

М.С. БАКУНИНА, А.Л. ПОНОМАРЕВА, С.С. ДУБОВЧУК,  
А.И. ЕСЬКОВА, Р.Б. ШАКИРОВ, А.И. ОБЖИРОВ

## Особенности психрофильных и термофильных метанотрофных микроорганизмов

*Обзор посвящен описанию структурно-функциональных и физиолого-биохимических особенностей метанотрофов, обитающих в экотопах с низкими и высокими температурами. Показано, что в холодных экосистемах обитают метанотрофы I типа, для которых характерны ассимиляция углерода по рибулозомонофосфатному пути, преобладание жирных кислот с 16 атомами углерода, мембранная форма метанмонооксигеназы (ММО). Среди термофилов доминируют метанотрофы II типа, которым свойственны наличие как растворимой, так и мембранной формы ММО, реализация, наряду с РМФ циклом, минорных серинового и РБФ путей Сi-ассимиляции.*

*Ключевые слова:* метанотрофные бактерии, метан, метанокисляющие археи.

**Features of psychrophilic and thermophilic methanotrophic microorganisms.** M.S. BAKUNINA<sup>1,2</sup>, A.L. PONOMAREVA<sup>1</sup>, S.S. DUBOVCHUK<sup>1,2</sup>, A.I. ESKOVA<sup>1,2</sup>, R.B. SHAKIROV<sup>1</sup>, A.I. OBZHIROV<sup>1</sup> (<sup>1</sup>V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS, Vladivostok, <sup>2</sup>Far Eastern Federal University, Vladivostok).

*This paper considers some structural-functional and physiological-biochemical features of methanotrophs living in ecotopes with low and high temperatures. It has been established that cold ecosystems are characterized by type I methanotrophs, with the assimilation of carbon along the ribulose monophosphate pathway, the predominance of fatty acids with 16 carbon atoms, and the presence of membrane methane monoxygenase (MMO). Representatives of both types are detected among thermophilic methanotrophs, but type II with the presence of soluble and membrane forms of MMO is dominant, where, along with the RMF cycle, minor serine and RBF C<sub>i</sub>-assimilation pathways are realized.*

*Key words:* methanotrophic bacteria, methane, methane-oxidizing archaea.

---

\*БАКУНИНА Мария Сергеевна – младший научный сотрудник (Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН, Владивосток), магистрант (Дальневосточный федеральный университет, Владивосток), ДУБОВЧУК Светлана Сергеевна – старший лаборант-исследователь (Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН, Владивосток), студент (Дальневосточный федеральный университет, Владивосток), ЕСЬКОВА Алёна Игоревна – научный сотрудник (Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН, Владивосток), аспирант (Дальневосточный федеральный университет, Владивосток), ПОНОМАРЕВА Анна Леонидовна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ШАКИРОВ Ренат Белалович – доктор геолого-минералогических наук, доцент, заведующий лабораторией, ОБЖИРОВ Анатолий Иванович – доктор геолого-минералогических наук, профессор, заведующий лабораторией (Тихоокеанский океанологический институт ДВО РАН им. В.И. Ильичёва ДВО РАН, Владивосток).

\*E-mail: bakunina.ms@poi.dvo.ru

Работа выполнена в рамках госбюджетных тем ТОИ ДВО РАН «Исследование состояния и изменений природной среды на основе комплексного анализа и моделирования гидрометеорологических, биогеохимических, геологических процессов и ресурсов Дальнего Востока» (рег. № FWMM-2019-0006) и «Комплексные исследования окружающей среды Южного океана» (рег. № FWMM-2019-0007).

