

УДК 579.26

ИССЛЕДОВАНИЕ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВ АНТАРКТИКИ МЕТОДОМ СТЕКОЛ ОБРАСТАНИЯ¹

© 2022 г. А. В. Якушев^a *, Н. В. Величко^b, Д. Г. Фёдоров-Давыдов^c, Н. С. Мергелов^d,
А. В. Лупачев^c, Д. Е. Рабочая^b, А. Ф. Белосохов^a, В. С. Соина^a

^aМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

^bСанкт-Петербургский государственный университет,
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199178 Россия

^cИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, 2, Пушкино, 142290 Россия

^dИнститут географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

*e-mail: a_yakushev84@mail.ru

Поступила в редакцию 16.05.2022 г.

После доработки 07.07.2022 г.

Принята к публикации 08.07.2022 г.

Микробные комплексы органо-аккумулятивных горизонтов почв Антарктики (Cryosols, Leptosols) в оазисах Ларсеманн, Ширмахера и на о. Кинг-Джордж изучали методом стекол обрастания. Метод позволяет изучить таксономический состав микроорганизмов, особенности их морфологии, межорганизменные взаимодействия и пространственную организацию комплекса микроорганизмов, а также смоделировать процессы колонизации минеральных поверхностей. Микробные комплексы можно разделить по типу доминирующих микроорганизмов на 4 группы: 1 – разнообразные микробные комплексы о. Кинг-Джордж, отличающиеся большей долей диатомовых среди водорослей и преобладанием грибного мицелия в структуре грибной биомассы; 2 – комплексы лишайниково-моховых, моховых и водорослево-моховых ассоциаций озерных котловин с большей долей эукариотических и коккоидных сине-зеленых водорослей, микромицеты представлены мицелием и спорами; 3 – комплексы моховых и водорослево-моховых ассоциаций, днищ влажных долин с большей долей нитчатых цианобактерий, грибы или отсутствуют, или представлены короткими цепочками хламидоспор; 4 – гиполитные микробные сообщества на скальных “ванн” сухих каменистых пустошей, в которых на стеклах не развилось микробное обрастание. Микробный комплекс разных образцов, отобранных в феврале–марте разных лет, находился на различных этапах развития. Не во всех водорослевых и моховых ассоциациях микроскопический мицелий грибов был обилен, в некоторых образцах его практически не было. В ряде местообитаний доминировали не цианобактерии, а эукариотические водоросли: диатомовые, зеленые и стрептофитовые. Совокупность признаков комплекса указывает на экстремальность местообитания: в конкретном образце доминирует один морфотип меланизированного грибного мицелия; нет разнообразия форм спор, что косвенно свидетельствует о низком таксономическом разнообразии грибов; распространены множественное хламидоспорообразование и микроцикл развития; среди цианобактерий часто встречается бурая и красноватая окраска, формирование биопленок на стеклах ограничивается микроколониями, в то время как водорослевые биопленки обильно покрывают почвенные частицы исследованных горизонтов. Видимо, протяженные биопленки формируются за сроки, превышающее время экспозиции стекол. Гиполитные сообщества на скальных “ванн” за несколько лет экспозиции не колонизировали новые местообитания (стекла), в оазисах в днищах влажных долин и озерных котловин стекла обросли за год, на о. Кинг-Джордж – за 10 дней.

Ключевые слова: антарктические почвы, гиполитные горизонты, биопленки, микромицеты, водоросли

DOI: 10.31857/S0032180X2260069X

ВВЕДЕНИЕ

Антарктида практически полностью покрыта ледяным щитом, и только оазисы остаются свободными от льда круглогодично (всего 0.35% от

всей площади материка) [10]. В пределах оазисов описаны разные типы почв, формирование которых происходит в экстремальных климатических и ландшафтных условиях. Климат антарктических оазисов неблагоприятен для организмов: низкие летние температуры воздуха (среднемесячные значения в декабре–январе для оазисов

¹ Дополнительные материалы к этой статье доступны по doi 10.31857/S0032180X2260069X для авторизованных пользователей.

чаще оказываются отрицательными) приводят к регулярным циклам замораживания—оттаивания; сильные ветра; местами экстремально аридные условия; высокий уровень солнечной радиации [26, 27]. При этом в нескольких сантиметрах под поверхностным слоем факторы выживания часто оказываются более благоприятными [8]. В связи с этим в антарктических оазисах часто формируются криптические сообщества микроорганизмов, которые обитают под верхним почвенным слоем — в гиполитных (“подкаменных”) горизонтах [15, 17]. Для существования водорослей под поверхностью важно присутствие в породе пропускающих свет минералов, например кварца, а также рыхлое сложение материала, что характерно для щебнистых каменных мостовых антарктических оазисов. Многие органо-аккумулятивные горизонты почв Антарктики представляют собой скопления минеральных частиц с адгезированными на них микробными биопленками, часто с доминирующим участием цианобактерий [13, 27, 45]. При этом микробные биопленки (толщиной от десятков до сотен микрон), обрастающие частицы почвенных тел, часто обнаруживаются в виде микрогоризонтов, расположенных на 1–5 см ниже поверхности [10].

Как правило, почвообразование в экстремальных ландшафтах Антарктики происходит без участия сосудистых растений. В то же время редко встречающиеся макрофиты (прежде всего, лишайники и мохообразные) оказывают существенное влияние на почвообразование и таксономический состав почвенного микробиома. Они образуют локальные сообщества или находятся в составе биогенных почвенных корок (biological soil crusts) [7, 9, 11]. В почвах, покрытых мхом, в отличие от окружающих земель, обильно представлены *Bacteroidetes*. Видимо, это напрямую связано с составом растительного покрова, снижающего уровень pH [19]. В то же время на о. Кинг-Джордж обнаружено, что травянистыми растениями *Deschampsia antarctica* и *Colobanthus quitensis* в ризосфере поддерживаются сходные бактериальные сообщества, сильно отличающиеся по составу от тех, где растений не обнаружено [43]. Например, в почвах ризосферы преобладают представители *Firmicutes*, *Actinobacteria* и *Proteobacteria*, в то время как в почвах, формирующихся вне сообществ сосудистых растений, *Firmicutes* отсутствуют. Интересно, что большая доля обнаруженных *Firmicutes* относится к клостридиям, что позволяет предположить влияние микроанаэробных условий ризосферы на структуру бактериального сообщества [48].

Однако большая часть поверхности антарктических оазисов лишена протяженных органо-аккумулятивных горизонтов, ризосферы и почвенной мезофауны [8, 44]. При этом многие антарктические почвы, имеющие как обычные, так и

гиполитные органо-аккумулятивные горизонты, изобилуют водорослями, которые часто встречаются в наиболее увлажненных местах наряду со мхами и лишайниками и участвуют в процессах почвообразования [14]. Микробные биопленки нередко формируются при значительном, а иногда и преимущественном участии азотфиксирующих гетеротрофных бактерий и цианобактерий, способных фиксировать атмосферный азот и снабжать микробные комплексы почв антарктических оазисов органическим веществом и азотом [5, 15, 18, 20]. При этом компоненты органического вещества микробного происхождения участвуют в процессах биохимического выветривания, новообразования минералов и оструктурирования минеральной массы. Подобные функции редуцированных гиполитных горизонтов Антарктиды сближают их с классическими почвами [5]. Таким образом, в Антарктиде строение почвенного профиля, включая мощность и расположение органо-аккумулятивного горизонта, определяется преимущественно той экологической нишей, которую занимают криптогамные растения и фотоавтотрофные микроорганизмы.

В последние годы опубликован огромный массив информации по составу и структуре микробиома наземных экосистем Антарктики, включая почвы [4–6, 13, 22, 28, 39], многолетнемерзлые породы [21, 24, 34], ледники [12, 40]. Однако пространственная организация подобных сообществ *in situ* и морфотипы доминирующих групп микроорганизмов остаются во многом неизученными. Согласно литературным данным, ранее исследовалось строение и таксономический состав микробных матов водных экосистем, таких как временные водоемы и большие озера [25, 35, 41]. В то же время систематическое исследование почвенной микробиоты с помощью стекол обрастания не проводилось. Практически нет информации о морфологии микроорганизмов, адгезированных на минеральных поверхностях, их пространственном расположении и скорости колонизации твердых субстратов.

Цель работы — изучение таксономического состава и пространственной организации микробных сообществ верхней части профиля антарктических почв, в том числе гиполитных, с помощью стекол обрастания.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования. Исследовали почвы трех районов. Выбрали два антарктических объекта: прибрежный оазис Ларсеманн (Земля Принцессы Елизаветы) и зашельфовый оазис Ширмахера (Земля Королевы Мод). Это свободные ото льда сравнительно небольшие (площадью не более 50 км²) мелкосопочные территории Восточной Антарктиды. В качестве примера

