

БИОТЕХНОЛОГИЯ И МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 579.2

doi: 10.17223/19988591/58/2

Разнообразие психрофильных бактерий и их биотехнологический потенциал (обзор)

Марина Леонидовна Сидоренко¹, Дарья Александровна Русакова^{2,3}

^{1,2} *Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии
ДВО РАН, Владивосток, Россия*

³ *Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия*

¹ *sidorenko@biosoil.ru*

^{2,3} *dashka93.1993@mail.ru*

Аннотация. Психрофильные микроорганизмы широко распространены по всему миру. Из выделенных и охарактеризованных таксономических групп психрофильных микроорганизмов подавляющее большинство составляют бактерии. На основе литературных данных рассмотрено разнообразие психрофильных бактерий. Показано, что они встречаются в морях, океанах, глубоководных соленых озерах, во льдах Арктики, почвах тундры и вершинах горных массивов, пещерах. Психрофильные бактерии обладают ценным природным ресурсом с потенциалом в различных биологических областях, проявляя разнообразную биохимическую активность. В природе встречаются бактерии, имеющие отличительные особенности строения клетки, например, присутствие в клеточной стенке восков и липидов является одним из способов адаптации к холодным условиям. Для защиты от замерзания некоторые бактерии выделяют антифризные белки. Особое внимание уделили биоразнообразию психрофильных бактерий, способных производить промышленно значимые ферменты. Выявлены наиболее значимые и интересные представители данной группы микроорганизмов. Холодоактивные ферменты, выделяемые психрофильными бактериями, имеют большой потенциал применения их в биотехнологии, медицине, сельском хозяйстве, генной инженерии. Известны психрофилы, которые являются деструкторами нефтепродуктов и гербицидов.

Ключевые слова: психрофильные бактерии, холодоактивные ферменты, разнообразие, среда обитания

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000134-6).

Для цитирования: Сидоренко М.Л., Русакова Д.А. Разнообразие психрофильных бактерий и их биотехнологический потенциал (обзор) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 58. С. 28–54. doi: 10.17223/19988591/58/2

Original article

doi: 10.17223/19988591/58/2

Diversity of Psychrophilic Colonies and Their Biotechnological Potential

Marina L. Sidorenko¹, Daria A. Rusakova^{2,3}

¹ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS,
Vladivostok, Russian Federation

² Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation

¹ sidorenko@biosoil.ru

^{2,3} dashka93.1993@mail.ru

Summary. Psychrophilic bacteria are a large group of microorganisms that prevail in low-temperature ecosystems. Psychrophilic bacteria have undergone a number of adaptations that help them exist in such conditions. One of such adaptations is the use of enzymes with a high specific activity at low temperatures. Such enzymes are usually called “cold-active.” These enzymes have potential applications in biotechnology and industry. In our review, we considered individual genera of psychrophilic bacteria, current global trends in the study of cold-active enzymes, their applications, and place in industrial biotechnology. Thus, the main goal of this study was to explore the diversity of psychrophilic bacteria, as well as opportunities of their application in biotechnology.

The natural ecological sites of psychrophiles are numerous and varied. Psychrophiles form a permanent microflora of eternal cold regions, polar regions and oceans. Bacteria belonging to this group are found in soil, water or associated with plants and animals. An important site for psychrophilic microorganisms is a low-temperature water reservoir. At present, many new genera of psychrophiles and psychrotrophs have been derived from the bottom sediments and sea waters of the Arctic and Antarctic and described. Psychrophilic microorganisms are found in caves and in ancient ice crystal structures. The latter testifies to the very possibility of the super-long anabiosis phenomenon, as well as vital capacity preservation without division for a long period of time.

Psychrophiles do not have a single form, they belong to at least several phylogenetic groups. Psychrophilic forms are found among the representatives of a large number of genera. There are no common physiological and biochemical parameters typical of psychrophilic bacteria. They comprise rods, cocci, vibrios, gram-negative and gram-positive bacteria, bacteria that produce and do not produce spores, strict aerobes, facultative and strict anaerobes.

We lay greater emphasis on the diversity of psychrophilic bacteria capable of producing industrially important enzymes. The review considers bacteria belonging to the genera *Vibrio* and *Aliivibrio*, *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Arthrobacter*, *Pseudoalteromonas*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Micrococcus*, *Psychrobacter*, *Psychromonas*, *Flavobacterium*, and psychrophilic methanotrophic microorganisms. These bacteria enzymes are used in agriculture, biotechnology, pharmaceuticals and household chemicals, as well as other sectors of the national economy.

Psychrophilic bacteria produce a chemical compound that can be used in medicine. For example, *Pseudomonas antarctica* contains a cluster of genes encoding microcin B, R-type pyocins, adenosylcobalamin, and pyrroloquinoline quinone. Thus, *P. antarctica* has antibiotic activity. *Psychrobacter proteolyticus* also has an antineoplastic action and secretes an extracellular cold-adapted metalloproteinase being able to inhibit the space-occupying process. Cold-active metalloproteinases are also widely used as detergents, in currying, food sector and molecular biology. The immunogenic Pal conformable protein was derived from the psychrophilic strain of

Aliivibrio salmonicida suggested for use as an effective component of vaccines and in pathogenicity studies.

The representatives of the genus *Arthrobacter* capable of metabolizing diuron and petroleum products have an important property. *A. agilis* produces a red pigment, a bacterioruberin-type carotenoid being interesting as an antioxidant. *A. psychrochitiniphilus* is promising for cleaning water areas, oil-polluted coastlines, as it decomposes oil and petroleum products. *Flavobacterium limicola* is a potential source of cold-active protease. This bacterium is characterized by an increase in protease secretion as temperature decreases. Thus, *F. limicola* can be used in environmental biotransformations and bioremediations.

The psychrophilic bacteria of the genus *Bacillus* are the participants of active studies. Their cold-active enzymes have a high potential in various areas of biomedicine, immunology, decontamination, and various industrial applications. The antifreeze proteins of psychrophilic *Clostridia* are considered a promising biotechnological product for use in medicine, food, beauty products, fuel, and other industries.

This study reviews literary sources and indicates that at present obligate and facultative psychrophiles (psychrotrophs) and their cold-active enzymes are of scientific interest throughout the world. A significant part of the research is focused on a general understanding of the distribution of psychrophilic bacteria and a local study of enzymatic activity. A further study of psychrophilic microorganisms producing enzymes at low temperatures will reveal new ways for the development of biotechnologies in various sectors of the national economy.

The paper contains 94 References.

Keywords: psychrophilic bacteria; cold-active enzymes; diversity; environmental conditions

Funding: The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 121031000134-6).

For citation: Sidorenko ML, Rusakova DA. Diversity of Psychrophilic Colonies and Their Biotechnological Potential. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;58:28-54. doi: 10.17223/19988591/58/2. In Russian, English Summary

Введение

Среди микроорганизмов, способных к росту при низких температурах, выделяют две физиологические группы – облигатные и факультативные психрофилы (иногда называемые психротрофами) [1, 2]. Они различаются по своим экологическим нишам и механизмам адаптации к холоду. Облигатно психрофильные микроорганизмы растут при температурах ниже 20 °С (оптимум ниже 15 °С) вплоть до отрицательных значений температур. Факультативные психрофилы способны расти и развиваться при 0 °С с температурным оптимумом от 25 до 30 °С и температурным максимумом около 35 °С. Таким образом, факультативные психрофилы способны расти в условиях, благоприятных для мезофилов [3, 4], при этом осуществляют полный цикл развития при низких температурах [5].

При понижении температуры нормальные процессы жизнедеятельности клеток нарушаются: наблюдается снижение активности ферментов и текучести мембран [6], нарушается транспорт питательных веществ и продуктов метаболизма [7], снижается скорость транскрипции, трансляции и деления клеток, наблюдаются холодная денатурация и сворачивание белка

[8]. В низкотемпературных экосистемах, как правило, доминируют бактерии [9]. Психрофильные бактерии выработали ряд адаптаций, позволяющих им существовать в подобных условиях. Одной из таких адаптаций является использование ферментов, обладающих высокой удельной активностью при низких температурах. Такие ферменты обычно называются холодоактивными [3].

Возрастающий интерес мирового научного сообщества к психрофильным микроорганизмам связан с их холодоактивными ферментами, которые являются перспективным ресурсом применения в биотехнологии и промышленности. Благодаря высокой каталитической активности при температурах ниже 25 °С, они являются превосходным биокатализатором, не требующим нагревания, что обеспечивает более высокое качество продукции, устойчивость и эффективность промышленных процессов [8]. Помимо активности при низких температурах, интересна также высокая термоллабильность холодоактивных ферментов, которая обеспечивает возможность быстрой инактивации этих ферментов путем мягкой термической обработки, что представляет особый интерес в пищевой промышленности [10, 11].

В обзоре мы рассматриваем отдельные рода психрофильных бактерий, существующие мировые тенденции к изучению холодоактивных ферментов, их применение и место в промышленной биотехнологии. Особое внимание уделили биоразнообразию психрофильных бактерий, способных производить промышленно значимые ферменты. Таким образом, основная цель этого исследования состояла в том, чтобы изучить разнообразие психрофильных бактерий, а также возможность их применения в биотехнологии.

Многообразие сред обитания психрофилов

Природные экологические ниши психрофилов многочисленны и многообразны. Психрофилы формируют постоянную микрофлору регионов вечного холода, полярных регионов и океанов. Океаны занимают большую часть холодных местообитаний (70%), за ними следуют заснеженные массивы суши (15%), а остальные составляют микроклиматические холодные зоны и антропогенные холодные области [1]. Бактерии данной группы обнаружены в почве, воде или связаны с растениями и животными [12].

В лесных криогенных почвах севера Средней Сибири выявлено преимущественное развитие комплексов психротолерантных бактерий и микромицетов [13]. Психрофильные бактерии обнаружены также в высокогорье – альпийских почвах [14]. Из заболоченной почвы тундры выделен первый психрофильный метанотроф *Methylobacter psychrophilus* (грамотрицательные кокки и диплококки), оптимальная температура его роста составляла 5–10 °С [15]. В тундре обнаружено метанотрофное психрофильное сообщество бактерий, из которого выделен психротолерантный аэробный гетеротрофный представитель простекобактерий рода *Caulobacter* [16].

Важным местообитанием психрофильных микроорганизмов являются низкотемпературные водоёмы. Исследования В.В. Парфеновой с соавт. по-

казали, что температурный оптимум роста большинства байкальских бактерий находится в области от 18 до 22°C [17]. Следует подчеркнуть, что психрофилы широко распространены в природе, поскольку они формируют постоянную микрофлору регионов вечного холода. В настоящее время из донных отложений и морских вод Арктики и Антарктики выделено и описано много новых родов психрофилов и психротрофов семейства *Flavobacteriaceae* [18, 19] и *Chryseobacterium* [20]. Большинство бактерий, выделенных из морского льда, пигментированы, хорошо адаптированы к холоду, а некоторые способны образовывать газовые пузырьки [4].

Психрофильные микроорганизмы обнаружены в пещерах. Изучение микробитоты пещер Средней Сибири [21] показало присутствие в естественных микробных сообществах психрофильных и психротолерантных бактерий, способных к росту в интервале температур от 3 до 20 и от 3 до 28 °C соответственно. При этом общая численность бактерий в пещерах во многих случаях соответствует численности бактерий и в наземных экосистемах региона или даже превосходит её [22]. В тысячелетних льдах пещеры Скэришоара (горы Апусени, Румыния) обнаружены психрофильные бактерии, демонстрирующие широкий спектр устойчивости к противомикробным препаратам и значительную каталитическую активность, являясь, таким образом, ценными кандидатами для биомедицинских и биотехнологических применений [23]. Обнаружение микроорганизмов в древних кристаллических структурах льда свидетельствует о принципиальной возможности явления сверхдлительного анабиоза, о сохранении жизнеспособности древнего поколения без деления в течение продолжительного временного периода [9, 24]. Психротрофы более широко распространены, чем облигатные психрофилы. При температуре 0 °C облигатные психрофилы растут быстрее, что в конечном счете и обеспечивает их доминирование в местах обитания с постоянно низкими значениями температуры [25]. В условиях умеренного климата весной, когда температура поднимается до 25–30 °C, она становится мощным селективным фактором, благоприятным для психротолерантных микроорганизмов и исключаящим облигатные формы [26]. В регионах с постоянно низкими температурами психрофильные бактерии играют существенную роль в превращении веществ. В таких условиях деятельность мезофильной микрофлоры полностью блокирована низкими температурами, однако благодаря психрофилам круговорот веществ не прерывается [4].