## Введение

Метан – наиболее распространенный на Земле органический газ, который активно влияет на климат нашей планеты и играет большую роль в биогеохимическом цикле углерода. В настоящее время глобальный выход метана в атмосферу оценивается в 550–678 Тг в год [20, 27, 30]. Источники его поступления могут быть как природными (водно-болотные угодья, океаны, пресная вода, дикие животные), так и антропогенными (ископаемое топливо, сельское хозяйство, отходы, биомасса, биотопливо) [6, 25, 27]. Увеличение содержания этого газа в атмосфере на 1 % ежегодно привлекло внимание исследователей к факторам, регулирующим процессы его эмиссии [14]. Утилизация метана осуществляется метанотрофными микроорганизмами, широко распространенными в экологических нишах с различными, в том числе экстремальными, температурами [18].

Целью данной работы является обзор отечественной и иностранной литературы с целью выявления структурно-функциональных и физиолого-биохимических особенностей метанотрофных микроорганизмов, обитающих в экотопах с низкими и высокими температурами.

## Биологические свойства метанокисляющих микроорганизмов

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. В присутствии кислорода метан окисляется представителями *Alphaproteobacteria* и *Gammaaproteobacteria*, а также *Verrucomicrobia*. В последнее время метанотрофные гамма-протеобактерии все чаще выявляют в гипоксидных и даже анаэробных условиях, где они окисляют метан предположительно находясь в трофической взаимосвязи с окислительными фототрофами и/или метилотрофами либо самостоятельно, используя вместо кислорода альтернативные акцепторы электронов. Подробно изучены процессы сульфат- и нитратзависимого анаэробного окисления метана, осуществляемые археями кластеров ANME по механизму обратного метаногенеза [5].

Большинство из описанных метанотрофов являются мезофилами, растущими в диапазоне температур 20–35 °С и предпочитающими близкие к нейтральным значения рН, однако встречаются и термофильные (40 °С), и психрофильные (15 °С) виды, а также растущие в щелочных (рН 9) или кислых (рН 5) условиях [3].

За окисление  $\text{CH}_4$  отвечает фермент метанмонооксигеназа (ММО), обнаруживаемый только у представителей метанотрофных бактерий и существующий в двух формах – мембранной (мММО) с медью в активном центре и растворимой (рММО), содержащей два атома негемового железа; лишь у немногих метанотрофов имеются обе формы фермента [25].

## Филогения и систематика метанотрофов

Метанотрофные бактерии делятся на I и II типы на основании следующих признаков: расположение внутрицитоплазматических мембран, ориентированных перпендикулярно клеточной мембране (тип I) или параллельно внешней мембране (тип II); ассимиляция углерода по рибулозомунофосфатному (тип I) или сериновому (тип II) пути; способность к азотфиксации; формирование покоящихся форм; преобладание жирных кислот с 16 (тип I) или 18 (тип II) атомами углерода [25]. На сегодняшний день главной отличительной характеристикой считается основной путь ассимиляции углерода [21].

Метанотрофы I типа относятся к классу *Gammaaproteobacteria*, к семействам *Methylococcaceae*, *Methylothermaceae* и *Crenotrichaceae*, состоящему из единственного

вида *Crenothrix polyspora*, чистая культура которого до сих пор не получена [17]. «К настоящему времени описаны 18 родов аэробных метанотрофов данного класса: *Methylomonas*, *Methylobacter*, *Methylococcus*, *Methylocaldum*, *Methylogaea*, *Methylohalobius*, *Methylomarinum*, *Methylosarcina*, *Methylosoma*, *Methylosphaera*, *Methylovulum*, *Methylothermus*, *Methyloprofundus*, *Methyloglobulus*, *Methylomagnum*, *Methyloparacoccus*, *Methylomicrobium* и *Methylomarinovum*» [17]. Их часто разбивают на 2 подтипа: Ib (роды *Methylococcus*, *Methylocaldum*, *Methylogaea* и *Methylothermus*) и Ia (все остальные) [16, 22].

Метанотрофы II типа принадлежат к классу Alphaproteobacteria, представлены пятью родами в пределах семейств Methylocystaceae (роды *Methylocystis* и *Methylosinus*) и Beijerinckiaceae (роды *Methylocella*, *Methylocapsa* и *Methyloferula*) [3], подразделяются на IIa (Methylocystaceae) и IIb (Beijerinckiaceae) [15].

