

БИОГЕОГРАФИЯ БАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПЛАНКТОНА И БЕНТОСА ОЗ. ХУБСУГУЛ (МОНГОЛИЯ)

© 2024 г. О. И. Белых^{a, *}, А. Ю. Краснопеев^a, Е. Г. Сорокикова^a, С. А. Потапов^a, Н. Жадамба^{a, b}, Т. И. Белых^c, И. В. Тихонова^a

^aЛимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033, Россия

^bИнститут Биологии Академии наук Монголии, Улан-Батор, 13330, Монголия

^cБайкальский государственный университет, Иркутск, 664074, Россия

*e-mail: belykh@lin.irk.ru

Поступила в редакцию 14.10.2023 г.

После доработки 27.10.2023 г.

Принята к публикации 01.11.2023 г.

Бактериопланктон оз. Хубсугул имеет существенные различия с таковым крупных древних и олиготрофных водоемов. При этом наибольшая близость отмечена между микробиомами Хубсугула и Байкала — озер, расположенных в одной рифтовой зоне и связанных общей речной системой, что подчеркивает сходство микробиомов на региональном уровне. В глобальном аспекте наибольшую достоверную значимость при биогеографическом распределении микробных сообществ имела географическая зональность, наименьшую — глубинная. Трофический статус водоемов, как и древность происхождения, не влияли на кластеризацию микробиомов, на локальном и региональном уровнях большую роль играет фактор сезонности.

Ключевые слова: озеро Хубсугул, Монголия, микробиомы, древние олиготрофные озера, биогеография, Байкал, Танганьика

DOI: 10.31857/S0026365624020117

Хубсугул — крупное олиготрофное озеро — расположено на севере Монголии на юго-западном фланге Байкальской рифтовой зоны. Хубсугул занимает 16 место по площади среди пресных озер Земли, являясь вторым по площади и самым глубоким озером в Монголии. Его площадь достигает 2760 км², объем заключенной воды — 381 км³, средняя глубина — 138 м. Хубсугул принадлежит к наиболее древним озерам Земли, возраст осадочно-го чехла впадины озера оценивается в 5.5 млн лет. Климат региона резко континентальный, средняя годовая температура воздуха отрицательная –4°C (Атлас оз. Хубсугул, 1989; The geology, biodiversity..., 2006). Несмотря на удаленность и труднодоступность озера, первые данные о фитопланктоне Хубсугула появились еще в начале XX века (Атлас оз. Хубсугул, 1989; The geology, biodiversity..., 2006). Численность бактериопланктона была определена во время экспедиций Иркутского и Монгольского университетов (1959–1960, 1971–1986 гг.). Недавно с помощью микроскопии и высокопроизводительного секвенирования получены новые данные о составе микробных сообществ в озере, включая водоросли и цианобактерии (Belykh et al., 2023).

Крупные пресные озера занимают особое место среди материковых вод, в первую очередь в качестве резервуаров чистой воды, в некоторых из них природная пресная вода является эталоном высокого качества. Примером такого озера служит Хубсугул, в нем сосредоточено около 70% всех запасов пресной воды страны. С другой стороны, отличительная особенность оз. Хубсугул — его древность и происхождение. Древние рифтовые озера — это уникальные водоемы Земли с древней, богатой и разнообразной биотой на фоне невысокой продуктивности. Они служат центрами видообразования, представляют научный интерес в области систематики, эволюционной и природоохранной биологии, биогеографии и экологии. Помимо Хубсугула, крупными древними, олиготрофными озерами являются Байкал и Танганьика (Румянцев и соавт., 2012). Байкал и Хубсугул располагаются на расстоянии 230 км друг от друга, имеют прямую водную связь, сходный температурный режим, невысокую антропогенную нагрузку. Оз. Хубсугул практически не подвергается антропогенному воздействию, плотность населения в регионе составляет около 1 чел./км², а преобладающее значение в экономике района имеет животноводство (Атлас

озера Хубсугул, 1989). В противоположность, тропическое озеро Танганьика, расположенное в Восточно-Африканском рифтовом разломе, находится на территории густонаселенных стран с развитой промышленностью и сельским хозяйством.

