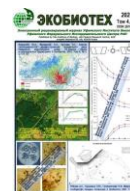




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

http://ecobiotech-journal.ru



МИКРОБНОЕ СООБЩЕСТВО ПЕЩЕРЫ АСКИНСКАЯ

Рябова А.С.*, Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф.

Уфимский Институт биологии Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа
*E-mail: alenarya@rambler.ru

В пещере Аскинская (Аскынская, Ледяная) расположена наибольшая по площади на территории Южного Урала многолетняя гидрогенная наледь. Показано, что грунт и горизонтальная гидрогенная наледь являются основными резервуарами хранения микроорганизмов в пещере, а пополнение микробного пула происходит в основном за счет рекреационной нагрузки, однако определенный вклад вносят и естественные пути – дождевые, талые воды и воздух с поверхности. Из всех экотопов пещеры (грунт, водопоявления, скальные поверхности и аэросреда) было выделено 72 вида микроскопических грибов (D – 0,69), стерильные формы и дрожжи. Во всех экологических нишах с высокой частотой обилия / встречаемости обнаружены дрожжевые грибы и виды *Geomyces pannorum* (d – 0,83), *Acremonium charticola*, *Cladosporium herbarum*, *Penicillium aurantiuogriseum*. Наибольшее разнообразие микроскопических грибов отмечено в воздушной среде (57 видов), большинство видов привносятся с поверхности, оседают на стенах, наледи, грунте и за счет низких температур длительное время сохраняют свою жизнеспособность в полости.

Ключевые слова: ледяные пещеры ♦ гидрогенная наледь ♦ скальные поверхности ♦ бактерии ♦ микроскопические грибы

MICROBIAL COMMUNITY OF THE ASKINSKAYA CAVE

Ryabova A.S.*, Kuzmina L.Y., Galimzyanova N.F.

Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Centre of
the Russian Academy of Sciences, Ufa
*E-mail: alenarya@rambler.ru

The cave Askinskaya (Askynskaya, Ledyanaya) contains the largest perennial hydrogenic ice in the territory of the Southern Urals. It is shown that the soil and horizontal hydrogenic ice are the main reservoirs for storing microorganisms in the cave, and the microbial pool is replenished mainly due to recreational load, but natural ways – rain, melt water and air from the surface also make a certain contribution. From all the ecotopes of the cave (soil, water occurrences, rock surfaces and aerial environment), 72 species of microscopic fungi (D – 0.69), sterile forms and yeast were isolated. Yeast fungi and species of *Geomyces pannorum* (d – 0.83), *Acremonium charticola*, *Cladosporium herbarum*, *Penicillium aurantiuogriseum* were found in all ecological niches with a high frequency of abundance / occurrence. The greatest variety of microscopic fungi is observed in the air (57 species), most species are introduced from the surface, settle on walls, ice, soil and, due to low temperatures, retain their viability in the cavity for a long time.

Keywords: ice caves ♦ hydrogenic ice ♦ rocky surfaces ♦ bacteria ♦ microscopic fungi

Поступила в редакцию: 23.08.2021

DOI: [10.31163/2618-964X-2021-4-3-186-194](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2021-4-3-186-194)

ВВЕДЕНИЕ

Ледяные пещеры представляют собой уникальные природные объекты и привлекают особое внимание, как исследователей, так и туристов. Особые микроклиматические условия на границе фаз льда и минеральных образований способствуют образованию специфических микробных сообществ [Price, 2007; Wilhelm et al., 2014; Maccario et al., 2015]. Способность развиваться в воде при таянии льда обусловлено размерами микроорганизмов, вариативным метаболизмом [Schmidt et al., 2014], выделением экзополлимерных веществ, играющих роль криопротекторов [Nichols et al., 2005; Moseir et al., 2007; Poli et al., 2010; Brown et al., 2012]. Для обитания живых организмов во льду необходимо наличие воды, питательных веществ,

акцепторов электронов, отсутствие ультрафиолетового излучения и резких перепадов температур [Bhatia et al., 2006]. Микроорганизмы способны выживать при температуре -18°C и сохраняют метаболизм в высокоминерализованных растворах до -17°C [Michaud et al., 2014], по другим данным до -40°C [Mascario et al., 2015].

