

## ПЛАНКТОННЫЕ МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА ТЕРМОКАРСТОВЫХ ОЗЕР ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ ДЕМОНСТРИРУЮТ ВЫСОКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ НЕКУЛЬТИВИРУЕМЫХ ПРОКАРИОТ С НЕОХАРАКТЕРИЗОВАННЫМИ ФУНКЦИЯМИ

© 2024 г. О. С. Самылина<sup>а, \*</sup>, О. И. Габышева<sup>б</sup>, В. А. Габышев<sup>б</sup>, В. В. Кадников<sup>с</sup>, А. В. Белецкий<sup>с</sup>, А. И. Косякова<sup>а</sup>, А. Ю. Каллистова<sup>а</sup>, Н. В. Пименов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва, 117312, Россия

<sup>б</sup>Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН —

обособленное подразделение ФИЦ “Якутский научный центр СО РАН”, Якутск, 677980, Россия

<sup>с</sup>Институт биоинженерии им. К.Г. Скрябина, ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва, 117312, Россия

\*e-mail: olga.samyлина@gmail.com

Поступила в редакцию 15.10.2023 г.

После доработки 17.10.2023 г.

Принята к публикации 17.10.2023 г.

Термокарстовые (аласные) озера Центральной Якутии имеют важное климатическое и хозяйственное значение, но сведения о микробных сообществах и микробных процессах в этих озерах в настоящее время практически отсутствуют. В данной работе охарактеризованы гидрохимические особенности и представлен первичный анализ разнообразия планктонных микробных сообществ трех аласных озер Центральной Якутии — Тюнгиюлю, Табы и Харыялах. Показано, что по физико-химическому составу вод исследованные озера являются довольно типичными для этого региона, имеют повышенную щелочность и трофность, но по микробиологическим параметрам различаются между собой. В исследованных планктонных сообществах преобладали хемогетеротрофные прокариоты, однако значительная доля последовательностей гена 16S рРНК принадлежала некультивируемым микроорганизмам, функциональный потенциал которых пока неизвестен.

**Ключевые слова:** термокарстовые озера, аласы, микробное разнообразие, ген 16S рРНК, Центральная Якутия, климат

DOI: 10.31857/S0026365624020013

Согласно недавним оценкам, криолитозона Северного полушария занимает от 14 до 22% площади суши (Obu et al., 2019). Многолетнемерзлые породы (вечная мерзлота, пермафрост) особенно широко распространены в России (Сибирь), США (Аляска) и Канаде. Сравнительные исследования динамики таких пород в голоцене и в течение последних десятилетий показали, что районы, где преобладает богатая льдом многолетняя мерзлота, очень чувствительны к изменениям температуры и других климатических факторов (Ulrich et al., 2019). В условиях глобального потепления климата одним из проявлений деградации вечной мерзлоты является активация термокарстовых процессов, приводящая к появлению просадочных форм рельефа и образованию термокарстовых озер. Такие процессы широко распространены в России в регионах сплошной вечной мерзлоты, в том числе в Центральной Якутии.

Термокарстовые котловины Центральной Якутии называются аласами. Они представляют собой пологосклонные и плоскодонные котловины диаметром до нескольких километров (иногда до нескольких десятков километров). На Центрально-якутской низменности выявлено около 16 тыс. таких котловин общей площадью порядка 440 тыс. га (Босиков, 1991; Suzuki et al., 2001). Склоны аласов, как правило, покрыты луговой растительностью, а в центре расположено озеро, что исторически обуславливало их хозяйственную значимость для коренного населения и, как следствие, приводило к высокому антропогенному воздействию на аласы и расположенные в них озера (Босиков, 1991). Аласные озера Центральной Якутии довольно разнообразны по своим морфометрическим и гидрохимическим характеристикам, но в большей степени представлены небольшими мелководными водоемами с повышенной общей минерализацией

и щелочностью (Коругина et al., 2020; Ushnitskaya et al., 2021).

При оттаивании многолетнемерзлых пород и формировании аласных систем в водоемы поступает захороненное органическое вещество, становясь доступным для микробной трансформации (Kallistova et al., 2019). Хозяйственная деятельность человека (в т.ч. скотоводство) дополнительно приводит к поступлению большого количества современной органики в аласные озера. Таким образом, меняющиеся климатические и антропогенные факторы, а также разнообразие гидрохимического состава вод аласных водоемов, влияют на структуру микробных сообществ и особенности протекания процессов трансформации органического вещества.

Климатическое значение аласных систем Центральной Якутии заключается в высоких скоростях эмиссии метана с их территорий, причем именно водоемы характеризуются максимальными выбросами этого парникового газа (Desyatkin et al., 2016). Высвобождение метана происходит как из тающих газонасыщенных многолетнемерзлых пород, так и в результате дисбаланса между микробными процессами метаногенеза и метаноокисления при разложении поступающего в водоем захороненного и современного органического вещества (Kallistova et al., 2019).