Цель работы — характеристика микробных сообществ оз. Хубсугул в сравнительно-биогеографическом аспекте с использованием данных о микробиомах почвенных, морских и пресноводных экосистем, включая крупные древние и олиготрофные озера Земли. Пробы воды и биопленок камней отобраны в северной части оз. Хубсугул в июле 2017 г. Отбор проб, методы генетического и биоинформатического анализа микробных сообществ описаны ранее в деталях (Belykh et al., 2023). Также в данной работе приведены гидрофизические, гидрохимические и санитарно-микробиологические показатели воды.

Для настоящего исследования использованы библиотеки ампликонов гена 16S рРНК микробных сообществ морских и пресноводных экосистем (бактериопланктон) разного трофического статуса, а также почвы, удовлетворяющие следующим параметрам: регион V3–V4 гена 16S рРНК, праймеры 343F и 806R. Номера проектов в Genbank: 1) собственные результаты: оз. Хубсугул (PRJNA820510), оз. Байкал (PRJNA637978), озера Севан и Байкал (PRJNA637453); 2) опубликованные данные: оз. Танганьика (PRJNA644886), почва арх. Шпицберген (PRJNA427760), оз. Балатон (PRJNA601652), озера Гарда и Комо (PRJEB33405), Море Уэдделла (PRJEB49387), Северный Ледовитый океан (PRJNA770954), водохранилище Биллингс (<https://zenodo.org/record/4751698>).

Оценку качества данных секвенирования, фильтрацию последовательностей по качеству и длине, кластеризацию в ОТЕ, таксономическую идентификацию ОТЕ проводили, как ранее описано (Belykh et al., 2023). Для оценки сходства таксономического состава образцов применяли неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) на основе матрицы дистанций Брея–Кёртиса. Кластеризацию образцов проводили с помощью метода невзвешенной группировки с арифметическим средним (UPGMA). Статистический анализ и визуализацию рисунков выполняли с использованием языка программирования R v.4.2.2 (R Core Team, R, 2023).

В планктоне пелагиали оз. Хубсугул преобладали последовательности, принадлежащие филумам *Actinobacteriota* (60%), *Bacteroidota* (11%), *Proteobacteria* (14%), *Cyanobacteria* (7%), *Verrucomicrobiota* (8%), *Planctomycetota* (1%). Минорные филумы включали *Chloroflexi*, *Firmicutes*, *Dependentiae*, *Mycococcota*, *Acidobacteriota*, *Deinococcota*, *Gemmatimonadota*, *Patescibacteria*, *Nitrospirota*. В биопленках доминировали *Proteobacteria* (47%), субдоминантами являлись *Bacteroidota* (28%), *Actinobacteriota* (7%), *Verrucomicrobia* (6%), *Cyanobacteria* (5%). Часто встречались *Chloroflexi* (2%), *Patescibacteria* (2%),

Acidobacteriota (1%). Минорные филумы (менее 1% от общего количества последовательностей) были разнообразны: *Planctomycetota*, *Deinococcota*, *Gemmatimonadota*, *Armatimonadota*, *Bdellovibrionota*, *Desulfobacterota*, MBNT15, *Mycococcota*, *Nitrospirota*, NB1-j, RCP2-54, WPS-2.

Анализ бактериальных сообществ различных экосистем методом UPGMA показал, что образцы разделились на три основные группы, представляющие наземный, морской и пресноводный биомы (рис. 1).

Морские микробные сообщества обособились от других микробиомов на самом высоком уровне ветвления дендрограммы, в них в большом количестве присутствовали *Proteobacteria* (70%) (Piontek et al., 2022; Vipindas et al., 2023).

“Наземная” и “пресноводная” группы разделились на втором уровне ветвления дендрограммы. Образцы биопленок камней из оз. Хубсугул сформировали кластер и вошли в “наземную” кладу совместно с кластером микробиомов почвы арх. Шпицберген, полученными ранее (Wang et al., 2019). В этой кладе также преобладали *Proteobacteria* (36%).

“Пресноводная” кладка содержала несколько кластеров, в том числе “европейско-сибирский”, включающий образцы из олиго-, олигомезо- и мезотрофных озер: Хубсугула, Байкала, Севана (Армения), Балатона (Венгрия), Гарда и Комо (Италия). Бактериопланктон из оз. Хубсугул образовал с бактериопланктоном из оз. Байкал “Байкальский кластер II” или “холодноводный олиготрофный кластер”. В него вошли образцы из трех котловин оз. Байкал, отобранные в марте, июне, июле, сентябре на глубинах от 0 до 100 м. В “Байкальском кластере II” доминировали *Actinobacteriota* (54%). Менее многочисленны были *Proteobacteria* (20%), *Cyanobacteria* (11%), *Bacteroidota* (9%), *Nitrospirota* (2%), *Verrucomicrobiota* (2%). В другом “Байкальском кластере I”, содержащем сентябрьские образцы из эуфотического слоя (0–50 м), преобладали пикоцианобактерии (59%), в меньшем количестве отмечены *Actinobacteriota* (28%), *Bacteroidota* (6%), *Proteobacteria* (5%), *Verrucomicrobiota* (2%).

