

ОБЗОР

УДК: 579.26:631.46

МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА ПОЧВ РОССИЙСКИХ ПОЛЯРНЫХ СТАНЦИЙ
ВОСТОЧНОЙ АНТАРКТИДЫЛ.В. Лысак^{1,*}, И.А. Максимова¹, Д.А. Никитин^{1,2}, А.Е. Иванова^{1,3},
А.Г. Кудинова⁴, В.С. Соина¹, О.Е. Марфенина¹¹Факультет почвоведения, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12;²Почвенный институт имени В.В. Докучаева, Россия, 119017, г. Москва, Пыжевский пер., 7;³Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Россия, 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33;⁴Институт молекулярной генетики, Россия, 123182, г. Москва, площадь академика И.В. Курчатова, д. 2

*e-mail: lvlysak@mail.ru

Изучение микробных сообществ почв Антарктиды является исключительно важным направлением исследований, которое позволяет расширить наши знания об участии микроорганизмов в первичном почвообразовании, особенностях формирования микробных сообществ в экстремальных местообитаниях и представляет значительный интерес для направленного поиска микроорганизмов – потенциальных объектов биотехнологии. В настоящем обзоре обобщены результаты многолетних (2012–2017 гг.) комплексных исследований микробных сообществ почв российских полярных станций Восточной Антарктиды – оазис Ширмахера (станция Новолазаревская), Холмы Ларсеманн (станция Прогресс) и Холмы Тала (станция Молодежная). Впервые для этого региона проведена оценка биомассы почвенных микроорганизмов с помощью методов прямой микроскопии. Общие запасы микробной биомассы невелики, в составе доминируют (77–99%) грибы. Особенностью антарктических почв является высокое содержание и морфологическое разнообразие мелких форм микроорганизмов: грибы представлены преимущественно одноклеточными структурами (спорами малых размеров и дрожжами), бактерии – фильтрующимися формами. В то же время микроорганизмы могут вносить существенный вклад в такие важные экологические функции почвы, как эмиссия парниковых газов, особенно в теплые периоды года при достижении почвой стойких положительных температур. Это следует учитывать при создании моделей и прогнозов глобального потепления климата. А использование различных методов изоляции для анализа микробного населения почв, в том числе сукцессионный подход, позволяет существенно расширить представления о таксономическом разнообразии культивируемых грибов и бактерий в почвах Антарктиды.

Ключевые слова: Антарктида, почвы, бактерии, грибы, биомасса микроорганизмов, биологическая активность

Исследования микроорганизмов в Антарктиде начаты еще в прошлом веке и проводились, главным образом, в районе Сухих Долин, станции Мак-Мердо, Трансантарктических гор, на Антарктическом полуострове и прилегающих островах [1–4].

Данные по численности отдельных эколого-трофических групп и разнообразию микроорганизмов в антарктических почвах, полученные традиционными классическими методами микробиологии, обобщены в работах зарубежных авторов и относятся, в основном, к территориям Западной Антарктиды [5–9]. Проводимые в последнее время интенсивные молекулярно-генетические исследования таксономического разнообразия микроорганизмов также были выполнены в этом районе [10–12]. Опубликованные данные свидетельствуют о значительной заселенности антарктических почв микроорганизмами.

Сравнительно недавно началось систематическое изучение примитивных почв, а также населяющих их микроорганизмов в районе российских антарктических станций, в неисследованных ранее оазисах береговой части Восточной Антарктиды [8, 12–20]. Здесь отсутствуют сосудистые растения с корневыми системами. Доминирование мхов, лишайников и цианобактерий на поверхности почвы и скальных пород создает уникальные экологические ниши для развития микроорганизмов. В этих местообитаниях ведущая роль в процессах почвообразования принадлежит грибам и бактериям как организмам, наиболее приспособленным к жизни в экстремальных условиях.

Изучение микробных сообществ почв Антарктиды представляется весьма важным как для понимания особенностей трансформации минеральных субстратов в условиях экстремального почвообразования, так и в плане изучения современных ана-

логов почв, существовавших на планете до появления высших сосудистых растений с корневыми системами.

В настоящем обзоре представлены результаты исследования микробных сообществ почв Восточной Антарктиды, проводившегося сотрудниками и аспирантами кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ в 2012–2017 гг.

Объектами исследования служили образцы почв, отобранные участниками 55–58-й Российских антарктических экспедиций в районе оазисов Ширмахер (станция Новолазаревская), Холмы Ларсеманн (станция Прогресс) и Холмы Тала (станция Молодежная). Изучены почвы с органогенными горизонтами (первичные продуценты – цианобактерии и зеленые водоросли; органогенные горизонты формируются под покровом естественных “каменных мостовых”, которые представляют собой скопление мелких обломков горных пород, сформировавшееся на дневной поверхности в результате дефляционных (удаление мелкозема ветром) и/или мерзлотных (вымораживание обломков к поверхности) процессов, а также почвы с поверхностными (эпизадафическими) органогенными горизонтами (моховой и лишайниковый покров, альго-бактериальные маты). Кроме того, изучены “безгумусные почвы” (почвы без макроскопических органогенных горизонтов) и эндолитные почвоподобные тела, развивающиеся на поверхности скальной породы. Всего проанализировано 76 образцов почв из 21 профиля.

Микробная биомасса в почвах Восточной Антарктиды

Большую часть микробной биомассы в изученных почвах Восточной Антарктиды составляют грибы (от 88 до 99%) [21]. Биомасса микроорганизмов (грибы и бактерии) в большинстве исследованных почв прибрежных оазисов Восточной Антарктиды невысока и варьирует от 72,0 до 308,0 мкг С/г почвы. Это на порядок меньше, чем в зональных почвах умеренных широт [22, 23] и сопоставимо с данными по таким экстремальным местообитаниям, как полярные пустыни Арктики. В большинстве изученных нами антарктических почв масса микробного углерода больше в подповерхностных горизонтах.

Вклад углерода биомассы микроорганизмов в общий органический углерод исследованных почв Антарктиды весьма велик и может достигать 9% в почвах с моховым покровом. Известно, что углерод клеток микроорганизмов составляет до 50% ее сухой массы [24].