Несмотря на колоссальную климатическую и хозяйственную значимость аласных озер Центральной Якутии, работы по изучению микробных сообществ и микробных процессов в этих озерах в настоящее время практически отсутствуют. Поэтому целью данной работы стал первичный анализ разнообразия планктонных микробных сообществ трех аласных (термокарстовых) озер Центральной Якутии.

Район исследований находится на территории Центральной Якутии на 62 параллели с.ш., в среднем течении р. Лена в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты. Большое влияние на климатические условия региона оказывает формирующийся в зимнее время в центре Азии сибирский антициклон, мощный отрог которого занимает всю Восточную Сибирь. На особенности климата значительно влияют частые вторжения воздушных масс со стороны Ледовитого океана с очень малым содержанием водяного пара летом. Климат резко континентальный с продолжительной суровой зимой и коротким жарким летом. По данным, полученным на портале [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org), среднегодовая температура воздуха для района отбора проб колеблется от  $-12.4$  до  $-8.7^{\circ}\text{C}$ , максимальная среднемесячная температура в летний период — от  $22.2$  до  $25.0^{\circ}\text{C}$ . Продолжительность отсутствия льда на водоемах составляет 120–125 дней (Аржакова и соавт., 2007).

Наши работы проводились в середине июля 2023 г. на трех аласных озерах — Тюнгиюлю, Табы и Харыялах (табл. 1), котловины которых образовались в результате протаивания подземных льдов многолетней мерзлоты. Оз. Тюнгиюлю было выбрано для исследования, поскольку является известным объектом изучения эмиссии парниковых газов  $\text{CO}_2$  и  $\text{CH}_4$  (Desyatkin et al., 2016, 2018), а также частым объектом других направлений изучения (Коругина et al., 2020; Ushnitskaya et al., 2021). Два других озера были выбраны случайным образом.

Химико-аналитические работы были выполнены с применением методов, описанных в руководстве по химическому анализу поверхностных вод суши (Семенов, 1977). Измерения произведены с использованием спектрофотометра ПЭ-5300ВИ (“Экротхим”, Россия), флуориметра Флюорат-02 (“Люмэкс”, Россия) и атомно-абсорбционного спектрометра ААС АAnalyst400 (“PerkinElmer”, США). Температуру воды измеряли электронным термометром Checktemp (“HANNA Instruments”, США), водородный показатель — иономером Мультистест ИПЛ-101 (“Семико НПП”, Россия). Содержание метана определяли методом фазово-равновесной дегазации (McAuliffe, 1971).

Для характеристики состава микробных сообществ отбирали пробы воды (по 0.5 л), микроорганизмы концентрировали фильтрацией через мембранный фильтр с размером пор 0.22 мкм. Фильтр с биомассой растирали в жидком азоте. Выделение ДНК, амплификацию, секвенирование, анализ фрагментов гена 16S рРНК, кластеризацию последовательностей в оперативные таксономические единицы (ОТЕ), удаление химерных последовательностей и таксономическую идентификацию ОТЕ проводили по методикам, описанным в Gruzdev et al. (2023). Нуклеотидные последовательности фрагментов генов 16S рРНК депонированы в базу данных Sequence Read Archive NCBI в BioProject PRJNA1027611.

Вода озер в приповерхностном слое, где проводился пробоотбор, была достаточно хорошо прогрета (табл. 1). Для оз. Харыялах и Табы отмечен недостаток растворенного кислорода, в оз. Тюнгиюлю этот показатель был в пределах нормы. В соответствии со значениями рН оз. Табы и Тюнгиюлю следует отнести к мезощелочному, оз. Харыялах — к олигощелочному типу. Особенностью бессточных термокарстовых озер следует считать то, что на различных стадиях развития таких водоемов происходит повышение минерализации вод, как, например, в оз. Табы и Тюнгиюлю, которые, согласно классификации С. П. Китаева (Китаев, 2007), относятся к мезогалинным. Вода оз. Харыялах при этом является умереннопресной. По компонентному составу воды оз. Тюнгиюлю и Табы относятся к натриево-хлоридному типу, а оз. Харыялах — к гидрокарбонатно-кальциевому. Воды оз. Харыялах

**Таблица 1.** Аналитические данные, полученные для трех исследованных термокарстовых озер центральной Якутии (значения  $\pm$  ст. откл., если применимо)

