


---

# THEORETICAL ISSUES OF ECOLOGY

---

---



V. M. Pomohaibo  Cand. Sci. (Biol.), Ass. Prof.  
L. D. Orlova Dr. Sci. (Biol.), Professor  
N. A. Vlasenko Cand. Sci. (Biol.)

UDK 574+577.2.04

---

*Poltava National Pedagogical V. G. Korolenko University,  
Ostrogradskiy str., 2, Poltava, Ukraine, 36009*

---

## ENVIRONMENTAL DNA: ECOLOGICAL AND GENETIC ASPECTS


**Abstract.** Attention to environmental DNA (eDNA) was motivated by problem of undesirable gene transfer possibility from genetically modified plants to wild bacteria and other organisms. First studies have already examined persistence of DNA from these plants in soil, and also in the samples of nearby groundwater and river for a few kilometers from the place of cultivating. In soil it persists long time enough – from a few days to a few years, and in water – from a few hours to a few days.

eDNA excreted from different sources – frozen ice cores, sediments of lakes, soil, caves, water of lakes, rivers and oceans, contains genetic information about biodiversity of present and ancient organisms. Researches revealed an important fact: data of eDNA and other sources, for example pollen, microfossils, living animals and plants, complement each other, showing more reliable information about the variety of species, than used separately. Therefore the analysis eDNA needs to be not of considered alternative method of ecological researches, but an additional to traditional methods

In the process of study of eDNA it is necessary to take into account five aspects at least: its origin, physical state, conversion, transport and technical challenges. The origin of eDNA remains studied not enough. From a few publications it is known that eDNA comes in different composition excretions, leaves, hair, peeling etc., or as a result of released plasmids and chromosomal DNA from living prokaryotes. There are also possible secondary sources of eDNA – dead bodies and excretions of predators, scavengers, detritivores and coprovores. On the amount of the genetic material, released by organisms in an environment, various ontogenetic, trophic and other factors can have considerably influence. eDNA can be presented in both intracellular and extracellular forms. Over time intracellular eDNA releases outside by influence of different ecological factors – activity of microorganisms, presence of extracellular enzymes, mechanical destruction etc. In further extracellular eDNA can break in corpuscles of different sizes – mainly within the limits of 1–10  $\mu\text{m}$ . It can be free, adsorbed by other substances or dissolved.

At certain conditions the period of eDNA persistence can be very great – from a few hours (in water) to hundred thousands of years (in frozen ice cores). Ancient eDNA is very fragmented and chemically changed by various physical, chemical and biological factors of environment. Substantive eDNA amount is taken up by bacteria and protozoa. Here it quickly metabolizes, but some its fragments can be integrated in a local genome. eDNA is able to be transported to great distance (from a few meters to 10 kilometers) that can appreciably influence on the results of its research. Also the laboratory experiment has certain problems – design (equipment, sequence of operations and

---

 Tel.: +38050-833-81-33. E-mail: [vmpom@yandex.ua](mailto:vmpom@yandex.ua)

DOI: 10.15421/031602

condition of its realization), realization of experiment, authenticity of it will depend on quality of equipment and reagents, competence and honesty of scientific personnel etc.), ability of skilled researcher to give interpretation of results

Data that given in our review testifies that the active study of eDNA only began, and further intensive efforts of environmentalists and geneticists are needed in direction of its research. The results of such researches will allow to create the effective methods of scientifically reasonable recreating nature application.

**Keywords:** *environmental DNA (eDNA), persistence of eDNA, ancient and present biodiversity.*

УДК 574+577.2.04

**В. М. Помогайбо**  
**Л. Д. Орлова**  
**Н. А. Власенко**

канд. биол. наук, доц.  
д-р биол. наук, проф.  
канд. биол. наук

*Полтавський національний педагогічний університет ім. В. Г. Короленко,  
ул. Остроградського, 2, г. Полтава, Україна, 36009,  
тел.: +38050-833-81-33, e-mail: vtprom@yandex.ua*

### **ДНК ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ**

**Аннотация.** Осуществлен обзор научных публикаций, посвященных исследованию ДНК окружающей среды (ДНКос). Подана характеристика ДНКос по происхождению, физическому состоянию, превращениям под действием факторов окружающей среды, перемещениям в окружающей среде. Констатировано, что ДНКос может быть источником дополнительной информации о биологическом разнообразии современной и древней природы. Отмечена необходимость дальнейших исследований ДНКос, результаты которых позволят разработать эффективные способы научно обоснованного воспроизводящего природопользования.