Почвы Восточной Антарктиды можно разделить на два типа по распределению микробной биомассы. К первому типу отнесены почвы под моховым покровом, профиль которых содержит большую биомассу грибов и малую – бактерий. Ко второму типу принадлежат “каменные мостовые”, в профиле которых биомасса грибов мала, но относительно велико содержание бактерий.

Бактериальная биомасса в почвах Восточной Антарктиды

Численность бактерий в антарктических образцах варьирует от 30 до 1500 млн клеток/г почвы, что значительно (на 1–2 порядка) меньше, чем в почвах умеренного пояса [25–27]. Величина бактериальной биомассы составляет в образцах из оазиса Холмы Ларсеманн и с территории Холмов Тала, соответственно, 0,5–15,4 и 1,2–2,8 мкг С/г почвы (рис. 1). Меньшая биомасса бактерий в почвах оазиса Холмы Тала по сравнению с Холмами Ларсеманн может быть связана с отсутствием мохового покрова на поверхности почв. Средние значения биомассы бактерий выше в верхних горизонтах почв с развитым мохово-лишайниковым покровом и альго-бактериальными матами, и ниже в почвах без поверхностных органогенных горизонтов и в подповерхностных горизонтах (3–15 и 1–2 мкг С/г почвы, соответственно) (рис. 2). В некоторых верхних горизонтах почв (оазис Холмы Ларсеманн) содержание бактерий в составе микробной биомассы может достигать значений 11,7 и 6,6%, что даже выше, чем в почвах умеренных широт [22, 23].

Бактериальные сообщества почв в оазисах Ларсеманн и Холмы Тала содержат значительное количество фильтрующихся (проходящих через мембранные фильтры с размером пор менее 220 нм) форм бактерий [28]. Установлено их высокое (>50%) присутствие в исследованных образцах, доля их значительно выше, чем в зональных почвах средней полосы России [25, 29]. По-видимому, малые размеры бактерий следует рассматривать как адаптацию к суровым климатическим условиям Антарктиды.

Исследования фильтратов почвенной суспензии методами просвечивающей и сканирующей электронной микроскопии свидетельствуют о значительном морфологическом разнообразии фильтрующихся форм бактерий. Встречаются, в основном, два типа клеток: первый характеризуется наличием толстых клеточных стенок, мощной капсулы, S-слоев, второй имеет обычное строение. Толстая клеточная стенка, капсула, S-слои, мелкие размеры клеток позволяют провести некоторую аналогию с цистоподобными клетками, ранее наблюдавшимися нами в мерзлотных почвах и подпочвенных слоях вечной мерзлоты тундровых почв Субарктики [6, 30, 31].

Грибная биомасса в почвах Восточной Антарктиды

Грибы в почвах Восточной Антарктиды в основном (до 80%) представлены мелкими (2–3 мкм) спорами, а не мицелием [21, 32]. Максимальная длина мицелия ($380,2 \pm 29$ м/г почвы) регистрируется в увлажненных почвах под моховым покровом. В почвах без органогенных горизонтов длина мицелия значительно меньше. В “безгумусных почвах” биомасса грибов ($45,0 \pm 6$ мкг С/г почвы) и

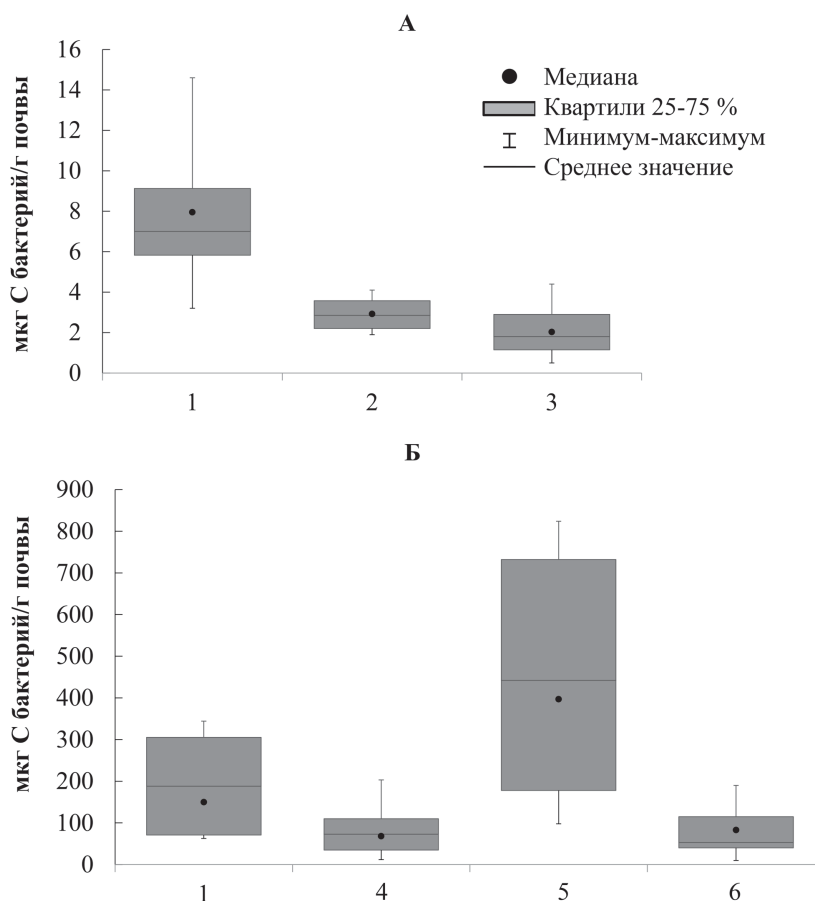


Рис. 1. Биомасса бактерий (А) и грибов (Б) в почвах оазисов Восточной Антарктиды [21]. Почвы: 1 — гиполитные органогенные горизонты с цианобактериями и зелеными водорослями; 2 — верхние горизонты почв без разрастаний цианобактерий и водорослей; 3 — минеральные горизонты; 4 — “каменные мостовые”; 5 — с моховым покровом; 6 — “безгумусовые почвы”

длина мицелия ($35,2 \pm 6$ м/г почвы) являются минимальными. В антарктических почвах происходит истончение грибного мицелия, большая его часть (до 94%) представлена тонкими гифами диаметром менее 3 мкм. Численность грибных спор в почвах колеблется от 10^2 до 10^4 клеток/г почвы, что на 2–3 порядка ниже, чем в почвах умеренных широт. Микобиота влажных биотопов, богатых органическим веществом, согласно данным люминесцентной микроскопии, в основном представлена одноклеточными (до 85–95%), а не мицелиальными формами.