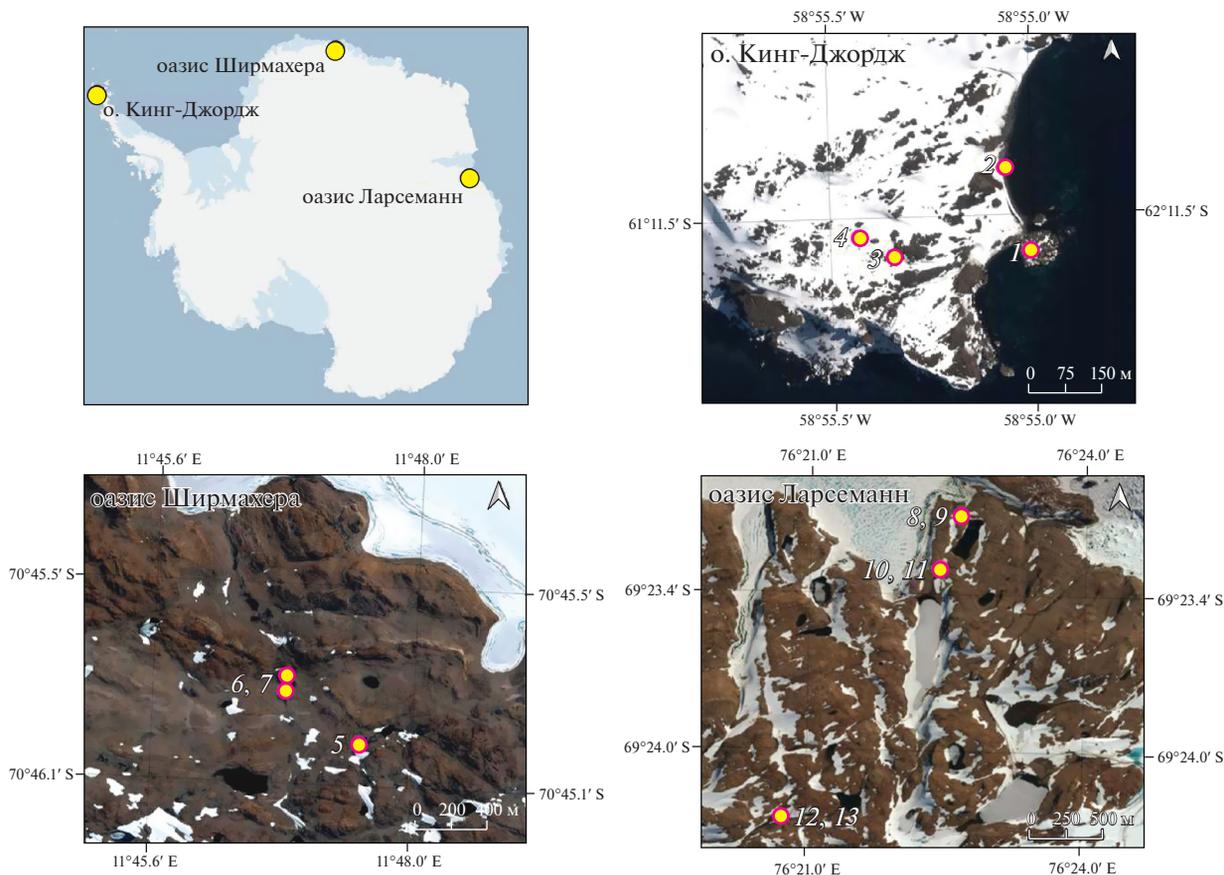


Рис. 1. Места установки стекол обрастания в почвах оазисов Ларсеманн, Ширмахера и на о. Кинг-Джордж (номера приведены в соответствии с индексацией в табл. 1).

почв, сформировавшихся в более мягком климате, исследовали почвы о. Кинг-Джордж (Южные Шетландские о-ва, расположенные в Южном океане в 120 км от Антарктического п-ова) (рис. 1).

Объекты выбрали так, чтобы охватить основные наземные антарктические экотопы с почвами, имеющими развитые органо-аккумулятивные горизонты: днища и склоны долин, питающихся талыми водами снежников, озерные котловины, наскальные “ванны”, морские террасы, а также гнездовья птиц (орнитогенные почвы активно изучаются в Антарктике [1]) и области распространения сосудистых растений (последние только на о. Кинг-Джордж). Известно, что для существования микроорганизмов важнее тип микроместообитания, чем общие свойства почвы или ландшафта, поэтому стекла в пределах экотопа закладывали в разные микролокусы: разрастания мхов, лишайников и др. Описание биотопов в точках исследования и название почв (по WRB [23]) в местах установки стекол приведены в табл. 1.

Методы исследований. Изучение развития микроорганизмов непосредственно в профиле антарктических почв проводили методом стекол

обрастания Холодного–Росси. Метод основан на способности микроорганизмов адгезироваться к твердым поверхностям и обрастать их, поскольку на границе раздела твердой и жидкой фаз концентрация питательных веществ повышается за счет процессов адсорбции [3]. Он позволяет смоделировать и описать процессы колонизации микроорганизмами минеральных поверхностей, в частности, их прикрепление к полупрозрачным зернам кварца и других минералов в гиполитном горизонте под “каменной мостовой”. Простерилизованные сухим жаром предметные стекла (75 × 25 мм) устанавливали в вертикальном положении непосредственно под дневной поверхностью в почвенную толщу на глубину, равную ширине стекла. В каждой точке исследования одновременно размещали несколько стекол. В оазисе Ширмахера экспонирование начали в марте 2009 г., на о. Кинг-Джордж – в феврале 2010 г., а в оазисе Ларсеманн – в марте 2010 г.

В оазисе Ширмахера с целью оценки скорости колонизации минеральных зерен микроорганизмами установленные стекла (9 шт. в одной точке) извлекали из почвы в разные годы: по 3 стекла сняли в феврале 2010, 2011 и 2014 гг. (1, 2 и 5 лет

Таблица 1. Характеристика сообществ микроорганизмов на стеклах обрастания

№	Район	Координаты	Биотоп (название почв по WRB [23])	Описание сообщества микроорганизмов
1	о. Кинг-Джордж (ст. Беллинггаузен)	62°11'30.3" S; 58°55'02.3" W	Небольшой останец на уровне первой морской террасы (6 м над ур. м.), рельеф скалистый, с выположенными террасированными участками между скалами. Дренажированность удовлетворительная. Разрастания <i>Deschampsia antarctica</i> площадью до 10 м ² . Почва – литозем посторнитокпрогенный (Lithic Leptosol (Humic, Ornithic))	Обильно представлены разнообразные микроорганизмы: среди водорослей доминируют нитчатые безгетероцистные цианобактерии (преимущественно представители пор. <i>Oscillatoriales</i> (cf. <i>Microcoleus</i> sp./ <i>Phormidium</i> sp. и <i>Leptolyngbya</i> sp.)); наблюдались скопления диатомовых водорослей cf. <i>Planothidium</i> sp., <i>Pseudostauraxira</i> sp./ <i>Pinnularia</i> sp (отдел <i>Bacillariophyta</i> , кл. <i>Bacillariophyceae</i> , пор. <i>Cocconeidales</i>). Микромицеты представлены гиалиновым и меланизированным мицелием (доля споровых форм не велика, встречаются прорастающие споры). Наблюдается большее количество гетеротрофных бактерий не только вокруг водорослей, но и на свободных от фототрофов участках стекол. Отмечены перья птиц, нематоды, панцирные клещи, разлагающиеся листья щучки антарктической
2		62°11'24.4" S; 58°55'05.1" W	Подножие небольшого останца на уровне первой морской террасы (8 м над ур. м.), склон северной экспозиции. Микро-рельеф каменистый с отдельными останцами. Дренажированность удовлетворительная. Тонкий покров, водоросли <i>Prasiola</i> sp. Почва – литозем посторнитокпрогенный (Hyperskeletal Leptosol (Fertic, Ornithic))	Микробные обрастания однообразные, но обильные. Доминирует зеленая водоросль <i>Prasiola</i> sp. (отдел <i>Chlorophyta</i> , кл. <i>Trebouxiophyceae</i> , пор. <i>Prasiolales</i>), представленная как в пластинчатой, так и в нитчатой форме. Отмечены диатомовые микроводоросли <i>Luticola</i> sp. (отдел <i>Bacillariophyta</i> , кл. <i>Bacillariophyceae</i> , пор. <i>Naviculales</i>), а также множество перьев птиц. Мицелий микромицетов и их споры не обнаружены
3		62°11'30.4" S; 58°55'21.3" W	Абсолютная высота 72 м над ур. м. Небольшой перевал между двумя распадками, вершина гребня. Средневысотный уровень. Микро-рельеф останцово-каменистый. Дренажированность территории нормальная. На крупных камнях черные подушки мхов и паразитирующие на них лишайники <i>Usnea antarctica</i> , растущие между камнями. Почва – литозем серогумусовый (Hyperskeletal Leptosol (Humic))	Среди водорослей доминировали цианобактерии – представители пор. <i>Oscillatoriales</i> (<i>Leptolyngbya</i> sp., cf. <i>Phormidium</i> sp.) и диатомовые микроводоросли кл. <i>Bacillariophyceae</i> (до уровня рода не определены). Встречались участки обрастания со сплошными разрастаниями диатомовых водорослей. Было отмечено присутствие зеленых макрофитов <i>Prasiola</i> sp. Наблюдался микроскопический гиалиновый мицелий
4		62°11'29.1" S; 58°55'25.6" W	Абсолютная высота 72 м над ур. м. Долина в нижней части террасированного слабого склона (1°–3°), средневысотный уровень, восточная экспозиция. Рельеф каменисто-осыпной, в пологой части – флювиальной природы. Дренажированность территории слабая. Обильный мощный покров из зеленых мхов. Почва – литозем органо-аккумулятивный (Hyperskeletal Leptosol (Humic))	Наблюдалась остатки листоватых мхов, а также обильная и разветвленная сеть несородосищего меланизированного мицелия с многочисленными анастомозами. По форме отдельных конидий предположительно аскомицет сем. <i>Magarothaceae</i> . Водорослей практически нет (возможно, их затеняет покров зеленых мхов). Отмечены единичные клетки диатомовых водорослей cf. <i>Pinnularia</i> sp. (пор. <i>Naviculales</i>)

