

УДК 579.26:631.46

DOI: 10.19047/0136-1694-2020-102-49-69



**Ссылки для цитирования:**

Никитин Д.А., Семенов М.В. Субаквальные почвы Антарктиды: условия формирования и перспективы микробиологических исследований // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2020. Вып. 102. С. 49-69. DOI: 10.19047/0136-1694-2020-102-49-69

**Cite this article as:**

Nikitin D.A., Semenov M.V., Subaqual soils of Antarctica: conditions of formation and perspectives of microbiological research, Dokuchaev Soil Bulletin, 2020, V. 102, pp. 49-69, DOI: 10.19047/0136-1694-2020-102-49-69

**Благодарность:**

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-00328.

**Acknowledgments:**

The studies were carried out with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research (RFBR) in the framework of the scientific project No. 20-04-00328.

## **Субаквальные почвы Антарктиды: условия формирования и перспективы микробиологических исследований**

© 2020 г. Д. А. Никитин\*, М. В. Семенов

ФИЦ “Почвенный институт им. В.В. Докучаева”, Россия,  
119017, Москва, Пыжевский пер, 7, стр. 2,

\*e-mail: [dimnik90@mail.ru](mailto:dimnik90@mail.ru).

Поступила в редакцию 10.03.2020, после доработки 27.03.2020,  
принята к публикации 22.06.2020

**Резюме:** Актуальность исследования полярных регионов постоянно возрастает в связи с более активным откликом экосистем Арктики и Антарктики на глобальное потепление климата по сравнению с другими областями планеты. Повышение среднегодовой температуры приводит к таянию ледников, затоплению части территории и, соответственно, расширению ареалов субаквальных (подводных) осадков. В последние годы значительно увеличилось число исследований, в которых подводные грунты не только признаются в качестве объектов почвоведения, но и рассматриваются как полноценные составляющие

почвенного покрова планеты. Стабильное существование почв и экосистем на территории Антарктиды возможно лишь в местных базисах эрозии – озерах, где биота, зачастую, представлена лишь микроорганизмами. Их жизнедеятельность приводит к преобразованию геологических пород *in situ* и формированию существенных запасов органического вещества. Поэтому микробиом, по-видимому, является определяющим фактором почвообразования именно в субаквальных антарктических биотопах, для которых характерно протекание элементарных процессов почвообразования в восстановительных условиях. Тем не менее для субаквальных почв Антарктиды до сих пор остаются неизвестны количественные параметры их микробиома (биомасса, численность клеток, количество рибосомальных генов прокариот и грибов, базальное дыхание), хотя данные показатели необходимы для оценки продуктивности экосистем, в том числе интенсивности цикла углерода и биологической активности почвы. В данном обзоре рассмотрено современное состояние исследований микробных сообществ антарктических биотопов, обсуждена роль микроорганизмов в почвообразовательных процессах субаквальных почв Антарктиды и объяснена необходимость микробиологических исследований данного типа почв.

**Ключевые слова:** Антарктида, экстремальные экосистемы, субаквальные почвы, микроорганизмы.

## **Subaqual soils of Antarctica: conditions of formation and perspectives of microbiological research**

**D. A. Nikitin<sup>\*</sup>, M. V. Semenov**

*Federal Research Centre “V.V. Dokuchaev Soil Science Institute”,  
7 Bld. 2 Pyzhevskiy per., Moscow 119017, Russian Federation,  
<sup>\*</sup>e-mail: [dimnik90@mail.ru](mailto:dimnik90@mail.ru).*

*Received 10.03.2020, Revised 27.03.2020, Accepted 22.06.2020*

**Abstract:** The relevance of polar research is constantly increasing due to the higher response of Arctic and Antarctic ecosystems to global climate warming compared to other areas of the planet. The increase in average annual temperatures leads to the melting of glaciers, inundation of a part of the territory and, consequently, to the expansion of areas of subaqual (underwater) precipitation. In recent years, there has been a significant increase in the number of studies in which underwater soils are not only recognized as objects

of soil science, but are also considered as full-fledged components of the soil cover of the planet. The sustainable existence of soils and ecosystems in Antarctica becomes possible only in local erosion bases – lakes, where biota is oftenly represented only by microorganisms. Biota activity results in the transformation of geological rocks *in situ* and accumulation of significant organic matter stock. Microbiome seems to be a determining factor of soil formation, namely in subaqueous Antarctic biotopes, which are characterized by all the elementary processes of soil formation in reducing and, often, anaerobic conditions. Nevertheless, quantitative parameters of their microbiome (biomass, cell counts, number of ribosomal genes of prokaryotes and fungi, basal respiration) are still unknown for subaqual soils of Antarctica, although these parameters are necessary for evaluation of ecosystem productivity, including the intensity of the C cycle and biological activity of soil. This review examines the current state of research on microbial communities in Antarctic biotopes, discusses the role of microorganisms in soil formation processes of subaqual soils in Antarctica, and explains the need for microbiological studies of this soil type.

**Keywords:** Antarctica, extreme ecosystems, subaerial and subaqual soils, microorganisms.

## ПОЧВООБРАЗОВАНИЕ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СУБАЭРАЛЬНЫХ БИОТОПОВ АНТАРКТИДЫ

Функционирование биогеоценозов и почвообразование в Антарктиде идет в экстремальных условиях по целому ряду причин. Во-первых, почвы на материке формируются лишь в пределах небольших прибрежных оазисов, со всех сторон окруженных безжизненным ледовым щитом ([Мергелов и др., 2016](#); [Lupachev et al., 2020](#)). Отсутствие цветковых растений с развитой корневой системой приводит к сокращению мощности и бесструктурности почвенного профиля ([Мергелов, 2014](#)). Кроме того, органическое вещество антарктических почв практически полностью представлено мортмассой мхов или микроорганизмов, а не гумусом ([Almeida et al., 2019](#)). Наконец, в биотопах без растительного покрова водоросли и цианобактерии становятся единственными продуцентами органического вещества, а гетеротрофные микроорганизмы, по-видимому, – ведущими преобразователями горных пород *in situ* ([Никитин и др., 2017](#); [Soina et al., 2018](#); [Mergelov et al., 2018](#); [Heindel et al., 2018](#)).

