

2
НОМЕР

БОИЦ

ISSN 2304-9081

ЭЛЕКТРОННЫЙ ЖУРНАЛ

<http://www.elmag.uran.ru>

БЮЛЛЕТЕНЬ

ОРЕНБУРГСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА УРО РАН

Оренбургская область
Гора Змеиная
Вельмовский П.В.



2023

УЧРЕДИТЕЛЬ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ОРЕНБУРГСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

© Коллектив авторов, 2023

УДК. 576.25

В.Э. Трубицын, А.Г. Захарюк, В.А. Щербакова

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ МЕТАНОГЕННЫХ АРХЕЙ РОДА METHANOBACTERIUM К ИСПОЛЬЗОВАНИЮ СОЕДИНЕНИЙ ЖЕЛЕЗА В УСЛОВИЯХ ВЕЧНОЙ МЕРЗЛОТЫ

ФИЦ ПНЦБИ РАН, Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина РАН, Пушкино, Московская обл., Россия

Цель. При использовании биоинформатических методов анализа обнаружить генетические адаптации водородиспользующих метаногенов рода *Methanobacterium* к условиям вечной мерзлоты, и определить роль этих микроорганизмов в круговороте железа.

Материалы и методы. Для сравнительного исследования были проанализированы геномные последовательности четырёх арктических штаммов и двух ближайших к ним штаммов метаноархей, выделенных при умеренных температурах. Далее был проведен поиск уникальных для арктических штаммов белков и установление их роли, а затем анализ изменения распространённости отдельных белковых групп по аннотациям двух баз данных.

Результаты. Среди общих генов арктических метаноархей обнаружены флавин-редуктазы и изохаризматазы, заимствованные независимо двумя группами штаммов у бактерий разных таксономических групп. Эти гены связаны с приспособлением к дефициту железа, можно предположить, что кодируемые этими генами белки достаточно значимы для выживания в условиях вечной мерзлоте. Анализ аннотаций по базам данных показал, что у арктических метаноархей увеличилось количество флавин-редуктаз, липокалинов (связанных, в том числе, с транспортом железа) и мембранных транспортёров двухвалентных металлов. Уменьшилось количество белков с железосерными кластерами, ферредоксинов, рубредоксинов. Исходя из данных предыдущего опыта, можно предположить, что эти адаптации связаны с компенсацией дефицита железа, а именно с утратой части железосодержащих белков или их заменой на флавин-содержащие, а также с увеличением количества переносчиков двухвалентных ионов.

Заключение. Полученные результаты позволяют предположить существование сложной взаимосвязи биогеохимических циклов железа и метана в арктических отложениях.

Ключевые слова: метаногенез, круговорот железа, анализ геномов, вечная мерзлота.

V.E. Trubitsyn, A.G. Zakharyuk, V.A. Shcherbakova

GENETIC ADAPTATIONS OF METHANOGENIC ARCHAEA OF THE METHANOBACTERIUM GENUS TO THE USE OF IRON COMPOUNDS IN PERMAFROST CONDITIONS

FRC PSCBR RAS, Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms named after G.K. Skryabin RAS, Pushchino, Moscow region, Russia

Aim. Using bioinformatic methods of analysis, to detect genetic adaptations of hydrogen-using methanogens of the *Methanobacterium* genus to permafrost conditions, and to determine the role of these microorganisms in the iron cycle.

Materials and methods. For a comparative study, we analyzed the genomic sequences of four Arctic strains and two strains methanogens closest to them, isolated at moderate temperatures. Next, a search for proteins unique to the Arctic strains was made and their role was determined, and then an analysis of changes in the prevalence of individual protein groups was car-

ried out according to the annotations of two databases.

Results. Flavin reductases and isocharismatases, borrowed independently by two groups of strains from bacteria of different taxonomic groups, were found among the common genes of arctic methanoarchaea. These genes are associated with adaptation to iron deficiency, it can be assumed that the proteins encoded by these genes are significant enough for survival in permafrost conditions. An analysis of database annotations showed that the number of flavin reductases, lipocalins (associated, among other things, with iron transport), and divalent metal membrane transporters increased in Arctic methanoarchaea. The quantity of proteins with iron-sulfur clusters, ferredoxins, rubredoxins decreased. Based on previous experience, it can be assumed that these adaptations are associated with iron deficiency compensation, namely, with the loss of some iron-containing proteins or their replacement with flavin-containing ones, as well as with an increase in the number of divalent ion carriers.

Conclusion. The obtained results allow us to assume the existence of a complex relationship between the biogeochemical cycles of iron and methane in Arctic deposits.

Key words: methanogenesis, iron cycle, genome analysis, permafrost.

