





doi 10.18699/vjgb-25-30

Таксономическое разнообразие микробных сообществ холодного сероводородного источника Безымянный (Прибайкальский район, Республика Бурятия)

Т.Г. Банзаракцаева , Е.В. Лаврентьева ^{1,2}, В.Б. Дамбаев¹, И.Д. Ульзетуева³, В.В. Хахинов²¹ Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения Российской академии наук, Улан-Удэ, Россия² Бурятский государственный университет им. Доржи Банзарова, Улан-Удэ, Россия³ Байкальский институт природопользования Сибирского отделения Российской академии наук, Улан-Удэ, Россия tuyana_banz@mail.ru





Аннотация. Экологические условия холодных серосодержащих источников благоприятствуют росту и развитию богатых микробных сообществ со множеством уникальных бактерий цикла серы. В настоящей работе с использованием высокопроизводительного секвенирования гена 16S rPHK было изучено таксономическое разнообразие микробных сообществ трех различных биотопов (микробный мат, донный осадок и вода) в холодном сероводородном источнике Безымянный, расположенном на побережье озера Байкал (Прибайкальский район, Республика Бурятия). В результате секвенирования проб микробного мата, донного осадка и воды получено 76 972 последовательности, отнесенных к 1714 ASV (amplicon sequence variant – варианты последовательностей ампликонов). Анализ распределения ASV по биотопам выявил высокий показатель (66–93 %) уникальности трех исследуемых сообществ. Оценка индекса альфа-разнообразия показала, что сообщество донного осадка имело более высокие индексы, сообщество микробного мата отличалось наименьшим разнообразием. В исследуемых сообществах в разных пропорциях доминировали бактерии филумов Pseudomonadota, Bacteroidota, Campylobacterota, Actinomycetota, Desulfobacterota. Установлены особенности структуры сообществ исследуемых биотопов. Сообщество микробного мата было представлено преимущественно бактериями рода *Thiothrix* (43.2 %). В сообществе донного осадка основу составляли бактерии рода *Sulfurovum* (11.2 %), содоминировали неклассифицируемые таксоны (3.2–1 %). Микробное сообщество воды характеризовалось присутствием последовательностей, обнаруженных только в воде. Данные последовательности были отнесены к родам *Novosphingobium*, *Nocardioides*, *Legionella*, *Brevundimonas*, *Sphingomonas*, *Bacillus*, *Mycobacterium*, *Sphingopyxis*, *Bradyrhizobium* и *Thiomicrothabodus*. Во всех изучаемых сообществах были идентифицированы сероокисляющие бактерии (SOB) и серовосстанавливающие бактерии (SRB), что свидетельствует о протекающих процессах цикла серы в экосистеме источника Безымянный. Необходимо отметить, что во всех сообществах присутствовали последовательности неклассифицированных и некультивируемых бактерий цикла серы, и в целом значительную долю последовательностей (20.3–53.9 %) не удалось классифицировать.

Ключевые слова: холодный сероводородный источник; разнообразие микробных сообществ; микробный мат; донный осадок; вода; сероокисляющие бактерии; сульфатвосстанавливающие бактерии

Для цитирования: Банзаракцаева Т.Г., Лаврентьева Е.В., Дамбаев В.Б., Ульзетуева И.Д., Хахинов В.В. Таксономическое разнообразие микробных сообществ холодного сероводородного источника Безымянный (Прибайкальский район, Республика Бурятия). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(2):268-278. doi 10.18699/vjgb-25-30

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, № 23-27-00131.

Taxonomic diversity of microbial communities in the cold sulfur spring Bezmyanny (Pribaikalsky district, Republic of Buryatia)

Т.Г. Банзаракцаева , Е.В. Лаврентьева ^{1,2}, В.Б. Дамбаев¹, И.Д. Ульзетуева³, В.В. Хахинов²¹ Institute of General and Experimental Biology of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russia² D. Banzarov Buryat State University, Ulan-Ude, Russia³ Baikal Institute of Nature Management of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Ulan-Ude, Russia tuyana_banz@mail.ru

Abstract. The environmental conditions of cold sulfur springs favor the growth and development of abundant and diverse microbial communities with many unique sulfur cycle bacteria. In this work, the taxonomic diversity of microbial communities of three different biotopes (microbial mat, bottom sediment, and water) in the cold sulfur spring Bezmyanny located on the shore of Lake Baikal (Pribaikalsky district, Republic of Buryatia) was studied using high-throughput sequencing of the 16S rRNA gene. By sequencing the microbial mat, bottom sediment, and water samples, 76,972 sequences assigned to 1,714 ASVs (ASV, amplicon sequence variant) were obtained. Analysis of the ASV distribu-

tion by biotopes revealed a high percentage (66–93 %) of uniqueness in the three communities studied. An estimate of the alpha diversity index showed that bottom sediment community had higher indices, while microbial mat community was characterized by a lowest diversity. Bacteria of the phyla Pseudomonadota, Bacteroidota, Campylobacterota, Actinomycetota, Desulfobacterota dominated in different proportions in the studied communities. The features of the community structure of the studied biotopes were established. The microbial mat community was represented mainly by *Thiothrix* (43.2 %). The bottom sediment community was based on *Sulfurovum* (11.2 %) and co-dominated by unclassified taxa (3.2–1 %). Sequences assigned to the genera *Novosphingobium*, *Nocardioidea*, *Legionella*, *Brevundimonas*, *Sphingomonas*, *Bacillus*, *Mycobacterium*, *Sphingopyxis*, *Bradyrhizobium* and *Thiomicrothrix* were found only in the water microbial community. Sulfur-oxidizing bacteria (SOB) and sulfate-reducing bacteria (SRB) were identified in all the communities studied, which indicates the ongoing processes of the sulfur cycle in the Bezymyanny spring ecosystem. It should be noted that sequences of unclassified and uncultivated sulfur cycle bacteria were present in all communities and a significant proportion of sequences (20.3–53.9 %) were not classified.

Key words: cold sulfur spring; microbial community diversity; microbial mat; bottom sediment; water; sulfur-oxidizing bacteria; sulfate-reducing bacteria

For citation: Banzaraksaeva T.G., Lavrentyeva E.V., Dambaev V.B., Ulzetueva I.D., Khakhinov V.V. Taxonomic diversity of microbial communities in the cold sulfur spring Bezymyanny (Pribaikalsky district, Republic of Buryatia). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2025;29(2):268-278. doi 10.18699/vjgb-25-30

Введение

Байкальский регион – это обширная область природных водных объектов, среди которых значительная часть представлена многочисленными выходами минеральных источников. На территории Бурятии имеются практически все известные типы минеральных вод, формирующихся в зоне гипергенеза горных пород (Борисенко, Замана, 1978; Намсараев и др., 2005). В том числе присутствуют сероводородные источники, обогащенные сероводородом в результате биохимического восстановления сульфатов, которые поступают с минеральной водой или минеральной взвесью, содержащей сульфаты в обменном и связанном состоянии (Борисенко, Замана, 1978; Кононов, 1983).

Экологические условия холодных серосодержащих источников благоприятствуют росту и развитию богатых микробных сообществ со множеством уникальных бактерий цикла серы (Douglas S., Douglas D., 2001; Rudolph et al., 2004; Chaudhary et al., 2009; Headd, Engel, 2014; Hahn et al., 2022). Холодные источники характеризуются медленно изменяющимися параметрами, такими как pH, температура, растворенные газы и другие факторы, и являются более стабильными местообитаниями для жизни бактерий по сравнению с другими средами (Nosalova et al., 2023c).