Таблица 1. Продолжение

№	Район	Координаты	Биотоп (название почв по WRB [23])	Описание сообщества микроорганизмов
5	Оазис Ширмахаера (ст. Новолазаревская)	70°45'58.2" S; 11°47'35.3" E	Долина озера № 113 юго-восточный борт, склон северозападной экспозиции. Участок вдоль многолетних наветренных снежников, с которых в летнее время текут ручьи. Обильные разрастания зеленых мхов, проективное покрытие 25–90%, большая часть мертвые. На поверхности мертвых мхов отмечается рост черного и белого накипных лишайников. Почва – псаммозем (Epileptic Cryosol (Skeletal, Oxyaquic, Arenic))	Остатки мхов (стебли, протонема и ризоиды) внутри которых отмечены меланизированные грибные гифы (возможно, эндопаразитизм). В разных повторностях на стекле преобладают только один морфотип мицелия микромицета (меланизированный или гиалиновый). Наблюдалось прорастание соредий лишайников грибным мицелием. Доля спор и хламидоспор невелика. Встречались споры и спороношение у <i>Vipolaris</i> sp. Отмечались меланизированные blastoconидии (возможно <i>Verrucosporium</i>), аскоспоры гипокрейнных грибов, меланизированные споры плейосторового гриба (возможно <i>Cordana</i> sp. или близкий род). Отмечены нитчатые зеленые водоросли <i>Klebsormidium</i> sp. (отдел Charophyta, пор. <i>Klebsormidiales</i>), но преобладали одноклеточные коккоидные эукариотические водоросли. Встречалась ориентация коккоидных водорослей вдоль грибных гиф. Цианобактерий крайне мало – отдельные представители пор. <i>Chroococcales</i> (<i>Gloeocapsa</i> cf. <i>salignea</i> / <i>Gloeocapsopsis</i> sp.) и пор. <i>Oscillatoriales</i> (<i>Tolythrix</i> sp./ <i>Nassalia</i> sp.)
6		70°45'45.3" S; 11°46'50.2" E	Северный каменистый берег оз. Черного, у тылового шва котловины. Разреженная ассоциация зеленых мхов с лишайниками, проективное покрытие до 90%. На поверхности мертвого мха растет накипный лишайник. Признаки гнездовья южно-полярных поморников: обильный помет, перья и кости снежных буревестников, а также птенцов поморника. Почва – псаммозем (Endoleptic Cryosol (Skeletal, Oxyaquic, Arenic))	Наблюдалась остатка листостебельных мхов. Среди фотогенов преобладали коккоидные микроводоросли и нитчатые цианобактерии пор. <i>Nostocales</i> (<i>Stigonema</i> sp., <i>Scytonema</i> sp., <i>Nostoc</i> sp., <i>Calothrix</i> sp.), пор. <i>Oscillatoriales</i> (<i>Oscillatoria</i> sp./cf. <i>Phormidium</i> sp., <i>Lepolyngya</i> sp.) и пор. <i>Chroococcales</i> (cf. <i>Gloeocapsa</i> sp.). Микромицеты (предположительно <i>Thielaviopsis</i> sp.) представлены меланизированным хламидо-споробразующим мицелием. Отмечены спороносы с оторвавшимися спорами на синнеме (коремии) у cf. <i>Thielaviopsis</i> sp. и прорастающие споры cf. <i>Anelospora</i> sp. или cf. <i>Spermospora</i> sp. (либо близких родов). Доля спор невелика. Регистрировали прорастание соредий лишайника мицелием и проникновение грибного мицелия в нити живых нитчатых цианобактерий <i>Stigonema</i> sp.
7		70°45'48.0" S; 11°46'49.7" E	Полигональный участок структурного грунта в южной части приозерного понижения оз. Черного с выраженными руслами временных водотоков. Разреженный моховой покров. Проективное покрытие 15–50%. Живые дерновинки составляют около 25% от общего проективного покрытия мха. Корочки водорослей или накипные лишайники на поверхности мертвых дерновинок. Проективное покрытие водорослей (в том числе растущих на поверхности мха) до 5–7%. Встречаются кости мелких птиц. Почва – псаммозем мерзлотный (Turbic Cryosol (Oxyaquic, Arenic, Eutric))	Сходный таксономический состав с точкой 5, но микромицетов гораздо меньше. Микромицеты представлены преимущественно мицелием. Среди фотогенов доминировали представители коккоидных и нитчатых зеленых водорослей (отдел <i>Chlorophyta</i>) наряду с одноклеточными (cf. <i>Gloeocapsa</i> sp., <i>Chroococcus</i> sp.) и нитчатыми (cf. <i>Phormidium</i> sp.) цианобактериями

Таблица 1. Окончание

№	Район	Координаты	Биотоп (название почв по WRB [23])	Описание сообщества микроорганизмов
8	Оазис Ларсеманн (ст. Прогресс)	69°23'03.4" S; 76°22'38.2" E	Пологий склон скалы северной экспозиции; ветровое убежище с несколькими насаженными "ваннами" разной влажностности, диаметром ~1.5–2 м; заполненными средне- и крупнозернистым песком, щебнем и крупными обломками – продуктами выветривания гранито-гнейсов. Выше по склону многолетний снежник – источником талой воды. Переувлажненная насаженная "ванна" с биопленками водорослей в гиполитном горизонте, которые местами выходят на поверхность между крупными фрагментами каменной мостовой в виде черных биопленок Почва – псаммозем (Oxuaquic Cryosol (Arenic))	Отмечено обрастания стекол микроводорослями и микромилетами. Единичные коккоидные и нитчатые цианобактерии, неадгезированные к стеклу (захваченные из почвы, так как располагались не непосредственно на стекле, а на почвенных частях)
9		69°23'03.6" S; 76°22'37.2" E	То же место, что и точка 8, но стекла установлены в тонкий (1–2 см) гиполитный горизонт сухой насаженной "ванны", который заселен водорослями. Почва – псаммозем (Skeletal Cryosol (Arenic))	Стекло не обрастает микроводорослями и микромилетами. Отмечены микроколони одноклоточных цианобактерий на частицах песка и минералов, не перешедшие на время экспозиции на стекла обрастания
10		69°23'16.4" S; 76°22'22.2" E	Днище влажной долины между озерами Рейд и Скандрет, структурные грунты. Мерзлотный полигон с сообществами мхов и водорослей. Почва – псаммозем (Oxuaquic Turbic Cryosol (Arenic))	Остатки мхов. Среди водорослей присутствуют цианобактерии: нитчатые представители пор. <i>Oscillatoriales</i> (<i>Leptolyngbya</i> sp., <i>Stigonema</i> sp., <i>Phormidesmis</i> sp.), пор. <i>Nostocales</i> (<i>Calothrix</i> sp., <i>Nostoc</i> sp., <i>Tolythrix</i> sp.) и одноклеточные пор. <i>Chroococcales</i> (cf. <i>Gloeocapsa</i> sp.). Микромилеты отсутствуют
11		69°23'16.5" S; 76°22'22.1" E	Днище влажной долины между озерами Рейд и Скандрет, структурные грунты. Микродепрессия – трещина/ложбина между полигонами, заросшая мхами и водорослями, но их биомасса больше по сравнению с прелыдушим образцом, так как микродепрессия лучше защищена от ветра, в ней скапливается снег, доступнее влага. Почва – псаммозем (Oxuaquic Turbic Cryosol (Arenic))	Среди фототрофов только нитчатые цианобактерии пор. <i>Oscillatoriales</i> (<i>Leptolyngbya</i> sp., <i>Phormidesmis nigrescens</i>) и пор. <i>Nostocales</i> (<i>Stigonema</i> sp., <i>Calothrix</i> sp., <i>Nostoc</i> sp.). У микромилетов наблюдается только микроцикл развития, цепочки хламидиоспор, возможно, паразитизм на цианобактериях; встречаются споры <i>Dothideomycetes</i> (cf. <i>Dendryphiopsis</i> sp.). Остатки мхов
12		69°24'15.2" S; 76°20'37.7" E	Днище влажной долины CALM, структурные грунты, полигональный участок с "каменной мостовой". На поверхности водоросли и развитые подушки мха. Почва – псаммозем (Oxuaquic Turbic Cryosol (Arenic))	Среди фототрофов доминируют нитчатые цианобактерии пор. <i>Oscillatoriales</i> (<i>Oscillatoria</i> sp./ <i>Phormidium</i> sp., <i>Leptolyngbya</i> sp., <i>Phormidesmis</i> sp.), пор. <i>Nostocales</i> (<i>Stigonema</i> sp., <i>Nostoc</i> sp.) и одноклеточные пор. <i>Chroococcales</i> (<i>Gloeocapsa</i> sp.). Встречаются диатомовые (<i>Pinnularia</i> sp. и <i>Luticola</i> sp.), десмидиевые (<i>Actinotaenium</i> sp.) Мицелий микромилетов встречается редко (наблюдается микроцикл развития и цепочки хламидиоспор)
13		69°24'15.3" S; 76°20'38.0" E	Днище влажной долины CALM, структурные грунты, полигональный участок с "каменной мостовой", на поверхности водоросли и подушки мха, но мхов меньше, чем в точке 12. Почва – псаммозем (Oxuaquic Turbic Cryosol (Arenic))	Доминируют нитчатые цианобактерии – представители пор. <i>Oscillatoriales</i> (<i>Leptolyngbya</i> sp., <i>Oscillatoria</i> sp./cf. <i>Phormidium</i> sp., <i>Phormidesmis</i> sp., <i>Lyngbya</i> sp.) и диатомовые <i>Pinnularia</i> sp. Мицелий микромилетов встречается редко (наблюдаются только небольшие цепочки хламидиоспор)

экспонирования соответственно). На о. Кинг-Джордж и в оазисе Ларсеманн стекла (4 шт. в одной точке) также экспонировали разное время. На о. Кинг-Джордж с учетом более мягкого климата и более высокой биологической активности для части образцов опыт продолжался всего 10 сут. В связи с утратой части материала в случае о. Кинг-Джордж анализировали лишь эти стекла, а в случае оазиса Ларсеманн — те, которые находились в почве 4 года и были сняты в 2014 г. При извлечении из почвы, хранении и транспортировке стекол старались не нарушить сформировавшиеся на них обрастания. Их либо фиксировали в пламени спиртовки в день прекращения экспонирования (оазис Ширмахера, о. Кинг-Джордж), либо замораживали и хранили при отрицательной температуре до момента попадания в лабораторию (оазис Ларсеманн). Микробные обрастания изучали методами световой микроскопии. Форму, размер и линейные параметры клеток описывали с помощью фазово-контрастных микроскопов DM2500 (Leica) и Биомед 6, оснащенных цифровой камерой (DCM-510). Морфометрическую обработку линейных размеров микроорганизмов осуществляли с помощью программы ScorePhoto v3.1 (<http://www.scoretek.com>). Объем клеток рассчитывали по методу подобия геометрической фигуры. Например, объем грибного мицелия рассчитывали, как цилиндр. Среднюю плотность клеток микроорганизмов приняли равной 1.1 г/см^3 , содержание сухого вещества — 20%. Сухую биомассу рассчитывали на 1 см^2 поверхности стекла.

