

# МИКРОБНО МНОГООБРАЗИЕ НА АРКТИКА (ОБЗОР)

Людмила Димитрова

## Екстремофилите - живот на ръба

През 18-ти век, шведският ботаник Карл Линей поставя основите на таксономията - дял от биологията, занимаващ се с класификацията на организмите. Той ги разделя на две големи групи - царства *Plantae* (растения) и *Animalia* (животни).

Роберт Уиткър през 1969г предлага пет царства: *Plantae*, *Animalia*, *Fungi* (гъби), *Protista* (първаци) и *Monera*. Царство *Monera* се състои от бактерии (същински бактерии и цианобактерии - синьозелени водорасли) - малки клетки без ядра и органели [2]

В зависимост от структурата и функционирането, всички клетки могат да се разделят на два класа:

- **прокариоти** – клетки без ядра;
- **еукариоти** - клетки с ядра.

## Ново царство - *Archea*

Тази класификация се наложило да се преразгледа след откриването на архибактериите - *Archaea*.

През 1977 г. американският биохимик Woese широко оповестил в едно свое изследване, че е открил първата форма на живот. В горещите (65-70 °C) извори на Йелоустоун той намерил микроорганизми, които поглъщат въглероден диоксид и водород и отделят метан. Те изглеждали като бактерии, докато д-р К. Воуз и колегите му от университета в Илинойс не изучили тяхната ДНК и не се уверили, че това е принципно нова отделна група *Archaea*. Клетките им са сходни, от една страна, с прокариотите, а от друга – с еукариотите [2].

## Белтъчни домени

Молекулярните изследвания днес показват древното разделение между бактериите и археите. И двете групи нямат ядрена мембрана и следователно са прокариоти, но археите имат сходство с еукариотите (клетки с ядро) в някои свойства на генетичната си система.

В последните две десетилетия, учените, анализирайки топологията на самата белтъчна молекула, открили, че тя образува вътре в себе си по-малки белтъчни структури - домени, всяка със специфична функция. От изследванията било установено, че почти половината от белтъчните домени на еукариотите са наследени от прокариотни предшественици:

- от бактериите - домени, свързани с метаболизма и със сигнално-регулаторни системи;

- от археите - най-важните домени, свързани с информационните процеси на ядрото - (репликация, транскрипция, трансляция).

### Екстремофилите - живот на ръба

Но най-удивителната способност на археите е тази, че живеят в най-враждебните (от наша гледна точка) среди, които е възможно да са подобни на тези на ранната Земя, затова името „екстремофили” се използва като синоним за археи. Учените ги откриват в най-необичайни и опасни места на Земята (Табл. 1, по [2]).

Табл. 1. Екстремофили.

Име	Екстреман фактор	Среда	Местообитаване	Метаболизъм
<b>Термофили</b> ( <i>Thermophile</i> )	висока температура	геотермални извори, гейзери, подводни вулкани и "комини"	Йелоустоун, Исландия, Камчатка, Япония, Италия	метаногени, редуциращи Fe, Mo
<b>Психрофили</b> ( <i>Psychrophile</i> )	ниска температура	вечно замръзнали почви	Арктика, Антарктида	метанотрофи, редуциращи Fe и сулфати, метаногени
<b>Ацидофили</b> ( <i>Acidophile</i> )	ниско рН	кисели извори, около подводни вулкани		метаногени - синтезират метан от молекулен водород и въглероден диоксид
<b>Алкалофили</b> ( <i>Alkaliphile</i> )	високо рН	алкални извори, отпадъчни води	Невада	
<b>Халофили</b> ( <i>Halophile</i> )	висока соленост	солени езера	Мъртво море, Солт Лейк(Юта)	
<b>Анаероби</b>	липса на кислород, при наличието на кислород някои дори умират	в чужд организъм, в скали		
<b>Пиезофили</b> или (piezophile)	високо налягане	в Марианската падина, дълбоко под земната кора		
<b>Олиготрофи</b>	липса на хранителни вещества			
<b>Ксерофили</b>	липса на вода			
<b>Токсикофили</b> ( <i>Toxitolerant</i> )	високи нива на излъчвания или токсични вещества	нефтени и радиоактивни отпадъци		

Тези категории не са взаимно изключващи се, а често се комбинират като висока температура и кисели условия. Например, *Picrophilus oshimae* и *Picrophilus torridus* растат оптимално при 60 °С, когато рН е 0,7 [2].

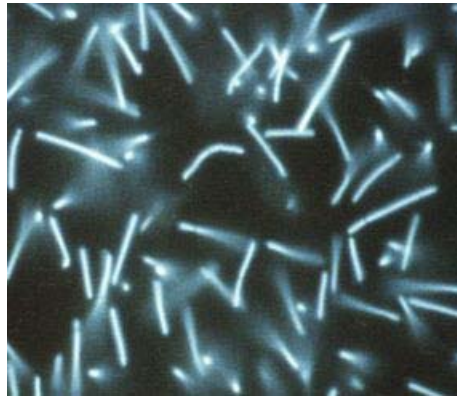
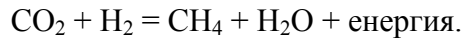
### Метаболизъм

Това, което прави от екстремофилите подходящи кандидати за първи организми на Земята, е начинът им на хранене. Те използват екзотична (за нашите представи) храна, но

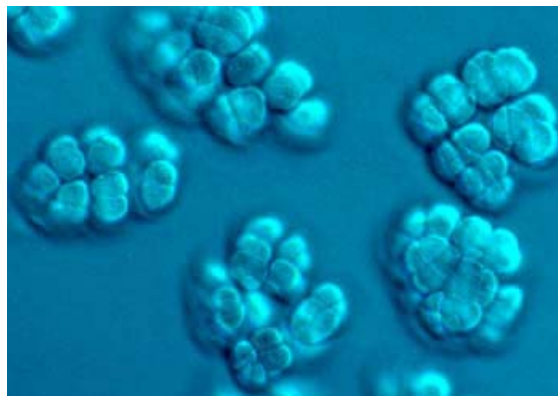
затова пък първичната възстановителна атмосфера на младата Земя е съдържала всичко необходимо за тях: въглероден диоксид, метан, амоняк, сероводород и други. неприятни газове за повечето сегашни видове.

Сред археите няма паразити - те са **хемоавтотрофи**, т.е. получават енергията си от окисляването на неорганични химични вещества.

• **Метаногени** (създаващи метан), е възможно да са били първите организми (Фиг.1, 2). За метаногенезата няма нужда от кислород:



Фиг.1. *Methanopyrus kandleri* - расте при 80-100 °С, под 2 000 m около "черните комини" в Калифорнийския залив.

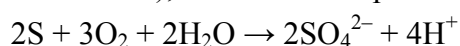


Фиг. 2. *Methanosarcina acetivorans* - анаеробни метаногени, образуващи многоклетъчни колонии в стомаха на чифтокопитни (крави, овце, кози) и в хора.

• **Метанотрофи** - при конкретни условия някои метаногени могат да се преобърнат и да започнат да поглъщат метан - да станат метанотрофи.

• **Археи, използващи сяра.**

Най-добре изучени са археите от рода *Sulfolobus*, разред *Sulfolobales*. Те са аеробни организми. Използват като източник на енергия  $\text{H}_2\text{S}$  и/или  $\text{S}^0$ , които окисляват до  $\text{H}_2\text{SO}_4$  (сярна киселина), понижавайки рН до 1 и по-ниско.



Някои видове *Sulfolobus* могат да окисляват не само  $S^0$ , но и  $Fe^{2+}$ , а също и метални сулфиди.

Някои бактерии имат кристали магнетит, образуващи вътре в клетката подобие на компасна стрелка. Тя им помага да се ориентират и да се спуснат по-ниско от зоната, наситена с опасния за тях кислород. Те също са привлечени от струпания на желязо, за чието окисление се изразходва излишъкът от кислород. В най-древните утаечни пластове се съдържат гигантски залежи слоести железни руди, при образуването на които са приели участие бактериеподобни организми.

- **Халофилите** - любителите на пресолените езера фотосинтезират, но не използват хлорофил, а друг пигмент (основно руберин), който оцветява колониите им от розово до червено [2].

### Термофили - някои предпочитат горещо

Термофилите са микроорганизми, живеещи и размножаващи се в извънредно горещи среди. Те се развиват най-добре при температури между  $50\text{ }^{\circ}\text{C}$  –  $70\text{ }^{\circ}\text{C}$  и спират да растат, ако температура падне до  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Срещат се в геотермални извори, гейзери - в Йелоустоун (Фиг. 3, 4), Исландия, Камчатка, Япония, около подводни вулкани.



