

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР
«ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ БИОТЕХНОЛОГИИ»
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»

На правах рукописи



УЗУН МАРИЯ МИХАЙЛОВНА

**ИЗУЧЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ И ЭВОЛЮЦИИ
НЕКУЛЬТИВИРУЕМЫХ МАГНИТОТАКТИЧЕСКИХ БАКТЕРИЙ**

1.5.11. Микробиология

1.5.6. Биотехнология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научные руководители:
кандидат биологических наук
Груздев Денис Сергеевич
доктор биологических наук, профессор
Равин Николай Викторович

Москва - 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	10
1.1. Общие сведения об МТБ и магнетосомах.....	10
1.2. Биотехнологический потенциал МТБ и магнетосом	12
1.3. Методы исследования МТБ.....	13
1.4. Разнообразие МТБ.....	15
1.4.1. Филум <i>Pseudomonadota</i>	16
1.4.1.1. Класс <i>Alphaproteobacteria</i>	16
1.4.1.2. Класс <i>Magnetococcia</i>	18
1.4.1.3. Класс <i>Gammaproteobacteria</i>	20
1.4.1.4. Класс <i>Zetaproteobacteria</i>	22
1.4.2. Филум <i>Thermodesulfobacteriota</i>	22
1.4.3. Филум <i>Nitrospirota</i>	26
1.4.4. Филум <i>Omnitrophota</i>	27
1.4.5. Другие филумы, в которых детектированы МТБ.....	28
1.5. Биогеография МТБ.....	29
1.6. Биоминерализация магнетосом и магнетосомный генный кластер	30
1.6.1. Генетические основы синтеза магнетосом	30
1.6.2. Инвагинация мембраны.....	31
1.6.3. Сортинг магнетосомных белков	32
1.6.4. Биоминерализация магнетита и грейгита	32
1.6.5. Выравнивание магнетосом в цепочки.....	34
1.7. Организация магнетосомного генного кластера	35
1.7.1. МГК представителей МТБ филума <i>Pseudomonadota</i>	35
1.7.2. МГК представителей МТБ филума <i>Thermodesulfobacteriota</i>	37
1.7.3. МГК представителей МТБ филума <i>Nitrospirota</i>	38
1.7.4. МГК представителей МТБ других филумов.....	39
1.8. Эволюция генов синтеза магнетосом у МТБ.....	40
1.8.1. Происхождение магнетосомного генного кластера.....	40
1.8.2. Свидетельства вертикального и горизонтального наследования МГК.....	43
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	46
2.1. Объекты исследования	46
2.2. Сепарация МТБ из микрокосмов.....	46
2.3. Измерение физико-химических параметров.....	47
2.4. Электронная микроскопия	48
2.5. Выделение ДНК и амплификация	48
2.6. Секвенирование генов 16S рРНК и ПЦР в реальном времени	48

2.7. Метагеномное секвенирование	49
2.8. Сборка, аннотация и реконструкция метаболических путей геномов МТБ.....	50
2.9. Филогенетический анализ и расчет геномных индексов.....	51
2.10. Реконсиляция	53
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	54
3.1. Изучение разнообразия МТБ в открытых базах данных	54
3.1.1. Поиск генов биоминерализации магнетосом в открытых базах данных	54
3.1.2. Реконструкция геномов, филогенетический анализ и детекция МГК	58
3.1.3. Исследование эволюционных путей генов синтеза магнетосом	63
3.2. Исследование разнообразия и эволюции МТБ озера Белое Бордуковское	69
3.2.1. Реконструкция геномов МТБ из оз. Белое Бордуковское и их филогенетический анализ	69
3.2.2. Анализ ключевых метаболических функций изучаемых геномов МТБ.....	73
3.2.3. Детекция магнетосомных генов у МТБ из оз. Белое Бордуковское.....	75
3.2.4. Исследование эволюционных путей у МТБ, содержащих <i>man</i> гены.....	77
3.2.5. Описание новых видов-кандидатов филумов <i>Nitrospirota</i> и <i>Thermodesulfobacteriota</i>	85
3.3. Изучение разнообразия МТБ болотной почвы Дурыкинского оврага.....	86
3.3.1. Таксономическая структура и численность микробного сообщества Дурыкинского оврага до и после магнитного обогащения	86
3.3.2. Реконструкция геномов и их филогенетический анализ	90
3.3.3. Изучение метаболического потенциала МТБ филума <i>Elusimicrobiota</i>	93
3.3.4. Предсказание типов движения у МТБ филума <i>Elusimicrobiota</i>	96
3.3.5. Детекция МГК у МТБ филума <i>Elusimicrobiota</i>	97
3.3.6. Описание новых видов-кандидатов филума <i>Elusimicrobiota</i>	103
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	105
ВЫВОДЫ.....	107
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	108
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	109
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	131

ВВЕДЕНИЕ

Отличительной чертой магнитотактических бактерий (МТБ) является способность к синтезу магнетосом – кристаллов магнетита или грейгита, покрытых липопротеиновой мембраной (Uebe, Schüler, 2016). Биоминерализация магнетосом контролируется генетически магнетосомным генным кластером (МГК) (Lin et. al., 2017b). МГК содержит основные гены синтеза магнетосом, названные *mag* генами, а также группоспецифичные гены (*mad*, *man*, *mms* и др.), отвечающие за форму, размер и химический состав магнетосом (Uebe, Schüler, 2016). Магнетосомы у МТБ чаще всего объединены в цепочки, что способствует пассивной ориентации бактериальных клеток вдоль силовых линий магнитного поля. Такой способ магниторецепции в совокупности с последующим движением клеток при помощи жгутиков называется магнитотаксисом (Lefevre et. al., 2011).

МТБ распространены в водных экосистемах по всему миру в зонах с пониженным содержанием кислорода или полным его отсутствием (Lefevre, Bazyliniski, 2013). Кроме того, несколько исследований подтвердило наличие МТБ в заболоченных почвах (Lin et. al., 2020a). Благодаря способности к синтезу магнетосом МТБ являются важными компонентами глобального цикла железа (Lin et. al., 2014b), а также участвуют в биогеохимических циклах углерода, фосфора, азота и серы (Cox et. al., 2002). Также, МТБ обладают высоким биотехнологическим потенциалом и могут применяться, к примеру, в очистке сточных вод, лечении опухолей и магнитно-резонансной томографии (Vargas et. al., 2018).

За 60 лет изучения были получены сведения о разнообразии МТБ, их физиологии и экологии, а также о процессе биоминерализации магнетосом. Однако, многие вопросы до сих пор остаются нерешенными. В частности, не до конца определены механизмы синтеза магнетосом, а также неясными остаются вопросы возникновения и эволюции МГК. Считается, что гены синтеза магнетитовых и грейгитовых магнетосом имеют общее происхождение и наследуются преимущественно вертикально, сопровождаясь многочисленными потерями у немагнитотактических представителей (Lin et. al., 2020a; Lin et. al.,

2020b). Роль горизонтального переноса в наследовании магнетосомных генов считается минимальной, в том числе и потому что не известно ни одного случая переноса МГК между МТБ из разных филумов, классов или порядков. Известно лишь несколько свидетельств таких переносов между семействами, родами и видами МТБ (Monteil et. al., 2018; Koziyeva et. al., 2019). Также считается, что гены синтеза магнетосом возникли у общего предка МТБ филумов *Nitrospirota* и *Pseudomonadota* примерно 3,2 млрд лет назад (Lin et. al., 2017a), то есть процесс синтеза магнетосом является одним из древнейших процессов на земле.

Однако, такие предположения о происхождении и эволюции МГК были сделаны к моменту начала этой работы, в 2018 г., когда было известно всего 60 геномов МТБ, принадлежащих к шести филумам: *Pseudomonadota*, *Thermodesulfobacteriota*, *Nitrospirota*, *Omnitrophota*, *Planctomycetota* и *Latescibacterota* (Lin et. al., 2017b). Наиболее изученными были МТБ из филумов *Pseudomonadota* и *Thermodesulfobacteriota*. К данным филумам относилось больше половины известных геномов МТБ (Lefevre, Bazylynski, 2013), тогда как в филумах *Planctomycetota* и *Latescibacterota* было известно всего 2 генома, которые были детектированы в открытых базах данных (Lin et. al., 2017b). Это дало основания полагать, что разнообразие МТБ намного больше, чем было известно. Увеличение числа представителей МТБ, принадлежащих к новым таксономическим группам, может помочь в решении вопросов биоминерализации и эволюции МТБ, а также расширить возможности их биотехнологического применения.

Цель и задачи исследования

Целью настоящей работы являлось исследование разнообразия и эволюции магнитотактических бактерий с использованием подходов сравнительной и функциональной геномики.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Поиск геномов МТБ в открытых базах данных
2. Реконструкция геномов МТБ из метагеномов открытых баз данных
3. Реконструкция и анализ геномов МТБ из озера Белое Бордуковское и болотной почвы Дурыкинского оврага

4. Сравнительный анализ генов синтеза магнетосом и изучение их эволюционных путей

Научная новизна

Предложен новый способ детекции генов синтеза магнетосом в открытых геномных и метагеномных базах данных. Расширены представления о разнообразии, физиологии и экологии МТБ. Впервые идентифицированы представители МТБ в филумах *Elusimicrobiota*, *Hydrogenedentota* и *Nitrospinota*. Описаны новые виды-кандидаты: *Ca. Magnetominusculus linsii* филума *Nitrospirota*, *Ca. Belliniella magnetica* филума *Thermodesulfobacteriota*, *Ca. Obscuribacterium magneticum* и *Ca. Liberimonas magnetica* филума *Elusimicrobiota*. Впервые были детектированы *man* гены в магнетосомных генных кластерах филума *Thermodesulfobacteriota*. Была показана возможность межфилумного горизонтального переноса генов синтеза магнетосом. Были обнаружены новые гены, участвующие в синтезе магнетосом. Впервые были предсказаны наличие ферментативного метаболизма у МТБ, отсутствие генов синтеза жгутиков и способность к осуществлению движения по типу сокращения и скольжения.

Теоретическая и практическая значимость

Предложенный подход для поиска геномов МТБ в геномных и метагеномных данных может быть использован в исследовании разнообразия МТБ. Реконструированные геномы МТБ могут быть использованы для анализа их метаболических путей с целью получения чистых культур - продуцентов магнетосом. Детектированные МГК могут использоваться для создания продуцентов магнетосом методами синтетической биологии. Детекция межфилумного горизонтального переноса магнетосомных генов может стать основой для работ по переносу МГК в геномы немагнитотактических бактерий.

Методология и методы исследования

В работе были использованы традиционные и современные методы и подходы молекулярной и микробиологии. Сепарация МТБ проводилась методом «МТВ-CoSe» в лабораторных условиях. Исследование морфологии МТБ проводилось при помощи электронной микроскопии. Состав микробного

сообщества был исследован методами секвенирования генов 16S рРНК (Illumina MiSeq), ПЦР в реальном времени и метагеномного секвенирования тотальной ДНК микробного сообщества (DNBSEQ (MGI) и Oxford Nanopore Technologies). Полученные результаты подвергались биоинформатической и статистической обработке.

Положения, выносимые на защиту

1. Некоторые представители филумов *Elusimicrobiota*, *Hydrogenedentota* и *Nitrospinota* могут быть МТБ.
2. В геномах МТБ филума *Elusimicrobiota* имеются гены пилей IV типа, обеспечивающих поверхностно-ассоциированное движение, и отсутствуют характерные для МТБ гены жгутикового аппарата.
3. Магнетосомные гены могут переноситься горизонтально между МТБ разных филумов.

Степень достоверности и апробация результатов

Полученные в диссертации результаты являются оригинальными, их достоверность определяется большим объемом полученных данных, использованием традиционных и современных методов и подходов, корректном использовании биоинформатических методов. Кроме того, достоверность результатов подтверждается публикациями в рецензируемых высокорейтинговых международных журналах, депонированием геномных и метагеномных данных в базу данных NCBI.

Результаты диссертации были представлены на следующих российских и международных конференциях: 6th International Meeting on Magnetotactic Bacteria, Канадзава, Япония, 2018; VIII Международная Школа молодых учёных по молекулярной генетике «Генетическая организация и молекулярные механизмы функционирования живых систем». Звенигород, Россия, 2018; 8th Congress of European Microbiologists FEMS2019. Глазго, Великобритания., 2019; Летняя школа по биоинформатике, онлайн, 2020; 2-й и 3-й Российский микробиологический конгресс. Саранск 2019, Псков 2021, Россия.

Личный вклад автора

Личный вклад автора состоял в разработке и проведении экспериментальных работ, обработке и интерпретации полученных результатов, подготовке текстов и иллюстраций для публикаций. Все этапы работы выполнялись лично автором или при его непосредственном участии.

Публикации

Материалы работы содержатся в девяти печатных работах: трех экспериментальных статьях, опубликованных в рецензируемых научных изданиях, индексируемых международными базами данных (Web of Science и Scopus) и шести тезисах конференций. В работах, опубликованных в соавторстве, основополагающий вклад принадлежит соискателю.

Объем и структура работы

Работа состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, списка сокращений и приложений, изложенных на 155 страницах, включая 5 таблиц, 32 рисунка и списка литературы из 245 наименований, из которых 9 на русском и 236 на английском языке.

Место проведения работы и благодарности

Работа проводилась в группе ЦКП «Биоинженерия» Института Биоинженерии им. К.Г. Скрыбина ФИЦ Биотехнологии РАН и на кафедре синтетической биологии биологического факультета в МГУ имени М.В. Ломоносова в период с 2018 по 2022 годы.

Автор выражает признательность сотрудникам группы ЦКП «Биоинженерия» Козяевой В.В., Дзюба М.В., Колгановой Т.В., Сухачевой М.В., Баслерову Р.В., Патутиной Е.О. за помощь в выполнении работы. Также, автор благодарит лабораторию электронной микроскопии биологического факультета МГУ в лице Давидовича Г.Н., Ильичева И.И. и Чекина М.Р. за помощь в проведении просвечивающей электронной микроскопии. Автор также выражает благодарность Марданову А.В. и Кадникову В.В. за помощь в проведении секвенирования по технологии Oxford Nanopore, Кирилловой Н.П. и Смирновой И.Е. за предоставление почвенных карт УОПЭЦ «Чашниково», Алексеевой Л.М. за

помощь в создании базы магнетосомных белков и отборе образцов, Круткиной М.С. за помощь в биоинформатической обработке данных. Автор благодарит Кочиеву Е.З. за ценные рекомендации по тексту диссертации. Автор выражает глубокую благодарность научным руководителям Груздеву Д. С. и Равину Н.В. за помощь и ценные советы во время выполнения диссертационной работы.

Работа была выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 20-34-90116 «Аспиранты», руководитель – Н.В. Равин).

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Общие сведения об МТБ и магнетосомах

Магнитотактические бактерии (МТБ) были открыты Сальваторе Беллини в 1963 г. и, независимо от него, Ричардом Блэкмором в 1974 г (Blakemore, 1975b; Bellini, 2009). МТБ являются обитателями водных экосистем и составляют десятые или сотые доли в микробных сообществах (Flies et. al., 2005b). МТБ обладают разнообразной морфологией, среди них встречаются спириллы, кокки, вибрионы, палочки и «мультиклеточные» формы (Lefevre, Bazyliniski, 2013). Отличительным свойством МТБ является их способность к биоминерализации магнетосом - кристаллов магнетита (Fe_3O_4) или грейгита (Fe_3S_4), покрытых липопротеиновой мембраной (Uebe, Schüler, 2016). Встречаются пулевидные, кубооктаэдрические, удлиненные призматические, зубовидные, цилиндрические и другие формы магнетосом (Lefevre, Bazyliniski, 2013). Размеры магнетосом варьируют в пределах 35-120 нм, в клетке они как правило объединены в цепочку, что позволяет создавать общий магнитный момент (Bazyliniski, Schübbe, 2007; Lefevre, Bazyliniski, 2013). Магнитный момент, в свою очередь, способствует пассивной ориентации бактериальных клеток вдоль силовых линий магнитного поля. Такой способ магниторецепции в совокупности с последующим движением клеток при помощи жгутиков называется магнитотаксисом (Lefevre et. al., 2011). Магнитотаксис тесно связан с аэро- и хемотаксисом: МТБ в водной толще плывут в зону с оптимальным для их жизнедеятельности пониженным содержанием кислорода или полным его отсутствием (Рис. 1). Установлено также, что МТБ в северном полушарии движутся к северному магнитному полюсу (расположен недалеко от южного географического полюса), а в южном – к южному, в силу чего называются «север-ищущими» и «юг-ищущими» соответственно (Uebe, Schüler, 2016).

Господствующей теорией функции магнетосом в клетке является обеспечение МТБ способностью к магнитотаксису. Однако, за последние годы накопилось много примеров, не укладывающихся в концепцию магнитотаксиса. Так, в южном полушарии найдены «север-ищущие» бактерии и наоборот (Leão et. al., 2016); у некоторых МТБ магнетосомы не организованы в цепочки, а лежат

раздельно на одном конце клетки; встречаются также МТБ, синтезирующие более 1000 магнетосом на клетку, хотя для создания магнитного момента, необходимого для ориентировки вдоль силовых линий, достаточно 20-ти магнетосом (Lefevre, Bazylnski, 2013). Все это привело к появлению новых теорий о функциях магнетосом.