Биоразнообразие психрофильных бактерий

Психрофилы не образуют единой или хотя бы нескольких филогенетических групп [1, 27]. Из выделенных и охарактеризованных таксономических групп психрофильных микроорганизмов подавляющее большинство составляют бактерии [4, 12]. Среди них есть палочки, кокки, вибрионы, грамотрицательные и грамположительные, образующие споры и не образующие их, строгие аэробы, факультативные и строгие анаэробы [28]. Психрофильные формы обнаружены среди представителей родов *Vibrio*, *Aliivibrio*, *Pseudomonas*,

Achromobacter, Aeromonas, Alcaligenes, Alteromonas, Arthobacter, Bacillus, Clostridium, Corynebacterium, Nitro-bacter, Nitrozomonas, Micrococcus, Myxococcus, Sorangium, Proteus, Psychro-bacter, Psychromonas, Streptococcus, Flavobacterium, Janthinobacterium и др. [5, 7, 28, 29].

В 1970-е гг. обнаружили фаги психрофильных бактерий, которые в большинстве случаев сами проявляют психрофильные свойства. Выделены фаги, специфичные для грамотрицательных бактерий, в частности, для видов *Pseudomonas* и некоторых морских бактерий, и для грамположительных (например, *Micrococcus cryophilus*) [29].

Среди фототрофных микроорганизмов встречаются психрофилы, способные развиваться на поверхности снега или льда. Опубликованы сведения о составе микробного сообщества «красного снега» прибрежного района Восточной Антарктиды, характерная окраска которого обусловлена наличием пигмента астаксантина, накапливающегося в результате роста фототрофных бактерий на поверхности снега, принадлежащих к нескольким таксономическим группам Bacteroidetes, Actinobacteria, Firmicutes и Proteobacteria [30].

Представители родов *Vibrio* и *Aliivibrio*

Vibrio – род грамотрицательных бактерий, обладающих формой изогнутой палочки (запятой). Виды вибрионов, обычно встречающиеся в соленой воде, являются факультативными анаэробами, которые дают положительный результат на оксидазу и не образуют спор. Все представители рода подвижны. Они могут иметь полярный или латеральный жгутик с оболочками или без них [31]. Н. Urbanczyk et al. продемонстрировали филогенетические и фенотипические отличия группы микроорганизмов от других родов семейства Vibrionaceae и предложили новый род *Aliivibrio*. Род *Aliivibrio* включает четыре вида: *Aliivibrio fischeri* и три психротолерантных вида – *Aliivibrio salmonicida*, *Aliivibrio wodanis* и *Aliivibrio logei* [32].

Из дренажного бассейна завода по переработке рыбопродуктов выделен штамм психротрофной бактерии *Vibrio rumoiensis* с оптимальной температурой активности каталазы около 30 °С. Этот штамм предложено применять для очистки сточных вод с низким энергопотреблением [33].

Aliivibrio salmonicida – грамотрицательная морская бактерия, являющаяся причиной холодноводного вибриоза у атлантического лосося (*Salmo salar*), трески (*Gadus morhua*) и иногда радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*). С. Karlsen et al. выделили из суспензии клеток *A. salmonicida* Pal-подобный белок – липопропротеин [34], который можно считать потенциально полезным компонентом при разработке вакцин и исследованиях патогенности в будущем. Недавние исследования доказали, что *A. salmonicida* может разлагать и метаболизировать хитин [35]. Хитиназная активность бактерий является перспективным источником в качестве потенциального биоинсектицида и биофунгицида [36].

С.А. Хрульнова с соавт. изучили Quorum sensing, регуляцию экспрессии lux-генов и структуру lux-оперона у бактерий *Aliivibrio logei*, которые являют-

ся психрофилами (растут при 4 °С, и не растут при 30 °С). Эти вибрионы обнаруживаются исключительно в световых органах кальмаров рода *Sepiola*, обитающих в глубоких и холодных водах Атлантики [37]. Полученные знания в области исследования Quorum sensing позволяют применять их в борьбе с резистентностью антибиотиков по отношению к биопленкам, так как Quorum Sensing действует как механизм, который определяет регуляцию скоординированного поведения бактерий на уровне популяции.

Представители рода *Pseudomonas*

Pseudomonas – род грамотрицательных аэробных неспорообразующих бактерий. Представители рода *Pseudomonas* подвижны и имеют форму прямых или изогнутых палочек и два полярно расположенных жгутика [31]. Они широко используются в хозяйственной практике, для производства антибиотиков, извлечения остаточной нефти из скважин, для борьбы с загрязнением окружающей среды, а также в качестве моделей для многочисленных теоретических исследований [2, 33].

Из пресной воды Антарктики выделен психрофильный штамм *Pseudomonas antarctica*, который проявляет антимикробную активность за счет содержания кластера генов, кодирующих микроцин В, ингибирующий регуляцию ДНК. Кроме того, *P. antarctica* может продуцировать пиоцины R-типа, а также содержит полный набор белков для биосинтеза аденозилкобаламина и, возможно, стимулирует рост растений путем подачи молекул пирролохинолина квинона [38]. В исследованиях S. Kumar et al. задокументирован протеом гималайского психрофильного диазотрофа *Pseudomonas helmanticensis* и показана его сеть взаимодействия белок-белок при холодовом стрессе [39]. Данные исследования позволяют подробно изучить механизм адаптации психрофильных бактерий к холодовому стрессу, выявить многообещающих кандидатов для изучения эволюции резистомы окружающей среды и получения новых активных биомолекул для борьбы с кризисом антибиотиков и ценных биокатализаторов, активных при низких температурах.

Известны случаи обнаружения биокатализаторов, обладающих высокоэффективным и энергосберегающим каталитическим свойством, у адаптивных к холоду бактерий [40]. Y. Luo et al. выделили липазу B68 из *Pseudomonas fluorescens*, которая имеет большие перспективы применения в производстве биодизельного топлива. Поскольку производство биодизельного топлива осуществляется посредством действия липазы при температуре 35–50 °С, наличие высокоактивной липазы при низкой оптимальной температуре может обеспечить существенную экономию энергопотребления [41]. Такая психрофильная липаза (LIPB68) может представлять собой высококонкурентный энергосберегающий биокатализатор.

Представители рода *Achromobacter*

Achromobacter – род бактерий, входящий в семейство Alcaligenaceae порядка Burkholderiales. Клетки представляют собой грамотрицательные

прямые палочки и подвижны за счет использования от 1 до 20 перитрихальных жгутиков. Они строго аэробны и встречаются в воде (пресной и морской) и почве [31].

Из образцов почв, загрязненных органофосфонатами, выделили бактерии *Achromobacter* sp. MPS 12, *Achromobacter xylosoxydans* GPK 1 [42] и *Achromobacter* sp. ВКМ В-2694 [43], способные использовать в качестве единственных источников фосфора глифосфат или метилфосфоновую кислоту. Высокая деструктивная активность изолятов сохранялась при длительном хранении клеток в лиофильно высушенном состоянии, при замораживании до $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ [42, 43]. Эти штаммы можно использовать для очистки почвы и поверхностных вод, загрязненных фосфорорганическими соединениями.

Представители рода *Arthrobacter*

Все виды рода *Arthrobacter* – грамположительные облигатные аэробы, которые представляют собой палочки во время экспоненциального роста и кокки в стационарной фазе. Они обитают в почве, илах, подземных пещерах, морских, ледниковых илах, сточных водах, воздушных поверхностях растений, овощах, рыбах и различных видах животных [31]. Некоторые виды являются психрофильными и психротрофными, могут использовать ароматические соединения [44], широкий спектр органических субстратов и не требуют витаминов и других органических факторов роста [45].

Более 600 различных каротиноидов вырабатываются бактериями, водорослями, грибами, растениями и животными. Одним из представителей является психротрофный штамм *Arthrobacter agilis*, выделенный из морского льда Антарктики, обладающий свойством вырабатывать красный пигмент каротиноид типа С-50 [46]. На сегодняшний день каротиноиды бактериоруберинового типа С-50 выделены только из экстремофильных бактерий и нескольких архей, включая виды *Halobacterium* [47] и *Haloferax* [48]. Все эти организмы требуют адаптивных механизмов, чтобы справляться с экстремальными условиями окружающей среды и производством бактериоруберина, пигменты могут способствовать такой адаптации. Это наблюдение согласуется с концепцией адаптивной роли бактериоруберинов в стабилизации мембран при низкой температуре [46].

Известен еще один психрофильный штамм *Arthrobacter psychrophilus* ARC 42 ВКПМ Ас-2076, который обладает способностью к деструкции нефти и нефтепродуктов при температуре от $2,5$ до $20\text{ }^{\circ}\text{C}$, что делает его уникальным и наиболее перспективным в использовании для очистки акваторий водоемов, береговой линии, загрязненных нефтью и нефтепродуктами [49].

Штаммы рода *Arthrobacter* активно применяются не только как деструкторы нефти и нефтепродуктов, а также в разложении гербицидов. Их использование способствует более эффективному усвоению элементов минерального питания из почвы и удобрений, усиливает ростовые процессы, защищает от бактериальных и грибковых инфекций, повышает толе-

рантность растений к неблагоприятным факторам среды и увеличивает продуктивность посевов [50]. Выделенный из почвы штамм *Arthrobacter* sp. метаболизировал диурон при температуре 18 °С, что говорит о его психротолерантных свойствах. Преобразование диурона в различных концентрациях являлось более эффективным в присутствии альтернативных источников углерода и азота [51].

Представители рода *Pseudoalteromonas*

Pseudoalteromonas представлен многочисленными морскими видами гетеротрофных грамотрицательных жгутиковых бактерий. В 1995 г. G. Gauthier et al. предложили выделить *Pseudoalteromonas* в качестве нового рода, который следует отделить от *Alteromonas*. Представители этого рода производят ряд соединений, активных против различных организмов-мишеней, которые могут принести большую пользу клеткам *Pseudoalteromonas* в их конкуренции за питательные вещества и колонизации поверхностей [52, 53].

Ферменты психрофильных микроорганизмов характеризуются не только выраженной термолабильностью, но и высокой удельной активностью при низких и умеренных температурах. Психрофильная α -амилаза, выделенная из *Pseudoalteromonas haloplanktis*, имеет в семь раз более высокие значения скорости реакции при 4 °С, чем один из ее мезофильных аналогов. В теории теплостойкость, а также высокая удельная активность являются следствием повышенной молекулярной гибкости, требующей в качестве компенсации снижения скорости реакции при низких температурах [54]. Из-за своей высокой удельной активности при низких температурах психрофильная α -амилаза представляет большой потенциальный интерес применения в промышленных процессах, таких как производство моющих средств, пивоварение и выпечка [55].

Проведены исследования, направленные на изучение свойств фермента щелочной фосфатазы, выделенной из психрофильной бактерии *Pseudoalteromonas undina*. Согласно полученным данным, щелочная фосфатаза, выделенная из *P. undina* P2, является термолабильным ферментом и может быть использована в молекулярной биологии для удаления концевых фосфатных групп из молекул нуклеиновых кислот [56].

Представители рода *Bacillus*

Bacillus – род грамположительных палочковидных бактерий, образующих внутриклеточные споры, являются аэробами или факультативными анаэробами, большинство представителей – хемоорганогетеротрофы. Некоторые виды способны к нитратредукции [31].

Бактерии рода *Bacillus*, выделенные из почвы и воды, продемонстрировали оптимальную температуру роста от –4,5 до 30 °С [57]. Психрофильный фермент аланинрацемазы, выделенный из *Bacillus psychrosaccharolyticus*, обладает более высокой каталитической активностью, чем соответствующий термофильный фермент при высоких температурах [58].

В последнее время большой научный интерес направлен на изучение и образование бактериями наночастиц различных металлов. Все процессы биосинтеза наночастиц золота, о которых сообщалось до настоящего времени, использовали температуру более 20 °С [59]. Однако в 2020 г. K.R. Das et al. провели исследования психротолерантного штамма *Bacillus* sp. GL1.3, который может внеклеточно синтезировать наночастицы золота размером 30–50 нм при температуре 4 °С. Эти наночастицы обладают анти-SRB-эффектом в зависимости от дозы, что может быть полезно для профилактики различных заболеваний, вызванных сульфатредуцирующими бактериями (SRB) [60]. Наночастицы золота обладают огромным потенциалом в различных областях биомедицины, иммунологии, для очистки от загрязняющих веществ и различных промышленных применений.