Введение

Изучение арктических отложений разного возраста показало, что их формированию способствовала умеренная или сильно восстановительная обстановка. Об этом говорят низкие величины окислительно-восстановительного потенциала и резкое преобладание двухвалентной формы железа над трехвалентной формой [1], что указывает на превалирование процесса редукции железа и наличие железовосстанавливающих бактерий в составе микробных сообществ многолетнемерзлых отложений (ММО). Микробные процессы восстановления железа могут создавать благоприятные окислительно-восстановительные условия для развития сообщества метаногенных архей. Данные метагеномных и микробиологических исследований показывают, что метанообразующие микроорганизмы присутствуют в вечной мерзлоте повсеместно, составляя небольшую (около 1-1.5%) часть сообщества, и лишь в отдельных случаях их количество доходит до 10-50% [2-4].

Несмотря на растущее количество публикаций, в настоящее время связь между циклами железа и метана остается до конца не выясненной [5, 6]. Существуют исследования, в которых показана конкуренция метаногенов и бактерий, восстанавливающих Fe(III), за общие субстраты, такие как ацетат и водород, и непосредственное восстановление железа метаногенными археями [7]. В лабораторных экспериментах *Methanosarcina barkeri* [8], *Methanococcus voltaei* [9], *Methanosarcina mazei* [10] и *Methanothermobacter thermotrophicus* [11] в чистой культуре были способны восстанавливать различные соединения трехвалентного железа. O. Sivan et al. (2011) предположили, что в опре-

деленных условиях оксиды железа могут быть более доступны для восстановления, чем другие типы органических соединений. Это может происходить либо из-за присутствия метана, либо из-за деятельности метаногенов и их электронных переносчиков [12]. Способность метаногенов взаимодействовать с внеклеточными хинонами, гуминовыми кислотами и оксидами Fe(III) повышает вероятность того, что эта функциональная группа микроорганизмов принимает непосредственное участие в восстановлении Fe(III) и гуминовых кислот в анаэробных экосистемах [9].

В низкотемпературных экосистемах исследования в данном направлении находятся на начальном этапе. В связи с этим целью нашей работы было проанализировать способность арктических штаммов метаногенных архей участвовать в цикле железа в экстремально холодных эконичах, используя методы биоинформатического анализа.

Материалы и методы

Для сравнительного исследования были получены геномные последовательности трёх арктических, ранее выделенных нами из ММО, штаммов: «*Methanobacterium spitsbergense*» VT^T, *M. arcticum* M2^T и *M. veterum* MK4^T. Из базы данных NCBI были взяты геномы арктического штамма *Methanobacterium* sp. SMA-27 и двух неарктических штаммов, *M. lacus* AL-21 и *M. bryantii* М.о.Н.^T. Филогенетическое древо по 49 группам ортологичных генов получили с помощью SpeciesTree v. 2.2.0. из набора программ Kbase.

Для поиска уникальных генов в группах таксономически близких штаммов использовались скрипты «compare_clusters.pl» и «parse_pangenome_matrix.pl» из набора программ get_homologues v. 16092021.

Представленность функциональных и структурных групп генов в исследуемых геномах определяли с помощью онлайн-сервиса eggNOG mapper v. 2.0 в связке с Prodigal v. 2.6.3. Для оценки изменчивости количества генов той или иной категории написана программа [EggNOGmapper_xlsx_analyzer](https://github.com/TVApra/) (https://github.com/TVApra/). Принцип её работы состоял в отборе генов, встречаемость которых либо синхронно росла, либо синхронно снижалась у сравниваемых групп микроорганизмов.

Для построения филогенетических деревьев по общим генам арктических *Methanobacterium* и ближайшим последовательностям из BLAST использовались онлайн-инструменты Phylogeny.fr: Muscle, PhyML (с включенной опцией «bootstrap») и TreeDyn.

Результаты и обсуждение

Отобранные для исследования микроорганизмы были поделены на две филогенетические группы: «SMA-27/VT^T/AL-21» и «M2/МК4^T/М.о.Н.^T» (рис. 1). В пределах каждой из них проводилось сравнение между штаммами, выделенными из вечной мерзлоты (SMA-27, VT^T, M2, МК4^T), и ближайшими неарктическими представителями (AL-21, М.о.Н.^T). Все отобранные геномы обладали завершённостью выше 90% и уровнем контаминации менее 5% по CheckM v.1.2.2.

