1.1
AP	3–18	5.66	12.2	1.8	20.5	2.64	1.3	0.78	1.4
DP	36–44	5.53	12.2	2.1	14.4	4.32	2.28	1.17	1.6

Примечание. TG, G2, GC, BG, AP, DP – горизонты отбора проб. Н.д. – нет данных.

шенного комплекса двухвалентного железа с ферроzinом [Viollier *et al.*, 2000]. Концентрацию ионов Fe(II) измеряли на спектрофотометре “Spekol 221” (Германия) при длине волны 562 нм.

Молекулярные методы. Для выделения тотальной ДНК из образцов почв и накопительных культур использовали набор PowerSoil® (MO BIO Laboratories Inc., США), очистку и концентрирование полученной ДНК осуществляли с помощью набора Genomic DNA Clean and Concentrator® Kit (Zymo Research Corporation, США). Секвенирование проводили по технологии Oxford Nanopore в секвенаторе MinION Mk1B на ячейке R9.4.1 под управлением программы MinKNOW v.5.1.0. Сборка контигов метагенома была выполнена программой Flye v.2.9-b1774 с фильтрацией по длине входящих прочтений 500 пар оснований (п.о.). Качество прочтений и статистические параметры сборки были оценены с помощью программ FastQC v. 0.11.9 и prinseq-lite v. 0.20.4.

Филогенетический анализ. Последовательности метагенома классифицированы с помощью программы Kraken2 v. 2.1.2 при использовании баз данных NCBI “bacteria”, “archaea”, “viral”, “fungi” и ограничении “--max-db-size” 16 Гбайт. Для удобства работы данные приведены к виду интерактивной диаграммы в программе Krona v. 2.8.1. Байесовская переоценка филогенетического разнообразия и фильтрация ложных вхождений проведены программой-компаньоном Bracken v.2.8. при оптимальной длине k-мера 6884 пар оснований.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Получение накопительных культур ЖВБ. Из различных горизонтов исследуемых почв авто-

рами были получены 24 накопительные культуры бактерий, способных восстанавливать соединения Fe(III) с формиатом и ацетатом в качестве источника углерода и донора электронов при температурах культивирования 6 и 15 °C. В модельных экспериментах в качестве акцепторов электронов были использованы такие распространенные формы восстанавливаемого железа, как ферригидрит и растворимая соль железа в виде цитрата Fe(III). На 13-е сутки инкубации количество восстановленного железа в накопительных культурах, полученных из образцов, отобранных в районе урочища Мамонтовый Хайата, варьировало в широких пределах – от 0.2 до 15.0 мМ. Наиболее активное восстановление железа наблюдалось при температуре 15 °C. Максимальные количества двухвалентного железа (10.5 и 15.0 мМ) были зафиксированы в накопительных культурах **DP**, полученных из образца DP, отобранного с глубины 36–44 см. Минимальный результат (0.2 мМ) выявлен в накопительной культуре **BG**, полученной из пробы верхнего горизонта почвы (0–8 см) с ферригидритом в качестве акцептора электронов (табл. 2).

В накопительных культурах, полученных из образцов почвы Ивашкиной лагуны, концентрация ионов Fe(II) изменялась от 2.9 до 12.5 мМ. Максимум восстановленного железа определен в накопительной культуре **TG** (12.5 мМ), полученной из горизонта TG и выращенной с цитратом Fe(III) при температуре 15 °C. Минимум зафиксирован в накопительных культурах, полученных из горизонтов G2 и GC (2.9 мМ), культивируемых при 15 °C с ферригидритом в качестве акцептора электронов (табл. 3). Концентрация ионов Fe(II) в химическом контроле не превышала 0.1 мМ.

Таблица 3. Содержание Fe(II)
в накопительных культурах, полученных из проб,
отобранных в районе Ивашкиной лагуны

Накопительная культура	Акцептор электронов	Температура, °C	Fe(II), мМ
BG	Цитрат Fe(III)	15	13.0
	Ферригидрит	15	0.2
	Цитрат Fe(III)	6	10.4
	Ферригидрит	6	4.6
AP	Цитрат Fe(III)	15	3.9
	Ферригидрит	15	6.4
	Цитрат Fe(III)	6	6.2
	Ферригидрит	6	6.4
DP	Цитрат Fe(III)	15	10.5
	Ферригидрит	15	15.0
	Цитрат Fe(III)	6	5.9
	Ферригидрит	6	4.6
TG	Цитрат Fe(III)	15	12.5
	Ферригидрит	15	4.4
	Цитрат Fe(III)	6	10.0
	Ферригидрит	6	3.3
G2	Цитрат Fe(III)	15	6.2
	Ферригидрит	15	2.9
	Цитрат Fe(III)	6	8.4
	Ферригидрит	6	3.0
GC	Цитрат Fe(III)	15	3.9
	Ферригидрит	15	2.9
	Цитрат Fe(III)	6	7.4
	Ферригидрит	6	4.4

П р и м е ч а н и е. **BG**, **AP**, **DP** – названия накопительных культур железовосстанавливающих бактерий, полученных из проб соответствующих горизонтов разреза 139-19.

