

## МИКРОБИОЛОГИЯ КРИОСФЕРЫ

УДК 551.345; 550.72

DOI: 10.21782/KZ1560-7496-2020-3(51-57)

МЕТАН КАК ИНДИКАТОР УСЛОВИЙ ФОРМИРОВАНИЯ  
МЕРЗЛЫХ ОТЛОЖЕНИЙ АНТАРКТИДЫ

Е.М. Ривкина, А.А. Абрамов

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,  
142290, Московская обл., Пушкино, ул. Институтская, 2, Россия; elizaveta.rivkina@gmail.com*

В результате исследований многолетнемерзлых отложений свободных ото льда оазисов Антарктиды выявлено присутствие в них метана. Метан обнаружен в отложениях морской террасы на станции Беллинсгаузен, в озерно-лагунных отложениях оазисов Ларсеманна, Ширмахера и Бангера. В моренных отложениях и делювиальных шлейфах метан отсутствует. Активность процесса метанообразования была показана с использованием радиоактивно меченных субстратов. В исследуемых отложениях сохранились жизнеспособные метанообразующие археи, которые при повышении температуры осадка способны продуцировать метан. В перспективе, по мере освобождения территории ото льда и увеличения мощности слоя сезонного оттаивания, поток метана из антарктической мерзлоты может возрасть как за счет деятельности анаэробных метанообразующих микроорганизмов, так и за счет разгрузки законсервированного в многолетней мерзлоте метана.

*Антарктида, метан, мерзлота, радиоактивная метка*METHANE AS AN INDICATOR OF PERMAFROST FORMATION  
CONDITIONS IN ANTARCTICA

E.M. Rivkina, A.A. Abramov

*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science RAS,  
2, Institutskaya str., Pushchino, Moscow region, 142290, Russia; elizaveta.rivkina@gmail.com*

Research of permafrost in Antarctica revealed the methane in lacustrine (Larsemann, Schirmacher and Bunge Hills oases), marine (King George Island) and temporary streams (Larsemann Hills) sediments. In moraine and deluvium deposits, we found no methane. The methanogenic activity has been proved by experiments with isotopically marked substrates. In permafrost there are number of viable methanogenic archaea, starting producing methane as ground temperature rises. The methane flux could be increased in the future due to deglaciation and active layer deepening due to activation of methanogenic bacteria and release of entrapped methane.

*Antarctica, methane, permafrost, radioactive label*

## ВВЕДЕНИЕ

Метан, продукт восстановления углекислого газа или терминального разрушения органического вещества в анаэробных условиях, играет важную роль в экосистемах, обычно указывая на высокую гидроморфность и восстановительные условия среды [Whiticar et al., 1986; Evans et al., 2019]. Будучи активным парниковым газом, метан в атмосфере эффективно поглощает тепло в инфракрасном диапазоне [Wuebbles, Hayhoe, 2002; Feldman et al., 2018], тем самым повышая ее температуру.

В осадках современных озер и под ледниковым щитом Антарктиды метанообразование изучается довольно давно [Ellis-Evans, 1984; Wand et al., 2006]. В то же время для многолетнемерзлых отложений такие работы отсутствовали до сере-

дины 90-х гг. прошлого столетия. Измерения содержания метана в многолетнемерзлых породах Антарктиды наряду с исследованием жизнеспособных микроорганизмов в этих отложениях начались в 1995 г. в Сухих долинах (Taylor Valley, Miers Valley, Mount Feather) по инициативе Д.А. Гиличинского в ходе совместной экспедиции США и России и были продолжены в 1999 г. (Beacon Valley). Результаты этих исследований были обобщены в статье, опубликованной в журнале "Astobiology" [Gilichinsky et al., 2007], где приведены в том числе результаты определения метана по скважинам. С 2007 г. лаборатория криологии почв в составе Российской антарктической экспедиции (РАЭ) начала участвовать в изучении прибрежных оазисов Антарктиды, где помимо решения других

задач отбирались образцы для определения в них метана. Многие из результатов этих исследований были опубликованы [Абрамов и др., 2011; Демидов и др., 2013; Караевская и др., 2014]. Однако сам характер распределения метана и его роль как индикатора условий, предшествующих криоконсервации осадочных отложений, не рассматривалась, что стало задачей настоящей работы.

На примере арктической мерзлоты нами показано, что не только метан, но и гены микроорганизмов, участвующих в метановом цикле, могут служить индикатором условий формирования и криогенеза мерзлых толщ [Rivkina et al., 2016].