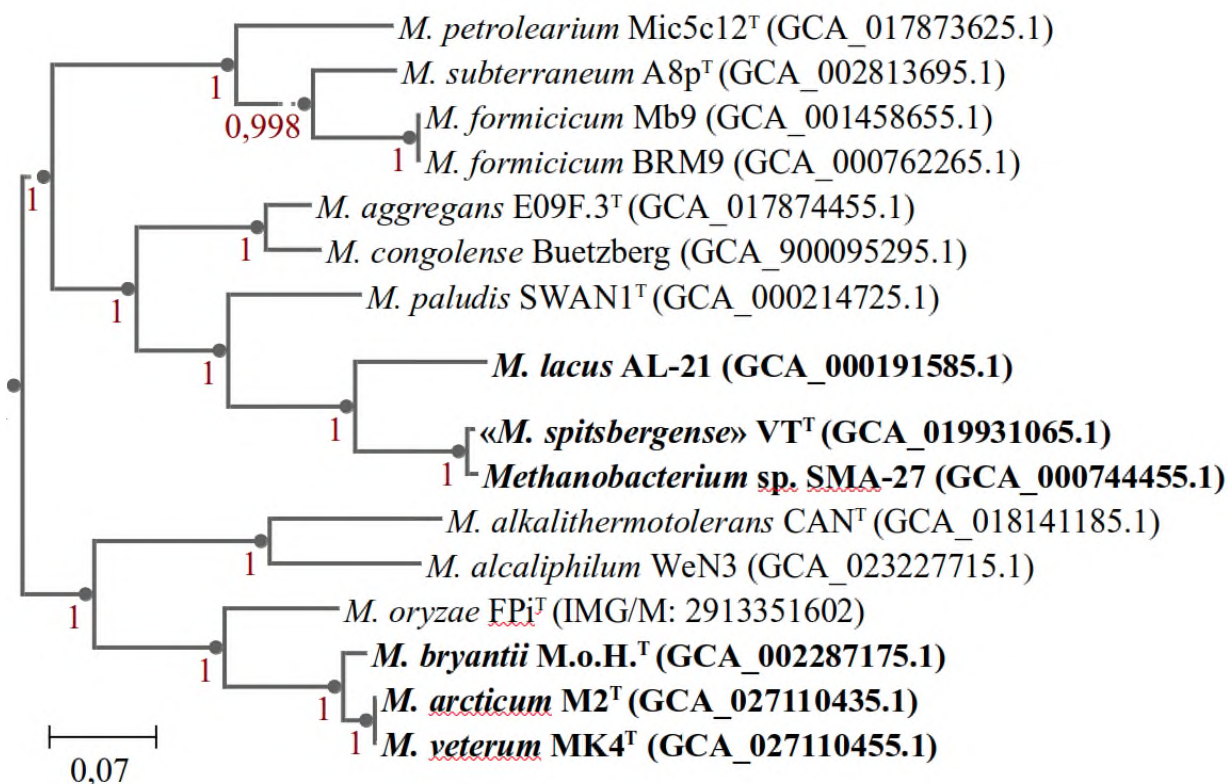


Рис. 1. Филогенетическое древо рода *Methanobacterium*, построенное на основе сравнения 49 групп генов «домашнего хозяйства». Исследуемые группы штаммов выделены жирным шрифтом.

В результате пангеномного анализа у арктических метаноархей обнаружено всего 8 белок-кодирующих последовательностей, не встречающихся у ближайших неарктических штаммов. Большинство обнаруженных белков встречаются у других представителей рода *Methanobacterium*, их функции описывались ранее у различных психрофильных микроорганизмов (табл. 1).

Среди общих генов арктических штаммов присутствовали ортологичные гены, заимствованные у микроорганизмов других таксономических групп. К таковым относятся гены флавин-редуктаз и изохаризматаз. Флавин-редуктазы (рис. 2), вероятно, заимствованы штаммами M2^T и МК4^T от *Bacil-*

lota, штаммами SMA-27 и VT^T – от *Pseudomonadota*. Вариант изохоризматаз, встречающийся у штаммов M2^T и МК4^T, ближе к распространённым у некоторых *Bacillota* (рис. 3).