**Ключевые слова:** *ДНК окружающей среды (ДНКос), устойчивость ДНКос к факторам окружающей среды, древнее и современное разнообразие живой природы.*

УДК 574+577.2.04

**В. М. Помогайбо**  
**Л. Д. Орлова**  
**Н. О. Власенко**

канд. біол. наук, доц.  
д-р біол. наук, проф.  
канд. біол. наук

*Полтавський національний педагогічний університет ім. В. Г. Короленка,  
вул. Остроградського, 2, м. Полтава, Україна, 36009,  
тел.: +38050-833-81-33, e-mail: vtprom@yandex.ua*

### **ДНК ОТОЧУЮЩОГО СЕРЕДОВИЩА: ЕКОЛОГІЧНИЙ ТА ГЕНЕТИЧНИЙ АСПЕКТИ**

**Анотація.** Здійснено огляд наукових публікацій, присвячених дослідженню ДНК оточуючого середовища (ДНКос). Подано характеристику ДНКос за походженням, фізичним станом, перетвореннями під дією чинників оточуючого середовища, переміщеннями в довкіллі. Констатовано, що ДНКос може бути джерелом додаткової інформації про біологічне різноманіття сучасного і давнього довкілля. Наголошено про необхідність подальших досліджень ДНКос, результати яких дозволять розробити ефективні способи науково обґрунтованого відтворюючого природокористування.

**Ключові слова:** *ДНК оточуючого середовища (ДНКос), стійкість ДНКос до чинників довкілля, давнє та сучасне біорізноманіття.*

## **ВСТУП**

ДНК оточуючого середовища (ДНКос) – це ДНК, яка може бути виділена із ґрунту, води, осадів, льоду чи повітря без попереднього видалення будь-яких живих організмів. Вона містить складну суміш клітинної (геномної) та позаклітинної

(деградованої в результаті загибелі клітин та наступного руйнування) ДНК різних організмів (Taberlet et al., 2012). Приналежність ДНКос до того чи іншого виду організмів визначається за допомогою так званого штрих-кодування ДНК (*англ.* DNA barcoding), за якого використовують короткі ДНК-маркери (Err et al., 2012). Таким штрих-кодом може бути специфічна некодуюча ділянка певного гена довжиною близько 600 пар нуклеотидів. При цьому найчастіше використовують такі мітохондріальні гени як ген цитохромоксидази чи ген рибосомної РНК або хромосомний ген рибосомної РНК.

Термін «ДНК оточуючого середовища» (*англ.* environmental DNA – eDNA) був уперше використаний у 1987 р. американськими мікробіологами (Ogram et al., 1987), але широкого вжитку він набув лише в нинішньому столітті спочатку серед мікробіологів, а пізніше й серед широкого загалу біологів, які досліджують проблеми екології, еволюції, систематики тощо.

Увага до ДНКос була інспірована можливістю перенесення небажаних генів від трансгенних культивованих рослин до бактерій та інших організмів дикої природи. Уже перші дослідження у цьому напрямку підтвердили стійкість ДНК цих рослин у ґрунті (Widmer et al., 1996; Gebhard and Smalla, 1999; Hay et al., 2002), а також у пробах ґрунтової та річкової води поблизу та за кілька кілометрів від місця вирощування (Matsui et al., 2001; Zhu, 2006; Douville et al., 2007). За результатами цих досліджень ДНК від ГМО-організмів у ґрунті зберігається досить довгий час – від кількох днів до кількох років, а у воді – від кількох годин до кількох днів.

Значна частина генетичних свідчень про давні організми досягає наших часів у вигляді залишків позаклітинної ДНК у ґрунтових відкладеннях, водних осадах та льодовиках. Перше наукове повідомлення про сліди давно зниклих організмів з'явилося у 2003 (Willerslev et al., 2003). У відкладеннях печер Нової Зеландії дослідники ідентифікували ДНК 29-ти таксонів давніх рослин та двох видів птаха моа, а у вічній мерзлоті Сибіру – ДНК мамонта, бізона, дикого коня та 19-ти таксонів рослин. У тому ж році група інших дослідників повідомила про виявлення в сухій печері південно-західних США ДНК вимерлого гігантського лінивця, кондора та інших тварин плейстоцену (Hofreiter et al., 2003). З того часу здійснено численні дослідження минулого та сучасного біорізноманіття на основі ДНК евкаріотів, виділеної з різних джерел, включаючи материковий базальний лід, осади озер, материковий ґрунт, відкладення печер, воду озер, річок (Thomsen and Willerslev, 2015). Дослідження виявили важливий факт, що дані ДНКос та інших джерел, наприклад пилку, скам'янілих решток організмів, живих тварин та рослин доповнюють один одного, показуючи достовірнішу картину різноманітності видів, ніж використовувані окремо (Jørgensen et al., 2011; Andersen et al., 2012; Yoccoz et al., 2012; Parducci et al., 2013; Pedersen et al., 2013; Pawłowska et al., 2014). Таким чином, ДНКос потрібно розглядати не як альтернативний метод екологічних досліджень, а як доповнювальний до традиційних.

У процесі вивчення ДНКос необхідно враховувати принаймні п'ять аспектів – її походження, фізичний стан, перетворення, переміщення та технічні проблеми (*рисунок*).