В настоящее время в условиях глобального изменения климата состояние экосистем ледяных пещер привлекает все большее внимание специалистов.

Целью работы являлось изучение микробиоты различных экотопов – грунта, наледей, воды, воздуха и скальных поверхностей пещеры Аскинская.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Пещера Аскинская (Аскынская, Ледяная) расположена на восточной части хребта Улутау (54°14'09" с.ш. и 56°54'09" в.д.) на территории Южного Урала. Залегает пещера в известняках франского яруса позднего девона (D3fr), и представлена изомерическим залом со сводчатыми стенами и потолком. Протяженность составляет 230 м, амплитуда 34 м, объем 46 400 м³, площадь пола 5 200 м². В пещере расположена наибольшая по площади на территории Южного Урала многолетняя гидрогенная наледь [Смирнов, Соколов, 2002; Пещеры Поволжья ..., 2010].

Микроклимат пещеры формирует холодный воздух, скапливающийся в полости и препятствующий проникновению теплого воздуха с поверхности. Активная циркуляция воздуха в таких полостях возможна только в холодное время года, когда происходит пополнение «запаса холода», реализуемого в теплообменном слое горных пород и льда. Для пещеры характерна ярко выраженная температурная стратификация. Наиболее холодная зона в пещере находится в центральной части на полу. Наиболее теплая зона приурочена к юго-восточной части зала – к началу тупикового ответвления на этой стене. Небольшая зона отепления имеется также у западной части зала – у тупикового ответвления. Температурные колебания в полости находятся в пределах -0,8°C-1,3°C, относительная влажность воздуха составляет 89-100%.

Для наледей пещеры Аскинской характерна резкая неоднородность химического состава в их разрезе, что связано с криогенным опреснением ледяных образований. Вода из водопроявлений пещеры относится к гидрокарбонатному классу, кальциевой группе. Гидрогенные наледы формируются преимущественно в весеннее время, благодаря проникновению через входное отверстие талых вод (формирование наклонной наледи частично горизонтальной наледи) и инфильтрации и инфлюации из зоны нисходящей циркуляции вод (формирование вертикальной наледи).

Отбор проб гидрогенных наледей проводили с помощью ледобура (0-20 см), со скальных субстратов – методом смыва [Джей и др., 2012], отбирали верхний слой грунта (0-5 см). Микробиологический анализ воздуха производили седиментационным методом Коха. Точки отбора проб представлены на карте пещеры (рис.) Культивирование микроорганизмов проводилось на следующих питательных средах: копитрофных на мясopептонном агаре, олиготрофных на голодном агаре, микроскопических грибов на среде Чапека. В качестве транспортной среды был использован буферный глицерино-солевой раствор [Поляков и др., 2002]. Инкубацию посевов производили при температурах 7°C, 22°C, 28°C, 37°C и 44°C, в течение 24 ч, 72 ч, 7 или 30 суток. Для удобства анализа использовали коэффициент психротолерантности (К_п) микроорганизмов [Кузьмина и др., 2012].

Статистическая обработка результатов проводилась с помощью распределения Пуассона. Для анализа сходства сообществ микромицетов использовали количественный коэффициент Серенсена (C_N) и качественный коэффициент Серенсена-Чекановского (S). Для оценки биоразнообразия использовались: мера доминирования Бергера-Паркера (d) и индекс видового разнообразия Симпсона (D).



Рис. План пещеры Аскинская с точками отбора проб.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основным резервуаром микроорганизмов в пещерах, как правило, является грунт. Специфика пещеры Аскинская заключается в том, что большая часть пола покрыта наледью, и доступный грунт присутствует только вдоль южной и восточной стен. Наибольшая численность микроорганизмов обнаружена в грунте у юго-восточной стены в зоне просачивания поверхностных вод ($7,2 \times 10^6$ - $2,0 \times 10^7$ КОЕ/г для бактерий и 1×10^4 - $1,2 \times 10^4$ КОЕ/г для микромицетов) и на участке с высокой рекреационной нагрузкой вдоль восточной стены ($3,2 \times 10^6$ - $4,9 \times 10^6$ КОЕ/г и $3,0 \times 10^4$ - $3,3 \times 10^4$ КОЕ/г соответственно). На этих участках происходит поступление микроорганизмов и питательных веществ с поверхности, на что дополнительно указывает сходное количество мезофильных и психротолерантных форм и незначительное преобладание копитрофных бактерий над олиготрофными. Следует отметить, что именно в зоне рекреационного воздействия была самая высокая численность

микромрицетов. Полученные данные сопоставимы с численностью бактерий в холодных пещерах Средней Сибири [Нестеренко, 2007; Хижняк, 2009].