Параметры	Озера		
	Тюнгиюлю	Табы	Харыялах
<b>Географические параметры озер</b>			
Географические координаты, град. (с.ш.; в.д.)	62.202739; 130.655056	62.132187; 130.268169	62.10725; 128.37102
Высота над уровнем моря, м	140	147	283
Длина, м	600	803	1690
Ширина, м	600	551	800
Площадь зеркала воды, тыс. кв. м	237.6	305.1	922.4
Протяженность береговой линии, км	1.93	2.22	4.52
<b>Физико-химические параметры вод</b>			
Температура воды в момент взятия проб, °С	17.70	27.40	20.30
Водородный показатель (рН), единицы	9.68 $\pm$ 0.02	9.07 $\pm$ 0.02	8.63 $\pm$ 0.01
Кислород (O <sub>2</sub> ), мг/дм <sup>3</sup>	6.70 $\pm$ 0.08	4.88 $\pm$ 0.07	5.14 $\pm$ 0.11
Метан, мкмоль/дм <sup>3</sup>	0.86	4.48	39.31
Минерализация, мг/дм <sup>3</sup>	3148.2 $\pm$ 10.36	1723.70 $\pm$ 10.85	375.61 $\pm$ 1.84
Жесткость, ммоль/дм <sup>3</sup>	14.44 $\pm$ 0.06	7.70 $\pm$ 0.03	3.88 $\pm$ 0.00
Кальций, мг/дм <sup>3</sup>	14.43 $\pm$ 0.00	18.44 $\pm$ 0.00	42.28 $\pm$ 0.00
Магний, мг/дм <sup>3</sup>	166.70 $\pm$ 0.69	82.38 $\pm$ 0.34	21.51 $\pm$ 0.00
Натрий, мг/дм <sup>3</sup>	724.00 $\pm$ 7.07	548.00 $\pm$ 7.07	40.80 $\pm$ 0.71
Калий, мг/дм <sup>3</sup>	54.00 $\pm$ 0.10	94.40 $\pm$ 0.10	17.10 $\pm$ 0.10
Гидрокарбонаты, мг/дм <sup>3</sup>	778.62 $\pm$ 0.00	415.55 $\pm$ 2.59	210.15 $\pm$ 1.04
Хлориды, мг/дм <sup>3</sup>	700.14 $\pm$ 2.51	382.33 $\pm$ 0.75	21.27 $\pm$ 0.00
Сульфаты, мг/дм <sup>3</sup>	710.40 $\pm$ 0.00	182.60 $\pm$ 0.00	22.50 $\pm$ 0.00
Азот аммонийный (N-NH <sub>4</sub> ), мг/дм <sup>3</sup>	1.51 $\pm$ 0.00	1.00 $\pm$ 0.02	0.48 $\pm$ 0.01
Азот нитритный (N-NO <sub>2</sub> ), мг/дм <sup>3</sup>	0.03 $\pm$ 0.00	0.17 $\pm$ 0.00	0.05 $\pm$ 0.00
Азот нитратный (N-NO <sub>3</sub> ), мг/дм <sup>3</sup>	0.46 $\pm$ 0.00	0.52 $\pm$ 0.00	0.10 $\pm$ 0.00
Фосфор минеральный (P-PO <sub>4</sub> ), мг/дм <sup>3</sup>	0.013 $\pm$ 0.00	0.106 $\pm$ 0.00	0.007 $\pm$ 0.00
Фосфор общий (P общ), мг/дм <sup>3</sup>	1.00 $\pm$ 0.00	2.00 $\pm$ 0.00	0.13 $\pm$ 0.01
Железо общее (Fe <sub>общ</sub> ), мг/дм <sup>3</sup>	1.85 $\pm$ 0.03	2.00 $\pm$ 0.01	1.66 $\pm$ 0.01
Кремний (Si-SiO <sub>2</sub> ), мг/дм <sup>3</sup>	1.44 $\pm$ 0.01	2.05 $\pm$ 0.01	1.34 $\pm$ 0.03
Цветность, градусы	64 $\pm$ 0.01	89 $\pm$ 0.00	129 $\pm$ 1.02
ЛООВ (по величине БПК <sub>5</sub> ), мг/дм <sup>3</sup>	2.31 $\pm$ 0.08	4.88 $\pm$ 0.06	3.64 $\pm$ 0.06
ТООВ (по величине ХПК), мг/дм <sup>3</sup>	76.00 $\pm$ 0.00	66.50 $\pm$ 0.14	107.00 $\pm$ 0.28
<b>Индексы альфа-разнообразия микробных сообществ</b>			
Berger-Parker	0.05	0.53	0.17
Chao1	392.10	402.10	302.20
Simpson	0.02	0.31	0.07
Shannon_e	4.74	2.30	3.55

\*БПК<sub>5</sub> — биохимическое потребление кислорода за 5 сут; ЛООВ — легкоокисляемые органические вещества, определяемые по БПК<sub>5</sub>; ТООВ — трудноокисляемые органические вещества, определяемые по ХПК; ХПК — химическое потребление кислорода.

являются среднежесткими, оз. Табы — жесткими, оз. Тюнгиюлю — очень жесткими. Повышенным показателем цветности выделялось оз. Харыялах, которое, вместе с оз. Табы, является мезополигуменным. Самый низкий показатель цветности был у оз. Тюнгиюлю, которое относится к мезогумозным. Для исследованных водоемов было характерно повышенное содержание легкоокисляемых органических

веществ (ЛООВ) и высокое содержание трудноокисляемых органических веществ (ТООВ). Кроме того, везде были отмечены высокая концентрация аммонийного азота с максимальными показателями для оз. Тюнгиюлю и минимальными — для оз. Харыялах. Содержание нитритов было также высоким (максимальные значения в оз. Табы). Содержание нитратов изменялось в широких пределах, достигая

максимума в оз. Тюнгюлю и Табы. Максимальная концентрация минерального и общего фосфора была характерна для оз. Табы и Тюнгюлю. Содержание общего железа было высоким во всех озерах. Содержание метана в воде варьировало значительно: от 0.9 мкмоль/дм<sup>3</sup> (оз. Тюнгюлю) до 39 мкмоль/дм<sup>3</sup> (оз. Харьялах) (табл. 1).