Ранее проведенные исследования в холодных серных источниках с использованием культивируемых и некультивируемых подходов в основном были сфокусированы на составе и структуре сообществ микробных матов (Douglas S., Douglas D., 2001; Chaudhary et al., 2009; Klatt et al., 2016; Sapers et al., 2017; Nosalova et al., 2023b). Исследование с помощью микроскопии в микробных матах холодного серного источника Анкастер (Онтарио, Канада) показало развитие всех основных групп сульфидоксилирующих бактерий, пурпурных, зеленых, цианобактерий и бесцветных сероокисляющих бактерий (Douglas S., Douglas D., 2001). В микробных матах холодных серных источников Словакии с помощью секвенирования гена 16S рРНК было отмечено явное доминирование типов Pseudomonadota и Campylobacterota, а роды *Thiothrix* и *Sulfurovum* были идентифицированы как основная микробиота микробных матов (Nosalova et al., 2023b).

В настоящей работе впервые с использованием высокопроизводительного секвенирования гена 16S рРНК изуче-

но таксономическое разнообразие микробных сообществ микробного мата, донного осадка и воды в холодном сероводородном источнике Безымянный, расположенном на побережье оз. Байкал. Цель исследования – установить бактериальный состав микробных сообществ в различных биотопах источника Безымянный (Прибайкальский район, Республика Бурятия).

Материалы и методы

Сероводородный источник Безымянный находится в лесном массиве на побережье оз. Байкал и расположен на высоте 638 м над уровнем моря (53°02'48.95" с. ш., 108°19'57.68" в. д.) (рис. 1). Естественный выход минерального источника просачивается через 25–30-сантиметровую толщу рыхлых донных осадков и образует ручей. В ручье на поверхности донных осадков обнаружены микробные маты.

Пробы микробного мата, донного осадка и воды были взяты в октябре 2023 г. Пробы воды для химического анализа исследуемых объектов отбирали из выхода минерального источника и вытекающего ручья, в чистые полиэтиленовые и стерильные стеклянные бутылки. Образцы микробного мата, донного осадка и воды для микробиологических исследований были отобраны в стерильные 50 мл пробирки Falcon.

В местах взятия пробы измеряли pH и температуру с помощью портативного pH-метра с сенсорным термометром pH-200 HM Digital (Южная Корея). Общую минерализацию измеряли кондуктомером COM-100. Для определения окислительно-восстановительного потенциала использовали портативный измеритель redox-потенциала ORP (Португалия). Концентрацию карбонатов, гидрокарбонатов в анализируемых водах определяли в полевых условиях в момент отбора проб титрованием 0.1 N HCl в присутствии индикаторов – фенолфталеина и метилового оранжевого. Общую жесткость, содержание ионов кальция и магния, хлорид-ионов определяли титриметрическим методом, концентрация ионов аммония, нитрит-, нитрат-, фосфат-, сульфат- и фторид-ионов, кремниевой кислоты – спектрофотометрическим методом. Для анализа использовали однолучевой спектрофотометр CECIL 1000 (Великобритания), концентрация ионов рассчитывали



Рис. 1. Карта-схема расположения источника Безымянный (а), фото источника (б) и фото микробного мата в источнике (в).

по уравнениям регрессии. Содержание сероводорода и сульфидов определяли калориметрическим методом с добавлением железо-аммонийных квасцов при 670 нм, сульфитов и тиосульфатов – путем обратного йодометрического титрования (Фомин, 2000).

Для выделения ДНК из образцов микробного мата, донных осадков и воды применяли набор реагентов (MACHEREY-NAGEL NucleoSpin Soil) фирмы MACHEREY-NAGEL (Дюрен, Германия) в соответствии с инструкциями производителя.

Очищенные препараты ДНК были использовали для создания библиотек фрагментов гена 16S рРНК методом ПЦР с помощью универсальных праймеров для вариабельной области V4: F515/R806 (GTGCCAGCMGCCGG CGGTAA/GGACTACVSGGGTATCTAAT) (Bates et al., 2011), с прикрепленными адаптерами и уникальными штрих-кодами Illumina. ПЦР проводили в 15 мкл реакционной смеси, содержащей 0.5–1 единицу активности высокоточной ДНК-полимеразы Q5 (NEB, Ипсвич, Массачусетс, США), по 5 пкМ прямого и обратного праймеров, 10 нг ДНК-матрицы и 2 нМ каждого dNTP (Life Technologies, Карлсбад, Калифорния, США). Смесь денатуриро-

вали при 94 °С в течение 1 мин, затем провели 35 циклов: 94 °С в течение 30 с, 50 °С – 30 с, 72 °С – 30 с. Окончательное удлинение осуществляли при 72 °С в течение 3 мин. Продукты ПЦР очищали в соответствии с методом, рекомендованным Illumina, с магнитными частицами AMPureXP (BeckmanCoulter, Бреа, Калифорния, США).

Подготовку библиотеки и секвенирование выполняли согласно рекомендациям производителя по эксплуатации прибора Illumina MiSeq (Illumina, Сан-Диего, Калифорния, США), с использованием MiSeq® ReagentKit v3 (600 циклов). Первоначальную обработку данных, а именно демультиплексирование образцов и удаление адаптеров, проводили с программным обеспечением Illumina (Illumina, США). Для последующего шумоподавления, объединения последовательностей, удаления химерных прочтений, восстановления исходных флотипов (ASV, amplicon sequence variant) и дальнейшей таксономической классификации полученных ASV применяли программные пакеты DADA2 (Callahan et al., 2016), PHYLOSEQ (McMurdie, Holmes, 2013) и SILVA (Quast et al., 2013); работа проводилась в программной среде R. Предварительную фильтрацию сырых последовательностей по качеству

выполняли с помощью функции `filterAndTrim` с длиной обрезки последовательности 250 и 200 н для прямого и обратного прочтения соответственно и допустимым уровнем ожидаемой ошибки 2 и 3. Для построения модели ошибок использовалась функция `learnErrors` с параметром `MAX_CONSIST`, равным 20. Процесс дупликации осуществлялся с помощью функции `derepFastq` с параметром `n`, равным 10^7 . Непосредственно деноизинг производился с применением функции `dada` параметром `pool`, равным 'pseudo'. Объединение восстановленных последовательностей осуществляли с функцией `mergePairs`. Таблица численностей полученных филотипов построена с использованием функции `makeSequenceTable`. Проверка на наличие химер и их фильтрация производилась с помощью функции `removeBimeraDenovo` методом 'consensus' и со следующими параметрами: `minFoldParentOverAbundance`, равным 2, и `allowOneOff`, установленным на значение 'TRUE'. Для построения OTU table применяли функцию `otu_table` с параметром `taxa_are_rows`, установленным на 'FALSE'. Файл с репрезентативами для каждого филотипа был сгенерирован с помощью функций `getSequences`, `DNAStringSet` и `writeXStringSet`.

Классификация полученных филотипов производилась с помощью функции `assignTaxonomy` с использованием базы данных SILVA релиз 128 и параметром `minBoot`, установленным на значение 70. Из списка филотипов были удалены фрагменты, относящиеся к ДНК пластид и митохондрий. Построение BIOM таблицы производилось на языке программирования python 3 (пакеты `biom`, `nupru` и `pandas`). Для представления данных таксономического анализа использовались инструменты программного пакета QIIME 1 (Caporaso et al., 2010). Исследование выполнено в ЦКП ГТПиКБ ФГБНУ ВНИИСХМ (Санкт-Петербург, Россия).

Для поиска ближайших гомологов был использован сервер NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Индексы альфа-разнообразия рассчитаны в программе Past 4.16 (Hammer et al., 2001). Построение кривых разрежения проводили в онлайн-ресурсе iNEXT Online (<https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline/>) (Chao et al., 2014, 2016). Диаграмма Венна и тепловая карта построены при помощи онлайн-ресурса SRplot с пакетом `rheatmap` R, где для нормализации данных был применен подход стандартного масштабирования (https://www.bioinformatics.com.cn/plot_basic_cluster_heatmap_plot_024_en) (Tang et al., 2023).