Грибная биомасса в большинстве изученных почв восточной части континента (“безгумусных почвах”, “каменных мостовых”, реголитах) составляет 47–70 мкг С/г почвы [32]. Низкие значения биомассы связаны с малой долей мицелия и элиминацией спор большого размера (>5 мкм) в почвах, подвергающихся низким отрицательным температурам. И только в некоторых биотопах, характеризующихся высокой влажностью и обилием органических веществ (донных грунтах озер, глееземах и мохово-торфяных горизонтах) грибная биомасса заметно выше и достигает 280–920 мкг С/г почвы (рис. 1) [21].

Наибольшее содержание грибной биомассы и минимальное количество меланизированного ми-

целия отмечается в подповерхностных горизонтах почв (рис. 2). Такой характер распределения нетипичен для большинства почв других географических регионов [22] и связан, по-видимому, с экстремальными экологическими условиями (избыточное ионизирующее излучение, резкие перепады температур и т.д.), создающимися на поверхности грунта [10, 33]. Среди биотопов Восточной Антарктиды максимальная доля меланизированного мицелия ($>60\%$) выявлена в почвах “каменных мостовых” и реголитов, а минимальная (15 и 24%) — в донных осадках озер, глееземах и почвах под мхами (22–41%) [21].

Биологическая активность почв Антарктиды

Поскольку до сих пор вопрос об участии микроорганизмов в процессах трансформации углерода и азота в антарктических почвах остается мало изученным, актуальна оценка показателей биологической активности микробных сообществ (продуцирование углекислого газа, денитрификация и азотфиксация) (таблица). Продуцирование углекислого газа в разных почвах Антарктиды варьирует от 0,47 до 2,34 мкг С- CO_2 /г · сут. Интенсивность процесса, как правило, снижается вниз по профилю. Максимальные показатели зафиксированы в верхних горизонтах (“каменные мостовые”)

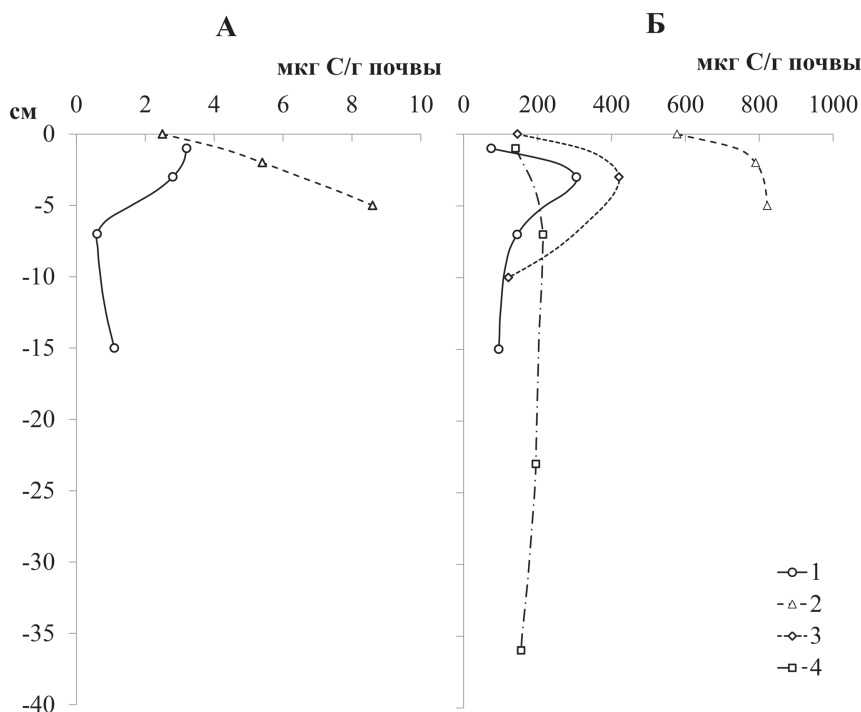


Рис. 2. Распределение биомассы бактерий (А) и грибов (Б) в профилях различных почв Восточной Антарктиды [32].
Почвы: 1 — "каменные мостовые"; 2 — с моховым покровом; 3 — реголит, 4 — глеезем

с гиполитными альго-бактериальными сообществами, минимальные — в нижних минеральных горизонтах почв.

Интенсивность азотфиксации низка (от 0,08 до 55,85 нг C_2H_4 /г · сут) и наибольших значений достигает в горизонте с высоким содержанием бактериальной биомассы — $4,4 \pm 0,21$ мкг С/г почвы.

Интенсивность денитрификации (эмиссия N_2O) варьирует от 0,09 до 19,28 мкг $N-N_2O$ /г · сут, достигая максимального значения в оторфованном горизонте. Несколько меньшие, но также высокие показатели денитрификации (12,94 и 13,87 мкг $N-N_2O$ /г · сут.) наблюдаются в поверхностных гиполитных альго-бактериальных горизонтах.

Максимальных значений показатели потенциальной биологической активности достигают в горизонтах с высокой численностью бактерий и максимальной длиной мицелия грибов. В целом, биологическая активность в почвах Антарктиды менее интенсивна [21, 34] по сравнению с почвами умеренного пояса [35].

Очевидно, что в теплые периоды года, при достижении почвой стойких положительных температур, микроорганизмы могут вносить существенный вклад в такие важные экологические функции почвы, как эмиссия парниковых газов [36].

Таксономическое разнообразие бактериальных сообществ

Таксономическое разнообразие бактериальных сообществ антарктических почв исследовано при помощи метода FISH и классического метода посева на глюкозо-пептонно-дрожжевую среду.

В этих почвах, согласно данным, полученным методом FISH, доминируют представители домена Bacteria (74,4% и более), содержание представителей домена Archaea не превышает 22% [27, 28]. Максимальная доля архей (22%) обнаруживается в горизонте с примесью торфяного материала. Это может быть связано с присутствием в подобных субстратах значительного количества метаногенов (филум Euryarchaeota) [26, 37, 38].