Источником экзогенного метана в мерзлых породах являются метанообразующие микроорганизмы (археи), а основными субстратами для его продукции –  $\text{CO}_2$  и органические соединения (ацетат, метиламины и метанол). В последнее время появились сведения о возможности образования метана в насыщенной кислородом среде. Было показано, что в антарктических озерах, обедненных фосфором, некоторые аэробные бактерии способны использовать фосфор из метилфосфоната, а в качестве побочного продукта такой реакции может образовываться метан [Li et al., 2020], но его количество ничтожно по сравнению с метаном, образующимся в анаэробных условиях в результате деятельности метаногенных архей. Районы распространения мерзлоты в Северном полушарии служат заметным источником потока метана, а с их оттаиванием при повышении температуры прогнозируется стимулирование процесса метанообразования с вовлечением в биогеохимические процессы свежего лабильного органического вещества [Schuur et al., 2013]. В отличие от Арктики, антарктическая мерзлота характеризуется низким содержанием общего углерода, прямые определения в керне скважин выявили концентрации от сотых долей в моренных до 1.7 % в озерно-лагуновых отложениях [Демидов и др., 2013; Gilichinsky et al., 2007]. Недостаточное количество наблюдательных скважин не позволяет уверенно говорить о стабильности температурного режима пород, но для части континента отмечается ее повышение за последние 10 лет [Biskaborn et al., 2019]. Скорость сокращения массы ледяного покрова Антарктиды также возросла за последние 40 лет [Rignot et al., 2019]. По данным этих исследователей, общая скорость потери массы льда выросла в Антарктиде приблизительно в 6 раз: от 40 Гт/год в 1979–1990 гг. до 252 Гт/год в 2009–2017 гг. За последнее десятилетие в Западной Антарктиде скорость потери льда составила 159 Гт/год, а в Восточной – 51 Гт/год.

Прогнозируемое освобождение части территории ото льда и увеличение мощности сезонного слоя (СТС) могут привести к увеличению эмиссии метана из антарктической мерзлоты как

за счет активизации микробиологической активности на освободившихся ото льда территориях, так и за счет разгрузки метана, законсервированного в подледных отложениях [Wadham et al., 2012].

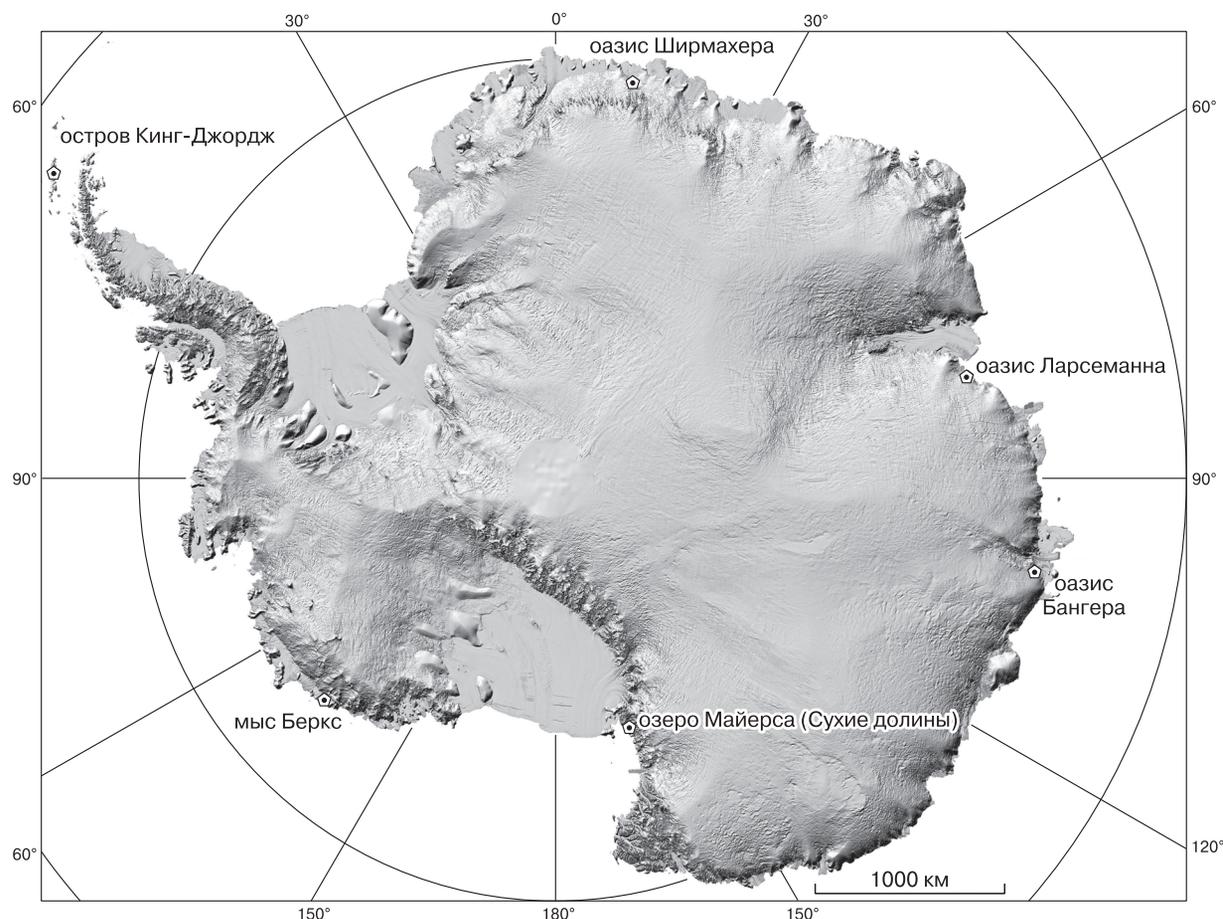
## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Отбор образцов для определения концентрации метана в мерзлых породах проводился путем дегазации керна и был многократно описан [Rivkina et al., 2007]. Бурение производилось в 2007–2011 гг., без промывки и продувки, отобранные керны для микробиологических и других анализов помещали в морозильник для перевозки в лабораторию, где хранили при температуре  $-18\text{ }^\circ\text{C}$  до момента проведения исследований.