### **Походження ДНКос**

Походження ДНКос залишаються вивченим недостатньо. Із кількох публікацій відомо, що вона надходить у складі фекалій (Höss et al., 1992; Poinar, 1998; Martellini et al., 2005; Andersen et al., 2011; Thomsen et al., 2011), сечі (Valiere and Taberlet, 2000), слини (Nichols et al., 2012), слизу (Ficetola et al., 2008; Jerde et al., 2011), злущень шкіри (Bunce et al., 2005), пір'я (Taberlet and Bouvet, 1991), листя (Trevors, 1996; Poté et al., 2009) тощо, або внаслідок виділення плазмід чи хромосомної ДНК живими прокаріотами (Meier et al., 2003). Це група первинних джерел ДНКос. Однак можливі ще вторинні джерела – мертві тіла та виділення хижаків, сапротрофів, детритофагів та копрофагів (*рисунок*).

На кількість генетичного матеріалу, виділеного організмами в довкілля, можуть значно впливати онтогенетичні та трофічні чинники. Наприклад, дослідження саламандр та риб в акваріумі показало, що кількість виділеної ними ДНК прямо пропорційна біомасі тіла (Matsuyama et al., 2014; Pilliod et al., 2014). Крім того, молоді особини на одиницю маси тіла виділяли більше ДНКос, ніж дорослі. В іншому дослідженні було виявлено, що добре годувана риба достовірно збільшувала виділення ДНКос порівняно з контролем (Klymus et al., 2015).



Екологія ДНК оточуючого середовища (Barnes and Turner, 2015)

Мертві клітини в оточуючому середовищі швидко лізуються мікроорганізмами, в результаті чого їх ДНК вивільняється (Paget and Simonet, 1994).

### Фізичний стан ДНКос

У дослідженнях ДНКос важливим також є її фізичний стан (*рисунок*). Перш за все, вона може перебувати всередині клітин або в позаклітинному стані (Ogram et al., 1987). З часом клітинна ДНКос вивільняється назовні, чому сприяють різні екологічні чинники – діяльність мікроорганізмів, наявність позаклітинних ферментів, механічне руйнування тощо (Levy-Booth et al., 2007). Позаклітинна ДНКос у подальшому може подрібнюватися на частинки (корпускули) різних розмірів. Було виявлено, що ДНКос коропа у воді знаходиться в клітинному та позаклітинному стані, а також у вигляді корпускул розміром від 180 до 0,2 і менше мікрметрів. При цьому найбільша доля корпускул мала розміри 1–10 мкм (Turner et al., 2014). Від розмірів корпускул ДНКос будуть залежати такі події як її горизонтальне та вертикальне переміщення, агрегація, дезагрегація, поглинання іншими організмами тощо. Звичайно також, що ДНКос може бути як вільною, так і зв'язаною з іншими речовинами або розчиненою у воді.

Необхідні подальші дослідження, щоб переконатися, що розглянуті вище явища є звичайними у довкіллі. Знання механізмів, які визначають фізичний стан ДНКос, необхідне для удосконалення технології взяття її зразків, їх зберігання та аналізу.

### Перетворення ДНКос

ДНКос від різноманітних організмів може, за певних умов, залишитися у довкіллі протягом дуже тривалого часу. Наприклад, період напіврозпаду ДНКос у морській та прісній воді становить від кількох годин (Paul et al., 1987; 1989) до кількох тижнів (Poté et al., 2009; Dejean et al., 2011; Thomsen et al., 2011; 2012). В

осадах і ґрунтах вона зберігається набагато довше. Так ДНК птаха моа була виявлена в помірно сухих відкладеннях віком до 3000 років (Haile et al., 2007), а із осади вичної мерзлоти віком до 30 тис. років була виділена ДНК мамонта, а віком 400–600 тис. років – ДНК рослин (Willerslev et al., 2003). ДНК рослин була також виявлена в базовій частині льодовика віком близько 0,5 мільйонів років (Willerslev et al., 2007).

Не дивлячись на це, ДНКос має обмежену фізичну та хімічну стабільність (Lindahl, 1993). Насамперед це стосується ДНК, виділеної із древніх зразків, яка є надзвичайно фрагментованою та хімічно зміненою внаслідок дезамінування цитозину і зв'язувальних ланок ланцюжків під дією різноманітних фізичних, хімічних і біологічних чинників оточуючого середовища (Willerslev et al., 2004; Deagle et al., 2006; Gilbert et al., 2007; Pietramellara et al., 2009; Briggs et al., 2010; Allentoft et al., 2012; Overballe-Petersen et al., 2013). У більшості випадків, вивільнена із організму ДНК негайно починає руйнуватися. Первинним механізмом позаклітинної деградації ДНК в оточуючому середовищі є дія бактерійних і грибних екзонуклеаз (Blum et al., 1997). Збереженню ДНКос може сприяти з'єднання її з оточуючими сполуками, наприклад із глинистими мінералами, великими органічними молекулами та іншими зарядженими частками, які захищають адсорбовану ДНК від дії нуклеаз (Stecchio et al., 1998). Такі заряджені частки можуть адсорбувати і нуклеази, що позбавляє їх здатності до позаклітинного гідролізу ДНК (Blum et al., 1997). Наприклад, глинистий мінерал монтморилоніт спроможний адсорбувати ДНК більше, ніж його власна маса тому, що його поверхня має потужний негативний заряд (Greaves and Wilson, 1969; Khanna and Stotzky, 1992; Pietramellara et al., 2007). Подібні властивості мають також гумінові кислоти та інші органічні сполуки, стійкі до розпаду (Huang et al., 2014). На відміну від глини, пісок виявився менш ефективним щодо зв'язування ДНК, перш за все через незначну поверхню його часток. Проте, адсорбція піском можлива і зростає зі збільшенням концентрації катіонів на поверхні його частинок (Lorenz and Wackernagel, 1987).