Таблица 1. Локализация и функции общих генов арктических метаноархей

| Описание белка | Локализация белка (штамм) | Функции у психрофилов |
|---|---|---|
| Белок S-слоя | WP_048190481.1 (SMA-27); WP_223792344.1 (VT ^T); 97:24685-25311 (M2 ^T); 154:24685-25311 (МК4 ^T) | Выживание психрофилов при повышении температуры [13] |
| Маннозилтрансфераза <i>Pmt2</i> | WP_052374184.1 (SMA-27); WP_223790290.1 (VT ^T); 104:2060871-2062454 (M2 ^T); 154:1681028-1682611 (МК4 ^T) | |
| MFS-транспортер | WP_231551401.1 (SMA-27); WP_223792032.1 (VT ^T); 104:1525720-1526907 (M2 ^T); 154:2216575-2217762 (МК4 ^T) | Усиление мембранного транспорта [14] |
| Семейство флавин-редуктаз | WP_048192285.1 (SMA-27); WP_223791156.1 (VT ^T); 97:409335-409907 (M2 ^T); 154:409374-409946 (МК4 ^T) | Адаптация к недостатку железа [15] |
| Семейство нитроредуктаз | WP_048191174.1 (SMA-27); WP_223791664.1 (VT ^T); 104:593872-594381 (M2 ^T); 142:234516-235025 (МК4 ^T) | Утилизация токсичных нитропроизводных [16] |
| Каротиноид 1,2-гидратаза | WP_048190791.1 (SMA-27); WP_223792398.1 (VT ^T); 104:426757-428412 (M2 ^T); 142:67401-69056 (МК4 ^T) | Защита от осмотического и окислительного стрессов [17] |
| SAM-зависимая метилтрансфераза I класса | WP_048191797.1 (SMA-27); WP_223790568.1 (VT ^T); 104:961833-962555 (M2 ^T); 145:143265-143987 (МК4 ^T) | Точная функция неизвестна |
| Изохоризматазо-подобная гидролаза | WP_231551457.1 (SMA-27); WP_223790574.1 (VT ^T); 104:1585765-1586322 (M2 ^T); 154:2157160-2157717 (МК4 ^T) | Опосредованно участвует в транспорте ионов Fe ³⁺ , гидролизуя хоризмат - предшественник сидерофоров [18] |

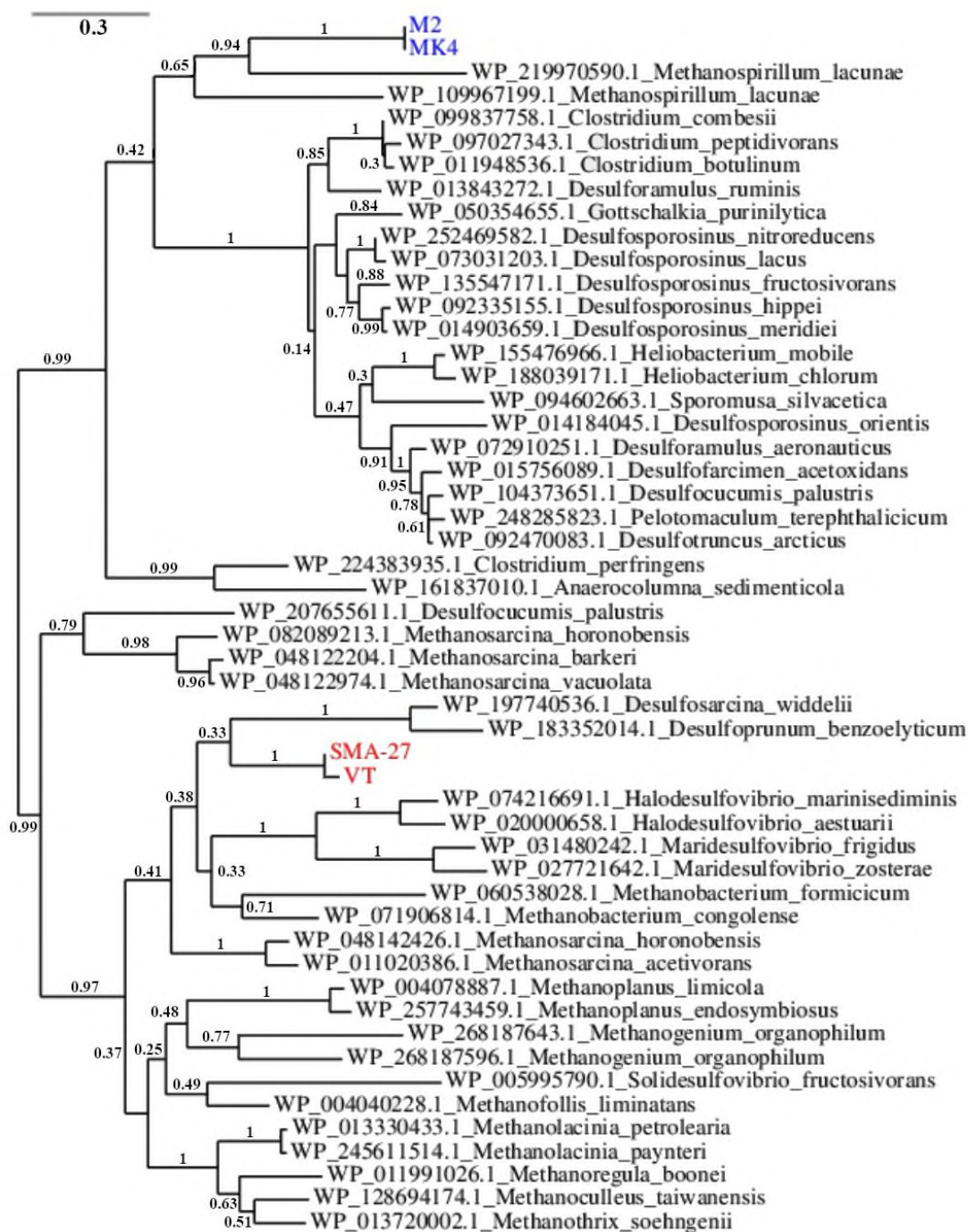


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное по аминокислотным последовательностям белка флавин-редуктазы («bootstrap» 100).