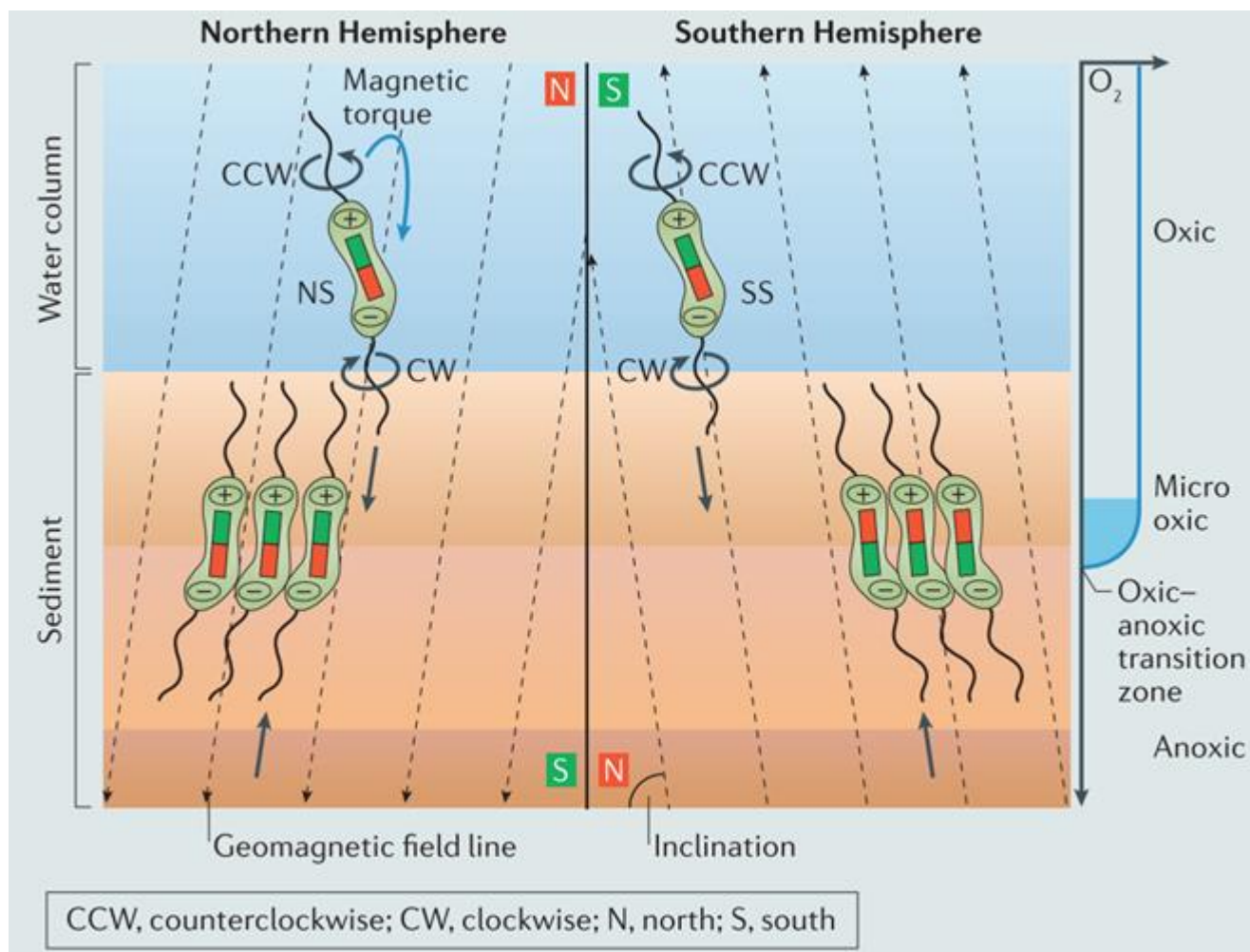


Рисунок 1. Использование магнитотаксиса МТБ для передвижения в зону окислительно-восстановительного перехода (Uebe, Schüler, 2016).

Например, было предположено, что магнетосомы используются для запасания железа или для получения энергии путем циклического окисления-восстановления элементов (Simmons, Edwards, 2006). Также предполагается, что роль магнетосом заключается в снижении токсичности внутриклеточных активных форм кислорода, и что для осуществления магнитотаксиса они стали использоваться позже (Lin et. al., 2020b). Кроме того, была высказана гипотеза о том, что магнетосомы способны защищать клетки от металлического стресса

(Muñoz et. al., 2020). Таким образом, вопрос о функциях магнетосом в клетках МТБ остается открытым, и требует дальнейшего изучения.

1.2. Биотехнологический потенциал МТБ и магнетосом

МТБ и магнетосомы имеют большой биотехнологический потенциал и применяются в самых различных областях от биомедицины до экологии (Vargas et. al., 2018). Преимущество использования МТБ и магнетосом для доставки лекарств заключается в том, что лекарство достигает своей цели в организме, не затрагивая нецелевые ткани благодаря приложенному магнитному полю. Так, штамм *Magnetococcus marinus* MC-1 использовался для транспортировки нанополисом с лекарственными средствами в регион колоректальной опухоли у мышей, и результаты показали повышение терапевтического эффекта (Felfoul et. al., 2016). В другом исследовании был создан комплекс, состоящий из противоопухолевого препарата доксорубин и магнетосом штамма *Magnetospirillum gryphiswaldense* MSR-1, с использованием глутарового альдегида в качестве сшивающего агента (Sun et. al., 2007). Противоопухолевая активность этого комплекса была исследована на клеточных линиях лейкемии человека (HL60) и рака молочной железы мышей (EMT-6). В результате было показано, что 80% препарата оставалось связанным с магнетосомой по истечении 48 часов, что свидетельствует о высокой степени эффективности такого комплекса (Sun et. al., 2008).

Помимо доставки лекарств, магнетосомы в биомедицине используются для лечения опухолей методом гипертермии. Для этого способа не выявлено побочных эффектов, и поэтому он имеет меньше ограничений для применения, чем химио- или радиотерапия (Moroz et. al., 2009). При гипертермии опухолевые клетки уничтожаются путем повышения их температуры до 37-45 °С, а опухоль уменьшается в размерах или полностью исчезает (Cheng et. al., 2016; AlphanDéry et. al., 2017). Кроме того, магнетосомы используются в качестве контрастных агентов при магнитно-резонансной томографии (Morillo et. al., 2014) клеток поджелудочной железы (Lee et. al., 2011), мозга (Orlando et. al., 2015; Boucher et. al., 2017), рака молочной железы (Xiang et. al., 2016) и др. Основным преимуществом использования магнетосом, в сравнении с химически созданным оксидом железа,

является возможность их использования в более низких концентрациях (Mériaux et al., 2015), а также более высокое сродство с клетками-мишенями, благодаря возможности модификации магнетосомной мембраны (Xiang et al., 2016).

Также, были предположены способы очистки сточных вод при помощи МТБ (Zhou et al., 2017). Так, в ряде исследований было показано, что кристаллы магнетита в магнетосомах могут аккумулировать медь, марганец и кобальт, если культуры МТБ растут в присутствии этих элементов в среде (Prozorov et al., 2007; Marcano et al., 2018). Учитывая дальнейшую возможность сепарации МТБ из загрязненных местообитаний методами магнитного обогащения, применение МТБ в целях биоремедиации имеет высокий биотехнологический потенциал (Tanaka et al., 2010; Tanaka et al., 2016).

Кроме того, была показана возможность использования МТБ для обнаружения патогенов в продуктах питания. К примеру, на основе магнетосом штамма MSR-1 была создана система, которая была связана со специфическим антигеном для обнаружения *Vibrio parahaemolyticus*, патогена, вызывающего желудочно-кишечные заболевания (Xu et al., 2014). Также, были созданы комплексы для детекции клеток рода *Salmonella* (Li et al., 2010a) и энтеротоксина *Staphylococcus aureus* (Wu et al., 2013).

1.3. Методы исследования МТБ

МТБ являются минорными компонентами микробных сообществ (Flies et al., 2005c). Благодаря магнитным свойствам, МТБ можно сепарировать от немагнитотактических бактерий для дальнейшего подробного изучения. Было разработано несколько методов сепарации МТБ, первый из которых - «race-track» (Wolfe et al., 1987; Schüler et al., 1999). Для его проведения предварительно осуществляется магнитное обогащение клеток путем крепления магнитов к внешним стенкам аквариума с исследуемым микрокосмом. Затем обогащенная клеточная фракция проводится через капилляр с ватной пробкой в середине в качестве фильтра и магнитом на обратном конце. Таким образом удается получить обогащенную фракцию клеток МТБ. Второй метод сепарации МТБ, «МТБ trap» (Jogler et al., 2009), представляет собой модифицированную версию «race-track».

Он не требует предварительного обогащения клеток, исследуемый микрокосм помещается непосредственно в установку, по бокам которой находятся стеклянные капилляры с магнитами на свободных концах. Однако, методы «race-track» и «MTB trap» являются селективными только для клеток, обладающих активной подвижностью и толерантностью к атмосферным концентрациям кислорода. Недавно, был разработан метод сепарации, не зависящий от клеточной подвижности, толерантности к кислороду и основанный только на их магнитных свойствах (Koziaeva et. al., 2020). Метод получил название «MTB-CoSe» и предполагает исследование микробного сообщества с использованием магнитной колонки, которая задерживает клетки с магнитными свойствами.

Одним из первых методов изучения МТБ является их выделение в чистые культуры путем посева на питательные среды. Чистые культуры помогают в экспериментальном исследовании физиологии МТБ и биоминерализации магнетосом, создают возможности для их промышленного и биомедицинского использования (Gareev et. al., 2021). К сожалению, за 60 лет изучения МТБ, было получено всего около 30 чистых культур МТБ, и все они принадлежат к двум филумам (Goswami et. al., 2022). Однако, использование методов изучения МТБ, не связанных с культивированием, позволило расширить наши представления о разнообразии МТБ. Так, методы оптической, просвечивающей (ПЭМ) и сканирующей (СЭМ) электронной микроскопии позволяют изучать строение и химический состав магнетосом (Zhang et. al., 2017). ПЭМ и СЭМ вместе с флуоресцентной *in-situ* гибридизацией (FISH) помогают провести корреляцию между морфологией клеток МТБ и геномными данными (Li et. al., 2017). Методы молекулярной биологии (ПЦР, клонирование, метагеномное секвенирование, секвенирование единичных клеток) с последующей биоинформатической обработкой данных позволяют реконструировать и изучать гены и геномы МТБ (Kolinko et. al., 2013; Lin et. al., 2013; Lin et. al., 2018). Кроме того, в последние годы было детектировано несколько геномов МТБ путем поиска генов синтеза магнетосом в открытых геномных базах данных (Burgess et. al., 1993; Lin et. al.,

2017b). Таким образом, использование вышеперечисленных методов способствовало изучению разнообразия МТБ.

1.4. Разнообразие МТБ

На сентябрь 2022 года представители МТБ детектированы в 13 различных филумах (Рис. 2) (Gareev et. al., 2021), в том числе включая результаты этой работы.

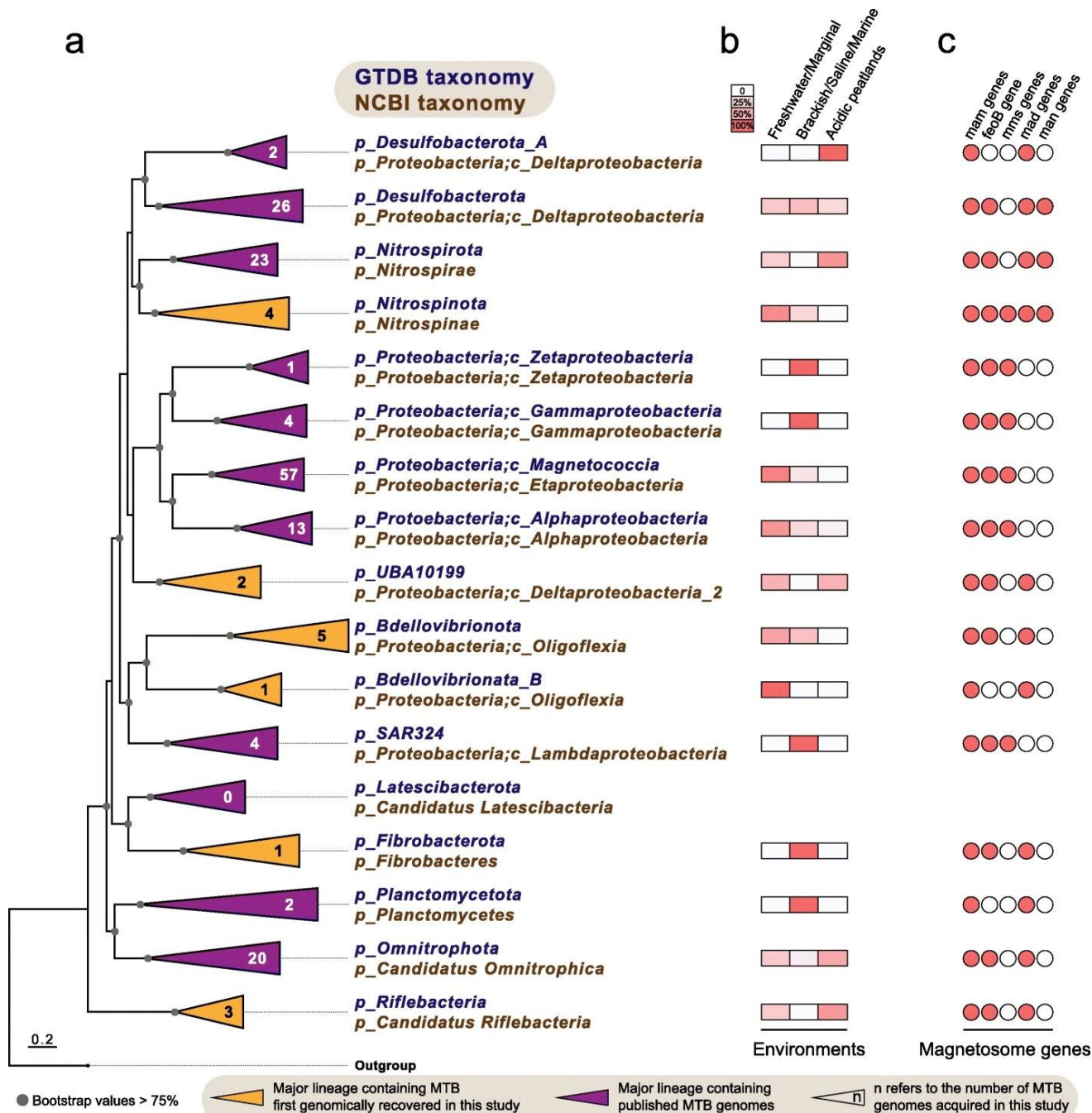


Рисунок 2. Распределение геномов МТБ в различных бактериальных филумах и различных средах. (А) Филогенетическое дерево, основанное на конкатенированной последовательности 120-ти однокопийных маркерных белков. (В) Распространенность МТБ в различных средах обитания. (С) Распределение генов синтеза магнетосом внутри МГК у разных филогенетических групп (Lin et. al., 2020a).

Чистые культуры известны только в двух из них. Еще в двух морфология клеток МТБ и магнетосом изучалась с помощью подходов, отличных от культивирования. В остальных 9 филумах детектированы только геномы МТБ, а их морфология неизвестна (Lin et. al., 2020a).

1.4.1. Филум *Pseudomonadota*

В филуме *Pseudomonadota* (бывш. *Proteobacteria* (Oren, Garrity, 2021)) насчитывается около 150 геномов МТБ, что представляет собой более половины всех геномов МТБ известных на сегодняшний день (сентябрь, 2022). Согласно Genome Taxonomy Database (GTDB) r207 (<https://gtdb.ecogenomic.org>) в данном филуме МТБ присутствуют во всех 4-х классах: *Alphaproteobacteria*, *Gammaproteobacteria*, *Magnetococcia*, *Zetaproteobacteria*.

1.4.1.1. Класс *Alphaproteobacteria*

В классе *Alphaproteobacteria* МТБ относятся к порядку *Rhodospirillales*. Наиболее изученными в этом порядке являются МТБ семейства *Magnetospirillaceae*. Клетки МТБ этого семейства имеют форму спиралл и содержат магнетосомы кубооктаэдрической или призматической формы магнетитового состава (Lefevre, Bazyliniski, 2013). МТБ также обладают респираторным типом метаболизма и являются хемоорганогетеротрофами, используя органические кислоты в качестве источника углерода (Schleifer et. al., 1991). Кроме того, МТБ этой группы являются анаэробами или микроаэрофилами, а при наличии высоких концентраций кислорода в среде не способны к синтезу магнетосом (Lin et. al., 2014b). В данном семействе получено самое большое количество чистых культур МТБ. Некоторые из них, например, *Magnetospirillum magneticum* AMB-1 (Burgess et. al., 1993) и *Magnetospirillum gryphiswaldense* MSR-1 (Schleifer et. al., 1991) (Рис. 3) являются модельными объектами для исследования МТБ. Все чистые культуры МТБ данного семейства способны к фиксации атмосферного азота и не растут при температуре выше 30°C (Lefevre, Bazyliniski, 2014). Среди представителей этого семейства также известны бактерии, не

способные к синтезу магнетосом, например, *Magnetospirillum aberrantis* SpK и *Magnetospirillum bellicus* VDY-1 (Thrash et. al., 2010; Горленко и др., 2011).

Помимо семейства *Magnetospirillaceae*, порядок *Rhodospirillales* также включает несколько других семейств, в которых получены чистые культуры МТБ, например *Magnetospiraceae* (*Magnetospira* sp.QH-2 (Zhu et. al., 2010) и *Magnetospira thiophila* MMS-1 (Williams et. al., 2012)), *Magnetovibrionaceae* (*Magnetovibrio blakemorei* MV-1 и MV-2 (Bazyliniski et. al., 2013a)), *Terasakiellaceae* (*Terasakiella magnetica* PR-1 (Monteil et. al., 2018), *Terasakiella* sp. SH-1 (Du et. al., 2019)) (Рис. 3).