Часть специалистов не признают значительные территории антарктических оазисов почвами, поскольку в них отсутствуют “классические” макро-горизонты, а все слои представлены простой механической смесью органического вещества и минералов (Soina et al., 2018). Кроме того, за исключением отдельных агрегатов мелкозема на ризоидах мохообразных, в них отсутствует почвенная структура (Lupachev et al., 2020). Однако исследования, проведенные с помощью электронной микроскопии, показали, что многие грунты в Антарктиде являются почвами, поскольку на зернах минералов присутствуют органо-минеральные пленки – продукты взаимодействия микроорганизмов с горными породами *in situ* (Мергелов и др., 2014; Heindel et al., 2018; Sedov et al., 2019; Lupachev et al., 2020). Выявлены существенные отличия формы поверхности и элементного состава минералов с такими пленками и без них. И, наконец, в составе пленок обнаружено значительное содержание углерода и азота, доказывающее их биогенный генезис (Мергелов, 2014; Soina et al., 2018). Долгое время исследователи пренебрегали органо-минеральными пленками как объектом исследования. Однако, учитывая, что такие пленки – главный агент биологического выветривания в Антарктиде (Sedov et al., 2019), полагаем уместным считать наиболее биогенные грунты оазисов материка почвами (Мергелов, 2014; Soina et al., 2018).

Почвы Антарктиды распространены на территориях свободных ото льда – оазисах, которые занимают лишь 1–5% от площади материка. Доля почв от этой области составляет только 5–10%, и они мозаично расположены по всему антарктическому побережью (Абакумов, Лупачев, 2012), поэтому эти оазисы справедливо названы “островами педосферы в океане холодных пустынь” (Горячкин и др., 2012). Ввиду практически полного отсутствия высших растений и редуцированного профиля почвы материка не вписываются ни в одну из существующих классификаций, поэтому отечественными почвенными географами (Горячкин и др., 2012) предложено выделять следующие их основные группы, располагающиеся на разных элементах ландшафта (рис. 1):

I. Почвы с гиполитными (от др. греч. ὑπό – “снизу, под”, λίθος – “камень”) органогенными горизонтами, в которых обитают первичные продуценты – цианобактерии и зеленые водоросли.

Органогенные горизонты формируются под покровом естественных “каменных мостовых”, обеспечивающих защиту от ветра, удержание влаги и уменьшение интенсивности ультрафиолетового излучения (УФ) ([Chan et al., 2012](#)). Представлены во влажных долинах оазисов или в небольших ветровых “убежищах” при периодическом увлажнении талыми водами снежников.

II. Почвы с поверхностными (эпизодафическими) органогенными горизонтами – моховым и лишайниковым покровом, под которым возможно формирование оторфованных горизонтов. Встречаются во влажных долинах или ветровых “убежищах” с обильным увлажнением талыми водами снежников ([Мергелов, 2014](#); [Dolgikh et al., 2015](#)).

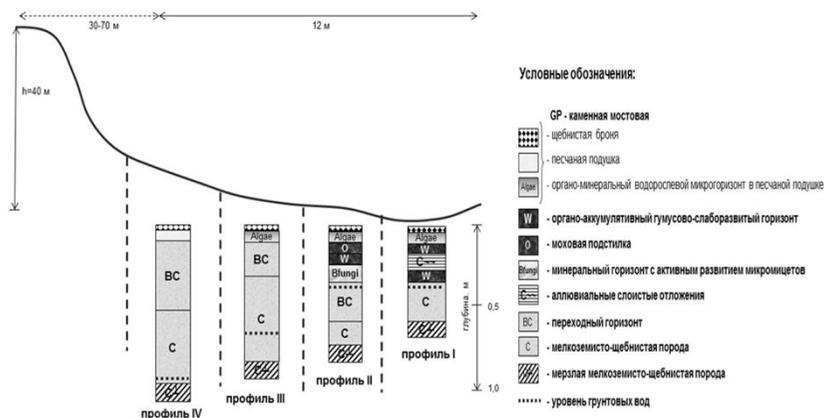
III. Почвы с поверхностными органогенными горизонтами в виде альго-бактериальных матов. Формируются в субаквальных условиях на берегах озер на богатых органическим веществом сапропелевых отложениях. В них активно развиваются глеевые процессы ([Dolgikh et al., 2015](#); [Mergelov et al., 2016](#)). Сочетания макрогоризонтов окисленного и редуцированного глея образуют профили, схожие с профилями глееземов на других континентах;

IV. Почвы без макроскопических органогенных горизонтов, так называемые “безгумусные почвы” (по [Tedrow, Ugolini, 1966](#)), которые российские исследователи иногда относят к почвоподобным телам. Функционирование организмов, осуществляющих первичную продукцию органического вещества, в таких образованиях невозможно или сильно заторможено из-за недостатка увлажнения. Однако они могут содержать органический углерод в небольших количествах.

V. Эндолитные почвоподобные тела, формирующиеся на поверхности скальных пород.

VI. Субаквальные грунты, формирующиеся в переувлажненных биотопах.

Ввиду того, что наиболее биогенными считаются субаквальные биотопы, рассмотрим последнюю группу почв Антарктиды более подробно.



**Рис. 1.** Распределение групп антарктических почв по катене влажной долины антарктического оазиса (Mergelov, 2014).  
**Fig. 1.** Distribution of Antarctic soil groups along the catena of the wet valley of the Antarctic oasis (Mergelov, 2014).

## СУБАКВАЛЬНЫЕ ПОЧВЫ АНТАРКТИДЫ

Для антарктических оазисов характерно обилие пресных озер, частично пересыхающих в летний период (Gajananda et al., 2019). Их прибрежные экосистемы обладают пульсирующим режимом (то субаэральным, то субаквальным), поэтому данные территории можно отнести к амфибиальным ландшафтам, где развиты аквапочвы (Erich et al., 2010). Они полностью покрыты мощными альго-бактериальными матами и, по-видимому, являются одними из наиболее биогенных ценозов на материке (Pinseel et al., 2017; Никитин и др., 2017). К настоящему времени начаты работы по исследованию микроорганизмов вод антарктических озер (Pinseel et al., 2017; Krishnan, Sinha, 2019), но не аквапочв в их пределах; относительно полно изучены окислительно-восстановительные режимы данных ландшафтов (Mergelov, 2014; Мергелов и др., 2016; do Vale Lopes et al., 2019); особенности их гранулометрического состава и механизмы осадконакопления; распределение органического углерода по профилю озерных почв шестого континента (Ball et al., 2018).