По существу, термины «тип I» и «тип II» часто понимаются как синонимы метанотрофов классов Gamma- и Alphaproteobacteria, но это недостаточно точно отражает разнообразие метанотрофных бактерий [24, 26]. Так, за рамки этой классификации выходят представители филума Verrucomicrobia (у большинства из них отсутствуют внутрицитоплазматические мембраны, единственное исключение – *Methylacidimicrobium fagopyrum*, и имеются специфические жирные кислоты i14:0, a15:0 [24, 30]).

Было обнаружено, что анаэробное окисление метана осуществляют археи из трех обособленных кластеров, относящихся к филуму Euryarchaeota: ANME-1, ANME-2 и ANME-3. Микроорганизмы кластера ANME-1 (подкластеры a и b) – обособленная ветвь внутри класса Methanomicrobia, которая имеет отдаленное родство с порядками Methanomicrobiales и Methanosarcinales. Микроорганизмы кластера ANME-2 (подкластеры a, b, c и d) близки к культивируемым представителям порядка Methanosarcinales, а ANME-3 – к *Methanococcoides* spp. [28]. В природе метанотрофные археи групп ANME-1 и ANME-2 осуществляют анаэробное окисление в консорциуме с сульфатредуцирующими бактериями, а конечным окислителем метана до CO<sub>2</sub> является сульфат-ион [22].

## **Экологические, морфологические и биохимические особенности метанотрофных микроорганизмов**

### ***Психрофильные сообщества***

Большая часть земной поверхности находится под влиянием низких температур [14]. Присутствие метанотрофных бактерий в различных холодных экосистемах впервые показал В.Ф. Гальченко. Процессы микробного образования и окисления метана были зарегистрированы в донных осадках и в водной толще постоянно покрытых льдом озер в оазисе Бангера в Восточной Антарктиде. Вырабатываемый бактериальный метан моментально окислялся метанотрофами и, таким образом, не накапливался подо льдом. Количество клеток метанотрофов, определенное иммунофлуоресцентным методом, составило 2,2–52,0 тыс. в 1 мл воды [2].

Под руководством академика Г.А. Заварзина из заболоченной почвы тундры был выделен первый психрофильный метанотроф *Methylobacter psychrophilus* (грамотрицательные кокки и диплококки), оптимальная температура его роста 5–10 °С, внутрицитоплазматическая мембрана (ВЦМ) I типа [11, 13].

И.Ю. Ошкин с соавторами (2014–2018 гг.) в холодных метановых утечках в Западной Сибири обнаружил гамма-протеобактериальные метанотрофы, большинство которых (от 95,8 до 99,3 %) принадлежало к I типу. Например, был выделен *Methylovulum psychrotolerans* Sph1<sup>T</sup> из семейства Methylococcaceae класса Gammaproteobacteria, который является облигатным аэробным метанотрофом, обладает только мембранной монооксигеназой и широко распространен в низкотемпературных средах. Клетки *M. psychrotolerans* Sph1<sup>T</sup> представляют собой грамотрицательные, неподвижные, инкапсулированные

крупные кокки, имеют хороший рост при низких температурах вплоть до 4 °С. Его основными жирными кислотами являются 16:1 $\omega$ 5с, 16:1 $\omega$ 6с, 16:1 $\omega$ 7с, 16:1 $\omega$ 8с, 16:0 и 14:0. У него имеется внутрицитоплазматическая мембранная система, типичная для метанотрофов I типа [25].

В 2017 г. И.Ю. Ошкин с соавторами выделил из антарктических озер 8 штаммов метанотрофных бактерий, описанных в качестве нового вида *Methylosphaera hansonii*. Клетки *M. hansonii* были представлены неподвижными крупными кокками, не образующими покоящихся форм и ассимилирующими углерод по рибулозимонофосфатному пути. Штаммы были способны к фиксации атмосферного N<sub>2</sub>. В составе жирных кислот преобладали 16:1 $\omega$ 8с, 16:1 $\omega$ 6с, 16:1 $\omega$ 7с и 16:0. Рост изолятов был возможен при 0 °С, оптимален при 10–13 °С, отсутствовал при температуре выше 21 °С, таким образом, их следует отнести к облигатным психрофилам [25].