Высокие концентрации соединений азота, фосфора, высокая цветность, ЛООВ и ТООВ объясняются антропогенной нагрузкой (скотоводство, бытовые стоки и т.п.), которую так или иначе испытывают все исследованные озера и которая проявляется в поступлении с водосбора органического вещества и биогенных элементов. Как следствие, повышается трофность озер. Согласно классификации R. G. Wetzel (2001) по содержанию минерального азота оз. Тюнгюлю и Табы являются гипертрофными водоемами, оз. Харьялах — β-эвтрофным. По концентрации фосфора все водоемы относятся к гипертрофным. Таким образом, три исследованных озера, расположенные относительно недалеко друг от друга, значительно различаются между собой по гидрохимическим особенностям. Общей характеристикой для всех озер можно считать их повышенную щелочность и трофность. Полученные нами данные согласуются с результатами более масштабной работы Л. А. Ушницкой и соавт. (2021) по гидрохимической характеристике разнотипных озер Усть-Алданского района Центральной Якутии. Таким образом, исследованные в нашей работе озера гидрохимически являются довольно типичными для этого региона.

Анализ разнообразия фрагментов гена 16S рРНК показал, что во всех планктонных сообществах доминировали бактерии, в то время как археи составляли минорную часть (рис. 1). Диаграмма Венна показала большие отличия сообществ по составу микроорганизмов. Только 2.2% ОТЕ были общими в трех озерах (рис. 2). Индексы альфа-разнообразия указывают на то, что прокариотные сообщества оз. Тюнгюлю и Табы были более разнообразны, чем в оз. Харьялах (табл. 1).

В планктонных сообществах оз. Тюнгюлю преобладали гетеротрофные бактерии класса *Gamma*proteobacteria (22.2%) и фил *Verrucomicrobiota* (16.4%) и *Bacteroidota* (21.5%) (рис. 1). Явных доминантов среди ОТЕ выявлено не было: из 392 ОТЕ всего 25 имели относительную численность более 1 и до 5%. Тем не менее интересным является тот факт, что большинство из выявленных последовательностей ОТЕ не могли быть надежно идентифицированы, поскольку имели ближайших родственников среди некультивируемых представителей на уровне семейств и более высоких таксонов.

В оз. Табы половину от всех ОТЕ составляли бактерии филума *Bdellovibrionota* (54%) близкие к некультивируемому патогену дафний "*Spirobacillus cienkowskii*" (Rodrigues et al., 2008).

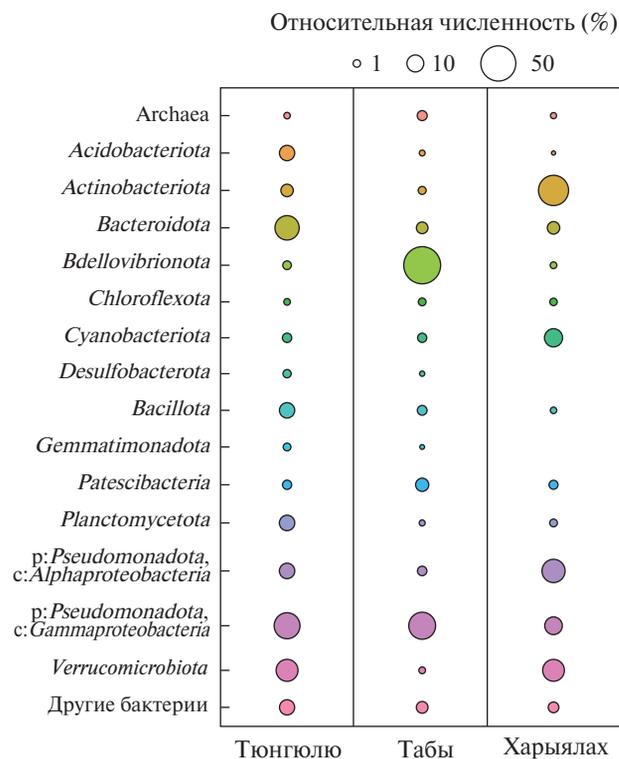


Рис. 1. Разнообразие планктонных микробных сообществ трех аласных озер Центральной Якутии на уровне филогенетических групп.