П р и м е ч а н и е. **TG**, **G2**, **GC** – названия накопительных культур железовосстанавливающих бактерий, полученных из проб соответствующих горизонтов разреза 149-19.

В результате лабораторных экспериментов авторами не было выявлено четкой зависимости между температурой культивирования и количеством восстановленного железа в полученных накопительных культурах. Большее влияние на процесс микробной железоредукции оказывала форма Fe(III)-содержащего соединения. Так, во всех накопительных культурах, полученных из проб почв Ивашкиной лагуны и выращенных с цитратом Fe(III) в качестве акцептора электронов, количество ионов Fe(II) было больше, чем в накопительных культурах, выращенных в тех же условиях, но с использованием Fe(III) в виде нерастворимых оксидов. Для 75 % накопительных культур, полученных из образцов почвы урочища Мамонтовый Хайата, также предпочтительным акцептором электронов была растворимая соль Fe(III).

Тем не менее анаэробные сообщества двух накопительных культур, полученные из мерзлотных почв урочища Мамонтовый Хайата и культивируемые при 15 °C (см. табл. 2), предпочитали в качестве акцептора электронов нерастворимый оксид Fe(III), а в качестве донора электронов – ацетат и формиат. Оба субстрата являются важным источником углерода при анаэробном микробном восстановлении железа. Поскольку в природных средах при pH близком к нейтральному преобладают твердые оксидные формы железа, микроорганизмы, восстанавливающие такие вещества, представляют особый интерес с биогеохимической точки зрения. Авторами работы [Roden, Wetzel, 2002] показано, что железоредуцирующие микробные сообщества в различных природных экосистемах, подверженных ограничению доноров электронов,

успешно конкурируют с сульфатредукторами или метаногенами только в присутствии ферригидрита или подобных слабоокристаллизованных форм оксида железа.

В результате исследований под микроскопом полученных накопительных культур ЖВБ было обнаружено несколько морфотипов клеток бактерий. В каждом из исследуемых сообществ присутствовали подвижные и неподвижные клетки палочковидной формы разных размеров. При микроскопии накопительных культур **TG**, **BG** и **DP** наблюдались палочки с терминально расположенной спорой. Присутствие разных морфотипов клеток говорит о разнообразии филогенетических групп психрофильных и психротолерантных микроорганизмов, которые сформировались в изучаемых микробных сообществах. Наличие спорообразующих бактерий может объясняться их способностью выживать в виде спор, а не в виде вегетативных клеток. Полученные авторами результаты согласуются с данными, опубликованными ранее Петерсоном с соавторами при исследовании образцов, отобранных на левом берегу Алдана, на Мамонтовой горе (Центральная Якутия). Группой исследователей было показано присутствие в мерзлых породах бацилл, которые представляли собой сравнительно большие палочки со спорами круглой формы [Peterson et al., 2011]. Известно, что споры психрофильных микроорганизмов наиболее резистентные [Nicholson et al., 2000] и, вероятно, помогают выживанию при низких температурах.

Анализ метагеномов. Анализ аннотированных метагеномов природных образцов двух разрезов показал, что во всех исследуемых природных микробных сообществах доминировали представители филумов *Proteobacteria* и *Actinobacteria* (~30–50 %). Кроме того, в числе основных филумов (>5 %) присутствовали во всех образцах *Firmicutes* и *Bacteroidetes*. Следует отметить, что количество представителей филума *Bacteroidetes* увеличивалось с глубиной разрезов. Практически повсеместно, хоть и в малом количестве, были обнаружены представители филумов *Chloroflexi* и *Acidobacteria*. Количество последних уменьшалось с глубиной разрезов. Минорными компонентами (<5 %) природных микробных сообществ арктических почв были представители филума *Cyanobacteria* (рис. 2).

Большая часть диссимиляционных ЖВБ, описанных на сегодняшний день, относится к филуму *Proteobacteria* [Lovley et al., 2004; Sung et al., 2006; Weber et al., 2006]. Показано, что в верхнем горизонте природного образца TG разреза 149-19 (см. рис. 2) представители *Proteobacteria* составляют более 50 % от всего сообщества. Это говорит о том, что протеобактерии не только играют важную роль в микробиоценозе данного региона, но и с

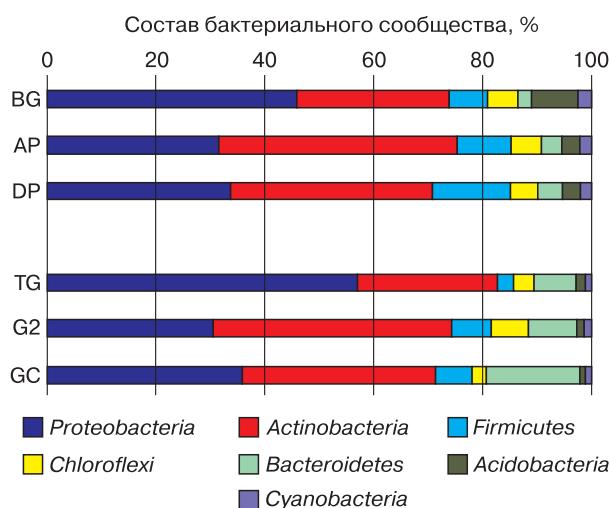


Рис. 2. Состав микробных сообществ образцов почв на уровне филумов по результатам метагеномного секвенирования.