В глубоко залегающих грунтовых водах Финно-Скандинавского шельфа найден новый метанотроф *Methylomonas scandinavica*, растущий в интервале температур от 5 до 30 °С с оптимумом при 15 °С. Он представлен одиночными или собирающимися в цепочки грамотрицательными палочками, относится к I типу метанотрофных бактерий [29].

При проведении ПЦР-анализа микробного населения тундровых почв на гены *pmoA* и *mmaX* было выявлено широкое разнообразие метанотрофных бактерий, обнаружены представители как I типа (*Methylomonas*, *Methylobacter*, *Methylococcus*), так и II типа (*Methylocystis*, *Methylosinus*) [14, 22, 25].

В 2013 г. С.Э. Белова с группой исследователей провела изучение речных холодных сипов (один из источников поступления метана в атмосферу) в пойме р. Мухринская Ханты-Мансийского АО. Было показано, что микробные сообщества, развивающиеся вокруг таких сипов, формируются в условиях высоких концентраций доступного метана, низких температур (3–5 °С) и околонейтральных величин рН. С помощью анализа гена *pmoA*, кодирующего мембранную метанмонооксигеназу, определено присутствие метанотрофов как I (преобладают), так и II типа. Выявлены организмы, близкие к *Methylobacter psychrophilus* и *M. tundripaludum*, обитателю застойных вод *Crenothrix polyspora* (I тип), а также ряд метанотрофов, принадлежащих к неизвестным таксонам. Найденный *Methylobacter* sp. CMS7 (клетки представлены крупными, 1–1,5 × 2–4 мкм, подвижными непигментированными палочками) активно рос в диапазоне температур 4–10 °С. *Methylocystis* sp. SB12 (неподвижные короткие изогнутые палочки, формирующие мелкие розово-пигментированные колонии) – при 20 °С, что свойственно и другим представителям этого рода. Полученные результаты подтверждают ведущую роль в снижении выхода метана из холодных речных сипов представителей метанотрофов I типа, которые способны активно развиваться при низких температурах [1, 18].

При температурах ниже +10 °С психрофильные организмы растут со значительно большими скоростями, чем мезофилы, а облигатные психрофилы размножаются намного быстрее, чем факультативные [7]. Психрофильные микроорганизмы адаптированы к низкой температуре благодаря высокому содержанию в липидах мембран полиненасыщенных жирных кислот, обеспечивающих в этих условиях достаточную текучесть и транспортную активность мембран, а также синтезу криопротекторов (например, глицерола). Вещества, препятствующие образованию кристаллов льда, способствуют микроорганизмам переживать замораживание. Исследования микробных сообществ Байкала показали, что при воздействии замораживания/оттаивания активность и выживаемость микроорганизмов сохраняются [10]. И.Ю. Ошкин высказал предположение, что образование цист, экзоспор или дополнительных гликопротеиновых поверхностных слоев (S-слоев) многими метанотрофами способствует их выживаемости, и даже после долгого пребывания в вечной мерзлоте они способны окислять и ассимилировать метан [25].

## Термофильные сообщества

На нашей планете нередки места с постоянно высокой температурой (действующие вулканы, геотермальные источники, промышленные стоки и отходы сельского хозяйства), в них обитают сообщества термофильных микроорганизмов [8].