Изучение влияния метаболитов *Bacillus* sp. МЗ, выделенного из многолетнемерзлых пород, на уровень секреции мононуклеарами про- (ФНО- α , ИЛ-1 β , ИЛ-8, ИЛ-2, ИФН- γ) и противовоспалительных (ИЛ-4, ИЛ-10) цитокинов как показателей иммунологической реактивности, представляется актуальным в перспективе создания новых иммунотропных препаратов [61].

Представители рода *Clostridium*

Бактерии рода *Clostridium* – грамположительные облигатные анаэробные спорообразующие бактерии, у которых размер споры превышает поперечник клетки, и поэтому они принимают форму веретена, теннисной ракетки или булавки [31]. *Clostridium* принимают участие в круговороте веществ в природе. Благодаря спорообразованию они способны длительно выживать, а при определенных условиях – вегетировать в объектах окружающей среды [62].

Существуют случаи выделения психротрофных микроорганизмов рода *Clostridium*, которые не являются токсичными для человека, однако имеют огромное экономическое влияние на мясную промышленность. J. Wambui и R. Stephan выделили *Clostridium estertheticum* из вакуумно упакованного мяса. Авторы в своей работе предполагают, что именно этот микроорганизм является причиной «взрыва вакуумной упаковки с мясом», так как порча продукта происходит без нарушения температурного режима [63]. *C. estertheticum* предлагается применять для обнаружения порчи мясной продукции с целью предотвращения взрыва вакуумной упаковки [64]. В 2022 г. зафиксированы результаты эксперимента, показывающие, что *C. estertheticum* производит стабильные бактериоцины, обладающие активностью против клинически значимых патогенов [65]. Описано несколько психрофильных клостридий в Антарктических микробных матах с температурным оптимумом роста в диапазоне 4–16 °С, способных ферментировать глюкозу, фруктозу, инулин и ксилозу [66].

Психрофильные бактерии продуцируют различные соединения, чтобы защитить себя от внутриклеточного замерзания или свести к минимуму вредное воздействие формирования кристаллов льда. Один из механизмов –

это образование антифризных белков [67]. Антифризные белки считаются перспективным биотехнологическим продуктом для применения в медицине и пищевой, косметической, топливной и других отраслях промышленности [68]. Штамм *Clostridium tagluense* A121 образует антифризные белки, за счет генома кодирующего четыре гена белков холодового шока, которые действуют как шапероны для мРНК во время холодового шока [69].

Одним из важных способов выживания бактерий считается образование внутриклеточных полимерных веществ (полисахаридов, липидов, полифосфатов) [1]. Известно, что *Clostridium alboriphilum* обладает свойством накапливать полисахарид в клетке. Предполагается, что полисахарид бактерии *C. alboriphilum* не только напрямую участвует в биохимических реакциях, но и может способствовать образованию оптимальной цитоплазматической вязкости для низкотемпературного протекания биохимических реакций. Это в конечном итоге приводит к выживанию *C. alboriphilum* в условиях криопэга (подземные природные засоленные воды, имеющие отрицательную температуру) [70].

Представители рода *Micrococcus*

Micrococcus – род сферических бактерий семейства Micrococcales. Бактерии рода *Micrococcus* имеют грамположительные сферические клетки диаметром примерно от 0,5 до 3 мкм и обычно появляются тетрадами. Они каталазоположительны, оксидазоположительны, индолотрицательны и цитратотрицательны [31]. Все микрококки содержат «животный крахмал» гликоген, который выполняет роль запасного вещества клетки. У большинства видов оптимум температуры роста 25–30 °С. Многие виды микрококков могут развиваться при 5–8 °С [71].

На китайской станции Great-Wall в Антарктиде, выделен адаптированный к холоду *Micrococcus antarcticus* (штамм T2T), сохраняющий жизнеспособность при 0 °С с оптимальной температурой роста 16 °С, гидролизующий крахмал и твин (20, 40, 80) [71]. Из *M. antarcticus* выделили адаптированную к холоду амилазу, которая показала устойчивость к инактивации 0,1% неионогенных поверхностно-активных веществ, таких как твин 80, тритон X-100 [72].

Представители рода *Psychrobacter*

Psychrobacter – род грамотрицательных, осмоотолерантных, психрофильных или психротолерантных аэробных бактерий, принадлежащих к семейству Moraxellaceae и классу Gammaproteobacteria. Форма представлена в виде кокков и коккобацилл [31]. E. Juni и G. Neum описали род *Psychrobacter* для размещения грамотрицательных, кокковых или палочковидных бактерий, обладающих строго окислительным метаболизмом, которым не хватало подвижности [73]. Известно, что бактерии рода *Psychrobacter* являются облигатными или факультативными психрофилами и изо-

лированы из широкого спектра мест обитания, включая пищу, клинические образцы, кожу, жабры и кишечник рыб, морскую воду в Антарктике, Антарктический морской лед и отложения Японских впадин [74].

Антарктическая морская бактерия *Psychrobacter proteolyticus* выделена из желудка антарктического криля (*Euphasia superb*). *P. proteolyticus* свойственно выделять адаптированную к холоду внеклеточную металлопротеиназу [75]. Известно, что металлопротеиназы – это цинк-зависимые эндопептидазы, способные разрушать все типы белков внеклеточного матрикса [76]. Соответственно, *P. proteolyticus* могут применяться в биотехнологии и медицине, так как метапротеиназы играют большую роль в ремоделировании тканей, ангиогенезе, пролиферации, миграции и дифференциации клеток, апоптозе, сдерживании роста опухолей [77].

Psychrobacter namhaensis можно рассматривать в качестве кормовой добавки, так как получены положительные результаты исследования по оценке эффективности в отношении показателей роста и иммунного ответа нильской тилляпии (*Oreochromis niloticus*) [78].

Представители рода *Psychromonas*

Бактерии рода *Psychromonas* принадлежат к классу *Gamma proteobacteria* и являются психрофильными, аэротолерантными анаэробами. Клетки представляют собой грамотрицательные неподвижные крупные палочки длиной 6–14 мкм и шириной 1,25–1,5 мкм, встречающиеся поодиночке или парами [79]. На сегодняшний день описаны пятнадцать видов рода *Psychromonas* [80–81].

Штамм *Psychromonas ingrahamii* 37T изолирован из морского льда недалеко от Пойнт-Барроу (Аляска). *P. ingrahamii* – грамотрицательная бактерия палочковидной формы, восстанавливает неорганические нитраты и является гетеротрофом, использующим многие органические соединения в качестве источников углерода. Показано, что *P. ingrahamii* растет при температуре ниже точки заморозания (самая низкая температура роста среди всех изученных до сих пор организмов) –12 °С со временем генерации 240 ч [79]. Из психрофильной бактерии *P. ingrahamii* выделена нуклеаза (PinNuc), обладающая способностью расщеплять различные формы нуклеиновых кислот. Этот фермент содержит шесть цистеиновых остатков, наиболее вероятно, что все они связаны с дисульфидными мостиками [81].

Психрофильная бактерия *Psychromonas arctica* также выживает при отрицательных температурах, адаптировав несколько защитных механизмов против заморозания, активировав белки холодового шока (Csp). Первые исследования белков холодового шока в основном изучали на Csp мезофильной бактерии *Escherichia coli* [82], а не на психрофильных бактериях. В дальнейшем предприняли попытки понять молекулярные механизмы психрофильных бактерий, которые позволяют им выдерживать замораживание. Y.H. Jung et al. клонировали ген, кодирующий белок холодового шока CspA(Pa), из *P. arctica* KOPRI 22215 и сверхэкспрессировали его в *E. coli*, это вызвало морфологическое удлинение и замедление роста кле-

ток. Интересно, что сверхэкспрессия CspA(Pa) в *E. coli*, резко увеличила холодостойкость хозяина более чем в десять раз, что говорит о том, что этот белок способствует выживанию в полярных условиях [83].

Представители рода *Flavobacterium*

Flavobacterium – это род грамотрицательных, неподвижных и подвижных палочковидных бактерий, который состоит из 130 признанных видов. Представители рода *Flavobacterium* широко распространены в почве и воде; обнаружены также в сыром мясе, молоке и других пищевых продуктах [31]. Психрофильные формы микроорганизмов рода *Flavobacterium* в основном являются представителями антарктической флоры, такие как *F. gillisiae*, *F. degerlachei*, *F. frigoris*, *F. xinjiangense*, *F. xanthum*, *F. omnivorum*, *F. frigidarium*, *F. gelidilacus*, *F. limicola*, *F. tegetincola*, *F. micromat*, *F. Hibernum*, *F. psychrophilum*, *F. fryxelicola* и *F. psychrolimnae* [3, 4, 8, 84].

Flavobacterium limicola имеет диапазон температур роста от 0 до 25 °С, при этом оптимальный рост происходит при 15–20 °С. *F. limicola* способны гидролизовать казеин, желатин, крахмал, агар, эскулин, мочевины, мочевую кислоту и тирозин, а также лизировать клетки *Escherichia coli* и *Pseudomonas putida*. Интересен тот факт, что для *F. limicola* характерно увеличение секреции протеазы по мере снижения температуры [84]. *F. limicola* является перспективным источником холодоактивной протеазы, которая в теории может использоваться в специфических биотрансформациях и биоремедиациях окружающей среды [85]. В 2002 г. из фекалий антарктических пингвинов выделен *Flavobacterium faecale* WV33(T), обладающий агаразной активностью при 16 °С [86].

В ходе скрининга психрофильных микроорганизмов, выделенных из загрязненной нефтью арктической почвы, обнаружили бактериальный штамм, обладающий свойством разлагать дизельное топливо, для которого предложили название *Flavobacterium petroe* [87].

Из психрофильной бактерии *Flavobacterium* sp. YS-80-122 выделен новый фермент – 1-каррагеназа (CgiF), который проявляет холодоактивные и термоустойчивые свойства. Холодовая адаптация и термоустойчивость делают его отличным кандидатом для промышленного применения в производстве олигосахаридов 1-каррагена из полисахаридов морских водорослей [88].

Психрофильные метанотрофные микроорганизмы

Метанотрофы – уникальная группа микроорганизмов, способных использовать метан в качестве единственного источника углерода и энергии. Окисление метана осуществляется ими как в аэробных, так и в анаэробных условиях [89]. Чистые культуры психрофильных и психротолерантных метанотрофов выделены и охарактеризованы как новые роды и виды: *Methylobacter psychrophilus*, *Methylosphaera hansonii*, *Methylocella palustris*, *Methylocella silvestris*, *Methylocella tundrae*, *Methylocapsa acidiphila* и *Methylomonas scandinavica* [90].

Систематические исследования метанотрофов психросферы привели к выделению из тундровой почвы первого психрофильного метанотрофа *Methylobacter psychrophilus* [91]. *M. psychrophilus* растет при температурах от 3,5 до 20 °С, оптимально при 5–10 °С. Согласно проведенному полному генетическому анализу, штамм *M. psychrophilus* SPH1Т обладает геномным потенциалом для биосинтеза гопаноидов, который необходим для поддержания внутрицитоплазматических мембран [92].

И.Ю. Ошкин с соавт. (Oshkin et al.) выделили из антарктических озер 8 штаммов метанотрофных микроорганизмов, описанных в качестве нового вида *Methylosphaera hansonii*. Клетки *M. hansonii* представлены неподвижными крупными кокками, ассимилирующими углерод по рибулозомонофосфатному пути. Штаммы *M. hansonii* являются психрофильными, с оптимальной температурой роста 10–13°С и максимальной 16–21 °С [93]. Также сообщалось о способности *M. hansonii* к биосинтезу специфических 4,4-диметилированных и 4-метилированных стеролов [94].

Биосферная роль представителей психрофильных метаногенов намного превосходит таковую у термофилов, так как именно холодовые экосистемы являются основными источниками метана, поступающего в атмосферу Земли, однако метаболизм и механизм регуляции активности метанотрофов холодных экосистем остаются мало изученными [93].