Показательно, что из обнаруженных уникальных ферментов арктических метаноархей только эти гены, так или иначе связанные с приспособлением к дефициту железа, получены от других таксономических групп. Можно предположить, что кодируемые этими генами белки достаточно значимы для выживания в условиях вечной мерзлоты, поэтому были заимствованы независимо друг от друга в двух группах штаммов.

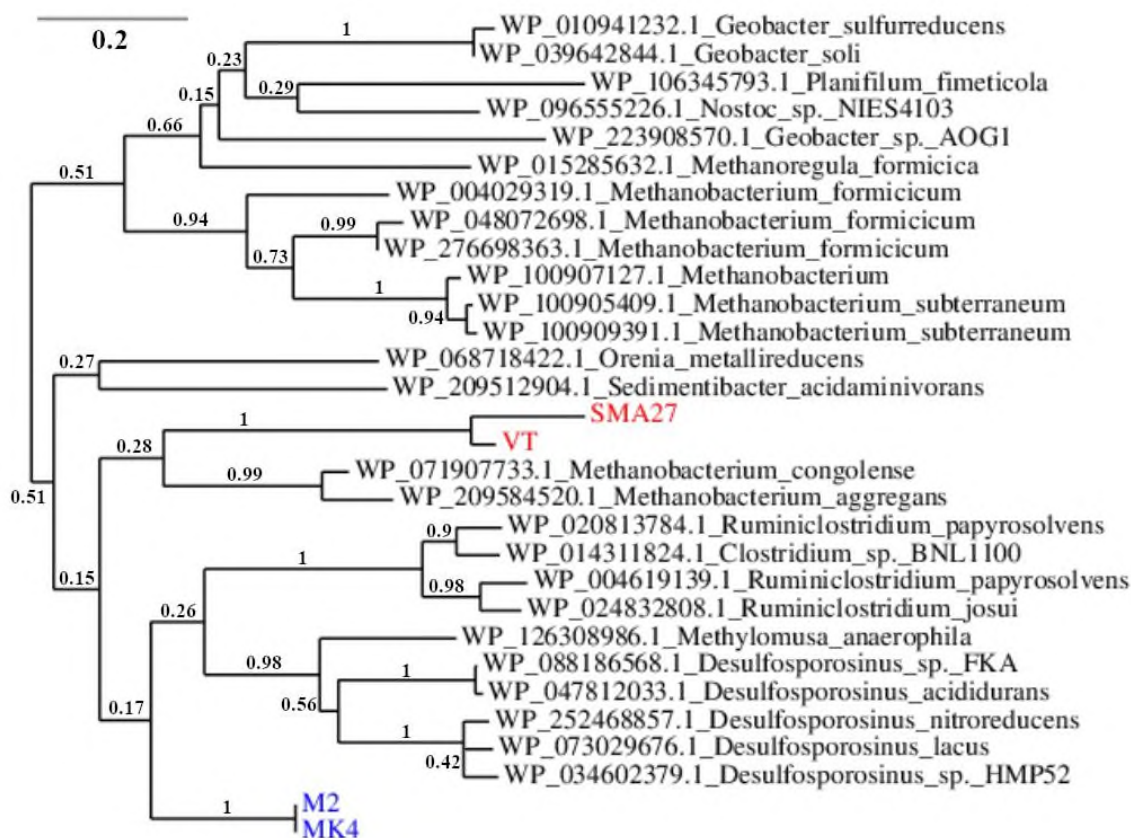


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное по аминокислотным последовательностям белка изохоризматазо-подобной гидролазы («bootstrap» 100).

Сравнение аннотаций по eggNOG показало, что у арктических метаноархей увеличилось количество флавин-редуктаз, липокалинов (связанных, в том числе, с транспортом железа) и мембранных транспортёров двухвалентных металлов (рис. 4).

| Семейства генов (eggNOG) | MK4/M.o.H. | M2/M.o.H. | SMA-27/AI-21 | VT/AI-21 |
|---|------------|-----------|--------------|----------|
| FMN reductase RutF, DIM6/NTAB family | | | | |
| Lipocalin-like domain | | | | |
| Divalent heavy-metal cations transporter | | | | |
| Rubredoxin | | | | |
| Binds and transfers iron-sulfur (Fe-S) clusters to target apoproteins | | | | |
| PFAM 4Fe-4S ferredoxin, iron-sulfur binding domain protein | | | | |

Разница в количестве генов

-4 -3 -2 -1 1 2

Рис. 4. Изменения количеств белков, связанных с обменом железа, у арктических метаноархей (по eggNOG).