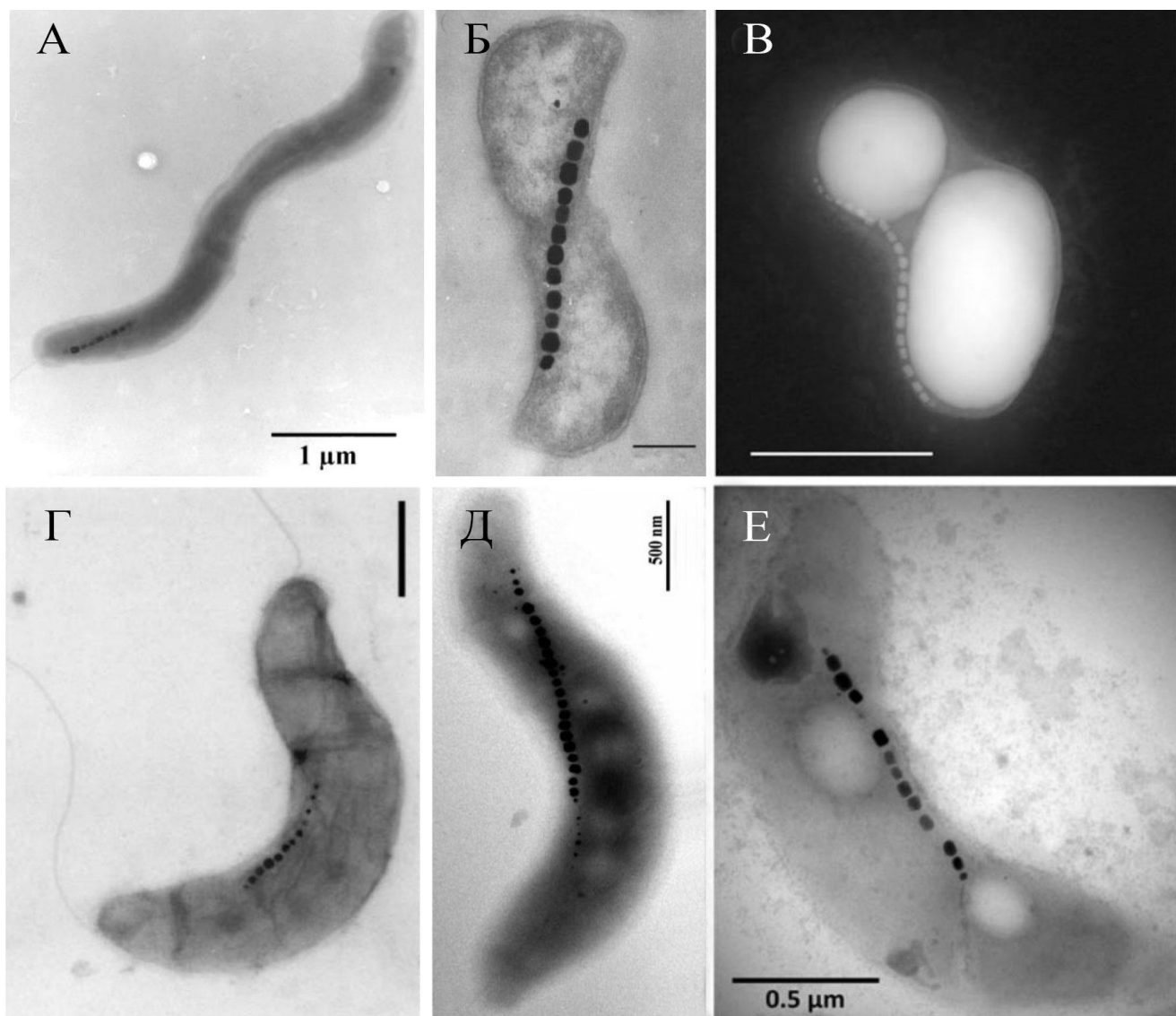


Рисунок 3. Морфология клеток и магнетосом МТБ класса *Alphaproteobacteria*. (А) *Magnetovibrio blakemorei* MV-1 (Bazyliniski et. al., 2013a), (Б) *Magnetospira thiophila* MMS-1 (Williams et. al., 2012), масштабная линейка 0.5 мкм, (В) штамм CCP-1 (Monteil et. al., 2021), масштабная линейка 1 мкм, (Г) *Magnetospirillum gryphiswaldense* MSR-1 (Schleifer et. al., 1991), масштабная линейка 0.5 мкм, (Д) *Magnetospirillum magneticum* AMB-1 (Burgess et. al., 1993), (Е) *Terasakiella magnetica* PR-1 (Monteil et. al., 2018).

Также, в семействе WMHbin7 известны геномы МТБ, однако никаких данных о морфологии его представителей неизвестно (Lin et. al., 2018).

Кроме того, в порядке *Rhodospirillales* были детектированы бактерии, способные вместе с синтезом магнетосом к биоминерализации гранул аморфного карбоната кальция: ССР-1 (Calcium Carbonate Producing bacterium #1) (Monteil et. al., 2021), *Rhodospirillaceae* bacterium XQGS-1 (Liu et. al., 2021a), '*Azospirillum magnetospirillum*' WYHS-1 (Li et. al., 2021). Было предположено, что эти бактерии играют роль в накоплении кальция в кальций-содержащих минералах (Liu et. al., 2021a). Также высказано предположение, что внутриклеточные включения карбоната кальция служат балластом для установления вертикального положения бактериальной клетки в химически стратифицированной среде (Monteil et. al., 2021).

1.4.1.2. Класс *Magnetococcia*

В классе *Magnetococcia* известно 78 геномов МТБ. Все они относятся к порядку *Magnetococcales*. Клетки большей части представителей, у которых изучена морфология обладают кокковидной формой (Рис. 4), что и дало название классу, однако известен и палочковидный представитель (Zhang et. al., 2013). Все МТБ этого класса способны к биоминерализации магнетосом. Магнетосомы у этой группы кубооктаэдрические или призматические магнетитового состава, сходные по всем параметрам с магнетосомами у МТБ класса *Alphaproteobacteria*. Многие представители содержат серные включения, даже при очень низкой концентрации сульфида в окружающей среде (Lefevre, Bazyliniski, 2013). МТБ этого класса преимущественно являются хемолитоавтотрофами, но также способны использовать сукцинат (*Magnetofaba australis* IT-1) или ацетат (*Magnetococcus marinus* MC-1) для хемогетеротрофного роста (Bazyliniski et. al., 2013b; Morillo et. al., 2014).

В порядке *Magnetococcales* известно 13 семейств. Культивируемые представители получены из морских источников и принадлежат семейству *Magnetococcaceae*, а именно: '*Magnetococcus massalia*' MO-1 (Ji et. al., 2017),

Magnetococcus marinus MC-1 (Bazylnski et. al., 2013b) и '*Magnetofaba australis*' IT-1 (Morillo et. al., 2014). Все они являются облигатными микроаэрофилами, а штамм

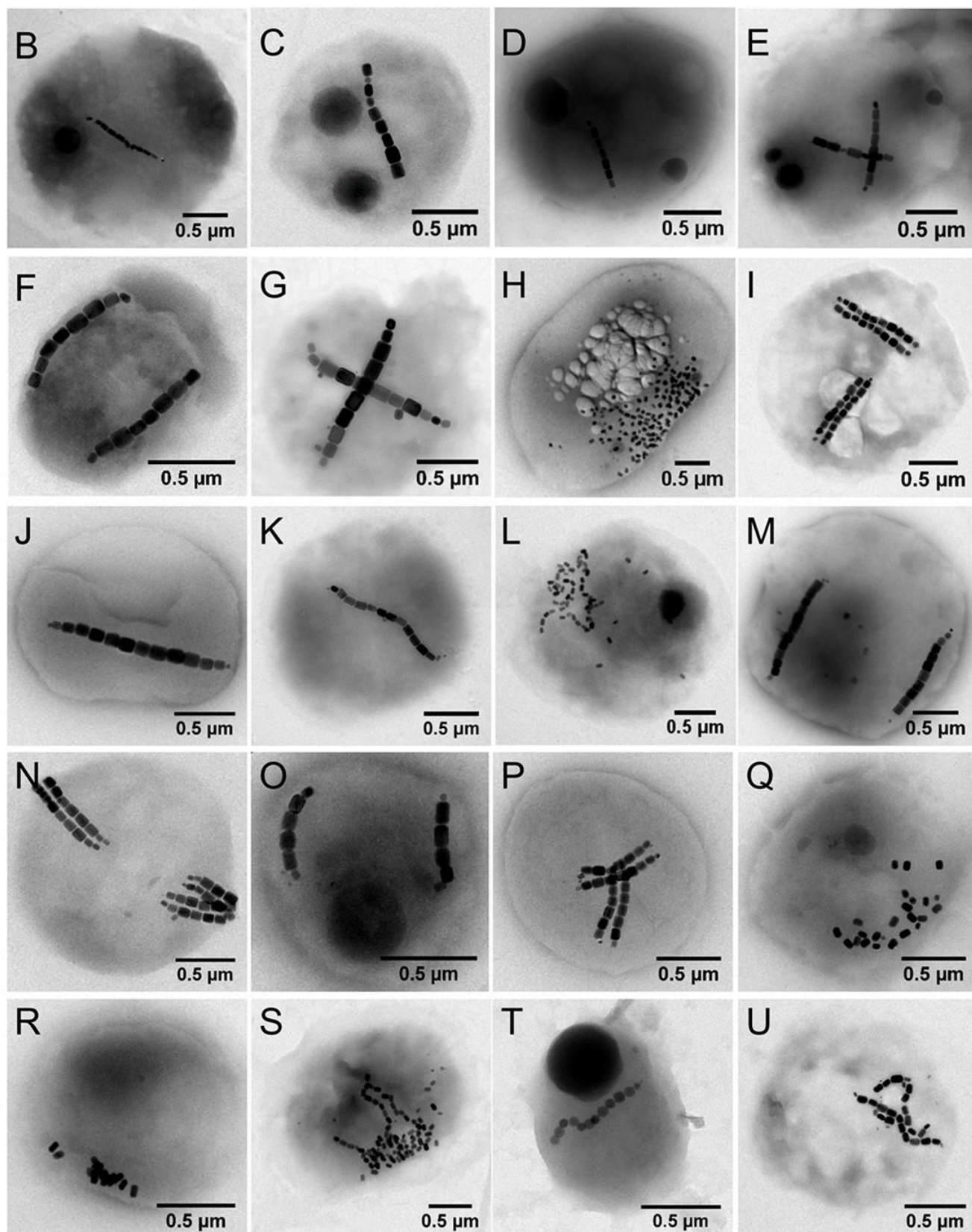


Рисунок 4. Морфология клеток и магнетосом МТБ класса *Magnetococcia* (Liu et. al., 2021b).

МС-1 способен к фиксации атмосферного азота. Кроме того, МС-1 и МО-1 могут расти автотрофно в присутствии сульфида и тиосульфата в среде (Williams et. al., 2006; Lefèvre et. al., 2009). Уникальным свойством морских магнитотактических кокков является их высокая скорость движения (до 300 мкм/сек), осуществляемая двумя пучкам жгутиков, расположенных на одном конце клетки (Lefe et. al., 2009; Lefèvre et. al., 2009).

Из пресноводных представителей МТБ методами, не основанными на культивировании, подробно исследован *Ca. Magnetaquicoccus inordinatus* UR-1 из семейства *Magnetaquicoccaceae*. Идентифицированная клетка имела удлиненные призматические магнетитовые магнетосомы, не организованные в цепочки, которые были сгруппированы на одной стороне клетки (Koziaeva et. al., 2019). Анализ генома UR-1 выявил потенциальную способность к хемолитоавтотрофии путем окисления восстановленных соединений серы.

В остальных семействах класса *Magnetococcia* разнообразие МТБ представлено только геномными данными, морфология клеток и магнетосом этих представителей на данный момент неизвестна (Lin et. al., 2020a). Помимо геномных исследований, известно большое количество работ, в которых изучается морфологическое разнообразие магнитотактических кокков, а их филогенетическое положение определяется на основе последовательностей генов 16S рРНК (Zhang et. al., 2017; Liu et. al., 2021b). Благодаря таким исследованиям было получено большое количество данных о морфологическом разнообразии МТБ класса *Magnetococcia* и их магнетосом.

1.4.1.3 Класс *Gammaproteobacteria*

В классе *Gammaproteobacteria* известно всего 6 геномов МТБ, которые относятся к трем порядкам: *Chromatiales*, *Thiohalomonadales* и GCF-002020875. Чистые культуры получены для штаммов BW-2 (*Thiohalomonadales*) и SS-5 (*Chromatiales*) (Geurink et. al., 2020; Trubitsyn et. al., 2021) (Рис. 5). Оба представителя палочковидной формы со жгутиками на одной стороне клетки, синтезируют кубооктаэдрические или удлиненные призматические магнетитовые магнетосомы. Штамм BW-2 способен только к хемоавтотрофному росту, используя

сульфид и тиосульфат в качестве доноров электронов (Lefèvre et. al., 2012). Клетки также обладают нитрогеназной активностью. Штамм SS-5, как и BW-2, растет хемолитоавтотрофно, но также способен к росту на сукцинате. Он не способен к синтезу серных глобул, однако обладает запасами фосфорных включений. Кроме того, этот штамм не способен к фиксации атмосферного азота (Lefèvre et. al., 2012). Еще 4 представителя МТБ из класса *Gamma proteobacteria* известны благодаря наличию их геномов, морфология их клеток и магнетосом неизвестна, а метаболические способности не изучены (Lin et. al., 2020a).

Также, в данном классе существует несколько МТБ, для которых не получены геномные данные, но исследованы их морфология и экология. Так, из озера Миюн (Китай) с использованием FISH-ПЭМ подхода была исследована бактерия SHHR-1 палочковидной формы, синтезирующая около 15 призматических магнетосом (Li et. al., 2017). В лагуне Пирипири (Бразилия) был обнаружен штамм NS-1, демонстрировавший «север-ищущий» тип магнитотаксиса, нехарактерный для МТБ южного полушария (Рис. 5). Это открытие подтверждает идею о том, что магнитотаксис является сложным процессом и может регулироваться факторами, отличными от концентрации кислорода и окислительно - восстановительного градиента в водной толще.

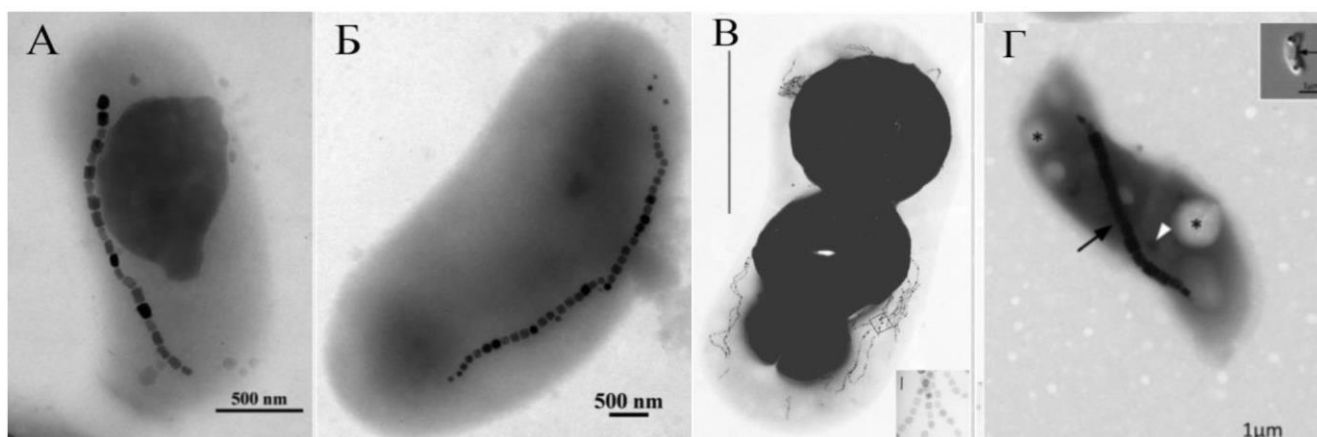


Рисунок 5. Морфология клеток и магнетосом МТБ класса *Gamma proteobacteria*. (А) штамм SS-5 (Trubitsyn et. al., 2021), (Б) штамм BW-2 (Descamps et. al., 2017), (Г) штамм GRS-1 (Таока et. al., 2014), масштабная линейка – 5 мкм, (Д) штамм NS-1 (Leão et. al., 2016).

Штамм GRS-1 был детектирован в пресноводном озере города Канадзава, Япония. Размер клеток GRS-1 составляет 13 мкм в длину, что делает их самыми

большими из известных на сегодняшний день клеток МТБ (Таока et. al., 2014). Клетки синтезируют около 300 удлинённых призматических магнетосом (Рис. 5).

1.4.1.4. Класс *Zetaproteobacteria*

Для МТБ в данном классе известно всего 2 генома, оба они представляют один вид порядка *Mariprofundales*. Геномы этих бактерий были получены из солоноватых вод (Lin et. al., 2018). Известные представители *Zetaproteobacteria* представляют собой нейтрофильные, литотрофные морские Fe^{2+} -окисляющие бактерии, обычно встречающиеся в средах богатых Fe^{2+} (Field et. al., 2015; Fullerton et. al., 2017). Также, представители этой группы были недавно идентифицированы и в морских средах, не содержащих повышенных концентраций железа (Laufer et. al., 2017). Морфология МТБ для этих геномов неизвестна, однако анализ магнетосомных генов предполагает синтез магнетитовых магнетосом.