Заключение

Обзор литературы свидетельствует о том, что в настоящее время облигатные и факультативные психрофилы (психротрофы) и их холодоактивные ферменты представляют научный интерес во всем мире. Существенная часть исследований носит общее понимание распространения психрофильных бактерий и локальное изучение ферментативной активности. В данном обзоре мы рассмотрели разнообразие промышленно значимых психрофильных бактерий, структурируя их по родам.

Разнообразие психрофильных бактерий широко. Среди них встречаются представители различных родов и видов, которые представлены палочковидными и кокковыми формами, образующие споры и не образующие их, грамотрицательные и грамположительные, строгие аэробы, факультативные и строгие анаэробы. Обнаружены также фаги психрофильных бактерий.

Реакция бактерий на снижение температуры имеет общие черты. Однотипность реакции на действие холода самых разных видов и родов бактерий подтверждается данными, приведенными в вышеизложенном материале. Холод индуцирует гены холодового шока, в результате этого происходят значительные изменения в регуляции синтеза белков, подавляется синтез основных белков микробной клетки. Однако синтезируется множество новых белков – белков холодового шока.

В настоящее время холодоактивные ферменты имеют огромное значение. Эффективность применения в промышленности таких холодоактивных ферментов, как липаза, амилаза, протеаза, эстераза, фосфатаза, рас-

смотрена во многих работах. Эти ферменты активно используются в производстве бытовой химии, сельском хозяйстве, фармацевтике и других отраслях народного хозяйства. Скрининг новых микроорганизмов и их холодоактивных ферментов открывает новые и более простые пути для синтетических процессов. Следовательно, это может дать новые решения биотехнологических и экологических проблем.

Список источников

1. Hassan N. Temperature driven membrane lipid adaptation in glacial psychrophilic bacteria // *Frontiers in Microbiology*. 2020. № 11. P. 824. doi: 10.3389/fmicb.2020.00824.
2. Ксенофонтов Б.С. Основы микробиологии и экологической биотехнологии : учеб. пособие. М. : Инфра-М Форум, 2015. 224 с.
3. Ермилова Е.В. Молекулярные аспекты адаптации прокариот. СПб. : Химиздат, 2012. 341 с.
4. Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н. Введение в природоведческую микробиологию : учеб. пособие. М. : Университет, 2001. 256 с.
5. Хижняк С.В., Илиенц И.Р., Рубчевская Л.П., Меняйло Л.Н. Карстовые пещеры как источник психрофильных штаммов для ферментативной переработки сырья зерноперерабатывающей и плодоовощной отрасли и повышения пищевой биологической ценности продукции // *Вестник КрасГАУ*. 2012. № 5. С. 411–415.
6. Gohrbandt M., Lipski A., Grimshaw J.W., Buttress J.A, Baig Z., Herkenhoffl B., Walter S., Kurre R., Deckers-Hebestreit G., Strahl H. Low membrane fluidity triggers lipid phase separation and protein segregation in living bacteria // *The EMBO Journal*. 2022. Vol. 4, № 5. P. e109800. doi: 10.15252/embj.2021109800
7. Klein W.M., Weber H., Marahiel M.A. Cold shock response of *Bacillus subtilis*: isoleucine-dependent switch in the fatty acid branching pattern for membrane adaptation to low temperatures // *Journal of Bacteriology*. 1999. Vol. 181, № 17. PP. 5341–5349. doi: 10.1128/JB.181.17.5341-5349.1999
8. D'Amico S., Collins T., Marx J.C., Feller G., Gerday C. Psychrophilic microorganisms: challenges for life // *EMBO reports*. 2006. Vol. 7, № 4. PP. 385–389. doi: 10.1038/sj.embor.7400662
9. Саралов А.И. Адаптивность экстремофилов Archaea и Bacteria // *Микробиология*. 2019. Т. 88, № 4. С. 377–400. doi: 10.1134/S0026365619040104
10. Wang S.Y., Hu W., Lin X.Y., Wu Z.H., Li Y.Z. A novel cold-active xylanase from the cellulolytic myxobacterium *Sorangium cellulosum* So9733-1: gene cloning, expression, and enzymatic characterization // *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2012. Vol. 93, № 4. PP. 1503–1512. doi: 10.1007/s00253-011-3480-3
11. Adapa V., Ramya L.N., Pulicherla K.K., Rao K.R.S.S. Cold-Adapted Fungi: Evaluation and Comparison of Their Habitats, Molecular Adaptations and Industrial Applications // *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 2014. Vol. 172, № 5. PP. 2324–2337. doi: 10.1007/s12010-013-0685-1
12. Tapia-Vázquez I., Sánchez-Cruz R., Arroyo-Domínguez M., Lira-Ruan V., Sánchez-Reyes A., Del Rayo Sánchez-Carbente M., Padilla-Chacón D., Batista-García R.A., Folch-Mallol J.L. Isolation and characterization of psychrophilic and psychrotolerant plant-growth promoting microorganisms from a high-altitude volcano crater in Mexico // *Microbiological Research*. 2020. № 232. P. 126394. doi: 10.1016/j.micres.2019.126394
13. Сорокин Н.Д., Афанасова Е.Н. Микробиологическая диагностика состояния почв и филлосферы лесных экосистем Сибири // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2012. № 1. С. 100–108. doi: 10.1134/S1062359012010086
14. Zhang D.C., Schumann P., Liu H.C. *Arthrobacter alpinus* sp. nov., a psychrophilic bacterium isolated from alpine soil // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2010. Vol. 60, № 9. PP. 2149–2153. doi: 10.1099/ij.s.0.017178-0

15. Берестовская Ю.Ю., Васильева Л.В., Честных О.В. Метанотрофы психрофильного микробного сообщества заполярной тундры России // Микробиология. 2002. Т. 71, № 4. С. 538–544. doi: 10.1023/A:1019805929529
16. Berestovskaya Y.Y., Lysenko A.M., Tourova T.P., Vasil'eva L.V. A Psychrotolerant *Caulobacter* sp. from Russian polar tundra soil // Microbiology. 2006. Vol. 75, № 3. PP. 317–322. doi: 10.1134/S0026261706030131
17. Парфенова В.В., Теркина Т.Я., Косторнова И.Г., Никулина И.Г., Черных В.И., Максимова Э.А. Микробное сообщество пресноводных губок оз. Байкал // Микробиология. 2008. № 4. С. 435–441. doi: 10.1134/S 1062359008040079
18. Bowman J.P., Nichols D.S. Novel members of the family Flavobacteriaceae from Antarctic maritime habitats including *Subsaximicrobium wynnwilliamsii* gen. nov., sp. nov., *Subsaximicrobium saxinquilinus* sp. nov., *Subsaxibacter broadyi* gen. nov., sp. nov., *Lacinutrix copepodicola* gen. nov., sp. nov., and novel species of the genera *Bizionia*, *Gelidibacter* and *Gillisia* // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2005. Vol. 55, № 4. PP. 1471–1486. doi: 10.1099/ijs.0.63527-0
19. Kampf P., Lodders N., Vanechoutte M., Wauters G. Transfer of *Sejongia antarctica*, *Sejongia jeonii* and *Sejongia marina* to the genus *Chryseobacterium* as *Chryseobacterium antarcticum* comb. nov., *Chryseobacterium jeonii* comb. nov. and *Chryseobacterium marinum* comb. nov. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2009. Vol. 59, № 9. PP. 2238–2240. doi: 10.1099/ijs.0.009142-0
20. Bajerski F., Ganzert L., Mangelsdorf K., Padur L., Lipski A., Wagner D. *Chryseobacterium frigidisoli* sp. nov., a psychrotolerant species of the family Flavobacteriaceae isolated from sandy permafrost from a glacier forefield // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2013. Vol. 63, № 7. PP. 2666–2671. doi: 10.1099/ijs.0.046904-0
21. Хижняк С.В., Таушева И.В., Березикова А.А. Психрофильные и психротолерантные гетеротрофные микроорганизмы карстовых полостей Средней Сибири // Экология. 2003. № 4. С. 261–266. doi: 10.1023/A:102 4537513439
22. Хижняк С.В., Илиенц И.Р., Рубчевская Л.П. Карстовые пещеры как источник психрофильных штаммов для ферментативной переработки сырья зерноперерабатывающей и плодоовощной отрасли и повышения пищевой биологической ценности продукции // Вестник КрасГАУ. 2012. № 5. С. 411–415.
23. Raun V.I., Lavin P., Chifriuc M.C., Purcarea C. First report on antibiotic resistance and antimicrobial activity of bacterial isolates from 13,000-year old cave ice core // Scientific Reports. 2021. № 11. P. 514. doi: org/10. 1038/s41598-020-79754-5
24. Ewert M., Deming J.W. Sea ice microorganisms: environmental constraints and extracellular responses // Biology (Basel). 2013. Vol. 2, № 2. PP. 603–628. doi: 10.3390/biology2020603
25. Ланкина Е.П., Хижняк С.В. Сравнительный анализ встречаемости бактерий-антагонистов к фитопатогенным грибам в бактериальных сообществах почв, почвоподобном субстрате и карстовых пещерах // Вестник КрасГАУ. 2013. Т. 2, № 77. С. 65–68.
26. Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Абдуллин Ш.Р., Рябова А.С. Микробиота пещеры Киндерлинская (Республика Башкортостан) // Микробиология. 2012. № 81. С. 273–281. doi: 10.1134/S0026261712010109
27. Мямин В.Е., Никитина Л.В., Чернявская М.И., Занюк А.А., Титок М.А., Лозюк С.К., Сидоренко А.В., Валентович Л.Н., Долгих А.В. Микробиологические исследования в районе участка Вечерний оазиса Холмы Тала (Восточная Антарктида) // Труды БГУ. Физиологические, биохимические и молекулярные основы функционирования биосистем. 2014. Т. 9, № 2. С. 58–67.
28. Онищенко О.М., Киприанова Е.А., Ярошенко Л.В. Психрофильные бактерии родов *Alteromonas* и *Psychrobacter*, выделенных из воды Черного моря // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7, № 1. С. 56–59.
29. Olsen R.H., Metcalf S.E., Todd J.K. Characteristics of bacteriophages attacking psychrophilic and mesophilic *Pseudomonads* // Journal of Virology. 1968. Vol. 2, № 4. PP. 357–364.
30. Мямин В.Е., Сидоренко А.В., Валентович Л.Н., Гигиняк Ю.Г., Новик Г.И., Коломиец Э.И. Характеристика микроорганизмов, выделенных из «зеленого снега» прибреж-