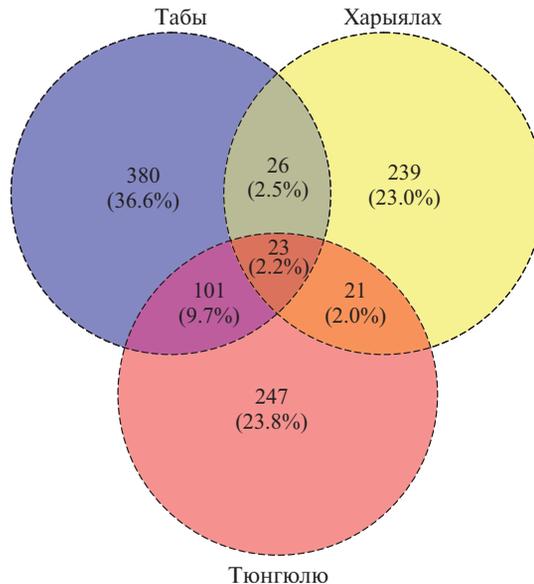


Рис. 2. Количество общих и уникальных ОТЕ в планктонных сообществах трех аласных озер Центральной Якутии (диаграмма Венна).

Ассоциированность этого микроорганизма с дафниями в данной работе нами не установлена, а сам результат представляется удивительным и требует будущей перепроверки. Вторыми по численности в этом озере были представители класса

*Gammaproteobacteria* сем. *Comamonadaceae* (26.2%), родственные представителям рода *Limnohabitans* и двум близким родам *Hydrogenophaga* и *Malikia*. Гетеротрофные представители рода *Limnohabitans* широко распространены в пресноводных озерах, преимущественно с околонеутральными и щелочными значениями pH по всему миру, имеют несколько филогенетических линий и считаются важным звеном трофической сети планктонного сообщества (утилизируют ЛООВ), хотя большинство представителей до сих пор либо некультивируемые, либо сложные в культивировании (Kasalický et al., 2013). Представители рода *Hydrogenophaga* являются хемоорганотрофами или хемолитоавтотрофами, использующими  $H_2$  в качестве источника энергии (Willems et al., 1989), в то время как отличительной особенностью представителей рода *Malikia* является способность внутриклеточно накапливать полигидроксиалканоаты и полифосфаты (Spring et al., 2005).

Оз. Харыялах отличалось по составу микроорганизмов от оз. Тунгюлю и Табы (рис. 1). Здесь в планктоне доминировали представители фил *Actinobacteriota* (36.1%), *Verrucomicrobiota* (16.8%) и класса *Alphaproteobacteria* (18.5%). Также в воде этого озера большую долю составляли последовательности филы *Cyanobacteriota* (9.8%). Наибольшую представленность (16.4%) в сообществе имели последовательности, идентифицированные как группа CL500–29\_marine\_group (сем. *Plumatobacteraceae*, *Actinobacteriota*). Эти микроорганизмы некультивируемые, информации об их экологии и функциональной значимости мало. Известно, что они распространены как в морских, так и в озерных условиях и считаются универсальными гетеротрофами, способными использовать различные растворенные органические вещества в аэробных условиях (Zhou et al., 2020). Еще 10.8% от общей численности ОТЕ составляли последовательности, относящиеся к кладе hgcI (сем. *Sporichthyaceae*, *Actinobacteriota*). Представители этой клады некультивируемые, широко распространены в пресноводных местообитаниях, имеют генетические предпосылки к способности усваивать углеводы и богатые азотом органические соединения (Ghylin et al., 2014). Кроме того, клада hgcI обладает генетическим потенциалом для использования солнечного света через актинородопсин, что может способствовать анаэробной фиксации углерода и указывает на возможность как гетеротрофного, так и автотрофного образа жизни (Ghylin et al., 2014).

Среди *Verrucomicrobiota* доминировали последовательности ОТЕ, идентифицированные только до уровня семейства *Chthoniobacteraceae* (11.4%), что не позволяет оценить их роль в сообществе.

В составе *Alphaproteobacteria* преобладали аэробные, хемоорганогетеротрофные пресноводные

бактерии “*Candidatus Fonsibacter ubiqvis*” (13.5%), ранее известные как SAR11 клады IIIb или LD12 (Henson et al., 2018). В настоящее время известен только один культивируемый представитель этой клады (Henson et al., 2018); еще один вид “*Candidatus Fonsibacter lacus*” описан на основании метагеномных данных (Tsmntzi et al., 2019). В геноме “*Ca. Fonsibacter ubiqvis*” выявлены потенциальные гомологи генов синтеза, транспорта и разложения метилфосфонатов (гомология gpsblast от 25 до 46%), что может свидетельствовать об участии этого организма в аэробном метаногенезе (Kallistova et al., 2023). Считается, что “*Candidatus Fonsibacter ubiqvis*” адаптирован к олиготрофным условиям с простыми соединениями углерода (Henson et al., 2018), что делает его обнаружение в β-эвтрофном оз. Харыялах интересной находкой, требующей дальнейшего изучения.

Озеро Харыялах было единственным из трех изученных, где была выявлена высокая представленность цианобактерий (фила *Cyanobacteriota*), среди которых преобладали одноклеточные (неидентифицированные представители семейства *Prochlorococcaceae* и представители родов *Microcystis*). В недавней работе по разнообразию и экологической характеристике цианобактерий и водорослей термокарстовых озер Якутии на основании многолетних морфологических наблюдений также отмечается преобладание одноклеточных цианобактерий (Коругина et al., 2020), но прямые сопоставления, к сожалению, невозможны.