Широкое распространение и активность аэробного сообщества в прибрежных гидротермах оз. Байкал обнаружила Т.С. Зеленкина с соавторами в 2009 г. В ее работе исследовались термальные источники Змеиный, Сухая и Горячинск, расположенные на восточном побережье Байкала. Температура воды на изливах гидротерм в первых двух составляла 45 °С, в третьем – 51 °С. Наиболее высокая численность метанотрофов выявлена в грунтах из гидротермы Сухая. Анализ фрагмента *pmoA* показал преобладание метанотрофов II типа, а именно представителей родов *Methylocystis* и *Methylosinus*. Только в одной накопительной культуре был обнаружен метанотроф I типа. Клетки метанотрофов из всех образцов были пигментированы (желтая и розовая окраска), преобладающим морфотипом были вибрионы. Доминирование представителей II типа ранее также отмечалось в грунтах других гидротерм Бурятии и донных осадках глубоководных районов оз. Байкал [4].

Наиболее подробное изучение термофильных и термотолерантных метанотрофов принадлежит ученым из Института биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрябина РАН (г. Пущино) [8, 9, 12, 14, 19].

В настоящее время установлены таксоны термотолерантных и умеренно термофильных метанотрофов из 3 родов: *Methylococcus*, *Methylocaldum* и *Methylothermus*, относящихся к подклассу *Proteobacteria* [8].

Характеристиками термотолерантного *Methylococcus capsulatus* являются наличие как растворимой, так и мембранной форм ММО, ВЦМ I морфотипа, способность к росту при температуре от 30 до 50 °С (оптимально при 42 °С), наличие капсулы и S-слоев на внешней поверхности клеточной стенки. Данный вид, помимо доминирующего рибулозомонофосфатного (РМФ) цикла, реализует минорные сериновый и рибулозобисфосфатный (РБФ) пути С<sub>1</sub>-ассимиляции. Эти свойства, как и высокое содержание Г + Ц в ДНК (60–62 мол.%), более характерное для метанотрофов II типа, послужили основанием выделить *M. capsulatus* в самостоятельный тип «X» метанотрофных бактерий [12].

Род *Methylocaldum* широко распространен в природе – не только в горячих источниках, но и в иле, пахотных землях, силосе и навозе, включает в себя метанотрофов как термотолерантных (*M. gracile* и *M. tepidum*), так и умеренно термофильных (*M. szegediense*). У представителей рода нет рММО, проявляется клеточный полиморфизм (кроме мелких кокковидных клеток, обнаружены очень крупные кокки и палочки). Причиной полиморфизма могут быть нарушения клеточного деления при стрессовых воздействиях, например при скачках температуры [14].

Для бактерий рода *Methylocaldum*, подобно *Methylococcus capsulatus*, свойственно одновременное функционирование трех путей ассимиляции углерода: РМФ цикла, серинового пути и цикла Кальвина. Уровень специфических для каждого пути ферментов возрастает при повышении температуры [12].

У представителей рода *Methylocaldum* при понижении температуры культивирования происходит снижение активности аминотрансферазы и, в свою очередь, накопление интермедиатов неполной деградации тирозина с их последующей спонтанной окислительной полимеризацией, приводящей к синтезу меланина. Вероятно, меланин у *M. szegediense* выполняет защитную функцию, предохраняя клетки от окислительного стресса, связанного с нестабильностью функционирования комплекса рММО при изменениях температуры [8].

Обнаружено, что термоадаптация *M. szegediense* происходит посредством синтеза и накопления в клетках сахарозы, стабилизирующей белки при повышении температуры. Только термофильные метанотрофы способны синтезировать данный углевод [9].

Виды рода *Methylothermus* обнаруживают в горячих источниках. В частности, *M. thermalis* обладает I типом ВЦМ, реализует только РМФ цикл и не имеет ферментов

серинового и РБФ путей, у него одинаковое содержание  $C_{16}$  и  $C_{18}$  жирных кислот, не отмечен полиморфизм, на поверхности клеток присутствуют S-слои [14].

При повышении температуры культивирования в мембранах микроорганизмов увеличивается содержание насыщенных и метилированных жирных кислот, которые участвуют в стабилизации структуры клеточной мембраны, снижая ее текучесть при высоких температурах [12].

Белки термофильных микроорганизмов характеризуются высокой компактностью, по своему аминокислотному составу принципиально не отличаются от белков «обычных» бактерий. Однако в белках термофилов, в отличие от аналогичных белков мезофилов, увеличенное число аминокислот, способных к образованию дополнительных водородных связей [12].