Самая низкая численность гетеротрофных ($2,1 \times 10^5$ - $3,5 \times 10^5$ КОЕ/г) и олиготрофных ($8,2 \times 10^3$ - $1,7 \times 10^4$ КОЕ/г) бактерий обнаружена в грунте, покрытом остатками ныне разрушающейся минеральной коры. Грунт на этом участке был изолирован от воздействия внешних факторов. Высокая численность микромрицетов, вероятно, связана с их способностью проникать через пустоты и трещины в минеральные образования [Gadd, 2007]. Микроклимат пещеры способствовал преобладанию психротолерантных бактерий в грунте ($K_{\text{П}}$ 5), численность мезофильных и психротолерантных олиготрофных микромрицетов находилась на одном уровне.

Анализ грунта выявил наличие 27 видов микроскопических грибов ($D - 0,08$), стерильные формы и дрожжи. Что значительно ниже разнообразия микромрицетов, выделенного из грунта посещаемой пещеры Warren (Антарктика), представленного 61 видом [Connell, Staudigel, 2013]. В грунте пещеры Аскинская доминировал вид *Geomyces pannorum* ($d - 0,33$) и дрожжевые грибы, тогда как пещерах Средней Сибири преобладающее положение занимали представители родов *Penicillium*, *Chyso sporium* [Нестеренко, 2007; Хижняк, 2009] и *Mucor* [Илиенц, 2011]. Среди мезофилов ряд видов не обнаруживался при низких температурах культивирования – *Fusarium* sp., *Fusidium viride*, *Monodictys castaneae*, *Oidiodendron cereale*, *Rhino cladium sporotrichoides*. Однако их обилие было чрезвычайно низким (не более 0,7%), что позволяет считать эти виды случайными. Видовое богатство микромрицетов существенно различалось в разных точках отбора образцов – максимальное число видов (12) было выявлено в грунте в зоне поступления поверхностных вод, а также в зоне рекреационного воздействия (10).

Водопроявления в пещере представлены ледяными образованиями разной морфологии и инфильтрационными водами и являются не менее значимым резервуаром микроорганизмов в пещере Аскинская. Численность микроорганизмов в водопроявлениях изменялась в диапазоне от нескольких клеток до 10^6 КОЕ/мл бактерий и 10^4 КОЕ/мл микромрицетов. Полученные данные свидетельствуют о гетерогенности гидрогенных наледей.

Самая высокая численность бактерий ($5,1 \times 10^5$ - $7,8 \times 10^6$ КОЕ/мл), в том числе общих колиформных (4×10^4 - 6×10^4 КОЕ/мл), обнаружена в гидрогенной наледи в зоне интенсивной рекреационной нагрузки. На горизонтальные налееди микроорганизмы привносятся водой (дождевой и талой) вместе с содержащимся в ней грунтом, который включается в наледь, а также на обуви посетителей. Неоднократно отмечалось, что в ледяных образованиях микроорганизмы адсорбируются на включениях (илистые и глиняные частицы) [Price, 2007; Wilhelm et al., 2014; Maccario et al., 2015; Itcus et al., 2016]. Кроме того, известно, что содержание бактерий на обуви посетителей может составлять 1300-8600 КОЕ/100 см², дрожжей и микромрицетов – 5100-6600 КОЕ/100 см² [Mules et al., 2014]. В наклонной наледи в зоне поступления паводковых и дождевых вод содержание бактерий составляло (5×10^3 - 1×10^4 КОЕ/мл), колиформные бактерии не обнаружены. Вероятно, разница в численности микроорганизмов в горизонтальных и наклонной наледях связана с отсутствием рекреационной нагрузки на последнюю и их стеканием с водой под действием силы тяжести. В вертикальных наледях, формирующихся за счет инфильтрационных вод и конденсации влаги из воздуха без участия талых и дождевых вод, численность бактерий была относительно не высокой и находилась в диапазоне 2×10^3 - 1×10^4 КОЕ/мл.