Результаты

Физико-химическая характеристика источника Безымянный

На момент отбора проб температура воды составляла 5.7 °С, значение pH – 8.4, минерализация – 0.12 г/дм³, окислительно-восстановительный потенциал был равен –113 мВ. Гидрохимический анализ состава воды показал содержание ионов гидрокарбоната и хлорида 30.5 и 3.5 мг/дм³ соответственно. Катионы кальция найдены в количестве 36.6 мг/дм³, магния – 15.6 мг/дм³. Определены ионы нитрата и нитрита – 4.7 и 0.01 мг/дм³, а также фосфат- и фторид-ионы – 0.35 и 0.32 мг/дм³ соответственно. Ионы карбоната и аммония не обнаружены,



Рис. 2. Диаграмма Венна ASV бактериальных сообществ микробного мата, донного осадка и воды источника Безымянный.

ионы железа присутствовали в количестве 0.14 мг/дм³. Из серосодержащих соединений были определены сульфат-ионы (42.0 мг/дм³), ионы сульфида (11.0 мг/дм³), а также выявлены небольшие количества ионов сульфита и тиосульфата.

Анализ разнообразия микробных сообществ различных биотопов

Пиросеквенирование фрагмента гена 16S рРНК из образцов микробного мата, донного осадка и воды дало в общей сложности 143 192 прочтения последовательностей. После их фильтрации, выравнивания, предварительной кластеризации и удаления химерных последовательностей и синглтонов в анализ было включено 76972 прочтения. Последовательности были отнесены к 1714 ASV, и их распределение в трех биотопах исследуемого источника показано на диаграмме Венна (рис. 2). Для всех трех биотопов общим был только 21 ASV. Большая часть микробных сообществ исследуемых биотопов источника представлена уникальными последовательностями.

Оценка индексов альфа-разнообразия показала, что микробиота донного осадка характеризовалась наибольшим количеством ASV, наибольшим разнообразием и на 93 % состояла из уникальных ASV (табл. 1).

Кривые разрежения (рис. 3) продемонстрировали результаты, аналогичные приведенным в табл. 1.

Состав бактериального сообщества

Микробные сообщества микробного мата, донного осадка и воды исследуемого сероводородного источника Безымянный представлены доменом Bacteria. К домену Archaea были отнесены единичные последовательности. В каждом сообществе преобладали бактерии филума Pseudomonadota (12.9–53.8 % от всех полученных последовательностей) (рис. 4).

Таблица 1. Количество последовательностей и ASV в образцах источника Безымянный и индексы альфа-разнообразия исследованных образцов

Образец	Количество сырых последовательностей	Количество прочтений в анализе	Количество ASV	Уникальные ASV, %	Simpson	Shannon	Chao 1
Микробный мат	48 694	20 324	167	66	0.8175	3.159	167.2
Донный осадок	45 061	27 011	975	93	0.9857	5.897	975
Вода	49 437	29 637	675	89	0.9892	5.354	675.1

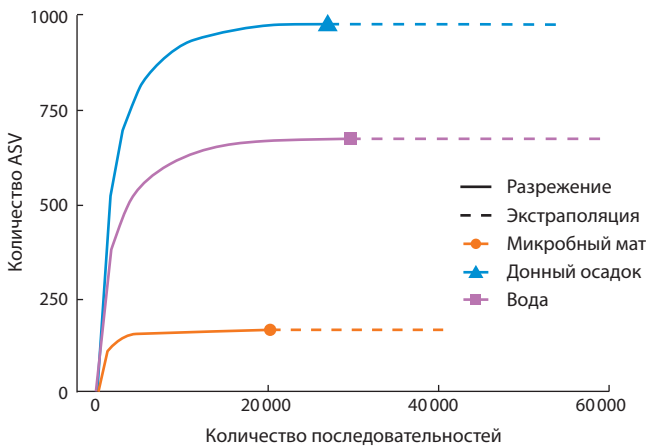


Рис. 3. Кривые разрежения ASV в исследуемых образцах микробного мата, донного осадка и воды.

В филуме Pseudomonadota доминировали Gammaproteobacteria (52 % в микробном мате, 29.4 % в воде и 11.9 % в донном осадке). Количество Alphaproteobacteria варьировало от 0.9 % в донном осадке до 23.4 % в воде. Во всех исследуемых сообществах обнаружена относительно большая доля последовательностей, принадлежащих филуму Bacteroidota (2.3–9.8 %). В сообществах микробного мата и донного осадка были широко распро-

странены последовательности, относящиеся к филуму Campylobacterota, 8.5 и 11.8 % соответственно. Для сообщества воды было характерно присутствие большого количества представителей Actinomycetota (10.1 %) и Bacillota (2.2 %). Сообщество матов отличалось высокой долей Verrucomicrobiota (3.8 %) и Cyanobacterota (2.6 %). В сообществе донного осадка было отмечено высокое содержание Desulfobacterota (6.3 %) и Chloroflexota (2.9 %). Также необходимо отметить, что во всех сообществах от 0.9 до 6 % последовательностей были идентифицированы до уровня домена и значительная доля последовательностей (20.3–53.9 %) не была классифицирована вообще.

Анализ таксономического состава на более глубоком уровне показал, что во всех исследуемых микробных сообществах были отмечены представители родов *Sulfuricurvum*, *Sulfurovum*, *Thiothrix*, *Flavobacterium* и неклассифицированные последовательности: unclassified_Coetmonadaceae, unclassified_Burkholderiales, unclassified_Gammaproteobacteria. Однако их присутствие в разных сообществах менялось от явного доминирования до ≤0.1 % представленности. Установлено, что каждое исследуемое сообщество имело свои особенности на рассматриваемом уровне (рис. 5).

Сообщество микробного мата было представлено в основном бактериями рода *Thiothrix* (43.2 %). Также в состав сообщества мата входили бактерии рода *Flavobacterium*,

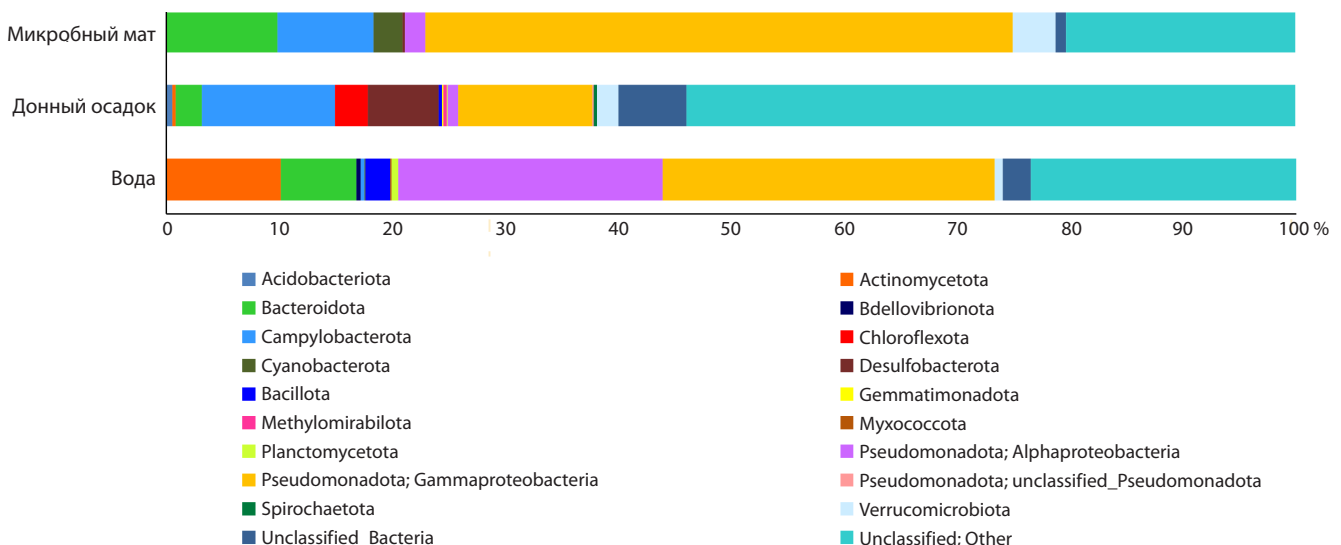


Рис. 4. Таксономическое разнообразие прокариот на уровне филума (классы для Pseudomonadota) в микробном мате, донном осадке и воде источника Безымянный.