Статистическая обработка данных. Интегральный анализ структуры биомассы микромицетов на стеклах обрастания, а также учет доли различных таксонов (%) среди водорослей в исследованных биотопах проводили методом главных компонент в программе Statistica 8. Результаты определения временной динамики концентрации сухой биомассы водорослей и микромицетов в расчете на см^2 стекла в точках 5–7 (оазис Ширмахера) представляли как среднее арифметическое \pm доверительные интервалы при $p = 0.95$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Разнообразие микроорганизмов, выявленных на стеклах обрастания. На стеклах наблюдались микробные обрастания во всех вариантах, кроме на скальных “ванн”, где они отсутствовали (точки 8 и 9). Обрастания были сформированы как гетеротрофными, так и фототрофными микроорганизмами. Краткая характеристика обрастаний приведена на рис. 2, 3 и в табл. 1. Для точек 5–7 (оазис Ширмахера), для которых проводили динамические наблюдения, данные приведены на момент 5 лет экспонирования. Различий в характере об-

растаний в период после года экспонирования не наблюдалось.

Гетеротрофные микроорганизмы представлены микромицетами и одноклеточными прокариотами. На стеклах обрастания не зафиксирован протяженный (длиной десятки мкм и более) мицелий актиномицетов. Подобный мицелий легко заметить на стеклах обрастания. Тем не менее, актиномицеты, способные образовывать протяженный мицелий, постоянно обнаруживают в почвах Антарктики [38]. Возможно, у актиномицетов развитие останавливается на стадии короткого мицелия, аналогично микроциклу развития у грибов.

Мицелий микромицетов зарегистрирован в обрастаниях на стеклах во всех трех районах исследования (точки 1, 3–7, 10–12). Во всех типах почв его морфологическое разнообразие было низко. Доминировал септированный тип мицелия, и только в одном образце отмечен ценциальный мицелий (точка 3). Пряжкового мицелия, характерного для базидиальных грибов в дикариотической стадии, не зарегистрировано. Как правило, на стеклах преобладал один морфотип меланизированного мицелия. На основании анализа морфологических признаков установлена таксономическая принадлежность некоторых микромицетов. Так, в оазисе Ширмахера на стеклах, экспонированных в почве под моховым сообществом из долины озера № 113, часто встречался представитель кл. *Dothideomycetes* (пор. *Pleosporales*) — *Bipolaris* sp. (рис. S1), в то время как в котловине оз. Черного — сапротрофный микромицет из кл. *Sordariomycetes* (пор. *Microascales*) — *Thielaviopsis* sp. (рис. S2). Признаками экстремальности местообитания для грибов являлось массовое распространение множественного хламидоспорообразования, поскольку частое высыхание и промерзание почвы требует постоянного и быстрого образования покоящихся структур для их выживания в экстремальных условиях (рис. S4). Одним из путей решения этой проблемы является обильное образование хламидоспор. Другим признаком экстремальности местообитания было зарегистрированное укорачивание жизненного цикла у грибов вплоть до микроцикла (рис. S5, S6). С другой стороны, иногда микромицеты наоборот образуют сложные морфологические структуры. В точке 6 у *Thielaviopsis* sp. регистрировали скопления спораносцев на мицелиальном тяжке: синнеме или коремии (рис. S3).

О потенциально низком таксономическом разнообразии почвенных микромицетов косвенно свидетельствует низкое разнообразие их споровых форм. Известно, что микромицеты, встречающиеся в прибрежной части Антарктиды и Антарктического п-ова, таксономически более разнообразны, чем на территории континенталь-

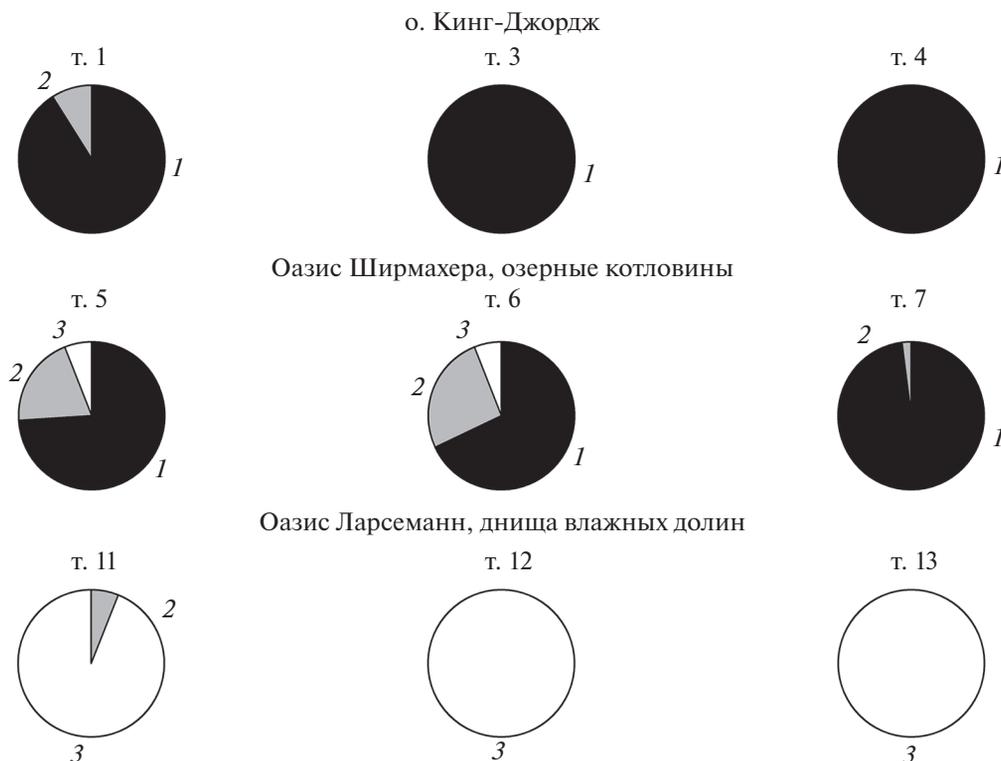


Рис. 2. Доля мицелия, хламидоспор и спор микромицетов на стеклах обрастания, %: 1 – мицелий, 2 – споры, 3 – цисты хламидоспор. Микромицеты не регистрировались о. Кинг-Джордж: т. 2 (разрастания *Prasiola* sp.), Оазис Ларсеманн: т. 8 (переувлажненная наскальная “ванна”), т. 9 (сухая наскальная “ванна”), т. 10 (мерзлотный полигон с сообществами мхов, водорослей и цианобактерий).

ной части [36]. Например, в многолетнемерзлых породах недалеко от станции Беллинсгаузен (о. Кинг-Джордж) обнаружено около 26 родов микромицетов, в то время как абсолютное меньшинство таксонов зарегистрировано в образцах гравия и песка в районе станции Прогресс (оазис Ларсеманн) [24].

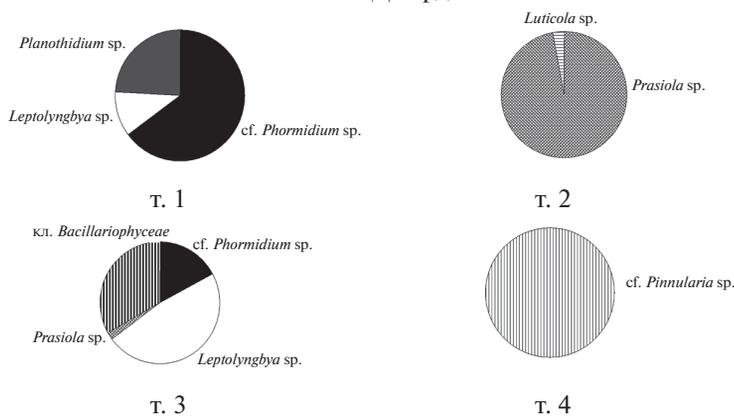
Фототрофы, представленные в почвах оксигенными фотосинтетиками, относились к нитчатым и одноклеточным цианобактериям, а также диатомовым, зеленым и стрептофитовым эукариотическим микроводорослям. Среди цианобактерий на стеклах обрастания (рис. S7–S10), как и в целом в антарктических микробных консорциумах, преобладали нитчатые осцилляториевые (р. *Leptolyngbya*, *Phormidium*, *Phormidesmis*, *Microcoleus*, *Oscillatoria*, *Scytonema*) и гетероцистные (р. *Nostoc*, *Calothrix*, *Stigonema*, *Nodularia*, *Tolypothrix*, *Hassallia*) формы [41, 46]. В некоторых случаях цианобактерии удалось определить как *Lyngbya* cf. *antarctica* Gain./*Lyngbya* cf. *martensiana* Meneghini ex Gomont, *Phormidesmis nigrescens*, *Nostoc commune*, *Nostoc* cf. *sphaericum* Vaucher ex Ex Bornet et Flahault.

Полученные данные хорошо согласуются с ранее опубликованными, согласно которым среди почвенных цианобактерий в Антарктиде встреча-

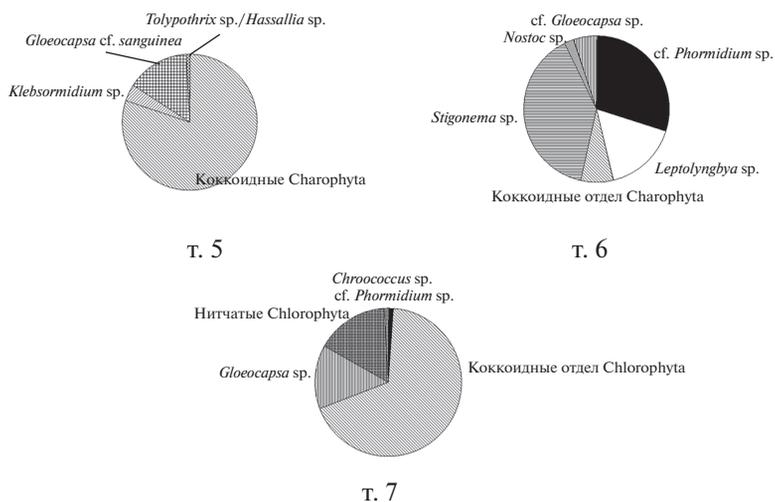
ются в основном представители родов *Oscillatoria*, *Microcoleus*, *Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Nostoc*, *Anabaena*, *Microcystis* и *Synechococcus* [31, 49]. Многие авторы полагают, что именно нитчатые цианобактерии играют важную роль в формировании основы микробных биопленок [16, 25, 30]. Способные к азотфиксации цианобактерии считаются основными поставщиками азота в антарктические экосистемы [16, 25, 30, 32, 37]. Среди обнаруженных на стеклах обрастания нитчатых цианобактерий велика доля гетероцистных форм. Видимо, это указывает на дефицит азота в сообществе гиполитных микроорганизмов. О том, что в Антарктиде среди почвенных цианобактерий преобладают азотфиксаторы, писали ранее [29].