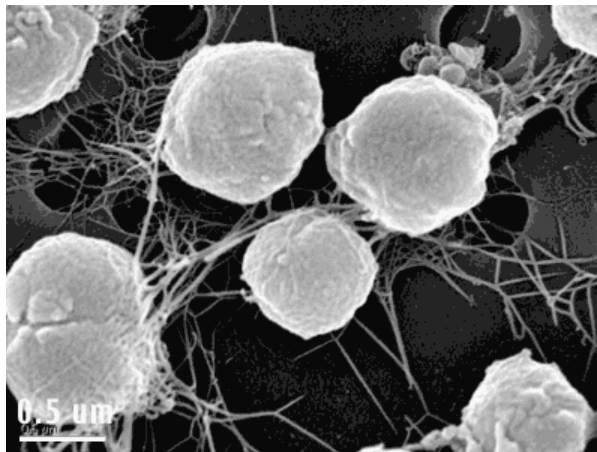
Фиг. 3. Термофили (ръждивите петна) в Порцелановото езеро. Намира се в басейна на гейзера Норис в Йелоустоун- най-горещият в парка, а рН е такава, че разтваря гвоздеи.



Фиг. 4. Йелоустоун - изворът Утринна слава. Жълтият пръстен е от бактерии - термофили.

## *Methanococcus jannaschii*

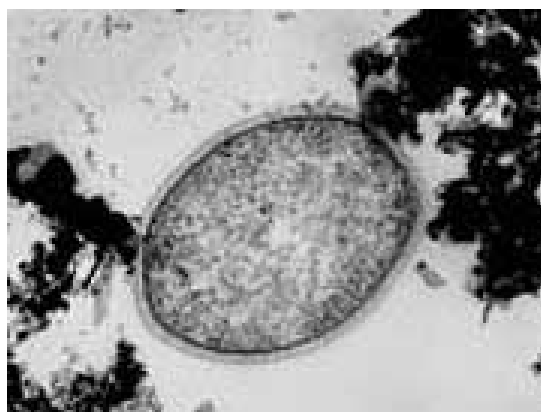
*Methanococcus jannaschii* (Фиг. 5) бил изолиран в 1983 г. в морските дълбини около термален извор тип бял комин (white smoker) край бреговете на Байа, Калифорния. Той е метаноген, термофил, строго анаеробен и се развива нормално на приблизително около 2400 м под морското ниво, където налягането е около 230 атмосфери [2]. *Methanococcus jannaschii* е първата архибактерия, чиито геном е разчетен през 1996 г.



Фиг. 5. *Methanococcus jannaschii*.

## Хипертермофили

А има и хипертермофили, предпочитащи температури над 100 °C. В списание "Science", бр. от 15 август, 2003 г., Kazem Kashefi и Derek Lovley от университета в Масачузетс съобщават, че са намерили близо до дълбоководен вулкан в Тихия океан микроб, който живее и се размножава при температура 130 °C (Фиг. 6). Нарекли го "Щам 121" ("Strain 121"), защото това е стандартната температура за стерилизация. Куриозно е, че новият вид, поставен в херметичен автоклав (за да не се изпарява водата), не само не бил унищожен, а след 24 часа броят на микробите бил удвоен [2].



Фиг. 6. "Щам 121".

Kashefi смята, че шамът "121" преобразува железен окис (ръжда) в минерален магнетит. Според него способността да се редуцира желязото вероятно е характеристика на общия пращане на археите и бактериите и благодарение на нея са отложени голяма част от рудните залежи. Утайката съдържа магнетит (привлича се от магнит) и е продукт от дишането на щам "121" [2].

### Ацидофили и алкалофили

Най-често земните и водните системи имат рН между 5 и 8, и могат да се приемат за неутрални (рН 7).

Ацидофилите са микроорганизми, които могат да живеят в кисели среди (рН 1-5). Забележителен член на тази общност е *Thermoplasma acidophilum*, архибактерия без клетъчна стена - термофил: оптимална температура 59 °С, оптимална киселинност – рН 1-2. Има най-малкият от всички известни геноми. Някои изследователи смятат, че предците на *T. acidophilum* са взели участие при създаването на еукариотната клетка, ставайки неин ядрено-цитоплазмен компонент.

Разтворът, в който живеят тези организми, попадайки на кожата на човек, неизбежно предизвиква силно изгаряне, а на дреха образува дупка.

Колектив от Университета в Джорджия - Chuanlun Zhang, Christopher Romanek, Gary Mills и Juergen Wiegel изследват червените петна при горещи извори в Сиера Невада, които се оказват микроорганизми - археите-алкалофили *Crenarchaeota* (Фиг. 7). Те растат в среда над рН 8 и над 60 °С [2].



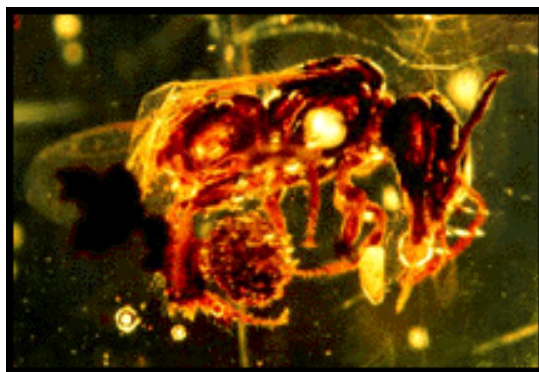
Фиг. 7. "Тримата Буда" са горещи извори в Сиера Невада.

### В криогените камери на ледовете на Антарктида

Възможността за свръхдълга анабиоза била потвърдена от Абизов и Иванов. Изследвайки ледовете на Антарктида с възраст около 400 000 г., те намерили

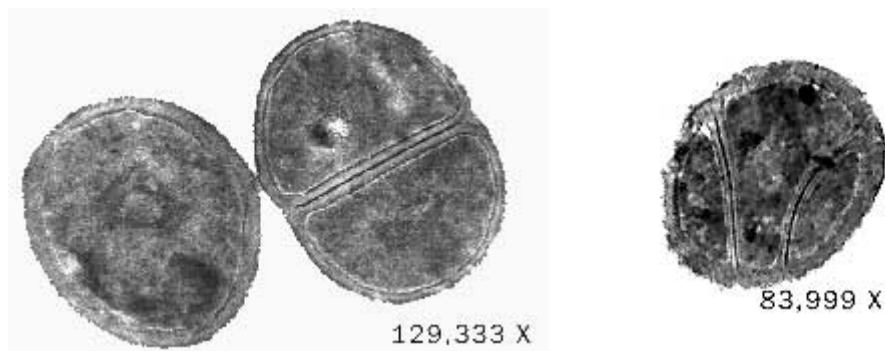
жизнеспособни след дългата анабиоза клетки. Днес вече е известно, че има организми, способни да се съхранят след 5–7 млн г. анабиоза при температури от -2,4 до -57 °C [2].

В кехлибар на 25-45 милиона години учените открили живи бактерии. От стомаха на пчела, "запечатана" в кехлибара (Фиг. 8), Raul Cano успява да отдели и съживи древна бактерия. За да отстрани естествените съмнения, че бактериалните спори могат да преживеят така дълго, той изгубил три години на опити и тествания преди да публикува своето откритие [2].



Фиг. 7. Пчела в кехлибар на 25-45 млн. години.

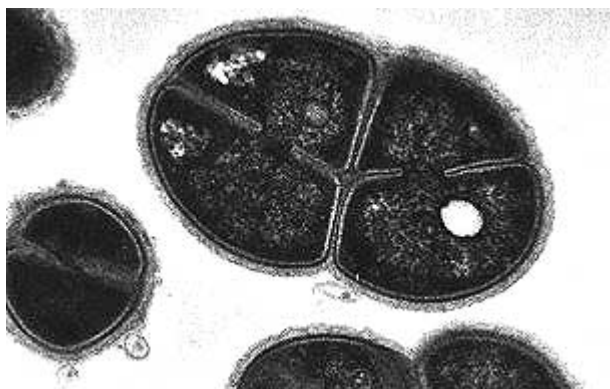
Raul Cano твърди, че е "възкресил" от 30 до 40 вида бактерии от древни спори, най-вече близки на вид, широко разпространен днес - *Bacillus thuringiensis*, използван за биологична борба с насекомите [1]. И още нещо удивително: нов модел деление на клетката – асиметрично (Фиг. 8).



Фиг. 8. Асиметрично делене на клетката.