Обособленная группа внутри “европейско-сибирского” кластера включала микробиомы из мезотрофного оз. Севан (Gevorgyan et al., 2020), для которых свойственна следующая структура сообщества на уровне мажорных филумов: *Proteobacteria* (45%), *Actinobacteriota* (32%) и *Bacteroidota* (15%), *Cyanobacteria* (5%). Микробиомы альпийских озер Гарда и Комо обособились по фактору глубинности (Salmaso, 2019). Наиболее сходны с ними бактериальные сообщества оз. Балатон, где почти в равных долях представлены три филума: *Actinobacteriota* (24%), *Bacteroidota* (26%), *Proteobacteria* (27%) (Farkas et al., 2020).

Микробиомы эвтрофного водохранилища Биллингс в Бразилии (Южная Америка), где

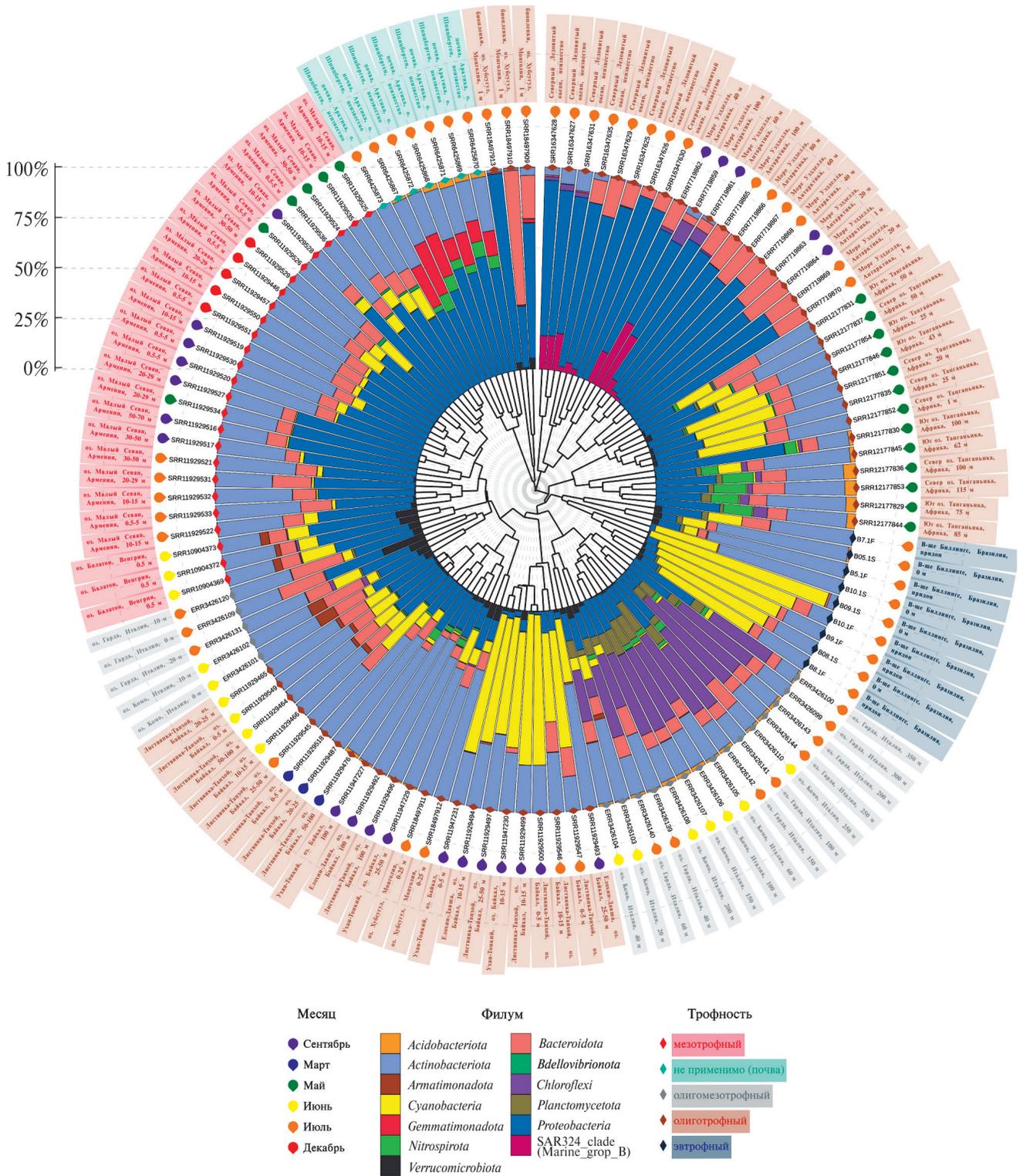


Рис. 1. Кластерный анализ микробиомов воды и почв. UPGMA-дендрограмма построена на основе матрицы дистанций Брея-Кёртиса. В гистограммах цветом указаны доминирующие филумы, представленные в данном сообществе. Названия водоемов выделены цветом в зависимости от трофического статуса водоема.

наблюдалось “цветение” воды цианобактериями, группировались в отдельный кластер, не входящий в “европейско-сибирский”. Вклад цианобактерий в общее количество последовательностей бактериопланктона достигал 38% (Marcondes et al., 2022).

Одно из наиболее уникальных бактериальных сообществ обнаружено в оз. Танганьика, микробиомы которого сформировали кластер, обособленный от всех других пресноводных экосистем. Для оз. Танганьика характерна устойчивая термическая стратификация вод и наличие застойного бескислородного слоя ниже 200 м (Callbeck et al., 2021). В нашей выборке присутствовали образцы с глубин от 1 до 115 м; они разделились, согласно стратификации вод, на две группы: из эпилимниона и термоклина. Доминирующие филумы *Proteobacteria* (29%) и *Actinobacteria* (26%) обнаружены в сходных долях, *Cyanobacteria* (15%), *Bacteroidota* (14%), *Nitrospirota* (4%), *Acidobacteriota* (3%), *Verrucomicrobiota* и *Planctomycetota* (2%) встречались реже.