Анализ белковых семейств по PFAMs подтверждает эти данные (рис. 5). Согласно обеим базам данных, уменьшилось количество белков с железосерными кластерами, ферредоксинов и рубредоксинов.

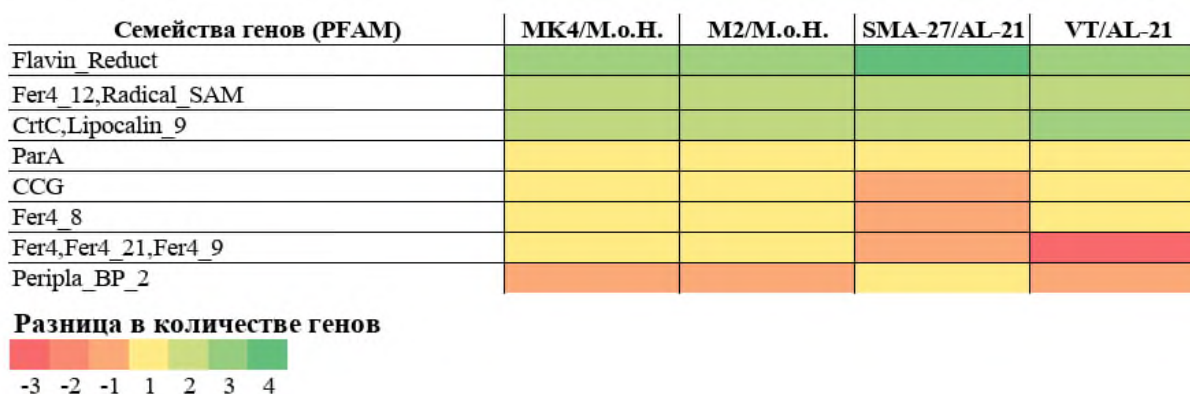


Рис. 5. Изменения количеств белков, связанных с обменом железа, у арктических метаноархей (по PFAM).

Таким образом, анализ аннотаций по двум базам данных показал, что у арктических штаммов рода *Methanobacterium* происходят заметные и синхронные изменения в наборе функциональных генов. Эти данные подтверждают гипотезу о том, что у указанных организмов в вечной мерзлоте действительно реализуются адаптации в отношении ассимиляции железа. Исходя из результатов предыдущего опыта, можно предположить, что эти адаптации связаны с компенсацией дефицита железа, а именно с утратой части железосодержащих белков или их заменой на флавин-содержащие, а также с увеличением количества переносчиков двухвалентных ионов.

Заключение

В этом исследовании нами путём использования биоинформатических методов анализа впервые были продемонстрированы геномные механизмы адаптации метаногенных архей рода *Methanobacterium* к условиям вечной мерзлоты в контексте обмена железа. Выявлены уникальные для арктических штаммов гены, отвечающие за компенсацию дефицита железа у психрофилов (флавин-редуктазы, изохоризматазы). При этом одновременно происходит увеличение числа генов переносчиков железа и уменьшение количества белков, содержащих железо (рубредоксины) и железо-серные кластеры (Fe-S белки, ферредоксины).

Полученные результаты позволяют нам предположить существование сложной взаимосвязи биогеохимических циклов железа и метана в арктических отложениях. С одной стороны, очевидны зависимость арктических штаммов *Methanobacterium* sp. от содержания Fe(II) и ассимиляционный характер этой зависимости. В то же время нельзя исключить возможный вклад водородиспользующих метаногенов в восстановление Fe(III), хотя фермента-

ТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ВНЕКЛЕТОЧНЫХ АКЦЕПТОРОВ ЭЛЕКТРОНОВ ЕЩЕ НЕ ИЗВЕСТНЫ И ТРЕБУЮТ ДАЛЬНЕЙШЕГО ИЗУЧЕНИЯ.

(Работа поддержана грантом РФФ № 22-24-00518)