1.4.2. Филум *Thermodesulfobacteriota*

В филуме *Thermodesulfobacteriota* (часть бывш. *Deltaproteobacteria*, бывш. филум *Desulfobacterota* (Waite et. al., 2020; Oren, Garrity, 2021) известно около 40 геномов МТБ, относящихся к классам *Desulfovibrionia*, *Desulfobacteria*, *Desulfobulbia* и JADFXK01.

В классе *Desulfovibrionia* получено 5 чистых культур представителей МТБ, которые являются облигатными анаэробными сульфатредукторами и синтезируют магнетитовые магнетосомы пулевидной формы (Sakaguchi et. al., 2002; Lefèvre et. al., 2011a; Lefèvre et. al., 2013a). Модельным объектом этого класса является *Desulfovibrio magneticus* RS-1, выделенный в чистую культуру из реки Камено в Японии (Sakaguchi et. al., 1993) (Рис. 6). RS-1 использует сульфат или фумарат для хемоорганогетеротрофного роста (Sakaguchi et. al., 1993; Sakaguchi et. al., 2002). Как у всех видов *Desulfovibrio*, у клеток RS-1 изогнутая палочковидная форма со жгутиком на одном конце клетки. Кроме того, RS-1 является единственным из известных штаммов МТБ способным к ферментативному метаболизму: пируват ферментируется до ацетата и водорода (Sakaguchi et. al., 2002). Было показано, что

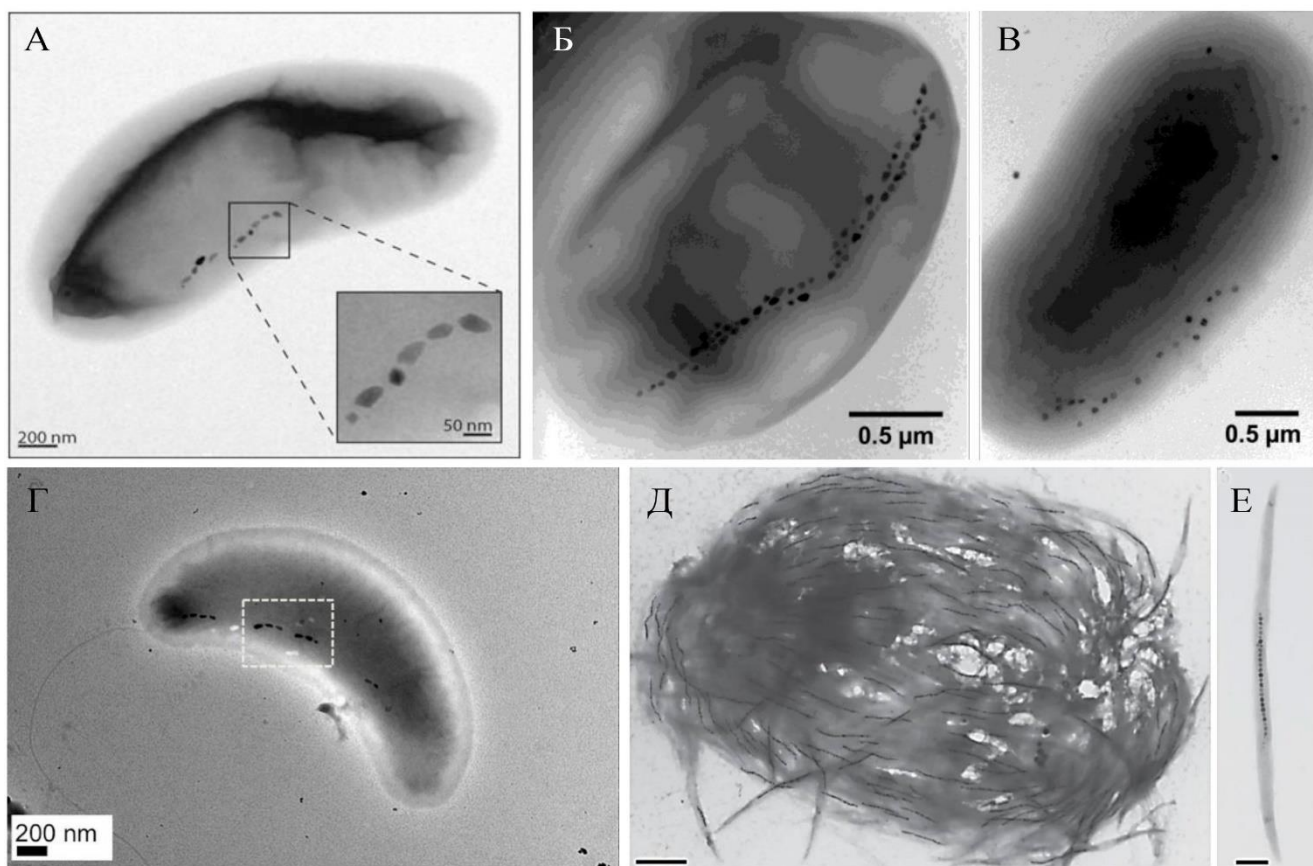


Рисунок 6. Морфология клеток и магнетосом МТБ филума *Thermodesulfobacteriota*. (А) *Desulfovibrio magneticus* RS-1 (Chariaou et. al., 2015), (Б) *Desulfamplus magnetovallimortis* BW-1, синтезирующий только магнетитовые магнетосомы (Descamps et. al., 2017), (В) *Desulfamplus magnetovallimortis* BW-1, синтезирующий только грейгитовые магнетосомы (Descamps et. al., 2017), (Г) *Desulfovibrio* sp. FH-1 (Shimoshige et. al., 2021), (Д) консорциум эктосимбиотических МТБ на хозяине – простейшем, масштабная линейка 2 мкм, (Е) эктосимбиотическая МТБ, отделенная от хозяина, масштабная линейка 0,5 мкм (Monteil et. al., 2019).

его клетки продуцируют большее количество магнетосом в условиях ферментативного роста (Byrne et. al., 2010). Также, в чистую культуру был выделен штамм *Desulfovibrio magneticus* FH-1, который имеет такие же метаболические свойства как у RS-1 (Lefevre et. al., 2016). Кроме того, в чистую культуру был выделен штамм FSS-1, относящийся к новому виду рода *Desulfovibrio* и растущий с использованием казаминовых кислот в качестве доноров электронов и сульфатов в качестве акцепторов (Shimoshige et. al., 2021) (Рис. 6). Также, были выделены три штамма облигатно алкалофильных, облигатно анаэробных, сульфатредуцирующих МТБ (ZZ-1, ML-1, AV-1), с оптимальным pH роста от 9,0 до 9,5 (Lefèvre et. al., 2011a). Все представители имеют форму вибрионов, способны к синтезу пулевидных магнетосом и, вероятно, являются штаммами *Desulfonatronum thiodismutans* (98,8% сходства по гену 16S рРНК) (Lefèvre et. al., 2011a),

алкалофильной сульфатредуцирующей бактерии, которая не способна к синтезу магнетосом. Все штаммы растут автотрофно и миксотрофно, используя водород и формиат в качестве доноров электронов (Lefevre, Bazyliniski, 2013).

Среди представителей МТБ класса *Desulfobacteria* в чистые культуры выделены *Desulfamplus magnetovallimortis* BW-1 (Descamps et. al., 2017) (Рис. 6) и штамм SS-2 (Lefèvre et. al., 2011b). Данные культуры имеют форму вибрионов размером 3-4 мкм и растут анаэробно. Они способны к биоминерализации пулевидных магнетосом магнетитового состава, общая численность которых может достигать до 100 на клетку. Для BW-1 было показано, что он способен к синтезу как магнетитовых, так и грейгитовых магнетосом, что контролируется концентрацией сульфида в среде (Lefèvre et. al., 2011b). BW-1 растет хемоорганогетеротрофно, используя сульфат в качестве акцептора электронов. В классах JADFХК01 и *Desulfobulbia* детектировано 6 геномов МТБ, морфология которых неизвестна.

Особый интерес представляют организмы, известные как «магнитотактические мультিকлеточные прокариоты» (ММП) (Рис. 7). Они представляют собой скопление отдельных клеток, которые взаимодействуют между собой, формируя единую структуру, часто называемую «агрегатом». Их диаметр составляет от 3 до 12 мкм (Bazyliniski et. al., 1990; Rodgers et. al., 1990) и состоит из 10-60 одинаковых клеток, которые передвигаются как единый организм (Simmons, Edwards, 2007). Клетки, разъединенные с целостной единицей, быстро погибают (Lefevre, Bazyliniski, 2013). Геномный анализ ММП *Ca. Magnetoglobus multicellularis* выявил у них потенциальную способность к сульфатному дыханию и окислению сукцината и ацетата (Abreu et. al., 2007). ММП способны синтезировать магнетосомы как магнетитового, так и грейгитового состава, а также в их клетках были детектированы немагнитные предшественники этих минералов, такие как макиавит и сфалерит (Posfay et. al., 1998). Грейгитовые магнетосомы обладают кубоктаэдрической, плеоморфной, удлинено-призматической, пулевидной формой, тогда как для магнетитовых магнетосом известна только пулевидная форма (Lins et. al., 2007).

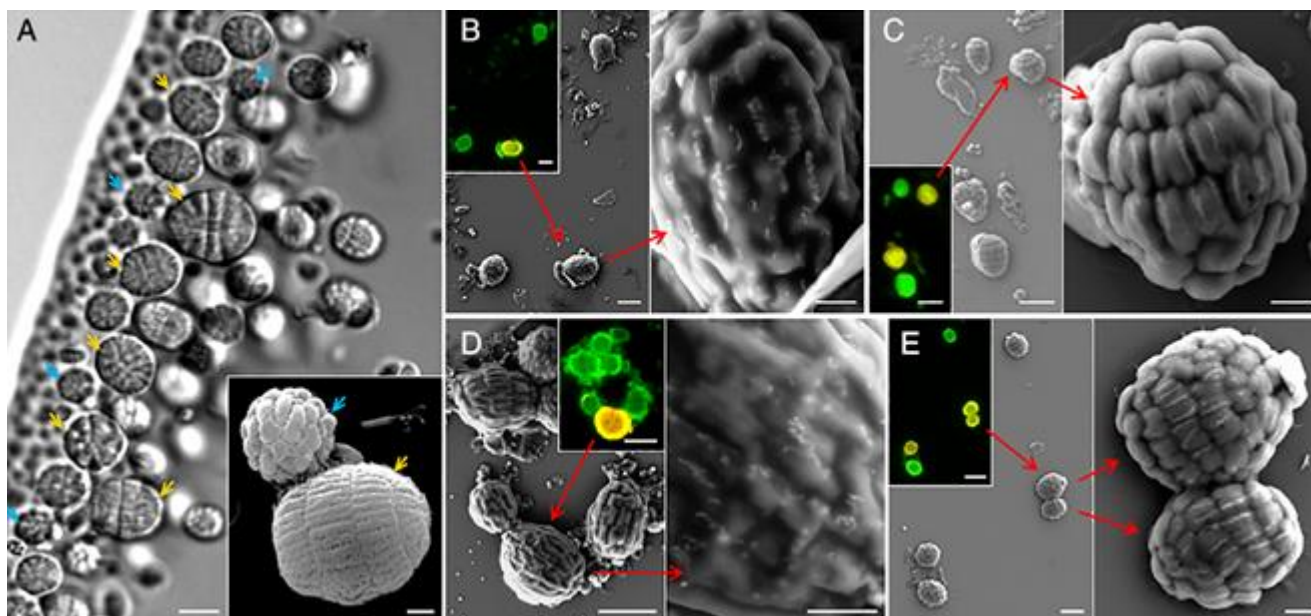


Рисунок 7. (А) Микрофотографии дифференциального интерференционного контраста и сканирующей электронной микроскопии (вставка) ММП штамма FS-1. Синие и желтые стрелки указывают на сферические и эллипсоидные ММП соответственно. (В-Е) Корреляционный FISH-(вставки) СЭМ анализ эллипсоидных ММП. Зеленым цветом обозначены бактерии, гибридованные только с универсальным бактериальным зондом EUB338, а желтым цветом – ММП, гибридованные как с зеленым универсальным зондом, так и со специфическими зондами. Красные стрелки соотносят ММП на микрофотографиях СЭМ с теми, которые специфически гибридованы в FISH-вставках (Chen et. al., 2016).

Выделяют два типа ММП: сферические и эллипсоидные (Chen et. al., 2016). Эллипсоидные ММП относятся к роду *Magnetanas*. К данному роду принадлежат *Ca. Magnetanas tsingtaoensis* (Zhou et. al., 2012), *Ca. Magnetanas drummondensis* (Chen et. al., 2016), *Ca. Magnetanas sp. SF-1* (Chen et. al., 2016) и *Ca. Magnetanas rongchenensis* (Chen et. al., 2015) (Рис. 7). Группа сферических ММП представлена такими видами как *Ca. Magnetomorum litorale* (Wenter et. al., 2009), *Ca. Magnetomorum rongchengroseum* (Zhang et. al., 2014), *Ca. Magnetomorum tsingtaoroseum* (Zhou et. al., 2013), *Ca. Magnetomorum sp. НК-1* (Kolinko et. al., 2014), *Ca. Magnetoglobus multicellularis* (Abreu et. al., 2007) и штамм XL-1 (Cui et. al., 2022).

Кроме того, среди представителей МТБ филума *Thermodesulfobacteriota* был детектирован МТБ – эктосимбионт простейших (Рис. 6). Основываясь на метаболических свойствах его генома, было показано, что данный представитель – анаэроб, сульфатредуктор и хемолитоавтотроф, который вероятно восстанавливает сульфат с участием водорода, получаемого из органелл, подобных гидрогеносомам, лежащим в плазматической мембране простейшего. Было

показано, что эти МТБ потребляют водород, помогают в магниторецепции и служат источником питания для простейших, в симбиозе с которыми находятся (Monteil et. al., 2019).

1.4.3. Филум *Nitrospirota*

В филуме *Nitrospirota* нет культивируемых представителей МТБ. Морфология МТБ и магнетосом была изучена с использованием методов, не основанных на культивировании. Было показано, что все МТБ данного филума, для которых известна морфология, синтезируют магнетосомы только магнетитового состава и пулевидной формы (Lin et. al., 2017b).

Известно 40 геномов МТБ, относящихся к данному филуму, и все они принадлежат к классу *Thermodesulfovibrionia*, порядку *Thermodesulfovibrionales* и представлены в двух семействах: *Magnetobacteriaceae*, *Dissulfurispiraceae*. В семействе *Magnetobacteriaceae* все известные представители способны к биоминерализации магнетосом, а в семействе *Dissulfurispiraceae* известны и представители немагнитотактических бактерий (Zhang et. al., 2021). На основе геномных данных было предположено, что МТБ филума *Nitrospirota* ведут автотрофный образ жизни и способны к фиксации CO_2 с использованием путей Вуда-Льюнгдала или цикла Кальвина (Jogler et. al., 2010; Lin et. al., 2014a; Kolinko et. al., 2016;). Кроме того, была выявлена потенциальная способность этих МТБ к восстановлению сульфата до сульфита, а затем до сульфида в бескислородной среде (Zhang et. al., 2021). У большинства МТБ этого филума обнаружена способность к денитрификации, а у некоторых еще и к фиксации азота. Также, у всех представителей были детектированы гены синтеза жгутикового и хемотактического аппаратов, участвующих в магнитохемотаксисе (Zhang et. al., 2021).

Семейство *Magnetobacteriaceae* содержит наибольшее количество известных МТБ данного филума. МТБ рода *Magnetobacterium* представляют особый интерес, так как способны синтезировать большое количество магнетосом. Так, клетки *Ca. Magnetobacterium bavaricum* ТМ-1 представляют собой палочки, длиной 6-9 мкм, содержащие до 1000 магнетосом на клетку, организованных в несколько цепочек

(Spring et. al., 1993) (Рис. 8). Представители *Ca. Magnetobacterium casensis* MYR-1 (Lin et. al., 2014a) идентичны по морфологии клеток и магнетосом с ТМ-1 (Рис. 8). Клетки *Ca. Magnetobacterium cryptolimnobacter* XYR имеют меньший размер, 5-7 мкм и меньшее количество магнетосом, до 150 на клетку (Zhang et. al., 2021) (Рис. 8).

Второй изученный род – *Magnetominusculus*. Представителями этого рода являются *Ca. Magnetominusculus xianensis* НСН-1 (Lin et. al., 2017a), который изучен на основе геномных данных, и штамм МНВ-1 (Flies et. al., 2005a), для которого известна морфология клеток. Клетки МНВ-1 имеют форму палочек, размером 1,5 мкм, синтезирующие 30-60 магнетосом, расположенных в 2 цепочки. Род *Magnetomicrobium* содержит одного представителя МТБ – *Ca. Magnetomicrobium cryptolimnococcus* ХУС, клетки которого размером 2-4 мкм обладают кокковидной формой и содержат до 145 магнетосом, объединенных в 4-8 цепочек (Zhang et. al., 2021) (Рис. 8). В семействе *Dissulfurispiraceae* известно 4 генома МТБ, морфологические данные для которых неизвестны.