### ***Deinococcus radiodurans* - шампионът на екстремистите**

През 1956 г Arthur Anderson, сътрудник на Орегонската селскостопанска опитна станция (Agricultural Experiment Station) е открил странна бактерия, изследвайки методи за консервиране на храна. Оказало се, че да се убие *Deinococcus radiodurans*, както нарекъл уникалния организъм, въобще не е лесно. По-късно е открит в басейните, в които се охлаждадат контейнерите с гориво за ядрените реактори.



Фиг. 9. *Deinococcus radiodurans*.

В земна лаборатория *D. radiodurans* издържат при екстремни нива радиация до 1.5 милиона рада (500 рада са смъртоносни за хората), екстремни температури, обезводняване и въздействие на генотоксични химически реактиви, свръхустойчива на окисляване, йонизация и ултравиолетово излъчване. *D. radiodurans*, всъщност страда от радиацията, точно както при всеки друг жив организъм: високото ниво на радиация разрушава хромозомите му. Обаче дейнококусът има странна и съвършено уникална за земните живи организми способност: да сглобява хромозомите си обратно, да възстановява своята ДНК само за 48 часа [2].

Близки до *Deinococcus* микроорганизми са открити и в снежни проби от Южния полюс (януари 1999-2000) [5].

### **Микробно многообразие на Арктика**

Студените почви на Арктика се явяват като един екстремен хабитат за живот. Въпреки това те са населени от разнообразни групи микроорганизми, които са добре адаптирани към тази околна среда. Всъщност те остават активни и при много ниски температури на замръзване. Някои метаболизират при температура  $-39^{\circ}\text{C}$  [6].

Според Kochkina *et al.* [10] в почти всички от проучените мостри от Арктика и Антарктика от вечно замръзнали утайки с различен произход, на възраст 5-10 хиляди до 2-3 милиона години, е установено че съдържат жизнени микромицети и бактериални клетки. Идентифицираните микромицети принадлежат към повече от 20 рода на раздел *Bazidiomycota*, *Ascomycota* и *Zygomycota*. Аеробните хетеротрофни прокариоти са доминирани от коринеформи, нокардиоформи и спорообразуващи микроорганизми от разред *Actinomycetales*. Анализът на изолираните гъби и актиномицети показва, че повечето от тях произхождат от микробни съобщества от древни земни биоценози.

Метанотрофите в Арктическият океан са важен източник на метан в атмосферата. Доскоро се е смятало, че бактериите, които населяват морските утайки и продуцират метан, не биха могли да оцелеят при суровите условия на Арктическият океан и че метанът не би могъл да достигне атмосферата, където океанът е покрит с лед. Последните факти показват, че арктическите организми са добре адаптирани към екстремните температури и могат да продуцират метан през цялата година. През студения период метанът остава



запазен под формата на газ-хидрат (свързва се с леда). Газ-хидратният депозит е голям природен източник на метан и през топлия период неговата стабилност става уязвима. Метан-продуциращите бактерии са способни да се поддържат жизнени дори и в замръзнало състояние. При разтопяване те възвръщат активността си и започват да продуцират голямо количество нов метан от древните органични материи, съхранени в леда. Заедно с древния метан, произлизащ от газ-хидратния депозит, този метан е отговорен за високата му концентрация над северния полюс [16].

Арктическите микроорганизми са силно повлияни както от екстремните външни условия, така и от химичните (абиотични) фактори на средата. В арктическите морски седименти основни процеси са желязо- и сулфат-редукцията. Анаеробното разграждане на сложни органични вещества във водните системи е многостъпален процес, в който участва голямо разнообразие от физиологично специализирани микроорганизми. Метаболитните продукти на ферментативните бактерии служат като електронни донори за крайно окисляващите бактерии, които използват неорганични електронни акцептори за крайното окисление на органични вещества. В морските утайки желязо- и сулфат-редукцията са най-важните процеси на крайно окисляване в най-горната безкислородна зона. Микроорганизмите, които редуцират желязо и сулфат, могат да използват широк обхват от електронни донори, най-важни от които са ацетат, лактат, пропионат и изобутират. Установено е, че в горната (0-2 см) зона 2/3 от минерализацията може да бъде приписана на сулфат редуцирането и 1/3 на желязо редуцирането. В пласта 5-9 см сулфат редуцирането е единственият минерализационен процес [8].

Арктическите екосистеми са от най-предизвикателните за живот на Земята. Те са под влияние както на резките промени в околната среда, така и на температурните вариации както в рамките на годината, така и на деня.

Микроорганизмите стават активни с началото на пролетта и разтопяването на повърхността на тундрата, а прекратяват активността си с настъпването на есента. Една важна характеристика на физиологията на арктическите микроорганизми включва връзката между смяната на околната температура и нивата на тяхната активност. За повечето биологични системи (включително много микроорганизми) в определен температурен диапазон едно увеличаване на температурата с 10 °C обикновено се отразява като увеличаване в нивото на биологичната дейност (активност) между два и четири пъти. Тази връзка температура – активност е наречена Q10 ефект. Арктическите микроорганизми обикновено показват стойност приблизително 4, което означава, че с всяко повишаване на температурите с 10 градуса с началото на пролетта и лятото в Арктика активността на микроорганизмите се увеличава четири пъти. Обратният ефект също се наблюдава. В рамките на определени температурни граници на всеки 10 градуса намаление на температурата намалява и нивото на активността [11].

M. Wallenstein и K. Reardon също си задават въпроса как непрекъснатият процес на замръзване и разтопяване се отразява на микроорганизмите и въздействието му върху цялата екосистема [6]. Те откриват, че почвените микроби не са в анабиоза в замръзналата

тундра. Активността им през арктическата зима е важен аспект от хранителния цикъл и тази дейност има силно въздействие върху растенията. Установяват също, че някои микроорганизми могат да метаболизират при температури по-ниски от  $-39^{\circ}\text{C}$ , а цианобактериите и алгите имат широк спектър от адаптивни механизми, които им позволяват да избегнат или намалят ефекта от UV радиацията. Една от важните причини микроорганизмите да могат да понесат тези неблагоприятни условия е краткото генерационно време, което може да улесни бързата адаптация към новите условия.

Авторите решават да изследват в държавната лаборатория на Колорадо белтъците в клетките на почвените микроорганизми, които им позволяват да оцелеят при тези повтарящи се цикли на замръзване и разтопяване на горния почвен пласт на тундрата [6].

L. Nelson и S. Visser също се интересуват от ефекта на пролетното разтопяване върху микроорганизмите в една арктическа ливада (Канада). Те изследват промяната в количеството на бактериални, гъбни и водораслови популации в повърхностния торфен пласт (0-5 см) през пролетния период. Наблюдават значителен пик в числеността на аеробни хетеротрофни бактерии. Доказан е незначителен максимум в присъствието на гъби и индикация за увеличаване на гъбната активност след разтопяване. Качествената смяна в бактериалните популации също е проучена преди и след затопляне. Преобладават Грам-отрицателни психротрофи, а *Bacillus sp.* е рядко изолиран. Определени Грам-отрицателни групи, като флуоресцентни псевдомонади и *Cytophaga/Flexibacter* типове са изолирани по-рядко след затопляне, докато Грам-отрицателни оранжево пигментирани бацили, *Artrabacter spp.* и други коринеформи се намират по-често след затопляне [13].

Биоразнообразието и разпространението на арктическите видове в контекста на измененията в околната среда се разглежда и от Callaghan *et al.* [4]. Според тях микроорганизмите са изключително важни за функционирането на екосистемите, но са трудни за изучаване и малко известни в сравнение с другите видове. Все пак Международната биологична програма (IBP 1960-1970) значително напредва в изучаването на арктическите микроорганизми. Понастоящем, в началото на 21 век, познаването на микробното разнообразие в тундрата остава непроменено или малко по-добро отколкото преди 30-40 години, а очевидният напоследък прогрес в молекулярната микробна екология рядко се прилага към арктическите земни проучвания.

В момента има 5000-6000 назовани бактериални видове по света и около същия брой плесени, в сравнение с 1 милион назовани растителни и животински видове. Някои учени обясняват тази разлика с това, че бактериите не са особено разнообразни. Обаче има няколко причини, изброени от Callaghan *et al.*, да не се смята, че очевидно ограниченото разнообразие на микроби е факт [4].

Прогресът на молекулярната биология и генетика напоследък революционизира класификацията на бактериите и нашето разбиране за микробната филогения и биоразнообразието като цяло. Техниката за секвениране на ДНК реорганизира класификацията на бактериите и внесе ред в микробната таксономия. Анализът на образци от сибирската постоянно замръзвала подповърхност доведе до формирането на група от 150 организми, която е разделена на три главни групи от еубактерии [4].