Среди домена Bacteria при помощи специфичных зондов выявляются филумы Proteobacteria (альфа-, бета- и гамма-протеобактерии), Actinobacteria, Planctomycetes, Acidobacteria. В большинстве исследованных образцов содержание протеобактерий составляет более 50% от числа идентифицированных клеток бактерий, содержание филумов Actinobacteria (8–28%), Planctomycetes (8–24%) и Acidobacteria (1–8%) меньше. Среди филума Proteobacteria присутствие представителей отдельных классов различно, доля альфа-протеобактерий варьирует от 11 до 28%, бета-протеобактерий — от 7 до 28%, гамма-протеобактерий — от 4 до 38%.

Максимальное содержание ацидобактерий, типичных обитателей сфагновых болот [38], выявляется в горизонте с примесью торфянистого материала (8%) и более кислым pH, чем в выше- и нижележащих горизонтах (pH = 4,0–4,3 и 5,2–5,5 соответственно).

Классический метод посева разведений почвенной суспензии оказался малоэффективным для изучения таксономического разнообразия бактерий в почвах Антарктиды. Очевидно, что из-за особенностей, связанных с отбором и транспортировкой почвенных образцов из такого труднодоступ-

Таблица

Показатели потенциальной биологической активности почв оазиса Холмы Ларсеманн [21]

№ разреза (образца)	Горизонт, глубина (см)	Интенсивность азотфиксации, $\text{нг C}_2\text{H}_4/\text{г} \cdot \text{сут.}$	Интенсивность денитрификации, $\text{мкг N}_2\text{O}/\text{г} \cdot \text{сут.}$	Продукция CO_2 , $\text{мкг CO}_2/\text{г} \cdot \text{сут.}$
I. Почвы с гиполитными органогенными горизонтами				
10-15L1	GP/B _{algae} , 0–1	0,51±0,05	40,67±11,72	6,07±1,60
	B1, 1–3	55,85±3,17	14,78±4,04	5,51±2,23
	B2, 3–10	10,60±0,40	5,55±0,18	4,75±0,02
10-06	GP/B _{algae} , 0–2	0,36±0,03	19,66±10,35	8,60±2,64
	T/Ah, 2–4	1,85±0,02	60,60±8,83	5,27±1,90
	B, 4–10	1,10±0,04	25,28±0,60	1,76±0,19
	B, 10–20	0,62±0,04	23,47±2,60	1,72±1,01
M1 10-15P1	GP/B _{algae} , 0–1	0,52±0,13	43,58±5,45	6,65±0,42
	GP, 0–2	0,08±0,01	8,59±3,75	2,70±0,54
	B1, 2–10	11,80±1,75	4,38±0,19	5,80±1,17
II. Почвы с поверхностными органогенными горизонтами (мохово-лишайниковый покров)				
M3	O, 0–1	3,75±1,85	0,28±0,03	2,58±1,31
	B, 1–2	0,35±0,01	10,23±5,60	2,82±0,50
10-20	O, 0–1	17,81±4,46	7,6±0,9	10,8±0,9
	B _{2 fungi} , 2–3	18,7±0,57	10,1±2,6	14,8±0,8
III. Почвы с поверхностными органогенными горизонтами (альго-бактериальные маты)				
NSM 10-32	GP/ O _{algae-bact} , 0–2	10,77±1,6	5,93±0,4	2,0±0,07
	B, 2–20	48,77±2,32	0,03±0,001	1,0±0,01
	B/B _g , 20–30	38,87±2,83	0,01±0,001	1,0±0,2
	B _{gt} , 30–50	27,93±8,8	1,3±0,05	0,9±0,01
	(B _{g2}) 50–60	7,67±1,1	1,6±1,2	1,0±0,03
NSM 10-04	B _{algae} , 1–2	13,8±0,44	11,9±1,94	1,6±0,2
	B ₁ , 2–10	15,37±0,54	0,7±0,47	1,0±0,04
	B ₂ , 10–12	18,18±0,64	0,003±0,001	1,75±0,05
	B ₃ , 50–70	26,6±3,74	0,1±0,01	1,3±0,02

ного региона, как Антарктида, необходимо использование приемов, с помощью которых можно было бы получить максимум информации о таксономическом разнообразии культивируемых бактерий в антарктических почвах. Одним из таких приемов служит сукцессионный подход [39, 40].

Длительная инкубация контрастных по содержанию органического вещества (0,14% и 0,41% углерода) образцов почвы при постоянных уровнях влажности (30% от полной полевой влагоемкости) и температуры (5°C и 20°C), а также регулярный высев образцов почвы (через 1, 4, 7, 14, 30, 45 и 60 сут инкубации) позволяют выделить представителей более широкого спектра родов бактерий.

Максимальное разнообразие бактерий наблюдается через 7–14 сут эксперимента. Помимо грамположительных бактерий (бацилл и коринеформ), которые обычно выделяются из образцов при единичных посевах, удается выделять широкий спектр грамотрицательных бактерий. На основании анализа последовательностей гена 16S рРНК большинство штаммов относятся к филуму протеобактерий (виды родов *Acinetobacter*, *Aquaspirillum*, *Bosea*, *Brevundimonas*, *Delftia*, *Pseudomonas*, *Ralstonia*, *Sphingomonas*, *Sphingopyxis*, *Stenotrophomonas*, *Variovorax*). Среди них обнаружены известный психрофильный вид *Sphingopyxis bauzanensis* [41] и олиготрофный вид *Ralstonia picketti* [42], для которого характерны

размеры клеток менее 220 нм. Можно предположить, что данный вид бактерий присутствует во фракции фильтрующихся форм прокариот.

Таксономическое разнообразие культивируемых грибов

Для характеристики видового разнообразия культивируемых микроскопических грибов традиционно используется метод посева почвенных разведений на плотные питательные среды. Однако с учетом низкотемпературных условий исходных местообитаний, помимо стандартных температурных (25°C) условий инкубации посевов, целесообразно осуществлять культивирование и при 5°C [4, 32, 43].