BG, AP, DP – горизонты отбора проб, разрез 139-19; TG, G2, GC – горизонты отбора проб, разрез 149-19.

большой вероятностью могут принимать непосредственное участие в процессах микробной железоредукции, играя ключевую роль в биогенной трансформации минералов железа в арктической почве.

Для сравнения разнообразия прокариотного сообщества, населяющего тундровую почву, и культивируемого микробного сообщества, полученного в лаборатории, была отобрана накопительная культура **TG** из пробы верхнего горизонта TG почвы Ивашкиной лагуны, выращенная с цитратом Fe(III) при 6 °C.

В результате секвенирования микробного сообщества накопительной культуры **TG** по технологии Oxford Nanopore, после удаления баркодов, была получена библиотека с 542 822 прочтениями длиной от 1 до 178 849 п.о., собранными в 1688 контигов длиной от 548 до 387 801 п.о. Средняя длина контига составила 6884 п.о. С помощью программы Kraken2 были идентифицированы контиги, принадлежащие домену *Bacteria* (78.14 %), *Archaea* (0.8 %) и *Basidiomycota* (0.1 %). По результатам вышеупомянутого анализа контиги из домена *Bacteria* принадлежали к четырем филумам: *Firmicutes* (38 %), *Proteobacteria* (14 %), *Actinobacteria* (13 %) и *Bacteroidetes* (7%) (рис. 3).

Установлено, что в культивируемом микробном сообществе ЖВБ сильно выражено доминирование представителей филума *Firmicutes* по сравнению с природными образцами. Известно, что многие представители этого филума способны к восстановлению трехвалентного железа и используют его для стока электронов в анаэробном микробном сообществе [Жилина и др., 2009; Moe et al., 2012]. А. Капpler с соавт. [Kappler et al., 2004] продемонстрировали, что ферментативные бактерии представляют самую большую популяцию в нейтральных природных средах и играют важную роль в восстановлении гумуса и гуминовых кислот. Выделенный авторами ранее [Zakharyuk et al., 2023] из холодного пресноводного озера ферментативный железоредуктор *Pelosinus baikalensis* был способен восстанавливать аналог гуминовых веществ – антрахинон-2,6-дисульфотан (AQDS) в присутствии сбраживаемого субстрата, с образованием восстановленной формы AHQDS. Кроме того, в лабораторных экспериментах этот штамм окислял лактат и восстанавливал синтезированный ферригидрит (нерасторимый акцептор электронов), используя хиноны гуминовых веществ (в нашем случае AQDS) в качестве челночных переносчиков электронов.

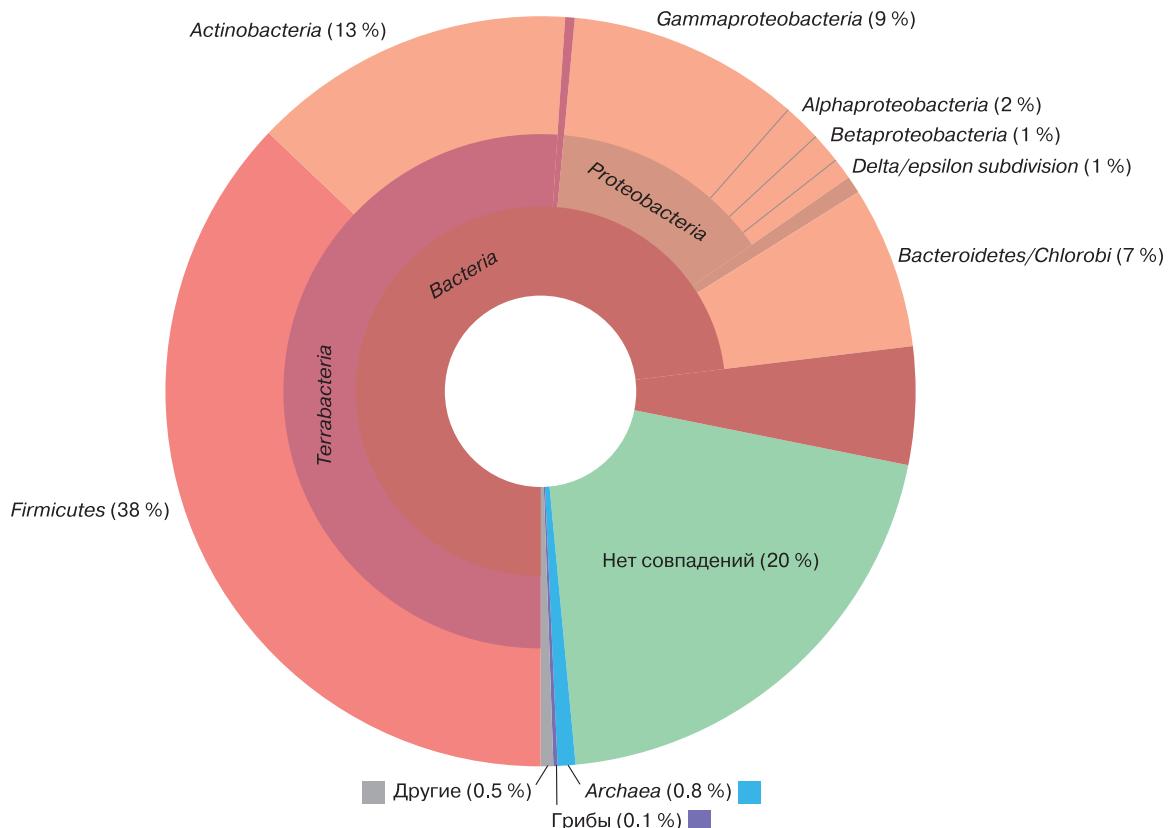


Рис. 3. Состав микробного сообщества накопительной культуры **TG** на уровне филумов по результатам анализа метагенома программой Kraken2.