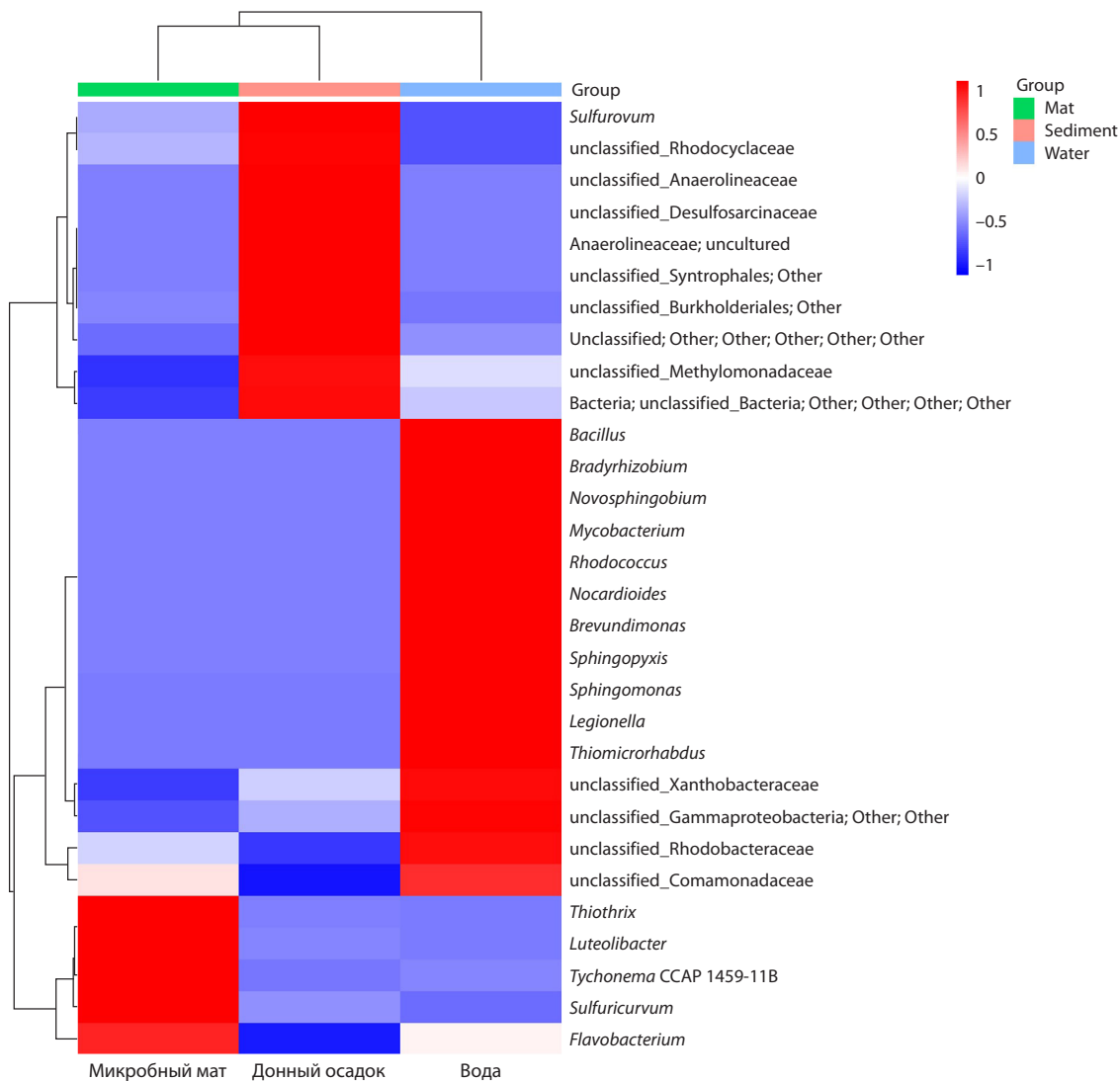


Рис. 5. Тепловая карта таксонов (количество прочтений ≥ 1 %) в микробном мате, донном осадке и воде источника Безымянный.

Цветовая шкала отражает расстояние каждого значения от среднего в единицах стандартного отклонения.

Sulfuricurvum, *Luteolibacter* и цианобактерии *Tychonema* CCAP 1459-11B. В сообществе донного осадка основу составляли бактерии рода *Sulfurovum* (11.2 %) и содоминировали представители таксонов unclassified_Burkholderiales, unclassified_Anaerolineaceae, unclassified_Desulfosarcinaceae, unclassified_Rhodocyclaceae, unclassified_Methylomonadaceae, unclassified_Syntrophales (3.2–1 %). В сообществе воды среди доминантов (>1 % от всех полученных последовательностей) присутствовали последовательности, характерные только для этого сообщества и отнесенные к родам *Novosphingobium*, *Nocardioides*, *Legionella*, *Brevundimonas*, *Sphingomonas*, *Bacillus*, *Mycobacterium*, *Sphingopyxis*, *Bradyrhizobium* и *Thiomicrothrix*.

Бактерии цикла серы

В таксономическом составе источника Безымянный обнаружены микроорганизмы, участвующие в цикле серы. Среди изученных биотопов большинство полученных

последовательностей составляли роды *Thiothrix* и *Sulfurovum*. Ключевым таксоном в микробном мате был род *Thiothrix* семейства Thiotrichaceae, класса Gammaproteobacteria, его доля составила 43.2 %. В таксономическом составе сообщества донного осадка значительная роль принадлежала роду *Sulfurovum* семейства Sulfurovaceae, класса Campylobacteria, количество обнаруженных последовательностей достигало 11.2 % (табл. 2).

Выявленные сульфатредуцирующие бактерии принадлежат в основном некультивируемым и неклассифицированным unclassified_Desulfosarcinaceae (сем. *Desulfosarcinaceae*), их количество в донных осадках достигает 1.7 %. Другие представители сульфатредуцирующих бактерий составляют <1 % в донном осадке и микробном мате и отнесены к родам *Desulfobulbus*, *Desulfomonile*, *Desulfocapsa*, *Desulfatiglans* (сем. Desulfatiglandaceae) и неклассифицированным unclassified_Syntrophobacteraceae, (*Desulfobacterium*) catecholicum group (сем. Desulfobacteraceae).