- ной зоны Восточной Антарктиды // Микробные биотехнологии: фундаментальные и прикладные аспекты : сб. науч. тр. Минск : Беларуская наука, 2016. С. 106–125.
31. Определитель бактерий Берджи : в 2 т. Т. 1: пер. с англ. / под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита, Дж. Стейли, С. Уильямса. М.: Мир, 1997. 761 с.
 32. Urbanczyk H., Ast J.C., Higgins M.J., Carson J., Dunlap P.V. Reclassification of *Vibrio fischeri*, *Vibrio logei*, *Vibrio salmonicida* and *Vibrio wodanis* as *Aliivibrio fischeri* gen. nov., comb. nov., *Allivibrio logei* comb. nov., *Allivibrio salmonicida* comb. nov. and *Aliivibrio wodanis* comb. nov. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2007. № 57. PP. 2823–2829. doi: 10.1099/ijs.0.65081-0
 33. Yumoto I., Iwata H., Sawabe T., Ueno K., Ichise N., Matsuyama H., Okuyama H., Kawasaki K. Characterization of a facultatively psychrophilic bacterium, *Vibrio rumoiensis* sp. nov., that exhibits high catalase activity // Applied and Environmental Microbiology. 1999. Vol. 65, № 1. PP. 67–72. doi: 10.1128/AEM.65.1.67-72.1999
 34. Karlsen C., Espelid S., Willassen N.P., Paulsen S.M. Identification and cloning of immunogenic *Aliivibrio salmonicida* Pal-like protein present in profiled outer membrane and secreted subproteome // Diseases of aquatic organisms. 2011. Vol. 93, № 3. PP. 215–223. doi: 10.3354/dao02302.
 35. Skanes A.C., Minniti G., Loose J.S., Mekasha S., Bissaro B., Mathiesen G., Arntzen M., Vaaje-Kolstad G. The fish pathogen *Aliivibrio salmonicida* LF11238 can degrade and metabolize chitin despite gene disruption in the chitinolytic pathway // Applied and Environmental Microbiology. 2021. Vol. 87, № 19. P. 56. doi: 10.1128/AEM.00529-21
 36. Цветкова Ю.Д. Особенности культивирования светящихся бактерий как перспективных продуцентов хитиназы для борьбы с патогенами растений // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2014. № 6-1. С. 113–116.
 37. Хрульнова С.А., Манухов И.В., Завильгельский Г.Б. Quorum sensing регуляция экспрессии Lux-генов и структура Lux-оперона у морских бактерий *A. iivibrio* // Генетика. 2011. Т. 12, № 47. С. 1596–1603. doi: 10.1134/S1022795411120052
 38. Lee J., Cho Y.J., Yang J., Jung Y.J., Hong S.G., Kim O.S. Complete genome sequence of *Pseudomonas antarctica* PAMC 27494, a bacteriocin-producing psychrophile isolated from Antarctica // Journal of Biotechnology. 2017. № 259. PP.15–18.
 39. Kumar S., Suyal D.C., Yadav A., Shouche Y., Goel R. Psychrophilic *Pseudomonas helmanticensis* proteome under simulated cold stress // Cell Stress Chaperones. 2020. Vol. 25, № 6. PP. 1025–1032. doi: 10.1007/s12192-020-01139-4
 40. Mhetras N., Mapare V., Gokhale D. Cold Active Lipases: Biocatalytic Tools for Greener Technology // Applied Biochemistry and Biotechnology. 2021. Vol. 197, № 7. PP. 2245–2266. doi: 10.1007/s12010-021-03516-w
 41. Luo Y., Zheng Y., Jiang Zh., Ma Y., Wei D. A novel psychrophilic lipase from *Pseudomonas fluorescens* with unique property in chiral resolution and biodiesel production via transesterification // Applied Microbiology and Biotechnology. 2006. Vol. 73, № 2. PP. 349–355. doi: 10.1007/s00253-006-0478-3
 42. Ермакова И.Т., Шушкова Т.В., Леонтьевский А.А. Микробная деструкция органофосфонатов почвенными бактериями // Микробиология. 2008. Т. 77, № 5. С. 689–695. doi: 10.1134/S0026261708050160
 43. Sviridov A.V., Shushkova T.V., Zelenkova N.F., Vinokurova N.G., Morgunov I.G., Ermakova I.T., Leontievsky A.A. Distribution of glyphosate and methylphosphonate catabolism systems in soil bacteria *Ochrobactrum anthropi* and *Achromobacter* sp. // Applied Microbiology and Biotechnology. 2012. № 93. PP. 787–796. doi: 10.1007/s00253-011-3485-y
 44. O'Loughlin E.J., Sims G.K., Traina S.J. Biodegradation of 2-methyl, 2-ethyl, and 2-hydroxypyridine by an *Arthrobacter* sp. isolated from subsurface sediment // Biodegradation. 1999. Vol. 10, № 2. PP. 93–104. doi: 10.1023/a:1008309026751
 45. Khasaeva F., Vasilyuk N., Terentyev P., Troshina M., Lebedev A.T. A novel soil bacterial strain degrading pyridines // Environmental Chemistry Letters. 2011. № 9. PP. 439–445. doi: 10.1007/s10311-010-0299-6

46. Flegler A., Lipski A. The C50 carotenoid bacterioruberin regulates membrane fluidity in pink-pigmented *Arthrobacter* species // Archives of Microbiology. 2022. Vol. 204, № 1. P. 70. doi: 10.1007/s00203-021-02719-3
47. Kelly M., Norgard S., Liaaen-Jensen S. Bacterial carotenoids XXXI C50 carotenoids of *Halobacterium salinarum*, especially bacterioruberin // Acta Chemica Scandinavica. 1970. № 24. PP. 2169–2182. doi: 10.3891/acta.chem.scand.24-2169.
48. Ronnekleiv M., Lenes M., Norgard S., Liaaen-Jensen S., Three dodecaene C50-carotenoids from halophilic bacteria // Phytochemistry. 1995. Vol. 39, № 3. PP. 631–634. doi: 003194229500975D
49. Шестаков А.И., Сerezжин И.Н., Ламова Я.А., Гавирова Л.А., Шестакова О.О., Ершова О.А., Шабалин Н.В., Исаченко А.И.; ООО «Арктический научно-проектный центр шельфовых разработок». штамм *Arthrobacter psychrochitiniphilus* ARC 42 ВКПМ АС-2076 – деструктор нефти и нефтепродуктов. Патент: Ru 2699990 С. № заявки 2018140400; Заявл. 15.11.2018; Опубл.11.09.2019. Бюл. № 26.
50. Воробейков Г.А., Павлова Т.К., Кондрат С.В., Лебедев В.Н., Юргина В.С., Муратова Р.Р., Макаров П.Н., Дубенская Г.И., Хмелевская И.А. Исследование эффективности штаммов ассоциативных ризобактерий в посевах различных видов растений // Известия Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена. 2011. № 141. С. 114–123.
51. Lamrani M.D., Pesce S., Rouard N., Laurent F.M. Evidence for cooperative mineralization of diuron by *Arthrobacter* sp. BS2 and *Achromobacter* sp. SP1 isolated from a mixed culture enriched from diuron exposed environments // Chemosphere. 2014. № 117. PP. 208–215. doi: org/10.1016/j.chemosphere.2014.06.080
52. Beurmann S., Ushijima B., Svoboda C.M., Videau P., Smith A.M., Donachie S.P., Aebby G.S., Callahan S.M. *Pseudoalteromonas piratica* sp. nov., a budding, prosthecate bacterium from diseased *Montipora capitata*, and emended description of the genus *Pseudoalteromonas* // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2017. Vol. 67, № 8. PP. 268–2688. doi: 10.1099/ijsem.0.001995
53. Gauthier G., Gauthier M., Christen R. Phylogenetic analysis of the genera *Alteromonas*, *Shewanella*, and *Moritella* using genes coding for small-subunit rRNA sequences and division of the genus *Alteromonas* into two genera, *Alteromonas* (emended) and *Pseudoalteromonas* gen. nov., and proposal of twelve new species combinations // International Journal of Systematic Bacteriology. 1995. Vol. 45, № 4. PP. 755–761. doi: 10.1099/00207713-45-4-755
54. Kumar S., Khare S.K. Chloride activated halophilic α -amylase from *Marinobacter* sp. EMB8: Production optimization and nanoimmobilization for efficient starch hydrolysis // Enzyme Research. 2015. Vol. 2015. P. 9. doi: org/10.1155/2015/859485
55. Struvay C., Feller G. Optimization to low temperature activity in psychrophilic enzymes // International Journal of Molecular Sciences. 2012. Vol. 13, № 9. PP. 11643–11665.
56. Зернов Ю.П., Дедков В.С., Антонова Ю.А., Михненкова Н.А., Дегтярев С.Х. Термолабильная щелочная фосфатаза из психрофильного микроорганизма *Alteromonas undina* P2 // Биотехнология. 2005. № 2. С. 38–43. doi: 10.3390/ijms 130911643
57. Larkin J.M., Stokes J.L. Isolation of psychrophilic species of *Bacillus* // Journal of bacteriology. 1966. Vol. 91, № 5. PP. 1667–1671. doi: 10.1128/jb.91.5.1667-1671.1966
58. Okubo Y., Yokoigawa K., Esaki N., Soda K., Misono H. High catalytic activity of alanine racemase from psychrophilic *Bacillus psychrosaccharolyticus* at high temperatures in the presence of pyridoxal 5'-phosphate / FEMS Microbiology Letters. 2000. Vol. 192, № 2. PP. 169–173. doi: org/10.1111/j.1574-6968.2000.tb09377.x
59. Радциг М.А., Кокшарова О.А., Надточенко В.А., Хмель И.А. Получение наночастиц золота методом биогенеза с использованием бактерий // Микробиология. 2016. Т. 85, № 1. С. 42–49. doi: 10.7868/S002636 5616010092
60. Das K.R., Tiwari A.K., Kerkar S. Psychrotolerant Antarctic bacteria biosynthesize gold nanoparticles active against sulphate reducing bacteria // Preparative Biochemistry & Biotechnology. 2020. Vol. 50, № 5. PP. 438–444. doi: 10.1080/10826068.2019.1706559.

61. Колыванова С.С., Каленова Л.Ф. Влияние метаболитов микроорганизмов многолетнемерзлых пород на синтез цитокинов мононуклеарными клетками периферической крови человека *in vitro* // Медицинская иммунология. 2021. Т. 23, № 1. С. 137–142. doi: org/10.15789/1563-0625-IOM-2014
62. Dobrovol'skaya T.G., Zvyagintsev D.G., Chernov I.Yu., Golovchenko A.V., Zeno-va G.M., Lysak L.V., Manucharova N.A., Marfenina O.E., Polyanskaya L.M., Stepanov A.L., Umarov M.M. The role of microorganisms in the ecological functions of soils // *Eurasian Soil Science*. 2015. Vol. 48, № 9, PP. 959–967. doi: 10.1134/S1064229315090033
63. Wambui J., Stephan R. Relevant aspects of *Clostridium estertheticum* as a specific spoilage organism of vacuum-packed meat // *Microorganisms*. 2019. Vol. 7, № 5. P. 142. doi: 10.3390/microorganisms7050142
64. Broda D.M., Delacy K.M., Bell R.G., Braggins T.J., Cook R.L. Psychrotrophic *Clostridium* spp. associated with «blown pack» spoilage of chilled vacuum-packed red meats and dog rolls in gas-impermeable plastic casings // *International Journal of Food Microbiology*. 1996. Vol. 29, № 2–3. PP. 335–352. doi: 10.1016/0168-1605(95)00 070-4.
65. Wambui J., Stevens M.J.A., Sieber S., Cernela N., Perreten V., Stephan R. Targeted genome mining reveals the psychrophilic *Clostridium estertheticum* complex as a potential source for novel bacteriocins, including cesin A and estercticin A // *Frontiers in Microbiology*. 2022. Vol. 12, № 801467. P. eCollection 2021. doi: 10.3389/fmicb. 2021.801467
66. Spring S., Merkhoffer B., Weiss N., Kroppenstedt R.M., Hippe H., Stackebrandt E. Characterization of novel psychrophilic clostridia from an Antarctic microbial mat: description of *Clostridium frigoris* sp. nov., *Clostridium lacusfryxellense* sp. nov., *Clostridium bowmanii* sp. nov. and *Clostridium psychrophilum* sp. nov. and reclassification of *Clostridium laramiense* as *Clostridium estertheticum* subsp. laramiense subsp. nov. // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2003. Vol. 53, № 4. PP. 1019–1029. doi: 10.1099/ijs.0.02554-0.
67. Riley M., Staley J.T., Danchin A., Wang T.Z., Brettin T.S., Hauser L.J., Land M.L., Thompson L.S. Genomics of an extreme psychrophile *Psychromonas ingrahamii* // *BMC Genomics*. 2008. Vol. 9, № 210. P. 19. doi: 10.1186/1471-2164-9-210
68. Shcherbakova V., Troshina O. Biotechnological perspectives of microorganisms isolated from the Polar Regions // *Microbiology Australia*. 2018. Vol. 39, № 3. PP. 137–140. doi: 10.1071/MA18042
69. Murakami T., Mori H., Shcherbakova V.A., Yoshimura Y., Segawa T. Draft genome sequence of *Clostridium tagluense* strain A121^T, isolated from a permafrost core in the canadian high Arctic. *Microbiology Resource Announcements*. 2019. Vol. 8, № 5. PP. e01630–18. doi: 10.1128/MRA.01630-18
70. Печерицына С.А., Архипова О.В., Сузина Н.Е., Лысанская В.Я., Лауринавичюс К.С., Щербакова В.А. Внутриклеточный полисахарид анаэробного психрофила *Clostridium algoriphilum* // *Микробиология*. 2011. Т. 1, № 80. С. 40–46. doi: 10.1134/S0026261710061050
71. Liu H., Xu Y., Ma Y., Zhou P. Characterization of *Micrococcus antarcticus* sp. nov., a psychrophilic bacterium from Antarctica // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2000. Vol. 50, № 2. PP. 715–719. doi: 10.1099/00207713-50-2-715
72. Fan H.X., Liu Y., Liu Z.P. Optimization of fermentation conditions for cold-adapted amylase production by *Micrococcus antarcticus* and its enzymatic properties // *Chinese Journal of Environmental Science*. 2009. № 8. PP. 2473–2478.
73. Juni E., Heym A. *Psychrobacter immobilis* gen. nov., sp. Nov.: Genospecies composed of gram-negative, aerobic, oxidase-positive coccobacilli // *Microbiological Societies*. 1986. Vol. 3, № 36. PP. 388–391. doi: org/10.1099/0020 7713-36-3-388
74. Yumoto I., Hirota K., Sogabe Y., Nodasaka Y., Yokota Y., Hoshino T. *Psychrobacter okhotskensis* sp. nov., a lipaseproducing facultative psychrophile isolated from the coast of the Okhotsk Sea // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2003. Vol. 53, № 6. PP. 1985–1989. doi: 10.1099/ijs.0.02686-0