Таблица 4. Видовое разнообразие культивируемого сообщества по результатам оценки метагенома в программе Bracken

Вид	Номер таксона в NCBI	Всего контигов	Кол-во прочтений в метагеноме, %
<i>Acetobacterium woodii</i>	33952	176	29.382
<i>Acetobacterium</i> sp. KB-1	2184575	59	9.850
<i>Acetobacterium wieringae</i>	52694	78	13.022
<i>Pelosinus</i> sp. UFO1	484770	54	9.015
<i>Pelosinus fermentans</i>	365349	44	7.346
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	294	141	23.539
<i>Proteiniphilum</i> sp. JNU-WLY501	2829812	30	5.008
<i>Proteiniphilum saccharofermentans</i>	1642647	17	2.838

П р и м е ч а н и е. NCBI – National Center for Biotechnology Information.

Анализ содержания таксонов более низкого порядка с помощью Bracken показал присутствие в накопительной культуре 8 видов родов *Acetobacterium* (52.15 %), *Pseudomonas* (23.54 %), *Pelosinus* (16.36 %) и *Proteiniphilum* (7.85 %). Наиболее широко представлены *Acetobacterium woodii* (29.28 % отобранных прочтений) и *Pseudomonas fluorescens* (23.54 % прочтений) (табл. 4).

В настоящее время род *Acetobacterium* объединяет 11 видов, в том числе выделенный из тундровой почвы Северного Урала *Acetobacterium tundrae* [Simankova et al., 2000]. Исследования способности восстанавливать соединения железа ни для одного из описанных видов не проводилось. Тем не менее ацетобактерии в процессе роста на H_2/CO_2 и формиате образуют ацетат [Balch et al., 1977; Braun, Gottschalk, 1982], который является донором электронов для железовосстанавливающих бактерий. В свою очередь установлено, что штаммы *Pseudomonas fluorescens*, выделенные из глеевой почвы, в анаэробных условиях используют ацетат в качестве источника углерода и донора электронов, восстанавливая при этом соединения трехвалентного железа [Пухова, 2018]. Обнаруженные авторами в накопительной культуре представители *Pelosinus fermentans* [Shelobolina et al., 2007] и *Pelosinus* sp. штамм UFO1 [Ray et al., 2018] также способны восстанавливать различные соединения трехвалентного железа и гуминовые кислоты при наличии в среде сбраживаемого субстрата.

В результате в лабораторных условиях авторами была получена накопительная культура, микробное сообщество которой сформировано представителями разных филогенетических групп, как способных образовывать ацетат в анаэробных условиях, так и способных использовать ацетат и другие органические вещества, восстанавливая при этом различные соединения трехвалентного железа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе приведены результаты лабораторных экспериментов, в которых было установлено, что самые высокие концентрации ионов Fe(II) зафиксированы в накопительных культурах, выращенных с использованием растворимых соединений трехвалентного железа. Процесс восстановления железа в таких накопительных культурах происходил быстрее, чем в случае использования ферригидрита.

В связи с тем, что Fe(III) не только может использоваться микроорганизмами как акцептор электронов при дыхательном типе обмена, но также может восстанавливаться многими прокариотами с бродильным типом метаболизма, осуществляя так называемое облегченное брожение [Slobodkin et al., 2006; Pollock et al., 2007; Shelobolina et al., 2007], не исключено, что в полученных авторами микробных сообществах трехвалентное железо восстанавливается двумя путями: ассимиляционно при облегченном брожении и диссимиляционно с использованием Fe(III) в качестве источника энергии.

Впервые было проведено сравнение состава природного микробного сообщества, сформированного в течение длительного времени в естественных условиях при низких температурах, и культивируемого микробного сообщества, восстанавливающего Fe(III) и полученного из образца почвы тундровой зоны (TG, разрез 149-19). С использованием методов молекулярной биологии и биоинформатики получены данные о составе микробных сообществ, населяющих почвы Сибирского сектора Арктики, участвующих в железоредукции.

Дальнейшие исследования накопительных культур и детальный анализ метагеномов позволяют более подробно изучить пути и механизмы биотрансформации минералов железа в деятельном слое, а также дадут возможность оценить роль психрофильных ЖВБ в деструкции органического вещества и формировании окислительно-восстановительных условий в современных мерзлотных почвах Северной Якутии.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (грант № 22-24-00518).