Друга област на интензивно приложение на молекулярните методи са северните влажни земи - студени, олиготрофни (бедни на хранителни вещества) и обикновено с киселинен тип хабитати, във връзка с метановия цикъл. Най-предизвикателните и трудни задачи бяха да се разбере какви специфични микроорганизми са отговорни за възникването и издигането на метана (така наречените метаногени и метанотрофи) в северните екосистеми и каква може да е тяхната реакция на затоплянето на арктическите почви. Било е открито, че повечето от северните и субарктическите влажни земи съдържат голямо разнообразие от метаногени и метанотрофи, като повечето от тях са далечно свързани с познати видове. Едва напоследък някои от тези неясни микроби бяха получени като чиста култура или стабилна група. Непознатите досега микроби на метановите цикли са изключително олиготрофни видове, които се включват с функцията на посредник при много ниски концентрации на минерални хранителни вещества. От гледна точка на таксономията, непознатите олиготрофни метаногени сформират нови видове, произход и дори семейства в рамките на *Archaea domain*. Киселиннлюбивите метанотрофи оформят две нови групи: *Methylocapsa* и *Methilocella*, като последната се присъединява към хетеротрофната *Beijerinckia indica*.

Техниките, основаващи се на ДНК анализ, ни позволяват да отговорим на въпроса: Каква е горната граница на вариране на микробното разнообразие в Арктика в сравнение с други естествени екосистеми? Колко видове (и култивирани, и некултивирани) съдържат почвите? Тази техника се нарича ДНК реасоциране (колко бързо хибридизираната двойна спирала се формира от денатурирана единично усукана ДНК). Арктическата пустиня и тундрата съдържат значително микробно разнообразие, сравнимо със северната горска почва и много по-голямо от обработваемите почви. Въпреки че изключителните природни условия възпират метаболитната дейност на арктическите микроби, те запазват огромен потенциал, който е готов да покаже същата дейност като северните.

В прокариотните общности има много по-голяма степен на геномно разнообразие (прокариоти като цианобактериите имат просто подреждане на генетичния материал, докато еукариоти като микроалгите имат генетичен материал, подреден по прогресивен начин, така че ДНК е линейна и създава известен брой отчетливи хромозоми) на хетерогенните хабитати (девствени почви, чисти утайки) в сравнение с по-хомогенните: разнообразието на ДНК съответства на около  $10^4$  различни генома, докато в езерната вода и обработваемите почви броят на геномите намалява до  $10^0$ - $10^2$ . На базата на екстраполацията и предвид това, че списъците от видове за микробните общности на различни почви могат значително да се припокриват, очакването е да има общо приблизително от  $10^4$  до  $10^9$  прокариотни видове [4]

Традиционният описателен подход, основан на култивирането, предполага, че в настояще време в Арктика сме в състояние да идентифицираме, в която и да е отделна почва, не повече от 100 прокариотни вида от потенциалните 1000 – 3000 „геномни еквиваленти” (Табл. 2) и не повече от 2000 вида еукариоти. От известните плесенни видове (без да се включват дрождите и почвените плесени) 1750 са познати като руски

арктически (в широкия смисъл). Около 350 от тях са макромицети. Обаче техният брой в самата Арктика е с 20-30% по-малък, но тези данни далеч не са пълни. Арктика има по-малко видове бактерии, плесени и алги, отколкото други главни биоми; актиномицетите са рядко срещани или липсват в повечето места на тундрата. Докато повечето главни типове на микрофлората са представени в екосистемите на тундрата, много видове и родове, които се срещат навсякъде, дори в субарктическите екосистеми, са редки или отсъстват в тундрата.

Табл. 2. Размер на микробния геном в арктическите хабитати, сравнен с други хабитати (според Torsvik *et al.* [4]).

Източник на ДНК	Брой на клетки на см <sup>3</sup>	Двойка бази*	Геномни еквиваленти**
Арктическа пустиня (Свалбард)	$7,5 \times 10^9$	$0,5-1.0 \times 10^{10}$	1200-2500
Тундра почви (Норвегия)	$3,7 \times 10^{10}$	$0,5 \times 10^{10}$	1200
Северни горски почви	$4,8 \times 10^9$	$2,5 \times 10^{10}$	6000
Горска почва, култивирани прокариоти	$1,4 \times 10^7$	$1,4 \times 10^8$	35
Пасищна почва	$1,8 \times 10^{10}$	$1,5-3,5 \times 10^{10}$	3500-8800
Обработваема почва	$2,1 \times 10^{10}$	$5,7-14 \times 10^8$	140-350
Езерце с кристализираща сол, 22% засоленост	$6.0 \times 10^7$	$2,9 \times 10^7$	7

\*bp = base pair – двойка бази, която е броят на нуклеотидите във всяка верига на ДНК молекулата.

\*\*броят на геномните еквиваленти е мярка за разнообразието, обособено на молекулярно ниво.

Грам-положителните бактерии, включително грам-положителните спори, липсват или са редки в тундрата. Артробактерии и бацили могат да бъдат изолирани рядко и то само от сухи райони. Азотобактерията - свободно живеещата азот-фиксираща бактерия е изключително рядко срещана в тундрата, а сравнително рядката степен на N<sub>2</sub> фиксация, се дължи главно на дейността на цианобактериите. Серо-оxygenяващите бактерии също се наблюдават рядко или отсъстват. Дори ако се използват обогатителните техники на Bunnell *et al.*, рядко се откриват хемоавтотрофни сероокисляващи бактерии. Фотосинтезиращи серни бактерии не са били намерени в нито един биом на тундрата, а за тях се съобщава само от едно субарктическо място, макар че те са разпространени в крайбрежните райони на западните и южни брегове на залива Хъдзън. За сулфат редуциращите бактерии, макар и да не са в изобилие в тундрата, се съобщава от места в Арктика и Антарктика. Желязо-оxygenяващите бактерии са много рядко срещани в тундрата. Въпреки изобилието от железен субстрат в езерцата на тундрата и в почвите там, хемоавтотрофни желязо oxygenяващи бактерии не са били открити в тундрата. Точно обратното – метанотрофни и метаногенни бактерии като че ли са широко разпространени в районите на тундрата [4]

Както бактериите, така и много често срещани плесени се откриват подозрително рядко или напълно липсват в районите на тундрата. *Aspergillus*, *Altenaria*, *Botrytis*, *Fusarium* и *Rhisopus* просто не се срещат и дори *Penicillia* са редки. Дрожди могат да бъдат

лесно изолирани, но има много малко видово разнообразие, главно *Chytridiales* и *Saprolegniales*. Те обаче могат да не са ендемични и да отразяват ежегодната миграция в Арктика на много птичи видове, особено на водни птици. Така наречените по-висши плесени – *Basidiomycetes* и *Ascomycetes* – също не са много разнообразни. Те са ограничени до 17 семейства, 30 рода и не повече от 1200 вида. Микоризните симбиози при тундровите растения са често срещани. Различни видове гъби се асоциират с растения от арктическите екосистеми. Ектотрофните микоризни симбиози са важни, защото те формират микоризни асоциации с *Betula*, *Larix*, *Pinus*, *Salix*, *Dryas*, *Cassiope*, *Polygonum* и *Kobresia*. Базирани на плесенните плодни тела, Vorgen *et al.* очакват 238 ектотрофни микоризни гъбни видове в Гренландия, като те може да се увеличат до около 250 от общо 855, когато някой голям род плесени, като *Cortinarius* и *Inocybe*, бъде преразгледан. С изключение на *Eriophorium* spp. Flanagan (непубликувано) е открил ендотрофни *Arbuscula* на всичките десет изследвани житни растения. Броят плесенни видове, включени в състава на други симбиози, не е ясен. Тундровите алги представят същата степен на намаляване на видовото разнообразие, разглеждано сред плесените и бактериите, което потвърждава, че разнообразието е много по-бедно, отколкото на микрофлората в умерените райони [4].

Цианобактериите и микроалгите са сред най-старите в еволюционен смисъл и най-прости форми на живот на планетата, които могат да фотосинтезират. Главно едноклетъчните и нишковидните фотосинтезиращи цианобактерии и микроалгите са сред основните първични колонизатори, приспособили се към условията на арктическата земна околна среда. Те са широко разпространени по всички земни и плитководни хабитати и често произвеждат видима биомаса. Земните фотосинтезиращи микроорганизми колонизират главно повърхността и подповърхността на почвата. Алговите общности в движещите се плитки води или статичните влажни земи произвеждат подложки или пихтиести купчинки, които се носят по водата, но се закачват за скалите под повърхността. Сухоземните и влажните хабитати представляват уникална мозайка от цианобактериални и алги - общности, които се срещат във възможно най-високите и най-ниските географски ширини и надморски височини дотолкова, доколкото съществува течност или водна пара през по-голямата част на годината. Микрофлората на арктическата почва и влажната земя се състои главно от видове на *Cyanobacteria*, *Chrysophyceae*, *Xantophyceae*, *Bacillariophyceae*, *Chlorophyceae*, *Charophyceae*, *Uivophyceae* и *Zygnemaphyceae*. Видовото разнообразие за различните места е различно – между 53 до 150-160 вида [4].

