

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Matěj Znamínko

Mobilizace subglaciálních mikroorganismů během odledňování a jejich export
do proglaciálních ekosystémů

Mobilisation of subglacial microbes during deglaciation and their export to downstream
ecosystems

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Marek Stibal, Ph. D.

Praha, 2020

Poděkování

Děkuji Mgr. Marku Stibalovi, Ph. D. za vedení mé bakalářské práce, za rady a také čas, který mi věnoval. Dále bych rád poděkoval všem, kteří mě při její tvorbě podporovali.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce, ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne:

Podpis:

Abstrakt

Subglaciální prostředí hostí aktivní mikrobiální společenstva. Složení těchto společenstev je ovlivněno mnoha faktory, jedním z nejdůležitějších je však glaciální hydrologie. Ta má vliv nejen na formování subglaciálních společenstev, ale zásadním způsobem ovlivňuje i mobilizaci mikroorganismů a jejich následný export do ekosystémů ležících níže po proudu. Sezónní změny ve vývoji glaciální hydrologické sítě umožňují propojení supraglaciálního a subglaciálního prostředí. Společně se subglaciálními mikroorganismy jsou tak do proglaciálních toků exportovány i mikroorganismy ze supraglaciálního prostředí. Zastoupení jednotlivých mikrobiálních společenstev v proglaciální skrumáži není jednotné a může být ovlivněno velikostí či geografickou polohou ledovce, nebo fází ledovcového odvodňovacího systému. Mikroorganismy proglaciální skrumáže mohou v proglaciálních tocích tvořit biofilmy anebo se podílet na složení společenstev v ekosystémech ležících níže po proudu. Tato práce shrnuje současné poznatky o mobilizaci a následném exportu mikroorganismů ze subglaciálních prostředí.

Klíčová slova: subglaciální ekosystém, proglaciální ekosystémy, odledňování, mikrobiální diverzita

Abstract

Subglacial environments harbor active microbial communities. The composition of these communities is influenced by a number of factors, with glacial hydrology being one of the most important ones. This affects not only formation of subglacial communities but also the mobilisation of microorganisms and their subsequent release to downstream ecosystems. The seasonally evolving drainage system connects supraglacial and subglacial environments, and thus microorganisms from supraglacial environments are exported to proglacial streams along with subglacial microorganisms. The contribution of these two microbial communities to proglacial assemblage is not uniform and may be influenced by the size or geographical location of the glacier or by the phase of the glacier drainage system. Microorganisms from proglacial assemblages can form biofilms in proglacial streams or contribute to the community composition in downstream ecosystems. This work summarizes current knowledge of mobilisation and subsequent export of microorganisms from subglacial environments.

Key words: subglacial ecosystem, proglacial ecosystems, deglaciation, microbial diversity

Obsah

1	Úvod	1
2	Subglaciální prostředí	3
2.1	Charakteristika subglaciálního prostředí	3
2.1.1	Voda v kapalném skupenství	3
2.1.2	Kontakt s atmosférou.....	4
2.1.3	Dostupné živiny a zdroje energie	4
2.2	Subglaciální mikroorganismy	7
2.2.1	Autotrofní mikroorganismy	7
2.2.2	Heterotrofní mikroorganismy.....	9
2.2.3	Adaptace na nízkou teplotu.....	10
3	Mobilizace subglaciálních mikroorganismů	10
3.1	Ledovcová hydrologie.....	11
3.2	Transport mikroorganismů a sedimentu	12
3.2.1	Mikroorganismy supraglaciálního prostředí	12
3.2.2	Fáze odvodňovacího systému	13
3.2.3	Rozloha ledovce	15
3.2.4	Geografická poloha ledovce.....	15
4	Proglaciální prostředí.....	16
4.1	Transport skrumáží do ekosystémů ležících níže po proudu	17
4.2	Biofilmy v proglaciálních tocích.....	18
4.3	Export subglaciálních mikroorganismů během odledňování.....	19
5	Závěr	21
6	Seznam použité literatury.....	23

1 Úvod

Ledovce a ledové příkrovy pokrývají přibližně 10 % pevniny. Tvoří se v místech, kde je průměrná roční teplota dostatečně nízká a zároveň úhrn sněhových srážek dostatečně vysoký na to, aby umožnily akumulaci sněhu a jeho následnou přeměnu v led. Největší ledovce se nachází v polárních oblastech, kde tvoří Grónský ledový příkrov (8 % celkové plochy ledovců na světě) a Antarktický ledový příkrov (91 % celkové plochy ledovců na světě). V nižších zeměpisných šířkách se nacházejí hlavně horské ledovce o menší rozloze. I přes extrémní podmínky, které zde panují (nízká teplota, malé množství kapalné vody, nízké koncentrace živin) se v glaciálních ekosystémech nacházejí rozmanitá mikrobiální společenstva (Hodson et al. 2008, Anesio & Laybourn-Parry 2012).

To platí i pro prostředí subglaciální (podledovcové), ačkoliv byly procesy odehrávající se v subglaciálním prostředí dlouho dobu považovány za čistě abiotické (Tranter et al. 1993). První studie potvrzující přítomnost mikroorganismů v subglaciálním prostředí se objevily až na přelomu tisíciletí (Sharp et al. 1999, Skidmore et al. 2000). Během dalších let se naše znalosti o subglaciálním prostředí postupně prohlubovaly a v současné době je považováno za samozřejmé, že subglaciální prostředí hostí aktivní mikrobiální společenstva (Hamilton et al. 2013, Boyd et al. 2014). Ta se mohou podílet na zvětrávání skalního podloží (Montross et al. 2013) a svou metabolickou činností mohou ovlivňovat koloběh živin, a to především uhlíku (Stibal et al. 2012a, Dieser et al. 2014, Lamarche-Gagnon et al. 2019). Subglaciální mikroorganismy jsou ze subglaciálního prostředí transportovány společně s tavnou vodou a sedimentem do ekosystémů ležících níže po proudu (Wilhelm et al. 2013, Cameron et al. 2017b, Dubnick et al. 2017), kde mohou ovlivnit složení mikrobiálních společenstev a následně i biogeochemické procesy zde probíhající.

Cílem této bakalářské práce je shrnutí současných poznatků o subglaciálních mikroorganismech a jejich následném transportu do ekosystémů ležících níže po proudu (Obr. 1). První část shrnuje současné poznatky o subglaciálním prostředí, tedy jaké podmínky zde panují a jaké mikroorganismy se zde vyskytují. Druhá část se věnuje mobilizaci subglaciálních mikroorganismů a rozebírá faktory, které jejich mobilizaci ovlivňují. Třetí část pak popisuje následný transport glaciálních mikroorganismů do ekosystémů ležících níže po proudu.

Vzhledem k tomu, že v současné době neexistují pro některé anglické termíny týkající se glaciologie a glaciálních ekosystémů české ekvivalenty, rozhodl jsem se je přeložit a pro

přehlednost je uvádím v příloženém glosáři (Tab. 1). Kromě nich obsahuje glosář i stručnou charakteristiku jednotlivých glaciálních prostředí.

Tab. 1: Glosář glaciální terminologie

anglicky	česky	význam
crevasse	ledovcová trhlina	trhliny vznikají při pohybu ledovce, může jimi proudit tavná voda směrem ke dni ledovce
moulin	ledovcové propadání	vertikální, kruhovitá šachta, umožňující rychlý odtok tavné vody z povrchu ledovce k jeho dnu; většinou vzniká z trhliny
microbial assemblage	mikrobiální skrumáž	mikroorganismy vyskytující se ve stejném čase na stejném místě
distributed drainage system	rozptýlený odvodňovací systém	typ odvodňovacího systému ledovce, převládající během zimy, voda jím proudí velmi pomalu
channelised drainage system	kanálkovitý odvodňovací systém	typ odvodňovacího systému ledovce, převládající během letních měsíců, umožňuje rychlé proudění tavné vody
meltwater	tavná voda	voda vzniká převážně na povrchu ledovce táním ledu a sněhu; může vznikat i pod ledovci díky geotermální aktivitě nebo pohybem ledovce
glacier	ledovec	těleso tvořené masou ledu
ice sheet	ledový příkrov	plocha, kterou pokrývají ledovce je větší než 50,000 km ² (Grónský ledový příkrov a Antarktický ledový příkrov)
supraglacial environment	supraglaciální prostředí	prostředí povrchu ledovce
englacial environment	englaciální prostředí	prostředí vnitřní části ledovce
subglacial environment	subglaciální prostředí	prostředí nacházející se na styčné ploše mezi ledovcem a jeho podložím
proglacial environment	proglaciální prostředí	oblast v těsné blízkosti ledovce (ledovcová předpolí a morény, proglaciální toky)
extraglacial environment	extraglaciální prostředí	oblast mimo zalednění

2 Subglaciální prostředí

Subglaciální prostředí se nachází na rozhraní mezi ledovcem a jeho skalním podložím či sedimenty na něm ležícími. Od okolí je izolováno vrstvou ledu, která může dosahovat tloušťky až několika kilometrů. Led netvoří jen prostorovou bariéru, ale také tepelnou izolaci. I díky tomu se v některých místech subglaciálního prostředí vyskytuje voda v kapalném skupenství. Led také zabraňuje kontaktu s atmosférou, takže je velká část subglaciálního prostředí anoxická. A v neposlední řadě přes něj neprochází světlo. Subglaciální prostředí je tedy temné, panuje zde nízká teplota a je oligotrofní. Následující kapitoly se zabývají jak abiotickou, tak i biotickou charakteristikou subglaciálního prostředí.

2.1 Charakteristika subglaciálního prostředí

Subglaciální prostředí zahrnuje bazální led, subglaciální sediment a vodu v kapalném skupenství. Bazální led se od typického ledovcového (englaciálního neboli meteorického) ledu liší strukturou ledových krystalů, složením a množstvím rozpuštěných plynů a přítomností vysokého množství nadrceného podložního materiálu, který může být využíván mikroorganismy jako zdroj uhlíku a energie (Knight 1997).

Podmínky v subglaciálním prostředí jsou velmi variabilní a liší se nejen během sezóny, ale mohou být odlišné i pro geograficky vzdálené ledovce. Existence mikroorganismů v subglaciálním prostředí je ovlivněna fyzikálně-chemickými faktory, jako například přítomnost vody v kapalném skupenství (kap. 2.1.1), množství kyslíku a tomu odpovídající redoxní potenciál prostředí (kap. 2.1.2), skladba skalního podloží a typ organického materiálu (kap. 2.1.3) a také nízká teplota (kap. 2.2.3).

2.1.1 Voda v kapalném skupenství

Jedním z předpokladů pro život je kapalná voda. Přítomnost vody v subglaciálním prostředí je ovlivněna především tzv. termálním režimem ledovce. U temperátních ledovců je celá masa ledu v teplotě, která odpovídá tlakovému tavnému bodu (teplota tání ledu při daném tlaku), a díky tomu může báze ledovce tát. Ledovce tohoto typu se nacházejí v nižších zeměpisných šířkách převážně v horských oblastech (např. Haut Glacier D'Arolla, Švýcarsko). Opakem jsou ledovce s chladnou bází, jejichž led má nižší teplotu, než je tlakový tavný bod. Báze takovýchto ledovců je přimrzlá k podloží a kapalná voda se nachází většinou jen v kapilárách mezi ledovými krystaly. Jedná se například o Antarktické ledovce nacházející se v tzv. suchých

údolích McMurdo (např. Lower Wright Glacier, Antarktida). Polytermální ledovce spojují vlastnosti obou výše zmíněných. Okraje, kde je masa ledu tenčí, odpovídají ledovcům s chladnou bází, zatímco v části se silnější masou ledu temperátním ledovcům. Jedná se převážně o ledovce větších rozloh nacházejících se ve vyšších zeměpisných šířkách (např. Midtre Lovénbreen, Svalbard). U temperátních a polytermálních ledovců umožňuje teplo vzniklé třením ledové masy nebo geotermální aktivitou tání báze ledovce (Hodson et al. 2008).