Отбор образцов газа осуществлен методом “head space” [Alperin, Reeburgh, 1985] путем дегазации в 150-миллиметровых шприцах. Содержание метана измерялось на газовом хроматографе ХПМ-4 (Россия), оборудованном пламенно-ионизационным детектором [Rivkina et al., 2007]. Изотопный состав углерода метана определялся в Центре изотопных исследований Всероссийского геологического института (ВСЕГЕИ) на хромато-масс-спектрометре Delta plus XL, GC Combustion III (“ThermoFinnigan”, Германия). Общий углерод определялся методом сухого сжигания на экспресс-анализаторе АН-7529. Для повышения чувствительности выявления процесса метанообразования в анаэробно культивируемых микроекосмах применялся метод радиоактивно меченных субстратов. Нами использовался ацетат, меченный по углероду метильной группы ( $\text{Na}^{14}\text{CH}_3\text{CO}_2$ ), и бикарбонат ( $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ ). Радиоактивность введенной ацетатной метки ( $R$ ) составляла  $108 \cdot 10^5$  срт, радиоактивность бикарбоната –  $702 \cdot 10^5$  срт. После недельной инкубации при комнатной температуре ( $20\text{ }^\circ\text{C}$ ) измерялась радиоактивность новообразованного метана ( $r$ ). Методика эксперимента по выявлению метанообразования в микроекосмах с использованием радиоактивной метки подробно описана в статье Е.М. Ривкиной [Rivkina et al., 2007]. Окислительно-восстановительный потенциал (Eh) измерялся в пробах, оттаявших непосредственно перед измерением, на иономере “Экотест-120” (Россия). В качестве индикатора использовался платиновый электрод ЭПВ.1, а в качестве электрода сравнения – хлорсеребряный ЭВЛ.1МЗ.1.

## ОПИСАНИЕ РАЙОНОВ РАСПОЛОЖЕНИЯ СКВАЖИН

Скважины А11-08 и А1-09 на острове Кинг-Джордж (рис. 1) рядом с метеоплощадкой станции Беллинсгаузен вскрыли отложения I морской террасы. Слой сезонного оттаивания (мощностью 3 м) сложен галечником, под которым до глубины



**Рис. 1. Расположение точек отбора образцов в Антарктиде.**

В качестве подложки – цифровая модель рельефа проекта REMA.