Литература

- Балашова В.В., Заварзин Г.А.** Анаэробное восстановление окисного железа водородной бактерией // Микробиология, 1980, т. 48, № 5, с. 635–639.
- Гиличинский Д.А., Хлебникова Г.М., Звягинцева Д.Г. и др.** Микробиологические характеристики при изучении осадочных пород криолитозоны // Изв. АН СССР. Сер. геол., 1989, № 6, с. 103–115.
- Жилина Т.Н., Заварзина Д.Г., Осипов Г.А. и др.** *Natronincola ferrireducens* sp. nov. *Natronincola peptidovorans* sp. nov. – новые анаэробные алкалофильные пептидолитические и железоредуцирующие бактерии из соловьев озер // Микробиология, 2009, т. 78, № 4, с. 506–518.
- Калакуцкий Л.В., Дуда В.И.** Изучение процесса восстановления железа в почве // Науч. докл. высш. шк. (Биол. науки), 1964, т. 1, с. 55–60.
- Пухова Н.Ю.** Изучение железоредуктазной способности бактерий, выделенных из оглеенного горизонта агродерновой глееватой оподзоленной почвы // Сб. статей Междунар. науч.-практ. конф. журн. "Lingvo-Science" (10 дек. 2018 г.). Варна, Lingvo-Science, 2018, с. 10–12.
- Ривкина Е.М., Федоров-Давыдов Д.Г., Захарюк А.Г. и др.** Свободное железо и железоредуцирующие микроорганизмы в вечномерзлых и мерзлотных почвах Северо-Восточной Сибири // Почвоведение, 2020, т. 53, с. 1455–1468.
- Abramov A., Vishnivetskaya T., Rivkina E.** Are permafrost microorganisms as old as permafrost? // FEMS Microbiol. Ecol., 2021, vol. 97, No. 2, fiaa260.
- Bai Y., Yang D., Wang J. et al.** Phylogenetic diversity of culturable bacteria from alpine permafrost in the Tianshan Mountains, northwestern China // Res. Microbiol., 2006, vol. 157, No. 8, p. 741–751.
- Balch W.E., Schobert S., Tanner R.S., Wolfe R.S.** *Acetobacterium*, a new genus of hydrogen-oxidizing, carbon dioxide-reducing, anaerobic bacteria // Int. J. Syst. Bacteriol., 1977, vol. 27, p. 355–361.
- Braun M., Gottschalk G.** *Acetobacterium wieringae* sp. nov., a new species producing acetic acid from molecular hydrogen and carbon dioxide // Zentralbl. Bakteriol. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. 1 Orig., 1982, p. 368–376.
- Bromfield S.M.** Reduction of ferric compounds by soil bacteria // J. Gen. Microbiol., 1954, vol. 11, p. 1–6.
- Glud R.N., Risgaard-Petersen N., Thamdrup B. et al.** Benthic carbon mineralization in a high-Arctic sound (Young Sound, NE Greenland) // Mar. Ecol.-Progress Ser., 2000, vol. 206, p. 59–71.
- Holmes D., Nicoll J., Bond D., Lovley D.** Potential role of a novel psychrotolerant member of the family *Geobacteraceae*, *Geopsychrobacter electrodiphilus* gen. nov., sp. nov., in electricity production by a marine sediment fuel cell // Appl. Environ. Microbiol., 2004, vol. 70, p. 6023–6030.
- Kappler A., Benz M., Schink B., Brune A.** Electron shuttling via humic acids in microbial iron(III) reduction in a freshwater sediment // FEMS Microbiol. Ecol., 2004, vol. 47, p. 85092.
- Kappler A., Bryce C., Mansor M. et al.** An evolving view on biogeochemical cycling of iron // Nature Rev., 2021, vol. 19, p. 360–374.
- Kostka J.E., Thamdrup B., Glud R.N., Canfield D.** Rates and pathways of carbon oxidation in permanently cold Arctic sediments // Mar. Ecol.-Progress Ser., 1999, vol. 180, p. 7–21.
- Lovley D.R., Holmes D.E., Nevin K.P.** Dissimilatory Fe(III) and Mn(IV) reduction // Adv. Microb. Physiol., 2004, vol. 49, p. 219–286.
- Moe W.M., Stebbing R.E., Rao J.U. et al.** *Pelosinus defluvii* sp. nov., isolated from chlorinated solvent-contaminated groundwater, emended description of the genus *Pelosinus* and transfer of *Sporotalea propionica* to *Pelosinus propionicus* comb. nov. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2012, vol. 62, p. 1369–1376.
- Morita R.Y.** Psychrophilic bacteria // Bacteriol. Rev., 1975, vol. 39, No. 2, p. 144–167.
- Nicholson W.L., Munakata N., Horneck G. et al.** Resistance of *Bacillus* endospores to extreme terrestrial and extraterrestrial environments // Microbiol. Mol. Biol. Rev., 2000, No. 64, p. 548–572.
- Nixon S.L., Telling J.P., Wadham J.L., Cockell C.S.** Viable cold-tolerant iron-reducing microorganisms in geographically diverse subglacial environments // Biogeosciences, 2017, vol. 14, p. 1445–1455.
- Peterson A.M., Glinskaya E.V., Griva G.I. et al.** Bacteria isolated from relict frozen terrains of the central Yakutia // Yakut Medical J., 2011, No. 4, p. 116–129.
- Pollock J., Weber K.A., Lack J. et al.** Alkaline iron (III) reduction by a novel alkaliphilic halotolerant, *Bacillus* sp. isolated from salt sediments of Soap Lake // Appl. Microbiol. Biotechnol., 2007, vol. 77, p. 927–934.
- Ray A.E., Connan S.A., Neal A.L. et al.** Metal transformation by a novel *Pelosinus* isolate from a subsurface environment // Front. Microbiol., 2018, vol. 9, p. 1689.
- Rivkina E., Petrovskaya L., Vishnivetskaya T. et al.** Metagenomic analyses of the late Pleistocene permafrost – additional tools for reconstruction of environmental conditions // Biogeosciences, 2016, vol. 13, No. 7, p. 2207–2219.
- Roden E.E., Wetzel R.G.** Kinetics of microbial Fe(III) oxide reduction in freshwater wetland sediments // Limnol. Oceanogr., 2002, vol. 47, p. 198–211.
- Shelobolina E.S., Nevin K.P., Blakeney-Hayward J.D. et al.** *Geobacter pickeringii* sp. nov., *Geobacter argillaceus* sp. nov. and *Pelosinus fermentans* gen. nov., sp. nov., isolated from subsurface kaolin lenses // Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2007, vol. 57, p. 126–135.
- Shi T., Reeves R.H., Gilichinsky D.A., Friedmann E.I.** Characterization of viable bacteria from Siberian permafrost by 16S rDNA sequencing // Microbiol. Ecol., 1997, vol. 33, p. 169–179.
- Simankova M.V., Kotsyurbenko O.R., Stackebrandt E. et al.** *Acetobacterium tundra* sp. nov., a new psychrophilic acetogenic bacterium from tundra soil // Arch. Microbiol., 2000, vol. 174, p. 440–447.
- Slobodkin A.I., Tourova T.P., Kostrikina N.A. et al.** *Tepidimicrobium ferriphilum* gen. nov., sp. nov., a novel moderately thermophilic, Fe(III)-reducing bacterium of the order *Clostridiales* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2006, vol. 56, p. 369–372.
- Slobodkin A.I., Wiegel J.** Fe(III) as an electron acceptor for H₂ oxidation in thermophilic anaerobic enrichment cultures from geothermal areas // Extremophiles, 1997, vol. 1, p. 106–109.
- Steven B., Briggs G., McKay C. et al.** Characterization of the microbial diversity in a permafrost sample from the Canadian high Arctic using culture-dependent and culture-independent methods // FEMS Microbiol. Ecol., 2007, vol. 59, No. 2, p. 513–523.
- Steven B., Léveillé R., Pollard W., Whyte L.** Microbial ecology and biodiversity in permafrost // Extremophiles, 2006, No. 4, p. 259–267.