Voda v subglaciálním prostředí je nejen nezbytná pro život mikroorganismů, ale určuje i rychlost pohybu ledovců a jejich následnou deformaci (Zwally et al. 2002). Zrychleným pohybem vznikají trhliny, kterými může proudit voda z povrchu ledovce až k jeho bázi. Další možností je tedy přísun vody ze supraglaciálního prostředí prostřednictvím ledovcových trhlin a ledovcového propadání. Dostupnost supraglaciální vody v subglaciálních ekosystémech je ale v tomto případě omezena na místa přímo ovlivňovaná odvodňovacím systémem ledovce.

2.1.2 **Kontakt s atmosférou**

Subglaciální prostředí je od atmosféry izolováno vrstvou ledu a nedochází tak k přímému kontaktu. Dostupnost kyslíku v subglaciálních ekosystémech proto opět závisí na charakteru odvodňovacího systému (Tranter et al. 2005). Kyslík společně s dalšími atmosférickými plyny je do subglaciálního prostředí dodáván především tavnou vodou vzniklou na povrchu. Nejvyšší koncentrace kyslíku jsou tak v odvodňovacím systému a místech s ním těsně sousedících. Pokud nedochází k pravidelnému přísunu kyslíku, v subglaciálním prostředí většinou vzniká anoxie (bezkyslíkaté prostředí). Na tomto procesu se velkou měrou podílejí mikroorganismy, především oxidací organických sloučenin a sulfidů, které kyslík spotřebovávají (Wadham et al. 2004). Dalším možným zdrojem je uvolňování kyslíku při tání bazálního ledu, který obsahuje vzduchové bubliny. Například v Antarktických subglaciálních jezerech se může jednat o jediný zdroj kyslíku (Vick-Majors et al. 2016).

2.1.3 **Dostupné živiny a zdroje energie**

Pohybující se ledovec drtí skalní podloží, což vede k neustálé tvorbě jemného substrátu. Nadrcené horniny reagují s vodou a jinými dostupnými sloučeninami a dochází tak k chemickému zvětrávání a následnému uvolňování rozpuštěných látek do subglaciálního prostředí (Tranter et al. 1993, Tranter et al. 2002, Wadham et al. 2010). Produkty vzniklé interakcí vody s rozdrčeným podložím (např. SO_4^{2-} , Fe^{2+}) mohou využívat mikroorganismy jako akceptory či donory elektronů pro svůj energetický metabolismus v závislosti na redoxním

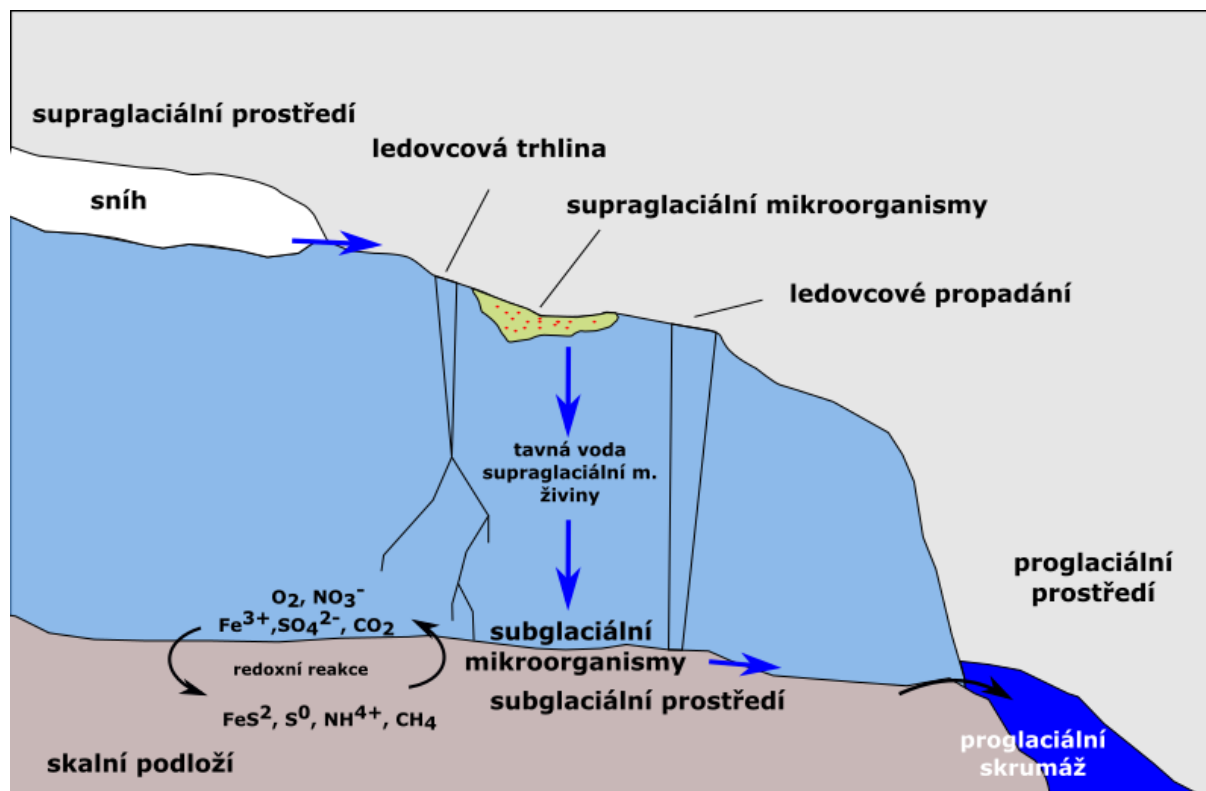
potenciálu prostředí. Při chemickém zvětrávání skalního podloží se také tvoří plyny jako oxid uhličitý (CO_2), oxid uhelnatý (CO), metan (CH_4) (Macdonald et al. 2018) a plynný vodík H_2 (Telling et al. 2015). Stejně jako ostatní produkty zvětrávání mohou být i tyto plyny využity mikroorganismy jako zdroj energie.

Součástí subglaciálního substrátu je také organický materiál, který do něj byl začleněn během ledovcového růstu. Organický uhlík i anorganické živiny vzniklé následnou mineralizací (nitráty, fosfáty) mohou být využity subglaciálními mikroorganismy. Nicméně jejich dostupnost závisí na charakteru organického materiálu, který se v ekosystému vyskytoval před zaledněním (Wadham et al. 2008). Například subglaciální sediment ledovce Lower Wright (Antarktida) obsahuje organický materiál, který má sice nižší obsah organického uhlíku ($\sim 0.07\%$ sušiny), ale je původem z jezerních sedimentů a má tedy i větší zastoupení labilního organického uhlíku (např. lipidy z řas). Naproti tomu subglaciální sediment ledovce Russell (Grónsko) obsahuje organický materiál s vyšším obsahem organického uhlíku ($\sim 0.4\%$ sušiny), který však pochází z holocenních půd. Organický materiál je v tomto případě původem z rostlin a obsahuje větší množství rezistentního uhlíku (např. lignin). To se promítá jednak do početnosti mikroorganismů v sedimentu daného ledovce ($\sim 8 \times 10^6$ oproti $\sim 9 \times 10^5$ buněk na gram sedimentu), ale také i do složení mikrobiálního společenstva (Stibal et al. 2012a, b). Organický materiál může být do subglaciálního prostředí dodáván i z povrchu společně s tavnou vodou (Bhatia et al. 2010). Vzhledem k tomu, že se většinou jedná o organický materiál původem z odumřelých mikroorganismů, je jeho biologická dostupnost vyšší než u materiálu rostlinného původu (Hood et al. 2009). Na druhou stranu je dostupný jen sezónně a omezen jen na rozsah ledovcové hydrologické sítě.

Kromě mineralizace organické hmoty se živiny do subglaciálního prostředí uvolňují také díky zvětrávání podloží. Zvětráváním některých minerálů se do subglaciálního prostředí uvolňují prvky jako fosfor (z apatitu), dusík (ze živců) či železo (z pyritu), které mohou následně ovlivnit produktivitu subglaciálních mikroorganismů (Wadham et al. 2010, Hawkings et al. 2016). Zvětrávání nemusí být čistě abiotické, ale může být podpořeno i subglaciálními mikroorganismy. Mikrobiální respirační oxidací organických látek vzniká oxid uhličitý (CO_2), který reaguje s vodou a tvoří tak kyselinu uhličitou (H_2CO_3), která okamžitě disociuje za vzniku protonu (H^+) a bikarbonátu (HCO_3^-). Další možností je mikrobiálně zprostředkovaná oxidace sulfidů, při které vznikají protony (H^+). Jak kyselina uhličitá, tak i protony přispívají ke zvětrávání uhličitánů a křemičitanů v ledovcovém podloží. Inkubačním experimentem bylo zjištěno, že aktivita mikroorganismů může zvýšit množství uvolňovaných kationtů až osmkrát v porovnání s abiotickým zvětráváním (Montross et al. 2013). Nicméně naše znalosti o poměru

mezi biotickým a abiotickým zvětráváním v subglaciálním prostředí jsou stále minimální, a nelze tedy přesně říci, jakou měrou se mikroorganismy na zvětrávání podílejí.

Složení mikrobiálních společenstev ovlivňuje i skladba skalního podloží (Skidmore et al. 2005, Mitchell et al. 2013). Skidmore et al. (2005) porovnali složení bakteriálních společenstev ze dvou ledovců s odlišným podložím. Ledovec, jehož podloží obsahovalo minerál pyrit (FeS_2), hostil mikroorganismy schopné oxidace sulfidů a elementární síry z rodů *Gallionella* a *Thiobacillus*. Naproti tomu ledovec, jehož podloží neobsahovalo pyrit, tyto mikroorganismy postrádal. Početnost bakteriální biomasy může ovlivnit i zastoupení jednotlivých prvků v minerálu (Mitchell et al. 2013). Hematit, který z daných minerálů v pokusu obsahoval nejvíce železa (70 %), měl také na svém povrchu největší početnost buněk. Navíc i valence železa určuje, zdali na minerálu metabolizují železo oxidující či železo redukující mikroorganismy (Mitchell et al. 2013). Podloží může ovlivnit také množství substrátu, který se bude tvořit v subglaciálním prostředí. Měkčí sedimentární horniny tvoří větší množství substrátu, který může sloužit jako mikrobiální habitat (Wadham et al. 2010).



Obr. 1: Schéma ledovcového ekosystému. Subglaciální a supraglaciální prostředí je propojeno díky ledovcovému odvodňovacímu systému (ledovcové trhliny a propadání). To umožňuje transport mikroorganismů z povrchu do subglaciálního prostředí a následný vznik proglaciální skrumáže, která je dále transportována do proglaciálních toků.

2.2 Subglaciální mikroorganismy

Vzhledem ke své poloze je subglaciální prostředí jedno z nejnedostupnějších míst na naší planetě. Z toho důvodu pochází většina odebraných vzorků z míst, kde subglaciální voda vytéká z čela ledovce. Odebírání vzorků pomocí vrtů je z logistických a finančních důvodů spíše minoritní záležitost. Výhodou ovšem je, že nám umožňují přímý vhled do subglaciálního prostředí. Tímto způsobem odebrané vzorky se většinou týkají subglaciálních jezer. Příkladem může být subglaciální jezero Whillans, která je v současné době jedním z nejlépe prozkoumaných subglaciálních prostředí (Christner et al. 2014, Achberger et al. 2016, Vick-Majors et al. 2016, Michaud et al. 2017).

Podobně jako v ostatních glaciálních ekosystémech je i v tom subglaciálním většina biomasy tvořena prokaryotními mikroorganismy, a to hlavně bakteriemi (Anesio & Laybourn-Parry 2012). Mezi nejčastěji nacházené bakteriální kmeny v subglaciálním prostředí patří Proteobacteria, Bacteroidetes a Actinobacteria. Tyto bakteriální kmeny byly nalezeny v subglaciálních biotopech po celém světě, včetně subglaciálních vulkanických jezer na Islandu pod ledovcem Vatnajökull (Gaidos et al. 2009), sedimentu a bazálního ledu temperátních ledovců Fox a Franz Josef na Novém Zélandu (Foght et al. 2004), tavné vody a ledu z tropického ledovce na hoře Pico Bolivar (Rondón et al. 2016), či sedimentů zpod Antarktického ledového příkrovu (Lanoil et al. 2009). Množství známých subglaciálních mikroorganismů se rozrůstá s každým dalším výzkumem. Nicméně většinou se jedná o sekvence dosud nekultivovaných mikroorganismů a je tedy těžké určit, jaký je jejich metabolický potenciál. I přesto je v současné době jasné, že subglaciální mikroorganismy svou metabolickou činností ovlivňují cyklus uhlíku, dusíku, síry i železa.