75. Denner E.B., Mark B., Busse H.J., Turkiewicz M., Lubitz W. *Psychrobacter proteolyticus* sp. nov., a psychrotrophic, halotolerant bacterium isolated from the antarctic krill *Euphausia superba* Dana, excreting a cold-adapted metalloprotease // Systematic and Applied Microbiology. 2001. Vol. 24, № 1. PP. 44–53. doi: 10.1078/0723-2020-00006
76. Лайнен Г.Р. Матриксные металлопротеиназы и фибринолитическая активность клеток // Биохимия. 2002. Т. 67, № 1. С. 107–115.
77. Abdel-Hamid N.M., Abass S.A. Matrix metalloproteinase contribution in management of cancer proliferation, metastasis and drug targeting // Molecular Biology Reports. 2021. Vol. 48, № 9. PP. 6525–6538. doi: 10.1007/s11033-021-06635-z
78. Makled S.O, Hamdan A.M, El-Sayed A.M, Hafez E.E. Evaluation of marine psychrophile, *Psychrobacter namhaensis* SO89, as a probiotic in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) diets // Fish Shellfish Immunology. 2017. № 61. PP. 194–200. doi: 10.1016/j.fsi.2017.01.001
79. Auman A.J., Breeze J.L., Gosink J.J., Kampf P., Staley J.T. *Psychromonas ingrahamii* sp. nov., a novel gas vacuolate, psychrophilic bacterium isolated from Arctic polar sea ice // Evolutionary Microbiology. 2006. Vol. 56, № 5. PP. 1001–1007. doi: 10.1099/ijs.0.64068-0
80. Breeze J., Cady N., Staley J.T. Subfreezing growth of the sea ice bacterium *Psychromonas ingrahamii* // Microbial Ecology. 2004. Vol. 47, № 3. PP. 300–304. doi: 10.1007/s00248-003-1040-9
81. Maciejewska N., Walkusz R., Olszewski M., Szymańska A. New nuclease from extremely psychrophilic microorganism *Psychromonas ingrahamii* 37: Identification and characterization // Molecular Biotechnology. 2019 Vol. 61, № 2. PP. 122–133. doi: 10.1007/s12033-018-0142-z
82. Хайруллин Р.Ф., Киямова Р.Г., Ризванов А.А. Экспрессия рекомбинантных белков в *E. coli*: учеб. пособие. Казань: Изд-во Казан. ун-а, 2018. 142 с.
83. Jung Y.H., Proben J. Overexpression of cold shock protein of *Psychromonas arctica* KOPRI 22215 confers cold-resistance // The Protein Journal. 2010. Vol. 29, № 2. PP. 136–42. doi: 10.1007/s10930-010-9233-9
84. Tamaki H., Hanada S., Kamagata Y., Nakamura K., Nomura N., Nakano K., Matsumura M. *Flavobacterium limicola* sp. nov., a psychrophilic, organic-polymer-degrading bacterium isolated from freshwater sediments // Systematic and Evolutionary Microbiology. 2003. Vol. 53, № 2. PP. 519–526. doi: 10.1099/ijs.0.02369-0
85. Chattopadhyay M.K., Reddy G.S., Shivaji S. Psychrophilic bacteria: Biodiversity, molecular basis of cold adaptation and biotechnological implications // Current Biotechnology. 2014. Vol. 1, № 3. PP. 100–116. doi: 10.2174/22115501113026660039
86. Kim J.H., Choi B.H., Jo M., Kim S.C., Lee P.C. *Flavobacterium faecale* sp. nov., an agarase-producing species isolated from stools of Antarctic penguins // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2014. Vol. 64, № 8. PP. 2884–2890. doi: 10.1099/ijs.0.059618-0
87. Chaudhary D.K., Kim D.U., Kim D., Kim J. *Flavobacterium petrolei* sp. nov., a novel psychrophilic, diesel-degrading bacterium isolated from oil-contaminated Arctic soil // Scientific Reports. 2019. Vol. 9, № 1. P. 4134. doi: 10.1038/s41598-019-40667-7
88. Li S., Hao J., Sun M. Cloning and characterization of a new cold-adapted and thermotolerant ι-carrageenase from marine bacterium *Flavobacterium* sp. YS-80-122 // International journal of biological macromolecules. 2017. № 102. PP. 1059–1065. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2017.04.070
89. Каллистова А.Ю., Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Пименова Н.В. Образование и окисление метана прокарриотами // Микробиология. 2017. Т. 6, № 86. С. 661–683. doi: 10.7868/S002636561706009X
90. Бакунина М.С., Пономарева А.Л., Дубовчук С.С., Еськова А.И., Шакиров Р.Б., Обжиров А.И. Особенности психрофильных и термофильных метанотрофных микроорганизмов // Вестник ДВО РАН. 2020. № 5. С. 43–50. doi: 10.37102/08697698.2020.213.5.004

91. Омельченко М.В., Васильева Л.В., Заварзин Г.А., Савельева Н.Д., Лысенко А.М., Митюшина Л.Л. Новый психрофильный метанотроф рода *Methylobacter* // Микробиология. 1996. Т. 65, № 3. С. 384–389. doi: 10.1099/00221287-143-4-1451
92. Турова Т.П., Омельченко М.В., Фегединг К.В., Васильева Л.В. Филогенетическое положение психрофильного метанотрофа *Methylobacter psychrophilus* sp. nov. // Микробиология. 1999. Т. 68, № 4. С. 568–570.
93. Oshkin I.Y., Miroshnikov K.K., Belova S.E. Draft genome sequence of *Methylovulum psychrotolerans* Sph1T, an obligate methanotroph from low-temperature environments // Microbiology Resource Announcements. 2018. Vol. 6, № 11. PP. e01488-17. doi: 10.1128/genomeA.01488-17
94. Schouten S., Bowman J.P., Rijpstra W.I., Sinninghe Damsté J.S. Sterols in a psychrophilic methanotroph, *Methylosphaera hansonii* // FEMS Microbiology Letters. 2000. Vol. 186, № 2. PP. 193–195. doi: 10.1111/j.1574-6968.2000.tb09103.x

References

1. Hassan N. Temperature driven membrane lipid adaptation in glacial psychrophilic bacteria. *Frontiers in Microbiology*. 2020;11:824. doi: 10.3389/fmicb.2020.00824
2. Ksenofontov BS. Fundamentals of microbiology and environmental biotechnology. Moscow: Infra-M Forum; 2015. 224 p. In Russian
3. Ermilova EV. Molecular aspects of prokaryotic adaptation. Sankt-Peterburg: Khimizdat; 2012. 341p. In Russian.
4. Zavarzin GA, Kolotilova NN. Vvedenie v prirodovedcheskuyu mikrobiologiyu [Introduction to natural history microbiology]. Moscow: Knizhnyy dom «Universitet» Publ.; 2001. 256 p. In Russian
5. Khizhnyak SV, Ilients IR, Rubchevskaya LP, Menyaylo LN. Karst caves as a source of psychrophilic strains for enzymatic processing of raw materials in the grain processing and fruit and vegetable industry and increasing the nutritional biological value of products. *Vestnik KrasGAU=Bulleten KrasGAU*. 2012;5(68):411-415. In Russian
6. Gohrbandt M, Lipski A, Grimshaw JW, Buttress JA, Baig Z, Herkenhoff B, Walter S, Kurre R, Deckers-Hebestreit G, Strahl H. Low membrane fluidity triggers lipid phase separation and protein segregation in living bacteria. *The EMBO Journal*. 2022;4(5):e109800. doi: 10.15252/embj.2021109800
7. Klein WM, Weber H, Marahiel MA. Cold shock response of *Bacillus subtilis*: isoleucine-dependent switch in the fatty acid branching pattern for membrane adaptation to low temperatures. *Journal of Bacteriology*. 1999;181(17):5341-5349. doi: 10.1128/JB.181.17.5341-5349.1999
8. D'Amico S, Collins T, Marx JC, Feller G, Gerday C. Psychrophilic microorganisms: challenges for life. *EMBO reports*. 2006;7(4):385-389. doi: 10.1038/sj.embor.7400662
9. Saralov AI. Adaptability of extremophiles Archaea and Bacteria. *Mikrobiologiya = Microbiology*. 2019;88(4):377-400. In Russian, English summary doi: 10.1134/S0026365619040104
10. Wang SY, Hu W, Lin XY, Wu ZH, Li YZ. A novel cold-active xylanase from the cellulolytic myxobacterium *Sorangium cellulosum* So9733-1: gene cloning, expression, and enzymatic characterization. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2012;93(4):1503-1512. doi: 10.1007/s00253-011-3480-3
11. Adapa V, Ramya LN, Pulicherla KK, Rao KRSS. Cold-Adapted Fungi: Evaluation and Comparison of Their Habitats, Molecular Adaptations and Industrial Applications. *Applied Biochemistry and Biotechnology*. 2014;172(5):2324-2337. doi: 10.1007/s12010-013-0685-1
12. Tapia-Vázquez I, Sánchez-Cruz R, Arroyo-Domínguez M, Lira-Ruan V, Sánchez-Reyes A, Del Rayo Sánchez-Carbente M, Padilla-Chacón D, Batista-García RA, Folch-Mallol JL. Isolation and characterization of psychrophilic and psychrotolerant plant-growth promoting microorganisms from a high-altitude volcano crater in Mexico. *Microbiological Research*. 2020;232:126394 doi: 10.1016/j.micres.2019.126394