С помощью многомерного шкалирования образцов методом NMDS и тестирования MANOVA были подтверждены результаты кластерного анализа и определены уровни значимости таких факторов, как широтная зональность, глубина и трофический статус. По результатам MANOVA-test (p -value < 0.01***) значения R^2 составили для параметра “Широтная зональность” — 0.628, “Глубина” — 0.567, “Трофность” — 0.302.

Таким образом, на примере проанализированных водоемов показано, что наиболее значимым из исследованных факторов, определяющим глобальное распределение микробных сообществ, является широтная зональность. Региональные и локальные факторы среды влияют на состав сообществ по принципу “среда отбирает”, фактор географического положения водоема для водных бактерий имеет ключевое значение. Общеизвестное положение “все есть везде” на уровне филотипов достоверно не подтверждается. Трофический статус водоемов, как и их геологическая история, имеют меньшую значимость по сравнению с широтной зональностью. Несмотря на древность и общность происхождения Байкала (25 млн лет), Танганьики (10 млн лет), Хубсугула (5.5 млн лет), бактериальные сообщества в них существенно различаются. На локальном уровне ведущими факторами являются сезонность и глубинная зональность, последний фактор наиболее ярко выражен в глубоководных озерах. Альпийские озера, оз. Танганьика и оз. Байкал продемонстрировали строгое разделение сообществ по глубинам.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа была профинансирована в рамках выполнения проекта РФФИ № 16-54-44035 и по теме госзадания № 0279-2021-0015.