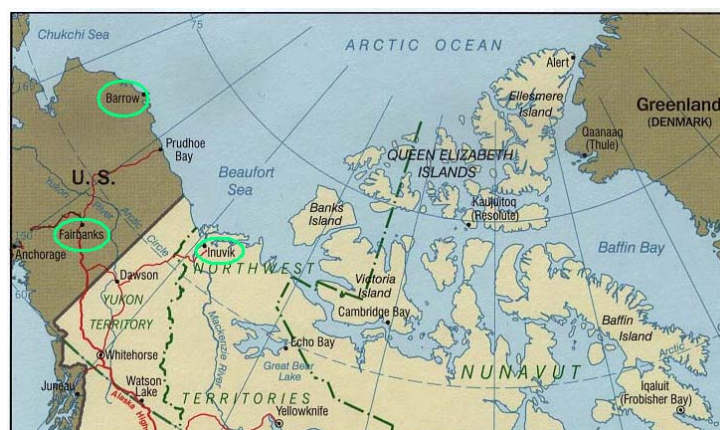
Също така се наблюдава и връзка между разнообразието на микробните видове и географската ширина на района, който обитават.

Арктическите почви съдържат големи резерви от микробна (основно плесенна) биомаса, въпреки че степента на микробен растеж е по правило по-ниска, отколкото в северната зона. Изненадващо е, че при суровите арктически условия почвените микроби не могат да произведат спори и други спящи структури. Видовото разнообразие на всички групи от почвени микроорганизми е по-ниско в Арктика, отколкото по-на юг, като

намалява от около 90 в тревистите ирландски земи през около 50 в брезовите гори на Аляска до около 30 в тундрата на Аляска. Както при растенията и животните, има силно намаляване в броя на микробните видове с увеличаване на географската ширина, макар че тези схеми са по-малко документирани. Връзката на намаляващия брой видове с увеличаване на географската ширина показва увеличение на доминирането на видовете, които се срещат, както е и при растенията и животните. Един вид дрожди, *Cryptococcus laurentii*, например представлява голям дял от биомасата дрожди в състава на различни общностни типове на северния Таймирски полуостров [4]

Тенденцията в дължината на хифите на плесените в Арктика е свързана с географската ширина, като изобилието на плесени, измерено с дължината на хифите, намалява в посока на север. Въпреки че не е известно дали тази тенденция се отнася до видовото разнообразие на плесенния мицел [4]

Малко проучвания са осъществени за намирането на живи микроорганизми във вечно замръзналите полярни почви. Проучени са предимно горните пластове, поради трудността на взимане на проби от замръзналата земя. Проблемът дали микроорганизмите са в състояние да останат жизнени в непрекъснато замръзналата земя в продължение на много години е разгледан от Porsild *at al.* Проучвания в тази насока са проведени и от Odum близо до Fairbank, Аляска (Фиг. 10) [9]



Фиг. 10. Проучвани северни райони за микробно разнообразие.

При анализ на съдържанието на микроорганизми в почвените проби е използван метод на разрежданията. 10 грама от всяка мостра е размесена с 90 мл. стерилна вода и оставена на клатачен апарат за 20 мин. Направени са серийни разреждания, като по 0,1 мл. от всяко разреждане са посяти на различни хранителни среди (Сабуро; V-8 агар и др.) След едноседмична инкубация при температури 4, 24 и 37 °C са преброени колониите и различните щамове са изолирани на полегат V-8 агар. Мостра от горния почвен пласт показва  $10^3$  фунги на грам почва при температура 24 °C, представени от следните видове: *Cladosporium herbarum*, *Mortierella* spp., *Mucor circinelloides*, *Penicilium* spp., *Trichoderma viridae* и някои неидентифицирани безполови несъвършени гъби и фикомицети. Някои проби не са показали растеж изобщо. Пробата върху Сабуро агар при 24 °C показва растеж

на червено-оранжеви и жълти блестящи колонии с концентрация  $10^4$  на грам почва. Проба 4 на Сабуро агар при  $37\text{ }^\circ\text{C}$  показва растеж на жълти блестящи колонии – количество  $2 \times 10^3$  на грам почва и при  $24\text{ }^\circ\text{C}$  – растеж на всички субстрати средно  $2,6 \times 10^4$  на грам почва. Двата изолата 2 и 4 показват една и съща морфология и са идентифицирани като актиномицета *Nocardia* spp. Двата микроорганизма са тествани срещу 20 бактерии и fungi, за да се определи тяхната антибиотична активност, но резултатът е отрицателен. По-нататъшните проучвания показват, че те продуцират ензима фуцинидаза, който разрушава антибиотика фуцидин. Базирайки се на геологията на местността и анализ на утайките *Nocardia* spp. е датирана на поне 7000 г [9]

Друго важно изследване на почвените микроорганизми, сравнено с това в Аляска, е проведено в Inuvik, Северните територии на Канада [3]. Проведеното проучване показва наличие на психрофилни, мезофилни и термофилни бактерии в по-големи количества, в сравнение с тези взети от северните и югозападните райони на Аляска. Почвената микрофлора се характеризира с голямо разнообразие на физиологичните и метаболитни показатели в сравнение с микрофлората на Аляска. Освен това канадските почви са малко по-топли и притежават определени физични и химични свойства, които най-вероятно обуславят различия в микробния състав.

През последните две десетилетия микробиологичните проучвания, осъществени в Point Barrow и други райони по протежение на северния бряг на Аляска са показали, че полярните хабитати на Северна Америка имат значителна микрофлора, но по-малка по численост в сравнение с умерените почви. Важни представители на почвената популация са бактерии, актиномицети, миксобактерии. Наблюдава се широко разнообразие на видове и физиологични типове, като активността на физиологичните и метаболитните процеси на почвените микроорганизми е в по-ниски граници, в сравнение с тези в умерените географски ширини. Дори и в проби, взети с вертикален сондаж от вечно замръзналата почва, присъстват микроорганизми. Някои микробни видове, произхождащи от умерени хабитати, се установяват в почвата за различен период от време, докато други, особено колиформни бактерии, умират в много кратък диапазон от време [3]

На юг от арктическата брегова линия на Северна Аляска и в делтата на река Макензи, Канада, почвата е също вечно замръзнала, но този хабитат е твърде различен от Point Barrow по това че съществува растителност във висока степен и краткият период на затопляне може да се използва за култивиране на някои растения. Това микробиологично проучване е върху различни почви, езеро и речна утайка в областта на Инувик, в един опит да се сравни числеността, разпространението и типовете бактерии там с характерните за северна Аляска. Пробите са взети от повърхностния пласт 1-2 инча. В началото на изследвания период температурата на почвата е ниска (около  $5,3\text{ }^\circ\text{C}$ ), но през юли понякога стига до оптималната за растеж на мезофилите ( $22\text{ }^\circ\text{C}$ ). Тези температури са доста по-високи от нормално наблюдаваните за сравнителния период от време в Barrow. За ограничения период на изследването не може да се установи връзка между микробния брой и температурата. Времето, когато са измерени най-високите температури на почвата,

не винаги съвпада с най високия отчетен брой на мезофили или други микроорганизми. Когато се наблюдава увеличение в числеността, то е по-рядко, с изключение на психрофилните видове. Следователно, високо сезонно увеличение в числеността не се наблюдава във всички случаи, въпреки че някои от стойностите доближават тези, получени от некултивираните почви в умерените зони. Всички проби също съдържат голям брой термофилни микроорганизми в сравнение с нормално наблюдаваните в Barrow. От анализа на почви се вижда, че с малки изключения те са в киселия диапазон. Фосфорът варира от много ниски до много високи граници. Калий и калций – от средни до високи. Магнезият варира от ниски до високи стойности. Нитратният азот е в ниски граници, а амониевият азот варира от средни до много ниски стойности. Сулфатите, с изключение на една проба, където са екстремално високи, са в много ниски стойности. От всички избрани за анализ и засадени почви някои избирателно са наторени (N-P-K), а едно от избраните за вземане на проби места е само разорано, без да се засажда с култура и да се наторява. Когато микробният брой на култивирания участък е сравнен с този на некултивирания, са направени няколко извода. Както се очаква, вариациите в измерванията (температура, микробно число) са по-големи при некултивираните в сравнение с по-хомогенните култивирани участъци. Термофилните микроби преобладават в градинските почви, в сравнение с некултивираните. Изолираните термофили от всички участъци са от род *Bacillus*. С изключение на два участъка, некултивираните почви съдържат по-висок брой мезофили, в сравнение със съответстващите им култивирани. С малки изключения, некултивираните почви съдържат повече психрофили в сравнение с градинските. Преките наблюдения показват, че почвената микрофлора в района на Inuvik е по-сложна в сравнение с други райони на Северноамериканската арктическа и субарктическа зона. Взети са проби от бактерии, дрожди, плесени и стрептомицетни видове за микроскопски наблюдения (Табл. 3).