На протяжении длительного времени в мировом сообществе обсуждается вопрос отнесения субаквальных (подводных) осадков с почвоподобным профилем к почвам ([Полынов, 1948](#); [Kubiena, 1953](#); [Батоян, 1983](#); [Bradley, Stolt, 2003](#); [Ивлев, Нестерова, 2004](#); [Erich et al., 2010](#); [Ткаченко и др., 2019](#); и др.). За последнее десятилетие выросло число исследований, в которых субаквальные грунты не только признаются в качестве объектов почвоведения и включаются в почвенно-классификационные схемы, но наряду с традиционными субаэральными почвами, рассматриваются как полноценные составляющие почвенного покрова планеты ([Erich et al., 2010](#)). Субаквальные почвы по происхождению водной толщи над ними можно разделить на морские и пресноводные (озерные и речные); по времени нахождения под водой – на постоянно затопленные и периодически затопляемые; по растительному покрову – с высшими растениями (аквенты), с микроорганизмами, без видимой биоты ([Ивлев, Нестерова, 2004](#)). Диагенез почв в условиях длительного пребывания под водной толщей представляет собой комплекс процессов. Происходит насыщение почвы водой, анаэробное разложение органического вещества, гидратация и выветривание минералов, синтез органических и минеральных соединений, диффузное перераспределение веществ внутри почвенного профиля и потеря почвами их диагностических признаков ([Костенков, Ознобихин, 2015](#)). Вероятно, субаквальные почвы целесообразно рассматривать в качестве объектов “экстремального почвоведения”, поскольку они функционируют в максимально (экстремально) отличающихся от субаэральных почв обстановках, а также требуют особых подходов как при полевых работах (GPS батиметрия, отбор ненарушенных кернов), так и в лаборатории (минимальный контакт с воздухом, криогенные методы исследования и др.) ([Горячкин и др., 2019](#)).

Ввиду глобального изменения климата особую актуальность приобрело изучение переходов от субаэральных к субаквальным ландшафтам. Некоторым прибрежным территориям угрожает затопление при повышении уровня мирового океана, в связи с чем выросла важность изучения сценариев трансформации субаэральных почв в водной среде. В основу одной из наиболее разработанных

ных моделей таких трансформаций легли прибрежные экосистемы Прикаспия, которые за последние 80 лет прошли регрессивную фазу развития, сменившуюся быстрым наступлением моря с последующей стабилизацией ([Касимов и др., 2016](#)). Важным следствием перехода почвенного покрова к субаквальному функционированию во многих регионах мира является изменение углеродного цикла, которое приводит к ускоренному и количественно большему (в разы) депонированию органического углерода в подводных почвах. Прибрежные экосистемы с пульсирующим режимом (то субаэральным, то субаквальным) можно отнести к амфибиальным ландшафтам (термин Заварзина Г.А.), почвы которых содержат на поверхности альго-бактериальные маты и лишены влияния сосудистых растений с корневыми системами. Поэтому почвы амфибиальных ландшафтов могут рассматриваться в качестве аналогов почвоподобных тел, существовавших в докембрии в переувлажненных позициях ([Горячкин и др., 2019](#)). В настоящий момент наиболее полно изучены окислительно-восстановительные режимы (окислительный, глеевый и сульфидный) субаквальных почв ([Батоян, 1983](#)); особенности их гранулометрического состава и механизмы осадконакопления; распределение органического углерода по профилю, носящее преимущественно аккумулятивный характер. В качестве будущих направлений исследований субаквальных почв можно выделить: определение их вклада в депонирование углерода; изучение миграции загрязняющих веществ; определение физических и химических свойств глубоких горизонтов (в том числе состава органического вещества и его молекулярного строения, сравнение с органическим веществом субаэральным обстановок); картографирование субаквальных почв, а также выявление их биоразнообразия (в том числе микробного).

Предполагаем, что почвенно-геохимические исследования подводных осадков не будут ограничены формальными критериями почвенных классификаций (например, нахождения на глубине не более 2.5 м). И как для “субаэрального почвоведения” в качестве фактора биоты стал рассматриваться не только растительный, но и альго-бактериальный покров, так и “субаквальное почвоведение” станет изучать грунты на океаническом дне, в том числе при повышенном давлении и вблизи вулканической активности. Отме-

тим, что в масштабах геологической истории планеты образование почв на дне океана, по-видимому, произошло гораздо раньше, чем на суше ([Горячкин и др., 2019](#)).

## МИКРОБИОМ АНТАРКТИЧЕСКИХ ПОЧВ

Комплексное изучение биологических свойств почв полярных регионов является одним из наиболее актуальных направлений современной микробиологии ([Flocco et al., 2019](#)). Однако практически полностью неизвестны количественные параметры почвенного микробиома (запасы и структура микробной биомассы, уровень базального дыхания и численность рибосомальных генов) материка, несмотря на то что они характеризуют уровень продуктивности экосистем ([Russel, 2017](#)). Из-за длительной географической изоляции и экстремальных климатических условий существуют таксоны прокариот и грибов, характерные только для Антарктиды ([Vincent, 2000](#); [Jadoon et al., 2013](#)). Часть из них может продуцировать важные для биотехнологии вторичные метаболиты, в том числе антибиотики ([Efimenko et al., 2018](#)).

Первые исследования почвенных микроорганизмов Антарктиды начаты в 80-х гг. XX века. При помощи классических методов микробиологии показано, что них преобладают бактерии родов *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Micrococcus*, *Brevibacterium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Nocardia*, *Flavobacterium*, *Streptomyces*, *Alcaligenes*, *Chromobacterium*, *Aeromonas* и *Planococcus*, а их численность варьирует от  $2.0 \times 10^3$  до  $1.2 \times 10^5$  КОЕ/г почвы. Также этими методами показано, что микробная популяция антарктических почв представлена аэробными бактериями (граммположительными спорообразующими и неспорообразующими бактериями, а также грамотрицательными) и анаэробными бактериями (метаногенами, сульфатредуцирующими бактериями).

С помощью ампликонного секвенирования выявлено, что среди бактерий почв Антарктиды доминируют Proteobacteria (альфа-, бета- и гамма-протеобактерии), Actinobacteria, Planctomycetes, Acidobacteria ([Лысак и др., 2018](#)). В большинстве экотопов содержание протеобактерий составляет более 50%, 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%.

В микобиоте Антарктиды абсолютно преобладают представители отдела Ascomycota (99.2%). Значительно меньше представителей Basidiomycota – 0.7% и Mucoromycota – 0.1% ([Arenz, Blanchette, 2011](#); [Pudasaini et al., 2017](#)). В то же время в наиболее экстремальных условиях континентальной Антарктиды доминируют базидиальные дрожжи ([Connell et al., 2014](#)). Наиболее распространенными в Антарктике являются виды родов *Antarctomyces*, *Cadophora*, *Cladophialophora*, *Cladosporium*, *Cylindrocarpon*, *Geomyces*, *Geotrichum*, *Goffeauzyma*, *Glomerella*, *Golovinomyces*, *Hypozyma*, *Penicillium*, *Phoma*, *Rhodotorula*, *Thelebolus* ([Arenz, Blanchette, 2011](#); [Santiago et al., 2015](#); [Марфенина и др., 2016](#); [Никитин и др., 2017](#)). Численность колониеобразующих единиц (КОЕ) микромицетов в антарктических почвах (от  $10^2$  до  $10^5$  КОЕ/г почвы) уменьшается лишь на порядок по сравнению с зональными почвами умеренного климата ([Arenz, Blanchette, 2011](#); [Марфенина и др., 2016](#)), и лишь в некоторых антропогенно загрязненных ландшафтах возрастает до  $10^6$  КОЕ/г субстрата ([Arenz, Blanchette, 2011](#)).