Численность культивируемых представителей микобиоты в образцах почв Антарктиды колеблется от $0,8 \cdot 10^2$ до $1,2 \cdot 10^4$ КОЕ/г почвы. Наибольшее количество грибов выявляется в образцах почв с развитым моховым покровом, наименьшее — в почвах, лишенных мхов и лишайников. Максимальная численность КОЕ микроскопических грибов, вне зависимости от биотопа и типа почвы, регистрируется в подповерхностных горизонтах. Такое распределение численности культивируемых пропагул согласуется с данными о характере распределения общей грибной биомассы и отличает почвы Антарктиды от почв других природных географических зон [36, 39].

В ходе данных работ выявлено 142 вида грибов, относящихся к 71 роду из 3 отделов (Mucoromycota, Ascomycota, Basidiomycota) [44]. Отдел Mucoromycota представлен видами родов *Absidia*, *Mortierella*, *Mucor*, *Rhizopus* и *Umbelopsis*. Отдел Ascomycota — видами родов *Antarctomyces*, *Thelebolus*, *Talaromyces*, *Pseudogymnoascus* и дрожжами *Debaryomyces hansenii*, а также большим разнообразием анаморфных мицелиальных микроскопических грибов родов *Penicillium* (27 видов), *Phoma* (11 видов), *Cladosporium* (9 видов), *Cadophora* (8 видов), *Aspergillus* (7 видов), *Thelebolus* (5 видов), *Alternaria* (4 вида). Отдел Basidiomycota представлен исключительно дрожжами, относящимися к 9 родам — *Filobasidium*, *Glaciozyma*, *Goffeauzyma*, *Hannaella*, *Leucosporidium*, *Mrakia*, *Phenoliferia*, *Rhodotorula*, *Vishniacozyma* [45].

В отдельных образцах антарктических почв обнаруживаются от 2 до 9 видов микромицетов и/или дрожжей. Максимальным видовым разнообразием характеризуются почвы, лишенные мохового и/или лишайникового покрова — “каменные мостовые”, “безгумусные почвы”; здесь доминируют меланизированные формы *Cladosporium*, *Cadophora*, *Alternaria*, *Epicoccum*, *Exophiala*. В почвах под моховым или лишайниковым покровом число видов грибов сокращается до 2–5, причем преобладают грибы с каротиноидными пигментами — представители родов *Phoma*, *Thelebolus*, *Ascochyta*, *Penicillium*, *Aureobasidium*, *Rhodotorula*. Преобладание пигментированных микромицетов является характерной чертой микобиоты экстремальных местообитаний [46–49].

В экспериментальных исследованиях устойчивость краснопигментированных видов к неблагоприятным факторам была неоднократно продемонстрирована ранее [50]. В придонных отложениях озер доминируют виды родов *Antarctomyces*, *Hyphozyma*, *Geotrichum*, *Phoma*, *Thelebolus*, *Tolypocladium*. Экологические предпочтения *Penicillium* были весьма разнородны: одни виды (*P. aurantiogriseum* Dierckx, *P. brevicompactum* Dierckx, *P. citrinum* Thom, *P. chrysogenum* Thom, *P. funiculosum* Thom) часто встречаются в почвах, покрытых мхами, в то время как другие (*P. canescens* Sopp, *P. fellutanum* Biourge, *P. janczewskii* K.W. Zaleski) — в солончаках и “каменных мостовых” с альго-бактериальными пленками, большинство же видов этого рода отношения к конкретным типам биотопов не проявляют. В ряде почв Антарктиды, которым свойственны высокая влажность и обилие органических веществ, микобиота представлена исключительно дрожжами, среди которых доминирует *Goffeauzyma gilvescens* (Chernov & Bab'eva) Xin Zhan Liu, F.Y. Bai, M. Groenew. & Boekhout [43], ранее встречавшийся в Арктике и высокогорных районах [51–53]. То, что дрожжи являются важным компонентом биогеоценозов Антарктиды, было показано и ранее как в работах отечественных ученых [54, 55], так и в зарубежных публикациях [56]. Большая часть выделенных нами в ходе данного исследования грибов являются диморфными, что можно рассматривать как адаптацию к существованию в экстремальных криоаридных условиях.

Для расширения выделяемого видового разнообразия культивируемых микроскопических грибов целесообразно применение сукцессионного подхода. Сукцессионный анализ двух контрастных по содержанию органического вещества и влажности почв — “каменной мостовой” и почвы под моховым покровом — позволил выявить в 2,5–3 раза большее, чем при единичных посевах, суммарное разнообразие микроскопических грибов (до 15–19 видов из каждого образца почвы) [43]. Состав выделяемых грибных сообществ зависит от температуры культивирования: при 25°C преобладают представители родов *Aspergillus* и *Penicillium*, а при 5°C — типичные полярно-альпийские виды *Thelebolus microsporus* (Berk. & Broome) Kimbr. и *G. gilvescens*.

В ходе проведенного исследования нами расширен список видов микромицетов на 15 видов, которые ранее не встречались в почвах и субстратах Антарктиды. Это *Cadophora novi-eboraci* R. Travadon, D.P. Lawr., Rooney-Lath., Gubler, Rolshausen & K. Baumgartner, *Coniothyrium glomeratum* Corda, *Cryptendoxyla hypophloia* Malloch & Cain, *Eurotium niveoglaucum* (Thom & Raper) Malloch & Cain, *Lecanicillium fungicola* (Preuss) Zare & W. Gams, *Microascus cinereus* Curzi, *Microsphaeropsis olivacea* (Bonord.) Höhn., *Monocillium nordinii* (Bourch.) W. Gams, *Oedoecephalum nicotianae* Oudem., *Ophiocordyceps sinensis* (Berk.) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora, *Simplicillium aogashimaense* Nonaka, Kaifuchi &