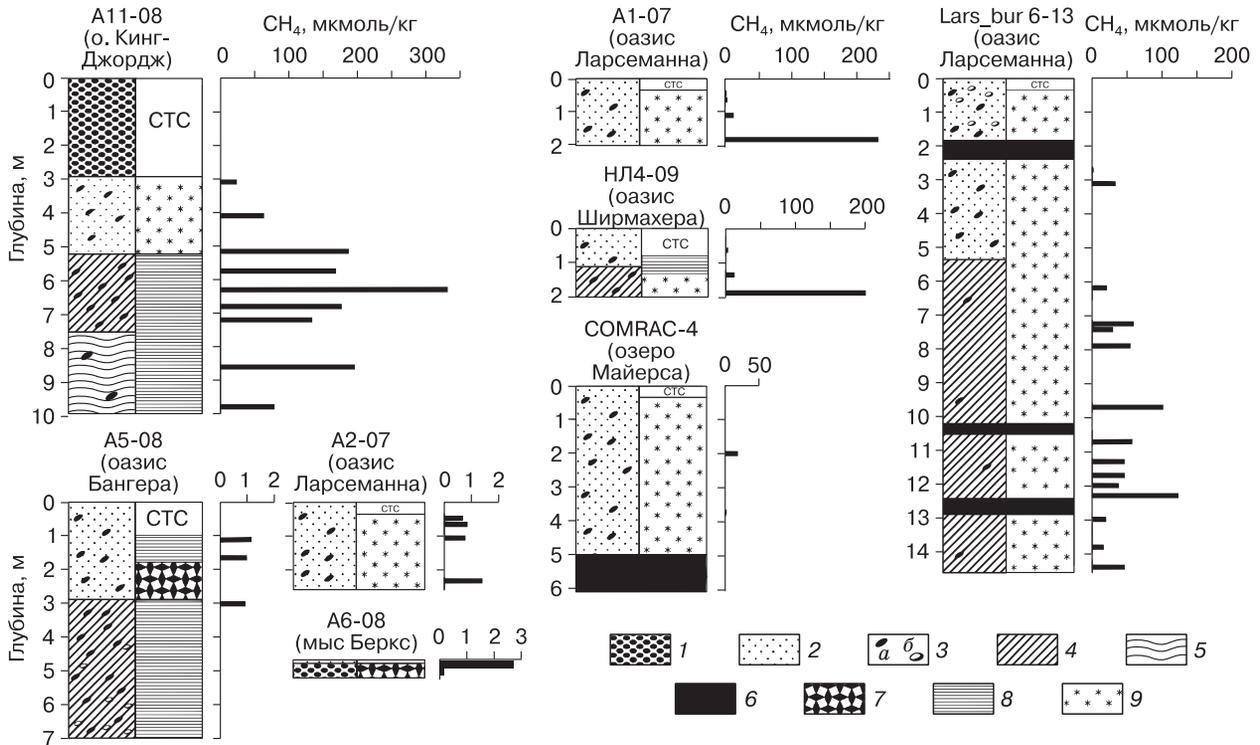
7.5 м залегает песок с включениями дресвы, переходящий в суглинок и затем, на глубине 9 м, в глину голубоватого оттенка (рис. 2). Отложения имеют резкий запах сероводорода. Диатомовые комплексы террасы типичны для антарктической зоны Южного океана. Сублиторальные бентосные виды в низах разреза отражают мелководность моря и спокойные условия осадконакопления, а в верхах накапливались бентосные и холодноводные планктонные виды. Невысокая минерализация водной вытяжки (0.1–3.5 %) указывает на вероятное промывание морских осадков пресными водами перед промерзанием [Абрамов и др., 2011].

Скважина А5-08 пробурена с поверхности высохшего озера в оазисе Бангера, рядом с полевой базой Оазис (см. рис. 1). Отложения представлены мерзлыми песчаными, супесчаными и суглинистыми разностями с включениями гальки, щебня и валунов. Химический состав водной вытяжки позволяет предположить морской или озерно-лагунный генезис отложений. Имеются остатки фауны, но створки диатомей отсутствуют. Как и на

о. Кинг-Джордж, озерно-морские осадки оазиса Бангера не содержат спор и пыльцы.

Бурение в районе оазиса Ларсеманна (станция Прогресс (см. рис. 1)) производилось на берегу оз. Кристальное (скв. А1-07), в днище долины временных водотоков (скв. А2-07) и на перемычке между озерами Рейд и Скандред (скв. Lars\_bur 6/13). Здесь с поверхности, как правило, залегают моренные песчаные отложения с включениями гравия и валунов (мощностью 2.0–5.5 м), с массивной, слоистой, а местами базальной криогенной текстурой. В скв. Lars\_bur 6/13 под моренными отложениями были вскрыты озерно-лагунные отложения песчано-супесчаного состава с примесью глинистых частиц и гравия, раковинами диатомовых водорослей [Демидов и др., 2013].