Таблица 2. Сравнительная характеристика представленности бактерий серного цикла в микробных сообществах биотопов источника Безымянный (число последовательностей, в %)

Филотип	Микробный мат	Донный осадок	Вода
Сульфатвосстанавливающие бактерии			
<i>Desulfobulbus</i> (сем. Desulfobulbaceae)	0.0	0.1	0.0
<i>Desulfomonile</i> (сем. Syntrophaceae)	0.0	0.4	0.0
unclassified_Syntrophobacteraceae (сем. Syntrophobacteraceae)	0.0	0.1	0.0
(<i>Desulfobacterium</i>) catecholicum group (сем. Desulfobacteraceae)	0.0	0.2	0.0
<i>Desulfocapsa</i> (сем. Desulfobulbaceae)	0.2	0.1	0.0
<i>Desulfatiglans</i> (сем. Desulfatiglandaceae)	0.0	0.4	0.0
SEEP-SRB1 (сем. Desulfosarcinaceae)	0.0	0.1	0.0
unclassified_Desulfosarcinaceae (сем. Desulfosarcinaceae)	0.0	1.7	0.0
uncultured (сем. Desulfosarcinaceae)	0.0	0.2	0.0
unclassified_Desulfobacterales; Other	0.0	0.4	0.0
unclassified_Desulfobacteria; Other; Other	0.0	0.4	0.0
unclassified_Desulfobulbaceae (сем. Desulfobulbaceae)	0.1	0.0	0.0
unclassified_Desulfocapsaceae (сем. Desulfocapsaceae)	0.0	0.7	0.0
unclassified_Desulfobacterales	0.0	0.4	0.0
Сероокисляющие бактерии			
<i>Thiothrix</i> (сем. Thiotrichaceae, Gammaproteobacteria)	43.2	1.1	0.1
<i>Bradyrhizobium</i> (сем. Xanthobacteraceae; Alphaproteobacteria)	0.0	0.0	1.3
<i>Sulfurovum</i> (сем. Sulfurovaceae, Campylobacterota)	2.4	11.2	0.1

Обсуждение

Территория Республики Бурятия чрезвычайно богата минеральными водами с различными физическими свойствами, химическим и газовым составом (Михайлов, Толстихин, 1946; Ткачук и др., 1957; Намсараев и др., 2005). Холодные минеральные источники формируются как в результате взаимодействия воды с вмещающими горными породами, так и вследствие поступления отдельных составных частей из глубинных зон земли. Исследуемый нами сероводородный источник Безымянный характеризуется постоянно низкой температурой с восстановленными условиями. Вода слабощелочная и слабоминерализованная, с преобладанием ионов гидрокарбоната, сульфата и сульфида.

Впервые проведенные исследования микробного мата, донных осадков и воды с помощью секвенирования гена 16S рРНК в холодном сероводородном источнике Безымянный выявили 15 бактериальных филумов, пять из которых были наиболее многочисленными: Pseudomonadota, Bacteroidota, Campylobacterota, Actinomycetota, Desulfobacterota. Pseudomonadota, представленные классом Gammaproteobacteria, и Bacteroidota доминировали во всех образцах, что согласуется с более ранними сведениями о сообществах различных типов серных местообитаний (Elshahed et al., 2003; Gulecal-Pektas, Temel, 2016; Nosalova et al., 2023a). Хемолитотрофные Gammaproteobacteria и Bacteroidota играют основную роль в образовании первичной продукции путем окисления железа и сульфидов в неактивных сульфидных экосистемах (Dong et al., 2021). Тип Campylobacterota присутствовал во всех образ-

цах и доминировал в сообществах донного осадка (11.8 %) и микробного мата (8.5 %). Аналогичные результаты были получены при исследовании сообществ в гидротермальных источниках и афотических (пещерных) сульфидных источниках. В этих экосистемах хемолитотрофия на основе серы в основном осуществляется Campylobacterota (ранее известны как Epsilonproteobacteria) (Karl et al., 1980; Sarbu et al., 1996; Engel et al., 2003, 2004).

Отличительной особенностью сообщества воды источника Безымянный было значительное присутствие представителей Actinomycetota. Известно, что некоторые новые актинобактерии из геотермальных сред способны расти автотрофно с серой в качестве источника энергии (Norris et al., 2011). Использование культивируемого подхода позволило выделить из холодных, с высоким содержанием сульфида и сульфата источников Гипсум-Хилл (Арктика, Канада) сероокисляющие бактерии, филогенетически связанные с Actinomycetota (Perreault et al., 2008). В донном осадке источника Безымянный значительный вклад в сообщество внесли представители Desulfobacterota (6.3 %). Обилие сульфатредуцирующих бактерий, принадлежащих Desulfobacterota, было описано в ряде публикаций о микробиоте холодных соленых источников Канадской Арктики и также обнаружено в высокосульфидном ветланде Солодовка (Самарская область, Россия) (Perreault et al., 2008; Sapers et al., 2017; Colangelo-Lillis et al., 2019; Gorbunov et al., 2022).

Мы уже отмечали, что холодные серные источники содержат уникальные, еще не изученные бактериальные сообщества (Hamilton et al., 2015; Nosalova et al., 2023a).

И в нашем исследовании высокая доля последовательностей осталась неклассифицированной, что предполагает наличие многих неоткрытых и неизученных сообществ и указывает на потенциально новые микроорганизмы в экосистеме холодного сероводородного источника.

Анализ таксономического состава микробных сообществ на уровне родов показал характерные особенности каждого сообщества всех трех исследуемых биотопов. Сообщество микробного мата было представлено преимущественно бактериями рода *Thiothrix* (43.2 %). Анализ последовательности по базе NCBI выявил сходство (100 % гомологии) с *Thiothrix fructosivorans*, которая способна откладывать глобулы серы в инвагинациях цитоплазматической мембраны в присутствии восстановленного неорганического соединения серы (Howarth et al., 1999). В недавнем исследовании по Байкальскому региону был описан некультивируемый *Thiothrix* sp. из зоны смешения вод оз. Байкал и геотермального источника Змеиный (северная котловина оз. Байкал, Россия) (Chernitsyna et al., 2024). Сравнительный анализ полученных нами последовательностей *Thiothrix* и *Thiothrix* из геотермального источника Змеиный выявил 99 % сходство. В состав сообщества мата источника Безымянный входили последовательности, отнесенные к родам *Flavobacterium*, *Sulfuricurvum*, *Luteolibacter*, и цианобактерии *Tychonema* CСAP 1459-11В, ближайшие гомологи которых были выделены в основном из низкотемпературных местообитаний (Kodama, Watanabe, 2004; Jiang et al., 2012; Yang et al., 2019; Conklin et al., 2020).

В сообществе донного осадка основу составляли бактерии рода *Sulfurovum* (11.2 %), ближайшим гомологом (98.81 %) которых являлась мезофильная, факультативно анаэробная серо- и тиосульфат-окисляющая бактерия *Sulfurovum lithotrophicum* (Inagaki et al., 2004). Содоминанты, доля которых варьировала от 1 до 3.2 % от всех последовательностей, были классифицированы только до уровней порядков и семейств. Поиск близкородственных видов в базе NCBI для unclassified_Burkholderiales (3.2 % присутствия) показал 98 % сходство с *Georgfuchsia toluolica* (Pseudomonadota; Betaproteobacteria; Nitrosomonadales; Sterolibacteriaceae), способной использовать Fe(III), Mn(IV) и нитрат в качестве конечных акцепторов электронов для роста на ароматических соединениях (Weelink et al., 2009). Характерные только для донных осадков, unclassified_Anaerolineaceae имели 89 % гомологии с морской термофильной, анаэробной и гетеротрофной бактерией *Thermomarinilinea lacunofontalis* (Nunoura et al., 2013). Ближайшим гомологом (95 % сходство) для unclassified_Desulfosarcinaceae были *Desulfosarcina widdellii*, сульфатредуцирующие бактерии, разлагающие углеводороды (Watanabe et al., 2017).

Среди последовательностей, обнаруженных нами только в сообществе воды, доминировали бактерии родов *Novosphingobium*, *Nocardioidea*, *Legionella*, *Brevundimonas*, *Sphingomonas*, *Bacillus*, *Mycobacterium*, *Sphingopyxis*, *Bradyrhizobium* и *Thiomicrothrix*. Представители этих родов встречаются в различных естественных средах и относятся к гетеротрофным прокариотам, использующим в качестве источника энергии разные соединения углерода, азота и серы (Fliermans, 1996; Kumar R. et al., 2017; Tóth

et al., 2017; Song et al., 2022; Kuang et al., 2023). Известно, что бактерии родов *Novosphingobium*, *Nocardioidea*, *Sphingomonas* и *Sphingopyxis* способны развиваться в условиях низкой концентрации питательных веществ и являются важными агентами в биодеградации различных стойких и токсичных органических веществ, включая ароматические соединения, углеводороды, галогеналканы, азотные гетероциклы и полимерные полиэфиры (Song et al., 2022; Ma et al., 2023). В сообществе воды ближайшими гомологами доминирующих последовательностей были бактерии, участвующие в цикле серы. Так, последовательности, отнесенные к роду *Bacillus*, обнаружили 100 % сходство с хемолитоавтотрофной тиосульфатоокисляющей бактерией *Bacillus thioeparus* (Pérez-Ibarra et al., 2007). Идентифицированные как *Thiomicrothrix* последовательности обнаружили близкородственную связь с *Thiomicrothrix aquaedulcis*, пресноводным облигатным хемолитоавтотрофом, окисляющим серу (Kojima, Fukui, 2019).