Значна частка ДНКос поглинається бактеріями та найпростішими, в яких швидко метаболізується, але окремі її фрагменти зберігаються довгий час і можуть бути інтегровані в геном цих організмів (Lorenz and Wackernagel, 1994; Thomas and Nielsen, 2005; Vries and Wackernagel, 2005; Johnsborg et al., 2007; Gladyshev et al., 2008; Boschetti et al., 2012; Overballe-Petersen et al., 2013). Це явище відоме під назвою трансформації. Класична природна трансформація ефективна, коли довжина фрагментів ДНК складає близько тисячі основ. Однак, вона можлива і у випадку дуже коротких фрагментів, свідченням чого є успішна інтеграція мтДНК мамонта довжиною всього близько 20-ти пар основ у геном ґрунтової бактерії *Acinetobacter baylyi* (Overballe-Petersen et al., 2013).

Механізм переміщення та інтеграції генетичного матеріалу одного організму в геном іншого дістав назву горизонтального, або бічного перенесення генів. Горизонтальне перенесення генів (ГПГ) найпоширеніше серед прокариотів. Вважається, що саме ГПГ зіграло важливу роль в еволюції бактерій. Незаперечним підтвердженням цього є легкість, з якою деякі види бактерій набувають стійкості до цілого спектру антибіотиків, а це можливо лише у випадку, якщо ці ознаки поширюються в межах виду, а не генеруються кожною лінією бактерій самостійно. По мірі зростання кількості секвенованих геномів еукаріотів, з'являється все більше свідчень поширеності цього явища серед організмів усіх рівнів організації, у тому числі грибів, рослин та тварин, а також між досить віддаленими організмами – представниками різних типів і навіть царств. Однак в експериментах ГПГ з волі дослідника донедавна було показане лише серед прокариотів. (Horizontal gene transfer, 2002). Уперше ГПГ між одноклітинним та багатоклітинним еукаріотами констатувала група бразильських дослідників на чолі з проф. Антоніо Тейксейра у 2010 р. Вони виявили перенесення мітохондріальної ДНК збудника хвороби Чагаса *Trypanosoma cruzi* в геном хворих людей (Hecht et al., 2010).

## Переміщення ДНКос в оточуючому середовищі

Позаорганізмova ДНК переміщується у довкіллі на досить значну відстань, що може суттєво вплинути на результати її дослідження (рисунок). Наприклад, ДНКос рослин була виявлена у річковій воді за багато кілометрів від місця вирощування (Douville et al., 2007), у ґрунтових водах на глибині понад 3 м і навіть в артезіанській питній воді (Poté et al., 2009). У річковій воді на відстані понад 1 км від науково-дослідної лабораторії виявлено мічену ДНК, яка була використана в експериментах (Forpen et al., 2011). Таких свідчень стає все більше. Наприклад, ДНК двох видів безхребетних – дафнії (*Daphnia longispina*) та перлівниці (*Unio tumidus*) – була виявлена у річці на відстані 10 км від місця їх існування в озері, з якого витікає річка (Deiner and Altermatt, 2014). Недавно описано також вертикальне переміщення ДНКос риб і накопичення її в осадах озер та річок (Turner et al., 2015).

Таким чином, ДНКос має тенденцію активного переміщення у навколишньому середовищі. Це потрібно мати на увазі, щоб правильно інтерпретувати результати досліджень стосовно існування тих чи інших видів живих організмів у певному місці та в певний час.

## Технічні проблеми дослідження ДНКос

Повний технологічний процес дослідження ДНКос складається із п'яти етапів: 1) взяття зразків оточуючого середовища (базовий лід, вічна мерзлота, ґрунт, ґрунтові відкладення, прісна та морська вода, водні осади); 2) екстракція ДНК із цих зразків, враховуючи їх тип; 3) клонування екстрагованої ДНК методом PCR (англ. polymerase chain reaction); 4) секвенування отриманого матеріалу; 5) виявлення помилок і таксономічна ідентифікація секвенованої ДНК (Thomsen and Willerslev, 2015).