Высокие температуры влияют на структурную стабильность нуклеиновых кислот, например на сверхспирализацию ДНК, под воздействием температуры даже может разрываться фосфодиэфирная связь между нуклеотидами. Поэтому у (гипер)термофилов существуют механизмы защиты ДНК и РНК от высоких температур, например увеличение содержания Г + Ц, приводящее к росту температуры плавления ДНК. А.Ю. Меркель с соавторами сопоставил Г + Ц состав гена 16S рРНК и оптимальную температуру роста типовых штаммов архей. Показано, что повышенное содержание Г + Ц (>60 мол.%) коррелирует со способностью этих архей к росту при высоких температурах (>50 °С). Из семи проанализированных групп метанотрофных архей (ANME-1a, ANME-1b, ANME-1AT, ANME-1GBa, ANME-2ab, ANME-2c и ANME-3) только одна – ANME-1GBa имела Г + Ц, равный  $63,34 \pm 0,58$  мол.%, что позволяет прогнозировать у других видов этой группы адаптацию к росту при высоких температурах. Ни у одного из представителей остальных шести групп значения содержания Г + Ц пар не превышали 59 мол.% [23].

Метанотрофные археи кластера ANME-1 являются доминирующими представителями в диффузных гидротермальных системах Тихого океана, а флотипы группы ANME-1GBa, наиболее обособленной внутри кластера ANME-1, обнаруживаются в гидротермальных осадках бассейна Гуаймас [11].

Получены экспериментальные данные о существенных различиях в механизмах термоадаптации термофильного и термотолерантного метанотрофов. Для термотолерантного *Methylococcus capsulatus*, в противоположность термофильному *Methylocaldum szegediense* O-12, не свойственны клеточный полиморфизм, способность образовывать меланин и синтезировать сахарозу при повышенной температуре. *M. capsulatus* формирует регулярные поверхностные структуры (S-слои), подобно *Methylothermus thermalis*, клетки которого также не проявляют полиморфизма. Не исключено, что продуцируемый *M. szegediense* O-12 меланин препятствует расхождению клеток при делении и это приводит к изменению их морфологии [8, 9].

У *M. szegediense* O-12 и *M. capsulatus* выявлена многоуровневая система защиты клеток от активных форм кислорода, интенсивно образующихся при повышении температуры культивирования. Утилизация активных форм кислорода включает индукцию цитохром с пероксидазы и супероксиддисмутазы, накопление в клетках глутатиона и перестройку метаболических путей, что, очевидно, способствует широкому распространению метанотрофов в термальных экологических нишах и их выживанию при колебании температуры [9].

## Заключение

Анализируя данные изложенных исследований, можно сделать вывод, что температурно-экстремальные экосистемы достаточно широко распространены, обитающие там метанотрофы способны адаптироваться к соответствующим условиям благодаря своим структурно-функциональным и физиолого-биохимическим особенностям (наличие S-слоев на поверхности клеток, своеобразный фосфолипидный и жирнокислотный состав,

повышенное содержание Г + Ц). К механизмам, позволяющим метанотрофам адаптироваться к скачкам температуры, следует отнести способность к изменению морфологии, метаболизма, фосфолипидного и жирнокислотного состава клеток.

В большинстве своем психрофильные метанотрофы являются представителями I типа (ассимиляция углерода по рибулозомонофосфатному пути, преобладание жирных кислот с 16 атомами углерода, мембранная метанмонооксигеназа). Среди термофильных метанотрофов обнаруживаются представители I и II типов при доминировании последнего (растворимая и мембранная формы метанмонооксигеназы, наряду с основным РМФ циклом реализуется минорные сериновый и РБФ пути C<sub>1</sub>-ассимиляции). Но, например, *Methylothermus thermalis*, в отличие от других термофильных метанотрофов, реализует только РМФ цикл и не имеет ферментов серинового и РБФ путей, ему свойственны одинаковое содержание C<sub>16</sub> и C<sub>18</sub> жирных кислот, присутствие на поверхности клеток S-слоев. Стоит добавить, что механизмы термоадаптации термофильных и термотолерантных метанотрофов существенно различаются. Только у термофильных метанотрофов экстремальных экосистем отмечен синтез сахарозы, стабилизирующей белки при повышении температуры.