Masuma, *Symptodiomyopsis kandeliae* G.Y. Liou, Y.H. Wei & F.L. Lee, *Paraphoma fimeti* (Brunaud) Gruyter, Aveskamp & Verkley, *Periconia igniaria* E.W. Mason & M.B. Ellis, *Peyronellaea calorpreferens* (Boerema, Gruyter & Noordel.) Aveskamp, Gruyter & Verkley. Почти половина из них (7 видов) обнаружена в ходе сукцессионного анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cameron R.E., Hanson R.B., Lacy G.N. and Morelli F.A. Soil microbial and ecological investigations in the Antarctic interior // *Antarct. J. US*. 1970. Vol. 5. N 4. P. 87–88.
2. Friedmann E.I. Endolithic microorganisms in the Antarctic cold desert // *Science*. 1982. Vol. 215. N 4536. P. 1045–1253.
3. Vishniac H.S. The microbiology of Antarctic soils // *Antarctic Microbiology* / Ed. E. J. Friedmann. N.Y.: Wiley-Liss, 1993. P. 297–341.
4. Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Karasev S.G., Gurina L.V., Evtushenko L.I., Ozerskaya S.M., Gavrish E.Yu., Spirina E.V., Gilichinskii D.A., Vorob'eva E.A. Survival of micro-mycetes and actinobacteria under conditions of long-term natural cryopreservation // *Microbiology*. 2001. Vol. 70. N 3. P. 356–364.
5. Friedmann E.I., Weed R. Microbial trace-fossil formation, biogenous, and abiotic weathering in the Antarctic cold desert // *Science*. 1987. Vol. 236. N 4802. P. 703–705.
6. Gilichinsky D.A., Wilson G.S., Friedmann E.I., McKay C.P., Sletten R.S., Rivkina E.M., Vishnivetskaya T.A., Erokhina L.G., Ivanushkina N.E., Kochkina G.A., Shcherbakova V.A., Soina V.S., Spirina E.V., Vorobyova E.A. Microbial populations in Antarctic permafrost: biodiversity, state, age, and implication for astrobiology // *Astrobiology*. 2007. Vol. 7. N 2. P. 275–311.
7. Ludley K.E., Robinson C.H. 'Decomposer' Basidiomycota in Arctic and Antarctic ecosystems // *Soil Biol. Biochem.* 2008. Vol. 40. N 1. P. 11–29.
8. Gilichinsky D., Abakumov E., Abramov A., Fyodorov-Davydov D., Goryachkin S., Lupachev A., Mergelov N., Zazovskaya E. Soils of Mid and Low Antarctic: diversity, geography, temperature regime // *Proceedings of the 19th World Congress of Soil Science: Soil Solutions for a Changing World* (Brisbane, Australia, 1–6 August 2010). 2010. P. 32–35.
9. Wang N.F., Zhang T., Zhang F., Wang E.T., He J.F., Ding H., Tao B., Liu J., Xiang B.R., Zang J.Y. Diversity and structure of soil bacterial communities in the Fildes Region (maritime Antarctica) as revealed by 454 pyrosequencing // *Front. Microbiol.* 2015. Vol. 6. N 1188. DOI: 10.3389/fmicb.2015.01188
10. Yergeau E., Kang S., He Z., Zhou J., Kowalchuk G.A. Functional microarray analysis of nitrogen and carbon cycling genes across an Antarctic latitudinal transect // *ISME J.* 2007. Vol. 1. N 2. P. 163–179.
11. Zeng X., Xiao X., Wang F. Response of bacteria in the deep-sea sediments and the Antarctic soils to carbohydrates: effects on ectoenzyme activity and bacterial community // *J. Environ. Sci. (China)*. 2010. Vol. 22. N 11. P. 1779–1785.
12. Manucharova N.A., Trosheva E.V., Kol'tsova E.M., Demkina E.V., Karaevskaya E.V., Rivkina E.M., Mardanov A.V., El'-Registan G.I. Characterization of the structure of the prokaryotic complex of Antarctic permafrost by molecular genetic techniques // *Microbiology*. 2016. Vol. 85. N 1. P. 102–108.
13. Абакумов Е.В. Почвы Западной Антарктики. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2011. 112 с.
14. Курцидели И.Ю., Власов В.Ю., Абакумов Е.В., Гиличинский В.Ф. Разнообразие и ферментативная активность микромицетов из почв Антарктики // *Микол. фитопатол.* 2010. Т. 44. № 5. P. 387–397.
15. Горячкин С.В., Гиличинский Д.А., Мergелов Н.С., Конюшков Д.Е., Лупачев А.В., Абрамов А.А., Долгих А.В., Зазовская Э.П. Почвы Антарктиды: первые итоги, проблемы и перспективы исследований // *Геохимия ландшафтов и география почв* (к 100-летию М.А. Глазовской). Докл. Всеросс. научн. конф. (Москва, 4–6 апреля 2012 г.). М., 2012. С. 361–388.
16. Mergelov N.S., Goryachkin S.V., Shorkunov I.G., Zazovskaya E.P., Cherkinsky A.E. Endolithic pedogenesis and rock varnish on massive crystalline rocks in East Antarctica // *Eurasian Soil Sci.* 2012. Vol. 45. N 10. P. 901–917.
17. Bajerski F., Wagner D. Bacterial succession in Antarctic soils of two glacier forefields on Larsemann Hills, East Antarctica // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2013. Vol. 85. N 1. P. 128–142.
18. Kochkina G.A., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E., Chigineva N.I., Vasilenko O.V., Spirina E.V., Gilichinsky D.A. Fungal diversity in the Antarctic active layer // *Microbiology*. 2014. Vol. 83. N 1–2. P. 94–101.
19. Караевская Е.С., Демидов Н.Э., Шмелев Д.Г., Ривкина Е.М., Булат С.А. Изучение бактериальных сообществ многолетнемерзлых пород оазисов Антарктиды методами культивирования // *Пробл. Аркт. Антарк.* 2017. № 2 (112). С. 27–42.
20. Mergelov N., Mueller C.W., Prater I., Shorkunov I., Dolgikh A., Zazovskaya E., Shishkov V., Krupskaya V., Abrosimov K., Cherkinsky A., Goryachkin S. Alteration of rocks by endolithic organisms is one of the pathways for the beginning of soils on Earth // *Sci. Rep. UK*. 2018. Vol. 8:3367.
21. Nikitin D.A., Marfenina O.E., Kudina A.G., Lysak L.V., Mergelov N.S., Dolgikh A.V., Lupachev A.V. Microbial biomass and biological activity of soils and soil-like bodies in coastal oases of Antarctica // *Eurasian Soil Sci.* 2017. Vol. 50. N 9. P. 1086–1097.
22. Polyanskaya L.M., Zvyagintsev D.G. The content and composition of microbial biomass as an index of the ecological status of soil // *Eurasian Soil Sci.* 2005. Vol. 38. N 6. P. 625–633.
23. Polyanskaya L.V., Prihod'ko V.E., Lomakin D.G., Chernov I.Yu. The number and biomass of microorganisms in ancient buried and recent chernozems under different land uses // *Eurasian Soil Sci.* 2016. Vol. 49. N 10. P. 1122–1135.
24. Ball B.A., Virginia R.A. Microbial biomass and respiration responses to nitrogen fertilization in a polar desert // *Polar Biology*. 2014. Vol. 37. N 4. P. 573–585.
25. Lysak L.V., Lapygina E.V., Konova I.A., Zvyagintsev D.G. Population density and taxonomic composition of bacterial nanoforms in soils of Russia // *Eurasian Soil Sci.* 2010. Vol. 43. N 7. P. 765–770.