Попри природні чинники, які можуть вплинути на стан ДНКос, а отже і на результати її аналізу, певних проблем не позбавлений і сам технологічний процес дослідження (рисунок). Це і його дизайн, тобто засоби, послідовність операцій та умови їх здійснення. Це і хід самого експерименту, достовірність якого буде залежати від якості обладнання та реактивів, компетентності та добросовісності наукового персоналу і т.п. Не менш важливим є також здатність дослідника правильно інтерпретувати результати дослідження.

## ВИСНОВКИ

Подані в нашому огляді дані свідчать, що активне вивчення ДНКос лише розпочалося і потрібні подальші інтенсивні зусилля екологів та генетиків у напрямку її дослідження. Результати таких досліджень дозволять розробити ефективні способи науково обґрунтованого відтворюючого природокористування.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ / REFERENCES

- Allentoft, M. E., Collins, M., Harker, D., Haile, J., Oskam, Ch. L., Hale, M. L., Campos, P. F., Samaniego, J. A., Gilbert, M. Th. P., Willerslev, E., Zhang, G., Scofield, R. P., Holdaway, R. N., Bunce, M., 2012. The half-life of DNA in bone: measuring decay kinetics in 158 dated fossils. *Proc. R. Soc. B.* 279(1748), 4724–4733.
- Andersen, K., Bird, K. L., Rasmussen, M., Haile, J., Breuning-Madsen, H., Kjær, K. H., Orlando, L., Gilbert, M. Th. P., Willerslev, E., 2011. Meta-barcoding of «dirty»DNA from soil reflects vertebrate biodiversity. *Mol. Ecol.* 21(8), 1966–1979.
- Barnes, M. A., Turner, C. R., 2015. The ecology of environmental DNA and implications for conservation genetics. *Conserv. Genet.* 17(1), 1–17.
- Blum, S. A. E., Lorenz, M. G., 1997. Mechanism of retarded DNA degradation and prokaryotic origin of DNases in nonsterile soils. *Syst. Appl. Microbiol.* 20(4), 513–521.
- Boschetti, C., Carr, A., Crisp, A., Eyres, I., Wang-Koh, Y., Lubzens, E., Barraclough, T. G., Micklem, G., Tunnacliffe, A., 2012. Biochemical diversification through foreign gene expression in bdelloid rotifers. *PLoS Genet.* 8(11), e1003035.
- Briggs, A. W., Stenzel, U., Meyer, M., Krause, J., Kircher, M., Pääbo, S., 2010. Removal of