1.4.4. Филум *Omnitrophota*

В филуме *Omnitrophota* известно около 25 геномов МТБ, которые принадлежат к классам Koll11 и *Omnitrophia*. С использованием технологии секвенирования единичной клетки был детектирован представитель МТБ *Ca. Omnitrophus magneticus* SKK-01 (Kolinko et. al., 2012) (Рис. 8). Клетки данного штамма овоидной формы размером около 2,5 мкм способны к биоминерализации магнетосом пулевидной формы магнетитового состава, собранных в 4-5 цепочек (Kolinko et. al., 2012). Анализ метаболического потенциала выявил способность SKK-01 к фиксации атмосферного азота и восстановлению сульфита до сульфида и фиксации CO₂ посредством восстановительного цикла лимонной кислоты (Kolinko et. al., 2016). Для остальных представителей МТБ в этом филуме известны только геномные данные, анализ которых выявил потенциальную способность этих бактерий к синтезу как магнетитовых, так и грейгитовых магнетосом (Lin et. al., 2020a).

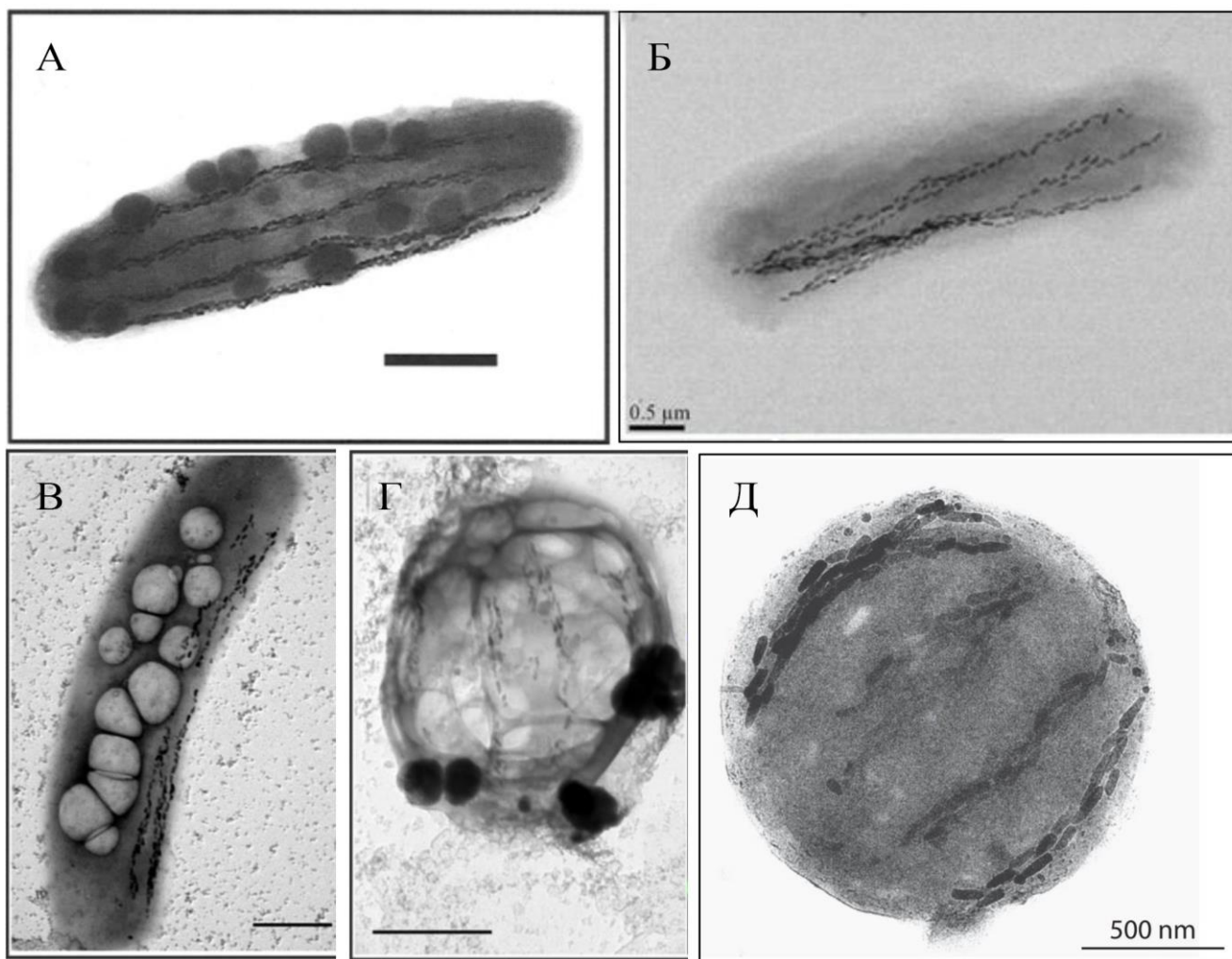


Рисунок 8. Морфология клеток и магнетосом МТБ филума *Nitrospirota*. (А) *Ca. Magnetobacterium bavaricum* TM-1 (Spring et. al., 1993), масштабная линейка 1 мкм, (Б) *Ca. Magnetobacterium casensis* MYR-1 (Lin et. al., 2014a), (В) *Ca. Magnetobacterium cryptolimnobacter* XYR (Zhang et. al., 2021), масштабная линейка 1 мкм, (Г) *Ca. Magnetomicrobium cryptolimnococcus* XYC (Zhang et. al., 2021), масштабная линейка 1 мкм, (Д) *Ca. Omnitrophus magneticus* SKK-01 (Kolinko et. al., 2012).

1.4.5. Другие филумы, в которых детектированы МТБ

За последние несколько лет благодаря развитию технологий метагеномного секвенирования было реконструировано 26 геномов МТБ, принадлежащих к семи филумам, в которых МТБ ранее не были обнаружены: *Latescibacterota*, *Placntomycetota*, UBA10199, *Bdellovibrionota*, SAR324, *Fibrobacterota*, *Riflebacteria* (Lin, Pan, 2015; Lin et. al., 2020a). На основе геномных данных для некоторых представителей этих филумов был предсказан химический состав их магнетосом. Так, МТБ филума *Latescibacterota* вероятнее всего синтезируют магнетосомы грейгитового состава, филума SAR324 – магнетитового, а филумов *Placntomycetota* и UBA10199 – как магнетитового, так и грейгитового (Lin et. al., 2020a). Однако,

для представителей этих филумов требуется визуализация их морфологии чтобы подтвердить или опровергнуть геномные предсказания.

1.5. Биогеография МТБ

В течение первых двух десятилетий после своего открытия, МТБ были обнаружены во многих местообитаниях в Северном (Blakemore, 1975a) и Южном полушариях (Kirschvink, 1980), а также на экваторе (Frankel, 1981). Это позволило предположить, что МТБ распространены повсеместно в водных экосистемах. Однако, долгое время считалось, что они обитают только при мезофильных и нейтрофильных условиях водных экосистем (Lin et. al., 2017b). В последние годы МТБ были обнаружены в самых разных местообитаниях по всей планете. Например, их находили в морских осадках на глубине около 600 м при температуре 8 °С в бассейне Санта-Барбара, в восточной части Тихого океана (Stolz et. al., 1986), а также на глубине 1000 м в Атлантическом океане (Petermann, Bleil, 1993). Кроме того, МТБ были детектированы в Марианской впадине на глубине 2023 м (Liu et. al., 2017), в гипералкалофильных местообитаниях в Калифорнии (Lefèvre et. al., 2011a) и в пробах воды и донных отложений из Антарктиды, где средняя температура воды во время отбора проб колебалась от 0,1 до 0,8 °С (Abreu et. al., 2016). В горячих источниках (Lefèvre et. al., 2010) и гиперсоленых озерах (Lefèvre et. al., 2012) также было обнаружено несколько представителей МТБ. Более того, симбионты простейших и двустворчатых моллюсков также были найдены среди МТБ (Dufour et. al., 2014; Monteil et. al., 2019).

Также, недавно МТБ были обнаружены в заболоченных почвах со слабокислым рН (Lin et. al., 2020a). Было показано доминирование МТБ филумов *Nitrospirota*, *Omnirotophota* и *Thermodesulfobacteriota* в болотных экосистемах, тогда как в подавляющем большинстве водных экосистем доминирующими являются магнитотактические кокки филума *Pseudomonadota* (Flies et. al., 2005a; Kozyaeva et. al., 2017). Кроме того, МТБ были детектированы в пресных водоемах России (Сигалевич, Кузнецов, 1986; Сигалевич, 1991; Чертов, 2000; Верховцева и др., 2002; Дзюба, 2013; Дзюба и др., 2013; Козяева и др., 2017; Kozyaeva et. al., 2019).

Таким образом, МТБ демонстрируют повсеместное распространение, давая основания полагать, что их разнообразие намного больше, чем известно на данный момент.

1.6. Биоминерализация магнетосом и магнетосомный генный кластер

1.6.1. Генетические основы синтеза магнетосом

Синтез магнетосом контролируется генетически. Знания о процессе биоминерализации магнетосом получены в основном из исследований, проведенных на двух модельных штаммах: *Magnetospirillum gryphiswaldense* MSR-1 и *Magnetospirillum magneticum* AMB-1, синтезирующих магнетитовые магнетосомы кубооктаэдрической формы. В MSR-1 в синтез магнетосом вовлечено около 40 генов, которые собраны в 5 оперонов: *mamAB*, *mamGFDC*, *mms6*, *mamXYZ* и *feoAB* (Рис. 9). Вместе они формируют кластер, названный магнетосомным генным кластером (МГК) (Lin et. al., 2017b). В обоих штаммах МГК фланкирован

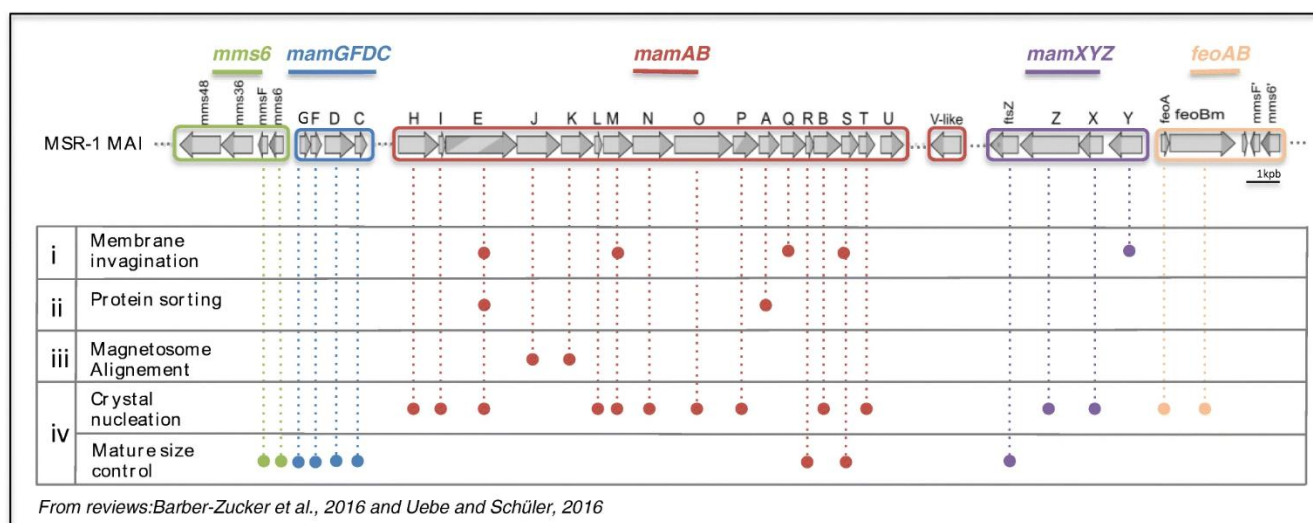


Рисунок 9. Организация генов синтеза магнетосом у *Magnetospirillum gryphiswaldense* MSR-1 и их роль в биоминерализации магнетосом (Dieudonné et. al., 2019).

транспозазами, тРНК, псевдогенами и IS-элементами, которые, предположительно, приводят к нестабильности МГК (Komeili, 2012). Потеря МГК наблюдалась у чистых культур МТБ в условиях стресса, вследствие чего они переставали синтезировать магнетосомы. Анализ геномов МТБ выявил сет из 9 генов, необходимых для синтеза магнетосом, присутствующих во всех МГК: *mamABEKMOPQI* (Uebe, Schüler, 2016). Основываясь на результатах детального

исследования штаммов MSR-1 и AMB-1, был предположен механизм биоминерализации магнетосом, основное участие в котором отводится *tam* генам. Процесс синтеза магнетосом был разделен на 4 этапа, в каждом из которых участвуют определенные Mam белки (Рис. 9).

1.6.2. Инвагинация мембраны

Магнетосомная мембрана является результатом инвагинации цитоплазматической мембраны (Komeili et. al., 2006). Точка инициации процесса инвагинации, по-видимому, не определяется специфическим составом липидов в мембране, а скорее запускается присутствием на ней определенных Mam белков (Uebe, Schüler, 2016) (Рис. 10).

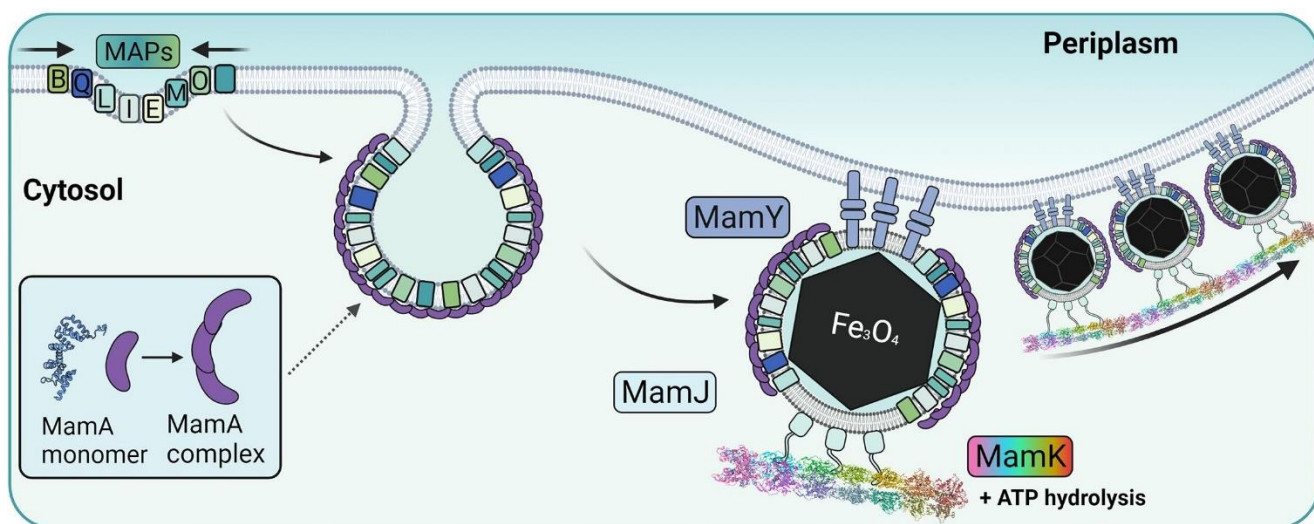


Рисунок 10. Предложенная модель стадий инвагинации мембраны, белкового сортирования и сборки магнетосом в организованную цепь (Ben-shimon et. al., 2021).

Среди них, мембранный белок MamB, вероятно, является основополагающим (Barber-zucker et. al., 2016; Uebe, Schüler, 2016). MamB действует как маркерный белок и отвечает за рекрутирование в точке инвагинации мембраны белков MamL, -Q и -Y в MSR-1 (Raschdorf et. al., 2016), а также MamI в AMB-1 (Murat et. al., 2010). На делеционных мутантах $\Delta tamAB$ AMB-1 было показано, что эта группа белков является необходимой, но не достаточной для инициации инвагинации мембраны (Murat et. al., 2010). Делеция этих белков приводила к появлению незрелых магнетосомных везикул ($\Delta tamM$, -L, -Q) или к полному их отсутствию ($\Delta tamB$) в MSR-1 (Raschdorf et. al., 2016). В AMB-1, кроме делеции *tamB*, в случае делеций

tamI, *tamL* and *tamQ* формирование везикул также не наблюдалось (Murat et. al., 2010). Было показано, что у мутанта, в котором отсутствует оперон *tamAB*, но присутствует искусственно созданный минимальный кластер генов *tamLQBIEMO* происходит инвагинация мембраны, но биоминерализация магнетита при этом не наблюдается. Кроме того, этого искусственного кластера было недостаточно для формирования магнетосомной мембраны при дополнительной делеции оперонов *tmsb* и *tamGFDC* (Raschdorf et. al., 2016). Таким образом, эти семь белков хоть и имеют важное значение, другие магнетосомные белки также необходимы для образования магнетосомной мембраны.

1.6.3. Сортинг магнетосомных белков

Этап сортировки заключается в адресации магнетосомных белков к формирующейся везикуле. Предположительно, в этом участвует белок MamA, присутствующий на магнетосомной мембране в большом количестве (Zeytuni et. al., 2011; Raschdorf et. al., 2017) (Рис. 10). Он содержит повторяющийся сайт белок-белкового взаимодействия, что обеспечивает его олигомеризацию и способность связывать другие белки (Zeytuni et. al., 2011). Поскольку MamA полностью покрывает магнетосомную мембрану, он может служить рецептором для других магнетосомных белков (Yamamoto et. al., 2010; Zeytuni et. al., 2011). Так, было обнаружено, что MamC, который является одним из наиболее распространенных белков на магнетосомных мембранах в клетках дикого типа, был неправильно локализован у MSR-1 мутантов с делецией *tamA* (Lohße et. al., 2014). MamE также содержит домен белок-белкового взаимодействия (PDZ домен) и прямо или косвенно участвует в процессе сортировки, поскольку при удалении *tamE* нарушается локализация нескольких магнетосомных белков (Quinlan et. al., 2012).