Согласно методу люминесцентной микроскопии, численность прокариот в антарктических образцах варьирует от 30 до 1500 млн клеток/г почвы ([Никитин и др., 2017](#); [Лысак и др., 2018](#)). Величина прокариотной биомассы составляет в образцах из оазиса Холмов Ларсеманн и Холмов Тала, соответственно, 0.5–15.4 и 1.2–2.8 мкг С/г почвы. Прокариотные сообщества почв этих оазисов содержат значительное количество фильтрующихся (проходящих через мембранные фильтры с размером пор менее 220 нм) форм прокариот. Установлено их высокое (> 50%) присутствие в исследованных образцах.

Грибы в почвах Антарктиды в основном (до 80%) представлены мелкими (2–3 мкм) спорами, а не мицелием ([Марфенина и др., 2016](#); [Лысак и др., 2018](#)). Максимальная длина мицелия (380.2 м/г почвы) регистрируется в увлажненных почвах под моховым покровом. В почвах без органических горизонтов длина мицелия

значительно меньше. Минимальные показатели биомассы грибов (45.0 мкг С/г почвы) и длины мицелия (35.2 м/г почвы) отмечают в “безгумусных почвах”. 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. 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. И только в некоторых биотопах, характеризующихся высокой влажностью и обилием органических веществ (донных грунтах озер, глееземах и мохово-торфяных горизонтах) грибная биомасса заметно выше – 280–920 мкг С/г почвы.

## МИКРОБИОМ КАК ВЕДУЩИЙ ФАКТОР ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ В СУБАКВАЛЬНЫХ ПОЧВАХ АНТАРКТИДЫ

Низкая активность воды в субаэральном биотопе Антарктиды существенно лимитирует развитие организмов, а сильные ветры часто полностью уничтожают почвенный покров ([Мергелов и др., 2016](#); [Soina et al., 2018](#)). Поэтому стабильное существование почв и экосистем в целом на территории оазисов материка возможно лишь в местных базисах эрозии – озерах. Поскольку все биогеохимические процессы в них идут в восстановительных и зачастую анаэробных условиях, единственной биотой субаэральном биотопа становятся микроорганизмы. Их жизнедеятельность приводит к преобразованию геологических пород *in situ* и формированию существенных запасов органического вещества ([Мергелов и др., 2016](#); [Лысак и др., 2018](#); [Sedov et al., 2019](#); [Lupachev et al., 2020](#)). Ввиду полного отсутствия растений и животных (за исключением очень редкого присутствия пресноводных рачков) микробиом становится полноценным и ведущим фактором почвообразования в субаэральном биотопе Антарктиды. До

сих пор практически ничего не известно о параметрах биологической активности подводных почв материка (биомассе микроорганизмов, численности их клеток, количестве рибосомальных генов прокариот и грибов, уровне базального дыхания и т. д.), хотя они необходимы для оценки продуктивности экосистем и интенсивности цикла углерода ([Singh, Gupta, 2018](#)). Не выявлен вклад субаквальных ландшафтов в депонирование углерода на материке ([Мергелов и др., 2016](#); [Горячкин и др., 2019](#)). В антарктических оазисах относительно хорошо изучено влияние таких факторов почвообразования как климат, горные породы, рельеф и время, однако микроорганизмам, являющимся доминирующей биотой местных почв, пока уделено недостаточно внимания. Субаквальные почвы представляются одной из наиболее благоприятных ниш для развития микроорганизмов Антарктиды ([Никитин и др., 2017](#)), поэтому необходимо как можно полнее выявить не только их роль в процессах почвообразования, но и оценить уровень биологической активности почв, в том числе интенсивность эмиссии парниковых газов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, микробиом – ведущий фактор почвообразования в субаквальных почвах Антарктиды, а, возможно, и Высокой Арктики. Однако имеется мало данных о роли грибов и прокариот в создании запасов органического вещества почвы при условиях длительного нахождения ландшафтов материка под водой. Практически неизвестен уровень и распределение биомассы микроорганизмов по почвенным профилям различных биотопов антарктических оазисов. Биологическая активность субаквальных почв Антарктиды и участие микроорганизмов в трансформации биогенных элементов амфибиальных ландшафтов во многом остаются неизученными. Несмотря на обилие публикуемой информации о почвах и микроорганизмах в оазисах Антарктиды следует помнить, что почти все эти данные касаются лишь субаэральных, а не аквальных биотопов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абакумов Е.В., Лупачев А.В.* Почвенное разнообразие наземных экосистем Антарктики (в районах расположения российских антарктических станций) // Украинський антарктичний журнал. 2012. № 10–11. С. 222–228.
2. *Абакумов Е.В.* Орнитогенные почвы острова Линдси, Тихоокеанский сектор Западной Антарктики // Русский орнитологический журнал. 2019. № 28. С. 1748.
3. *Батоян В.В.* Решение задач геохимии ландшафтов и почвоведения с применением математических методов. М.: МГУ. 1983. 120 с.
4. *Горячкин С.В., Гиличинский Д.А., Мергелов Н.С., Конюшков Д.Е., Лупачев А.В., Абрамов 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). М.: 2012. С. 361–388.
5. *Горячкин С.В., Мергелов Н.С., Таргульян В.О.* География и генезис почв экстремальных условий // Почвоведение. 2019. № 1. С. 5–19. DOI: [10.1134/S0032180X19010040](https://doi.org/10.1134/S0032180X19010040).
6. *Ивлев А.М., Нестерова О.В.* К вопросу об изучении аквапочв // Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 2004. № 4. С. 47–52.
7. *Касимов Н.С., Касатенкова М.С., Ткаченко А.Н., Лычагин М.Ю., Крооненберг С.Б.* Геохимия лагунно-маршевых и дельтовых ландшафтов Прикаспия. М.: Лига-Вент, 2016. 244 с.
8. *Костенков Н.М., Ознобихин В.И.* Прогноз субаквального диагенеза почв при их затоплении / Международная научная конференция “Современные исследования в естественных науках”. 2015. 142 с.
9. *Лысак Л.В., Максимова И.А., Никитин Д.А., Иванова А.Е., Кудинова А.Г., Соина В.С., Марфенина О.Е.* Микробные сообщества почв российских полярных станций Восточной Антарктиды // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. 2018. № 3. С. 132–140.
10. *Марфенина О.Е., Никитин Д.А., Иванова А.Е.* Структура грибной биомассы и разнообразие культивируемых микромицетов в почвах Антарктиды (станции Прогресс и Русская) // Почвоведение. 2016. № 8. С. 991–999. DOI: [10.7868/S0032180X16080074](https://doi.org/10.7868/S0032180X16080074).
11. *Мергелов Н.С.* Почвы влажных долин в оазисах Ларсеманн и Вестфолль (земля принцессы Елизаветы, Восточная Антарктида) // Почвоведение. 2014. № 9. С. 1027–1027. DOI: [10.7868/S0032180X14090093](https://doi.org/10.7868/S0032180X14090093).