Высокая численность микроорганизмов в наледях может указывать не только на постоянное поступление большого количества микробиоты с поверхности, но и возможность ее длительного сохранения в ледяных образованиях. Известно, что микроорганизмы способны выживать при отрицательной температуре до нескольких тысяч лет [Price, 2007; Michaud et al., 2014]. Поскольку присутствие ионов кальция способствует сохранению микроорганизмов при низких температурах [Michaud et al., 2014], водопроявления пещеры Аскинская, содержащие 11-129 мг/л ионов кальция, являются благоприятной средой для их консервации, а при создании подходящих условий и развития.

Помимо многолетних наледей в пещере присутствуют сезонные образования в виде сублимационных кристаллов льда на скальной поверхности у входного отверстия. В данных водопроявлениях отмечено низкое содержание бактерий (до 7×10^2 КОЕ/мл) и микромицетов, поскольку образовались они за счет конденсации влаги из воздуха, микроорганизмы попадали в них с увлажненных скальных поверхностей и оседали из воздуха.

Водопроявления в жидком виде представлены инфильтрационными (капельниками) и талыми водами в период отепления полости. Изучение капельников показало невысокую численность бактерий (3×10^3 КОЕ/мл) и микромицетов (единичные колонии) или их отсутствие. Содержание микроорганизмов в инфильтрационных водах и интенсивность действия капельников зависят от погодных условий, складывающихся на поверхности. За счет прохождения сквозь толщу породы в капельниках повышается содержание минеральных веществ и снижается численность микроорганизмов.

Идентификация микроскопических грибов из различных видов льда в пещере позволила выявить 34 вида, светло- и темноокрашенные стерильные формы, дрожжеподобные грибы. Дрожжеподобные грибы доминировали во всех исследованных точках. Из сублимационных кристаллов, расположенных в привходовой зоне, был выделен только один вид – *Cladosporium cladosporioides*, характерный для воздуха поверхности. Исходя из этого можно сделать вывод, что данный вид проникает в пещеру с потоком воздуха и конденсируется вместе с влагой. Следует отметить, что во льду вертикальной наледи были обнаружены всего 4 вида микромицетов – *Penicillium cyclopium*, *Mucor* sp., *Trichodema atroviride* и *T. hamatum*. Из наклонной наледи было выделено 11 видов микромицетов, в горизонтальной наледи количество видов увеличивалось до 21. Видовой состав наклонной и горизонтальной наледи отличались. Можно предположить, что этот результат обусловлен рекреационной нагрузкой. Общим являлось преобладание дрожжевых грибов, среди мицелиальных общими оказались виды – *Acremonium charticola*, *Phialophora mellini*, *P. viridicatum*. Рассмотрение характера распределения видов по обилию на тропе позволяет заключить, что большинство видов (10 из 21) являлись привнесенными (их обилие не превышает 0,9%), а доминирующей группой по-прежнему оставались дрожжи. Очевидно, в ледяных пещерах микромицеты являются наиболее чувствительным индикатором присутствия человека [Connell, Staudigel, 2013].

Пещера Аскинская относится к морфологическому типу «холодный мешок», при котором в полости застаивается более тяжелый холодный воздух, препятствуя проникновению теплого воздуха с поверхности. Специфика микроклимата пещеры повлияла на распределение микроорганизмов в воздухе, которое было неравномерным и неоднозначным.

Численность микроорганизмов в аэросреде пещеры изменялась от двух десятков до двух тысяч на кубометр воздуха, что соответствовало данным, полученным для других

подземных полостей [Monte, Ferrari, 2000; Porca et al., 2011; Mulec et al., 2012b]. Не обнаружено значимых различий в численности аэробии в зависимости от расположения исследованных участков. Вероятно, это связано с малым размером полости, поскольку подобные тенденции были отмечены в гомогенных средах отдельных залов крупных пещер. На распределение микроорганизмов оказывало влияние поступление инфильтрационных вод при отоплении пещеры, повышая их численность (до 2×10^3 КОЕ/м³), поскольку использованный метод не имеет защиты от случайного попадания капель, падающих сверху и разлетающихся при ударах об пол, вместе с микроорганизмами. В литературе описано значительное увеличение численности бактерий в воздухе в зоне разбрызгивания воды [Mulec et al., 2012].