2.2.1 Autotrofní mikroorganismy

Absence světla v subglaciálním prostředí neumožňuje existenci aktivních fototrofních mikroorganismů. Fototrofní mikroorganismy byly sice v subglaciálním prostředí nalezeny, ale nebyla prokázána jejich aktivita (Kaštovská et al. 2007, Hamilton et al. 2013). Z toho důvodu můžeme usuzovat, že je primární produkce v subglaciálním prostředí zprostředkována především chemolitotrofy. Chemolitotrofní mikroorganismy získávají energii oxidací redukovaných anorganických sloučenin. Analýzou 16S rRNA genů bylo zjištěno, že v subglaciálních prostředích existují mikroorganismy schopné získávat energii z redukovaných sloučenin síry, železa a dusíku. Mikroorganismy podílející se na cyklu železa a síry jsou

většinou blízce příbuzné bakteriím z rodu *Thiobacillus* (Mitchell et al. 2013, Mikucki et al. 2016), *Sideroxydans* (Hamilton et al. 2013, Achberger et al. 2016, Boyd et al. 2014) a *Gallionella* (Skidmore et al. 2005). Například bakterie izolovaná ze subglaciálního sedimentu ledovce Robertson v Kanadě byla blízce příbuzná druhu *Thiobacillus denitrificans*, což je bakterie schopná oxidace thiosulfátu ($S_2O_3^{2-}$) zároveň s redukcí kyslíku, nitritu (dusitanu) či nitrátu (dusičnanu) (Harrold et al. 2016). Další chemolitotrofní bakterii nalezenou v subglaciálním prostředí je *Thiomicrospira arctica*, psychrofilní bakterie oxidující sloučeniny síry, jejíž sekvence byly nejpočetněji zastoupené v sedimentu z ledovce Taylor v Antarktidě (Mikucki & Priscu 2007). Mezi izolované bakterie ovlivňující cyklus dusíku patří *Nitrotoga arctica*, bakterie oxidující nitrit. Sekvence genu 16S rRNA blízce příbuzná tomuto druhu byla nejpočetnější sekvencí nalezenou ve vodním sloupci subglaciálního jezera Whillans (Christner et al. 2014). Bakterie patřící do řádu *Nitrosomonadales* oxidující amoniak byly početné v sedimentu ledovce Robertson v Kanadě (Boyd et al. 2011). Existenci chemolitoautotrofních organismů v subglaciálním prostředí podporují i inkubační experimenty, ve kterých byla prokázána schopnost asimilace rozpuštěného anorganického uhlíku bakteriální biomasou pomocí radioaktivně značeného bikarbonátu (Christner et al. 2014, Mikucki et al. 2016) a také izolace sekvence kódující ribulosa-1,5-bisfosfát-karboxylas/oxygenasu (RuBisCo), což je enzym fixující oxid uhličitý (CO_2) v Calvinově cyklu (Boyd et al. 2014, Kayani et al. 2018); v obou případech byla sekvence blízká bakterii *Sideroxydans lithotropicus*.

Archea jsou v subglaciálním prostředí nacházena v mnohem menších početnostech než bakterie (Boyd et al. 2011, Stibal et al. 2012a, Dieser et al. 2014). Ze subglaciálního sedimentu byla izolována archea z kmene Thaumarcheota oxidující amoniak (Boyd et al. 2011, Achberger et al. 2016). Další sekvence patřily archeím z kmene Euryarcheota. Jednalo se o sekvence odpovídající metanogenním archeím z řádů *Methanosarcinales* (Boyd et al. 2010, Stibal et al. 2012a, Dieser et al. 2014), *Methanobacteriales* (Lamarche-Gagnon et al. 2019, Ma et al. 2019) a *Methanomicrobiales* (Stibal et al. 2012a, Dieser et al. 2014, Ma et al. 2019). Metan vzniklý mikrobiální činností v anoxické části subglaciálního prostředí může být ledovcovým odvodňovacím systémem dopraven k okraji ledovce a uvolněn do atmosféry (Burns et al. 2018, Lamarche-Gagnon et al. 2019). Avšak množství uvolněného metanu může být značně ovlivněno jeho oxidací (kap. 2.2.2).

2.2.2 Heterotrofní mikroorganismy

Chemoheterotrofové využívají jako zdroj uhlíku organické sloučeniny a energii získávají jejich oxidací. Aktivita heterotrofů je v subglaciálním prostředí podporována kombinací organického materiálu generovaného chemolitotrofní produkcí (Boyd et al. 2014) společně s organickým materiálem transportovaným ze supraglaciálního prostředí (Kohler et al. 2017) a organickým materiálem nacházejícím se v podloží a pocházejícím z dob před zaledněním (Wadham et al. 2012). Bakterie z čeledi Comamonadaceae (rody *Polaromonas*, *Delftia*, *Rhodoferrax*) patří mezi nejčastěji nalézané organismy (podle sekvencí 16S rRNA genů) nacházených v subglaciálním prostředí (Skidmore et al. 2005, Lanoil et al. 2009, Boyd et al. 2011, Achberger et al. 2016). Jedná se o psychrofilní či psychrotolerantní (kap. 2.2.3) heterotrofní bakterie schopné degradace širokého spektra uhlíkatých sloučenin. Kromě subglaciálních ekosystémů byly nalezeny i v dalších prostředích s nízkou teplotou (Darcy et al. 2011). Metanotrofní organismy oxidující metan na CO₂ jsou rovněž nacházeny hojně v subglaciálním sedimentu a většinou patří do řádu *Methylococcales* (Boyd et al. 2010, Dieser et al. 2014, Michaud et al. 2017). Aktivita metanotrofních mikroorganismů v subglaciálním prostředí byla potvrzena i díky izolaci sekvence genu *pmoA*, který kóduje podjednotku enzymu metan monooxygenázy (konkrétně membránově vázané formy (pMMO)), jenž katalyzuje oxidaci metanu na metanol (Dieser et al. 2014). Navíc činnost metanotrofů může být podpořena i produkcí metanu v subglaciálním prostředí, a to jak abiotickou (Macdonald et al. 2018), tak i biotickou (Dieser et al. 2014). Množství uvolněného metanu ze subglaciálního prostředí může tedy být omezeno aktivitou metanotrofů. Příkladem může být subglaciální jezero Whillans, ve kterém jsou metanotrofní mikroorganismy schopné metabolizovat veškerý metan, který zde vzniká (Michaud et al. 2017).

V případě, že je všechen kyslík v subglaciálním prostředí spotřebován, může být organický materiál dále anaerobně oxidován s využitím alternativních akceptorů elektronů (SO₄²⁻, NO₃⁻, Fe³⁺). Sulfát redukující bakterie blízké rodu *Desulfobacter* byly nalezeny v sedimentu antarktického subglaciálního jezera Whillans (Purcell et al. 2014). Bakterie rodu *Desulfosporosinus* a *Geobacter*, izolované ze sedimentů několika geograficky vzdálených ledovců (Marteinsson et al. 2013, Nixon et al. 2017), pravděpodobně redukuje trojmocné železo. Bakterie *Rhodoferrax ferrireducens*, která se rovněž podílí na redukci železa, byla izolována ze sedimentu subglaciálního jezera Whillans (Achberger et al. 2016) a také ze subglaciálního sedimentu ledovce Bench (Skidmore et al. 2005). Subglaciální mikroorganismy redukující železo se pravděpodobně velkou měrou podílejí na jeho uvolňování v biologicky

dostupné formě (nano částice (oxo)hydroxidů železa (FeOOH)) do proglaciálních toků, kterými je pak transportované dále do ekosystému ležících níže po proudu (Hawkings et al. 2014). Bakterie z rodu *Clostridium* byly nalezeny v sedimentu ledovce Lemon Creek na Aljašce (Sheik et al. 2015) a ledovce Russell v Grónsku (Stibal et al. 2012b). Většina zástupců tohoto rodu má fermentativní metabolismus a může tak v aneorobních podmínkách metabolizovat organické sloučeniny za vzniku acetátu, který může být využit dalšími subglaciálními mikroorganismy (např. metanogenními archej).

2.2.3 Adaptace na nízkou teplotu

Teplota v subglaciálním prostředí je blízká nule, a můžeme tedy předpokládat, že většina mikroorganismů izolovaných ze subglaciálních ekosystémů je buď psychofilní (nízká teplota je optimální pro jejich metabolickou aktivitu), či psychrotolerantní (přežívají i v nízkých teplotách, ale optimální růstové rychlosti dosahují při teplotě nad 20 °C). Tuto domněnku potvrzuje i inkubační studie, ve které bylo zjištěno, že energie potřebná k růstu bakteriální buňky byla nižší při 5,1 °C než při 14,4 °C (Harrold et al. 2016). Vzhledem k nízké teplotě mají subglaciální mikroorganismy fyziologické adaptace, které jim přežívání v podmínkách s nízkou teplotou umožňují. Patří mezi ně například produkce kryoprotektantů, zvýšení fluidity membrány inkorporací nenasycených mastných kyselin a psychrofilní enzymy, které mají vysokou katalytickou účinnost i při nízkých teplotách (De Maayer et al. 2014).

3 Mobilizace subglaciálních mikroorganismů

Subglaciální mikroorganismy jsou společně se sedimentem transportovány tavnou vodou do proglaciálních toků. Transport mikroorganismů tedy úzce souvisí s tokem vody v ledovcovém ekosystému. Ledovcový odvodňovací systém ale není stabilní a mění se během roku. Typ a fáze odvodňovací sítě nejen že umožňuje vznik odlišných habitatů v subglaciálním prostředí, ale propojuje supraglaciální, englaciální a subglaciální prostředí a ovlivňuje tak i množství a původ transportovaných mikroorganismů. Pochopení glaciální hydrologie je tedy důležité pro pochopení formování subglaciálních společenstev a také pro jejich transport do proglaciálních ekosystémů.

3.1 Ledovcová hydrologie

Během teplejší části roku dochází v tzv. ablační oblasti ledovců k povrchovému tání a vzniká tak velké množství tavné vody. Část této tavné vody zůstává na místě a tvoří supraglaciální jezera, ale většina odtéká po povrchu ledovce a tvoří síť supraglaciálních toků. Jimi proudí tavná voda do prostředí proglaciálního, nebo se skrze ledovcové trhliny a ledovcová propadání dostává do englaciálního a následně subglaciálního prostředí. Ledovcové propadání vzniká většinou v místě křížení trhliny a supraglaciálního kanálu (Stenborg 1973), nebo pod supraglaciálními jezery (Das et al. 2008). Voda přes trhliny odtéká pomaleji, ale průtok je stabilnější. Naproti tomu ledovcové propadání umožňuje velice rychlý odtok tavné vody z povrchu ledovce (McGrath et al. 2011). Tavná voda dále proudí přes englaciální kanály do subglaciálního odvodňovacího systému. Ten se vyvíjí během roku v závislosti na množství proudící tavné vody. Rozlišujeme dvě stabilní uspořádání. Jednu s pomalým průtokem, která zahrnuje vodní film a navzájem omezeně propojené dutiny, tzv. rozptýlený odvodňovací systém a druhou, s rychlým průtokem přes větvičí se kanály, tzv. kanáلكovitý odvodňovací systém (Fountain & Walder 1998).

První z nich převládá během zimy a na počátku sezóny tání. Voda proudící v této síti vzniká především bazálním táním ledovce a její proudění je velmi pomalé (Fountain & Walder 1998). Rozptýlený odvodňovací systém je po většinu roku izolován od atmosféry, a díky mikrobiální či abiotické oxidaci sulfidů a organických látek v něm vznikají habitaty s odlišnými redoxními potenciály (Tranter et al. 2005). Dlouhá doba zdržení vody také umožňuje delší kontakt se skalním podložím, což se projevuje intenzivnějším zvětráváním (Tranter et al. 1993). Právě tyto podmínky umožňují existenci specifických subglaciálních mikroorganismů, které získávají energii a živiny díky zvětrávání minerálů a organických látek (kap. 2.2).