12. Мергелов Н.С., Долгих А.В., Зазовская Э.П., Конюшков Д.Е., Лупачев А.В., Федоров-Давыдов Д.Г., ... Горячкин С.В. Почвы и почвоподобные тела оазисов и нунатаков Восточной Антарктиды // Вопросы географии. 2016. № 142. С. 593–628.
13. Никитин Д.А., Марфенина О.Е., Кудинова А.Г., Лысак Л.В., Мергелов Н.С., Долгих А.В., Лупачев А.В. Микробная биомасса и биологическая активность почв и почвоподобных тел береговых оазисов Антарктиды // Почвоведение. 2017. № 9. С. 1122–1133. DOI: [10.7868/S0032180X17070073](https://doi.org/10.7868/S0032180X17070073).
14. Польшов Б.Б. Руководящие идеи современного учения об образовании и развитии почв. // Почвоведение. 1948. С. 3–13.
15. Ткаченко А.Н., Козачук М.Н., Ткаченко О.В. Морфологические свойства подводных почв речных дельт // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2019. № 99. С. 62–75. DOI: [10.19047/0136-1694-2019-99-62-75](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2019-99-62-75).
16. Чалов С.Р., Гречушников М.Г., Варенцов М.И., Касимов Н.С. Современная и прогнозная оценка стока воды и наносов рек бассейна Селенги // География и природные ресурсы. 2016. № 5. С. 39–48.
17. Almeida L.F.J., Prater I., Hurtarte L.C.C., Richter A., Mueller C.W. Living vs. dead moss in Antarctica – how vegetation and seabirds determine soil organic matter distribution and composition. In: Geophysical Research Abstracts. 2019. Vol. 21. P. 1.
18. Arenz B.E., Blanchette R.A. Distribution and abundance of soil fungi in Antarctica at sites on the Peninsula, Ross Sea Region and McMurdo Dry Valleys // Soil Biology and Biochemistry. 2011. Vol. 43(2). P. 308–315. DOI: [10.1016/j.soilbio.2010.10.016](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.10.016).
19. Ball B.A., Adams B.J., Barrett J.E., Wall D.H., Virginia R.A. Soil biological responses to C, N and P fertilization in a polar desert of Antarctica // Soil Biology and Biochemistry. 2018. Vol. 122. P. 7–18. DOI: [10.1016/j.soilbio.2018.03.025](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.025).
20. Bradley M.P., Stolt M.H. Subaqueous soil-landscape relationships in a Rhode Island estuary // Soil Science Society of America Journal. 2003. Vol. 67(5). P. 1487–1495. DOI: [10.2136/sssaj2003.1487](https://doi.org/10.2136/sssaj2003.1487).
21. Chan Y., Lacap D.C., Lau M.C.Y., Ha K.Y., Warren-Rhodes K.A., Cockell C.S., Cowan D.A., McKay C.P., Pointing S.B. Hypolithic microbial communities: between a rock and a hard place // Environmental Microbiology. 2012. Vol. 14(9). P. 2272–2282. DOI: [10.1111/j.1462-2920.2012.02821.x](https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2012.02821.x).
22. Connell L.B., Rodriguez R.R., Redman R.S., Dalluge J.J. Cold-adapted yeasts in Antarctic deserts. In Cold-Adapted Yeasts. Springer Berlin Heidelberg. 2014. P. 75–98.

23. *Dolgikh A.V., Mergelov N.S., Abramov A.A., Lupachev A.V., Goryachkin S.V.* Soils of Enderby Land // The Soils of Antarctica. Springer International Publishing. 2015. P. 45–63. DOI: [10.1007/978-3-319-05497-1\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-05497-1_4).
24. *do Vale Lopes D., Schaefer C.E.G., de Souza J.J.L.L., de Oliveira F.S., Simas F.N.B., Daher M., Gjorup D.F.* Concretionary horizons, unusual pedogenetic processes and features of sulfate affected soils from Antarctica // Geoderma. 2019. Vol. 347. P. 13–24. DOI: [10.1016/j.geoderma.2019.03.024](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.03.024).
25. *Flocco C.G., Mac Cormack W.P., Smalla K.* Antarctic Soil Microbial Communities in a Changing Environment: Their Contributions to the Sustainability of Antarctic Ecosystems and the Bioremediation of Anthropogenic Pollution. In: The Ecological Role of Micro-organisms in the Antarctic Environment. Springer, 2019. Cham. 2. P. 133–161.
26. *Efimenko T.A., Efremenkova O.V., Demkina E.V., Petrova M.A., Sumarukova I.G., Vasilyeva B.F.* Bacteria Isolated from Antarctic Permafrost are Efficient Antibiotic Producers // Microbiology. 2018. № 87(5). P. 692–698.
27. *Erich E., Drohan P.J., Ellis L.R., Collins M.E., Payne M., Surabian D.* Subaqueous soils: their genesis and importance in ecosystem management // Soil Use and Management. 2010. Vol. 26(3). P. 245–252. DOI: [10.1111/j.1475-2743.2010.00278.x](https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2010.00278.x).
28. *Gajananda K., Singh R.K., Pal N., Sharma B., Verma V.K., Khandal R.K.* Water Quality of Some Lakes in Grovnes Promontory, Larsemann Hills, East Antarctica. 2019. P. 379–396.
29. *Heindel R.C., Lyons W.B., Welch S.A., Spickard A.M., Virginia R. A.* Biogeochemical weathering of soil apatite grains in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica // Geoderma. 2018. Vol. 320. P. 136–145. DOI: [10.1016/j.geoderma.2018.01.027](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.01.027).
30. *Jadoon W.A., Nakai R., Naganuma T.* Biogeographical note on Antarctic microflorae: endemism and cosmopolitanism // Geoscience Frontiers. 2013. Vol. 4(6). P. 633–646. DOI: [10.1016/j.gsf.2012.11.002](https://doi.org/10.1016/j.gsf.2012.11.002).
31. *Krishnan K.P., Sinha R.K.* Functional Diversity of Microbes in Antarctic Lakes. 2019. P. 397–410.
32. *Kubiěna W.L.* The soils of Europe: illustrated diagnosis and systematics, with keys and descriptions for easy identification of the most important soil formations of Europe with consideration of the most frequent synonyms. 1953. P. 317.
33. *Kurbatova L.E., Andreev M.P.* Bryophytes of the Larsemann Hills (Princess Elizabeth Land, Antarctica) // Novosti Sist. Nizsh. Rast. 2015. Vol. 49. P. 360–368.
34. *Lupachev A.V., Gubin S.V., Abakumov E.V.* Levels of Biogenic-Abiogenic Interaction and Structural Organization of Soils and Soil-Like Bodies in

Antarctica. In: Processes and Phenomena on the Boundary Between Biogenic and Abiogenic Nature. Springer, Cham. 2020. P. 481–500. DOI: [10.1007/978-3-030-21614-6\\_26](https://doi.org/10.1007/978-3-030-21614-6_26).