Кроме этого, на стеклах обрастания отмечены одноклеточные цианобактерии родов *Gloeocapsa*, *Gloeocapsopsis* и *Chroococcus*, которые часто встречаются в других антарктических экотопях [42, 46, 47]. Таким образом, на стеклах обрастания обнаружены цианобактерии большинства субсекций (пор. *Chroococcales*, *Oscillatoriales*, *Nostocales* и *Stigonematales*). Несмотря на то, что среди цианобактерий встречалось много образующих внеклеточный матрикс (например, *Gloeocapsa* sp. или *Nostoc* sp.), на стеклах обрастания не сформировались биопленки, занимающие площади в сотни и более мкм².

о. Кинг-Джордж



Оазис Ширмахера, озерные котловины



Оазис Ларсеманн, днища влажных долин

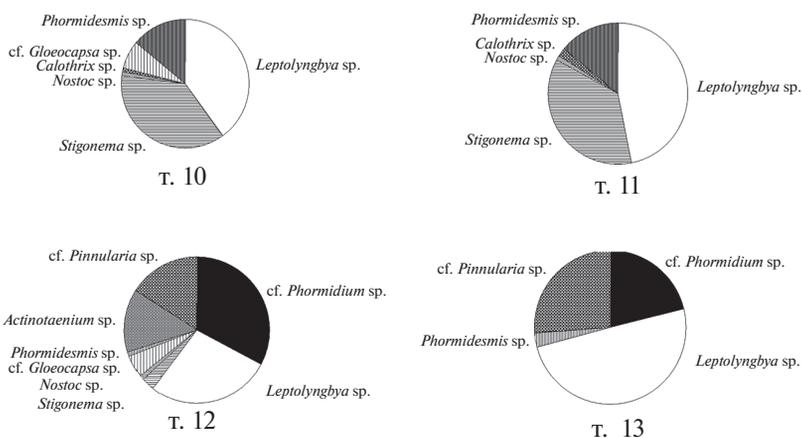


Рис. 3. Доля различных таксонов (%) среди водорослей в исследованных биотопах (в т. 8 и 9 – наскальные “ванны”, обрастания отсутствовали).

Формирование биопленок на стеклах обрастания часто ограничивается шаровидными микроколонииями (рис. S8). Это необычно, так как водорослевые биопленки обильно покрывают почвенные частицы исследованных горизонтов. Видимо,

протяженные колонии, наблюдаемые в биопленках антарктических оазисов, формируются за сроки, превышающие время экспозиции стекол.

Необходимо отметить, что не во всех антарктических почвах среди фотоавтотрофов преобла-

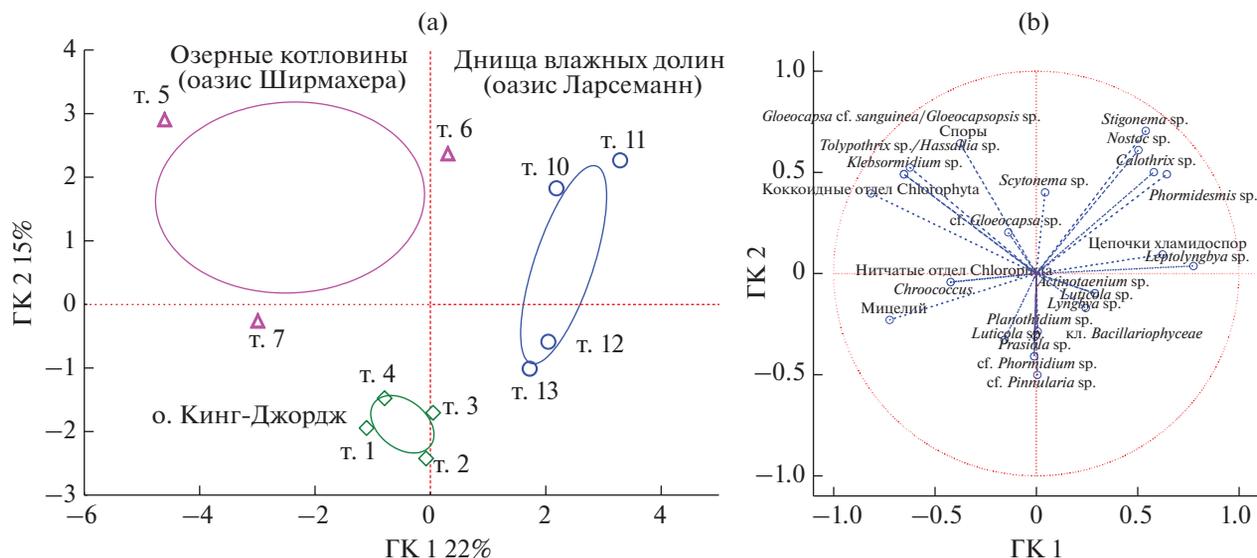


Рис. 4. Результаты анализа методом главных компонент доли мицелия, хламидоспор и спор микромицетов на стеклах обрастания, а также доли различных таксонов (%) среди водорослей в исследованных биотопах: а – взаиморасположение микробных комплексов в пространстве главных компонент 1 и 2; б – корреляция между главными компонентами и структурой биомассы микромицетов, а также долями таксонов водорослей.

дали цианобактерии. Так, в обрастаниях о. Кинг-Джордж (точка 2) и в оазисе Ширмахера (точки 5 и 7) фототрофный компонент был преимущественно ассоциацией одноклеточных и нитчатых зеленых и стрептофитовых водорослей (в том числе *Zygnema* sp. и *Klebsormidium* sp.) (табл. 1). Интересно отметить доминирование пластинчатого таллома водоросли *Prasiola* sp. (отдел *Chlorophyta*, кл. *Trebouxiophyceae*) среди фототрофов орнитогенных почв в прибрежном районе о. Кинг-Джордж (точка 2) (рис. S11). Этот вид считается орнитофильным и часто встречается в местах притока воды и в окрестностях колоний пингвинов [33].

Для антарктических экосистем установлено, что доминирующим фототрофным компонентом водных микробных матов являются не только нитчатые цианобактерии, но и эукариотические микроводоросли (р. *Zygnema*, *Mougeotia* и *Klebsormidium*), а также диатомовые (р. *Navicula*, *Nitzsia*, *Pinnularia* и *Achnanthes*) [32, 40, 46]. Среди диатомовых водорослей на стеклах обрастания преобладали представители родов *Planothidium*, *Pseudostaurosira*, *Pinnularia* и *Luticola* (точки 2, 3, 13). Обнаруженные протяженные участки монодоминирования диатомовых водорослей (рис. S12) в обрастаниях точки 3 (о. Кинг-Джордж) не характерны для почв, но встречаются среди водных экотопов Антарктики [2]. В почвах диатомеи обычно обитают в слизи других водорослей.

В почве влажной долины оазиса Ларсеманн (точка 12) в число доминантов входила влаголюбивая стрептофитовая водоросль *Actinotaenium* sp. (кл. *Zygnematales*, пор. *Desmidiaceae*). Видимо,

это связано с возникновением временных водотоков на этой территории в период максимального таяния питающего долину снежника.

Интегральный анализ методом главных компонент доли мицелия, хламидоспор и спор микромицетов на стеклах обрастания (рис. 2), а также доли различных таксонов (%) среди водорослей в исследованных биотопах (рис. 3) показал, что существует две статистически значимые главные компоненты (на основании критерия Кайзера, графика Каменной осыпи и кросс-валидации), которые суммарно объясняют 37% дисперсии. Установлено, что микробные комплексы на стеклах обрастания объединяются в 3 группы: точки, расположенные на о. Кинг-Джордж; точки, расположенные в озерных котловинах оазиса Ширмахера; точки, расположенные во влажных долинах оазиса Ларсеманн (рис. 4а). Анализ корреляции главных компонент 1 и 2 с показателями относительно обилия микроорганизмов (рис. 4б) показал, что микробные сообщества, наблюдаемые в точках на о. Кинг-Джордж, отличались большей долей диатомовых среди водорослей и преобладанием грибного мицелия в структуре грибной биомассы. В озерных котловинах оазиса Ширмахера больше доля эукариотических водорослей и коккоидных сине-зеленых, а микромицеты представлены мицелием и спорами. Во влажных долинах оазиса Ларсеманн больше доля нитчатых цианобактерий, а грибы или отсутствуют, или представлены короткими цепочками хламидоспор. Отметим, что еще одну группу образуют наскальные “ванны” (точки 8, 9), в которых на стеклах не развилось микробное обрастание.