ЛИТЕРАТУРА

1. Ривкина Е.М., Федоров-Давыдов Д.Г., Захарюк А.Г., Щербакова В.А., Вишнивецкая Т.А. Свободное железо и железовосстанавливающие микроорганизмы в почвах и многолетнемерзлых отложениях северо-востока Сибири. Почвоведение. 2020. 10: 1247-1261.
2. Shcherbakova V., Yoshimura Y., Ryzhmanova Y., Taguchi Y., Segawa T., Oshurkova V., Rivkina E. Archaeal communities of Arctic methane-containing permafrost. FEMS Microbiol Ecol. 2016. 92: 10: fiw135.
3. Mackelprang R., Burkert A., Haw M., Mahendrarajah T., Conaway C., Douglas T., Waldrop M. Microbial survival strategies in ancient permafrost: insights from metagenomics. The ISME Journal. 2017. 11; 10: 2305–2318.
4. Vishnivetskaya T.A., Buongiorno J., Bird J., Krivushin K., Spirina E., Oshurkova V., Shcherbakova V., Wilson G., Lloyd K., Rivkina E. Methanogens in the Antarctic Dry Valley permafrost. FEMS Microbiology Ecology. 2018. 94; 8.
5. Sivan O., Shusta S.S., Valentine D.L. Methanogens rapidly transition from methane production to iron reduction. Geobiology. 2016. 14: 190-203.
6. Riedinger N., Formolo M.J., Lyons T.W., Henkel S., Beck A., Kasten S. An inorganic geochemical argument for coupled anaerobic oxidation of methane and iron reduction in marine sediments. Geobiology. 2014. 12: 72–81.
7. Roden E.E. Fe(III) oxide reactivity toward biological versus chemical reduction. Environmental Science & Technology. 2003. 37: 1319–1324.
8. Liu D., Dong H., Bishop M.E., Wang H., Agrawal A., Tritschler S., Eberl D.D., Xie S. Reduction of structural Fe(III) in nontronite by methanogen *Methanosarcina barkeri*. Geochimica et Cosmochimica Acta. 2011. 75: 1057–1071.
9. Bond D.R., Lovley D.R. Reduction of Fe(III) oxide by methanogens in the presence and absence of extracellular quinones. Environmental Microbiology. 2002. 4; 2: 115-124.
10. Zhang J., Dong H., Liu D., Fischer T.B., Wang S., Huang L. Microbial reduction of Fe(III) in illite–smectite minerals by methanogen *Methanosarcina mazei*. Chemical Geology. 2012. 292–293: 35–44.
11. Zhang J., Dong H., Liu D., Agrawal A. Microbial reduction of Fe(III) in smectite minerals by thermophilic methanogen *Methanothermobacter thermautotrophicus*. Geochimica et Cosmochimica Acta. 2013. 106: 203–215.
12. Sivan O., Adler M., Pearson A., Gelman F., Bar-Or I., John S.G., Eckert W. Geochemical evidence for iron-mediated anaerobic oxidation of methane. Limnology and Oceanography. 2011. 56: 1536–1544.
13. Li L., Ren M., Xu Y., Jin C., Zhang W., Dong X. Enhanced glycosylation of an S-layer protein enables a psychrophilic methanogenic archaeon to adapt to elevated temperatures in abundant substrates. FEBS Letters. 2020. 594; 4: 665–677.
14. Lauro F.M., Allen M., Wilkins D., Williams T., Cavicchioli R. Psychrophiles: genetics, genomics, evolution. Extremophiles Handbook, edited by Horikoshi K. Tokyo: Springer Japan. 2011. p. 865–890.
15. Merchant S.S., Helmann J. D. Elemental economy. Microbial strategies for optimizing growth in the face of nutrient limitation. Advances in Microbial Physiology 2012. 60: 91–210.
16. Wang Y., Hou Y., Wang Q., Wang Y. The elucidation of the biodegradation of nitrobenzene and p-nitrophenol of nitroreductase from Antarctic psychrophile *Psychrobacter* sp. ANT206 under low temperature. Journal of Hazardous Materials. 2021. 413; 5: 125377.
17. Grivard A., Goubet I., Duarte Filho L., Thiéry V., Chevalier S., de Oliveira-Junior R.G., El Aouad N., Guedes da Silva Almeida J., Sitarek P., Quintans-Junior L.J., Grougnet R., Agogue

- H., Picot L. Archaea carotenoids: natural pigments with unexplored innovative potential. *Marine Drugs*. 2022. 20; 6: 524.
18. Bonnefoy V., Holmes D. S. Genomic insights into microbial iron oxidation and iron uptake strategies in extremely acidic environments. *Environmental Microbiology*. 2012. 14; 7: 1597–1611.

Поступила 30.06.2023 г.