35. *Meier L.A., Krauze P., Prater I., Scholten T., Wagner D., Kühn P., Mueller C. W.* Soil micromorphology, geochemistry and microbiology at two sites on James Ross Island, Maritime Antarctica // Geophysical Research Abstracts. 2017. Vol. 19. P. 1. URL: [https://cdn.egu.eu/media/awards/ospp-award/2017/lars\\_arne\\_meier.pdf](https://cdn.egu.eu/media/awards/ospp-award/2017/lars_arne_meier.pdf).

36. *Mergelov N., Mueller C.W., Prater I., Shorkunov I., Dolgikh A., Zazovskaya E., ... Goryachkin S.* Alteration of rocks by endolithic organisms is one of the pathways for the beginning of soils on Earth. Scientific Reports. 2018. Vol. 8(1). P. 1–15. DOI: [10.1038/s41598-018-21682-6](https://doi.org/10.1038/s41598-018-21682-6).

37. *Pereira T.T., Schaefer C.E.G., Ker J.C., Almeida C.C., Almeida I.C.* Micromorphological and microchemical indicators of pedogenesis in ornithogenic cryosols (gelisols) of hope bay, Antarctic Peninsula // Geoderma. 2013. Vol. 193. P. 311–322. DOI: [10.1016/j.geoderma.2012.10.023](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.10.023).

38. *Pinseel E., Sweetlove M., Tytgat B., Van De Putte A., Van De Vijver B., Verleyen E., ... Willems A.* Diversity and biogeography of microorganisms in microbial mats of Antarctic lakes / Book of Abstracts. 2017. P. 199.

39. *Pudasaini S., Wilson J., Ji M., van Dorst J., Snape I., Palmer A.S., Burns B.P., Ferrari B.C.* Microbial Diversity of Browning Peninsula, Eastern Antarctica Revealed Using Molecular and Cultivation Methods // Frontiers in microbiology. 2017. Vol. 8. P. 1–14. DOI: [10.3389/fmicb.2017.00591](https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00591).

40. *Russel T.K.* (Ed.). Microbial Biomass: A Paradigm Shift in Terrestrial Biogeochemistry. World Scientific. 2017. P. 1–5.

41. *Santiago I.F., Soares M.A., Rosa C.A., Rosa L.H.* Lichensphere: a protected natural microhabitat of the non-lichenised fungal communities living in extreme environments of Antarctica // Extremophiles. 2015. Vol. 19(6). P. 1087–1097. DOI: [10.1007/s00792-015-0781-y](https://doi.org/10.1007/s00792-015-0781-y).

42. *Sedov S., Zazovskaya E., Fedorov-Davydov D., Alekseeva T.* Soils of East Antarctic oasis: Interplay of organisms and mineral components at microscale // Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. 2019. Vol. 71(1). P. 43–63. DOI: [10.18268/BSGM2019v71n1a4](https://doi.org/10.18268/BSGM2019v71n1a4).

43. *Singh J.S., Gupta V.K.* Soil microbial biomass: a key soil driver in management of ecosystem functioning // Science of the Total Environment. 2018. Vol. 634. P. 497–500. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2018.03.373](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.373).

44. *Soina V.S., Mergelov N.S., Kudinova A.G., Lysak L.V., Demkina E.V., Vorobyova E.A., ... Shorkunov I.G.* Microbial Communities of Soils and Soil-like Bodies in Extreme Conditions of East Antarctica // Paleontological Journal. 2018. Vol. 52(10). P. 1186–1195. DOI: [10.1134/S0031030118100143](https://doi.org/10.1134/S0031030118100143).

45. *Tedrow J.C.F., Ugolini F.C.* Antarctic soils // Eds.: Tedrow J.C.F. Antarctic Soils and Soil Forming Processes. Antarct. Res. Ser. Am. Geophys. Union, 1966. Vol. 8. P. 161–177.
46. *Vincent W.F.* Evolutionary origins of Antarctic microbiota: invasion, selection and endemism // Antarctic Science. 2000. Vol. 12(3). P. 374–85. DOI: [10.1017 / S0954102000000420](https://doi.org/10.1017/S0954102000000420).

## REFERENCES

1. Abakumov E.V., Lupachev A.V., Pochvennoe raznoobrazie nazemnykh ekosistem Antarktiki (v raionakh raspolozheniya rossiiskikh antarkticheskikh stantsii) (Soil diversity of terrestrial ecosystems of the Antarctic (in areas where Russian Antarctic stations are located)), *Ukrains'kii antarktichnii zhurnal*, 2012, No. 10–11, pp. 222–228.
2. Abakumov E.V., Ornitogennye pochvy ostrova Lindsii, Tikhookeanskii sektor Zapadnoi Antarktiki (Ornithogenic soils of Lindsay Island, Pacific Sector of West Antarctica), *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2019, No. 28, pp. 1748.
3. Batoyan V.V., *Reshenie zadach geokhimii landshaftov i pochvovedeniya s primeneniem matematicheskikh metodov* (Solving the problems of landscape geochemistry and soil science using mathematical methods), Moscow: MSU, 1983, 120 p.
4. Goryachkin S.V., Gilichinsky D.A., Mergelov N.S., Konyushkov D.E., Lupachev A.V., Abramov A., Dolgikh A.V., Zazovskaya E.P., Pochvy Antarktidi: pervye itogi, problemy i perspektivy issledovaniia (Soils of Antarctica: first results, problems and prospects of research), *Geokhimiya landshaftov i geografiya pochv (k 100-letiyu M.A. Glazovskoi)*, Moscow: 2012, pp. 361–388.
5. Goryachkin S.V., Mergelov N.S., Targulyan V.O., Geografiya i genesis pochv ekstremal'nykh uslovii (Geography and soil genesis of extreme conditions), *Pochvovedenie*, 2019, No. 1, pp. 5–19, DOI: [10.1134/S0032180X19010040](https://doi.org/10.1134/S0032180X19010040).
6. Ivlev A.M., Nesterova O.V., K voprosu ob izuchenii akvapochv (To the question of the study of aquatic soils), *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk*, 2004, No. 4, pp. 47–52.
7. Kasimov N.S., Kasatenkova M.S., Tkachenko A.N., Lychagin M.Yu., Kroonenberg S.B., *Geokhimiya lagunno-marshevykh i del'tovykh landshaftov Prikaspiya* (Geochemistry of lagoon-marching and delta landscapes of the Caspian region), Moscow: Liga-Vent, 2016, 244 p.
8. Kostenkov N.M., Oznobikhin V.I., Prognoz subakval'nogo diageneza pochv pri ikh zatoplenii (Forecast of subaquatic diagenesis of soils during their

flooding), Proc. *International scientific conference "Modern research in the natural sciences"*, 2015, p. 142.