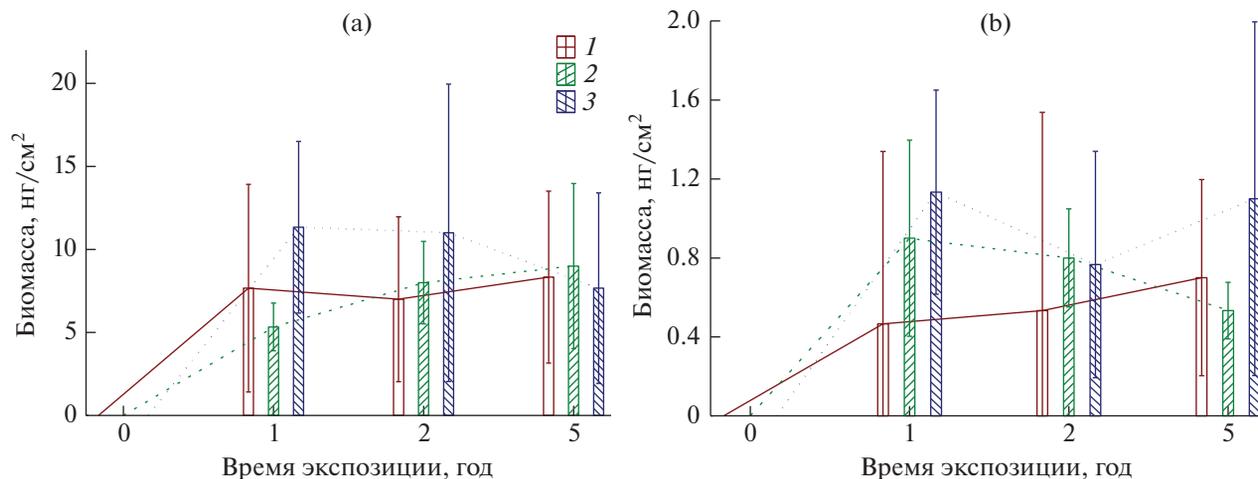


Рис. 5. Изменения во время экспонирования концентрации сухой биомассы водорослей (а) и микромицетов (б) в расчете на cm^2 стекла обрастания в точках 5–7 (оазис Ширмахера). Столбики – среднее арифметическое, усики – доверительные интервалы при $p = 0.95$. 1 – обильные разрастания мхов, точка 5, 2 – разреженные разрастания мхов и лишайников, точка 6, 3 – водно-моховые ассоциации, точка 7.

Скорость обрастания стекол. Наиболее важный и интересный результат, полученный в ходе эксперимента, касается скорости обрастания. Установлено, что в почвах о. Кинг-Джордж (точки 1–4) обильные микробные обрастания сформировались уже за первые 10 дней экспозиции. В гиполитных органо-аккумулятивных горизонтах влажной и сухой наскальных “ванн” (точки 8, 9) обрастания стекол не произошло даже за 4 года экспозиции ни на одном из 8 заложенных стекол. На стеклах встречались единичные микроколониции коккоидных и нитчатых (точка 8) цианобактерий, не адгезированных к стеклу (то есть не выросших во время экспозиции непосредственно на поверхности стекла обрастания), а случайно захваченных со стеклом из почвы на зернах минералов. И это несмотря на то, что гиполитные сообщества были прекрасно видны невооруженным глазом при установке стекол. Можно утверждать, что подобные гиполитные сообщества росли крайне медленно на протяжении времени экспозиции стекол. В почвах моховых и лишайниково-моховых сообществ с участием водорослей в оазисе Ширмахера (точки 5–7) обрастания достигали стационарного уровня через год после установки стекол (рис. 5). Отметим, что состав водорослевого блока и структура грибной биомассы не претерпевали изменений в течение последующих лет экспозиции. Видимо, каждый новый теплый сезон происходит обновление микробной биомассы, так как на стеклах, отобранных в конце теплого сезона (время сбора стекол обрастания февраль–март), часто наблюдаются обильные, но отмирающие разрастания фототрофов и микромицетов. Это означает, что микробные биопленки активно нарастают по крайней мере каждый сезон. Процессу обновле-

ния микробной биомассы способствуют и почвенные животные-микрофаги: простейшие, нематоды и панцирные клещи, обнаруженные на стеклах обрастания. Активное ежегодное нарастание биопленок в оазисе Ширмахера отмечается и для ручьев и временных водоемов [2]. Учитывая однотипность природных условий в оазисах Восточной Антарктиды, можно предположить, что и во влажных долинах оазиса Ларсеманн колонизация почвенными микроорганизмами стерильных поверхностей происходит уже в первый год экспонирования. В обоих оазисах изучаемые почвы долин насыщены влагой на протяжении всего вегетационного периода или большей его части. Вероятно, есть порог влажности, при котором происходит колонизация новых поверхностей. По всей видимости, он не был достигнут (или регулярно не достигался) в наскальных “ваннах” в период экспонирования стекол. В точке 8 во время установки стекол почва была влажная из-за таяния снежника, однако в последующие годы снежник мог изменить конфигурацию или исчезнуть, таким образом, отсутствие воды стало лимитирующим фактором для развития гиполитных сообществ. Нижние части влажных долин (точки 10–13) – гораздо более крупные геоморфологические структуры по сравнению с наскальными “ваннами” и могут аккумулировать значительные запасы снега. В теплый сезон они имеют постоянные источники увлажнения от крупных снежников. Вероятно, именно различиями в увлажненности объясняются выявленные различия между наскальными “ваннами” и днищами крупных долин.

Пространственно-временная организация обрастаний и взаимодействия между организмами. Стекла изымали примерно в один и тот же срок:

февраль—март, это позволило подметить еще одну временную особенность обрастаний — гетерохронность развития сообществ в условиях Антарктики. Предположительно, она связана с разным временем достижения благоприятной температуры и влажности в различных микролокусках. Эта особенность хорошо видна по морфологии фототрофов и микромицетов. Так, у микромицетов в одних обрастаниях в большом количестве встречались прорастающие споры (точка 1), в других — вегетирующий мицелий (точка 4), в третьих — конидиальное спороношение (точка 5), в четвертых — только покоящиеся споры (точка 12). Физиологическое состояние водорослей также сильно различалось. На одних стеклах, заложенных в оазисе Ширмахера, встречались активно вегетирующие водоросли, на других — отмирающие. Возможно, именно гетерохронностью объясняется то, что в одних обрастаниях мицелий микромицетов обилен (точки 1, 3–7, 10–11), а в других (точки 2, 8, 9, 12) он или отсутствовал, или был сильно угнетен (наблюдались короткие цепочки хламидоспор и отдельные стадии микроцикла развития).

На ряде стекол, заложенных в оазисах Ширмахера и Ларсеманн, колонизированных водорослями, максимум обрастания находился в центральной части стекла. Во втором случае это соответствует гиполитной экологической нише, в которой условия обитания менее экстремальные, чем на дневной поверхности.

Согласно полученным данным, цианобактерии и микромицеты в большинстве исследованных местообитаниях имеют защитную пигментацию буро-оливкового, коричневого и красного цвета (видимо, вследствие накопления каротиноидов и других УФ-протекторных веществ для защиты от высокого уровня солнечной радиации). Для защиты от ультрафиолетового излучения микроорганизмы используют пигменты — каротиноиды и фотопротекторные вещества, такие как глеокапсин, сцитонемин, микоспорин и меланин [50]. Например, в точке 13 (днище влажной долины CALM², оазис Ларсеманн) обнаружены тонкие осцилляториевые цианобактерии в черных чехлах. На основании этого характерного признака их удалось определить как *Phormidismis nigrescens* (рис. S13). Отмеченная закономерность в пигментации цианобактерий наземных экосистем ранее отмечена для некоторых цианобактерий водных матов оазисов Ширмахера и Ларсеманн [2].

Отмечено несколько примеров взаимодействий между организмами. Во-первых, это разви-

тие мицелия микромицетов и одноклеточных гетеротрофных прокариот в скоплениях живых и отмирающих водорослей. Это явление постоянно встречается в почве. В некоторых случаях взаимодействия принимали более интересные формы. Так, неоднократно отмечались коккоидные эукариотические водоросли, расположенные вдоль гиф микромицетов (рис. S15). Можно предполагать адгезию и рост водорослей вдоль гиф. Кроме этого, гифы микромицетов обнаружены в трихомах цианобактерии р. *Stigonema* (рис. S16) и в протонеме мхов (рис. S17). При этом в некоторых случаях наблюдали отдельные стадии микроцикла развития микромицета. Механизм и метаболические особенности подобных взаимодействий нам не известны, они могут быть изучены в дальнейшем на примере лабораторных модельных бинарных культур микромицет-фототроф (цианобактерия, микроводоросль или мох). Можно предположить, что в последних случаях имеет место паразитизм гриба на фототрофах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование микробных биопленок в контрастно различающихся биотопах Антарктики интересно тем, что они являются аналогами древних биопленок, существовавших на суше в период до массового распространения сухопутных беспозвоночных животных и растений. Исследования показали возможность и эффективность применения метода стекол обрастания в изучении микробного комплекса почв Антарктики: возможно выявить не только их таксономическое разнообразие, но и скорость колонизации субстрата, а также особенности морфологии и межорганизменных взаимодействий непосредственно в природных условиях, что нельзя изучить другими методами. Именно благодаря стеклам, заложенным в органо-аккумулятивные горизонты, удалось смоделировать прикрепление микроорганизмов к полупрозрачным зернам кварца и процесс колонизации микроорганизмами новых минеральных поверхностей. На примере почв оазиса Ширмахера установлено, что под развитым растительным покровом влажных долин этот процесс происходит быстро — в течение одного теплого сезона, а дальнейшее экспонирование принципиально не изменяет концентрацию микроорганизмов на поверхности. В условиях более мягкого климата и более развитой растительности о. Кинг-Джордж обрастание стекол происходит еще быстрее: в разгар вегетационного периода для этого достаточно нескольких суток. Эксперимент на внутрипочвенному экспонированию стерильных стекол позволил выявить особенности организации микробных сообществ (ориентация коккоидных эукариотических водорослей вдоль гиф микромицетов, образование микромицетами, с

² Условное название долины дано в связи с проведением в ней мониторинговых исследований в рамках международной программы “Циркумпольный мониторинг деятельного слоя” (Circumpolar Active Layer Monitoring – CALM).

одной стороны, упрощенных форм (микроцикл развития), с другой стороны, сложных морфологических структур (коремий) и т. д.).