По результатам определения методом сухого сжигания, содержание общего углерода в изученных отложениях прибрежных оазисов не превышает 1.7 %, органического – 0.3 %. Величина Eh изменяется от +200 мВ в окисленных терригенных фациях со слабокислыми и нейтральными значе-



**Рис. 2.** Литологический состав, криогенная текстура и содержание метана в образцах из скважин.

1 – галька; 2 – песок; 3 – включения щебня (а) и валунов (б); 4 – суглинок; 5 – глина. Криогенная текстура: 6 – лед, 7 – базальная, 8 – слоистая, 9 – массивная.

ниями рН 5.7–7.6 (оазис Ларсеманна) до –280 мВ в сильно восстановленных щелочных и сильнощелочных морских горизонтах с рН 8.0–10.1 (о. Кинг-Джордж и оазис Бангера).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование мерзлых отложений свободных ото льда оазисов Антарктиды показало присутствие в некоторых из них метана. Концентрация метана составила 20–330 мкмоль/кг в отложениях морской террасы на о. Кинг-Джордж, следовые количества в моренных отложениях и менее 200 мкмоль/кг в озерно-лагунных отложениях оазисов Ларсеманна, Ширмахера, Бангера (см. рис. 2). Изотопный состав углерода метана, проанализированный в 15 образцах мерзлых отложений о. Кинг-Джордж и оазиса Бангера, находится в интервале от –81 до –94 ‰ и однозначно указывает на его биогенное происхождение [Абрамов и др., 2011]. В анаэробных микроскомах из образцов многолетнемерзлых отложений прибрежных оазисов, изначально содержащих метан, хроматографическими методами новообразование метана не было обнаружено, хотя анализ сообщества архей в многолетнемерзлых отложениях морской террасы о. Кинг-Джордж и озерных отложениях оазиса Бангера методом анализа клоновых библиотек ге-

нов 16S рРНК выявил доминантные филоциты, наиболее близкие к метанообразующим археям в многолетнемерзлых породах морского и озерного происхождения. Толща морских отложений отличалась большим разнообразием филоциты родов *Methanosarcina*, *Methanobrevibacter*, *Caldivirga*, *Methanogenium*, *Methanlobus* и *Methanoculleus*, двумя доминантными филоциты класса *Methanomicrobia*. Разнообразие архей в отложениях оазиса Бангера оказалось более низким и характеризовалось лишь двумя представителями класса *Methanomicrobia* [Караевская и др., 2014]. Применение радиоактивно меченных субстратов позволило выявить в этих отложениях активный процесс новообразования метана (см. таблицу). Как следует из таблицы, наиболее активно метанообразование происходило в образцах из отложений морской террасы о. Кинг-Джордж (скв. А11-08) с глубин 4 и 9 м.

Как отмечалось в [Gilichinsky et al., 2007], биогенный метан до 16 мкмоль/кг обнаружен и в эпикриогенных среднеплейстоценовых озерных отложениях Сухих долин (оз. Майерса, см. рис. 2), а в выходящих на поверхность песчаниках формации Сириус (Сухие долины, г. Фэзер) установлено присутствие абиогенного метана, а также его гомологов (этана, пропана) и этилена.

**Включение радиоактивной метки в метан при анаэробном культивировании с радиоактивно меченными субстратами**

Скважина	Глубина, м	Содержание CH <sub>4</sub> в образце, мкмоль/кг	Метанообразование из			
			Na <sup>14</sup> CH <sub>3</sub> CO <sub>2</sub>		NaH <sup>14</sup> CO <sub>3</sub>	
			счет, cpm	r/R, %	счет, cpm	r/R, %
<i>Оазис Ларсеманна (станция Прогресс)</i>						
A1-07	1.9–2.0	230	757.99	0.007	163.67	0
<i>Остров Кинг-Джордж (станция Беллинсгаузен)</i>						
A11-08	4.1–4.2	62	1318	0.012	88	0
A11-08	5.0–5.2	186	458	0.004	4132	0.005
A11-08	6.1–6.2	331	452	0.004	155	0
A11-08	8.8–9.0	194	671	0.006	159 570	0.23

Примечание. Холостой счет не превышал 70 cpm; r – радиоактивность новообразованного метана; R – радиоактивность введенной метки.

Несмотря на то что при анаэробном инкубировании образца, содержащего метан, мы наблюдали процесс метанообразования, фиксируемый хроматографически, выделение метаногенных микроорганизмов в чистую культуру из этого микрокосма не увенчалось успехом. Содержание метана в накопительной культуре из образцов многолетнемерзлых отложений района оз. Майерс после многолетнего культивирования в анаэробных условиях достигло 40 %, что однозначно указывало на присутствие в этих отложениях активных метаногенных архей, но после пересева микроорганизмы не росли. Только метагеномный анализ микрокосма позволил установить присутствие микроорганизмов, продуцирующих метан, которые относятся к роду *Methanosarcina* [Vishnivetskaya et al., 2018]. Нами показано, что небольшой прослой песка в скв. 4-95, содержащий метан, в котором зафиксирован процесс метанообразования, маркировал древние озерные отложения возраста порядка 15 тыс. лет. В дальнейшем оз. Майерс уменьшилось в размерах, а обнажившиеся озерные осадки промерзли и были перекрыты отложениями преимущественно эолового происхождения.