1.6.4. Биоминерализация магнетита и грейгита

После создания магнетосомной везикулы происходит транспорт соответствующих ионов внутрь и наружу везикулы для синтеза магнетита или грейгита в магнетосомах. В этом участвуют такие белки как MamB и MamM - два переносчика катионов двухвалентного железа из клетки внутрь магнетосомы. Было

показано, что делеция этих белков способствовала образованию пустых везикул и увеличению содержания железа в клетках (Uebe et. al., 2011). Также, в транспорте железа в магнетосому участвуют белки как MamH и MamZ, делеция которых приводит к синтезу кристаллов меньшего размера (Raschdorf et. al., 2013). Кроме того, предполагается, что MamO участвует в транспорте ионов напрямую или косвенно посредством активации MamE (Hershey et. al., 2016). Помимо транспорта железа, для контроля нуклеации и роста кристаллов необходимы определенные химические условия внутри магнетосомы. Для синтеза магнетита требуется щелочная среда (Uebe, Schüler, 2016). Как упоминалось выше, MamB и MamM вносят свой вклад в этот процесс, экспортируя протоны водорода и импортируя ионы железа в полость магнетосомы. Однако, железа, минерализованного при образовании магнетита, значительно меньше, чем протонов, высвобождаемых в просвет магнетосомы при этом процессе. Следовательно, необходим дополнительный экспорт протонов наружу магнетосомы для поддержания базовой среды внутри нее (Barber-zucker et. al., 2016). Предполагается, что в регуляции pH магнетосомной полости участвует белок MamN, имеющий гомологию с антипортером Na^+/H^+ . Делеция mamN приводит к образованию пустых везикул, что дополнительно подтверждает предполагаемую роль этого белка (Komeili, 2012).

Для образования кристаллов магнетита также необходимо определенное соотношение $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$. MamP, MamX, MamT и MamE содержат цитохромный домен с-типа, уникальный для МТБ и называемый магнетохромным доменом. Считается, что белки с магнетохромными доменами играют роль в окислении и восстановлении железа, поддерживая определенное соотношение $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$. Удаление этих генов вызывало дефекты в биоминерализации кристаллов (Li, 2021). Кроме того, на основании предсказания структуры и анализа последовательностей белка MamZ было предположено, что он также содержит домен, способствующий восстановлению железа, и поэтому, наряду с предполагаемой транспортной активностью, может участвовать в поддержании окислительно-восстановительного потенциала в магнетосомах (Raschdorf et. al., 2013).

При достижении оптимальных физико-химических условий в магнетосомной везикуле, синтезируется один кристалл магнетита на магнетосому, имеющий видоспецифичную морфологию (Arakaki et. al., 2014). Зарождение и рост таких кристаллов имеют две предложенные модели. Первая модель предполагает, что биоминерализация магнетита происходит путем прямого соосаждения растворимых Fe^{2+} и Fe^{3+} , тогда как вторая модель предполагает образование минералов-предшественников, которые затем претерпевают фазовые превращения в магнетит (Uebe, Schüler, 2016). Предыдущие крио-ПЭМ исследования показали, что зарождение и рост магнетита в растворе происходит через слияние первичных частиц размером 1-2 нм, без участия в этом процессе минералов-предшественников, что в какой-то степени подтверждает первую теорию (Baumgartner et. al., 2013). Анализ соосаждения железа показал, что белки Mms6 и Mms7 имеют сильное сродство к ионам Fe^{2+} , и, вероятно, эти белки инициируют нуклеацию путем увеличения локальной концентрации железа (Nudelman, Zarivach, 2014).

Магнитные свойства магнетита зависят от размера и формы кристалла, поэтому контроль над этими параметрами имеет важное значение (Müller et. al., 2020). Было установлено, что белки Mms5, Mms6, MamC и MamD способствуют росту кристаллов (Arakaki et. al., 2014). Удаление *mms5* и *mamC* привело к образованию кристаллов меньшего размера, чем у дикого типа, а удаление *mms6* и *mamD* привело к образованию более вытянутых кристаллов.

1.6.5. Выравнивание магнетосом в цепочки

В модельных организмах магнетосомы образуют цепочки, расположенные в центре клетки. Выравнивание в цепочки происходит одновременно с нуклеацией и ростом кристаллов. Одним из основных генов, связанных с организацией магнетосом, является *mamK* (Рис. 10). Продукт его экспрессии – актиноподобный белок, который может полимеризоваться в длинную белковую нить (Komeili et. al., 2006). Одновременно с полимеризацией MamK происходит связывание этого белка с магнетосомами, что способствует их перемещению из мест появления на внутренней мембране клетки в нужное место в клеточной полости. У делеционного

мутанта *tamK* структура цепи магнетосом дезорганизована (Komeili et. al., 2006). MamK также участвует в равномерном распределении магнетосом между дочерними клетками во время цитокинеза (Toro-Nahuelpan et. al., 2019). MamJ также участвует в выравнивании магнетосом в цепочки. Было показано, что MamJ прикрепляет магнетосомы к MamK посредством взаимодействия с мембранным белком MamE (Pan et. al., 2012). Однако, MamJ не присутствует во всех известных МГК, поэтому, вероятно, существуют другие белки, выполняющие схожую функцию. Кроме того, у рода *Magnetospirillum* в позиционировании магнетосомных цепочек в клетке участвует белок MamY. Этот белок способствует расположению магнетосомной цепи в центре клетки спиралевидной формы (Toro-Nahuelpan et. al., 2019).

1.7. Организация магнетосомного генного кластера

1.7.1. МГК представителей МТБ филума *Pseudomonadota*

МГК филума *Pseudomonadota* являются наиболее изученными, так как к ним относятся МГК модельных организмов (Uebe, Schüler, 2016). Генный состав и синтения *tamAB* оперона консервативны для всех МГК класса *Alphaproteobacteria* (Рис. 11). Как правило, этот оперон состоит из 16 и более генов, начинается с *tamH*

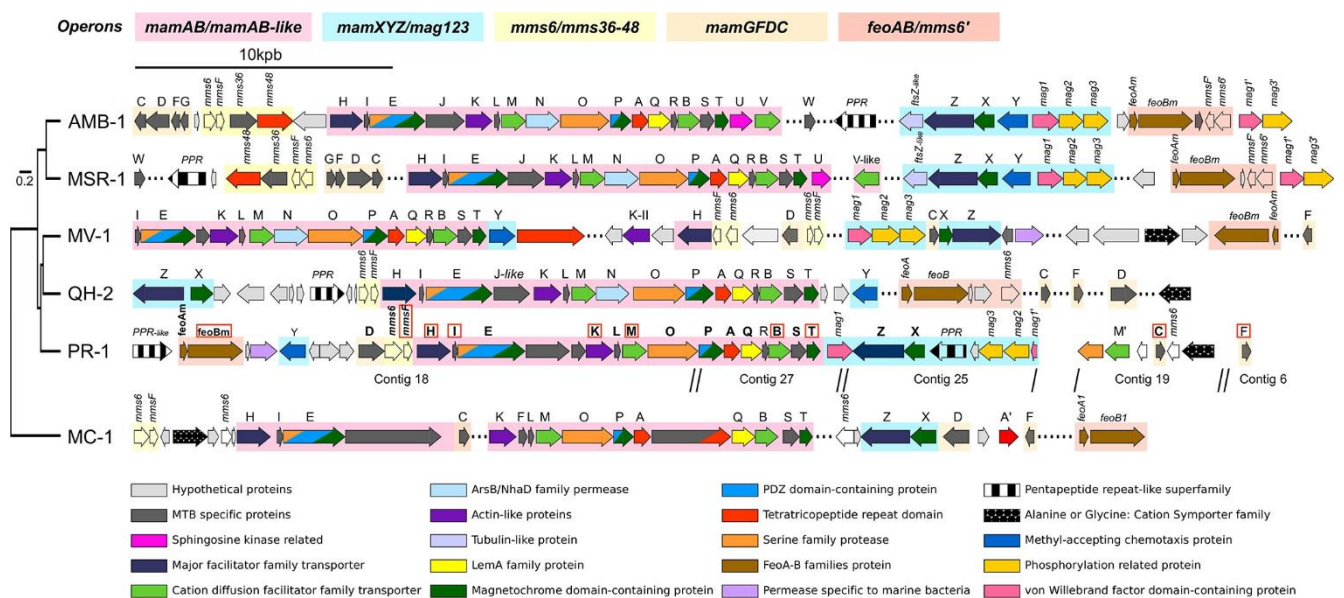


Рисунок 11. МГК представителей МТБ класса *Alphaproteobacteria* (Monteil et. al., 2018).

и заканчивается *tamT*, за исключением *Magnetovibrio blakemorei* MV-1, у которого *tamH* обнаружен в другом контиге (Monteil et. al., 2018). У представителей рода

Magnetospirillum также наблюдаются 2 дополнительных гена, *tamU* и *tamV*, после *tamT*. Другие опероны, присутствующие у модельных организмов, *tamGFDC*, *mms6-mmsF*, *feoAB_m* и *tamXY*, также присутствуют в всех МГК класса *Alphaproteobacteria*, однако они организованы иначе, чем у MSR-1 и AMB-1. Кроме того, у всех представителей, за исключением рода *Magnetospirillum*, *tamXY* образует кластер с тремя другими консервативными генами, наблюдающимися только в этом классе МТБ. Эти гены были названы *mag* генами (Monteil et. al., 2018).

МГК представителей класса *Magnetococcia* имеют схожий набор генов и схожую их синтению в сравнении с МГК класса *Alphaproteobacteria* (Рис. 12). У большинства из них также был обнаружен дополнительный контиг, содержащий вторую копию гена *tamK*, а у представителей семейства *Magnetaquicoccaceae* внутри *tamAB* оперона, кроме того, был обнаружен уникальный только для них ген, названный *maq1* (Koziaeva et. al., 2019).

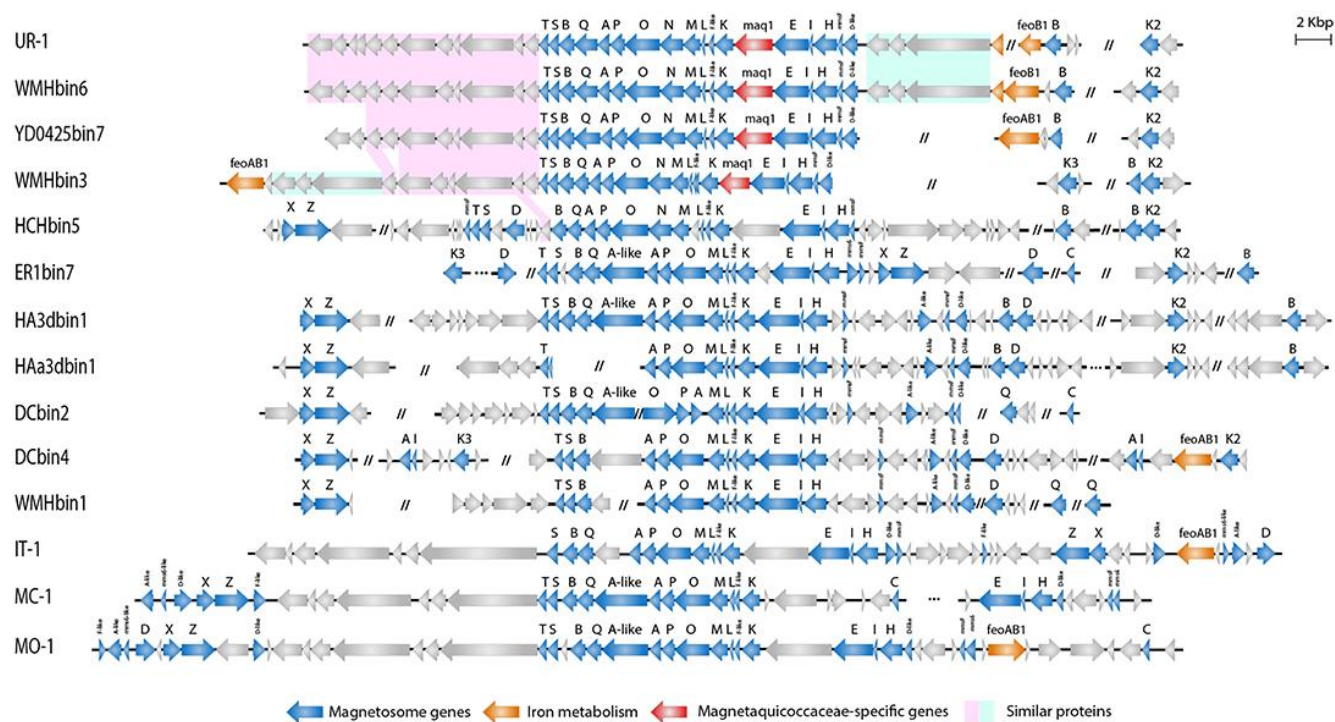


Рисунок 12. МГК представителей МТБ класса *Magnetococcia* (Koziaeva et. al., 2019)

МГК классов *Gamma*- и *Zetaproteobacteria* содержат гены *tamAB* оперона, и их синтения отлична от таковой у МГК классов *Alphaproteobacteria* и *Magnetococcia* (Lin et. al., 2020a) (Рис. 13). Кроме того, в МГК представителей этих

классов *feoA* и *feoB* гены находятся внутри *tamAB* оперона, а у *Zetaproteobacteria bacterium* PCbin4 в МГК также присутствует ген *mmsF* (Lin et. al., 2018).

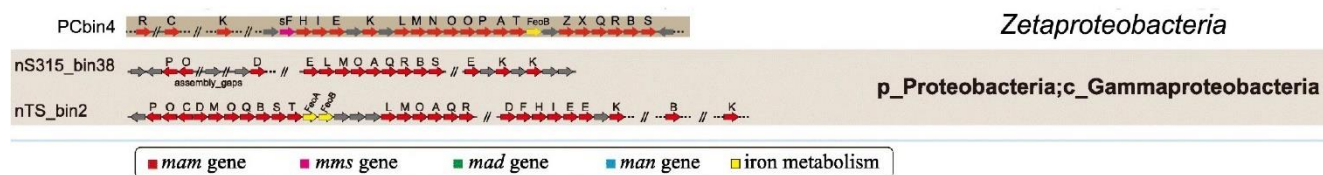


Рисунок 13. МГК представителей МТБ классов *Gamma*- и *Zetaproteobacteria* (Lin et. al., 2018; Lin et. al., 2020a)

1.7.2. МГК представителей МТБ филума *Thermodesulfobacteriota*

В МГК филума *Thermodesulfobacteriota* отсутствовали некоторые гены *tamAB*, *tamGFDC*, *mms6* и *tamXY* оперонов (Lefèvre et. al., 2013a) (Рис. 14).

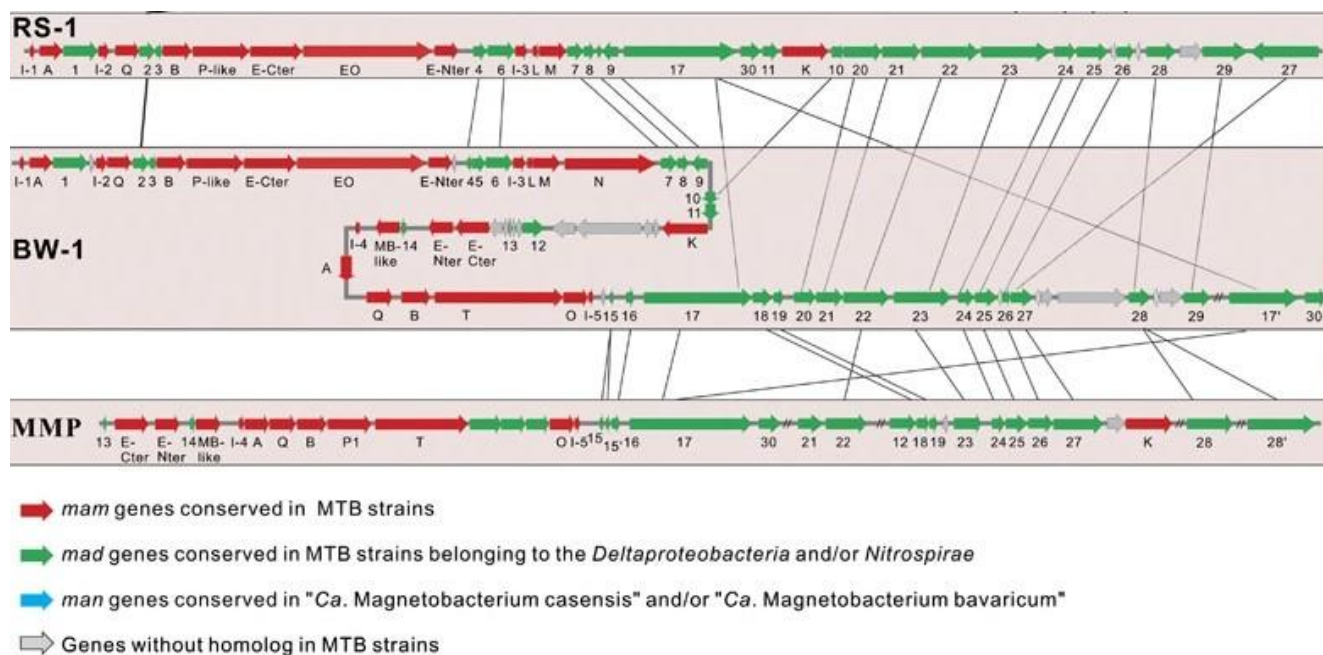


Рисунок 14. МГК представителей МТБ филума *Thermodesulfobacteriota* (Lin et. al., 2014a).