Таким образом, большинство как доминирующих, так и минорных ОТЕ, обнаруженных в исследованных планктонных сообществах трех аласных озер Центральной Якутии, представляли некультивируемых микроорганизмов с неясными функциями, хотя можно констатировать, что в изученных сообществах преобладают хемогетеротрофные прокариоты. В воде термокарстовых озер других регионов, в частности, Канады (Negandhi et al., 2014, 2016) и Ямала (Savvichev et al., 2021), также было показано преобладание и высокое разнообразие органотрофных бактерий филумов *Bacteroidetes*, *Pseudomonadota*, *Actinobacteria* и *Verrucomicrobia*. В поверхностных горизонтах водной толщи высока доля одноклеточных цианобактерий семейств *Prochlorococcaceae* (автоматически идентифицируется как *Cyanobiaceae*) и гетероцистных цианобактерий, идентифицируемых как *Nostocaceae* (Savvichev et al., 2021), что также сопоставимо с нашими результатами.

Ранее нами были выполнены первые в России комплексные исследования микробных процессов цикла метана в термокарстовых и полигенетических озерах Ямальского полуострова и выявлены различные пути метаногенеза, а также интенсивное аэробное и анаэробное окисление метана не только в осадках (Kallistova et al., 2021), но и водной

толще (Savvichev et al., 2021). Содержание метана в воде ямальских озер было сопоставимым с концентрациями, выявленными нами в трех исследованных озерах Центральной Якутии. И, как и в воде озер Ямала, метанотрофные микроорганизмы были немногочисленны — отмечены только в воде оз. Харыялах (0.26% от всех ОТЕ) и принадлежали исключительно к порядку *Methylococcales* и представителям семейств *Methylomonadaceae* (род не идентифицирован) и *Methylococcaceae* (род *Methyloparacoccus*). Метаногенные археи выявлены в основном в воде оз. Табы с самым низким содержанием растворенного кислорода. Их относительная численность также мала (0.33% от всех ОТЕ), а разнообразие представлено семействами *Methanobacteriaceae*, *Methanomicrobiaceae* и *Methanosaetaceae*.

Таким образом, наши данные указывают на то, что планктонные микробные сообщества аласных озер Центральной Якутии разнообразны и изобилуют некультивируемыми прокариотами с пока неизвестным функциональным потенциалом. Научная и практическая значимость микробиологических исследований таких озер в Якутии заключается в необходимости понимания динамики функционирования микробных сообществ в условиях резко континентального климата с преобладанием низких температур, а также в потенциальной возможности управлять микробными процессами цикла углерода (эмиссией парниковых газов) в условиях глобальных климатических изменений. Кроме того, наши данные позволяют предположить, что аласные озера Центральной Якутии могут служить источником поиска новых промышленно значимых штаммов (как, например, фосфат-аккумуляторы рода *Malikia*), приспособленных к низкотемпературным условиям, типичным для различных регионов России.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность академику РАН, д.г.-м.н. А. Ю. Розанову и начальнику отдела по науке и сохранению биоразнообразия Национального парка “Ленские Столбы” Л. В. Шелуховской за предоставленную возможность посетить Центральную Якутию и содействие в организации поездки.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Полевые работы, обработка образцов и анализ молекулярно-биологических данных выполнены сотрудниками ФИЦ Биотехнологии РАН при поддержке проекта РНФ № 22-14-00038 и задания ФИЦ Биотехнологии РАН. Полевые работы и гидрохимические анализы выполнены Габышевым В. А. и Габышевой О. И. в рамках

государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по проектам № FWRS-2021-0023, ЕГИСУ НИОКТР № ААА-А-А21-121012190038-0 и № FWRS-2021-0026, ЕГИСУ НИОКТР АААА-А21-121012190036-6.

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит результатов исследований, в которых в качестве объектов использовались люди или животные.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аржакова С.К., Жирков И.И., Кусатов К.И., Андронов И.М. Реки и озера Якутии: краткий справочник. Якутск: Бичик, 2007. 176 с.
- Босиков Н.П. Эволюция аласов Центральной Якутии. Якутск: ИМЗ СО РАН, 1991. 128 с.
- Кутаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Семенов А.Д. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 540 с.
- Brown J., Ferrains O.J., Heginbottom J.A., Melnikov E.S. Circum-Arctic map of permafrost and ground-ice conditions // National Snow and Ice Data Center. 1997. <https://doi.org/10.3133/cp45>
- Desyatkin A.R., Fedorov P.P., Nikolaev A.N., Borisov B.Z., Desyatkin R.V. Methane emission during thermokarst lake flood in Central Yakutia // Vestnik of North-Eastern Federal University. 2016. № 2 (52). P. 5–14 (in Russian).
- Desyatkin A., Takakai F., Nikolaeva M. Landscape micro-zones within thermokarst depressions of Central Yakutia under present climatic conditions // *Geosciences*. 2018. V. 8. Art. 439. <https://doi.org/10.3390/geosciences8120439>
- Ghylin T.W., Garcia S.L., Moya F., Oyserman B.O., Schwientek P., Forest K.T., Mutschler J., Dwulit-Smith J., Chan L.K., Martinez-Garcia M., Szyrba A., Stepanauskas R., Grossart H.P., Woyke T., Warnecke F., Malmstrom R., Bertilsson S., McMahon K.D. Comparative single-cell genomics reveals potential ecological niches for the freshwater acI *Actinobacteria* lineage // *ISME J*. 2014. V. 8. P. 2503–2516. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.135>
- Gruzdev E.V., Begmatov S.A., Beletsky A.V., Mardanov A.V., Ravin N.V., Kadnikov V.V. Structure and seasonal variability of groundwater microbial communities in the City of Moscow // *Microbiology (Moscow)*. 2023. V. 92. P. 192–203.