- Steven B., Pollard W., Greer C., Whyte L.** Microbial diversity and activity through a permafrost/ground ice core profile from the Canadian high Arctic // Environ. Microbiol., 2008, vol. 10, No. 12, p. 3388–3403.
- Sung Y., Fletcher K.E., Ritalahti K.M. et al.** *Geobacter lovleyi* sp. nov. strain SZ, a novel metal-reducing and tetrachloroethene-dechlorinating bacterium // Appl. Environ. Microbiol., 2006, vol. 72, p. 2775–2782.
- Viollier E., Inglett P.W., Hunter K. et al.** The ferrozine method revisited: Fe(II)/Fe(III) determination in natural waters // Appl. Geochem., 2000, vol. 15(6), p. 785–790.
- Weber K.A., Achenbach L.A., Coates J.D.** Microorganisms pumping iron: anaerobic microbial iron oxidation and reduction // Nat. Rev. Microbiol., 2006, vol. 4, p. 752–764.
- Wolin E.A., Wolin M.J., Wolfe R.S.** Formation of methane by bacterial extracts // J. Biol. Chem., 1963, vol. 238, p. 2882–2886.
- Zakharyuk A.G., Kopitsyn D.S., Suzina N.E., Shcherbakova V.A.** *Pelosinus baikalensis* sp. nov., an iron-reducing bacterium isolated from a cold freshwater lake // Microbiology, 2023, vol. 92, No. 2, p. 137–146.
- Zhang G., Niu F., Ma X. et al.** Phylogenetic diversity of bacteria isolates from the Qinghai-Tibet Plateau permafrost region // Can. J. Microbiol., 2007, vol. 53, No. 8, p. 1000–1010.
- Zhang De-Chao, Brouckha A., Griva G. et al.** Isolation and characterization of bacteria from ancient Siberian permafrost sediment // Biology, 2013, vol. 2, p. 85–106.
- Zhang X., Yang G., Yao S., Zhuang L.** *Shewanella shenzhenensis* sp. nov., a novel Fe(III) – reducing bacterium with abundant possible cytochrome genes, isolated from mangrove sediment // Antonie van Leeuwenhoek, 2022, vol. 115, p. 1245–1252.
- References**
- Balashova V.V., Zavarzin G.A. Anaerobic reduction of iron oxide by hydrogen bacteria. Microbiologiya [Microbiology], 1980, vol. 48, No. 5, p. 635–639 (in Russian).
- Gilichinsky D.A., Khlebnikova G.M., Zvyagintseva D.G. et al. Microbiological characteristics in the study of the sedimentary rocks of the cryolithozone. Izv. Acad. Nauk SSSR. Ser. Geol., 1989, No. 6, p. 103–115 (in Russian).
- Zhilina T.N., Zavarzina D.G., Osipov G.A. et al. *Natronincola ferrireducens* sp. nov. *Natronincola peptidovorans* sp. nov. – new anaerobic alkaliphilic peptidolytic and iron-reducing bacteria from soda lakes. Mikrobiologiya [Microbiology], 2009, vol. 78, No. 4, p. 506–518 (in Russian).
- Kalakutsky L.V., Duda V.I. Study of the process of iron reduction in soil. Doklady Higher School (Biol. Science), 1964, vol. 1, p. 55–60 (in Russian).
- Pukhova N.Yu. Study of the iron reductase ability of bacteria isolated from the gleyed horizon of agroturf gleyic podzolized soil. In: Collection of articles of the Int. Scientific and Practical Conf. of the journal “Lingvo-Science” (Dec. 10, 2018). Varna, Publ. House Lingvo-Science, 2018, p. 10–12.
- Rivkina E.M., Fedorov-Davydov D.G., Zakharyuk A.G. et al. Free iron and iron-reducing microorganisms in permafrost and permafrost-affected soils of Northeastern Siberia. Pochvovedenie [Eurasian Soil Science], 2020, vol. 53, p. 1455–1468 (in Russian).
- Abramov A., Vishnivetskaya T., Rivkina E. Are permafrost microorganisms as old as permafrost? FEMS Microbiol. Ecol., 2021, vol. 97, No. 2, fiaa260.
- Bai Y., Yang D., Wang J. et al. Phylogenetic diversity of culturable bacteria from alpine permafrost in the Tianshan Mountains, northwestern China. Res. Microbiol., 2006, vol. 157, No. 8, p. 741–751.