Еще одним фактором, влияющим на аэробию, является рекреационная нагрузка. После посещения полости группой (41 человек) выявлено достоверное увеличение численности бактерий в 2 раза и грибов в 4 раза. Этот факт соответствует имеющимся данным об увеличении численности бактерий в воздухе при рекреационной нагрузке – в пещере Skocjan численность аэробии возросла на 70-90% [Mulec et al., 2014].

В ходе идентификации в воздухе обнаружено 57 видов микромицетов и дрожжевых грибов, а также обнаружено две разновидности стерильных форм. Индекс разнообразия Симпсона составлял 0,08. В составе микромицетов воздуха снаружи пещеры доминировали темноокрашенные виды и формы – *Cladosporium cladosporioides* (d – 0,34) *Alternaria alternata*, *Phialophora* sp., *Mycelia sterilia* d. Состав микромицетов воздуха зоны на спуске в пещеру отражает переходный характер места отбора проб – снижается обилие «поверхностных» видов, появляются некоторые «пещерные» – *Chrysosporium merdarium*, *Geotrichum candidum* (C_N=0,36). Расчет коэффициента Серенсена также показывает различия в составе микромицетов воздуха на поверхности и в пещере (C_Nпов-центр=0,25, C_Nпов-зап=0,01). В воздухе у восточной стены периодически обнаруживались с высоким обилием виды, характерные для поверхности – *A. alternata* и *C. cladosporioides* (C_N=0,24), а так же не обнаруженные в других местах отбора *Gliocladium* sp., *P. aurantiogriseum*, *Rhinocladium* sp.

Выявлено существенное изменение видового состава микромицетов воздуха после посещения пещеры туристами – значительно увеличилось число видов, за счет появления мицелиальных грибов (таких как *C. cladosporioides*, *Mucor* sp., *Mortierella* sp., выявленных в воздухе поверхности), при этом обилие дрожжей значительно снизилось.

Благоприятные для развития микроорганизмов условия в ледяных пещерах складываются на границе минеральной фазы и воздушной среды. На скальных поверхностях пещеры Аскинская обнаружены гетеротрофные ($5 \times 10^2 - 1 \times 10^5$ КОЕ/см²) и олиготрофные ($4 \times 10^2 - 6 \times 10^4$ КОЕ/см²) бактерии, в том числе аэробные спорообразующие и микроскопические грибы (не более $1,5 \times 10^2$ КОЕ/см²). В ледяной пещере микроорганизмы постепенно накапливаются и поддерживают свою жизнедеятельность вследствие низкой температуры окружающей среды. Это предположение подтверждается высокими значениями коэффициентов психротолерантности, выявленными для бактерий и микромицетов изученных зон (K_п для бактерий – 1,7-3,1, K_п микромицетов – 3,3-1000).

Доминантом на всех изученных площадках стен оказался *Geomyces pannorum* (d – 0,96). Другие виды, судя по их обилию, можно считать случайными. На западной стене микромицеты были представлены 11 видами, кроме того, выявлены стерильный мицелий (светлый и темный) и дрожжи. У восточной стены видовое разнообразие выделенных

микромикетов представлено 7 видами и дрожжами. Вероятно, большее видовое разнообразие микромикетов на западной стене связано с застоем воздушных масс в нише, между скальной поверхностью и краем наледи.

Сходство видового состава микромикетов по коэффициенту Серенсена-Чекановского в аэросреде и на скальной поверхности восточной стены составило 16 %. Большое сходство обнаружено для микроскопических грибов в зоне западной стены – 28 %. Поскольку состав микроорганизмов, выделенных на скальных поверхностях, не коррелирует с их содержанием в воздухе, вероятно, на их распределение действует другой более значимый фактор, которым является уровень антропогенного воздействия. Исследования показали, что в зоне высокой рекреационной нагрузки и видимого загрязнения (копотью и краской) на восточной стене, численность микроорганизмов была выше, чем на труднодоступной западной стене. Имеются данные, что в зоне активной рекреационной нагрузки численность микромикетов на скальных поверхностях может возрастать в 6-10 раз. Показательно, что численность микроорганизмов на исследованных поверхностях экскурсионной пещеры Skocjan была в 100-1000 раз ниже, чем в Аскинской [Mules, 2014].