9. Lysak L.V., Maksimova I.A., Nikitin D.A., Ivanova A.E., Kudinova A.G., Soina V.S., Marfenina O.E., Mikrobnye soobshchestva pochv rossiiskikh polyarnykh stantsii Vostochnoi Antarktity (Microbial communities of soils of the Russian polar stations of East Antarctica), *Vestnik Moskovskogo universiteta*, Series 16, Biology, 2018, No. 3, pp. 132–140.

10. Marfenina O.E., Nikitin D.A., Ivanova A.E., Struktura gribnoi biomassy i raznoobrazie kul'tiviruemykh mikromitsetov v pochvakh Antarktity (stantsii Progress i Russkaya) (The structure of fungal biomass and the diversity of cultivated micromycetes in the soils of Antarctica (Progress and Russkaya stations)), *Pochvovedenie*, 2016, No. 8, pp. 991–999, DOI: [10.7868/S0032180X16080074](https://doi.org/10.7868/S0032180X16080074).

11. Mergelov N.S., Pochvy vlazhnykh dolin v oazisakh Larsemann i Vestfoll' (zemlya printsessy Elizavety, Vostochnaya Antarktida) (Soils of moist valleys in the oases of Larsemann and Westfall (land of Princess Elizabeth, East Antarctica)), *Pochvovedenie*, 2014, No. 9, pp. 1027–1027, DOI: [10.7868/S0032180X14090093](https://doi.org/10.7868/S0032180X14090093).

12. Mergelov N.S., Dolgikh A.V., Zazovskaya E.P., Konyushkov D.E., Lupachev A.V., Fedorov-Davydov D.G., ... Goryachkin S.V., Pochvy i pochvopodobnye tela oazisov i nunatakov Vostochnoi Antarktity (Soils and soil-like bodies of oases and nunataks of East Antarctica), *Voprosy geografii*, 2016, No. 142, pp. 593–628.

13. Nikitin D.A., Marfenina O.E., Kudinova A.G., Lysak L.V., Mergelov N.S., Dolgikh A.V., Lupachev A.V., Mikrobnaya biomassa i biologicheskaya aktivnost' pochv i pochvopodobnykh tel beregovykh oazisov Antarktity (Microbial biomass and biological activity of soils and soil-like bodies of coastal oases of Antarctica), *Pochvovedenie*, 2017, No. 9, pp. 1122–1133, DOI: [10.7868/S0032180X17070073](https://doi.org/10.7868/S0032180X17070073).

14. Polynov B.B., Rukovodyashchie idei sovremennogo ucheniya ob obrazovanii i razvitii pochv (Guiding ideas of the modern doctrine of soil education and development), *Pochvovedenie*, 1948, pp. 3–13.

15. Tkachenko A.N., Kozachuk M.N., Tkachenko O.V., Morphological properties of underwater soils of river deltas, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2019, Vol. 99, pp. 62–75, DOI: [10.19047/0136-1694-2019-99-62-75](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2019-99-62-75).

16. Chalov S.R., Grechushnikova M.G., Varentsov M.I., Kasimov N.S., Sovremennaya i prognoznaya otsenka stoka vody i nanosov rek basseina Selengi (Modern and predictive assessment of water flow and sediment in the rivers of the Selenga), *Geografiya i prirodnye resursy*, 2016, No. 5, pp. 39–48.

17. Almeida L.F.J., Prater I., Hurtarte L.C.C., Richter A., Mueller C.W., Living vs. dead moss in Antarctica – how vegetation and seabirds determine

soil organic matter distribution and composition, In: *Geophysical Research Abstracts*, 2019, Vol. 21, pp. 1.

18. Arenz B.E., Blanchette R.A., Distribution and abundance of soil fungi in Antarctica at sites on the Peninsula, Ross Sea Region and McMurdo Dry Valleys, *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, Vol. 43(2), pp. 308–315, DOI: [10.1016/j.soilbio.2010.10.016](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.10.016).

19. Ball B.A., Adams B.J., Barrett J.E., Wall D.H., Virginia R.A., Soil biological responses to C, N and P fertilization in a polar desert of Antarctica, *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, Vol. 122, pp. 7–18, DOI: [10.1016/j.soilbio.2018.03.025](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.025).

20. Bradley M.P., Stolt M.H., Subaqueous soil-landscape relationships in a Rhode Island estuary, *Soil Science Society of America Journal*, 2003, Vol. 67(5), pp. 1487–1495, DOI: [10.2136/sssaj2003.1487](https://doi.org/10.2136/sssaj2003.1487).

21. Chan Y., Lacap D.C., Lau M.C.Y., Ha K.Y., Warren-Rhodes K.A., Cockell C.S., Cowan D.A., McKay C.P., Pointing S.B., Hypolithic microbial communities: between a rock and a hard place, *Environmental Microbiology*, 2012, Vol. 14(9), pp. 2272–2282, DOI: [10.1111/j.1462-2920.2012.02821.x](https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2012.02821.x).

22. Connell L.B., Rodriguez R.R., Redman R.S., Dalluge J.J., Cold-adapted yeasts in Antarctic deserts, In: *Cold-Adapted Yeasts*, Springer Berlin Heidelberg, 2014, pp. 75–98.

23. Dolgikh A.V., Mergelov N.S., Abramov A.A., Lupachev A.V., Goryachkin S.V., Soils of Enderby Land, *The Soils of Antarctica*, 2015, pp. 45–63, DOI: [10.1007/978-3-319-05497-1\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-05497-1_4).

24. do Vale Lopes D., Schaefer C.E.G., de Souza J.J.L.L., de Oliveira F.S., Simas F.N.B., Daher M., Gjorup D.F., Concretionary horizons, unusual pedogenetic processes and features of sulfate affected soils from Antarctica, *Geoderma*, 2019, Vol. 347, pp. 13–24, DOI: [10.1016/j.geoderma.2019.03.024](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.03.024).

25. Flocco C.G., Mac Cormack W.P., Smalla K., Antarctic Soil Microbial Communities in a Changing Environment: Their Contributions to the Sustainability of Antarctic Ecosystems and the Bioremediation of Anthropogenic Pollution, In: *The Ecological Role of Micro-organisms in the Antarctic Environment*, Springer, 2019, Cham, 2, pp. 133–161.