Также, было обнаружено, что у МТБ из *Thermodesulfobacteriota* имеется отдельный набор специфичных *mad* генов, которые, вероятно, участвуют в синтезе пулевидных магнетосом (Lefèvre et. al., 2013a). Функции *mad* генов подробно не изучены, но известно, что мутанты *Desulfovibrio magneticus* RS-1 без *mad2* имели редкие плохо оформленные кристаллы, не обладающие магнитным ответом (Rahn-lee et. al., 2015). Предположительно, *mad28* обладает функцией, схожей с функцией *tamK* – способствует образованию цепочек магнетосом (Lefèvre et. al., 2013a).

Разные представители МТБ филума *Thermodesulfobacteriota* синтезируют магнетитовые или грейгитовые магнетосомы, а *Desulfamplus magnetovallimortis* BW-1 способен к синтезу магнетосом обоих типов в зависимости от условий окружающей среды (Descamps et. al., 2017). Геномный анализ BW-1 позволил обнаружить 2 отдельных МГК, отвечающих за синтез магнетосом определенного типа (Lefèvre et. al., 2013a). Таким образом, за синтез магнетита и грейгита отвечают разные генные кластеры, и *mad* гены обнаружены в каждом из них.

1.7.3. МГК представителей МТБ филума *Nitrospirota*

У МТБ филума *Nitrospirota* МГК представлен генами *mamAB* и *feoAB* оперонов (Zhang et. al., 2021) (Рис. 15). Их синтения значительно отличается от таковой у

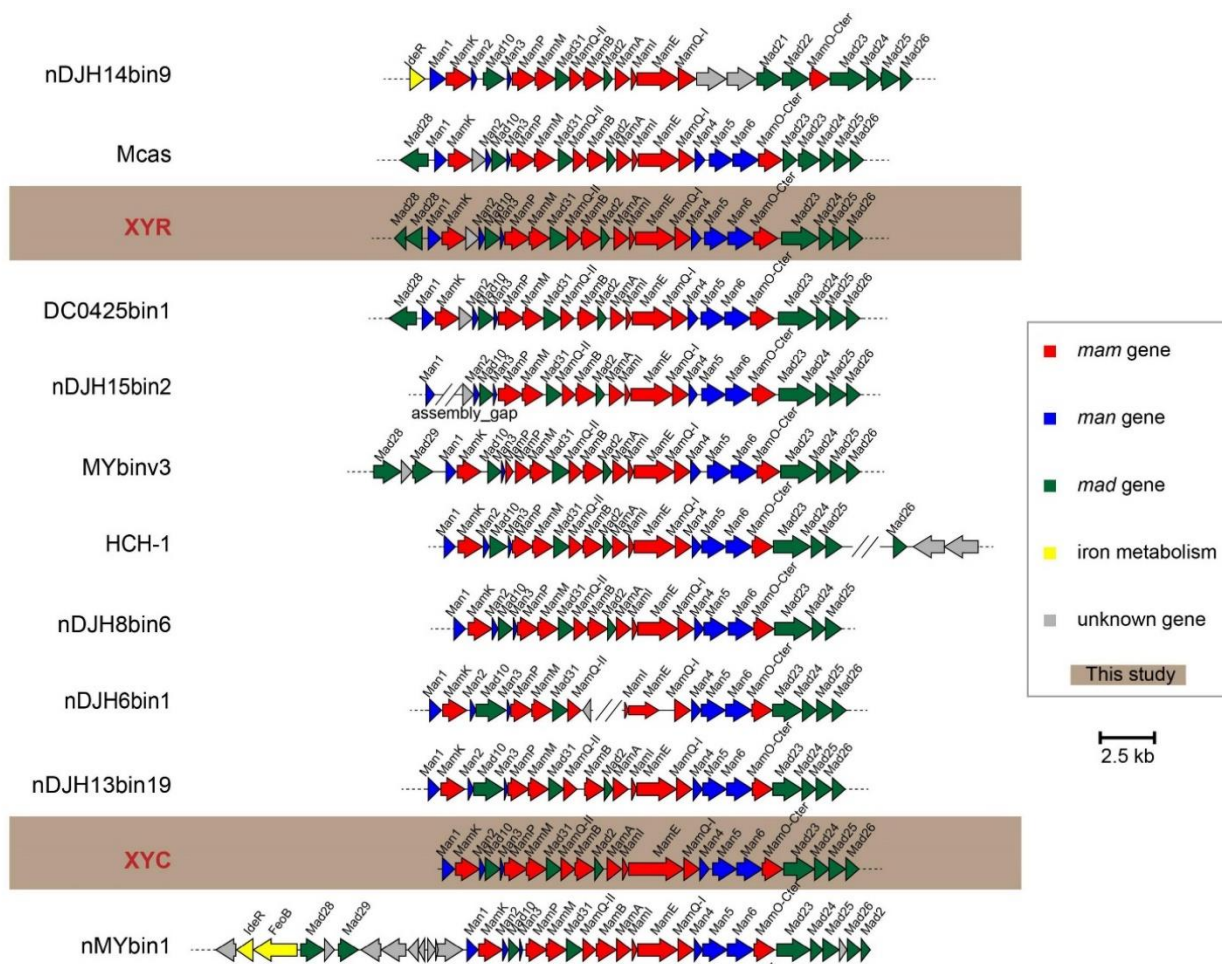


Рисунок 15. МГК представителей МТБ филума *Nitrospirota* (Zhang et. al., 2021).

МГК *Pseudomonadota*, но практически идентична у всех МТБ филума *Nitrospirota*. Кроме того, в МГК этих представителей известны уникальные для МТБ этого филума *man* гены (Lin et. al., 2014a). Предполагается, что они участвуют в

процессах формирования магнетосом и/или выстраивания их в цепочки, однако их роль в биоминерализации магнетосом не изучалась. Помимо *man* генов, в МГК представителей филума *Nitrospirota* присутствуют *mad* гены, впервые обнаруженные в МГК филума *Thermodesulfobacteriota* (Zhang et. al., 2021).

1.7.4. МГК представителей МТБ других филумов

МГК филумов, где представители МТБ известны благодаря наличию геномных данных имеют различный генный состав и синтению в сравнении друг с другом (Lin et. al., 2020a) (Рис. 16). Однако, среди МГК внутри одного филума состав генов и их расположение схожи. В МГК всех филумов присутствуют *man*, *feoA* и *feoB* гены.

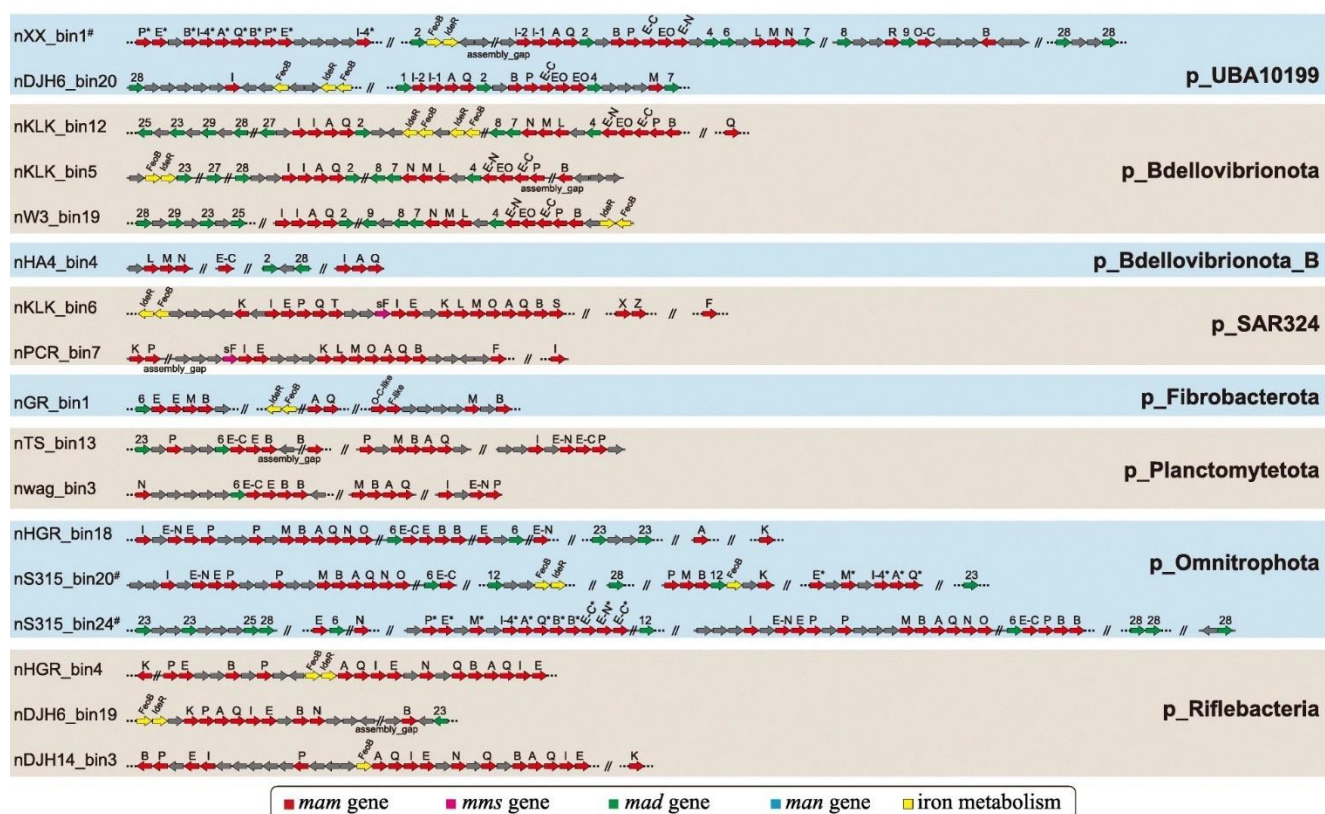


Рисунок 16. МГК представителей МТБ филумов UBA10199, *Bdellovibrionota*, SAR324, *Fibrobacterota*, *Planctomycetota*, *Omnitrophota*, *Riflеbacteria* (Lin et. al., 2020a).

Также, во всех МГК, кроме SAR324, обнаружены *mad* гены. В SAR324, в свою очередь, детектированы гены *mmsF*. Анализ геномов исследуемых МТБ выявил наличие генных кластеров, предположительно отвечающих за синтез магнетосом магнетитового состава в МГК всех изученных филумов, кроме *Latescibacterota*. МГК, способствующие синтезу грейгитовых магнетосом были

обнаружены у представителей МТБ филумов *Latescibacterota* (Lin, Pan, 2015), *Planctomycetota*, *Omnitrophota*, UBA10199 (Lin et. al., 2020a). Причем, у *Omnitrophota* и UBA10199 грейгитовые кластеры были детектированы в одном геноме с магнетитовыми (Lin et. al., 2020a).

1.8. Эволюция генов синтеза магнетосом у МТБ

1.8.1. Происхождение магнетосомного генного кластера

Важным вопросом в исследовании МТБ является происхождение и эволюция их генов биоминерализации магнетосом. Первые предположения об этих процессах были сформулированы в период, когда были детектированы первые МТБ с грейгит-содержащими магнетосомами. Это открытие позволило предположить, что МГК для синтеза магнетитовых и грейгитовых магнетосом произошли независимо друг от друга, то есть имеют полифилетическое происхождение (DeLong et. al., 1993).

После увеличения количества известных МТБ и в том числе их детекции в филумах *Nitrospirota* и *Omnitrophota*, наиболее вероятной представляется теория монофилетического происхождения МТБ: МГК произошел единожды от общего предка, независимо от минерального состава магнетосом (Lefèvre et. al., 2013c). По большей части, эти предположения были высказаны после обнаружения МТБ в филуме *Nitrospirota*, который, как считалось, имеет древнее происхождение (Lin et. al., 2017a). Однако, на генном уровне монофилетическое происхождение МГК, вероятно, справедливо только для генов, присутствующих в МГК всех МТБ, то есть *tam* генов *tamAB* оперона. Считается, что *tamAB* оперон является единственным носителем генетической информации, переданной от общего предка всех МТБ (Lefèvre et. al., 2013b). Такое предположение основано, например, на том, что опероны *tamGFDC* и *mms* у *Alphaproteobacteria*, по-видимому, были приобретены независимо друг от друга. Кроме того, *mad* и *man* гены, вероятно, также возникли независимо, поскольку они специфичны только для МТБ определенных филумов (Lefèvre et. al., 2013b). В случае, если *tamGFDC*, *mms*, *mad* и *man* гены выполняют одни и те же функции (например, контроль размера и формы магнетосом), это

означает, что даже если основная часть генов МГК имеют общее происхождение, остальные гены имеют полифилетическое происхождение. Альтернативная теория предполагает, что все эти группоспецифичные гены присутствовали в геноме последнего общего предка МТБ, но были утрачены в ходе эволюции некоторыми МТБ. Таким образом, предполагается, что МГК возник единожды в ходе эволюции, однако до конца не ясно как гены МГК передавались от общего предка в различные филогенетические группы (Lefèvre et. al., 2013c).

На сегодняшний день, неясным остается время возникновения МГК. Первые теории были высказаны, когда МТБ были известны только в филуме *Pseudomonadota*. Предполагалось, что общий предок этого филума содержал МГК. Учитывая тот факт, что представителей МТБ в этом филуме значительно меньше, чем неМТБ, было предположено, что эволюция бактерий этого филума сопровождалась многочисленными утратами генов (Lefevre, Bazyliniski, 2013). В пользу этого может говорить высокая способность чистых культур МТБ этого филума к потере МГК (Komeili, 2012). Вероятно, таксономические группы филума *Pseudomonadota* в которых не известны представители МТБ, произошли от организмов, утративших способность к синтезу магнетосом. Однако, нельзя исключать того, что МТБ в этих таксономических группах существуют, но еще не были обнаружены. После детекции МТБ в филумах *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota*, было высказано предположение, что общий предок этих трех филумов имел способность к биоминерализации магнетосом (Lefevre, Bazyliniski, 2013).

Также, были предприняты попытки узнать время появления МТБ путем анализа отложений биогенного магнетита, названных магнетофоссилиями (Amor et. al., 2020). Самые древние предполагаемые магнетофоссилии были обнаружены в строматолитах формации Тумбиана в Западной Австралии. Эти магнетофоссилии датируются периодом 2,7 миллиардов лет (Akai et. al., 1997). Кроме того, анализ молекулярных часов позволил датировать происхождение МТБ периодом 3,2 млрд лет, что соответствует Архейскому эону (Lin et. al., 2017a). Земля в тот период характеризовалась восстановительными условиями, а химический состав океана

отличался от современного более низким содержанием молекулярного кислорода и более высоким содержанием растворенного двухвалентного железа (Lin et. al., 2017a). Многочисленные данные свидетельствуют о том, что благодаря вулканическим процессам в океанах того периода, вероятно, было достаточно питательных веществ для поддержания существования микроорганизмов с анаэробным или микроаэрофильным метаболизмом (Buick, 2012). Все известные современные МТБ являются микроаэрофилами или анаэробами, и согласно анализу их метаболизма, питательных веществ в океанах Архейского эона могло быть достаточно для поддержания роста и развития МТБ. Также, в последнее время появляется все больше свидетельств того, что океаны во время Архейского эона не были равномерно аноксигенными, а имели окислительно-восстановительную стратификацию (Satkoski et. al., 2015). Такие воды также могли быть подходящей средой для возникновения и развития древних МТБ. Предположения о времени происхождения МТБ были основаны на данных о геномах из филума *Nitrospirota*. Предполагалось, что представители этого филума были наиболее близки к последнему общему предку МТБ (Lin et. al., 2017a). Однако, обнаружение принадлежности геномов МТБ к еще нескольким филумам показало, что существуют представители более близкие к последнему общему бактериальному предку, чем *Nitrospirota* (Lin et. al., 2018). Учитывая монофилетическое происхождение МГК, возникновение генов биоминерализации магнетосом должно состояться у общего предка всех известных МТБ-содержащих филумов.

На данный момент, общего предка МТБ можно проследить у корневых ветвей на бактериальном филогенетическом дереве. Такие результаты указывают на то, что последний общий бактериальный предок или его ближайшие потомки могли содержать гены биоминерализации магнетосом (Lin et. al., 2020a). Таким образом, увеличение данных о филогенетическом разнообразии МТБ дало основания предполагать, что процесс биоминерализации магнетосом является одним из древнейших процессов на планете.

1.8.2. Свидетельства вертикального и горизонтального наследования МГК

Одним из вероятных способов передачи МГК среди МТБ разных филогенетических групп является горизонтальный перенос генов (ГПГ). Первые предположения о таком пути наследования МГК возникли когда у модельных МТБ класса *Alphaproteobacteria* была обнаружена организация генов МГК схожая с мобильными геномными островами (Ullrich et. al., 2005). К примеру, МГК у *Magnetospirillum gryphiswaldense* MSR-1 содержит в себе большое количество генов транспозаз, интеграз и генов тРНК, которые действуют как сайты вставки для интеграз (Lefevre, Bazyliniski, 2013). Кроме того, GC состав области, которая содержит магнетосомные гены, зачастую различается с GC составом остального генома. В MSR-1 область, содержащая МГК, длиной 130 Кб, содержит 3 гена тРНК перед *mms* опероном, имеет GC состав, отличный от остального генома и содержит большое количество псевдогенов или генов и неизвестной функцией (Ullrich et. al., 2005). Еще одним свидетельством в пользу того, что МГК может переноситься горизонтально является то, что у мутантов МТБ, утративших способность к синтезу магнетосом, МГК утрачивается не частично, а полностью (Komeili, 2012). Кроме того, геномные области, организованные по типу островов, часто подвергаются геномным перестройкам: делециям, дупликациям и инверсиям (Juhás et. al., 2009). Все эти события были детектированы в МГК представителей МТБ рода *Magnetospirillum* после сравнительного анализа их геномов. Еще одним свидетельством ГПГ может служить неконгруэнтное положение МТБ на видовом дереве (к примеру, 16S рРНК) и на деревьях магнетосомных белков. Путем сравнительного анализа таких деревьев были выявлены ГПГ у МТБ разных видов, родов и семейств классов *Alphaproteobacteria* и *Magnetococcia* (Monteil et. al., 2018; Koziáeva et. al., 2019).