Druhý typ odvodňovacího systému je typický pro sezónu tání, kdy se zvýší množství tavné vody vstupující do ledovce. To vede ke vzniku sítě propojených kanálů umožňujících rychlejší odtok vody. Do této sítě proudí voda ze supraglaciálního prostředí a spolu s ní i supraglaciální mikroorganismy a sediment. Odvodňovací systém složený z kanáلك se nejprve vyvíjí u kraje ledovce a během sezóny tání se prohlubuje směrem do vnitrozemí, kde se napojuje na rozptýlený odvodňovací systém (Chandler et al. 2013). Mikroorganismy jsou tak ze subglaciálního prostředí vyplavovány po celou dobu tání. Během zimních měsíců část kanáلكovitého systému zaniká, jedná se převážně o okrajové části (Fountain & Walder 1998).

V těchto uzavřených kanálech zůstává vzduch a umožňuje tak existenci aerobních mikroorganismů do doby, než je kyslík spotřebován.

3.2 Transport mikroorganismů a sedimentu

Sezónní změny ve vývoji glaciální odvodňovací sítě umožňují propojení supraglaciálního a subglaciálního prostředí. Tavná voda opouštějící ledovec během sezóny tání tak exportuje sediment a mikroorganismy nejen ze subglaciálního, ale i ze supraglaciálního prostředí (Cameron et al. 2017b, Dubnick et al. 2017, Kohler et al. 2020). Supraglaciální mikroorganismy jsou unášeny tavnou vodou a skrze trhliny a propadání se dostávají do subglaciálního prostředí. Zde se supraglaciální tavná voda míchá se subglaciálním sedimentem, který obsahuje mikrobiální společenstva, a vzniká tak mikrobiální skrumáž, která je dále transportována do proglaciálních toků. Ta se svým složením liší jak od společenstev supraglaciálních (Wilhelm et al. 2013, Dierer et al. 2014, Dubnick et al. 2017) tak i subglaciálních (Žárský et al. 2018) (Obr. 2a). Složení mikrobiální skrumáže exportované do proglaciálních toků je tedy výsledkem převážně pasivního míchání zdrojových společenstev. Jejich výsledné zastoupení je ovlivněno diverzitou zdrojových společenstev a hydrologickým systémem ledovce. Není však stálé (Dubnick et al. 2017) a může se lišit jak u ledovců geograficky blízkých (Žárský et al. 2018), tak i ledovců geograficky vzdálených (Fegel et al. 2016). Složení výsledné proglaciální skrumáže je tedy ovlivněno několika faktory, které blíže rozebírají následující kapitoly.

3.2.1 Mikroorganismy supraglaciálního prostředí

V supraglaciálním prostředí panují poměrně odlišné fyzikálně–chemické podmínky než v prostředí subglaciálním. Jedná se o nejsvrchnější část ledovcového ekosystému, která je vystavena atmosférickým vlivům. Díky tomu jsou do supraglaciálního prostředí dodávány živiny ze vzduchu a sluneční záření umožňuje existenci fotoautotrofních mikroorganismů jakou jsou řasy a sinice (Stibal et al. 2012c). A právě sinice mohou sloužit jako možný ukazatel zastoupení supraglaciálních mikroorganismů v proglaciálních tocích.

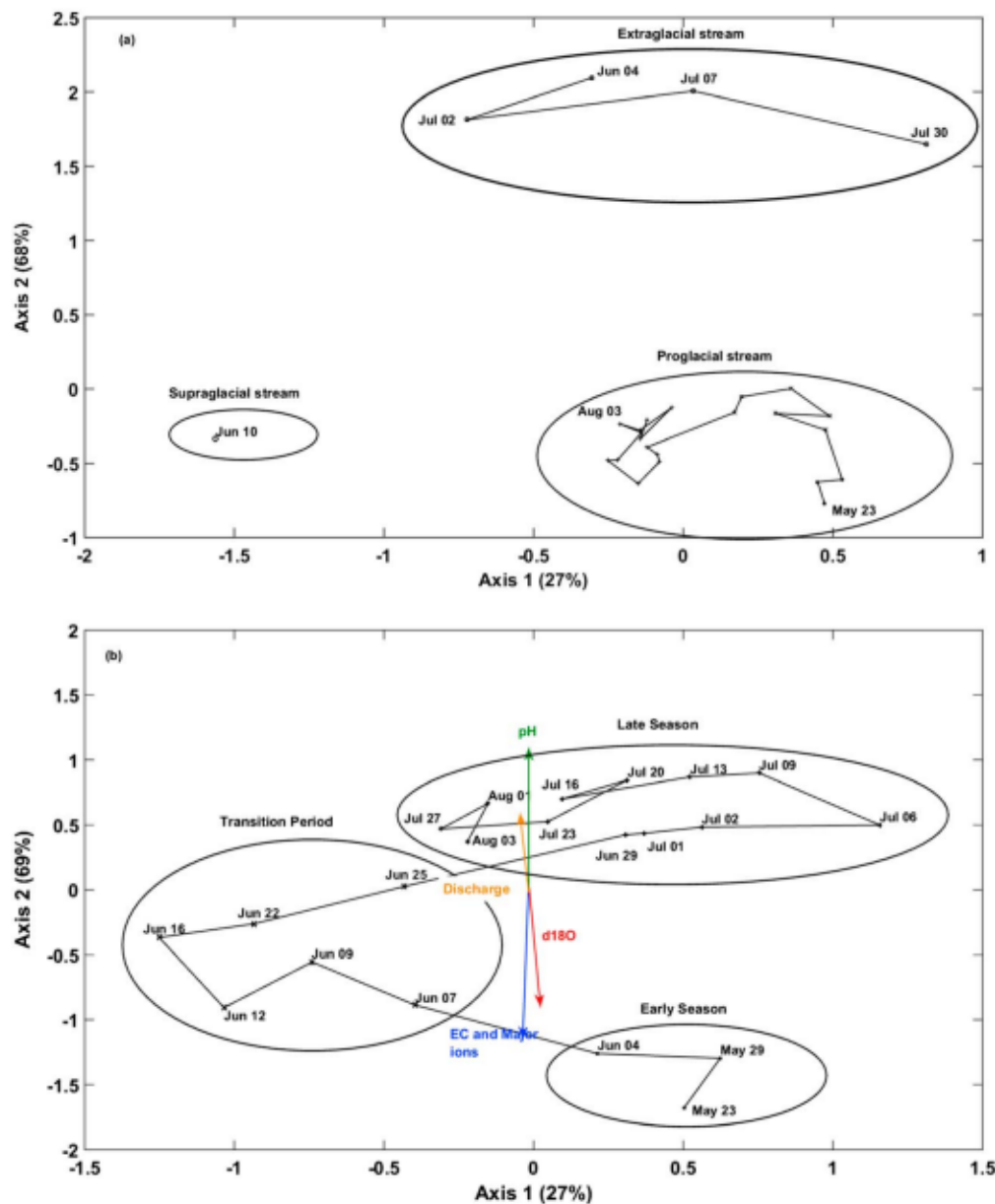
I přesto, že má během sezóny tání většina vody odtékající z ledovce původ na jeho povrchu, supraglaciální mikroorganismy tvoří dominantní složku mikrobiální skrumáže v proglaciálních tocích. Ukazuje se, že průchod tavné vody přes subglaciální odvodňovací systém výrazně ovlivňuje složení mikrobiální skrumáže v proglaciálních tocích (Wilhelm et al. 2013, Dubnick et al. 2017). To může být způsobeno tím, že početnost subglaciálních

mikroorganismů může být v některých případech až o řád vyšší než v případě mikroorganismů supraglaciálních ($1,15 \times 10^5 \pm 1,38 \times 10^5$ buněk v mililitru tavné vody v subglaciálním prostředí oproti $8,38 \times 10^3 \pm 9,85 \times 10^3$ buněk v mililitru v supraglaciální tavné vodě) (Cameron et al. 2017b), a navíc mají subglaciální mikroorganismy větší funkční diverzitu, díky různorodějším mikrohabitátům (Hamilton et al. 2013, Cameron et al. 2017b, Dubnick et al. 2017). Tudíž i relativně krátká doba zdržení tavné vody v subglaciálním odvodňovacím systému dokáže výrazně pozměnit složení exportované mikrobiální skrumáže (Dubnick et al. 2017).

3.2.2 Fáze odvodňovacího systému

Složení mikrobiálních skrumáží exportovaných do proglaciálních toků během sezóny tání je podle většiny studií relativně konstantní (Sheik et al. 2015, Dubnick et al. 2017, Cameron et al. 2017b, Cameron et al. 2020). Můžeme tedy usuzovat, že k efektivnímu míchání zdrojových společenstev dochází i navzdory změnám v toku a množství tavné vody. Avšak v jedné studii bylo možné pozorovat malé posuny ve složení proglaciální skrumáže, při kterých se postupně během sezóny tání zvyšovalo zastoupení supraglaciálních mikroorganismů (Dubnick et al. 2017) (Obr. 2b). Možným vysvětlením je, že během roku došlo k efektivnějšímu propojení supraglaciálního a subglaciálního prostředí díky vyvíjejícímu se odvodňovacímu systému, a také ke zvýšení objemu tavné vody, a tedy i průtoku. Obě tyto změny vedou ke kratší době zdržení supraglaciální tavné vody v subglaciálním prostředí a dochází tak i ke zkrácenému kontaktu s rozptýleným odvodňovacím systémem. Tím pádem tavná voda neuvolní takové množství subglaciálního sedimentu a mikroorganismů. To odpovídalo i změně v chemickém složení tavné vody, které se stalo složením podobnější supraglaciální tavné vodě (Dubnick et al. 2017). Navíc početnost mikroorganismů v supraglaciálním prostředí je na začátku sezóny tání nižší než v jejím průběhu (Musilova et al. 2015, Cameron et al. 2020). Tím pádem může být nižší zastoupení supraglaciálních mikroorganismů v proglaciální skrumáži na začátku sezóny tání dáno i tím. Změny ve složení exportované skrumáže byly zaznamenány i u aljašského ledovce Lemon Creek. Stejně jako i v případě předešlé studie autoři předpokládají, že zvýšený průtok vody vede ke kratší době zdržení v subglaciálním prostředí a ke změně ve složení proglaciální skrumáže (Sheik et al. 2015). V tomto případě se ovšem nejednalo o kontinuální změnu během sezóny tání; změny ve složení exportované skrumáže byly zaznamenány mezi jednotlivými dny (Sheik et al. 2015). To může být způsobeno jednak menší rozlohou ledovce a jeho geografickou polohou (kap. 3.2.3), jednak v této studii probíhalo

měření až v druhé polovině sezóny tání a je tedy možné, že v případném měření během celé sezóny by bylo také možné zaznamenat postupné změny.