Аналогичным образом метан маркировал озерно-лагунные отложения в районе оазиса Ларсеманна (станция Прогресс), перекрытые мореной [Демидов и др., 2013].

Таким образом, на примере трех регионов Антарктиды – Сухие долины, о. Кинг-Джордж и оазис Ларсеманна – было показано, что метан и микроорганизмы, его продуцирующие, являются индикаторами условий формирования отложений в прошлом. Иногда метан остается единственным таким индикатором, по которому можно реконструировать условия формирования отложений. Например, для отложений скв. 4-95 (долина Майерса) горизонт, содержащий метан, ничем не отличался от перекрывающих его отложений. Со-

держание органического углерода составляло сотые доли процента по всей скважине, и только присутствие метана позволило несколько прояснить историю развития этой территории. Как правило, метан обнаруживается в эпикриогенных толщах [Rivkina et al., 2007], однако нельзя исключить, что и при синкриогенезе могут возникнуть условия, благоприятные для метанообразования.

**ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Проведенные исследования показали, что метан маркирует отложения, сформированные в гидроморфных условиях, где при отсутствии или при низком содержании кислорода возникала окислительно-восстановительная ситуация, благоприятная для биогенного метанообразования.

Непосредственные измерения концентрации метана в многолетнемерзлых отложениях оазисов Антарктиды выявили его присутствие в количестве до 330 мкмоль/кг. Содержащие метан осадочные породы формировались в анаэробных гидроморфных условиях. Показано, что в исследуемых отложениях сохранились жизнеспособные метанобразующие археи, которые при повышении температуры осадка способны продуцировать метан. Этот вывод особенно актуален для анализа влияния изменения климата на состояние мерзлоты Антарктиды, когда многолетнемерзлые отложения с наиболее высокими температурами (около –1 °С, как в отложениях вблизи станции Беллинсгаузен) будут вовлечены в современный процесс метанообразования, а эмиссия новообразованного метана в атмосферу может, в свою очередь, стать дополнительным фактором, влияющим на повышение температуры воздуха, реализуя сценарий “обратной связи”.

*Авторы выражают благодарность Российской антарктической экспедиции за логистическую*

поддержку исследований в Антарктиде. Мы также благодарны всем сотрудникам лаборатории криологии почв (Г. Краеву, Н. Демидову, Д. Шмелеву, К. Кривушину, В. Мамыкину), которые в рамках РАЭ 53–59 принимали участие в бурении и отборе образцов на определение метана. Чтим память Давида Абрамовича Гиличинского, который был инициатором и научным руководителем исследований мерзлоты Антарктиды.

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А18-118013190181-6 и поддержана программами Минобрнауки РФ (КП19-274, КП19-280).

### Литература

Абрамов А.А., Слеттен Р.С., Ривкина Е.М., Миронов В.А., Гиличинский Д.А. Геоэкологические условия Антарктиды // Криосфера Земли, 2011, т. XV, № 3, с. 3–19.

Демидов Н.Э., Веркулич С.Р., Занина О.В., Караевская Е.С., Пушина З.В., Ривкина Е.М., Шмелев Д.Г. Кочечная морена и озерно-лагунные отложения в разрезе четвертичных отложений оазиса Холмы Ларсеманн, Восточная Антарктида // Пробл. Арктики и Антарктики, 2013, № 3, с. 79–90.

Караевская Е.С., Демченко Л.С., Демидов Н.Э., Ривкина Е.М., Булат С.А., Гиличинский Д.А. Разнообразие архей в многолетнемерзлых отложениях оазиса Бангера и острова Кинг-Джордж (Антарктида) по данным секвенирования генов 16S рРНК // Микробиология, 2014, т. 83, № 4, с. 475–483.

Alperin M.J., Reeburgh W.S. Inhibition experiments on anaerobic methane oxidation // Appl. Environ. Microbiol., 1985, vol. 50, No. 4, p. 940–945.