- <https://doi.org/10.1134/S0026261722603293>  
 Henson M.W., Lanclos V.C., Faircloth B. C. Thrash J.C. Cultivation and genomics of the first freshwater SAR11 (LD12) isolate // ISME J. 2018. V. 12. P. 1846–1860.  
<https://doi.org/10.1038/s41396-018-0092-2>
- Kallistova A.Yu., Kadnikov V.V., Savvichev A.S., Rusanov I.I., Dvornikov Yu.A., Leibman M.O., Khomutov A.V., Ravin N.V., Pimenov N.V. Comparative study of methanogenic pathways in the sediments of thermokarst and polygenetic Yamal lakes // Microbiology (Moscow). 2021. V. 90. P. 261–267.  
<https://doi.org/10.1134/S0026261721020065>
- Kallistova A.Yu., Kosyakova A.I., Rusanov I.I., Kadnikov V.V., Beletsky A.V., Koval' D.D., Yusupov S.K., Zekker I., Pimenov N.V. Methane production in a temperate freshwater lake during an intense cyanobacterial bloom // Microbiology (Moscow). 2023. V. 92. P. 638–649.  
<https://doi.org/10.1134/S0026261723601586>
- Kallistova A.Yu., Savvichev A.S., Rusanov I.I., Pimenov N.V. Thermokarst lakes, ecosystems with intense microbial processes of the methane cycle // Microbiology (Moscow). 2019. V. 88. P. 649–661.  
<https://doi.org/10.1134/S0026261719060043>
- Kasalický V., Jezbera J., Hahn M.W., Šimek K. The diversity of the Limnohabitans genus, an important group of freshwater bacterioplankton, by characterization of 35 isolated strains // PLoS One. 2013. V. 8. Art. e58209.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058209>
- Kopyrina L., Pshennikova E., Barinova S. Diversity and ecological characteristic of algae and cyanobacteria of thermokarst lakes in Yakutia (northeastern Russia) // Oceanol. Hydrobiol. Stud. 2020. V. 49. P. 99–122.  
<https://doi.org/10.1515/ohs-2020-0010>
- McAuliffe C.C. GC determination of solutes by multiple phase equilibrium // Chem. Technol. 1971. V. 1. P. 46–51.
- Negandhi K., Laurion I., Lovejoy C. Bacterial communities and greenhouse gas emissions of shallow ponds in the High Arctic // Polar Biol. 2014. V. 37. P. 1669–1683.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-014-1555-1>
- Negandhi K., Laurion I., Lovejoy C. Temperature effects on net greenhouse gas production and bacterial communities in arctic thaw ponds // FEMS Microbiol. Ecol. 2016. V. 92. Art. fiw117.  
<https://doi.org/10.1093/femsec/fiw117>
- Obu J., Westermann S., Bartsch A., Berdnikov N., Christiansen H.H., Dashtseren A., Delaloye R., Elberling B., Etzelmüller B., Kholodov A., Khomutov A., Kääh A., Leibman M.O., Lewkowicz A.G., Panda S.K., Romanovsky V., Way R.G., Westergaard-Nielsen A., Wu T., Yamkhin J., Zou D. Northern hemisphere permafrost map based on TTOP modelling for 2000–2016 at 1 km<sup>2</sup> scale // Earth Sci. Rev. 2019. V. 193. P. 299–316.  
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.04.023>
- Rodrigues J.L., Duffly M.A., Tessier A.J., Ebert D., Mouton L., Schmidt T.M. Phylogenetic characterization and prevalence of “*Spirobacillus cienkowskii*,” a red-pigmented, spiral-shaped bacterial pathogen of freshwater *Daphnia* species // Appl. Environ. Microbiol. 2008. V. 74. P. 1575–1582.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.02438-07>
- Savvichev A., Rusanov I., Dvornikov Y., Kadnikov V., Kallistova A., Veslopolova E., Chetverova A., Leibman M., Sigalevich P., Pimenov N., Ravin N., Khomutov A. The water column of the Yamal tundra lakes as a microbial filter preventing methane emission // Biogeosciences. 2021. V. 18. P. 2791–2807.  
<https://doi.org/10.5194/bg-18-2791-2021>
- Spring S., Wagner M., Schumann P., Kämpfer P. *Malikia granosa* gen. nov., sp. nov., a novel polyhydroxyalkanoate- and polyphosphate-accumulating bacterium isolated from activated sludge, and reclassification of *Pseudomonas spinosa* as *Malikia spinosa* comb. nov. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2005. V. 55. P. 621–629.  
<https://doi.org/10.1099/ijs.0.63356-0>
- Suzuki R., Hiyama T., Strunin M., Ohata T., Koike T. Airborne observation of land surface by video camera and spectrometers around Yakutsk // Activity Report of GAME-Siberia 2000, GAME Publication 26. 2001. P. 61–64.
- Tsementzi D., Rodriguez-R L.M., Ruiz-Perez C.A., Meziti A., Hatt J.K., Konstantinidis K.T. Ecogenomic characterization of widespread, closely-related SAR11 clades of the freshwater genus “*Candidatus Fonsibacter*” and proposal of *Ca. Fonsibacter lacus* sp. nov. // Syst. Appl. Microbiol. 2019. V. 42. P. 495–505.  
<https://doi.org/10.1016/j.syapm.2019.03.007>
- Ulrich M., Matthes H., Schmidt J., Fedorov A.N., Schirrmeister L., Siegert C., Schneider B., Strauss J., Zielhofer C. Holocene thermokarst dynamics in Central Yakutia — A multi-core and robust grain-size endmember modeling approach // Quat. Sci. Rev. 2019. V. 218. P. 10–33.  
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.06.010>
- Ushnitskaya L.A., Gorodnichev R.M., Pestryakova L.A. Morphometric and hydrochemical characteristics of lakes in rural settlements Ust-Aldansky District (Central Yakutia) // Regional Geosystems. 2021. V. 45. № 2. P. 214–226 (in Russian).  
<https://doi.org/10.52575/2712-7443-2021-45-2-214-226>
- Wetzel R.G. Limnology: Lake and river ecosystems. San Diego: Acad. Press, 2001. 1006 p.
- Willems A., Busse J., Goor M., Pot B., Falsen E., Jantzen E., Hoste B., Gillis M., Kersters K., Auling G., De Ley J. *Hydrogenophaga*, a new genus of hydrogen-oxidizing bacteria that includes *Hydrogenophaga flava* comb. nov. (Formerly *Pseudomonas flava*), *Hydrogenophaga palleronii* (Formerly *Pseudomonas palleronii*), *Hydrogenophaga pseudoflava* (Formerly *Pseudomonas pseudoflava* and “*Pseudomonas carboxydoflava*”), and *Hydrogenophaga taeniospiralis* (Formerly *Pseudomonas taeniospiralis*) // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 1989. V. 39. P. 319–333.  
<https://doi.org/10.1099/00207713-39-3-319>
- Zhou S., Sun Y., Yu M., Shi Z., Zhang H., Peng R., Li Z., Cui J., Luo X. Linking shifts in bacterial community composition and function with changes in the dissolved organic matter pool in ice-covered Baiyangdian Lake, Northern China // Microorganisms. 2020. V. 8. Art. 883.  
<https://doi.org/10.3390/microorganisms8060883>