26. Lysak L.V., Lapygina E.V., Kadulin M.S., Konova I.A. Number, viability, and diversity of the filterable forms of prokaryotes in sphagnum high-moor peat // *Biol. Bull.* 2014. Vol. 41. N 3. P. 228–232.
27. Kudinova A.G., Lysak L.V., Lapygina E.V., Soina V.S., Mergelov N.S. Diversity and viability of prokaryotes in primitive soils of the Larsemann oasis (East Antarctica) // *Biol. Bull.* 2015. Vol. 42. N 2. P. 92–97.
28. Kudinova A.G., Lysak L.V., Soina V.S., Mergelov N.S., Dolgikh A.V., Shorkunov I.G. Bacterial communities in the soils of cryptogamic barrens of East Antarctica (the Larsemann Hills and Thala Hills oases) // *Eurasian Soil Sci.* 2015. Vol. 48. N 3. P. 276–287.
29. Kadulin M.S., Konova I.A., Lysak L.V., Soina V.S., Lapygina E.V., Zvyagintsev D.G. Bacterial nanoforms of some soil concretions // *Moscow Univ. Soil Sci. Bull.* 2012. Vol. 67. N 1. P. 39–44.
30. Kryazhevskikh N.A., Demkina E.V., Gal'chenko V.F., El'-Registan G.I., Manucharova N.A., Soina V.S. Reactivation of dormant and nonculturable bacterial forms from paleosoils and subsoil permafrost // *Microbiology.* 2012. Vol. 81. N 4. P. 435–445.
31. Soina V.S., Lysak L.V., Konova I.A., Lapygina E.V., Zvyagintsev D.G. Study of ultramicrobacteria (Nanoforms) in soils and subsoil deposits by electron microscopy // *Eurasian Soil Sci.* 2012. Vol. 45. N 11. P. 1048–1056.
32. Marfenina O.E., Nikitin D.A., Ivanova A.E. The structure of fungal biomass and diversity of cultivated micro-mycetes in Antarctic soils (Progress and Russkaya stations) // *Eurasian Soil Sci.* 2016. Vol. 49. N 8. P. 934–941.
33. Arenz B., Blanchette R.A., Farrell R.L. Fungal diversity in Antarctic soils // *Antarctic terrestrial microbiology physical and biological properties of Antarctic soils* / Ed. D.A. Cowan. Berlin: Springer, 2014. 328 pp.
34. Gregorich E.G., Hopkins D.W., Elberling B., Sparrow A.D., Novis P., Greenfield L.G., Rochette P. Emission of CO₂, CH₄ and N₂O from lakeshore soils in an Antarctic dry valley // *Soil Biol. Biochem.* 2006. Vol. 10. N 38. P. 3120–3129.
35. Степанов А.Л. Микробная трансформация парниковых газов в почвах. М.: ГЕОС, 2011. 192 с.
36. Dobrovolskaya T.G., Zvyagintsev D.G., Chernov I.Y., Golovchenko A.V., Zenova G.M., Lysak L.V., Manucharova N.A., Marfenina O.E., Polyanskaya L.M., Stepanov A.L., Umarov M.M. The role of microorganisms in the ecological functions of soils // *Eurasian Soil Sci.* 2015. Vol. 48. N 9. P. 959–967.
37. Pankratov T.A., Kachalkin A.V., Korchikov E.S., Dobrovolskaya T.G. Microbial communities of lichens // *Microbiology.* 2017. Vol. 86. N 3. P. 293–309.
38. Dedysh S.N. Cultivating uncultivated bacteria from northern wetlands: knowledge gained and remaining // *Front. Microbiol.* 2011. Vol. 2. N 9. P. 184–190.
39. Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Полянская Л.М., Чернов И.Ю. Структурно-функциональная организация микробных сообществ наземных экосистем. Проблемы фундаментальной экологии. Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). М.: "Научный мир", 1999. С. 147–180.
40. Кожевин П.А. Микробные популяции в природе. М.: Изд-во МГУ, 1989. 175 с.
41. Yabuuchi E., Kosako Y., Yano I., Hotta H., Nishiuchi Y. Transfer of two *Burkholderia* and an *Alcaligenes* species to *Ralstonia* Gen. Nov.: Proposal of *Ralstonia pickettii* (Ralston, Palleroni and Doudoroff 1973) Comb. Nov., *Ralstonia solanacearum* (Smith 1896) Comb. Nov. and *Ralstonia eutropha* (Davis 1969) Comb. Nov. // *Microbiol. Immunol.* 1995. Vol. 39. N 11. P. 897–904.
42. Oelschlagel M., Rckert C., Kalinowski J., Schmidt G., Schlamm M., Tischler D. *Sphingopyxis fribergensis* sp. nov., a soil bacterium with the ability to degrade styrene and phenylacetic acid // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2015. Vol. 65. Part 9. P. 3008–3015.
43. Никитин Д.А., Марфенина О.Е., Максимова И.А. Использование сукцессионного подхода при изучении видового состава микроскопических грибов и содержания грибной биомассы в антарктических почвах // *Микол. фитопатол.* 2017. Vol. 51. № 5. P. 211–219.
44. Spatafora J.W., Chang Y., Benny G.L., et al. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data // *Mycologia.* 2016. Vol. 108. N 5. P. 1028–1046.
45. Liu X.Z., Wang Q.M., Gker M., Groenewald M., Kachalkin A.V., Lumbsch H.T., Millanes A.M., Wedin M., Yurkov A.M., Boekhout T., Bai F.Y. Towards an integrated phylogenetic classification of the Tremellomycetes // *Stud. Mycol.* 2015. Vol. 81. P. 85–147.
46. Vincent W.F. Evolutionary origins of Antarctic microbiota: invasion, selection and endemism // *Antarct. Sci.* 2000. Vol. 12. N 3. P. 374–385.
47. Singh J., Dubey A.K., Singh R.P. Antarctic terrestrial ecosystem and role of pigments in enhanced UV-B radiations // *Rev. Environ. Sci. Bio.* 2011. Vol. 10. N 1. P. 63–77.
48. Onofri S., Zucconi L., Isola D., Selbmann L. Rock-inhabiting fungi and their role in deterioration of stone monuments in the Mediterranean area // *Plant Biosyst.* 2014. Vol. 148. N 2. P. 84–91.
49. Villarreal P., Carrasco M., Barahona S., Alca no J., Cifuentes V., Baeza M. Tolerance to ultraviolet radiation of psychrotolerant yeasts and analysis of their carotenoid, mycosporine, and ergosterol content // *Curr. Microbiol.* 2016. Vol. 72. N 1. P. 94–101.
50. Glushakova A.M., Kachalkin A.V., Chernov I.Y., Zheltikova T.M. Resistance of various yeast ecological groups to prolonged storage in dry state // *Microbiology.* 2015. Vol. 84. N 3. P. 442–448.
51. Chernov, I.Yu., Bab'eva, I.P. New species of *Cryptococcus* yeast from tundra soils // *Microbiology.* 1988. Vol. 57. N 6. P. 1031–1034.
52. Чернов И.Ю. Дрожжи в природе. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 336 с.
53. Buzzini P., Lachance M.-A., Yurkov A. Yeasts in Natural Ecosystems: Ecology. Springer. 2017. 293 pp.
54. Бабьева И.П., Голубев В.И. Психрофильные дрожжи в оазисах Антарктиды // *Микробиол.* 1969. Т. 38. № 3. С. 518–524.
55. Бабьева И.П., Голубев В.И., Решетова И.С., Азиева Е.Е., Благодатская В.М. Дрожжи в высокоширотных регионах Северного и Южного полушарий // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед.* 1976. № 2. С. 76–82.
56. Martinez A., Cavello I., Garmendia G., Rufo C., Cavalito S., Veroet S. Yeasts from sub-Antarctic region: biodiversity, enzymatic activities and their potential as oleaginous microorganisms // *Extremophiles.* 2016. Vol. 20. N 5. P. 759–769.