В настоящее время лаборатория комплексных исследований окружающей среды и минеральных ресурсов ТОИ ДВО РАН им. В.И. Ильичёва начала активные исследования в морях северо-западной части Тихого океана и восточной Арктики по изучению эколого-трофических групп микроорганизмов, в том числе метанотрофных бактерий. В Японском море метанотрофные бактерии в большом количестве были зафиксированы на станциях с газогидратами и высоким содержанием метана в донных осадках. Будут проведены работы по анализу и исследованию физиолого-биохимических свойств этих микроорганизмов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Белова С.Э., Ошкин И.Ю., Глаголев М.В. и др. Метанотрофные бактерии грязевых микровулканов в поймах северных рек // Микробиология. 2013. Т. 82, № 6. С. 732–740.
2. Гальченко В.Ф. Сульфатредукция, метанобразование и метанокисление в различных водоемах оазиса Бангер Хиллс, Антарктида // Микробиология. 1994. Т. 63, № 4. С. 683–698.
3. Данилова О.В. Новые метанотрофы и филогенетически родственные им бактерии болотных экосистем: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2014. 24 с.
4. Зеленкина Т.С., Ешнинаев Б.Ц., Дагурова О.П. и др. Аэробные метанотрофы прибрежных гидротерм озера Байкал // Микробиология. 2009. Т. 78, № 4. С. 545–551.
5. Каллистова А.Ю., Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Пименов Н.В. Образование и окисление метана прокариотами // Микробиология. 2017. Т. 86, № 6. С. 661–683.
6. Киселев А.А., Кароль И.Л. Еще раз про метан // Природа. 2015. № 11. С. 9–17.
7. Лях С.П. Адаптация микроорганизмов к низким температурам. М.: Наука, 1976. 158 с.
8. Медведкова К.А., Хмеленина В.Н., Сузина Н.Е., Троценко Ю.А. Антиоксидантные системы умеренно термофильных метанотрофов *Methylocaldum szegediense* и *Methylococcus capsulatus* // Микробиология. 2009. Т. 78, № 6. С. 723–730.
9. Медведкова К.А., Хмеленина В.Н., Троценко Ю.А. Сахароза как фактор термоадаптации термофильного метанотрофа *Methylocaldum szegediense* O-12 // Микробиология. 2007. Т. 76, № 4. С. 567–569.
10. Овсянкина С.В. Эколого-биологические характеристики бактерий низкотемпературных пещер Сибири, Дальнего Востока и Западного Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2013. 19 с.
11. Омельченко М.В., Васильева Л.В., Хмелев В.Н., Троцевко Ю.А. Пути первичного и промежуточного метаболизма у психрофильного метанотрофа // Микробиология. 1993. Т. 62, № 5. С. 849–854.
12. Троценко Ю.А., Медведкова К.А., Хмеленина В.Н., Ешнинаев Б.Ц. Термофильные и термотолерантные аэробные метанотрофы // Микробиология. 2009. Т. 78, № 4. С. 435–450.
13. 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.
14. Хмеленина В.Н. Аэробные метанотрофные бактерии экстремальных экосистем: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пушино, 2006. 44 с.
15. Dumont M.G., Lüke C., Deng Y., Frenzel P. Classification of pmoA amplicon pyrosequences using BLAST and the lowest common ancestor method in MEGAN // Front. Microbiol. 2014. V. 5, iss. 34. DOI: 10.3389/fmicb.2014.00034.
16. Dumont M.G., Pommerenke B., Casper P., Conrad R. DNA-, rRNA- and mRNA based stable isotope probing of aerobic methanotrophs in lake sediment // Environ. Microbiol. 2011. Vol. 13. P. 1153–1167.