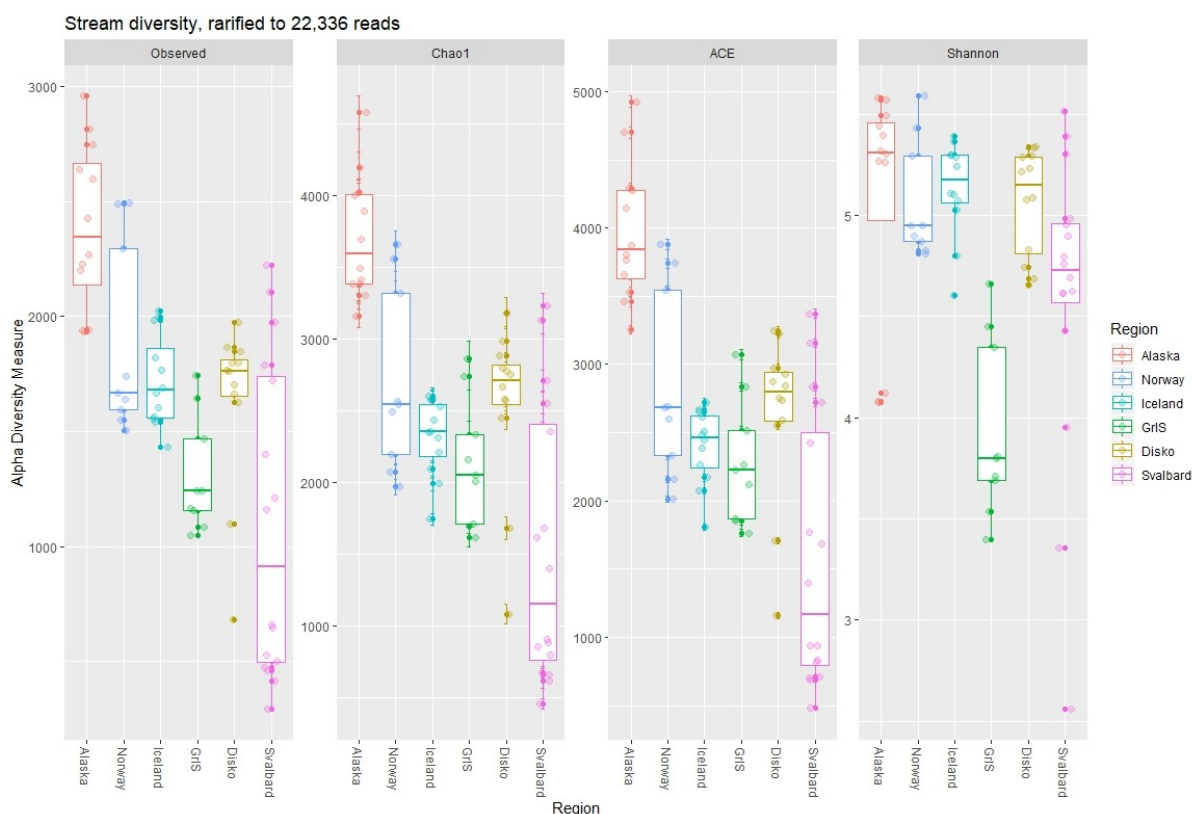
Obr. 2: Mikrobiální skrumáže zobrazené pomocí mnohazměrného nemetrického škálování (nMDS). Jako metrika byl použit Bray-Curtisův distanční koeficient pro 16S rRNA geny. a) Na tomto grafu je vidět, že se složení mikrobiálních společenstev v supraglaciálním, extraglaciálním a proglaciálním prostředí liší. b) Složení exportované skrumáže je relativně stabilní během sezóny tání. V průběhu sezóny však bylo možné zaznamenat změny, které patrně odpovídají zvýšenému exportu supraglaciálních mikroorganismů a odpovídají změnám v chemickém složení tavné vody (Dubnick et al. 2017).

3.2.3 Rozloha ledovce

Zastoupení supraglaciálních a subglaciálních mikroorganismů v proglaciálních tocích je ovlivněno i rozlohou ledovce (Žárský et al. 2018). Velikost ledovce může ovlivnit jeho termální režim, a tedy i přítomnost vody v kapalném skupenství. Menší ledovce v polárních oblastech mají větší část báze přimrzlou k podloží, a tím pádem i menší prostor umožňující aktivitu subglaciálních mikroorganismů. Bazální led takovýchto ledovců obsahuje méně mikroorganismů než bazální led polytermálních ledovců (Dubnick et al. 2020). Naproti tomu ledovce s velkým povodím mohou exportovat stále nové mikroorganismy z rozptýlené odvodňovací sítě. Výsledkem je, že ledovce s menší rozlohou exportují společenstva s větším zastoupením supraglaciálních mikroorganismů (Dieser et al. 2014, Sheik et al. 2015, Žárský et al. 2018, Cameron et al. 2020), zatímco u ledovců s větším povodím je zastoupení supraglaciálních mikroorganismů nižší (Cameron et al. 2017b, Žárský et al. 2018).

3.2.4 Geografická poloha ledovce

Složení exportované mikrobiální skrumáže je ovlivněno i geografickou polohou ledovce. Minerální složení podloží ledovce určuje výsledné produkty zvětrávání, které umožňují existenci metabolicky odlišných skupin subglaciálních mikroorganismů (kap. 2.1.3 a kap. 2.2). Stejně tak i zastoupení supraglaciálních mikroorganismů se liší na různých lokalitách (Cameron et al. 2012, Cameron et al. 2016). Geograficky vzdálené ledovce tak do proglaciálních toků mohou exportovat lokálně specifické mikroorganismy (Fegel et al. 2016, Kohler et al. 2020). Avšak tyto mikroorganismy dosahují jen malých početností v exportované skrumáži. Většina skrumáže je tvořena několika málo rody s vysokou početností (např. *Polaromonas*, *Methylophilus*, *Nitrotoga*), které se vyskytují na většině lokalit (Kohler et al. 2020). Geografická poloha ovlivňuje i klimatické podmínky. Teplota vzduchu, množství srážek a intenzita slunečního záření může ovlivnit termální a hydrologický režim ledovce a určuje tak jakým způsobem a v jakém poměru se budou mikroorganismy z obou ledovcových prostředí míchat a uvolňovat. Ledovce nižších zeměpisných šířek exportují skrumáže s větší diverzitou mikroorganismů (Kohler et al. 2020) (obr. 3). To je pravděpodobně ovlivněné vyšší průměrnou teplotou a vyšším slunečním zářením, což může vést k vyšší primární produkci v supraglaciálním a následně pak i v subglaciálním prostředí a v konečném důsledku i k vyšší mikrobiální diverzitě. V současné době ovšem není známo, zda dochází ke zvýšení diverzity v supraglaciálním či subglaciálním prostředí, nebo se na tom podílí obě prostředí stejnou měrou.



Obr. 3: Alfa diverzita exportované proglaciální skrumáže roste s klesající zeměpisnou šířkou. Lokality jsou seřazeny od nejnižnější po nejsevernější (tzn. Aljaška, Norsko, Island, Grónský ledový příkrov, Qeqertarsuaq (ostrov Disko u západního pobřeží Grónska), Svalbard) (Kohler et al. 2020).

4 Proglaciální prostředí

Význam proglaciálních toků tkví v tom, že propojují glaciální prostředí s ekosystémy níže po proudu (Arimitsu et al. 2016). Proglaciálními toky je tedy do těchto ekosystémů transportována tavná voda, sediment a také mikroorganismy původem z glaciálních ekosystémů. Mikroorganismy proglaciální skrumáže mohou být metabolicky aktivní a podílet se na tvorbě proglaciálních biofilmů (Wilhelm et al. 2014), ovlivňovat složení mikrobiálních společenstev v proglaciálních jezerech (Cavaco et al. 2019) nebo říčních deltách (Gutiérrez et al. 2015, Hauptmann et al. 2016). Mimo to mohou být vodní ekosystémy ovlivněny i nepřímo produkty metabolismu subglaciálních mikroorganismů (Ansari et al. 2011, Lamarche-Gagnon et al. 2019)

4.1 Transport skrumáží do ekosystémů ležících níže po proudu

Jak už bylo zmíněno v předešlé kapitole, mikroorganismy jsou ze supraglaciálního a subglaciálního prostředí exportovány tavnou vodou a následně unášeny do proglaciálních toků (Obr. 4). Avšak proglaciální prostředí není na rozdíl od subglaciálního a supraglaciálního zaledněné, a díky tomu je v přímém kontaktu s prostředím extraglaciálním. Výsledkem je, že proglaciální toky netransportují jen proglaciální skrumáže, ale i mikroorganismy původem z prostředí extraglaciálních.

Zastoupení ledovcové tavné vody a s tím spojených fyzikálně-chemických parametrů v proglaciálních tocích se vzdáleností od ledovce klesá (Milner et al. 2009). Můžeme tedy předpokládat, že ke stejnému efektu dochází i s glaciálními mikroorganismy. Například Sheik et al. (2015) zaznamenali, že během sezóny tání si bylo složení proglaciální skrumáže u čela ledovce navzájem podobnější než v místě, kde proglaciální tok vtékal do proglaciálního jezera, jež leží o několik kilometrů níže po proudu. Jako možné vysvětlení se jeví zvýšený export mikroorganismů z extraglaciálního prostředí, které mohly potenciálně obohatit proglaciální skrumáž. To může být umocněno i faktem, že toky pramenící v extraglaciálním prostředí a extraglaciální půdy vykazují vyšší diverzitu než proglaciální skrumáže (Hauptmann et al. 2016, Hotaling et al. 2019, Cameron et al. 2020). Na druhou stranu existují i proglaciální toky, ve kterých je vliv extraglaciálního prostředí minimální a na výsledné složení proglaciální skrumáže nemá žádný vliv (Cameron et al. 2017b). Z výše uvedeného vyplývá, že v proglaciálním toku dochází k postupné akumulaci mikroorganismů (z glaciálních i extraglaciálních prostředí) a výsledná diverzita závisí na charakteru prostředí, kterým proglaciální tok protéká. Můžeme tedy říci, že směrem od ledovce většinou roste diverzita transportované proglaciální skrumáže, ale klesá zastoupení glaciálních mikroorganismů (Hauptmann et al. 2016, Cameron et al. 2020).

Mikroorganismy transportované proglaciálním tokem se mohou podílet na složení mikrobiálních společenstev v ekosystémech ležících níže po proudu. Například 20 % sekvencí ze vzorků z říční delty bylo shodných se sekvencemi izolovanými z proglaciálního toku (Hauptmann et al. 2016). Tyto mikroorganismy mohou svojí aktivitou potenciálně ovlivnit biogeochemické cykly. Laboratorní experimenty odhalily možnost obnovy metabolické aktivity u anaerobních mikroorganismů poté, co byly deponovány ve vodou nasyceném sedimentu říční delty (Cameron et al. 2017a). Avšak v současné době neexistuje žádná studie, která by potvrdila aktivitu glaciálních mikroorganismů v daném prostředí. A je tedy obtížné říci, zdali se mohou mikroorganismy proglaciální skrumáže stát aktivní součástí společenstev

v ekosystémech ležících níže po proudu. Nicméně mikroorganismy mají potenciál ovlivnit vodní ekosystémy i v případě metabolické inaktivity. Tok živin může být ovlivněn i bakteriální biomasou transportovanou ze subglaciálního prostředí. Dle Cameron et al. (2017b) množství buněk transportovaných z Grónského ledovce během jednoho roku odpovídalo přibližně 1900 tunám uhlíku, 365 tunám dusíku a 95 tunám fosforu.



Obr. 4: Tavná voda odtéká ze subglaciálního prostředí v místě tzv. ledovcového portálu. Sediment a mikroorganismy jsou jí dále unášeny do proglaciálních toků. (ledovec Leverett, Grónsko, autor: Marek Stibal).

4.2 Biofilmy v proglaciálních tocích

Mikroorganismy proglaciální skrumáže nejsou jen transportovány do dalších vodních ekosystémů, ale mohou svou metabolickou činností ovlivnit přímo i proglaciální toky. Jednou z možností je tvorba bakteriálních biofilmů. Mikroorganismy z transportované proglaciální skrumáže se mohou přichytit ke kamenům či sedimentu a podílet se tak na jejich vzniku (Wilhelm et al. 2013, Wilhelm et al. 2014, Hotaling et al. 2019). Příkladem může být studie z rakouských Alp, ve které bylo 19.8 % izolovaných sekvencí sdílených mezi proglaciální skrumáží a biofilmem (Wilhelm et al. 2013). Stejně jako i v případě proglaciální skrumáže patří mezi nejpočetněji zastoupené bakteriální kmeny v biofilmu Proteobacteria, Bacteroidetes a Actinobacteria, ale na rozdíl od proglaciální skrumáže jsou v biofilmu větší měrou zastoupené

i sinice (Wilhelm et al. 2013, Ren et al. 2017). Relativní zastoupení mikroorganismů z těchto bakteriálních kmenů v biofilmu podél toku však není stabilní a mění s ohledem na vzdálenost od ledovce (Ren et al. 2017). Například v místě vzdáleném 10 metrů od čela ledovce dominovali společenstvu biofilmu zástupci kmene Proteobacteria, kteří tvořili 82 % všech izolovaných sekvencí. Avšak s rostoucí vzdáleností od ledovce se jejich početnost snižovala, a naopak rostla početnost zástupců z jiných kmenů (Ren et al. 2017). Pravděpodobným vysvětlením je, že stejně jako v proglaciální skrumáži, tak i v biofilmu roste zastoupení extraglaciálních mikroorganismů. Tato domněnka by mohla být podpořena i tím, že relativní zastoupení mikroorganismů z kmene Acidobacteria negativně korelovalo s tím, jaká část vody v proglaciálním toku má původ v ledovci (Ren et al. 2017). Vzhledem k tomu, že mikroorganismy z kmene Acidobacteria jsou běžně nacházeny v půdě (Kielak et al. 2016), můžeme o nich uvažovat jako o extraglaciálním indikátoru.