Микробное окисление и восстановление серы – наиболее активные и древние метаболические процессы в цикле серы, которые протекают в разных экосистемах. Эти процессы осуществляются сероокисляющими (SOB) и серовосстанавливающими бактериями (SRB) во всех экосистемах и рассматриваются как ключевое явление в биогеохимическом круговороте серы (Kumar U. et al., 2018). На родовом уровне установлено, что микробный мат сероводородного источника Безымянный состоит преимущественно из бесцветных сероокисляющих бактерий *Thiothrix*. Виды *Thiothrix* считаются типичной частью сероокисляющих микробных сообществ в богатых серой местообитаниях. С помощью некультивируемого подхода род *Thiothrix* был идентифицирован в холодных серных источниках Словакии (Nosalova et al., 2023b).

В донном осадке доминировали представители рода *Sulfurovum*. В ранее проведенных исследованиях было обнаружено, что род *Sulfurovum* широко распространен в микробных сообществах различных серных сред, включая источники, пещеры, жерла и бескислородные отложения (Nosalova et al., 2023b). Эти факультативные анаэробные хемолитоавтотрофы процветают в экстремальных условиях и являются первичными продуцентами в богатых серой местообитаниях. В работе (Wright et al., 2013) отмечено, что все серные окислительно-восстановительные гены присутствуют в геномах секвенированных представителей *Sulfurovum* и их генетическая способность позволяет им использовать различные соединения серы.

Кроме того, только в воде холодного источника обнаружены облигатные хемолитоавтотрофные сероокисляющие виды бактерий, родственные *Thiomicrothrix*. *Thiomicrothrix* ранее были обнаружены в холодных соленых средах, в том числе в морских отложениях Арктики и антарктических подледных рассолах (Knittel et al., 2005). Также *Thiomicrothrix* найден в изобилии в отложениях соленых холодных источников на острове Аксель Хейберг, расположенном в Канаде (Magnuson et al., 2023). Авторы отмечают, что *Thiomicrothrix* аэробно и хемолитоавтотрофно окисляет сульфид до элементарной серы.

Известно, что в бескислородных, насыщенных сульфатами слоях под поверхностью отложений сульфатредуцирующие микроорганизмы являются одними из наиболее

важных участников, которые опосредуют значительную долю деградации органического вещества (Yin et al., 2024). В изученном нами холодном источнике Безымянный обнаружено наибольшее распространение сульфатовосстанавливающих бактерий в донном осадке, относящихся в основном к филуму *Thermodesulfobacteriota*. Следует отметить, что большое количество неклассифицированных и некультивируемых представителей сульфатредуцирующих бактерий предполагает присутствие новых видов бактерий, восстанавливающих сульфаты в холодном источнике Безымянный.

Заключение

Впервые с помощью современных молекулярно-биологических методов изучено таксономическое разнообразие микроорганизмов и выявлены характерные особенности структуры микробных сообществ различных биотопов (микробный мат, донный осадок и вода) в холодном сероводородном источнике Безымянный (Прибайкальский район, Республика Бурятия). По результатам исследований в сообществах идентифицированы сероокисляющие и серовосстанавливающие бактерии, что свидетельствует о протекающих процессах цикла серы в экосистеме источника Безымянный. Анализ таксономического состава в целом показал высокое содержание в изучаемых сообществах неклассифицированных последовательностей. Полученные данные указывают на то, что микробиота холодных серных источников является пока еще скрытым ресурсом новых таксонов, в том числе бактерий серного цикла. Исследования холодных сероводородных источников в дальнейшем расширят наши знания о бактериях, участвующих в биогеохимическом цикле серы, их особенности и эволюции и могут указать на экологические особенности развития серных микробных сообществ и их связь со средой, в которой они обитают.

Доступность данных: все необработанные последовательности, полученные в результате секвенирования гена 16S рРНК, доступны в архиве NCBI SRA под номером BioProject PRJNA1202704.

Список литературы / References

- Борисенко И.М., Замана Л.В. Минеральные воды Бурятской АССР. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1978
[Borisenko I.M., Zamana L.V. Mineral Waters of Buryat ASSR. Ulan-Ude: Buryat Publ., 1978 (in Russian)]
- Кононов В.И. Геохимия термальных областей современного вулканизма (рифтовых зон и островных дуг). М.: Наука, 1983
[Kononov V.I. Geochemistry of Thermal Areas of Modern Volcanism (rift zones and island arcs). Moscow: Nauka Publ., 1983 (in Russian)]
- Михайлов М.П., Толстик Н.И. Минеральные источники и грязевые озера Восточной Сибири, их гидрология, бальнеохимия и курортологическое значение. Иркутск, 1946
[Mikhailov M.P., Tolstikhin N.I. Mineral Springs and Mud Lakes of Eastern Siberia, Their Hydrology, Balneochemistry and Balneological Significance. Irkutsk, 1946 (in Russian)]
- Намсараев Б.Б., Данилова Э.В., Бархутова Д.Д., Хахинов В.В. Минеральные источники и лечебные озера Южной Бурятии. Улан-Удэ: БГУ, 2005
[Namsaraev B.B., Danilova E.V., Barkhutova D.D., Khakhinov V.V. Mineral Springs and Therapeutic Lakes of South Buryatia. Ulan-Ude: Buryat State University Publ., 2005 (in Russian)]
- Ткачук В.Г., Яснитская Н.В., Анкудинова Г.А. Минеральные воды Бурят-Монгольской АССР. Иркутск, 1957
[Tkachuk V.G., Yasnitskaya N.V., Ankudinova G.A. Mineral Waters of the Buryat-Mongolian ASSR. Irkutsk, 1957 (in Russian)]
- Фомин Г.С. Вода. Контроль химической, бактериальной и радиационной безопасности по международным стандартам. Энциклопедический справочник. М.: Протектор, 2000
[Fomin G.S. Water. Control of Chemical, Bacterial and Radiation Safety According to International Standards. Encyclopedic reference book. Moscow: Protector Publ., 2000 (in Russian)]
- Bates S.T., Berg-Lyons D., Caporaso J.G., Walters W.A., Knight R., Fierer N. Examining the global distribution of dominant archaeal populations in soil. *ISME J.* 2011;5(5):908-917. doi 10.1038/ismej.2010.171
- Callahan B.J., McMurdie P.J., Rosen M.J., Han A.W., Johnson A.J., Holmes S.P. DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nat Methods.* 2016;13(7):581-583. doi 10.1038/nmeth.3869
- Caporaso J.G., Kuczynski J., Stombaugh J., Bittinger K., Bushman F.D., Costello E.K., Fierer N., ... Walters W.A., Widmann J., Yatsunenko T., Zaneveld J., Knight R. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nat Methods.* 2010;7(5):335-336. doi 10.1038/nmeth.f.303
- Chao A., Gotelli N.J., Hsieh T.C., Sander E.L., Ma K.H., Colwell R.K., Ellison A.M. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol Monogr.* 2014;84(1):45-67. doi 10.1890/13-0133.1
- Chao A., Ma K.H., Hsieh T.C. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. 2016. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Chaudhary A., Haack S.K., Duris J.W., Marsh T.L. Bacterial and archaeal phylogenetic diversity of a cold sulfur-rich spring on the shoreline of Lake Erie, Michigan. *Appl Environ Microbiol.* 2009;75(15):5025-5036. doi 10.1128/AEM.00112-09
- Chernitsyna S.M., Elovskaya I.S., Bukin S.V., Bukin Y.S., Pogodaeva T.V., Kwon D.A., Zemskaya T.I. Genomic and morphological characterization of a new *Thiothrix* species from a sulfide hot spring of the Zmeinaya bay (Northern Baikal, Russia). *Antonie van Leeuwenhoek.* 2024;117(1):23. doi 10.1007/s10482-023-01918-w
- Colangelo-Lillis J., Pelikan C., Herbold C.W., Altschuler I., Loy A., Whyte L.G., Wing B.A. Diversity decoupled from sulfur isotope fractionation in a sulfate-reducing microbial community. *Geobiology.* 2019;17(6):660-675. doi 10.1111/gbi.12356
- Conklin K.Y., Stancheva R., Otten T.G., Fadness R., Boyer G.L., Read B., Zhang X., Sheath R.G. Molecular and morphological characterization of a novel dihydroanatoxin-a producing *Microcoleus* species (cyanobacteria) from the Russian River, California, USA. *Harmful Algae.* 2020;93:101767. doi 10.1016/j.hal.2020.101767
- Dong X., Zhang C., Li W., Weng S., Song W., Li J., Wang Y. Functional diversity of microbial communities in inactive seafloor sulfide deposits. *FEMS Microbiol Ecol.* 2021;97(8):fiab108. doi 10.1093/femsec/fiab108
- Douglas S., Douglas D.D. Structural and geomicrobiological characteristics of a microbial community from a cold sulfide spring. *Geomicrobiol J.* 2001;18(4):401-422. doi 10.1080/01490450175210567
- Elshahed M.S., Senko J.M., Najjar F.Z., Kenton S.M., Roe B.A., Dewers T.A., Spear J.R., Krumholz L.R. Bacterial diversity and sulfur cycling in a mesophilic sulfide-rich spring. *Appl Environ Microbiol.* 2003;69(9):5609-5621. doi 10.1128/AEM.69.9.5609-5621.2003
- Engel A.S., Lee N., Porter M.L., Stern L.A., Bennett P.C., Wagner M. Filamentous "*Epsilonproteobacteria*" dominate microbial mats from sulfidic cave springs. *Appl Environ Microbiol.* 2003;69(9):5503-5511. doi 10.1128/AEM.69.9.5503-5511.2003
- Engel A.S., Porter M.L., Stern L.A., Quinlan S., Bennett P.C. Bacterial diversity and ecosystem function of filamentous microbial mats from