- Balch W.E., Schobert S., Tanner R.S., Wolfe R.S. *Acetobacterium*, a new genus of hydrogen-oxidizing, carbon dioxide-reducing, anaerobic bacteria. Int. J. Syst. Bacteriol., 1977, vol. 27, p. 355–361.
- Braun M., Gottschalk G. *Acetobacterium wieringae* sp. nov., a new species producing acetic acid from molecular hydrogen and carbon dioxide. Zentralbl. Bakteriol. Parasitenkd. Infektionskr. Hyg. Abt. 1 Orig., 1982, p. 368–376.
- Bromfield S.M. Reduction of ferric compounds by soil bacteria. J. Gen. Microbiol., 1954, vol. 11, p. 1–6.
- Glud R.N., Risgaard-Petersen N., Thamdrup B. et al. Benthic carbon mineralization in a high-Arctic sound (Young Sound, NE Greenland). Mar. Ecol.-Progress Ser., 2000, vol. 206, p. 59–71.
- Holmes D., Nicoll J., Bond D., Lovley D. Potential role of a novel psychrotolerant member of the family *Geobacteraceae*, *Geopsychrobacter electrodiphilus* gen. nov., sp. nov., in electricity production by a marine sediment fuel cell. Appl. Environ. Microbiol., 2004, vol. 70, p. 6023–6030.
- Kappler A., Benz M., Schink B., Brune A. Electron shuttling via humic acids in microbial iron(III) reduction in a freshwater sediment. FEMS Microbiol. Ecol., 2004, vol. 47, p. 85092.
- Kappler A., Bryce C., Mansor M. et al. An evolving view on biogeochemical cycling of iron. Nature Rev., 2021, vol. 19, p. 360–374.
- Kostka J.E., Thamdrup B., Glud R.N., Canfield D. Rates and pathways of carbon oxidation in permanently cold Arctic sediments. Mar. Ecol.-Progress Ser., 1999, vol. 180, p. 7–21.
- Lovley D.R., Holmes D.E., Nevin K.P. Dissimilatory Fe(III) and Mn(IV) reduction. Adv. Microb. Physiol., 2004, vol. 49, p. 219–286.
- Moe W.M., Stebbing R.E., Rao J.U. et al. *Pelosinus defluvii* sp. nov., isolated from chlorinated solvent-contaminated groundwater, emended description of the genus *Pelosinus* and transfer of *Sporotalea propionica* to *Pelosinus propionicus* comb. nov. Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2012, vol. 62, p. 1369–1376.
- Morita R.Y. Psychrophilic bacteria. Bacteriol. Rev., 1975, vol. 39, No. 2, p. 144–167.
- Nicholson W.L., Munakata N., Horneck G. et al. Resistance of *Bacillus* endospores to extreme terrestrial and extraterrestrial environments. Microbiol. Mol. Biol. Rev., 2000, No. 64, p. 548–572.
- Nixon S.L., Telling J.P., Wadham J.L., Cockell C.S. Viable cold-tolerant iron-reducing microorganisms in geographically diverse subglacial environments. Biogeosciences, 2017, vol. 14, p. 1445–1455.
- Peterson A.M., Glinskaya E.V., Griva G.I. et al. Bacteria isolated from relict frozen terrains of the central Yakutia. Yakut Medical J., 2011, No. 4, p. 116–129.
- Pollock J., Weber K.A., Lack J. et al. Alkaline iron (III) reduction by a novel alkaliphilic halotolerant, *Bacillus* sp. isolated from salt sediments of Soap Lake. Appl. Microbiol. Biotechnol., 2007, vol. 77, p. 927–934.
- Ray A.E., Connon S.A., Neal A.L. et al. Metal transformation by a novel *Pelosinus* isolate from a subsurface environment. Front. Microbiol., 2018, vol. 9, p. 1689.
- Rivkina E., Petrovskaya L., Vishnivetskaya T. et al. Metagenomic analyses of the late Pleistocene permafrost – additional tools for reconstruction of environmental conditions. Biogeosciences, 2016, vol. 13, No. 7, p. 2207–2219.
- Roden E.E., Wetzel R.G. Kinetics of microbial Fe(III) oxide reduction in freshwater wetland sediments. Limnol. Oceanogr., 2002, vol. 47, p. 198–211.