- deaminated cytosines and detection of in vivo methylation in ancient DNA. *Nucleic Acids Res.* 38(6), e87.
- Bunce, M., Szulkin, M., Lerner, H. R., Barnes, I., Shapiro, B., Cooper, A., Holdaway, R. N., 2005. Ancient DNA provides new insights into the evolutionary history of New Zealand's extinct giant eagle. *PLoS Biol.* 3(1), e9, 0044–0046.
- Crecchio, C., Stotzky, G., 1998. Binding of DNA on humic acids: effect on transformation of *Bacillus subtilis* and resistance to DNase. *Soil Biol. Biochem.* 30(8-9), 1061–1067.
- Deagle, B. E., Eveson, J. P., Jarman, S. N., 2006. Quantification of damage in DNA recovered from highly degraded samples – a case study on DNA in faeces. *Front. Zool.* 3(11).
- Deiner, K., Altermatt, F., 2014. Transport distance of invertebrate environmental DNA in a natural river. *PLoS ONE.* 9(2), e88786.
- Dejean, T., Valentini, A., Duparc, A., Pellier-Cuit, S., Pompanon, F., Taberlet, P., Miaud, C., 2011. Persistence of environmental DNA in freshwater ecosystems. *PLoS ONE.* 6(8), e23398.
- Douville, M., Gagne, F., Blaise, C., Andre, C., 2007. Occurrence and persistence of *Bacillus thuringiensis* (Bt) and transgenic Bt corn cry1Ab gene from an aquatic environment. *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 66(2), 195–203.
- Epp, L. S., Boessenkool, S., Bellemain, E. P., Haile, J., Esposito, A., Riaz, T., Erséus, Ch., Gusarov, V. I., Edwards, M. E., Johnsen, A., Stenøien, H. K., Hassel, K., Kausrud, H., Yoccoz, N. G., Bråthen, K. A., Willerslev, E., Taberlet, P., Coissac, E., Brochmann, Ch., 2012. New environmental metabarcodes for analysing soil DNA: potential for studying past and present ecosystems. *Mol. Ecol.* 21(8), 1821–1833.
- Ficetola, G. F., Miaud, C., Pompanon, F., Taberlet, P., 2008. Species detection using environmental DNA from water samples. *Biol. Lett.* 4(4), 423–425.
- Foppen, J. W., Orup, C., Adell, R., Poulalion, V., Uhlenbrook, S., 2011. Using multiple artificial DNA tracers in hydrology. *Hydrol. Process.* 25(19), 3101–3106.
- Gebhard, F., Smalla, K., 1999. Monitoring field releases of genetically modified sugar beets for persistence of transgenic plant DNA and horizontal gene transfer. 28(3), 261–272.
- Gilbert, M. Th. P., Djurhuus, D., Melchior, L., Lynnerup, N., Worobey, M., Wilson, A. S., Andreasen, C., Dissing J., 2007. mtDNA from hair and nail clarifies the genetic relationship of the 15th century Qilakitsoq Inuit mummies. *Am. J. Phys. Anthropol.* 133(2), 847–853.
- Gladyshev, E. A., Meselson, M., Arkipova, I. R., 2008. Massive horizontal gene transfer in bdelloid rotifers. *Science.* 320(5880), 1210–1213.
- Greaves, M. P., Wilson, M. J., 1969. The adsorption of nucleic acids by Montmorillonite. *Soil Biol. Biochem.* 1(4), 317–323.
- Haile, J., Holdaway, R., Oliver, K., Bunce, M., Gilbert, M. Th. P., Nielsen, R., Munch, K., Ho, S. Y. W., Shapiro, B., Willerslev, E., 2007. Ancient DNA chronology within sediment deposits: are paleobiological reconstructions possible and is DNA leaching a factor? *Mol. Biol. Evol.* 24(4), 982–989.
- Hay, I., Morency, M., Séguin, A., 2002. Assessing the persistence of DNA in decomposing leaves of genetically modified poplar trees. *Can. J. For. Res.* 32(6), 977–982.
- Hecht, M. M., Nitz, N., Araujo, P. F., Sousa, A. O., Cássia Rosa, A., de, Gomes, D. A., Leonardecz, A., Teixeira, A. R. L., 2010. Inheritance of DNA transferred from american trypanosomes to human hosts. *PLoS ONE.* 5(2), e9181.
- Hofreiter, M., Mead, J. I., Martin, P., Poinar, H. N., 2003. Molecular cloning. *Curr. Biol.* 13(18), R693–R696.
- Horizontal gene transfer, 2002. 2-nd ed. Eds. M. Syvanen, C. I. Kado. London: Academic Press. XVIII+456 p.
- Höss, M., Kohn, M., Pääbo, S., Knauer, F., Schröder, W., 1992. Excrement analysis by PCR. *Nature.* 359(6392), 199.
- Huang, Y. T., Lowe, D. J., Churchman, G. J., Schipper, L. A., 2014. Carbon storage and DNA adsorption in allophanic soils and Paleosols. *Soil Carbon* (eds A. E. Hartemink, K. McSweeney). Switzerland: Springer I.P., XXVI+506 p., 163–172.
- Jerde, Ch. L., Mahon, A. R., Chadderton, W. L., Lodge, D. M., 2011. «Sight-unseen» detection of rare aquatic species using environmental DNA. *Conserv. Lett.* 4(2) 150–157.
- Johnsborg, O., Eldholm, V., Håvarstein, L. S., 2007. Natural genetic transformation: prevalence, mechanisms and function. *Res. Microbiol.* 158, 767–778.
- Jørgensen, T., Haile, J., Möller, P., Andreev, A., Boessenkool, S., Rasmussen, M., Kienast, F., Coissac, E., Taberlet, P., Brochmann, Ch., Bigelow, N. H., Andersen, K., Orlando, L., Gilbert, M. Th. P., Willerslev, E., 2012. A comparative study of ancient sedimentary DNA, pollen and macrofossils from