- aphotic (cave) sulfidic springs dominated by chemolithoautotrophic “*Epsilonproteobacteria*”. *FEMS Microbiol Ecol.* 2004;51(1):31-53. doi 10.1016/j.femsec.2004.07.004
- Fliermans C.B. Ecology of *Legionella*: from data to knowledge with a little wisdom. *Microb Ecol.* 1996;32(2):203-228. doi 10.1007/BF00185888
- Gorbunov M.Y., Khlopko Y.A., Kataev V.Y., Umanskaya M.V. Bacterial diversity in attached communities of a cold high-sulfide water body in European Russia. *Microbiology.* 2022;91:77-90. doi 10.1134/S0026261722010040
- Gulecal-Pektas Y., Temel M. A window to the subsurface: microbial diversity in hot springs of a sulfidic cave (Kaklik, Turkey). *Geomicrobiol J.* 2016;34(4):374-384. doi 10.1080/01490451.2016.1204374
- Hahn C.R., Farag I.F., Murphy C.L., Podar M., Elshahed M.S., Youssef N.H. Microbial diversity and sulfur cycling in an early earth analogue: from ancient novelty to modern commonality. *mBio.* 2022;13(2):e0001622. doi 10.1128/mbio.00016-22
- Hamilton T.L., Jones D.S., Schaperdoth I., Macalady J.L. Metagenomic insights into S(0) precipitation in a terrestrial subsurface lithoautotrophic ecosystem. *Front Microbiol.* 2015;5:756. doi 10.3389/fmicb.2014.00756
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: PAleontological STatistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electronica.* 2001;4(1):1-9
- Headd B., Engel A.S. Biogeographic congruency among bacterial communities from terrestrial sulfidic springs. *Front Microbiol.* 2014;5:473. doi 10.3389/fmicb.2014.00473
- Howarth R., Unz R.F., Seviour E.M., Seviour R.J., Blackall L.L., Pickup R.W., Jones J.G., Yaguchi J., Head I.M. Phylogenetic relationships of filamentous sulfur bacteria (*Thiothrix* spp. and Eikelboom type 021N bacteria) isolated from wastewater-treatment plants and description of *Thiothrix eikelboomii* sp. nov., *Thiothrix unzii* sp. nov., *Thiothrix fructosivorans* sp. nov. and *Thiothrix defluvii* sp. nov. *Int J Syst Bacteriol.* 1999;49(Pt.4):1817-1827. doi 10.1099/00207713-49-4-1817
- Inagaki F., Takai K., Neelson K.H., Horikoshi K. *Sulfurovum lithotrophicum* gen. nov., sp. nov., a novel sulfur-oxidizing chemolithoautotroph within the ϵ -*Proteobacteria* isolated from Okinawa Trough hydrothermal sediments. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2004;54(Pt.5):1477-1482. doi 10.1099/ijs.0.03042-0
- Jiang F., Li W., Xiao M., Dai J., Kan W., Chen L., Li W., Fang C., Peng F. *Luteolibacter luojiensis* sp. nov., isolated from Arctic tundra soil, and emended description of the genus *Luteolibacter*. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2012;62(Pt.9):2259-2263. doi 10.1099/ijs.0.037309-0
- Karl D.M., Wirsén C.O., Jannasch H.W. Deep-sea primary production at the Galápagos hydrothermal vents. *Science.* 1980;207(4437):1345-1347. doi 10.1126/science.207.4437.1345
- Klatt J.M., Meyer S., Häusler S., Macalady J.L., de Beer D., Polerecky L. Structure and function of natural sulphide-oxidizing microbial mats under dynamic input of light and chemical energy. *ISME J.* 2016;10(4):921-933. doi 10.1038/ismej.2015.167
- Knittel K., Kuever J., Meyerdierks A., Meinke R., Amann R., Brinkhoff T. *Thiomicrospira arctica* sp. nov. and *Thiomicrospira psychrophila* sp. nov., psychrophilic, obligately chemolithoautotrophic, sulfur-oxidizing bacteria isolated from marine Arctic sediments. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2005;55(Pt.2):781-786. doi 10.1099/ijs.0.063362-0
- Kodama Y., Watanabe K. *Sulfuricurvum kujiense* gen. nov., sp. nov., a facultatively anaerobic, chemolithoautotrophic, sulfur-oxidizing bacterium isolated from an underground crude-oil storage cavity. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2004;54(Pt.6):2297-2300. doi 10.1099/ijs.0.63243-0
- Kojima H., Fukui M. *Thiomicrothabodus aquaedulcis* sp. nov., a sulfur-oxidizing bacterium isolated from lake water. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2019;69(9):2849-2853. doi 10.1099/ijsem.0.003567
- Kuang B., Xiao R., Hu Y., Wang Y., Zhang L., Wei Z., Bai J., Zhang K., Acuña J.J., Jorquera M.A., Pan W. Metagenomics reveals biogeochemical processes carried out by sediment microbial communities in a shallow eutrophic freshwater lake. *Front Microbiol.* 2023;13:1112669. doi 10.3389/fmicb.2022.1112669
- Kumar R., Verma H., Haider S., Bajaj A., Sood U., Ponnusamy K., Nagar S., Shakarad M.N., Negi R.K., Singh Y., Khurana J.P., Gilbert J.A., Lal R. Comparative genomic analysis reveals habitat-specific genes and regulatory hubs within the genus *Novosphingobium*. *mSystems.* 2017;2(3):e00020-17. doi 10.1128/mSystems.00020-17
- Kumar U., Panneerselvam P., Gupta V.V.S.R., Manjunath M., Priyadarshinee P., Sahoo A., Dash S.R., Kaviraj M., Annapurna K. Diversity of sulfur-oxidizing and sulfur-reducing microbes in diverse ecosystems. In: *Advances in Soil Microbiology: Recent Trends and Future Prospects. Microorganisms for Sustainability.* Vol. 3. Singapore: Springer, 2018;3:65-89. doi 10.1007/978-981-10-6178-3_4
- Ma Y., Wang J., Liu Y., Wang X., Zhang B., Zhang W., Chen T., Liu G., Xue L., Cui X. *Nocardioideis*: “specialists” for hard-to-degrade pollutants in the environment. *Molecules.* 2023;28(21):7433. doi 10.3390/molecules28217433
- Magnuson E., Altshuler I., Freyria N.J., Leveille R.J., Whyte L.G. Sulfur-cycling chemolithoautotrophic microbial community dominates a cold, anoxic, hypersaline Arctic spring. *Microbiome.* 2023;11(1):203. doi 10.1186/s40168-023-01628-5
- McMurdie P.J., Holmes S. phyloseq: an R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data. *PLoS One.* 2013;8(4):e61217. doi 10.1371/journal.pone.0061217
- Norris P.R., Davis-Belmar C.S., Brown C.F., Calvo-Bado L.A. Autotrophic, sulfur-oxidizing actinobacteria in acidic environments. *Extremophiles.* 2011;15(2):155-163. doi 10.1007/s00792-011-0358-3
- Nosalova L., Fecskeova L.K., Piknova M., Bonova K., Pristas P. Unique populations of sulfur-oxidizing bacteria in natural cold sulfur springs in Slovakia. *Geomicrobiol J.* 2023a;40(4):315-324. doi 10.1080/01490451.2023.2167021
- Nosalova L., Mekadim C., Mrazek J., Pristas P. *Thiothrix* and *Sulfurovum* genera dominate bacterial mats in Slovak cold sulfur springs. *Environ Microbiome.* 2023b;18(1):72. doi 10.1186/s40793-023-00527-4
- Nosalova L., Piknova M., Kolesarova M., Pristas P. Cold sulfur springs-neglected niche for autotrophic sulfur-oxidizing bacteria. *Microorganisms.* 2023c;11(6):1436. doi 10.3390/microorganisms11061436
- Nunoura T., Hirai M., Miyazaki M., Kazama H., Makita H., Hirayama H., Furushima Y., Yamamoto H., Imach H., Takai K. Isolation and characterization of a thermophilic, obligately anaerobic and heterotrophic marine *Chloroflexi* bacterium from a *Chloroflexi*-dominated microbial community associated with a Japanese shallow hydrothermal system, and proposal for *Thermomarinilinea lacunofontalis* gen. nov., sp. nov. *Microbes Environ.* 2013;28(2):228-235. doi 10.1264/jsme2.me12193
- Pérez-Ibarra B.M., Flores M.E., García-Varela M. Isolation and characterization of *Bacillus thioparus* sp. nov., chemolithoautotrophic, thiosulfate-oxidizing bacterium. *FEMS Microbiol Lett.* 2007;271(2):289-296. doi 10.1111/j.1574-6968.2007.00729.x
- Perreault N.N., Greer C.W., Andersen D.T., Tille S., Lacrampe-Couloume G., Lollar B.S., Whyte L.G. Heterotrophic and autotrophic microbial populations in cold perennial springs of the high arctic. *Appl Environ Microbiol.* 2008;74(22):6898-6907. doi 10.1128/AEM.00359-08
- Quast C., Pruesse E., Yilmaz P., Gerken J., Schweer T., Yarza P., Peplies J., Glöckner F.O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Res.* 2013;41:D590-D596. doi 10.1093/nar/gks1219
- Rudolph C., Moissl C., Henneberger R., Huber R. Ecology and microbial structures of archaeal/bacterial strings-of-pearls communities and archaeal relatives thriving in cold sulfidic springs. *FEMS Microbiol Ecol.* 2004;50:1-11. doi 10.1016/j.femsec.2004.05.006
- Sapers H.M., Ronholm J., Raymond-Bouchard I., Comrey R., Osinski G.R., Whyte L.G. Biological characterization of microenviron-