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

- Атлас озера Хубсугул / Под ред. Б.А. Богоявленского. М.: ГУГК, 1989. 118 с.
- Румянцев В.А., Дрabbкова В.Г., Измайлова А.В. Великие озера мира. Санкт-Петербург: Лема, 2012. 370 с.
- Belykh O.I., Sorokovikova E.G., Tomberg I.V., Fedorova G.A., Kuzmin A.V., Krasnopeev A.Y., Suslova M.Y., Potapov S.A., Belykh T.I., Norovsuren J., Galachyants A.D., Tikhonova I.V. Water quality, toxicity and diversity of planktonic and benthic cyanobacteria in pristine ancient Lake Khubsugul (Hövsgöl), Mongolia // *Toxins*. 2023. V. 15. Art. 213.
- Callbeck C.M., Ehrenfels B., Baumann K.B.L., Wehrli B., Schubert C.J. Anoxic chlorophyll maximum enhances local organic matter remineralization and nitrogen loss in Lake Tanganyika // *Nat. Commun.* 2021. V. 12. Art. 830.
- Farkas M., Kaszab E., Radó J., Háhn J., Tóth G., Harkai P., Ferincz Á., Lovász Z., Táncsics A., Vörös L., Balázs K., Szoboszlai S. Planktonic and benthic bacterial communities of the largest central european shallow lake, Lake Balaton and its main inflow Zala River // *Curr. Microbiol.* 2020. V. 77. P. 4016–4028.
- Gevorgyan G., Rinke K., Schultze M., Mamyán A., Kuzmin A., Belykh O., Sorokovikova E., Hayrapetyan A., Hovsepyan A., Khachikyan T., Aghayan S., Fedorova G., Krasnopeev A., Potapov S., Tikhonova I. First report about toxic cyanobacterial bloom occurrence in Lake Sevan, Armenia // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2020. V. 105. № 5–6. P. 131–142.
- Marcondes M.A., Nascimento A., Pessôa R., Victor J.R., Duarte A.J.D.S., Clissa P.B., Sanabani S.S. Characterization of bacterial communities from the surface and adjacent bottom layers of water in the Billings reservoir // *Life (Basel)*. 2022. V. 12. Art. 1280.
- Piontek J., Meeske C., Hassenrück C., Engel A., Jürgens K. Organic matter availability drives the spatial variation in the community composition and activity of Antarctic marine bacterioplankton // *Environ. Microbiol.* 2022. V. 24. P. 4030–4048.
- R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing (R Foundation for Statistical Computing). 2023.
- Salmaso N. Effects of habitat partitioning on the distribution of bacterioplankton in deep lakes // *Front. Microbiol.* 2019. V. 10. Art. 2257.

The geology, biodiversity and ecology of Lake Hövsgöl (Mongolia) / Eds Goulden C.E., Sitnikova T.Y., Gelhaus, J., Boldgiv B. Backhuys: Leiden, Netherlands, 2006. 525 p.
Vipindas P.V., Venkatachalam S., Jabir T., Yang E.J., Cho K.-H., Jung J., Lee Y., Krishnan K.P. Water mass controlled vertical stratification of bacterial and archaeal communities

in the Western Arctic Ocean during summer sea-ice melting // *Microb. Ecol.* 2023. V. 85. P. 1150–1163.

Wang N., Guo Y., Li G., Xia Y., Ma M., Zang J., Ma Y., Yin X., Han W., Lv J., Cao H. Geochemical-compositional-functional changes in arctic soil microbiomes post land submergence revealed by metagenomics // *Microb. Environ.* 2019. V. 34. P. 180–190.

SHORT COMMUNICATIONS

Biogeography of Planktonic and Benthic Bacterial Communities of Lake Khubsugul (Mongolia)

O. I. Belykh^{1, *}, A. Yu. Krasnopeev¹, E. G. Sorokovikova¹, S. A. Potapov¹, N. Jadamba^{1, 2},
T. I. Belykh³, and I. V. Tikhonova¹

¹*Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia*

²*Institute of Biology, Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, 13330 Mongolia*

³*Baikal State University, Irkutsk, 664074 Russia*

*e-mail: belykh@lin.irk.ru

Received October 14, 2023; revised October 27, 2023; accepted November 1, 2023

Abstract—The bacterioplankton of Lake Khubsugul (Hövsgöl) has significant differences from that of large ancient and oligotrophic water bodies. The greatest similarity was noted, however, between the microbiomes of Lake Khubsugul and Lake Baikal, the lakes located in the same rift zone and connected by the river system, which emphasizes the similarity of microbiomes at the regional level. In the global aspect, geographical zonation had the greatest reliable significance in the microbial community biogeography, while depth had the lowest. Trophic status of the lakes, as well as their ancient origin, did not affect the clustering of microbiomes, with the seasonal factor playing the major part at the local and regional levels.

Keywords: Lake Khubsugul, Mongolia, microbiomes, ancient oligotrophic lakes, biogeography, Lake Baikal, Lake Tanganyika