(Контактная информация: **Щербакова Виктория Артуровна** – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института Биохимии и Физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрябина, ФИЦ «Пушкинский научный центр биологических исследований РАН»; адрес: 142290 г. Пушкино, Московская обл., пр. Науки, 5, тел. 8(4967) 73-05-00; E-mail: vshakola@gmail.com)

REFERENCES

1. Rivkina E.M., Fedorov-Davydov D.G., Zakharyuk A.G., Shcherbakova V.A., Vishnivetskaya T.A. Free iron and iron-reducing microorganisms in soils and permafrost deposits of north-eastern Siberia. *Soil science*. 2020. 10: 1247-1261.
2. Shcherbakova V., Yoshimura Y., Ryzhmanova Y., Taguchi Y., Segawa T., Oshurkova V., Rivkina E. Archaeal communities of Arctic methane-containing permafrost. *FEMS Microbiol Ecol*. 2016. 92; 10: fiw135.
3. Mackelprang R., Burkert A., Haw M., Mahendrarajah T., Conaway C., Douglas T., Waldrop M. Microbial survival strategies in ancient permafrost: insights from metagenomics. *The ISME Journal*. 2017. 11; 10: 2305–2318.
4. Vishnivetskaya T.A., Buongiorno J., Bird J., Krivushin K., Spirina E., Oshurkova V., Shcherbakova V., Wilson G., Lloyd K., Rivkina E. Methanogens in the Antarctic Dry Valley permafrost. *FEMS Microbiology Ecology*. 2018. 94: 8.
5. Sivan O., Shusta S.S., Valentine D.L. Methanogens rapidly transition from methane production to iron reduction. *Geobiology*. 2016. 14: 190-203.
6. Riedinger N., Formolo M.J., Lyons T.W., Henkel S., Beck A., Kasten S. An inorganic geochemical argument for coupled anaerobic oxidation of methane and iron reduction in marine sediments. *Geobiology*. 2014. 12: 72–81.
7. Roden E.E. Fe(III) oxide reactivity toward biological versus chemical reduction. *Environmental Science & Technology*. 2003. 37: 1319–1324.
8. Liu D., Dong H., Bishop M.E., Wang H., Agrawal A., Tritschler S., Eberl D.D., Xie S. Reduction of structural Fe(III) in nontronite by methanogen *Methanosarcina barkeri*. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2011. 75: 1057–1071.
9. Bond D.R., Lovley D.R. Reduction of Fe(III) oxide by methanogens in the presence and absence of extracellular quinones. *Environmental Microbiology*. 2002. 4; 2: 115-124.
10. Zhang J., Dong H., Liu D., Fischer T.B., Wang S., Huang L. Microbial reduction of Fe(III) in illite-smectite minerals by methanogen *Methanosarcina mazei*. *Chemical Geology*. 2012. 292–293: 35–44.
11. Zhang J., Dong H., Liu D., Agrawal A. Microbial reduction of Fe(III) in smectite minerals by thermophilic methanogen *Methanothermobacter thermautotrophicus*. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2013. 106: 203–215.
12. Sivan O., Adler M., Pearson A., Gelman F., Bar-Or I., John S.G., Eckert W. Geochemical evidence for iron-mediated anaerobic oxidation of methane. *Limnology and Oceanography*. 2011. 56: 1536–1544.
13. Li L., Ren M., Xu Y., Jin C., Zhang W., Dong X. Enhanced glycosylation of an S-layer protein enables a psychrophilic methanogenic archaeon to adapt to elevated temperatures in abundant substrates. *FEBS Letters*. 2020. 594; 4: 665–677.

14. Lauro F.M., Allen M., Wilkins D., Williams T., Cavicchioli R. Psychrophiles: genetics, genomics, evolution. *Extremophiles Handbook*, edited by. Horikoshi K. Tokyo: Springer Japan. 2011. p. 865–890.
15. Merchant S.S., Helmann J. D. Elemental economy. Microbial strategies for optimizing growth in the face of nutrient limitation. *Advances in Microbial Physiology* 2012. 60: 91–210.
16. Wang Y., Hou Y., Wang Q., Wang Y. The elucidation of the biodegradation of nitrobenzene and p-nitrophenol of nitroreductase from Antarctic psychrophile *Psychrobacter* sp. ANT206 under low temperature. *Journal of Hazardous Materials*. 2021. 413; 5: 125377.
17. Grivard A., Goubet I., Duarte Filho L., Thiéry V., Chevalier S., de Oliveira-Junior R.G., El Aouad N., Guedes da Silva Almeida J., Sitarek P., Quintans-Junior L.J., Grougnet R., Agogué H., Picot L. Archaea carotenoids: natural pigments with unexplored innovative potential. *Marine Drugs*. 2022. 20; 6: 524.
18. Bonnefoy V., Holmes D. S. Genomic insights into microbial iron oxidation and iron uptake strategies in extremely acidic environments. *Environmental Microbiology*. 2012. 14; 7: 1597–1611.

Образец ссылки на статью:

Трубицын В.Э., Захарюк А.Г., Щербакова В.А. Генетические адаптации метаногенных архей рода *Methanobacterium* к использованию соединений железа в условиях вечной мерзлоты. Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН. 2023. 2. 11 с. [Электр. ресурс] (URL: <http://elmag.uran.ru:9673/magazine/Numbers/2023-2/Articles/VET-2023-2.pdf>). DOI: 10.24411/2304-9081-2023-12010