Biofilmy v proglaciálních tocích vykazují menší alfa diverzitu než transportovaná skrumáž (Wilhelm et al. 2013, Hotaling et al. 2019). Jedná se o jev, který je popsán i z jiných vodních toků (Besemer et al. 2012). Vysvětlení je pravděpodobně možné hledat ve způsobu, jakým se biofilm vytváří. Na rozdíl od tekoucí vody mají bakterie v biofilmu relativně dlouhou dobu zdržení a formování společenstva biofilmu je tak více ovlivněno faktory prostředí (Besemer et al. 2012). Tato domněnka se potvrzuje i u proglaciálních biofilmů (Wilhelm et al. 2013, Ren et al. 2017). Například zastoupení bakteriálních kmenů Actinobacteria, Nitrospirae a Verrucomicrobia v biofilmu bylo ovlivněno elektrickou konduktivitou, zatímco změny v zastoupení kmenů Acidobacteria a Proteobacteria byly ovlivněny pH (Wilhelm et al. 2013). Mikrobiální biofilmy v proglaciálních tocích tedy nejsou jen výsledkem stochastické imigrace ze zdrojových společenstev, ale při jejich vzniku se uplatňuje mechanismus *species sorting* (Wilhelm et al. 2013). Faktory prostředí mohou mít pravděpodobně vliv i na aktivitu mikroorganismů v biofilmu (Wilhelm et al. 2014). Při porovnání relativní početnosti rRNA proti rDNA vyšlo najevo, že i relativně málo zastoupené mikroorganismy jsou metabolicky aktivní. Je tedy možné, že většina mikroorganismů biofilmu je v dormantním stádiu, zatímco aktivní jsou jen ty mikroorganismy, kterým zrovna dané fyzikálně-chemické podmínky v proglaciálním toku vyhovují (Wilhelm et al. 2014).

4.3 Export subglaciálních mikroorganismů během odledňování

V současné době je glaciální prostředí výrazně ovlivněno změnou klimatu. Vlivem rostoucí průměrné teploty dochází k urychlenému tání ledovců (IPCC, 2019), což se projevuje mimo

jiné ve zvýšeném objemu tavné vody. Vzhledem k většímu průtoku, který je spojený se zrychleným táním ledovců, můžeme očekávat, že se export mikroorganismů z ledovcového ekosystému bude zvětšovat (Cameron et al. 2017b) a stejně tak i export jejich metabolitů (Lamarche-Gagnon et al. 2019), ale i dalších produktů zvětrávání (Hawkings et al. 2015). Zvýšený export mikroorganismů z ledovců pravděpodobně povede i k jejich vyššímu zastoupení v ekosystémech ležících níže po proudu. Avšak jakým způsobem se zvýšený export projeví v těchto ekosystémech je otázkou dalších výzkumů. Současně se zvyšováním teploty dochází i k prodloužení doby, po kterou ledovec taje (IPCC, 2019). Subglaciální prostředí pak pravděpodobně bude kratší dobu roku izolováno od povrchu a tím pádem se i zkrátí doba, po kterou mohou subglaciální mikroorganismy růst. Je tedy možné, že v některých oblastech subglaciálního prostředí, by mohlo dojít k poklesu početnosti subglaciálních mikroorganismů. A tedy i jejich zastoupení v proglaciální skrumáži.

Úbytek ledovcové hmoty může vést u některých ledovců i ke změně termálního režimu ledovce. Tenčí vrstva ledu nedokáže odizolovat bázi ledovce a tím se z ledovce s temperátním či polytermálním režimem může stát ledovec s chladnou bází. To může ovlivnit nejen chemické zvětrávání a tím pádem i množství exportovaných produktů (Nowak & Hodson 2014), ale také i početnost a aktivitu subglaciálních mikroorganismů (Dubnick et al. 2020). Ledovce s chladnou bází mají také méně rozvinutý odvodňovací systém, takže tavná voda neteče do subglaciálního prostředí, ale ze supraglaciálního stéká rovnou do prostředí proglaciálního. Tím pádem může dojít i ke snížení zastoupení subglaciálních mikroorganismů v proglaciální skrumáži. Avšak v současné době neexistuje žádná studie, které by zkoumala změnu ve složení exportované proglaciální skrumáže v dlouhodobějším časovém měřítku.

Globální oteplování se ve výsledku projeví ztrátou většiny ledovců (IPCC, 2019), a tedy i zdrojem tavné vody a glaciálních mikroorganismů. S tím, jak se bude zmenšovat zastoupení tavné vody v tocích, vzroste i jejich teplota. Vzhledem k tomu, že alfa diverzita proglaciální skrumáže i biofilmu pozitivně koreluje s rostoucí teplotou tavné vody (Hotaling et al. 2019, Wilhelm et al. 2013), můžeme předpokládat, že s ústupem ledovců se v proglaciálních tocích zvýší mikrobiální alfa diverzita (Cauvy-Fraunié & Dangles 2019). Na druhou stranu s vymizením specifických glaciálních mikroorganismů dojde ke snížení beta diverzity (Stibal et al. 2020).

5 Závěr

Jak subglaciální tak i supraglaciální prostředí hostí aktivní mikrobiální společenstva, která se svou metabolickou činností podílí na koloběhu živin. Mikroorganismy z obou prostředí jsou transportovány tavnou vodou z ledovce a následně tvoří proglaciální skrumáže. Ukazuje se, že subglaciální mikroorganismy výrazně ovlivňují složení těchto skrumáží. Jejich zastoupení však není stabilní a klesá během sezóny tání. Tyto změny odpovídají změnám ve vývoji odvodňovacího systému ledovce, díky kterým se efektivněji propojí supraglaciální a subglaciální prostředí. Kratší doba zdržení tavné vody v subglaciálním prostředí pravděpodobně vede k tomu, že tavná voda mobilizuje menší množství sedimentu a tím pádem i mikroorganismů. Zastoupení subglaciálních mikroorganismů v proglaciální skrumáži je též ovlivněno rozlohou ledovce či jeho geografickou polohou. Obojí může ovlivnit termální režim a tím pádem i odvodňovací systém. Propojení supraglaciálního a subglaciálního prostředí, díky odvodňovacímu systému ledovce, tedy umožňuje mobilizaci mikroorganismů z obou těchto prostředí a jejich export do dalších ekosystémů.

I přes pokroky v posledních letech zůstávají ledovcové ekosystémy jedním z nejméně prozkoumaných prostředí na zemi, což platí obzvláště pro prostředí subglaciální. Zkoumání subglaciálního prostředí je navíc omezeno jeho špatnou dostupností. A proto většina informací, které o subglaciálním prostředí máme, pochází z míst, kde subglaciální toky vytékají z ledovce (ledovcový portál). Je tedy možné, že naše znalosti jsou omezeny odběry z těchto okrajů subglaciálního prostředí a k přesnějším znalostem by nám mohli pomoci další vrtné experimenty. Díky nim bychom mohli přesněji vyhodnotit diverzitu subglaciálních mikroorganismů a následně i přesněji zhodnotit jakou úlohu hrají subglaciální mikroorganismy v tvorbě proglaciální skrumáže. V současné době se ví také jen velmi málo o tom, jak mikroorganismy proglaciální skrumáže ovlivňují ekosystémy ležící níže po proudu. Vzhledem k tomu, že se pravděpodobně zvýší množství tavné vody a s tím i počet transportovaných mikroorganismů, měly by se budoucí studie věnovat i této problematice (např. jaké množství mikroorganismů z proglaciální skrumáže může být metabolicky aktivní).

Pochopení ledovcových ekosystémů také znesnadňuje fakt, že v současné době neexistuje jednotná metodika, jak tyto ekosystémy zkoumat. A proto nelze poznatky z jednotlivých studií zcela jednotně slučovat a hodnotit. Například odebrání vzorků v různé části roku může vést k odlišnému složení proglaciální skrumáže. Na druhou stranu ani jednotlivé ledovce nejsou stejné a mohou se lišit v mnoha parametrech (např. rozloha, bazální

režim, podloží), které se mohou promítnout do složení exportované skrumáže. Při hodnocení jednotlivých studií je tedy třeba to brát tyto odlišnosti v potaz.

Navzdory těmto omezením je jasné, že ledovcové ekosystémy mohou zásadním způsobem ovlivnit ekosystémy ležící níže po proudu a jejich význam bude vzhledem k odledňování v budoucnu růst.

6 Seznam použité literatury

- Achberger, A. M., Christner, B. C., Michaud, A. B., Priscu, J. C., Skidmore, M. L., Vick-Majors, T. J., & WISSARD Science Team (2016). Microbial Community Structure of Subglacial Lake Whillans, West Antarctica. *Frontiers in microbiology*, 7, 1457. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01457>
- Anesio, A. M., & Laybourn-Parry, J. (2012). Glaciers and ice sheets as a biome. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 27, Issue 4, pp. 219–225). Trends Ecol Evol. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.012>
- Ansari, A. H., Hodson, A. J., Heaton, T. H. E., Kaiser, J., & Marca-Bell, A. (2013). Stable isotopic evidence for nitrification and denitrification in a High Arctic glacial ecosystem. *Biogeochemistry*, 113(1–3), 341–357. <https://doi.org/10.1007/s10533-012-9761-9>
- Arimitsu, M., Piatt, J., & Mueter, F. (2016). Influence of glacier runoff on ecosystem structure in Gulf of Alaska fjords. *Marine Ecology Progress Series*, 560, 19–40. <https://doi.org/10.3354/meps11888>
- Besemer, K., Peter, H., Logue, J. B., Langenheder, S., Lindström, E. S., Tranvik, L. J., & Battin, T. J. (2012). Unraveling assembly of stream biofilm communities. *ISME Journal*, 6(8), 1459–1468. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.205>
- Bhatia, M. P., Das, S. B., Longnecker, K., Charette, M. A., & Kujawinski, E. B. (2010). Molecular characterization of dissolved organic matter associated with the Greenland ice sheet. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74(13), 3768–3784. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2010.03.035>
- Boyd, E. S., Hamilton, T. L., Havig, J. R., Skidmore, M. L., & Shock, E. L. (2014). Chemolithotrophic primary production in a subglacial ecosystem. *Applied and Environmental Microbiology*, 80(19), 6146–6153. <https://doi.org/10.1128/AEM.01956-14>
- Boyd, E. S., Skidmore, M., Mitchell, A. C., Bakermans, C., & Peters, J. W. (2010). Methanogenesis in subglacial sediments. *Environmental Microbiology Reports*, 2(5), 685–692. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2010.00162.x>
- Boyd, E. S., Lange, R. K., Mitchell, A. C., Havig, J. R., Hamilton, T. L., Lafrenière, M. J., Shock, E. L., Peters, J. W., & Skidmore, M. (2011). Diversity, abundance, and potential activity of nitrifying and nitrate-reducing microbial assemblages in a subglacial ecosystem. *Applied and Environmental Microbiology*, 77(14), 4778–4787. <https://doi.org/10.1128/AEM.00376-11>
- Burns, R., Wynn, P. M., Barker, P., McNamara, N., Oakley, S., Ostle, N., Stott, A. W., Tuffen, H., Zhou, Z., Tweed, F. S., Chesler, A., & Stuart, M. (2018). Direct isotopic evidence of biogenic methane production and efflux from beneath a temperate glacier. *Scientific Reports*, 8(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35253-2>
- Cameron, K. A., Müller, O., Stibal, M., Edwards, A., & Jacobsen, C. S. (2020). Glacial microbiota are hydrologically connected and temporally variable. *Environmental Microbiology*, 1462-2920.15059. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15059>
- Cameron, K. A., Hodson, A. J., & Osborn, A. M. (2012). Structure and diversity of bacterial, eukaryotic and archaeal communities in glacial cryoconite holes from the Arctic and the Antarctic. *FEMS Microbiology Ecology*, 82(2), 254–267. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01277.x>
- Cameron, K. A., Stibal, M., Hawkings, J. R., Mikkelsen, A. B., Telling, J., Kohler, T. J., Gözdereliler, E., Zarsky, J. D., Wadham, J. L., & Jacobsen, C. S. (2017b). Meltwater export of prokaryotic cells from the Greenland ice sheet. *Environmental Microbiology*, 19(2), 524–534. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13483>
- Cameron, K. A., Stibal, M., Olsen, N. S., Mikkelsen, A. B., Elberling, B., & Jacobsen, C. S. (2017a). Potential Activity of Subglacial Microbiota Transported to Anoxic River Delta Sediments. *Microbial Ecology*, 74(1), 6–9. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0926-2>
- Cameron, K. A., Stibal, M., Zarsky, J. D., Gözdereliler, E., Schostag, M., & Jacobsen, C. S. (2016). Supraglacial bacterial community structures vary across the Greenland ice sheet. *FEMS Microbiology Ecology*, 92(2). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiv164>
- Cauvy-Fraunié, S., & Dangles, O. (2019). A global synthesis of biodiversity responses to glacier retreat. *Nature Ecology and Evolution*, 3(12), 1675–1685. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1042-8>
- Cavaco, M. A., St. Louis, V. L., Engel, K., St. Pierre, K. A., Schiff, S. L., Stibal, M., & Neufeld, J. D. (2019). Freshwater microbial community diversity in a rapidly changing High Arctic watershed. *FEMS Microbiology Ecology*, 95(11). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz161>