17. Hirayama Hisako, Fuse Hiroyuki, Abe Mariko, et al. *Methylomarinum vadi* gen. nov., sp. nov., a methanotroph isolated from two distinct marine environments // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2013. Vol. 63, pt. 3. P. 1073–1082.
18. Kalyuzhnaya M.G., Khmelenina V.N., Starostina N.G., Baranova S.V., Suzina N.E., Trotsenko Yu.A. A new moderately halophilic methanotroph of the genus *Methylobacter* // Microbiology (Mikrobiologiya). 1998. Vol. 67 (4). P. 438–444.
19. Khmelenina V.N., Kalyuzhnaya M.G., Sakharovsky V.G., Suzina N.E., Trotsenko Yu.A., Gottschalk G. Osmo-adaptation in halophilic and alkaliphilic methanotrophs // Arch. Microbiol. 1999. Vol. 172 (5). P. 321–329.
20. Kirschke S., Bousquet P., Ciais P. et al. Three decades of global methane sources and sinks // Nat. Geosci. 2013. Vol. 6. P. 813–823.
21. Knief C., Kolb S., Bodelier P.L.E., Lipski A., Dunfield P.F. The active methanotrophic community in hydro-morphic soils changes in response to changing methane concentration // Environ. Microbiol. 2006. Vol. 8. P. 321–333.
22. Krause S., van Bodegom P.M., Cornwell W.K., Bodelier P.L.E. Weak phylogenetic signal in physiological traits of methane-oxidizing bacteria // J. Evol. Biol. 2014. Vol. 27. P. 1240–1247.
23. Merkel A.Y., Huber J.A., Chernyh N.A., Bonch-Osmolovskaya E.A., Lebedinsky A.V. Detection of putatively thermophilic anaerobic methanotrophs in diffuse hydrothermal vent fluids // Appl. Environ. Microbiol. 2013. Vol. 79 (3). P. 915–923.
24. Op den Camp H.J.M., Islam T., Stott M.B., et al. Environmental, genomic, and taxonomic perspectives on methanotrophic *Verrucomicrobia* // Environ. Microbiol. Rep. 2009. Vol. 1 (5). P. 293–306.
25. Oshkin I.Y., Miroshnikov K.K., Belova S.E. et al. Draft genome sequence of *Methylovulum psychrotolerans* Sph1<sup>T</sup>, an obligate methanotroph from low-temperature environments // Microbiol. Resour. Announc. 2018. Vol. 6 (11). DOI: 10.1128/genomeA.01488-17.
26. Semrau J.D., DiSpirito A.A., Yoon S. Methanotrophs and copper // FEMS Microbiol. Rev. 2010. Vol. 34. P. 496–531.
27. Taija Saarela. Methane oxidation in a stratified boreal Lake Kuivajärvi: MSc Thesis / University of Eastern Finland. 2017. 65 p. – <http://urn.fi/urn:nbn:fi:uef-20170500> (дата обращения: 23.07.2020).
28. Timmers P.H.A., Welte C.U., Koehorst J.J. et al. Reverse methanogenesis and respiration in methanotrophic Archaea // Archaea. 2017. Vol. 2017. Article ID 1654237. 22 p. – <https://doi.org/10.1155/2017/1654237> (дата обращения: 23.07.2020); <https://doi.org/10.1155/2017/1654237>
29. Trotsenko Yu.A., Khmelenina V.N. Aerobic methanotrophic bacteria of cold ecosystems // FEMS Microbiol. Ecol. 2005. Vol. 53, iss. 1. P. 15–26.
30. Van Teeseling M.C.F., Pol A., Harhangi H.R., Van Der Zwart S., Jetten M.S.M., Op den Camp H.J.M., Van Niftrik L. Expanding the verrucomicrobial methanotrophic world: description of three novel species of *Methylacidimicrobium* gen. nov. // Appl. Environ. Microbiol. 2014. Vol. 80. P. 6782–6791.