13. Sorokin ND, Afanasova EN. Microbiological diagnostics of soil stage in the phyllosphere of the woodland ecosystem of Siberia. *Izvestiya Akademii Nauk, Seriya Biologicheskaya = Biology Bulletin*. 2012;1:100-108. doi: 10.1134/S1062359012010086
14. Zhang DC, Schumann P, Liu HC. *Arthrobacter alpinus* sp. nov., a psychrophilic bacterium isolated from alpine soil. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2010; 60(9):2149-2153. doi:10.1099/ijs.0.017178-0
15. Berestovskaya YY, Vasil'eva LV, Chestnykh OV. Methanotrophs of the psychrophilic microbial community of the russian arctic tundra. *Microbiology = Mikrobiologiya*. 2002;71(4):538-544. doi: 10.1023/A:1019805929529 In Russian, English
16. Berestovskaya YY, Lysenko AM, Tourova TP, Vasil'eva LV. A *Psychrotolerant caulobacter* sp. from Russian polar tundra soil. *Microbiology*. 2006;75(3):317-322. doi: 10.1134/S0026261706030131
17. Parfenova VV, Terkina TY, Kostornova IG. Microbial community of freshwater sponges in lake baikal. *Izvestiya Akademii Nauk, Seriya Biologicheskaya = Biology Bulletin*. 2008;4 (4):35-441. doi: 10.1134/S1062359008040079. In Russian, English summary
18. Bowman JP, Nichols DS. Novel members of the family *Flavobacteriaceae* from Antarctic maritime habitats including *Subsaximicrobium wynwilliamsii* gen. nov., sp. nov., *Subsaximicrobium saxinquilinus* sp. nov., *Subsaxibacter broadyi* gen. nov., sp. nov., *Lacinutrix copepodicola* gen. nov., sp. nov., and novel species of the genera *Bizionia*, *Gelidibacter* and *Gillisia*. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2005;55(4):1471-1486. doi: 10.1099/ijs.0.63527-0
19. Kampf P, Lodders N, Vanechoutte M, Wauters G. Transfer of *Sejongia antarctica*, *Sejongia jeonii* and *Sejongia marina* to the genus *Chryseobacterium* as *Chryseobacterium antarcticum* comb. nov., *Chryseobacterium jeonii* comb. nov. and *Chryseobacterium marinum* comb. nov. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2009;59(9):2238-2240. doi: 10.1099/ijs.0.009142-0
20. Bajerski F, Ganzert L, Mangelsdorf K, Padur L, Lipski A, Wagner D. *Chryseobacterium frigidisoli* sp. nov., a psychrotolerant species of the family *Flavobacteriaceae* isolated from sandy permafrost from a glacier forefield // *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2013;63(7):2666-2671. doi: 10.1099/ijs.0.046904-0
21. Khizhnyak SV, Tausheva IV, Berezikova AA. Psihrofil'nye i psihrotolerantnye geterotrofiye mikroorganizmy karstovyh polostey Sredney Sibiri. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2003;4:261-266. doi: 10.1023/A:1024537513439. In Russian, English summary
22. Khizhnyak SV, Ilients IR, Rubchevskaya LP. Karst caves as a source of psychrophilic strains for enzymatic processing of raw materials in the grain processing and fruit and vegetable industry and increasing the nutritional biological value of products. *Vestnik KrasGAU=Bulleten KrasGAU*. 2012;5:411-415. In Russian
23. Paun VI, Lavin P, Chifriuc MC, Purcarea C. First report on antibiotic resistance and antimicrobial activity of bacterial isolates from 13,000-year old cave ice core. *Scientific Reports*. 2021;11:514. doi: org/10.1038/s41598-020-79754-5
24. Ewert M, Deming JW. Sea ice microorganisms: environmental constraints and extracellular responses. *Biology*. 2013;2(2):603-628. doi: 10.3390/biology2020603
25. Lankina EP, Khizhnyak SV. Comparative analysis of the occurrence of bacteria antagonists to phytopathogenic fungi in bacterial communities of soils, soil-like substrate and karst caves. *Vestnik KrasGAU=Bulleten KrasGAU*. 2013; 2(77): 65-68. In Russian
26. Kuz'mina LY, Galimzyanova NF, Abdullin SR, Ryabova AS. Microbiota of the kinderlinskaya cave (South Urals, Russia). *Microbiology = Mikrobiologiya*. 2012;81:273-281. doi: 10.1134/S0026261712010109. In Russian, English summary
27. Myamin VE, Nikitina LV, Chernyavskaya MI, Zanyuk AA, Titok MA, Lozyuk SK, Sidorenko AV, Valentovich LN, Dolgikh AV. Microbiological studies in the area of the Evening oasis site of the Tala Hills (East Antarctica). *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Fiziologicheskije, biokhimicheskie i molekulyarnye osnovy funkcionirovaniya biosistem = Proceedings of the Belarusian State University*.

- Physiological, biochemical and molecular basis of the functioning of biosystems.* 2014;9(2):58-67. In Russian.
28. Onishchenko OM, Kiprianova EA, Yaroshenko LV. Psychrophilic bacteria of the genera *Alteromonas* and *Psychrobacter* isolated from the Black Sea water. *Morskoy ekologicheskiy zhurnal = Marine Environmental Journal.* 2008;7(1):56-59. In Russian
 29. Olsen RH, Metcalf SE, Todd JK. Characteristics of bacteriophages attacking psychrophilic and mesophilic *Pseudomonads*. *Journal of Virology.* 1968;2(4):357-364.
 30. Myamin VE, Sidorenko AV, Valentovich LN, Giginyak YuG, Novik GI, Kolomiets EI. Kharakteristika mikroorganizmov, vydelennykh iz «zelenogo snega» pribrezhnoy zony Vostochnoy Antarktity [Characteristics of microorganisms isolated from the "green snow" of the coastal zone of East Antarctica]. Minsk: Belaruskaya nauka Publ.; 2016.106-125. In Russian
 31. Holt JG, Krieg NR, Sneath PHA, Staley JT, Williams ST. Bergeys manual of determinative bacteriology. Zavarzin GA translated from English. Moscow: Mir Publ.; 1997. 761 p. In Russian.
 32. Urbanczyk H, Ast JC, Higgins MJ, Carson J, Dunlap PV. Reclassification of *Vibrio fischeri*, *Vibrio logei*, *Vibrio salmonicida* and *Vibrio wodanis* as *Aliivibrio fischeri* gen. nov., comb. nov., *Allivibrio logei* comb. nov., *Allivibrio salmonicida* comb. nov. and *Aliivibrio wodanis* comb. nov. *International journal of systematic and evolutionary microbiology.* 2007;57:2823-2829. doi: 10.1099/ij.s.0.65081-0
 33. Yumoto I, Iwata H, Sawabe T, Ueno K, Ichise N, Matsuyama H, Okuyama H, Kawasaki K. Characterization of a facultatively psychrophilic bacterium, *Vibrio rumoiensis* sp. nov., that exhibits high catalase activity. *Applied and environmental microbiology.* 1999;65(1):67-72. doi: 10.1128/AEM.65.1.67-72.1999
 34. Karlsen C, Espelid S, Willassen NP, Paulsen SM. Identification and cloning of immunogenic *Aliivibrio salmonicida* Pal-like protein present in profiled outer membrane and secreted subproteome. *Diseases of aquatic organisms.* 2011;93(3):215–223. doi: 10.3354/dao02302
 35. Skanes AC., Minniti G, Loose JS, Mekasha S, Bissaro B, Mathiesen G, Arntzen M, Vaaje-Kolstad G. The fish pathogen *Aliivibrio salmonicida* LF11238 can degrade and metabolize chitin despite gene disruption in the chitinolytic pathway. *Applied and environmental microbiology.* 2021;87(19):56. doi: 10.1128/AEM.00529-21
 36. Tsvetkova YuD. Osobennosti kultivirovaniya svetyashchikhnya bakteriy kak perspektivnykh produktentov khitinazy dlya bor'by s patogenami rasteniy [Features of the cultivation of luminous bacteria as promising producers of chitinase to combat plant pathogens]. *Aktual'nye problemy gumanitarnykh i estestvennykh nauk.* 2014; 6(1):113-116. In Russian
 37. Khrulnova SA, Manukhov IV, Zavgelskii GB. “Quorum sensing” regulation and the structure of *lux* the operon in marine bacteria *Aliivibrio logei*. *Russian journal of genetics.* 2011; 47:1415-1421. doi: <https://link.springer.com/article/10.1134/S1022795411120052>. In English.
 38. Lee J, Cho YJ, Yang J, Jung YJ, Hong SG, Kim OS. Complete genome sequence of *Pseudomonas antarctica* PAMC 27494, a bacteriocin-producing psychrophile isolated from Antarctica. *Journal of biotechnology.* 2017;259:15-18. doi: 10.1016/j.jbiotec.2017.08.013
 39. Kumar S, Suyal DC, Yadav A, Shouche Y, Goel R. Psychrophilic *Pseudomonas helmanticensis* proteome under simulated cold stress. *Cell stress chaperones.* 2020;25(6):1025-1032. doi: 10.1007/s12192-020-01139-4
 40. Mhetras N, Mapare V, Gokhale D. Cold Active Lipases: Biocatalytic Tools for Greener Technology. *Applied biochemistry and biotechnology.* 2021;197(7):2245-2266. doi: 10.1007/s12010-021-03516-w
 41. Luo Y, Zheng Y, Jiang Zh Ma Y, Wei D. A novel psychrophilic lipase from *Pseudomonas fluorescens* with unique property in chiral resolution and biodiesel production via transesterification. *Applied microbiology and biotechnology.* 2006;73(2):349-55. doi: 10.1007/s00253-006-0478-3

42. Ermakova IT., Shushkova TV, Leontevskii AA. Microbial degradation of organophosphonates by soil bacteria. *Mikrobiologiya = Microbiology*. 2008;77:615-620. In Russian, English summary doi: 10.1134/S0026261708050160
43. Sviridov AV, Shushkova TV, Zelenkova NF, Vinokurova NG, Morgunov IG, Ermakova IT, Leontievsky AA. Distribution of glyphosate and methylphosphonate catabolism systems in soil bacteria *Ochrobactrum anthropi* and *Achromobacter* sp. *Applied microbiology and biotechnology*. 2012;93:787-796. doi: 10.1007/s00253-011-3485-y.
44. O'Loughlin EJ, Sims GK, Traina SJ. Biodegradation of 2-methyl, 2-ethyl, and 2-hydroxypyridine by an *Arthrobacter* sp. isolated from subsurface sediment. *Biodegradation*. 1999;10(2):93-104. doi: 10.1023/a:1008309026751
45. Khasaeva F, Vasilyuk N, Terentyev P, Troshina M, Lebedev AT. A novel soil bacterial strain degrading pyridines. *Environmental chemistry letters*. 2011;9:439-445. doi: 10.1007/s10311-010-0299-6
46. Flegler A, Lipski A. The C50 carotenoid bacterioruberin regulates membrane fluidity in pink-pigmented *Arthrobacter* species. *Archives of microbiology*. 2022;204(1):70. doi: 10.1007/s00203-021-02719-3
47. Kelly M, Norgard, Liaaen-Jensen S. Bacterial carotenoids XXXI C50 carotenoids of *Halobacterium salinarum*, especially bacterioruberin. *Acta Chemica Scandinavica*. 1970;24:2169-2182. doi: 10.3891/acta.chem.scand.24-2169.
48. Ronnekleiv M, Lenes M, Norgard S, Liaaen-Jensen S, Three dodecaene C50-carotenoids from halophilic bacteria. *Phytochemistry*. 1995;39(3):631-634. doi: 10.1016/0031-9422(95)00975-D
49. Shestakov AI, Serezhkin IN, Lamova YA, Gavirova LA, Shestakova OO, Ershova OA, Shabalin NV, Isachenko AI. *Arthrobacter psychrochitiniphilus* arc 42 VKPM As-2076 strain - Destructor of oil and oil products. Nomer Patenta: Ru 2699990 C, 2018.
50. Vorobeykov GA, Pavlova TK, Kondrat SV, Lebedev VN, Yurgina VS, Muratova RR, Makarov PN, Dubenskaya GI, Khmelevskaya IA. Investigation of the effectiveness of strains of associative rhizobacteria in crops of various plant species. *Izvestiya Rossijskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. A. I. Gercena = Izvestia: Herzen University Journal of Humanities & Sciences*. 2011;141:114-123. In Russian
51. Lamrani MD, Pesce S., Rouard N, Laurent FM. Evidence for cooperative mineralization of diuron by *Arthrobacter* sp. BS2 and *Achromobacter* sp. SP1 isolated from a mixed culture enriched from diuron exposed environments. *Chemosphere*. 2014;117:208–215. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.06.080
52. Beurmann S, Ushijima B, Svoboda CM, Videau P, Smith AM, Donachie SP, Aeby GS, Callahan SM. *Pseudoalteromonas piratica* sp. nov., a budding, prosthecate bacterium from diseased *Montipora capitata*, and emended description of the genus *Pseudoalteromonas*. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2017;67(8):268–2688. doi: 10.1099/ijsem.0.001995
53. Gauthier G, Gauthier M, Christen R. Phylogenetic analysis of the genera *Alteromonas*, *Shewanella*, and *Moritella* using genes coding for small-subunit rRNA sequences and division of the genus *Alteromonas* into two genera, *Alteromonas* (emended) and *Pseudoalteromonas* gen. nov., and proposal of twelve new species combinations. *International journal of systematic bacteriology*. 1995;45(4):755–761. doi: 10.1099/00207713-45-4-755
54. Kumar S, Khare SK. Chloride activated halophilic α -amylase from *Marinobacter* sp. EMB8: Production optimization and nanoimmobilization for efficient starch hydrolysis. *Enzyme Research*. 2015;2015:ID 859485. doi: org/10.1155/2015/859485
55. Struvay C, Feller G. Optimization to low temperature activity in psychrophilic enzymes. *International journal of molecular sciences*. 2012;13(9):11643-11665. doi: 10.3390/ijms130911643
56. Zernov YP, Dedkov VS, Antonova YA, Mikhnenkova NA, Degtyarev SK. Heat-labile alkaline phosphatase from psychrophilic bacteria *Alteromonas undina* p2. *Biotechnologiya – Biotechnology in Russia*. 2005;2:38-43. In Russian, English summary