Поступила в редакцию
06.03.2018

Принята к печати
07.06.2018

REVIEW

MICROBIAL COMMUNITIES OF SOILS OF EAST ANTARCTICA

L.V. Lysak^{1,*}, I.A. Maksimova¹, D.A. Nikitin^{1,2}, A.E. Ivanova^{1,3},
A.G. Kudinova⁴, V.S. Soina¹, O.E. Marfenina¹

¹Department of Soil Biology, Soil Science Faculty, Moscow State University,
Leninskiye Gory 1–12, Moscow, 119234, Russia;

²V.V. Dokuchaev Soil Science Institute, Pyzhevsky lane 7–2, Moscow, 119017, Russia;

³A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Leninskiy prosp. 33, Moscow, 119071, Russia;

⁴Institute of Molecular Genetics, Russian Academy of Sciences,
Akademika Kurchatova square 2, Moscow, 123182, Russia

*e-mail: lvlysak@mail.ru

The investigation of microbial communities of Antarctica soils is a very important direction of research that expands our knowledge of microbial participation in primary soil formation, their communities in extreme habitats features and is of considerable interest for directed search for microorganisms – potential biotechnological objects. In the present review results of long-term (2012–2017) of complex researches of soil microbial communities of the Russian polar stations of East Antarctica are presented (Shirmakher's (Novolazarevskaya station) oasis, Hills Larsemann (Progress station) and Hills Tala (Molodezhnaya station)). For the first time for this region the assessment of biomass of soil microorganisms by means of methods of direct microscopy is carried out. The general amount of microbial biomass are small, there the fungi are dominate (77–99%). The unique feature of the Antarctic soils is the high content and a morphological diversity of small forms of microorganisms: fungi are presented by mainly one-cells structures (the small spores and yeasts), bacteria – the ultrafine (filtering) forms. At the same time microorganisms can make a significant importance/contribution to such important ecological functions of the soil as the emission of greenhouse gases, especially during the warm season at achievement of resistant positive temperatures by the soil. It should be considered during creation of models and forecasts of global warming of climate. Both the use of various methods of isolation for the analysis of the microbial population of soils and the succession approach expand significantly the information about taxonomy diversity of the cultivated fungi and bacteria in soils of Antarctica.

Keywords: *Antarctica, soil, bacteria, fungi, biomass of microorganisms, biological activity*

Сведения об авторах

Лысак Людмила Вячеславовна – докт. биол. наук, проф. кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ. Тел. 8-495-939-22-17; e-mail: lvlysak@mail.ru

Максимова Ирина Аркадьевна – канд. биол. наук, науч. сотр. кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ. Тел.: 8-495-939-36-03; e-mail: maximova.irina@gmail.com

Иванова Анна Евгеньевна – канд. биол. наук, науч. сотр. кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ, вед. инженер лаборатории тропических технологий ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцева. Тел.: 8-495-939-35-86; e-mail: ivanovaane@gmail.com

Никитин Дмитрий Алексеевич – аспирант кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ, инж.-иссл. отдела биологии и биохимии Почвенного института им. В.В. Докучаева. Тел. 8-495-939-35-86; e-mail: dimnik90@mail.ru

Кудинова Алина Гранитовна – канд. биол. наук, мл. науч. сотр. лаборатории биологии РНК и эпигенетики ИМГ РАН. Тел.: 8-499-196-02-09; e-mail: alina-kudinova91@mail.ru

Соина Вера Сергеевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ. Тел.: 8-495-939-31-79; e-mail: soina@yandex.ru

Марфенина Ольга Евгеньевна – докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ. Тел. 8-495-939-35-86; e-mail: marfenina@mail.ru