Микробные комплексы в поверхностных и гиполитных органо-аккумулятивных горизонтах антарктических почв можно разделить по типу доминирующих микроорганизмов и физико-химическим условиям на следующие группы:

Первая группа. Разнообразные микробные комплексы о. Кинг-Джордж. Это микробный комплекс, сформировавшийся в почве под разрастаниями травянистого растения *Deschampsia antarctica* (точка 1, о. Кинг-Джордж). Он отличается от других исследованных объектов тем, что гетеротрофные бактерии не только расположены рядом с водорослями и растениями, но и встречаются отдельно. Это объясняется достаточным количеством пищевого субстрата – почвенного органического вещества. Встречаются зеленые микроводоросли, цианобактерии, микромицеты и беспозвоночные. В эту группу входит микробный комплекс прибрежной территории, сформировавшийся под влиянием более теплого (чем у побережья Антарктиды) моря и орнитологического фактора (точка 2, о. Кинг-Джордж), который отличается доминированием зеленой эукариотической водоросли *Prasiola* sp. Сюда попадают сплошные подушки живых мхов (точка 4, о. Кинг-Джордж). Из-за затенения мхами фототрофные микроорганизмы единичны, стекла обрастают гетеротрофными микроорганизмами: одноклеточными прокариотами и обильным мицелием микромицетов.

Вторая группа. Лишайниково-моховые, моховые и водорослево-моховые ассоциации (моховой покров разрежен). Расположены в оазисе Ширмахера (точки 5–7). На стеклах присутствуют признаки развития мхов: протонема, ризоиды и остатки листостебельных мхов. Отмечены соредии лишайников, иногда из соредий прорастает мицелий. Для этого типа обрастаний характерно большое разнообразие микроорганизмов: нитчатых и одноклеточных цианобактерий, одноклеточных зеленых микроводорослей, а также микромицетов (часто присутствует только один морфотип).

Третья группа. Моховые и водорослево-моховые ассоциации (точки 10–13), расположенные на дне влажных долин в оазисе Ларсеманн. Характерны обильные разрастания на стеклах цианобактерий, а также диатомовых и зеленых микроводорослей. Микромицетов мало, они сильно подавлены (регистрируется микроцикл развития).

Четвертая группа. Гиполитные микробные сообщества наскальных “ванн” сухих каменистых пустошей (точки 8 и 9 в оазисе Ларсеманн). Стекла не обрастают микроорганизмами даже за 4 года экспонирования. Обнаружены единичные шаровидные колонии одного вида цианобактерий

(предположительно *Gloeocapsa*) в полисахаридном внеклеточном матриксе, прилипшие к стеклу из почвенного субстрата, а не выросшие непосредственно на нем.

В заключение стоит отметить, что выявленные типы обрастаний минеральных поверхностей в антарктических почвах демонстрируют особенности существования сообществ микроорганизмов в климатически экстремальных условиях: не зафиксирован на стеклах обрастания протяженный (длинной десятки мкм и более) мицелий актиномицетов; цианобактерии в оазисах Ширмахера и Ларсеманн имеют защитную пигментацию буро-оливкового, коричневого и красного цвета (по-видимому, вследствие накопления каротиноидов и других УФ-протекторных веществ для защиты от высокого уровня солнечной радиации) и др. Исследованные сообщества содержат пул микроорганизмов, которые встречаются в эпилитных, водных местообитаниях и на поверхности мхов. Поэтому изученные горизонты почв содержат микроорганизмы, необходимые для поддержания биоразнообразия в вышеперечисленных смежных средах обитания. Таким образом, почвы Антарктики, несмотря на экстремальность условий, выполняют биосферную функцию по поддержанию разнообразия микроорганизмов в наземных экосистемах Антарктики.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Благодарим А.И. Иващенко, Р.А. Чернова, В.А. Шишкова, Д.Г. Шмелева и А.В. Долгих за снятие стекол обрастания и м.н.с. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН С.В. Смирнову за помощь в идентификации водорослей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа А.В. Якушева выполнена в рамках темы государственного задания “Почвенные микробиомы: геномное разнообразие, функциональная активность, география и биотехнологический потенциал”, № 121040800174-6 и при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, проект № 075-15-2021-1396. Работа Д.Г. Фёдорова-Давыдова и А.В. Лупачева выполнена в рамках государственного задания ИФХ и БПП РАН АААА-А18-118013190181-6. Работа Н.В. Величко и Д.Е. Рабочей поддержана финансированием в рамках проекта РНФ № 22-24-00590 “Биологическое разнообразие цианопрокариот в антарктических альго-бактериальных консорциумах”. Работа А.Ф. Белосохова выполнена в рамках темы государственного задания “Биологическое разнообразие и экология грибов и лишайников как основа рационального природопользования” № 121032300081-7. Работа Н.С. Мергелова выполнена в рамках государственного задания Института географии РАН АААА-А19-119022190169-5 (FMGE-2019-0006).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абакумов Е.В., Парникоза И.Ю., Жиянски М., Янева Р., Лупачев А.В., Андреев М.П., Власов Д.Ю., Риано Дж., Харамильо Н.* Орнитогенный фактор почвообразования в Антарктике (обзор) // Почвоведение. 2021. № 4. С. 451–464. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2104002X>
2. *Смирнова С.В., Чаплыгина О.Я., Лукницкая А.Ф.* Сообщества водорослей водоемов оазиса Ширмахе-ра, Восточная Антарктида // Проблемы Арктики и Антарктики. 2020. Т. 66. № 2. С. 198–216. <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2020-66-2-198-216>
3. *Якушев А.В.* Микромир почвы: тема урока в музее // Тр. гос. Дарвиновского музея Вып. XVIII. М., 2014. С. 203–215.
4. *Alekseev I., Zverev A., Abakumov E.* Microbial communities in permafrost soils of Larsemann Hills, eastern Antarctica: environmental controls and effect of human impact // Microorganisms. 2020. V. 8. № 8. P. 1202. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8081202>
5. *Barrett J.E., Virginia R.A., Wall D.H., Cary S.C., Adams B.J., Hacker A.L., Aislabie M.* Co-variation in soil biodiversity and biogeochemistry in northern and southern Victoria Land, Antarctica // Antarct. Sci. 2006. V. 18. P. 535–548. <https://doi.org/10.1017/S0954102006000587>
6. *Bajerski F., Wagner D.* Bacterial succession in Antarctic soils of two glacier forefields on Larsemann Hills, East Antarctica // FEMS Microbiol. Ecol. 2013. V. 85. P. 128–142. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12105>
7. *Belnap J., Weber B., Büdel B.* Biological soil crusts as an organizing principle in drylands // Biological soil crusts: an organizing principle in drylands. Ecological studies (analysis and synthesis). Switzerland: Springer, 2016. V. 226. P. 3–13. https://doi.org/10.1007/978-3-319-30214-0_1
8. *Bockheim J.G.* Soil-forming factors in Antarctica // The Soils of Antarctica. Heidelberg: Springer, 2015. P. 5–20.
9. *Bowker M.A., Reed S.C., Maestre F.T., Eldridge D.J.* Biocrusts: the living skin of the earth // Plant and Soil. 2018. V. 429. P. 1–7. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3735-1>
10. *Bottos E.M., Scarrow J.W., Archer S.D.J., McDonald I.R., Cary S.C.* Bacterial community structures of Antarctic soils // Antarctic terrestrial microbiology: physical and biological properties of Antarctic soil habitats. Berlin: Springer. 2014. P. 9–35.
11. *Büdel B., Colesie C.* Biological soil crusts // Antarctic terrestrial microbiology: physical and biological properties of Antarctic soil habitats. Berlin: Springer, 2014. P. 131–161.
12. *Cameron K.A., Hodson A.J., Osborn A.M.* Structure and diversity of bacterial, eukaryotic and archaeal communities in glacial cryoconite holes from the Arctic and the Antarctic // FEMS Microb. Ecol. 2012. V. 82(2). P. 254–267. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01277.x>
13. *Cary S.C., McDonald I.R., Barrett J.E., Cowan D.A.* On the rocks: the microbiology of Antarctic Dry Valley soils // Nat. Rev. Microbiol. 2010. V. 8(2). P. 129–138. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2281>
14. *Cowan D.A., Sohm J.A., Makhallanyane T.P., Capone D.G., Green T.G., Cary S.C., Tuffin I.M.* Hypolithic communities: important nitrogen sources in Antarctic desert soils // Env. Microbiol. Rep. 2011. V. 3. P. 581–586. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2011.00266.x>
15. *Cowan D.A.* Introduction // Antarctic terrestrial microbiology: physical and biological properties of Antarctic soil habitats. Berlin: Springer, 2014. P. 1–8.
16. *Christmas N.A.M., Anesio A.M., Sanchez-Baracaldo P.* Multiple adaptations to polar and alpine environments within cyanobacteria: a phylogenomic and Bayesian approach // Front. Microbiol. 2015. V. 6. P. 1070. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01070>
17. *De los Ríos A., Cary C., Cowan D.* The spatial structures of hypolithic communities in the Dry Valleys of East Antarctica // Pol. Biol. 2014. V. 37(12). P. 1823–1833. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1564-0>
18. *Fernández-Martínez M.Á., García-Villadangos M., Moreno-Paz M., Gangloff V., Carrizo D., Blanco Y., González S. et al.* Geomicrobiological heterogeneity of lithic habitats in the extreme environment of Antarctic nunataks: a potential early Mars analog // Front. Microbiol. 2021. V. 12. P. 10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.670982>
19. *Ganzert L., Lipski A., Hubberten H.-W., Wagner D.* The impact of different soil parameters on the community structure of dominant bacteria from nine different soils located on Livingston Island, South Shetland Archipelago, Antarctica // FEMS Microb. Ecol. 2011. V. 76. P. 476–491. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01068.x>
20. *Garrido-Benavent I., Perez-Ortega S., Duran, J., Ascaso C., Pointing S. B., Rodriguez-Cielos R., Navarro F., De los Ríos A.* Differential colonization and succession of microbial communities in rock and soil substrates on a maritime Antarctic glacier forefield // Front. Microbiol. 2020. V. 11. P. 126. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00126>
21. *Gilichinsky D.A., Wilson G.S., Friedmann E.I., McKay C.P., Sletten R.S., Rivkina E.M., Vishnivetskaya T.A. et al.* Microbial populations in Antarctic permafrost: biodiversity, state, age, and implication for astrobiology // Astrobiology. 2007. V. 7(2). P. 275–311. <https://doi.org/10.1089/ast.2006.0012>
22. *Herbold C.W., McDonald I.R., Cary S.C.* Microbial Ecology of Geothermal Habitats in Antarctica // Antarctic terrestrial microbiology. Berlin: Springer, 2014. P. 181–216.
23. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 International soil classification system for naming soils and creating leg-