- permafrost sediments of northern Siberia reveals long-term vegetational stability. *Mol. Ecol.* 21(8), 1989–2003.
- Khanna, M., Stotzky, G., 1992. Transformation of *Bacillus subtilis* by DNA bound on Montmorillonite and effect of DNase on the transforming ability of bound DNA. *Appl. Environ. Microbiol.* 58(6), 1930–1939.
- Klymus, K. E., Richter, C. A., Chapman, D. C., Paukert, C., 2015. Quantification of eDNA shedding rates from invasive bighead carp *Hypophthalmichthys nobilis* and silver carp *Hypophthalmichthys molitrix*. *Biol. Conserv.* 183, 77–84.
- Levy-Booth, D. J., Campbell, R. G., Gulden, R. H., Hart, M. M., Powell, J. R., Klironomos, J. N., Pauls, K. P., Swanton, C. J., Trevors, J. T., Dunfield, K. E., 2007. Cycling of extracellular DNA in the soil environment. *Soil Biology and Biochemistry.* 39(12), 2977–2991.
- Lindahl, T., 1993. Instability and decay of the primary structure of DNA. *Nature.* 362(6422), 709–715.
- Lorenz, M. G., Wackernagel, W., 1987. Adsorption of DNA to sand and variable degradation rates of adsorbed DNA. *Appl. Environ. Microbiol.* 53(12), 2948–2952.
- Lorenz, M. G., Wackernagel, W., 1994. Bacterial gene transfer by natural genetic transformation in the environment. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 58(3), 563–602.
- Martellini, A., Payment, P., Villemur, R., 2005. Use of eukaryotic mitochondrial DNA to differentiate human, bovine, porcine and ovine sources in fecally contaminated surface water. *Water Res.* 39(4), 541–548.
- Maruyama, A., Nakamura, K., Yamanaka, H., Kondoh, M., Minamoto, T., 2014. The release rate of environmental DNA from juvenile and adult fish. *PLoS ONE.* 9(12), e114639.
- Matsui, K., Honjo, M., Kawabata, Z., 2001. Estimation of the fate of dissolved DNA in thermally stratified lake water from the stability of exogenous plasmid DNA. *Aquat. Microb. Ecol.* 26(1), 95–102.
- Meier, P., Wackernagel, W., 2003. Mechanisms of homology-facilitated illegitimate recombination for foreign DNA acquisition in transformable *Pseudomonas stutzeri*. *Mol. Microbiol.* 48(4), 1107–1118.
- Nichols, R. V., Königsson, H., Danell, K., Spong, G., 2012. Browsed twig environmental DNA: diagnostic PCR to identify ungulate species. *Mol. Ecol. Resour.* 12(6), 983–989.
- Ogram, A., Saylor, G. S., Barkay, T., 1987. The extraction and purification of microbial DNA from sediments. *J. Microbiol. Methods.* 7(2-3), 57–66.
- Overballe-Petersen, S., Harms, K., Orlando, L. A. A., Mayar, V. M., Rasmussen, S., Dahl, T. W., Rosing, M. T., Poole, A. M., Sicheritz-Ponten, Th., Brunak, S., Inselmann, S., de Vries, J., de Wackernagel, W., Pybus, O. G., Nielsen, B., Johnsen, P. J., Nielsen, K. M., Willerslev, E., 2013. Bacterial natural transformation by highly fragmented and damaged DNA. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 110(49), 19860–19865.
- Paget, E., Simonet, P., 1994. On the track of natural transformation in soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 15(1-2), 109–118.
- Parducci, L., Matetovici, I., Fontana, S. L., Bennett, K. D., Suyama, Y., Haile, J., Kjær, K. H., Larsen, N. K., Drouzas, A. D., Willerslev, E., 2013. Molecular- and pollen-based vegetation analysis in lake sediments from central Scandinavia. *Mol. Ecol.* 22(13), 3511–3524.
- Paul, J. H., Jeffrey, W. H., DeFlaun, M. F., 1987. Dynamics of extracellular DNA in the marine environment. *Appl. Environ. Microbiol.* 53(1), 170–179.
- Paul, J. H., Jeffrey, W. H., David, A. W., DeFlaun, M. F., Cazares, L. H., 1989. Turnover of extracellular DNA in eutrophic and oligotrophic freshwater environments of southwest Florida. *Appl. Environ. Microbiol.* 55(7), 1823–1828.
- Pawłowska, J., Lejzerowicz, F., Esling, P., Szczuciński, W., Zajaczkowski, M., Pawłowski, J., 2014. Ancient DNA sheds new light on the Svalbard foraminiferal fossil record of the last millennium. *Geobiology.* 12(4), 277–288.
- Pedersen, M. W., Ginolhac, A., Orlando, L., Olsen, J., Andersen, K., Holm, J., Funder, S., Willerslev, E., Kjær, K. H., 2013. A comparative study of ancient environmental DNA to pollen and macrofossils from lake sediments reveals taxonomic overlap and additional plant taxa. *Quat. Sci. Rev.* 75, 161–168.
- Pietramellara, G., Ascher, J., Ceccherini, M. T., Nannipieri, P., Wenderoth, D., 2007. Adsorption of pure and dirty bacterial DNA on clay minerals and their transformation frequency. *Biol. Fertil. Soils.* 43(6), 731–739.
- Pietramellara, G., Ascher, J., Borgogni, F., Ceccherini, M. T., Guerri, G., Nannipieri, P., 2009. Extracellular DNA in soil and sediment: fate and ecological relevance. *Biol. Fertil. Soils.* 45(3), 219–235.
- Pilliod, D. S., Goldberg, C. S., Arkle, R. S., Waits, L. P., 2014. Factors influencing