Данните показват широко разнообразие и на двете групи микроорганизми – авто и хетеротрофи. За разлика от проучването в Point Barrow всички от почвите, с изключение на една (A), съдържат зелени водорасли. Само култивираните почви (C) съдържат всички фотосинтезиращи типове, с изключение на серни и несерни фотосинтезиращи бактерии. Синьо-зелени водорасли се наблюдават само в култивираните почви. Не са намерени фотосинтезиращи серни бактерии. Няма данни за наличие на  $H_2S$ , с изключение на една утайка от езеро, където са намерени големи струпвания на клетки от род *Chromatium*. Измежду хетеротрофните видове членовете на род *Azotobacter* са широко разпространени, както и други бактерии, способни да растат в безазотна среда. Масово разпространени са и микроорганизми, които използват  $NH_3$  като основен азотен източник (хемолитотрофи). Резултатите показват, че някои от почвите притежават относително високо съдържание на нитрати, докато други са с малко или никакво. Това е непряко доказателство за пълната нитрификация. Понеже нитрити не са установени, дейността на членовете на род *Nitrosomonas* или нитрат редуциращи видове не би следвало да се очаква. Въпреки това всички от проучваните почви имат възможността да осъществят автотрофна



нитрификация. Сулфат редуциращи микроорганизми се наблюдават във всички, с изключение на една проба. Бактерии, способни на анаеробна ферментация на натриев лактат, също са широко разпространени. Желязоокисляващи автотрофи са намерени в тинята от р. Макензи, но не се наблюдават в пробите от почви.

Табл. 3. Физиологични групи микроорганизми в почви и утайки [по 3].

Физиологични групи	Обозначаване на почвите							Тиня, р. Ма- кензи
	(G)	(O)	(A)	(B)	(C)	(D)	(E)	
Желязо окисляващи	0*	0	0	0	0	0	0	Bacteria
Ацидофилни сяроокисляващи	0	0	0	0	0	0	0	0
Фотосинтезиращи азотфиксатори	Blue- green algae	0	0	0	0	0	0	0
Хетеротрофни азотфиксатори	Azoto- bacter	Azoto- bacter	Azoto- bacter	Azoto- bacter	Azoto- bacter	Azoto- bacter	Azoto- bacter	Spiral
Амоняк окисляващи	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria
Фотосинтезиращи автотрофи	Green algae, blue- green algae	Green algae	0	Green algae	Green algae	Green algae	Green algae	Green algae
Фотосинтезиращи серни бактерии	0	0	0	0	0	0	0	0
Фотосинтезиращи несерни бактерии	0	0	0	0	0	0	0	0
Произвеждащи метан	0	0	0	0	0	0	0	0
Сулфат редуциращи	Bacteria	Bacteria	0	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria
Ферментиращи лактат бактерии	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria	Bacteria

Като допълнение към списъка на микроорганизми в култивирани и некултивирани почви, това проучване включва и утайки от 8 езера и брега на р. Макензи. Анализът на микробното съдържание показва, че термофилните бактерии са представени във всички проби, като числеността им е приблизително минималната, наблюдавана в некултивираните почви. Мезофилните бактерии и особено гъбите са установени в по-малка численост в почти всички почви. Числеността на психрофилните бактерии е подобна на тези, наблюдавани в култивираните участъци, но по-малка от тези в некултивираните [3].

Както в другите високи географски райони, почвите на Inuvik поддържат растежа на значителен брой микроорганизми, което допринася за многобройни аспекти на почвеното плодородие. При съществуващите вечно замръзнали почви в повечето случаи разтопяването става през лятото в по-големи дълбочини в сравнение с Point Barrow, особено в земеделските райони. Термофилните бактерии са в много по-голяма численост в почвите на Inuvik в сравнение с Point Barrow. Въпреки че сравняваният брой термофили е установен в централна Аляска, тези почви са от преходна област, където тундрата граничи

с брезово-смърчови гори и е по-близко свързана със субарктическите кафяви горски почви в сравнение с пустинните тундрови почви на север. Земеделието в някои случаи изглежда увеличава тази численост. Когато Inuvik е сравнен с регион в Европа със същата географска ширина (Tromsø; Norway 69°40'N), който също поддържа растежа на висша растителност, термофилната флора на норвежките почви е в същия диапазон като в Point Barrow. В Тромсо няма вечно замръзнали почви и температурата на почвите е по-висока. Земеделието в този район е свързано с увеличаване числеността на термофилните бактерии и торовете не са непременно източник на тези микроорганизми. Термофилите също така съществуват в доста по-голяма численост в долните пластове утайки на езерата и реките в облатта на Inuvik. Тъй-като техниката ни не ни позволява да пресметнем анаеробните организми и тъй-като дъната на реките и езерата се очаква да имат нисък окислително-редукционен потенциал, най-вероятно е много от тези аеробни или факултативни аеробни организми да проникват във водата чрез оттичащите се от почвата води и остават жизнени в някои случаи без растеж в условията на тази околна среда. Числеността на мезофилните и психрофилни бактерии на некултивираните почви в някои случаи е в диапазона от 1 до 50 милиона на грам почва – диапазон, характерен за умерените райони. Психрофилните микроби са в по-висока степен в некултивираните почви, в сравнение със съответните култивирани. Плесените са повече на брой в Inuvik в сравнение с Point Barrow, явявайки се в по-голяма численост в култивираните почви, в сравнение с некултивираните [3].

Противоположно на резултатите в Point Barrow, не е възможно да се установят последователни сезонни увеличения в числеността на психрофилните бактерии в Inuvik. Това заключение може би е резултат от по-ограниченото вземане на проби в Inuvik, в сравнение с Point Barrow. В почти всички случаи рН на почвите в Inuvik е по-високо в сравнение с измереното в Point Barrow и температурите са по-високи за по-дълги периоди от време. Няма значителна разлика в химичния състав, с изключение на по-високия нитратен азот, което може да се обясни с различията в микрофлората. Дренажът на почвите е добър, няма заблатени участъци, поради което окислително-редукционният потенциал е вероятно по-висок. Всички гореизброени фактори благоприятстват растежа на аеробни мезофилни бактерии и биха могли да са причина за големия брой срещани се микроорганизми. Съществуващата разлика в растителността, както в естествена, така и в култивирана почва, може да се отрази в качеството на органичната фракция (хумус) и да въздейства на числеността и типовия състав на микроорганизмите [3].

Чрез секвенционния анализ на 16S рДНК са идентифицирани арктични микроорганизми около Kongsfjordne/Spitsbergen. От 221 живи микроорганизми, 97 са определени филогенетично. При 21 съпадението е непълно, а 76 са напълно идентифицирани. От тях 55 са от род *Pseudomonas*; а 21 – *Arctobacter*, *Alcaligenes* spp., *Phychrobacter* spp. и *Yersinia* spp [12].