Biskaborn B.K., Smith S.L., Noetzi J. et al. Permafrost is warming at a global scale // Nature Communications, 2019, vol. 10, No. 264, p. 1–11, <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08240-4>

Gilichinsky D.A., Wilson G.S., Friedmann E.I. et al. Microbial populations in Antarctic permafrost: biodiversity, state, age, and implication for astrobiology // Astrobiology, 2007, vol. 7, No. 2, p. 275–311.

Ellis-Evans J.C. Methane in maritime Antarctic freshwater lakes // Polar Biology, 1984, vol. 3, No. 2, p. 63–71.

Evans P.N., Boyd J.A., Leu A.O. et al. An evolving view of methane metabolism in the Archaea // Nat. Rev. Microbiol., 2019, No. 17, p. 219–232.

Feldman D.R., Collins W.D., Biraud S.C. et al. Observationally derived rise in methane surface forcing mediated by water vapour trends // Nature Geosci., 2018, vol. 11, No. 4, p. 238–243, <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0085-9>

Li W., Dore J.E., Steigmeyer A.J. et al. Methane production in the oxygenated water column of a perennially ice-covered Antarctic lake // Limnol. and Oceanogr., 2020, vol. 65, No. 1, p. 143–156, <https://doi.org/10.1002/lno.11257>

Rignot E., Mougnot J., Scheuchl B. et al. Four decades of Antarctic Ice Sheet mass balance from 1979–2017 // Proc. Nat. Acad. of Sciences, 2019, vol. 116, No. 4, p. 1095–1103.

Rivkina E., Petrovskaya L., Vishnivetskaya T. et al. Metagenomic analyses of the late Pleistocene permafrost—additional tools for reconstruction of environmental conditions // Biogeosciences, 2016, vol. 13, No. 7, p. 2207–2219.

Rivkina E., Shcherbakova V., Laurinavichius K. et al. Biogeochemistry of methane and methanogenic archaea in permafrost // FEMS Microbiol. Ecol., 2007, vol. 61, No. 1, p. 1–15.

Schuur E.A., Abbott B.W., Bowden W.B. et al. Expert assessment of vulnerability of permafrost carbon to climate change // Climatic Change, 2013, vol. 119, No. 2, p. 359–374.

Vishnivetskaya T.A., Buongiorno J., Bird J. et al. Methanogens in the Antarctic dry valley permafrost // FEMS Microbiol. Ecology, 2018, vol. 94, No. 8, p. 1–14, <https://doi.org/10.1093/femsec/fiy109>

Wadham J.L., Arndt S., Tulaczyk S. et al. Potential methane reservoirs beneath Antarctica // Nature, 2012, vol. 488, No. 7413, p. 633–637, <https://doi.org/10.1038/nature11374>

Wand U., Samarkin V.A., Nitzsche H.M., Hubberten H.W. Biogeochemistry of methane in the permanently ice covered Lake Untersee, central Dronning Maud Land, East Antarctica // Limnol. and Oceanogr., 2006, vol. 51, No. 2, p. 1180–1194.

Whiticar M.J., Faber E., Schoell M. Biogenic methane formation in marine and freshwater environments: CO<sub>2</sub> reduction vs. acetate fermentation – isotope evidence // Geochimica et Cosmochimica Acta, 1986, vol. 50, No. 5, p. 693–709.

Wuebbles D.J., Hayhoe K. Atmospheric methane and global climate // Earth-Sci. Rev., 2002, vol. 57, No. 3–4, p. 177–210.

### References

Abramov A.A., Sletten R.S., Rivkina E.M., Mironov V.A., Gilichinsky D.A. Geocryological conditions of Antarctica. Kriosfera Zemli [Earth's Cryosphere], 2011, vol. XV, No. 3, p. 3–19 (in Russian).

Demidov N.E., Verkulich S.R., Zaniina O.V., Karaevskaya E.S., Pushina Z.V., Rivkina E.M., Shmelev D.G. The end moraine and lacustrine-marine sediments in the cross-section of quaternary deposits of the Larsemann Hills, East Antarctica. Problemy Arktiki i Antarktiki [Arctic and Antarctic Research], 2013, No. 3, p. 79–90 (in Russian).

Karaevskaya E.S., Demidov N.E., Rivkina E.M., Gilichinsky D.A., Demchenko L.S., Bulat S.A. Archaeal diversity in permafrost deposits of Bunge Hills Oasis and King George Island (Antarctica) according to the 16S rRNA gene sequencing. Mikrobiologiya [Microbiology], 2014, vol. 83, No. 4, p. 398–406, <https://doi.org/10.1134/S0026261714040092>

Alperin M.J., Reeburgh W.S. Inhibition experiments on anaerobic methane oxidation. Appl. Environ. Microbiol., 1985, vol. 50, No. 4, p. 940–945.