Из всех экотопов пещеры (грунт, водопроявления, скальные поверхности и аэросреда) было выделено 72 вида микроскопических грибов ($D = 0,69$), стерильные формы и дрожжи. Во всех экологических нишах с высокой частотой обилия / встречаемости обнаружены дрожжевые грибы и виды *G. pannorum* ($d = 0,83$), *A. charticola*, *C. herbarum*, *P. aurantiuogriseum*.

Выявлено сходство видового состава микромикетов грунта с микробиотой воздуха (41%) и скальных поверхностей (40%), а также между наледями и воздухом (44%). Таким образом, грунт и горизонтальная гидрогенная наледь являются основными резервуарами хранения микроорганизмов в пещере, а пополнение микробного пула происходит с участием рекреационной нагрузки и естественным путем – с дождевыми и талыми водами и с воздухом с поверхности.

Проведенные исследования позволяют заключить, что для пещеры Аскинская самым значимым фактором, оказывающим влияние на формирование её микробиоты, является рекреационная нагрузка, однако определенный вклад вносят и морфологические особенности полости (многолетняя гидрогенная наледь, проникновение воды и грунта с поверхности, малый размер полости, и т.д.).

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190098-9. Исследования проводились на оборудовании ЦКП «Агидель».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Джей Д.М., Лёсснер М.Д., Гольден Д.А. Современная пищевая микробиология. М.: БИНОМ, 2012. 886 с.
2. Илиенц И.Р. Сообщества микроорганизмов пещер как источник штаммов для сельскохозяйственной и экологической биотехнологии: Автореф. дис. на соиск. учен. степен. канд. биол. наук / Илиенц Ильмира Робертовна, Красноярская государственная аграрная академия. – Красноярск, 2011.
3. Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Абдуллин Ш.Р., и др. Микробиота пещеры Киндерлинская (Южный Урал) // Микробиология. 2012. Т. 81 (2). С. 273-281.