- ments in a hypersaline cold spring Mars analog. *Front Microbiol.* 2017;8:2527. doi 10.3389/fmicb.2017.02527
- Sarbu S.M., Kane T.C., Kinkle B.K. A chemoautotrophically based cave ecosystem. *Science.* 1996;272(5270):1953-1955. doi 10.1126/science.272.5270.1953
- Song D., Chen X., Xu M. Characteristics and functional analysis of the secondary chromosome and plasmids in sphingomonad. *Int Biodeterior Biodegrad.* 2022;171:105402. doi 10.1016/j.ibiod.2022.105402
- Tang D., Chen M., Huang X., Zhang G., Zeng L., Zhang G., Wu S., Wang Y. SRplot: a free online platform for data visualization and graphing. *PLoS One.* 2023;18(11):e0294236. doi 10.1371/journal.pone.0294236
- Tóth E., Szuróczki S., Kéki Z., Kosztik J., Makk J., Bóka K., Spröer C., Márialigeti K., Schumann P. *Brevundimonas balnearis* sp. nov., isolated from the well water of a thermal bath. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2017;67(4):1033-1038. doi 10.1099/ijsem.0.001746
- Watanabe M., Higashioka Y., Kojima H., Fukui M. *Desulfosarcina widelii* sp. nov. and *Desulfosarcina alkanivorans* sp. nov., hydrocarbon-degrading sulfate-reducing bacteria isolated from marine sediment and emended description of the genus *Desulfosarcina*. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2017;67(8):2994-2997. doi 10.1099/ijsem.0.002062
- Weelink S.A., van Doesburg W., Saia F.T., Rijpstra W.I., Röling W.F., Smidt H., Stams A.J. A strictly anaerobic betaproteobacterium *Georgfuchsia toluolica* gen. nov., sp. nov. degrades aromatic compounds with Fe(III), Mn(IV) or nitrate as an electron acceptor. *FEMS Microbiol Ecol.* 2009;70(3):575-585. doi 10.1111/j.1574-6941.2009.00778.x
- Wright K.E., Williamson C., Grasby S.E., Spear J.R., Templeton A.S. Metagenomic evidence for sulfur lithotrophy by Epsilonproteobacteria as the major energy source for primary productivity in a sub-aerial arctic glacial deposit, Borup Fiord Pass. *Front Microbiol.* 2013;4:63. doi 10.3389/fmicb.2013.00063
- Yang L.L., Liu Q., Liu H.C., Zhou Y.G., Xin Y.H. *Flavobacterium laiguense* sp. nov., a psychrophilic bacterium isolated from Laigu glacier on the Tibetan Plateau. *Int J Syst Evol Microbiol.* 2019;69(6):1821-1825. doi 10.1099/ijsem.0.003400
- Yin X., Zhou G., Wang H., Han D., Maeke M., Richter-Heitmann T., Wunder L.C., Aromokeye D.A., Zhu Q.Z., Nimzyk R., Elvert M., Friedrich M.W. Unexpected carbon utilization activity of sulfate-reducing microorganisms in temperate and permanently cold marine sediments. *ISME J.* 2024;18(1):wrad014. doi 10.1093/ismejo/wrad014

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 24.10.2024. После доработки 26.12.2024. Принята к публикации 26.12.2024.