Biskaborn B.K., Smith S.L., Noetzi J., Matthes H., Vieira G., Streletskiy D.A., Allard M. Permafrost is warming at a global scale. Nature Communications, 2019, vol. 10, No. 264, p. 1–11, <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08240-4>

Gilichinsky D.A., Wilson G.S., Friedmann E.I., McKay C.P., Sletten R.S., Rivkina E.M., Shcherbakova V.A. Microbial populations in Antarctic permafrost: biodiversity, state, age, and implication for astrobiology. Astrobiology, 2007, vol. 7, No. 2, p. 275–311.

Ellis-Evans J.C. Methane in maritime Antarctic freshwater lakes. Polar Biology, 1984, vol. 3, No. 2, p. 63–71.

Evans P.N., Boyd J.A., Leu A.O., Woodcroft B.J., Parks D.H., Hugenholtz P., Tyson G.W. An evolving view of methane metabolism in the Archaea. Nat. Rev. Microbiol., 2019, No. 17, p. 219–232.

Feldman D.R., Collins W.D., Biraud S.C., Risser M.D., Turner D.D., Gero P.J., Tadić J., Helmig D., Xie S., Mlawer E.J., Shippert T.R. Observationally derived rise in methane surface forcing mediated by water vapour trends. Nature Geoscience, 2018, vol. 11, No. 4, p. 238–243, <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0085-9>

- Li W., Dore J.E., Steigmeyer A.J., Cho Y.J., Kim O.S., Liu Y., Morgan-Kiss R.M., Skidmore M.L., Prisco J.C. Methane production in the oxygenated water column of a perennially ice-covered Antarctic lake. *Limnology and Oceanography*, 2020, vol. 65, No. 1, p. 143–156, <https://doi.org/10.1002/lno.11257>
- Rignot E., Mouginot J., Scheuchl B., van den Broeke M., van Wessem M.J., Morlighem M. Four decades of Antarctic Ice Sheet mass balance from 1979–2017. *Proc. Nat. Acad. of Sciences*, 2019, vol. 116, No. 4, p. 1095–1103.
- Rivkina E., Petrovskaya L., Vishnivetskaya T., Krivushin K., Shmakova L., Tutukina M., Meyers A., Kondrashov F. Metagenomic analyses of the late Pleistocene permafrost—additional tools for reconstruction of environmental conditions. *Biogeosciences*, 2016, vol. 13, No. 7, p. 2207–2219.
- Rivkina E., Shcherbakova V., Laurinavichius K., Petrovskaya L., Krivushin K., Kraev G., Pecheritsina S., Gilichinsky D. Biogeochemistry of methane and methanogenic archaea in permafrost. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 2007, vol. 61, No. 1, p. 1–15.
- Schuur E.A., Abbott B.W., Bowden W.B., Brovkin V., Camill P., Canadell J.G., Crosby B.T. Expert assessment of vulnerability of permafrost carbon to climate change. *Climatic Change*, 2013, vol. 119, No. 2, p. 359–374.
- Vishnivetskaya T.A., Buongiorno J., Bird J., Krivushin K., Spirina E.V., Oshurkova V., Rivkina E.M. Methanogens in the Antarctic dry valley permafrost. *FEMS Microbiol. Ecology*, 2018, vol. 94, No. 8, p. 1–14, <https://doi.org/10.1093/femsec/fiy109>
- Wadham J.L., Arndt S., Tulaczyk S., Stibal M., Tranter M., Telling J., Sharp M.J. Potential methane reservoirs beneath Antarctica. *Nature*, 2012, vol. 488, No. 7413, p. 633–637, <https://doi.org/10.1038/nature11374>
- Wand U., Samarkin V.A., Nitzsche H.M., Hubberten H.W. Biogeochemistry of methane in the permanently ice covered Lake Untersee, central Dronning Maud Land, East Antarctica. *Limnol. and Oceanogr.*, 2006, vol. 51, No. 2, p. 1180–1194.
- Whiticar M.J., Faber E., Schoell M. Biogenic methane formation in marine and freshwater environments: CO<sub>2</sub> reduction vs. acetate fermentation – isotope evidence. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 1986, vol. 50, No. 5, p. 693–709.
- Wuebbles D.J., Hayhoe K. Atmospheric methane and global change. *Earth-Sci. Rev.*, 2002, vol. 57, No. 3–4, p. 177–210.

*Поступила в редакцию 22 октября 2019 г.,  
после доработки – 21 февраля 2020 г.,  
принята к публикации 28 февраля 2020 г.*