- Shelobolina E.S., Nevin K.P., Blakeney-Hayward J.D. et al. *Geobacter pickeringii* sp. nov., *Geobacter argillaceus* sp. nov. and *Pelosinus fermentans* gen. nov., sp. nov., isolated from subsurface kaolin lenses. Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2007, vol. 57, p. 126–135.
- Shi T., Reeves R.H., Gilichinsky D.A., Friedmann E.I. Characterization of viable bacteria from Siberian permafrost by 16S rDNA sequencing. Microbiol. Ecol., 1997, vol. 33, p. 169–179.
- Simankova M.V., Kotsyurbenko O.R., Stackebrandt E. et al. *Acetobacterium tundra* sp. nov., a new psychrophilic acetogenic bacterium from tundra soil. Arch. Microbiol., 2000, vol. 174, p. 440–447.
- Slobodkin A.I., Tourova T.P., Kostrikina N.A. et al. *Tepidimicrobium ferriphilum* gen. nov., sp. nov., a novel moderately thermophilic, Fe(III)-reducing bacterium of the order *Clostridiales*. Int. J. Syst. Evol. Microbiol., 2006, vol. 56, p. 369–372.
- Slobodkin A.I., Wiegel J. Fe(III) as an electron acceptor for H₂ oxidation in thermophilic anaerobic enrichment cultures from geothermal areas. Extremophiles, 1997, vol. 1, p. 106–109.
- Steven B., Briggs G., McKay C. et al. Characterization of the microbial diversity in a permafrost sample from the Canadian high Arctic using culture-dependent and culture-independent methods. FEMS Microbiol. Ecol., 2007, vol. 59, No. 2, p. 513–523.
- Steven B., Léveillé R., Pollard W., Whyte L. Microbial ecology and biodiversity in permafrost. Extremophiles, 2006, No. 4, p. 259–267.
- Steven B., Pollard W., Greer C., Whyte L. Microbial diversity and activity through a permafrost/ground ice core profile from the Canadian high Arctic. Environ. Microbiol., 2008, vol. 10, No. 12, p. 3388–3403.
- Sung Y., Fletcher K.E., Ritalahti K.M. et al. *Geobacter lovleyi* sp. nov. strain SZ, a novel metal-reducing and tetrachloroethene-dechlorinating bacterium. Appl. Environ. Microbiol., 2006, vol. 72, p. 2775–2782.
- Viollier E., Inglett P.W., Hunter K. et al. The ferrozine method revisited: Fe(II)/Fe(III) determination in natural waters. Appl. Geochem., 2000, vol. 15 (6), p. 785–790.
- Weber K.A., Achenbach L.A., Coates J.D. Microorganisms pumping iron: anaerobic microbial iron oxidation and reduction. Nat. Rev. Microbiol., 2006, vol. 4, p. 752–764.
- Wolin E.A., Wolin M.J., Wolfe R.S. Formation of methane by bacterial extracts. J. Biol. Chem., 1963, vol. 238, p. 2882–2886.
- Zakharyuk A.G., Kopitsyn D.S., Suzina N.E., Shcherbakova V.A. *Pelosinus baikalensis* sp. nov., an iron-reducing bacterium isolated from a cold freshwater lake. Microbiology, 2023, vol. 92, No. 2, p. 137–146.
- Zhang G., Niu F., Ma X. et al. Phylogenetic diversity of bacteria isolates from the Qinghai-Tibet Plateau permafrost region. Can. J. Microbiol., 2007, vol. 53, No. 8, p. 1000–1010.
- Zhang De-Chao, Brouchka A., Griva G. et al. Isolation and characterization of bacteria from ancient Siberian permafrost sediment. Biology, 2013, vol. 2, p. 85–106.
- Zhang X., Yang G., Yao S., Zhuang L. *Shewanella shenzhenensis* sp. nov., a novel Fe(III) – reducing bacterium with abundant possible cytochrome genes, isolated from mangrove sediment. Antonie van Leeuwenhoek, 2022, vol. 115, p. 1245–1252.

Поступила в редакцию 26 июня 2023 г.,
после доработки – 4 февраля 2024 г.,
принята к публикации 10 февраля 2024 г.