- detection of eDNA from a stream-dwelling amphibian. *Mol. Ecol. Resour.* 14(1), 109–116.
- Poinar, H. N., 1998. Molecular coproscopy: dung and diet of the extinct ground sloth *Nothrotheriops shastensis*. *Science*. 281(5375), 402–406.
- Poté, J., Mavingui, P., Navarro, E., Rosselli, W., Wildi, W., Vogel, T.M., 2009. Extracellular plant DNA in Geneva groundwater and traditional artesian drinking water fountains *Chemosphere*. 75(4), 498–504.
- Taberlet, P., Bouvet, J., 1991. A single plucked feather as a source of DNA for bird genetic-studies. *Auk*. 108(4), 959–960.
- Taberlet, P., Coissac, E., Hajibabaei, M., Rieseberg, L. H., 2012. Environmental DNA. *Mol. Ecol.* 21(8), 1789–1793.
- Thomas, Ch. M., Nielsen K. M., 2005. Mechanisms of, and barriers to, horizontal gene transfer between bacteria. *Nat. Rev. Microbiol.* 3(9), 711–721.
- Thomsen, Ph. F., Kielgast, J., Iversen, L. L., Wiuf, C., Rasmussen, M., Gilbert, M. Th. P., Orlando, L., Willerslev, E., 2011. Monitoring endangered freshwater biodiversity using environmental DNA. *Mol. Ecol.* 21(11), 2565–2573.
- Thomsen, Ph. F., Kielgast, J., Iversen, L. L., Møller, P. R., Rasmussen, M., Willerslev, E., 2012. Detection of a diverse marine fish fauna using environmental DNA from seawater samples. *PLoS ONE*. 7(8), e41732.
- Thomsen, Ph. F., Willerslev, E., 2015. Environmental DNA – An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. *Biol. Conserv.* 183, 4–18.
- Trevors, J. T., 1996. Nucleic acids in the environment. *Curr. Opin. Biotechnol.* 7(3), 331–336.
- Turner, C. R., Barnes, M. A., Xu, Ch. C. Y., Jones, S. E., Jerde, Ch. L., Lodge, D. M., 2014. Particle size distribution and optimal capture of aqueous microbial eDNA. *Methods Ecol Evol.* 5(7), 676–684.
- Turner, C. R., Uy, K. L., Everhart, R. C., 2015. Fish environmental DNA is more concentrated in aquatic sediments than surface water. *Biol. Conserv.* 183, 93–102.
- Valiere, N., Taberlet, P., 2000. Urine collected in the field as a source of DNA for species and individual identification. *Mol. Ecol.* 9(12), 2150–2152.
- Vries, J., de, Wackernagel, W., 2005. Microbial horizontal gene transfer and the DNA release from transgenic crop plants. *Plant Soil*. 266(1-2), 91–104.
- Widmer, F., Seidler, R. J., Watrud, L. S., 1996. Sensitive detection of transgenic plant marker gene persistence in soil microcosms. *Mol. Ecol.* 5(5), 603–613.
- Willerslev, E., Hansen, A. J., Binladen, J., Brand, T. B., Gilbert, M. Th. P., Shapiro, B., Bunce, M., Wiuf, C., Gilichinsky, D. A., Cooper, A., 2003. Diverse plant and animal genetic records from Holocene and Pleistocene sediments. *Science*. 300(5620), 791–795.
- Willerslev, E., Hansen, A. J., Rønn, R., Brand, T. B., Barnes, I., Wiuf, C., Gilichinsky, D. A., Mitchell, D., Cooper, A., 2004. Long-term persistence of bacterial DNA. *Curr. Biol.* 14(1), R9–R10.
- Willerslev, E., Cappellini, E., Boomsma, W., Nielsen, R., Hebsgaard, M. B., Brand, T. B., Hofreiter, M., Bunce, M., Poinar, H. N., Dahl-Jensen, D., Johnsen, S., Steffensen, J. P., Bennike, O., Schwenninger, J.-L., Nathan, R., Armitage, S., Hoog, C.-J., de, Alfimov, V., Christl, M., Beer, J., Muscheler, R., Barker, J., Sharp, M., Penkman, K. E. H., Haile, J., Taberlet, P., Gilbert, M. Th. P., Casoli, A., Campani, E., Collins, M. J., 2007. Ancient biomolecules from deep ice cores reveal a forested southern Greenland. *Science*. 317(5834), 111–114.
- Yoccoz, N. G., Brathen, K. A., Gielly, L., Haile, J., Edwards, E., Goslar, T., Stedingk, H., von, Brysting, A. K., Coissac, E., Pompanon, F., Sønstebo, J. H., Miquel, C., Valentini, A., Bello, F., de, Chave, J., Thuiller, W., Wincker, P., Cruaud, C., Gavory, F., Rasmussen, M., Gilbert, M. Th. P., Orlando, L., Brochmann, C., Willerslev, E., Taberlet, P., 2012. DNA from soil mirrors plant taxonomic and growth form diversity. *Mol. Ecol.* 21(15), 3647–3655.
- Zhu, B., 2006. Degradation of plasmid and plant DNA in water microcosms monitored by natural transformation and real-time polymerase chain reaction (PCR). *Water Res.* 40(17), 3231–3238.

*Стаття надійшла в редакцію: 29.03.2016*

*Рекомендує до друку: д-р біол. наук, проф. В. В. Никифоров*