Съвременното проучване върху криптоендолитични микробни съобщества, живеещи в структурните празнини на порестите скали в Канадска арктическа област разкрива

тайните на други обитатели на един от най-екстремните хабитати на Канада [14]. Предварително проучване през 2001 г. разкрива относително изобилие на цианобактерии в литичната среда. Тяхното наличие изглежда е контролирано от топлинния капацитет на субстрата да поддържа общо по-високи температури през периода на изолация и да смекчава ефекта от краткотрайния период на температурни колебания. Сравнението с антарктическите криптоендолити показва, че арктическите микробни ендолити имат много по-дълъг активен период на растеж в резултат на един общо по-топъл климат. За да съществуват в полярните условия, микроорганизмите трябва да изработят стратегии за намаляване стреса на околната среда, наложен от суровите климатични условия, които ефективно ограничават растежа и развитието на сложни екосистеми, нормално наблюдавани в умерените биоми. В допълнение на ниските годишни температури и ограничените валежи, микроорганизмите в полярната пустиня са подложени на непрекъснатите денонощни температурни промени, които ефективно контролират тяхната метаболитна активност, а също и на кратките температурни колебания около нулата, които налагат стрес едновременно върху биологичните функции и физичната околна среда. Криптоендолитичните микробни съобщества са намерили своята подходяща ниша при тези условия в шуплестите пространства само милиметри под повърхността на подходящи скални субстрати. За тези организми, бидейки изолирани от външната околна среда, е благоприятно това, че порьозната природа на скалния матрикс позволява приток на въздух, вода и храни във и извън ендолитичната среда. Топлинният капацитет на скалата поддържа по-високи температури и осигурява един ефективен регулатор срещу ежедневните климатични крайности, а полупрозрачният характер на минералните зрънца позволява подходяща проникваемост на фотосинтетично активната радиация, необходима за фототрофите. Въпреки екстремално бавното темпо на растеж, липсата на висши консуматори и хищници позволява тяхното запазване.

В проучванията, изучаващи едновременно биологичните и физични компоненти на микробните ендолити, се анализират важни характеристики на околната среда на литичния субстрат като температура, относителна влажност, снеговалежи, фотосинтетично активна радиация и разтворимост на минералите. Идентификацията на лишеи и ролята на хетеротрофните бактерии като декомпозитори също са описани [14].

Климатът на изследваната зона (областта Еурека, Исландия ) е определен като полярна пустиня. При наблюдение на мостра от натрошена скала се установява обезцветяване около ендолитната колония. Пробите са от различна дълбочина: 5 мм, 10 мм, 15 мм и 20 мм под повърхността. Измерени са температурите (юли-август 2001), отчетени са и физичните свойства - цвят, порьозност, трошливост. Микроорганизмите, наблюдавани в дълбочина 1-3 мм под повърхността на скалата варират от зелено пигментирани цианобактерии до червено пигментирани бактерии и фунги. Физическите свойства на скалата изглежда не оказват въздействие върху тяхното относително присъствие и пространствено разпространение. В някои случаи населените скали показват една обезцветена зона под повърхността, вероятно причинена от мобилизацията на

метални съединения като железни окиси. Резултатите отчитат наличие на нишковидни и коковидни цианобактерии. Нишковидните включват *Pseudonabaena* sp. и *Nostoc* sp. Безфиламентните форми включват *Chroococcidiopsis* sp. също и червено пигментирани *Gloeocapsa* sp., като и двете формират сферични до субсферични колонии в средата. Както вече беше споменато, микробните съобщества обикновено се наблюдават в подповърхностната зона на литичната скална среда, която в повечето случаи се загрява в по-висока степен по време на слънчевото греене, в сравнение с обкръжаващия въздух и температурите на повърхността. Това привилегировано отопление е в резултат на топлинните характеристики на скалния субстрат, което води едновременно до по-високи абсолютни температури и по-дълго задържане на тези по-топли условия. Ограниченото разпространение на вода в полярния район е много непостоянно в резултат на това, че през голяма част на годината тази вода не може да се използва и е под формата на сняг и лед, а голяма част от нея се губи при сублимация. Поради факта, че температурите на повърхността на скалите може да са значително по-високи в сравнение с температурата на въздуха при директно слънчево греене, разтопяването на снега може да бъде значителен източник на вода и може ефективно да увеличи периода на биологична активност. Навлязлата вода се задържа от порите на скалния матрикс, инфилтрирайки се сантиметри под повърхността и запазвайки се дни наред, след като валежите са преминали и относителната влажност се е върнала към нормално ниските си стойности. Въпреки че температурите в порестите пространства са обикновено по-високи в сравнение с температурите на въздуха, максималната дълбочина, на която фототрофните микроби могат успешно да оцелеят, е ограничена от количеството фотосинтетично активна радиация (ФАР), достигаща навътре под повърхността на литичната среда. Тези промени във ФАР с навлизане в дълбочина създават вертикално зонироване на микробните съобщества и ограничават тяхната миграция по-дълбоко в скалата. Температурните промени, предизвикани от слънчевото греене, се разпространяват надолу до 30 см дълбочина в скалата, но изследванията показват, че микробната колонизация е ограничена в горния сантиметър, вероятно поради бързото намаляване на светлината, необходима за фотосинтеза. Очевидно отслабването на слънчевата светлина е важен фактор при вертикалното разпространение на микроорганизмите в арктическата криптоендолитична среда. Friedman *et al.* изчисляват общия активен период на метаболитна дейност (определен като период от време, през който температурите в порестите пространства вътре в скалата са по-високи от  $-10^{\circ}\text{C}$ ) и идеалния активен период за метаболитна дейност (ограничен до периода от време, когато измерените температури са около нулата). Въпреки данните за значението на влажността и ФАР за метаболитната активност, се приема, че те не са лимитиращ фактор за поддържане на метаболитната дейност на микроорганизмите. Предполага се, че температурата е главният контролиращ фактор в определяне периода на метаболитна активност. Общо по-високите температури, при които живеят ендолитичните микроорганизми в Арктика, в сравнение с Антарктика и по-

дългият период, когато температурите са около нулата, вероятно са причина за увеличаване на разнообразието на екосистемите [14].

Микроорганизмите имат разнообразни еволюционни приспособления и физиологични механизми за аклиматизация, които им позволяват да оцелеят и да останат активни при условията на стрес от околната среда [15]. Физиологичните отговори на стреса имат своята цена на ниво организъм, което може да доведе до променени в екосистемно ниво на C, енергия и хранителни потоци. Тези значителни влияния са резултат от прекия ефект върху активната микробна физиология и от контролирането на състава на активното микробно съобщество. Дори когато отговорът на микробното съобщество към стреса е ограничен, физиологичната цена, наложена на почвените микроби, е достатъчно висока и може да причини големи измествания в местоположението и съдбата на C и N. Например, за да синтезират микробите осмолити, те трябва да оцелеят само едно засушаване и могат да изконсумират до 5% от общата годишна нетна първична продукция в тревистите екосистеми, докато аклиматизирането към условията на замръзване превключва арктическите тундрови почви от обездвижено състояние на N през сезона на растеж към минерализирането му през зимата.

Микроорганизмите, в цялото си многообразие, в което съществуват в Арктическата полярна пустиня и тундра, оцеляват в тази екстремна околна среда благодарение на адаптивните механизми, които са си изработили [7].

#### ***Приспособяване към студ***

Развитието на устойчивост към температури под нулата (и възстановяването на активността след затопляне) и умението за метаболизъм под точката на замръзване са основни микробиологични адаптации към студения климат, преобладаващ във високите географски ширини.

Жизнеспособността на клетката силно зависи от скоростта на замръзване, а това определя създаването на вътреклетъчни кристали. При ниски температури кристалите вода, които се образуват в клетката, повреждат механично клетъчните стени, както и други клетъчни структури, но най-важното е, че за образуване на кристалите се изразходва много вода, от което концентрацията на оставащите в клетката разтвори може да се повиши до опасни нива. Някои ектотермни микроорганизми, често изпитващи въздействието на ниските температури, освобождават в разтворите си вещества, притежаващи действие, предотвратяващо кристализацията на клетъчните антифризи [2]

Приспособените към студ микробни видове се характеризират със забележително висока устойчивост на замръзване, дължаща се на наличието на специфични вътреклетъчни съставки (метаболитни антифризи), стабилни и гъвкави мембрани и други адаптации. Лишеите са изключителни примери: влажният талус на такива видове като *Xantoria candelaria* и *Rhizoplaca melanophthalama* напълно понасят постепенно или бързо замразяване до -196 °C и дори след съхранение от няколко години, почти веднага възвръщат нормалните фотосинтетични стойности след затопляне и навлажняване. При 5-

7 месеца студ и продължителен мрак те остават зелени с неувредени фотосинтезиращи пигменти. Но устойчивостта на студ не е единствената черта на арктическите организми.

Растеж и активност под точката на замръзване са били регистрирани в арктически и антарктически хабитати като морски лед, замръзнала и вечно замръзнала почва. Такава активност има важни приложения за функционирането на екосистемата. Продължилите една година измервания на потоците от газове в Аляска и Северна Евразия разкриват, че зимните емисии на CO<sub>2</sub> могат да достигнат половината от годишните му емисии, което предполага значителна дейност през студения сезон на психрофилните (студенолюбиви) почвени микроби. Напоследък нова прецизна техника е била приложена към замръзналите образци от почви, събрани от Бароу в Аляска, и отглеждани при широки граници на отрицателни температури в лабораторни условия. Степента на производство на CO<sub>2</sub> намалява експоненциално с температурата и съдържанието на незамръзнала вода, когато почвата се охлажда под нулата, но остава изненадващо положителна и измерима [7].