4. Нестеренко Е.В. Микромицеты карстовых полостей Средней Сибири: Автореф. дис. На соиск. учен. степен. канд. биол. наук / Нестеренко Елена Викторовна, Красноярский Государственный университет. – Красноярск, 2007.
5. Лавров И.А., Гунько А.А., Цурихин Е.А., Баранов С.М., Соколов Ю.В., Бортников М.П., Головачев И.В., Самсонов М.В. Пещеры Поволжья, Урала и Предуралья: Статистический справочник. Набережные Челны: НГПИ, 2010. 71 с.
6. Поляков М.С., Сухаревич В.И., Сухаревич М.Э. Питательные среды для медицинской микробиологии. Под ред. Медведевой М.Г. Санкт-Петербург, 2002. 31 с.
7. Смирнов А.И., Соколов Ю.В. Карст и спелеология. В: Карст Башкортостана. Под. ред. Абдрахманова Р.Ф. Уфа: Информреклама, 2002. С. 301-340.
8. Хижняк С.В. Микробные сообщества карстовых пещер Средней Сибири: Автореф. дис. на соиск. учен. степен. д-ра биол. наук / Хижняк Сергей Витальевич; Красноярский государственный аграрный университет. – Красноярск, 2009.
9. Brown J.R., Brox T.I., Vogt S.J., et al. Magnetic resonance diffusion and relaxation characterization of water in the unfrozen vein network in polycrystalline ice and its response to microbial metabolic products // *Journal of Magnetic Resonance*. 2012. V. 225. P. 17-24. DOI: [10.1016/j.jmr.2012.09.011](https://doi.org/10.1016/j.jmr.2012.09.011)
10. Connell L., Staudigel H. Fungal diversity in a dark oligotrophic volcanic ecosystem (DOVE) on Mount Erebus, Antarctica // *Biology*. 2013. V. 2 (2). P. 798-809. DOI: [10.3390/biology2020798](https://doi.org/10.3390/biology2020798)
11. Gadd G.M. Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation // *Mycological research*. 2007. V. 3 (1). P. 3-49. DOI: [10.1016/j.mycres.2006.12.001](https://doi.org/10.1016/j.mycres.2006.12.001)
12. Icus C., Pascu M.D., Brad T., et al. Diversity of cultured bacteria from the perennial ice block of Scarisoara Ice Cave, Romania // *International journal of speleology*. 2016. V. 45 (1). P. 89-100. DOI: [10.5038/1827-806X.45.1.1948](https://doi.org/10.5038/1827-806X.45.1.1948)
13. Maccario L., Sanguino L., Vogel T.M., et al. Snow and ice ecosystems: not so extreme // *Research in microbiology*. 2015. V. 166 (10). P. 782-795. DOI: [10.1016/j.resmic.2015.09.002](https://doi.org/10.1016/j.resmic.2015.09.002)
14. Michaud L., Giudice A.L., Mysara M., et al. Snow surface microbiome of the high Antarctic Plateau (Dome C) // *PLOS one*. 2014. V. 9 (8). P. 1-12. DOI: [10.1371/journal.pone.0104505](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104505)
15. Monte M., Ferrari R. Airborne microorganisms in a subterranean archeological area of the basilica of San Lorenzo in Lucina (Rome) // *Aerobiologia*. 2000. V. 16. P. 287-296.
16. Moseir A.C., Murray A.E., Fritsen C.H. Microbiota within the perennial ice cover of Lake Vida, Antarctica // *FEMS Microbiology ecology*. 2007. V. 59 (2). P. 274-288. DOI: [10.1111/j.1574-6941.2006.00220.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00220.x)
17. Mulec J. Human impact on underground cultural and natural heritage sites, biological parameters of monitoring and remediation actions for insensitive surface: Save of Slovenian Show cave // *Journal of nature conservation*. 2014. V. 22 (2). P. 132-141. DOI: [10.1016/j.jnc.2013.10.001](https://doi.org/10.1016/j.jnc.2013.10.001)
18. Mulec J., Vaupotic J., Walochnik K.J. Prokaryotic and eukaryotic airborne microorganisms as tracers of microclimatic changes in underground (Postojna Cave, Slovenia) // *Environmental microbiology*. 2012. V. 64 (3). P. 654-667. DOI: [10.1007/s00248-012-0059-1](https://doi.org/10.1007/s00248-012-0059-1)
19. Nichols C.M., Bowman J.P., Guezennec J. Effects of incubation temperature on growth and production of exopolysaccharides by an antarctic sea ice bacterium grown in batch culture // *Applied and environmental microbiology*. 2005. V. 71 (7). P. 3519-3523. DOI: [10.1128/AEM.71.7.3519-3523.2005](https://doi.org/10.1128/AEM.71.7.3519-3523.2005)

20. Poli A., Anzelmo G., Nicolaus B. Bacterial exopolysaccharides from extreme marine habitats: production, characterization and biological activities // *Marine Drugs*. 2010. V. 8 (6). P. 1179-1802. [DOI: 10.3390/md8061779](https://doi.org/10.3390/md8061779)
21. Porca E., Jurado V., Martin-Sanchez P.M., et al. Aerobiology: An ecological indicator for early detection and control of fungal outbreaks in caves // *Ecological Indicators*. 2011. V. 11 (6). P. 1594-1598. [DOI: 10.1016/j.ecolind.2011.04.003](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.003)
22. Price P.B. Microbial life in glacial ice and implications for a cold origin of life // *FEMS Microbiology ecology*. 2007. V. 59 (2). P. 217-231. [DOI: 10.1111/j.1574-6941.2006.00234.x](https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00234.x)
23. Schmidt S.K., Nemergut D.R., Darcy J.L., et al. Do bacterial and fungal communities assemble differently during primary succession? // *Molecular ecology*. 2014. V. 23 (2). P. 254-258. [DOI: 10.1111/mec.12589](https://doi.org/10.1111/mec.12589)
24. Wilhelm L., Besemer K., Fasching C., et al. Rare but active taxa contribute to community dynamic of benthic biofilms in glacier-fed streams // *Environmental ecology*. 2014. V. 16 (8). P. 2514-2524. [DOI: 10.1111/1462-2920.12392](https://doi.org/10.1111/1462-2920.12392)
25. Bhatia M., Sharp M., Foght J. Distinct bacterial communities exist beneath a high arctic polythermal glacier // *Applied and environmental microbiology*. 2006. V. 72 (9). P. 5838-5845. [DOI: 10.1128/AEM.00595-06](https://doi.org/10.1128/AEM.00595-06)