- Chandler, D. M., Wadham, J. L., Lis, G. P., Cowton, T., Sole, A., Bartholomew, I., Telling, J., Nienow, P., Bagshaw, E. B., Mair, D., Vinen, S., & Hubbard, A. (2013). Evolution of the subglacial drainage system beneath the Greenland Ice Sheet revealed by tracers. *Nature Geoscience*, *6*, 24. <https://doi.org/10.1038/NGEO1737>
- Christner, B. C., Priscu, J. C., Achberger, A. M., Barbante, C., Carter, S. P., Christianson, K., Michaud, A. B., Mikucki, J. A., Mitchell, A. C., Skidmore, M. L., Vick-Majors, T. J., Adkins, W. P., Anandakrishnan, S., Anandakrishnan, S., Beem, L., Behar, A., Beitch, M., Bolsey, R., Branecky, C., ... Purcell, A. (2014). A microbial ecosystem beneath the West Antarctic ice sheet. *Nature*, *512*(7514), 310–313. <https://doi.org/10.1038/nature13667>
- Darcy, J. L., Lynch, R. C., King, A. J., Robeson, M. S., & Schmidt, S. K. (2011). Global distribution of *Polaromonas* phylotypes - evidence for a highly successful dispersal capacity. *PLoS ONE*, *6*(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023742>
- Das, S. B., Joughin, I., Behn, M. D., Howat, I. M., King, M. A., Lizarralde, D., & Bhatia, M. P. (2008). Fracture propagation to the base of the Greenland ice sheet during supraglacial lake drainage. *Science*, *320*(5877), 778–781. <https://doi.org/10.1126/science.1153360>
- De Maayer, P., Anderson, D., Cary, C., & Cowan, D. A. (2014). Some like it cold: Understanding the survival strategies of psychrophiles. In *EMBO Reports* (Vol. 15, Issue 5, pp. 508–517). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1002/embr.201338170>
- Dieser, M., Broems, E. L. J. E., Cameron, K. A., King, G. M., Achberger, A., Choquette, K., Hagedorn, B., Sletten, R., Junge, K., & Christner, B. C. (2014). Molecular and biogeochemical evidence for methane cycling beneath the western margin of the Greenland Ice Sheet. *ISME Journal*, *8*(11), 2305–2316. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.59>
- Dubnick, A., Kazemi, S., Sharp, M., Wadham, J., Hawkings, J., Beaton, A., & Lanoil, B. (2017). Hydrological controls on glacially exported microbial assemblages. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *122*(5), 1049–1061. <https://doi.org/10.1002/2016JG003685>
- Dubnick, A., Sharp, M., Danielson, B., Saidi-Mehrabad, A., & Barker, J. (2020). Basal thermal regime affects the biogeochemistry of subglacial systems. *Biogeosciences*, *17*(4), 963–977. <https://doi.org/10.5194/bg-17-963-2020>
- Fegel, T. S., Baron, J. S., Fountain, A. G., Johnson, G. F., & Hall, E. K. (2016). The differing biogeochemical and microbial signatures of glaciers and rock glaciers. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *121*(3), 919–932. <https://doi.org/10.1002/2015JG003236>
- Foght, J., Aislabie, J., Turner, S., Brown, C. E., Ryburn, J., Saul, D. J., & Lawson, W. (2004). Culturable bacteria in subglacial sediments and ice from two southern hemisphere glaciers. *Microbial Ecology*, *47*(4), 329–340. <https://doi.org/10.1007/s00248-003-1036-5>
- Fountain, A. G., & Walder, J. S. (1998). Water flow through temperate glaciers. *Reviews of Geophysics*, *36*(3), 299–328. <https://doi.org/10.1029/97RG03579>
- Gaidos, E., Marteinsson, V., Thorsteinsson, T., Jóhannesson, T., Rúnarsson, A. R., Stefansson, A., Glazer, B., Lanoil, B., Skidmore, M., Han, S., Miller, M., Rusch, A., & Foo, W. (2009). An oligarchic microbial assemblage in the anoxic bottom waters of a volcanic subglacial lake. *The ISME Journal*, *3*(4), 486–497. <https://doi.org/10.1038/ismej.2008.124>
- Gutiérrez, M. H., Galand, P. E., Moffat, C., & Pantoja, S. (2015). Melting glacier impacts community structure of Bacteria, Archaea and Fungi in a Chilean Patagonia fjord. *Environmental Microbiology*, *17*(10). <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12872>
- Hamilton, T. L., Peters, J. W., Skidmore, M. L., & Boyd, E. S. (2013). Molecular evidence for an active endogenous microbiome beneath glacial ice. *The ISME Journal*, *7*(7), 1402–1412. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.31>
- Harrold, Z. R., Skidmore, M. L., Hamilton, T. L., Desch, L., Amada, K., van Gelder, W., Glover, K., Roden, E. E., & Boyd, E. S. (2015). Aerobic and Anaerobic Thiosulfate Oxidation by a Cold-Adapted, Subglacial Chemoautotroph. *Applied and Environmental Microbiology*, *82*(5), 1486–1495. <https://doi.org/10.1128/AEM.03398-15>
- Hauptmann, A. L., Markussen, T. N., Stibal, M., Olsen, N. S., Elberling, B., Bælum, J., Sicheritz-Pontén, T., & Jacobsen, C. S. (2016). Upstream freshwater and terrestrial sources are differentially reflected in the bacterial community structure along a small Arctic river and its estuary. *Frontiers in Microbiology*, *7*(SEP). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01474>

- Hawkings, J. R., Wadham, J. L., Tranter, M., Raiswell, R., Benning, L. G., Statham, P. J., Tedstone, A., Nienow, P., Lee, K., & Telling, J. (2014). Ice sheets as a significant source of highly reactive nanoparticulate iron to the oceans. *Nature Communications*, 5. <https://doi.org/10.1038/ncomms4929>
- Hawkings, J. R., Wadham, J. L., Tranter, M., Lawson, E., Sole, A., Cowton, T., Tedstone, A. J., Bartholomew, I., Nienow, P., Chandler, D., & Telling, J. (2015). The effect of warming climate on nutrient and solute export from the Greenland Ice Sheet. *Geochemical Perspectives Letters*, 1, 94–104. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.7185/geochemlet.1510>
- Hawkings, J., Wadham, J., Tranter, M., Telling, J., Bagshaw, E., Beaton, A., Simmons, S., Chandler, D., Tedstone, A., & Nienow, P. (2016). The Greenland Ice Sheet as a hot spot of phosphorus weathering and export in the Arctic. *Global Biogeochemical Cycles*, 30(2), 191–210. [https://doi.org/10.1002/2015GB005237@10.1002/\(ISSN\)2169-9291.ARCTICJOINT](https://doi.org/10.1002/2015GB005237@10.1002/(ISSN)2169-9291.ARCTICJOINT)
- Hodson, A., Anesio, A. M., Tranter, M., Fountain, A., Osborn, M., Priscu, J., Laybourn-Parry, J., & Sattler, B. (2008). Glacial ecosystems. In *Ecological Monographs* (Vol. 78, Issue 1, pp. 41–67). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1890/07-0187.1>
- Hood, E., Fellman, J., Spencer, R. G. M., Hernes, P. J., Edwards, R., Damore, D., & Scott, D. (2009). Glaciers as a source of ancient and labile organic matter to the marine environment. *Nature*, 462(7276), 1044–1047. <https://doi.org/10.1038/nature08580>
- Hotaling, S., Foley, M. E., Zeglin, L. H., Finn, D. S., Tronstad, L. M., Giersch, J. J., Muhlfeld, C. C., & Weisrock, D. W. (2019). Microbial assemblages reflect environmental heterogeneity in alpine streams. *Global Change Biology*, 25(8), 2576–2590. <https://doi.org/10.1111/gcb.14683>
- IPCC. (2019). IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate
- Kaštovská, K., Stibal, M., Šabacká, M., Černá, B., Šantrůčková, H., & Elster, J. (2007). Microbial community structure and ecology of subglacial sediments in two polythermal Svalbard glaciers characterized by epifluorescence microscopy and PLFA. *Polar Biology*, 30(3), 277–287. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0181-y>
- Kayani, M. ur R., Doyle, S. M., Sangwan, N., Wang, G., Gilbert, J. A., Christner, B. C., & Zhu, T. F. (2018). Metagenomic analysis of basal ice from an Alaskan glacier. *Microbiome*, 6(1). <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0505-5>
- Kielak, A. M., Barreto, C. C., Kowalchuk, G. A., van Veen, J. A., & Kuramae, E. E. (2016). The ecology of Acidobacteria: Moving beyond genes and genomes. In *Frontiers in Microbiology* (Vol. 7, Issue MAY, p. 744). Frontiers Media S.A. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00744>
- Knight, P. G. (1997). The basal ice layer of glaciers and ice sheets. *Quaternary Science Reviews*, 16(9), 975–993. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(97\)00033-4](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(97)00033-4)
- Kohler, T. J., Žárský, J. D., Yde, J. C., Lamarche-Gagnon, G., Hawkings, J. R., Tedstone, A. J., Wadham, J. L., Box, J. E., Beaton, A. D., & Stibal, M. (2017). Carbon dating reveals a seasonal progression in the source of particulate organic carbon exported from the Greenland Ice Sheet. *Geophysical Research Letters*, 44(12), 6209–6217. <https://doi.org/10.1002/2017GL073219>
- Kohler, T. J., Vinšová, P., Falteisek, L., Žárský, J. D., Yde, J. C., Hatton, J. E., Hawkings, J. R., Lamarche-Gagnon, G., Hood, E., Cameron, K. A., & Stibal, M. (2020). Patterns in Microbial Assemblages Exported From the Meltwater of Arctic and Sub-Arctic Glaciers. *Frontiers in Microbiology*, 11, 669. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00669>
- Lamarche-Gagnon, G., Wadham, J. L., Sherwood Lollar, B., Arndt, S., Fietzek, P., Beaton, A. D., Tedstone, A. J., Telling, J., Bagshaw, E. A., Hawkings, J. R., Kohler, T. J., Zarsky, J. D., Mowlem, M. C., Anesio, A. M., & Stibal, M. (2019). Greenland melt drives continuous export of methane from the ice-sheet bed. *Nature*, 565(7737), 73–77. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0800-0>
- Lanoil, B., Skidmore, M., Priscu, J. C., Han, S., Foo, W., Vogel, S. W., Tulaczyk, S., & Engelhardt, H. (2009). Bacteria beneath the West Antarctic Ice Sheet. *Environmental Microbiology*, 11(3), 609–615. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01831.x>
- Ma, H., Yan, W., Xiao, X., Shi, G., Li, Y., Sun, B., Dou, Y., & Zhang, Y. (2018). Ex situ culturing experiments revealed psychrophilic hydrogentrophic methanogenesis being the potential dominant methane-producing pathway in subglacial sediment in Larsemann Hills, Antarctic. *Frontiers in Microbiology*, 9(FEB). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00237>
- Macdonald, M. L., Wadham, J. L., Telling, J., & Skidmore, M. L. (2018). Glacial Erosion Liberates Lithologic Energy Sources for Microbes and Acidity for Chemical Weathering Beneath Glaciers and Ice Sheets. *Frontiers in Earth Science*, 6, 212. <https://doi.org/10.3389/feart.2018.00212>