## Planktonic Microbial Communities of Thermokarst Lakes of Central Yakutia Demonstrate a High Diversity of Uncultivated Prokaryotes with Uncharacterized Functions

O. S. Samylina<sup>1, \*</sup>, O. I. Gabysheva<sup>2</sup>, V. A. Gabyshev<sup>2</sup>, V. V. Kadnikov<sup>3</sup>, A. V. Beletsky<sup>3</sup>,  
A. I. Kosyakova<sup>1</sup>, A. Yu. Kallistova<sup>1</sup>, and N. V. Pimenov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Winogradsky Institute of Microbiology, Research Center of Biotechnology,  
Russian Academy of Sciences, Moscow, 117312 Russia*

<sup>2</sup>*Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch,  
Russian Academy of Sciences, Yakutsk 677980 Russia*

<sup>3</sup>*Skryabin Institute of Bioengineering, Research Center of Biotechnology,  
Russian Academy of Sciences, Moscow, 117312 Russia*

*\*e-mail: olga.samylina@gmail.com*

Received October 15, 2023; revised October 17, 2023; accepted October 17, 2023

**Abstract**—Although thermokarst alask lakes of Central Yakutia are of great climatic and economic importance, there is currently virtually no information on microbial communities and microbial processes in these lakes. This paper characterizes the hydrochemical features and presents a primary analysis of the diversity of planktonic microbial communities in three alask lakes of Central Yakutia — Tyungulyu, Taby, and Kharyyalakh. It was shown that in terms of the water physicochemical composition, the studied lakes were quite typical for this region; they had increased alkalinity and trophicity, but differed from each other in microbiological indicators. Chemoheterotrophic prokaryotes predominated in the studied planktonic communities, but a significant proportion of the 16S rRNA gene sequences were most similar to uncultured microorganisms whose functional potential is still unknown.

**Keywords:** thermokarst lakes, alaskes, microbial diversity, 16S rRNA gene, Central Yakutia, climate