- ends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome, 2015.
24. Kochkina G., Ivanushkina N., Ozerskaya S., Chigineva N., Vasilenko O., Firsov S., Spirina E., Gilichinsky D. Ancient fungi in Antarctic permafrost environments // FEMS Microbiol. Ecol. 2012. V. 82(2). P. 501–509. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01442.x>
 25. Koo H., Mojib N., Hakim J.A., Hawes I., Tanabe Y., Andersen D.T., Bej A.K. Microbial communities and their predicted metabolic functions in growth laminae of a unique large conical mat from Lake Untersee, East Antarctica // Frontiers Microbiol. 2017. V. 8. P. 1347. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01347>
 26. Lambrechts S., Willems A., Tahon G. Uncovering the uncultivated majority in Antarctic soils: toward a synergistic approach // Front. Microbiol. 2019. V. 10. P. 242. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00242>
 27. Mergelov N., Dolgikh A., Shorkunov I., Zazovskaya E., Soina V., Yakushev A., Fedorov-Davydov D., Pryakhin S., Dobryansky A. Hypolith communities shape soils and organic matter reservoirs in the ice-free landscapes of East Antarctica // Sci. Rep. 2020. V. 10(1). P. 10277. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67248-3>
 28. Niederberger T.D., McDonald I.R., Hacker A.L., Soo R.M., Barrett J.E., Wall D.H., Cary S.C. Microbial community composition in soils of Northern Victoria Land // Antarctica. Env. Microbiol. 2017. V. 10. P. 1713–1724. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01593.x>
 29. Pandey K.D., Shukla S.P., Shukla P.N., Giri D.D., Singh J.S., Singh P., Kashyap A.K. Cyanobacteria in Antarctica: ecology, physiology and cold adaptation // Cell. Mol. Biol. 2004. V. 50(5). P. 575–584. <https://doi.org/10.1170/T547>
 30. Pessi I.S., Maalouf P.D.C., Laughinghouse H.D., Bau-rain D., Wilmotte A. On the use of high-throughput sequencing for the study of cyanobacterial diversity in antarctic aquatic mats // J. Phycol. 2014. V. 52. P. 356–368. <https://doi.org/10.1111/jpy.12399>
 31. Pearce D.A., Newsham K.K., Thorne M.A., Calvo-Bado L., Krsek M., Laskaris P., Hodson A., Wellington E.M. Metagenomic analysis of a southern maritime Antarctic soil // Front. Microbiol. 2012. V. 3. P. 403. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00403>
 32. Prieto-Barajas C.M., Valencia-Canterob E., Santoyo G. Microbial mat ecosystems: structure types, functional diversity, and biotechnological application // Electron. J. Biotechnol. 2018. V. 31. P. 48–56. <https://doi.org/10.1016/j.ejbt.2017.11.001>
 33. Putzke J., Pereira A.B. The Antarctic Mosses with special reference to the South Shetland Islands. Canoas: Edulbra, 2001. 186 p.
 34. Rego A., Raio F., Martins T.P., Ribeiro H., Sousa A.G.G., Senecca J., Baptista M.S. et al. Actinobacteria and cyanobacteria diversity in terrestrial Antarctic microenvironments evaluated by culture-dependent and independent methods // Front. Microbiol. 2019. V. 10. P. 1018. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01018>
 35. Rochera C., Fernández-Valiente E., Van de Vijver B., Rico E., Toro M., Vincent W.F., Quesada A., Camacho A. Community structure and photosynthetic activity of benthic biofilms from a waterfall in the maritime Antarctica // Polar Biol. 2013. V. 36. P. 1709–1722. <https://doi.org/10.1007/s00300-013-1388-3>
 36. Rosa L.H., Zani C.L., Cantrell C.L., Duke S.O., Van Dijk P., Desideri A., Rosa C.A. Fungi in Antarctica: diversity, ecology, effects of climate change, and bioprospection for bioactive compounds // Fungi of Antarctica. Switzerland: Springer Cham, 2019. P. 1–17.
 37. Singh S.M., Elster J. Cyanobacteria in Antarctic Lake environments // Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Dordrecht: Springer, 2007. P. 303–320.
 38. Silva L.J., Crevelin E.J., Souza D.T., Lacerda-Júnior G.V., De Oliveira V.M., Ruiz A.L.T.G., Rosa L.H., Moraes L.A.B., Melo I.S. Actinobacteria from Antarctica as a source for anticancer discovery // Sci Rep. 2020. V. 10. P. 13870. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69786-2>
 39. Severgnini M., Canini F., Consolandi C., Camboni T., D'Acqui P.L., Mascalchi C., Ventura S., Zucconi L. Highly differentiated soil bacterial communities in Victoria Land macro-areas (Antarctica) // FEMS Microbiol. Ecol. 2021. V. 97. P. 7. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiab087>
 40. Sommers P., Darcy J.L., Gendron E.M., Stanish L.F., Bagshaw E.A., Porazinska D.L., Schmidt S.K. Diversity patterns of microbial eukaryotes mirror those of bacteria in Antarctic cryoconite holes // FEMS Microbiol. Ecol. 2018. V. 94(1). P. 167. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix167>
 41. Sumner D.Y., Jungblut A.D., Hawes I., Andersen D.T., Mackey T.J., Wall K. Growth of elaborate microbial pinnacles in Lake Vanda, Antarctica // Geobiology. 2016. V. 14(6). P. 556–574. <https://doi.org/10.1111/gbi.12188>
 42. Taton A., Grubisic S., Brambilla E., De Wit R., Wilmotte A. Cyanobacterial diversity in natural and artificial microbial mats of lake Fryxell (McMurdo Dry Valleys, Antarctica): a morphological and molecular approach // Appl. Env. Microbiol. 2003. V. 69(9). P. 5157–5169. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.9.5157-5169.2003>
 43. Teixeira L., Peixoto R., Cury J., Sul W.J., Pellizari V.H., Tiedje J., Rosado A.S. Bacterial diversity in rhizosphere soil from Antarctic vascular plants of Admiralty Bay, maritime Antarctica // ISME J. 2010. V. 4. P. 989–1001. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.35>
 44. Ugolini F.C., Bockheim J.G. Antarctic soils and soil formation in a changing environment: a review // Geoderma. 2008. V. 144(1–2). P. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2007.10.005>
 45. Velichko N.V., Smirnova S.V., Averina S.G., Pinevich A.V. A survey of Antarctic cyanobacteria // Hydrobiologia. 2021. V. 848(11). P. 1–26. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04588-9>
 46. Warwick F.V., Quesada A. Cyanobacteria in the cryosphere: snow, ice and extreme cold // Ecology of Cyanobacteria II. Dordrecht: Springer, 2012. P. 387–399.
 47. Wood S.A., Mountfort D., Selwood A.I., Holland P.T., Puddick J., Cary S.C. Widespread distribution and identification of eight novel microcystins in Antarctic cyanobacteria mats // Appl. Env. Microbiol. 2008. V. 74. P. 7243–7251.

48. Yergeau E. Fell-field soil microbiology / In: Cowan D. (ed) Antarctic terrestrial microbiology. Berlin-Heidelberg: Springer, 2014. P. 115–129.
49. Yergeau E., Newsham K.K., Pearce D.A., Kowalchuk G.A. Patterns of bacterial diversity across a range of Antarctic terrestrial habitats // *Env. Microbiol.* 2007. V. 9. P. 2670–2682.
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01379.x>
50. Zakhia F., Jungblut A.-D., Taton A., Vincent W.F., Wilmotte A. Cyanobacteria in cold environments // *Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology*. Heidelberg: Springer-Verlag, 2008. P. 121–135.

Organization of Microbial Communities in Soils: Experiment with Fouling Glasses in Extreme Terrestrial Landscapes of Antarctica

A. V. Yakushev^{1, *}, N. V. Velichko², D. G. Fedorov-Davydov³, N. S. Mergelov⁴, A. V. Lupachev³, D. E. Rabochaya², A. F. Belosokhov¹, and V. S. Soina¹

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

²*St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199178 Russia*

³*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, 142290 Russia*

⁴*Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

*e-mail: a_yakushev84@mail.ru

The study of microbial complexes in organoaccumulative horizons of Antarctic soils (Cryosols, Leptosols) at the Larsemann Hills, Schirmacher oases, and King George Island was carried out by the fouling glass method. The method allows to study the taxonomic composition of microorganisms, features of their morphology, interorganismal interactions and spatial organization of the complex of microorganisms, as well as to simulate the processes of colonization of mineral surfaces. The microbial complex in different samples and in different years was in the same period of sample collection at different stages of development. Microscopic mycelium of fungi is not abundant in all algae and moss associations, in some it is practically absent. Among algae in a number of habitats, not cyanobacteria dominate, but eukaryotic algae: diatoms, green and streptophytes. The totality of the complex features indicate the extremity of the habitat: one morphotype of melanized fungal mycelium dominates in a particular sample; there is no diversity of spore forms, which indirectly indicates a low taxonomic diversity of fungi; multiple chlamyospore formation and development microcycle are common; among cyanobacteria, brown and reddish coloration is often found and the formation of biofilms on glasses is limited to microcolonies, while algal biofilms abundantly cover the soil of the studied horizons. Apparently, extended biofilms are formed in a time exceeding the exposure time of the glasses. Hypolithic communities did not colonize new habitats (glasses) for several years of exposure, unlike the bottoms of hydromorphic valleys and lake basins in oases (glasses overgrown in a year) and King George Island (glasses overgrown in 10 days).

Keywords: Antarctic soils, hypolithic horizons, biofilms, micromycetes