- Marteinsson, V. T., Rúnarsson, Á., Stefánsson, A., Thorsteinsson, T., Jóhannesson, T., Magnússon, S. H., Reynisson, E., Einarsson, B., Wade, N., Morrison, H. G., & Gaidos, E. (2013). Microbial communities in the subglacial waters of the Vatnajökull ice cap, Iceland. *ISME Journal*, 7(2), 427–437. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.97>
- McGrath, D., Colgan, W., Steffen, K., Lauffenburger, P., & Balog, J. (2011). Assessing the summer water budget of a moulin basin in the sermeq avannarleq ablation region, Greenland ice sheet. In *Journal of Glaciology* (Vol. 57, Issue 205, pp. 954–964). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.3189/002214311798043735>
- Michaud, A. B., Dore, J. E., Achberger, A. M., Christner, B. C., Mitchell, A. C., Skidmore, M. L., Vick-Majors, T. J., & Priscu, J. C. (2017). Microbial oxidation as a methane sink beneath the West Antarctic Ice Sheet. *Nature Geoscience*, 10(8), 582–586. <https://doi.org/10.1038/NGEO2992>
- Mikucki, J. A., Lee, P. A., Ghosh, D., Purcell, A. M., Mitchell, A. C., Mankoff, K. D., Fisher, A. T., Tulaczyk, S., Carter, S., Siegfried, M. R., Fricker, H. A., Hodson, T., Coenen, J., Powell, R., Scherer, R., Vick-Majors, T., Achberger, A. A., Christner, B. C., & Tranter, M. (2016). Subglacial Lake Whillans microbial biogeochemistry: A synthesis of current knowledge. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 374(2059). <https://doi.org/10.1098/rsta.2014.0290>
- Mikucki, J. A., & Priscu, J. C. (2007). Bacterial diversity associated with blood falls, a subglacial outflow from the Taylor Glacier, Antarctica. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(12), 4029–4039. <https://doi.org/10.1128/AEM.01396-06>
- Milner, A. M., Brown, L. E., & Hannah, D. M. (2009). Hydroecological response of river systems to shrinking glaciers. In *Hydrological Processes* (Vol. 23, Issue 1, pp. 62–77). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/hyp.7197>
- Mitchell, A. C., Lafrenière, M. J., Skidmore, M. L., & Boyd, E. S. (2013). Influence of bedrock mineral composition on microbial diversity in a subglacial environment. *Geology*, 41(8), 855–858. <https://doi.org/10.1130/G34194.1>
- Montross, S. N., Skidmore, M., Tranter, M., Kivimäki, A. L., & Parkes, R. J. (2013). A microbial driver of chemical weathering in glaciated systems. *Geology*, 41(2), 215–218. <https://doi.org/10.1130/G33572.1>
- Musilova, M., Tranter, M., Bennett, S. A., Wadham, J., & Anesio, A. M. (2015). Stable microbial community composition on the Greenland Ice Sheet. *Frontiers in Microbiology*, 6(MAR). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00193>
- Nixon, S. L., Telling, J. P., Wadham, J. L., & Cockell, C. S. (2017). Viable cold-tolerant iron-reducing microorganisms in geographically diverse subglacial environments. *Biogeosciences*, 14(6), 1445–1455. <https://doi.org/10.5194/bg-14-1445-2017>
- Nowak, A., & Hodson, A. (2014). Changes in meltwater chemistry over a 20-year period following a thermal regime switch from polythermal to cold-based glaciation at Austre Brøggerbreen, Svalbard. *Polar Research*, 33(2014). <https://doi.org/10.3402/polar.v33.22779>
- Purcell, A. M., Mikucki, J. A., Achberger, A. M., Alekhina, I. A., Barbante, C., Christner, B. C., Ghosh, D., Michaud, A. B., Mitchell, A. C., Priscu, J. C., Scherer, R., Skidmore, M. L., Vick-Majors, T. J., & The Wissard Science Team. (2014). Microbial sulfur transformations in sediments from Subglacial Lake Whillans. *Frontiers in Microbiology*, 5(NOV), 594. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00594>
- Ren, Z., Gao, H., & Elser, J. J. (2017). Longitudinal variation of microbial communities in benthic biofilms and association with hydrological and physicochemical conditions in glacier-fed streams. *Freshwater Science*, 36(3), 479–490. <https://doi.org/10.1086/693133>
- Rondón, J., Gómez, W., Ball, M. M., Melfo, A., Rengifo, M., Balcázar, W., Dávila-Vera, D., Balza-Quintero, A., Mendoza-Briceño, R. V., & Yarzabal, L. A. (2016). Diversity of culturable bacteria recovered from Pico Bolívar's glacial and subglacial environments, at 4950 m, in Venezuelan tropical Andes. *Canadian Journal of Microbiology*, 62(11), 904–917. <https://doi.org/10.1139/cjm-2016-0172>
- Sharp, M., Parkes, J., Cragg, B., Fairchild, I. J., Lamb, H., & Tranter, M. (1999). Widespread bacterial populations at glacier beds and their relationship to rock weathering and carbon cycling. *Geology*, 27(2), 107–110. [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1999\)027<0107:wbpagb>2.3.co;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1999)027<0107:wbpagb>2.3.co;2)
- Sheik, C. S., Stevenson, E. I., Den Uyl, P. A., Arendt, C. A., Aciego, S. M., & Dick, G. J. (2015). Microbial communities of the Lemon Creek Glacier show subtle structural variation yet stable phylogenetic composition over space and time. *Frontiers in Microbiology*, 6(MAY). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00495>

- Skidmore, M. L., Foght, J. M., & Sharp, M. J. (2000). Microbial life beneath a high Arctic glacier. *Applied and Environmental Microbiology*, 66(8), 3214–3220. <https://doi.org/10.1128/AEM.66.8.3214-3220.2000>
- Skidmore, M., Anderson, S. P., Sharp, M., Foght, J., & Lanoil, B. D. (2005). Comparison of microbial community compositions of two subglacial environments reveals a possible role for microbes in chemical weathering processes. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(11), 6986–6997. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.11.6986-6997.2005>
- Stenborg, T. (1973). Some viewpoints on the internal drainage of glaciers. *Hydrology of glaciers*. IAHS Publications (95). 117-129
- Stibal, M., Hasan, F., Wadham, J. L., Sharp, M. J., & Anesio, A. M. (2012b). Prokaryotic diversity in sediments beneath two polar glaciers with contrasting organic carbon substrates. *Extremophiles: Life under Extreme Conditions*, 16(2), 255–265. <https://doi.org/10.1007/s00792-011-0426-8>
- Stibal, M., Šabacká, M., & Žárský, J. (2012c). Biological processes on glacier and ice sheet surfaces. *Nature Geoscience*, 5(11), 771–774. <https://doi.org/10.1038/ngeo1611>
- Stibal, M., Wadham, J. L., Lis, G. P., Telling, J., Pancost, R. D., Dubnick, A., Sharp, M. J., Lawson, E. C., Butler, C. E. H., Hasan, F., Tranter, M., & Anesio, A. M. (2012a). Methanogenic potential of Arctic and Antarctic subglacial environments with contrasting organic carbon sources. *Global Change Biology*, 18(11), 3332–3345. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02763.x>
- Stibal, M., Bradley, J. A., Edwards, A., Hotaling, S., Zawierucha, K., Rosvold, J., Lutz, S., Cameron, K. A., Mikucki, J. A., Kohler, T. J., Šabacká, M., & Anesio, A. M. (2020). Glacial ecosystems are essential to understanding biodiversity responses to glacier retreat. *Nature Ecology and Evolution*, 4(5), 686–687. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1163-0>
- Telling, J., Boyd, E. S., Bone, N., Jones, E. L., Tranter, M., Macfarlane, J. W., Martin, P. G., Wadham, J. L., Lamarche-Gagnon, G., Skidmore, M. L., Hamilton, T. L., Hill, E., Jackson, M., & Hodgson, D. A. (2015). Rock comminution as a source of hydrogen for subglacial ecosystems. *Nature Geoscience*, 8(11), 851–855. <https://doi.org/10.1038/ngeo2533>
- Tranter, M., Brown, G., Raiswell, R., Sharp, M., & Gurnell, A. (1993). A conceptual model of solute acquisition by Alpine glacial meltwaters. *Journal of Glaciology*, 39(133), 573–581. <https://doi.org/10.3189/s0022143000016464>
- Tranter, M., Sharp, M. J., Lamb, H. R., Brown, G. H., Hubbard, B. P., & Willis, I. C. (2002). Geochemical weathering at the bed of Haut glacier d’Arolla, Switzerland - A new model. *Hydrological Processes*, 16(5), 959–993. <https://doi.org/10.1002/hyp.309>
- Tranter, M., Skidmore, M., & Wadham, J. (2005). Hydrological controls on microbial communities in subglacial environments. *Hydrological Processes*, 19(4), 995–998. <https://doi.org/10.1002/hyp.5854>
- Vick-Majors, T. J., Mitchell, A. C., Achberger, A. M., Christner, B. C., Dore, J. E., Michaud, A. B., Mikucki, J. A., Purcell, A. M., Skidmore, M. L., Priscu, J. C., & WISSARD Science Team. (2016). Physiological Ecology of Microorganisms in Subglacial Lake Whillans. *Frontiers in Microbiology*, 7(OCT), 1705. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01705>
- Wadham, J. L., Arndt, S., Tulaczyk, S., Stibal, M., Tranter, M., Telling, J., Lis, G. P., Lawson, E., Ridgwell, A., Dubnick, A., Sharp, M. J., Anesio, A. M., & Butler, C. E. H. (2012). Potential methane reservoirs beneath Antarctica. *Nature*, 488(7413), 633–637. <https://doi.org/10.1038/nature11374>
- Wadham, J. L., Bottrell, S., Tranter, M., & Raiswell, R. (2004). Stable isotope evidence for microbial sulphate reduction at the bed of a polythermal high Arctic glacier. *Earth and Planetary Science Letters*, 219(3–4), 341–355. [https://doi.org/10.1016/S0012-821X\(03\)00683-6](https://doi.org/10.1016/S0012-821X(03)00683-6)
- Wadham, J. L., Tranter, M., Skidmore, M., Hodson, A. J., Priscu, J., Lyons, W. B., Sharp, M., Wynn, P., & Jackson, M. (2010). Biogeochemical weathering under ice: Size matters. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(3). <https://doi.org/10.1029/2009GB003688>
- Wadham, J. L., Tranter, M., Tulaczyk, S., & Sharp, M. (2008). Subglacial methanogenesis: A potential climatic amplifier? *Global Biogeochemical Cycles*, 22(2). <https://doi.org/10.1029/2007GB002951>
- Wilhelm, L., Besemer, K., Fasching, C., Urich, T., Singer, G. A., Quince, C., & Battin, T. J. (2014). Rare but active taxa contribute to community dynamics of benthic biofilms in glacier-fed streams. *Environmental Microbiology*, 16(8), 2514–2524. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12392>
- Wilhelm, L., Singer, G. A., Fasching, C., Battin, T. J., & Besemer, K. (2013). Microbial biodiversity in glacier-fed streams. *The ISME Journal*, 7(8), 1651–1660. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.44>

Zwally, H. J., Abdalati, W., Herring, T., Larson, K., Saba, J., & Steffen, K. (2002). Surface melt-induced acceleration of Greenland ice-sheet flow. *Science*, *297*(5579), 218–222.
<https://doi.org/10.1126/science.1072708>

Žárský, J. D., Kohler, T. J., Yde, J. C., Falteisek, L., Lamarche-Gagnon, G., Hawkings, J. R., Hatton, J. E., & Stibal, M. (2018). Prokaryotic assemblages in suspended and subglacial sediments within a glacierized catchment on Qeqertarsuaq (Disko Island), west Greenland. *FEMS Microbiology Ecology*, *94*(7).
<https://doi.org/10.1093/femsec/fiy100>