26. Efimenko T.A., Efremenkova O.V., Demkina E.V., Petrova M.A., Sumarukova I.G., Vasilyeva B.F., Bacteria Isolated from Antarctic Permafrost are Efficient Antibiotic Producers, *Microbiology*, 2018, Vol. 87(5), pp. 692–698.

27. Erich E., Drohan P.J., Ellis L.R., Collins M.E., Payne M., Surabian D., Subaqueous soils: their genesis and importance in ecosystem management, *Soil Use and Management*, 2010, Vol. 26(3), pp. 245–252, DOI: [10.1111/j.1475-2743.2010.00278.x](https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2010.00278.x).

28. Gajananda K., Singh R.K., Pal N., Sharma B., Verma V.K., Khandal R.K., *Water Quality of Some Lakes in Grovnes Promontory*, Larsemann Hills, East Antarctica, 2019, pp. 379–396.
29. Heindel R.C., Lyons W.B., Welch S.A., Spickard A.M., Virginia R.A., Biogeochemical weathering of soil apatite grains in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica, *Geoderma*, 2018, Vol. 320, pp. 136–145, DOI: [10.1016/j.geoderma.2018.01.027](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.01.027).
30. Jadoon W.A., Nakai R., Naganuma T., Biogeographical note on Antarctic microflorae: endemism and cosmopolitanism, *Geoscience Frontiers*, 2013, Vol. 4(6), pp. 633–646, DOI: [10.1016/j.gsf.2012.11.002](https://doi.org/10.1016/j.gsf.2012.11.002).
31. Krishnan K.P., Sinha R.K., *Functional Diversity of Microbes in Antarctic Lakes*, 2019, pp. 397–410.
32. Kubišna W.L., *The soils of Europe: illustrated diagnosis and systematics, with keys and descriptions for easy identification of the most important soil formations of Europe with consideration of the most frequent synonyms*, 1953, pp. 317.
33. Kurbatova L.E., Andreev M.P., Bryophytes of the Larsemann Hills (Princess Elizabeth Land, Antarctica), *Novosti Sist. Nizsh. Rast*, 2015, Vol. 49, pp. 360–368.
34. Lupachev A.V., Gubin S.V., Abakumov E.V., Levels of Biogenic-Abiogenic Interaction and Structural Organization of Soils and Soil-Like Bodies in Antarctica, In: *Processes and Phenomena on the Boundary Between Biogenic and Abiogenic Nature*, 2020, pp. 481–500, DOI: [10.1007/978-3-030-21614-6\\_26](https://doi.org/10.1007/978-3-030-21614-6_26).
35. Meier L.A., Krauze P., Prater I., Scholten T., Wagner D., Kühn P., Mueller C.W., Soil micromorphology, geochemistry and microbiology at two sites on James Ross Island, Maritime Antarctica, *Geophysical Research Abstracts*, 2017, Vol. 19, pp. 1, URL: [https://cdn.egu.eu/media/awards/ospp-award/2017/lars\\_arne\\_meier.pdf](https://cdn.egu.eu/media/awards/ospp-award/2017/lars_arne_meier.pdf).
36. Mergelov N., Mueller C.W., Prater I., Shorkunov I., Dolgikh A., Zazovskaya E., ... Goryachkin S., Alteration of rocks by endolithic organisms is one of the pathways for the beginning of soils on Earth, *Scientific Reports*, 2018, Vol. 8(1), pp. 1–15, DOI: [10.1038/s41598-018-21682-6](https://doi.org/10.1038/s41598-018-21682-6).
37. Pereira T.T., Schaefer C.E.G., Ker J.C., Almeida C.C., Almeida I.C., Micromorphological and microchemical indicators of pedogenesis in ornithogenic crysols (gelisols) of hope bay, Antarctic Peninsula, *Geoderma*, 2013, Vol. 193, pp. 311–322, DOI: [10.1016/j.geoderma.2012.10.023](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.10.023).
38. Pinseel E., Sweetlove M., Tytgat B., Van De Putte A., Van De Vijver B., Verleyen E., ... Willems A., Diversity and biogeography of microorganisms in microbial mats of Antarctic lakes, *Book of Abstracts*, 2017, pp. 199.

39. Pudasaini S., Wilson J., Ji M., van Dorst J., Snape I., Palmer A.S., Burns B.P., Ferrari B.C., Microbial Diversity of Browning Peninsula, Eastern Antarctica Revealed Using Molecular and Cultivation Methods, *Frontiers in microbiology*, 2017, Vol. 8, pp. 1–14, DOI: [10.3389/fmicb.2017.00591](https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00591).
40. Russel T.K. (Ed.), Microbial Biomass: A Paradigm Shift in Terrestrial Biogeochemistry, *World Scientific*, 2017, pp. 1–5.
41. Santiago I.F., Soares M.A., Rosa C.A., Rosa L.H., Lichensphere: a protected natural microhabitat of the non-lichenised fungal communities living in extreme environments of Antarctica, *Extremophiles*, 2015, Vol. 19(6), pp. 1087–1097, DOI: [10.1007/s00792-015-0781-y](https://doi.org/10.1007/s00792-015-0781-y).
42. Sedov S., Zazovskaya E., Fedorov-Davydov D., Alekseeva T., Soils of East Antarctic oasis: Interplay of organisms and mineral components at microscale, *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 2019, Vol. 71(1), pp. 43–63, DOI: [10.18268/BSGM2019v71n1a4](https://doi.org/10.18268/BSGM2019v71n1a4).
43. Singh J.S., Gupta V.K., Soil microbial biomass: a key soil driver in management of ecosystem functioning, *Science of the Total Environment*, 2018, Vol. 634, pp. 497–500, DOI: [10.1016/j.scitotenv.2018.03.373](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.373).
44. Soina V.S., Mergelov N.S., Kudinova A.G., Lysak L.V., Demkina E.V., Vorobyova E.A., ... Shorkunov I.G., Microbial Communities of Soils and Soil-like Bodies in Extreme Conditions of East Antarctica, *Paleontological Journal*, 2018, Vol. 52(10), pp. 1186–1195, DOI: [10.1134/S0031030118100143](https://doi.org/10.1134/S0031030118100143).
45. Tedrow J.C.F., Ugolini F.C. (Eds), Antarctic soils, Antarctic Soils and Soil Forming Processes, *Antarct. Res. Ser. Am. Geophys Union*, 1966, Vol. 8, pp. 161–177.
46. Vincent W.F., Evolutionary origins of Antarctic microbiota: invasion, selection and endemism, *Antarctic Science*, 2000, Vol. 12(3), pp. 374–85, DOI: [10.1017/S0954102000000420](https://doi.org/10.1017/S0954102000000420).