Тъмната пигментация причинява по-високо поглъщане на топлина в лишейте и това е особено благоприятно в студената полярна околна среда.

#### ***Приспособяване към суша.***

Замръзването винаги се асоциира с недостиг на вода. Следователно истински психрофилните организми трябва също така да бъдат приспособени да издържат на голяма суша, т.е. да са приспособени към изключително сухи природни условия. Те притежават голяма поносимост и са способни да оцелеят при 95% водна загуба и дълги периоди на суша.

Бързата загуба на вода дезактивира талуса, а после в неактивно състояние лишейт е в безопасност от загуби от причинено от горещина дишане и стрес от горещина. При едноклетъчните микроорганизми устойчивостта на суша също може да е значителна, макар че някои форми на микробен живот (фунги и актиномицети) изглежда имат много по-големи способности, поради по-ефективното мембранно структуриране на цитоплазмата и поради формирането на спори [7].

Микроорганизмите са си изградили и механизми за ***приспособяване към механични смущения***. Вятърът, пясъкът и движението на леда са характерни черти на арктическата природа, които оказват влияние върху разпространението и оцеляването на организмите.

Силната пигментация е типична за много микроорганизми от тундрата и полярните пустини, особено за онези, които често или постоянно са изложени на слънце на земната повърхност (лишеи и епифитни бактерии). Пигментите (меланин, меланоиди, каротиноиди и др.) обикновено се интерпретират като защита срещу силната радиация. Пигментацията може да бъде устройствена за специфични видове или да се появява като гъвкав отговор на радиацията, например по начало безцветните лишей Кладония и Кладина бързо развиват тъмно пигментирани талуси след излагане на по-силна слънчева радиация). Buffoni Hall *et al.* демонстрират, че в *Cladonia arbuscula* ssp. *mitis* увеличаването на фенолните вещества е причинено изключително от UV-B радиацията и че това увеличение води до намаляване на UV-B радиацията, проникваща в талуса. Също

така натрупването на защитния пигмент париедин в *Xantoria parietina* е причинено изключително от UV-B радиацията. Фотовъзстановяването на увредената от радиацията ДНК в Кладония изисква не само светлина, но също и висока температура и хидратиране на талуса. Както и в по-висшите растения, каротиноидите предпазват от прекалената фотосинтетично активна светлина, а може би имат и роля в предпазването от ултравиолетова радиация. Противоположно на по-висшите растения, флавоноидите не действат като защитни съставки във водораслите, гъбите и лишеите. Braga *et al.* наблюдават UV-чувствителността на конидии от 30 подвида гъбички *Metarhizium* (принадлежащи към 4 вида). Тази гъбичка е важен фактор за болестите по насекомите. Излагането на UV-B в рамките на екологически уместна степен, показва много големи различия между подвидовете: подвидовете от ниски географски ширини са като цяло по-толерантни, отколкото тези от високите ширини [7].

Седем взаимно свързани стресови фактори (температура, вода, хранителен статус, наличие на светлина и/или UV-радиация, замръзване/топене, продължителност на сезона за растеж и непредсказуемост) са важни за живота в арктическите земи и плитки води. Цианобактериите и водораслите са развили широка гама от стратегии за приспособяване, които им позволяват да избягват или поне да минимизират уврежданията. Трите основни стратегии за справяне с живота в арктическите земни и плитководни хабитати са отбягването, предпазването и формирането на партньорства с други организми. Поносимостта към изсушаване и стратегиите за завет често са взаимосвързани, а когато се комбинират с подвижност на клетката и развитие на комплексен цикъл на живот, позволяват значителен потенциал за избягване. Често срещано е извънклетъчното производство на защитни съставки и структури, като многослойни клетъчни стени, пластове от клей, които заедно с вътреклетъчния контрол определят клетъчния разтвор и вискозитет. Асоциирането на цианобактериите/водораслите с гъби и лишей довежда до полезно физическо предпазване [7].

### Литература

1. Бигон, М., Дж. Харпер, К. Таунсенд, 1989. Екология. Особи, популации и общества. Москва, Мир, том I, 75.
2. Екстремофилите-живот на ръба (<http://elrid.cult.bg/f/Pages/Extremophiles.php>).
3. Boyd, W. L., J. W. Boyd, 2007. Studies of soil microorganisms, Inuvik, Northwest Territories, Department of Microbiology, Colorado State University, Fort Collins, USA, 162-176 (<http://pubs.aina.ucalgary.ca/arctic/Arctic24-3-162.pdf>).
4. Callaghan, T. V., L. O. Björn, Y. Chernov, T. Chapin, T. R. Christensen, B. Huntley, R. A. Ims, M. Johansson, D. Jolly, S. Jonasson, N. Matveyeva, N. Panikov, W. Oechel, G. Shaver, J. Elster, H. Henttonen, K. Laine, K. Taulavuori, E. Taulavuori, C. Zöc, 2004. Biodiversity, distributions and adaptation of Arctic species in the context of environmental change. *Ambio*, 33 (7), 404-417.
5. Carpenter, E. J., S. Lin, D. G. Capone, .2000. Bacterial activity in South Pole Snow. *Appl. Environ. Microbiol.*, 66 (10), 4514-4517.

6. CSU scientist to study Arctic microorganisms. The Tribune, Oct. 8, 2007 (<http://www.greeleytribune.com/article/20071008/NEWS/71008004>).
7. Draggan, S., 2007. General characteristics of arctic species and their adaptation in the context of changes in climate and ultraviolet-B radiation levels. In: Encyclopedia of Earth. Eds. Cutler J. Cleveland (Washington, D.C.: Environmental Information Coalition, National Council for Science and the Environment) ([http://www.eoearth.org/article/General\\_characteristics\\_of\\_arctic\\_species\\_and\\_their\\_adaptations\\_in\\_the\\_context\\_of\\_changes\\_in\\_climate\\_and\\_ultraviolet-B\\_radiation\\_levels](http://www.eoearth.org/article/General_characteristics_of_arctic_species_and_their_adaptations_in_the_context_of_changes_in_climate_and_ultraviolet-B_radiation_levels)).
8. Finke, N., V. Vandieken, B. B. Jørgensen, 2007. Acetate, lactate, propionate, and isobutyrate as electron donors for iron and sulfate reduction in Arctic marine sediments, Svalbard. *FEMS Microbiology Ecology*, 59 (1), 10–22.
9. Kjoller, A., S Odum, 1971. Evidence for longevity of seeds and microorganisms in permafrost. *Arctic*, 24 (3), 230-233.
10. Kochkina, G. A., N. E. Ivanushkina, S. G. Karasev, L. V. Gurina, 2001. Micromycetes and actinobacteria under conditions of many years of natural cryopreservation. *Mikrobiologiya*, 70 (3), 412-20.
11. Kostecki, P. T., E. J. Calabrese, 1992. Contaminated soils: Diesel fuel contamination, Levis Publishers Inc.
12. Lee, H. K. Isolation and identification of the Arctic microorganisms inhabited around Kongsfjordne ([http://siempre.arcus.org/4DACTION/wi\\_alias\\_fsDrawPage/1/122](http://siempre.arcus.org/4DACTION/wi_alias_fsDrawPage/1/122))
13. Nelson, L. M., S. Visser, 1978. Effect of Spring Thaw on microorganisms in an Arctic Meadow site. *Arctic and Alpine Research*, 10 (4), 679-688.
14. Omelon, C. R, F. G. Ferris, 2003. High Arctic cryptoendolithic microorganisms in a polar desert environment". 8<sup>th</sup> International Conference on Permafrost, Zurich, Switzerland, July 21-25, 2003. ([http://homepage.mac.com/omelon/Omelon\\_et\\_al\\_2003.pdf](http://homepage.mac.com/omelon/Omelon_et_al_2003.pdf)).
15. Schimel, J., T. C. Balsler, M. Wallenstein, 2007. *Ecology*, 88 (6), 1386-94.
16. Semiletov, I., N. Shakhova, 2006. Arctic Ocean methane contributes to global warming. International Arctic research center, University of Alaska, Fairbanks, Fairbanks, USA ([http://www.iarc.uaf.edu/highlights/2006/arctic\\_ocean\\_methane/index.php](http://www.iarc.uaf.edu/highlights/2006/arctic_ocean_methane/index.php)).