57. Larkin JM, Stokes JL. Isolation of psychrophilic species of *Bacillus*. *Journal of bacteriology*. 1966;91(5):1667-1671. doi: 10.1128/jb.91.5.1667-1671.1966
58. Okubo Y, Yokoigawa K, Esaki N, Soda K, Misono H. High catalytic activity of alanine racemase from psychrophilic *Bacillus psychrosaccharolyticus* at high temperatures in the presence of pyridoxal 5'-phosphate. *FEMS Microbiology Letters*. 2000;192(2):169-173. doi: org/10.1111/j.1574-6968.2000.tb09377.x
59. Radtsig MA, Koksharova OA, Nadtochenko VA, Khmel' IA. Production of Gold Nanoparticles by Biogenesis Using Bacteria. *Mikrobiologiya = Mikrobiology*. 2016;85(1):42-49. In Russian, English summary doi: <https://doi.org/10.1134/S0026261716010094>
60. Das KR, Tiwari AK, Kerkar S. Psychrotolerant Antarctic bacteria biosynthesize gold nanoparticles active against sulphate reducing bacteria. *Preparative Biochemistry & Biotechnology*. 2020;(50)5:438-444. doi: 10.1080/10826068.2019.1706559
61. Kolyvanova SS., Kalenova L.F. Influence of metabolites of microorganisms from permafrost on the synthesis cytokines by human peripheral blood mononuclear cells in vitro. *Meditinskaya Immunologiya = Medical Immunology*. 2021;23(1):137-142. In Russian, English summary. doi: org/10.15789/1563-0625-IOM-2014
62. Dobrovol'skaya TG, Zvyagintsev DG, Chernov IYu, Golovchenko AV, Zenova GM, Lysak LV, Manucharova NA, Marfenina OE, Polyanskaya LM, Stepanov AL, Umarov MM. The role of microorganisms in the ecological functions of soils. *Eurasian Soil Science*. 2015; 48(9):959-967. doi: 10.1134/ S1064229315090033
63. Wambui J, Stephan R. Relevant aspects of *Clostridium estertheticum* as a specific spoilage organism of vacuum-packed meat. *Microorganisms*. 2019;7(5):142. doi: 10.3390/mi-croorganisms7050142
64. Broda DM, Delacy KM, Bell RG, Braggins TJ, Cook RL. Psychrotrophic *Clostridium* spp. associated with «blown pack» spoilage of chilled vacuum-packed red meats and dog rolls in gas-impermeable plastic casings. *International Journal of Food Microbiology*. 1996;29(2-3):335-352. doi: 10.1016/0168-1605(95)00 070-4
65. Wambui J, Stevens MJA, Sieber S, Cernela N, Perreten V, Stephan R. Targeted genome mining reveals the psychrophilic *Clostridium estertheticum* complex as a potential source for novel bacteriocins, including cesin A and estercticin A. *Frontiers in Microbiology*. 2022;12:801467. doi: 10.3389/fmicb. 2021.801467
66. Spring S, Merkhoffer B, Weiss N, Kroppenstedt RM, Hippe H, Stackebrandt E. Characterization of novel psychrophilic clostridia from an Antarctic microbial mat: description of *Clostridium frigris* sp. nov., *Clostridium lacusfryxellense* sp. nov., *Clostridium bowmanii* sp. nov. and *Clostridium psychrophilum* sp. nov. and reclassification of *Clostridium laramiense* as *Clostridium estertheticum* subsp. laramiense subsp. nov. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2003;53(4):1019-1029. doi: 10.1099/ijs.0.02554-0
67. Riley M, Staley JT, Danchin A, Wang TZ, Brettin TS, Hauser LJ, Land ML, Thompson LS. Genomics of an extreme psychrophile *Psychromonas ingrahamii*. *BMC Genomics*. 2008;9(210):19. doi: 10.1186/1471-2164-9-210
68. Shcherbakova V, Troshina O. Biotechnological perspectives of microorganisms isolated from the Polar Regions. *Microbiology Australia*. 2018;39(3):137-140. doi: 10.1071/MA18042
69. Murakami T, Mori H, Shcherbakova VA, Yoshimura Y, Segawa T. Draft genome sequence of *Clostridium tagluense* strain A121^T, isolated from a permafrost core in the canadian high Arctic. *Microbiology Resource Announcements*. 2019;8(5):e01630-18. doi: 10.1128/MRA.01630-18.
70. Pechericyna SA, Arhipova OV, Suzina NE, Lysanskaja VJ, Laurinavichjus KS, Shcherbakova VA. Intracellular polysaccharide of an anaerobic psychrophile *Clostridium algorigophilum*. *Microbiology = Mikrobiologiya*. 2011;80(1): 40-46. doi: 10.1134/S0026261710061050. In Russian, English summary
71. Liu H, Xu Y, Ma Y, Zhou P. Characterization of *Micrococcus antarcticus* sp. nov., a psychrophilic bacterium from Antarctica. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2000;50(2):715-719. doi: 10.1099/00207713-50-2-715

72. Fan HX, Liu Y, Liu ZP. Optimization of fermentation conditions for cold-adapted amylase production by *Micrococcus antarcticus* and its enzymatic properties. *Chinese journal of environmental science*. 2009;8:2473-2478.
73. Juni E, Heym A. *Psychrobacter immobilis* gen. nov., sp. Nov.: Genospecies composed of gram-negative, aerobic, oxidase-positive coccobacilli. *Microbiological Societies*. 1986;3(36):388–391. doi: org/10.1099/0020 7713-36-3-388
74. Yumoto I, Hirota K, Sogabe Y, Nodasaka Y, Yokota Y, Hoshino T. *Psychrobacter okhotskensis* sp. nov., a lipaseproducing facultative psychrophile isolated from the coast of the Okhotsk Sea. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2003;53(6):1985-1989. doi: 10.1099/ij.s.0.02686-0
75. Denner EB, Mark B, Busse HJ, Turkiewicz M, Lubitz W. *Psychrobacter proteolyticus* sp. nov., a psychrotrophic, halotolerant bacterium isolated from the antarctic krill *Euphausia superba* Dana, excreting a cold-adapted metalloprotease. *Systematic and applied microbiology*. 2001;24(1):44-53. doi: 10.1078/0723-2020-00006
76. Lijnen HR. Матриксные металлопротеиназы и фибринолитическая активность клеток [Matrix metalloproteinases and cellular fibrinolytic activity]. *Биохимия = Biochemistry*. 2002;67(1):107-115. In Russian, English summary
77. Abdel-Hamid NM, Abass SA. Matrix metalloproteinase contribution in management of cancer proliferation, metastasis and drug targeting. *Molecular biology reports*. 2021;48(9):6525-6538. doi: 10.1007/s11033-021-06635-z
78. Makled SO, Hamdan AM, El-Sayed AM, Hafez EE. Evaluation of marine psychrophile, *Psychrobacter namhaensis* SO89, as a probiotic in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) diets. *Fish Shellfish Immunology*. 2017;61:194-200. doi: 10.1016/j.fsi.2017.01.001
79. Auman AJ, Breezee JL, Gosink JJ, Kampf P, Staley JT. *Psychromonas ingrahamii* sp. nov., a novel gas vacuolate, psychrophilic bacterium isolated from Arctic polar sea ice. *Evolutionary Microbiology*. 2006;56(5):1001-1007. doi: 10.1099/ij.s.0.64068-0
80. Breezee J, Cady N, Staley JT. Subfreezing growth of the sea ice bacterium *Psychromonas ingrahamii*. *Microbial Ecology*. 2004;47(3):300-304. doi: 10.1007/s00248-003-1040-9
81. Maciejewska N, Walkusz R, Olszewski M, Szymańska A. New nuclease from extremely psychrophilic microorganism *Psychromonas ingrahamii* 37: Identification and characterization. *Molecular Biotechnology*. 2019;61(2):122-133. doi: 10.1007/s12033-018-0142-z
82. Khayrullin RF, Kiyamova RG, Rizvanov AA. Экспрессия рекомбинантных белков в *E. coli* [Expression of recombinant proteins in *E. coli*]. Kazan: Kazan University Publ.; 2018. 142 p. In Russian
83. Jung YH, Protein J. Overexpression of cold shock protein a of *Psychromonas arctica* KOPRI 22215 confers cold-resistance. *The Protein Journal*. 2010;29(2):136-142. doi: 10.1007/s10930-010-9233-9
84. Tamaki H, Hanada S, Kamagata Y, Nakamura K, Nomura N, Nakano K, Matsumura M. *Flavobacterium limicola* sp. nov., a psychrophilic, organic-polymer-degrading bacterium isolated from freshwater sediments. *Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2003;53(2):519-526. doi: 10.1099/ij.s.0.02369-0
85. Chattopadhyay MK, Reddy GS, Shivaji S. Psychrophilic bacteria: Biodiversity, molecular basis of cold adaptation and biotechnological implications. *Current Biotechnology*. 2014;1(3):100-116. doi: 10.2174/22115501113026660039
86. Kim JH, Choi BH, Jo M, Kim SC, Lee PC. *Flavobacterium faecale* sp. nov., an agarase-producing species isolated from stools of Antarctic penguins. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2014;64(8): 2884-2890. doi: 10.1099/ij.s.0.059618-0
87. Chaudhary DK, Kim DU, Kim D, Kim J. *Flavobacterium petrolei* sp. nov., a novel psychrophilic, diesel-degrading bacterium isolated from oil-contaminated Arctic soil. *Scientific Reports*. 2019;9(1):4134. doi: 10.1038/s41598-019-40667-7
88. Li S, Hao J, Sun M. Cloning and characterization of a new cold-adapted and thermo-tolerant ι-carrageenase from marine bacterium *Flavobacterium* sp. YS-80-122. *International journal of biological macromolecules*. 2017;102: 1059-1065. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2017.04.070

89. Kallistova AY, Merkel'a AY, Tarnovetskiy IY, Pimenova NV. Methane formation and oxidation by prokaryotes. *Microbiology = Mikrobiologiya*. 2017; 86(6):661–683. doi: 10.7868/S002636561706009X. In Russian, English
90. Bakunina MS, Ponomareva AL, Dubovchuk SS, Es'kova AI, Shakirov RB, Obzhurov AI. Characteristics of psychrophilic and thermophilic methanotrophic microorganisms. *Vestnik DVO RAN = Bulletin FEB RAS*. 2020;5:43-50. doi: 10.37102/08697698.2020.213.5.004. In Russian
91. Omel'chenko MV, Vasil'eva JB, Zavarzin GA, Savel'eva ND, Lysenko AM, Mityushina II. A new psychrophilic methanotroph of the genus *Methylobacter*. *Mikrobiologiya = Microbiology*. 1996;65(3):384-389. doi:10.1099/00221287-143-4-1451 In Russian, English summary
92. Turova TP, Omel'chenko MV, Fegeding KV, Vasil'eva LV. The phylogenetic position of *Methylobacter psychrophilus* sp. nov. *Microbiology = Mikrobiologiya*. 1999; 68(4):568-570.
93. Oshkin IY, Mirosnikov KK, Belova SE. Draft genome sequence of *Methylovulum psychrotolerans* Sph1T, an obligate methanotroph from low-temperature environments. *Microbiology Resource Announcements*. 2018;6(11):e01488-17. doi: 10.1128/genomeA.01488-17
94. Schouten S, Bowman JP, Rijpstra WI, Sinninghe Damsté JS. Sterols in a psychrophilic methanotroph, *Methylophaera hansonii*. *FEMS Microbiology Letters*. 2000;186(2):193-195. doi: 10.1111/j.1574-6968.2000.tb09103.x

Информация об авторах:

Сидоренко Марина Леонидовна – канд. биол. наук, в.н.с. сектора почвоведения и экологии почв Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия).

E-mail: sidorenko@biosoil.ru

Русакова Дарья Александровна – аспирант кафедры биоразнообразия и морских биоресурсов Дальневосточного федерального университета (Владивосток, Россия); ведущий инженер сектора почвоведения и экологии почв Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия).

E-mail: dashka93.1993@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Marina L. Sidorenko, Cand. Sci. (Biol.), Department of Soil Science and Soil Ecology, Federal Scientific Center for Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: sidorenko@biosoil.ru

Darya A. Rusakova, Postgraduate student of the Department of Biodiversity and Marine Bioresources, Far Eastern Federal University (Vladivostok, Russian Federation); engineer, Department of Soil Science and Soil Ecology, Federal Scientific Center for Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (Vladivostok, Russian Federation).

E-mail: dashka93.1993@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 07.02.2022;
одобрена после рецензирования 06.09.2022; принята к публикации 03.10.2022.

The article was submitted 07.02.2022;
approved after reviewing 06.09.2022; accepted for publication 03.10.2022.