Однако, неконгруэнтность положения МТБ на филогенетических деревьях не носит всеобщий характер, и, по большей части, деревья конгруэнтны друг другу (Lefèvre et. al., 2013c). Такие результаты указывают на то, что дивергенция *mat* генов и генов 16S рРНК происходили аналогичным образом и свидетельствует о вертикальном наследовании МГК. Однако, если эта гипотеза и верна, она не

исключает возможности ГПГ магнетосомных генов в отдельных случаях. Также, не все МГК организованы по типу геномного острова, скорее это особенность для МТБ класса *Alphaproteobacteria*. В геномах других МТБ, например класса *Magnetococcia* (Schübbe et. al., 2009) или филума *Thermodesulfobacteriota* (Lefèvre et. al., 2013b) МГК не имеют признаков геномных островов. Это свидетельствует о том, что МГК либо наследовались вертикально, либо имел место ГПГ в ранний эволюционный период, и на сегодняшний день МГК в геномах стабильны.

Общепринятой на сегодняшний день теорией является происхождение грейгитового МГК путем дубликации магнетитового и его наследование путем ГПГ в древние эволюционные периоды. Альтернативная теория гласит, что дубликация и дивергенция древних МГК неизвестного типа привела одновременно к образованию МГК типа Fe_3O_4 и Fe_3S_4 у последнего общего предка всех бактериальных филумов, в которых известны МТБ (Lin et. al., 2020a) (Рис. 17).

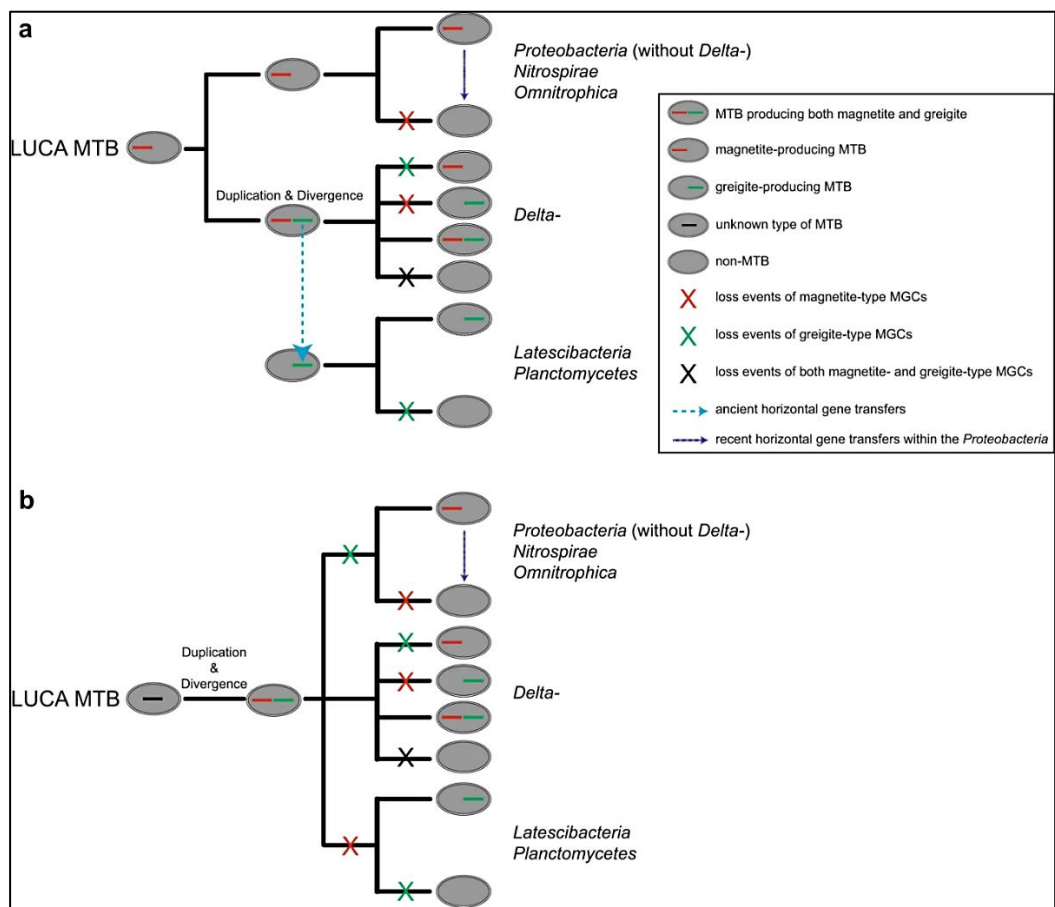


Рисунок 17. Две модели эволюции генов синтеза магнетосом (Lin et. al., 2018).

Однако, в обоих случаях предполагается, что в ходе эволюции преобладало вертикальное наследование генов МГК и происходили множественные его утраты,

при этом некоторые таксономические группы теряли оба магнетосомных кластера, а другие сохраняли один или оба типа. Теория преобладания вертикального наследования МГК превалирует в том числе и благодаря отсутствию доказательств ГПГ на уровне таксономических рангов выше классов.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Объекты исследования

Экспериментальные работы выполнялись в период 2018-2022 гг. В работе были исследованы геномы и метагеномы, задепонированные в открытые базы данных NCBI и IMG до апреля 2018 года. Также, объектами исследования были магнитотактические бактерии болотной почвы Дурыкинского оврага (дер. Чашниково, Солнечногорский р-н, Московская область, 56°02'56.0"N 37°09'53.0"E). Проба из Дурыкинского оврага была отобрана в июле 2017 г. с глубины 10 см от поверхности болотной почвы. Суммарный объем пробы составлял 3 литра. После отбора проба помещалась в стерильные пластиковые контейнеры и транспортировалась в лабораторию. Далее из пробы был сформирован микрокосм, который хранился около года в стеклянном аквариуме, в темноте, при комнатной температуре. Кроме того, в работе исследовалась тотальная ДНК магнитной фракции отобранных ранее (Koziaeva et. al., 2020) донных осадков озера Белое Бордуковское (Шатурский район, Московская область, 55°37'56"N, 39°44'38"E). Исследуемые образцы оз. Белое Бордуковское и Дурыкинского оврага были обозначены «LBB» и «DUR» соответственно.

2.2. Сепарация МТБ из микрокосмов

Для сепарации МТБ из исследованных микрокосмов был использован метод, получивший название «МТВ-CoSe» (Magnetotactic bacteria column separation) (Koziaeva et. al., 2020). Для его проведения изначально был приготовлен пятикратный натрий-фосфатный (PBS) буфер, состав которого (1х, г/л) был следующим: NaCl – 8; KCl – 0,2; Na₂HPO₄ – 1,44; KH₂PO₄ – 0,24. Раствор PBS буфера подвергался автоклавированию и далее использовался при сепарации МТБ. Для этого, из микрокосма в пластиковый контейнер отбирались керны воды и ила, к которым добавлялся PBS буфер, конечная концентрация которого в отобранном керне была 1,25х. К этой смеси также добавлялись стеклянные шарики 150-200 мкм диаметром (Sigma-Aldrich, США) с целью механического отделения бактерий от почвенных частиц. Затем, смесь помещалась на качалку ThermoShaker TS100

(Biosan, Латвия) на 15 минут при 100 об/мин. Полученный гомогенат, далее, фильтровался с использованием вакуумного давления и бумажных фильтров с диаметром пор 15-20 мкм с целью избавления от крупных почвенных частиц. После этого, полученный фильтрат переносился в пробирки, объемом 50 мл и центрифугировался в течение 10 минут при 4000g (Eppendorf Centrifuge 5804R, Германия). Весь полученный супернатант, сливался, за исключением 2 мл на дне пробирки, в которых затем ресуспендировались клетки, осевшие на дно пробирки.

После этого, полученную суспензию клеток переносили в колонку miniMACS (Miltenyi Biotec, Германия), обладающую магнитными свойствами и предварительно промытую PBS буфером (1,25x). После прохождения всего добавленного объема суспензии через колонку проводилась отмывка клеток неМТБ из колонки путем добавления PBS буфера (1,25x) до полного отсутствия клеток в смывочной жидкости. После того как никаких неМТБ в промывочной жидкости не обнаруживалось, колонка снималась с магнита и, таким образом, переставала обладать магнитными свойствами. В этот момент проводили смыв МТБ в отдельную пробирку с использованием 100 мкл PBS-буфера (1,25x). Наличие клеток МТБ после смывки проверяли по реакции клеток на изменение внешнего магнитного поля во время световой микроскопии с помощью микроскопа Eclipse E200 (Nikon, Япония).

2.3. Измерение физико-химических параметров

Одновременно с магнитным обогащением, 50 мл пробы воды из микрокосма использовалось для определения физико-химических параметров. Кроме того, в 10 мл пробы воды, обработанной ацетатом цинка, определялось содержание сероводорода. Анионный состав определялся с помощью ионного хроматографа Dionex ICS-1100 (Thermo Scientific, США), а общее содержание элементов – методом оптико-эмиссионной спектроскопии с индуктивно связанной плазмой на приборе Agilent 5110 ICP-OES (Agilent Technologies, США). Электропроводность воды определялась с помощью кондуктометрического анализатора жидкости HANNA HI 2300 (Hanna Instruments, США), pH и соленость воды измеряли с помощью pH-метра Acvilon (Acvilon, Россия).

2.4. Электронная микроскопия

Для просвечивающей электронной микроскопии (ПЭМ) клетки обогащенной магнитной фракции наносились на специальные подложки и изучались с помощью просвечивающего электронного микроскопа JEOL JEM-1011, оснащенного цифровой камерой и программным обеспечением Digital Micrograph (GATAN) при напряжении 80 кВ.

2.5. Выделение ДНК и амплификация

Образцы почвы из микрокосма Дурькинского оврага в трех повторностях, их фильтрат и магнитно-обогащенная фракция клеток использовались для выделения ДНК. ДНК выделяли с помощью набора DNeasy PowerSoil kit (Qiagen, Нидерланды). Чтобы получить достаточное количество ДНК для метагеномного секвенирования, была проведена полногеномная амплификация выделенной ДНК с использованием набора Genomiphi V2 DNA Amplification Kit (GE Healthcare, США). После этого, амплифицированная ДНК была очищена переосаждением с ацетатом натрия. Все этапы работы с ДНК проводились согласно рекомендациям производителя. Полученная ДНК хранилась при -20°C.

2.6. Секвенирование генов 16S рРНК и ПЦР в реальном времени

V3-V4 регион ампликонов 16S рРНК Дурькинского оврага был подвергнут высокопроизводительному секвенированию с использованием Illumina MiSeq (Illumina, США) и набора MiSeq Reagent Kit v2 (500 циклов) (Illumina, США), в соответствии с рекомендациями производителя. Полученные чтения размером 2×250 п.о. затем обрабатывались с помощью программы USEARCH v10 (Edgar, 2010). Парные чтения были демультимплексированы (-fastx_demux), объединены (-fastq_mergepairs), обрезаны для удаления последовательностей праймеров (-fastx_truncate) и отфильтрованы по качеству (-fastq_filter). Операционные таксономические единицы с нулевым радиусом (zOTE) были созданы с помощью UNOISE3 (Edgar, Flyvbjerg, 2015; Edgar, 2016) и оценены в базе данных SILVA с использованием параметров по умолчанию (SINA, <https://www.arb-silva.de/aligner/>, v1.2.11, SILVA reference database release 138.1) (Pruesse et. al., 2012). Альфа-

разнообразие микробных сообществ оценивалось с помощью команды USEARCH v10 -alpha_div. Количественное определение бактериального компонента в образцах почвы, фильтрата и магнитной фракции проводилось методом ПЦР в реальном времени с использованием праймеров Eub338F/Eub518R (Fierer et. al., 2005) и технологии SYBR Green I в ПЦР-буфере-RB (Синтол, Россия), содержащем пассивный референсный краситель ROX для нормализации сигнала флуоресценции реакционного красителя.

Реакционная смесь (25 мкл) содержала 2,5× ПЦР-буфера-RB (10 мкл), праймеры (0,25 мкл; 20 пМ/мкл), ДНК (5 мкл) и воду MQ. Система детекции в реальном времени CFX96 Touch™ (Bio-Rad, США) использовалась для амплификации со следующим протоколом: активация полимеразы 5 мин при 95°C, следующие 10 циклов – 15 сек при 95°C, 45 сек при 62°C, и 30 циклов -15 сек при 95°C, 45 сек при 60°C. Образцы анализировали в двух повторностях, отрицательным контролем служила реакционная смесь без ДНК-матрицы ddH₂O (Синтол, Россия). Численность бактерий получали путем сравнения сигналов от исследуемых образцов со стандартной кривой, полученной путем серийных разведений стандартного образца, очищенного с помощью набора WizardSV Gel and PCR Clean-Up System Kit (Promega, США) и затем клонированного в вектор pGEM-T (Promega, США) с целевым фрагментом ПЦР.

2.7. Метагеномное секвенирование

Метагеномное секвенирование проводилось для полученной после осаждения ДНК магнитной фракции двух исследуемых микрокосмов. Были получены короткие и длинные чтения, с помощью платформ DNBSEQ (MGI) и Oxford Nanopore Technologies соответственно. Для получения коротких чтений, библиотеки ДНК конструировали с помощью MGIEasy universal DNA library prep. Секвенирование библиотек ДНК проводилось с помощью платформы DNBSEQ-G400 (MGI Tech, Китай), с получением коротких парных чтений длиной 150 п.о. Для оценки качества чтений была использована программа FastQC v0.11.9 (<http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>). Некачественные чтения удалялись с помощью Trimmomatic v0.39 (Bolger et. al., 2014).

Для получения длинных чтений, с помощью набора NEBNext Companion Module for Oxford Nanopore Technologies Ligation Sequencing, конструировались библиотеки ДНК. Секвенирование полученных библиотек проводилось на приборе MinION с использованием проточной ячейки R9.4.1 (FLO-MIN106D). Для полученных длинных чтений производилась интерпретация сигналов (basecalling) и удаление некачественных чтений с помощью Guppy v3.4.4.

2.8. Сборка, аннотация и реконструкция метаболических путей геномов МТБ

Длинные и короткие чтения, полученные в результате секвенирований, использовались для получения гибридной метагеномной сборки с помощью SPAdes v3.13.0 (Bankevich et. al., 2012). Использование гибридной метагеномной сборки впервые применялось для реконструкции геномов МТБ. При помощи программ Busybee web (Laczny et. al., 2017), MaxBin2 v2.2.7 (Wu et. al., 2016), MetaBAT2 v2.15 (Kang et. al., 2019) и MyCC (Lin, Liao, 2016) была проведена первичная реконструкция геномов. Затем, программа DAS Tool v1.1.3 (Sieber et. al., 2018), выбирала консенсусную сборку из полученных, и эта сборка становилась финальной сборкой генома. Для генома LBB01 была получена кольцевая сборка. Для этого, короткие и длинные чтения были выровнены с использованием Bowtie 2 v.2.3.5.110 (Langmead, Salzberg, 2012) и Minimap2 v2.17 (Li, 2018) на полученную первоначальную сборку. Выровненные чтения были собраны в кольцевой геном с помощью Unicycler v0.4.6 (Wick et. al., 2017). Показатели качества сборок оценивались с помощью QUAST v5.0.2 (Gurevich et. al., 2013). Покрытие геномов оценивали с помощью QualiMap 2 v2.2.29 (Okonechnikov et. al., 2015) и Bowtie 2 v2.3.2 (Langmead, Salzberg, 2012). Полнота сборки и степень контаминации полученных геномов оценивались с помощью CheckM v1.2.0 (Parks et. al., 2015). Деконтаминация геномов проводилась с помощью RefineM v0.1.2 (Parks et. al., 2017). Программа GTDB-Tk v1.6.0 использовалась для определения таксономического положения бактериальных геномов с использованием баз данных GTDB r95/r202/r207 (Chaumeil et. al., 2019). Аннотация геномов проводилась при помощи Prokaryotic Genome Annotation Pipeline (PGAP, v5.3)

(Tatusova et. al., 2016) и онлайн платформы Rapid Annotations Subsystems Technology (RAST) (Aziz et. al., 2008). Гены синтеза магнетосом первично были определены с помощью MagCluster (Ji et. al., 2022), а затем дополнительно были проверены с использованием BLASTp относительно референсных последовательностей МГК. PFAM и COG домены в аминокислотных последовательностях МГК были детектированы с помощью webMGA tool (Wu et. al., 2011). Метаболический потенциал полученных геномов был реконструирован на основании KEGG (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes) (Kanehisa, Sato, 2020) и Distilled and Refined Annotation of Metabolism (DRAM) (Shaffer et. al., 2020). Иерархический кластерный анализ был использован для группировки геномов на основе полноты путей углеродного и энергетического метаболизма, оцененных с помощью DRAM. Анализ количества генов, связанных с подвижностью, проводился методом иерархической кластеризации с теми же параметрами, за исключением того, что количество присутствующих ортологов было стандартизировано в строках (вычтено из минимального значения и поделено на максимальное) перед кластеризацией, чтобы избежать смещения, вызванного чрезмерным количеством определенных ортологов, присутствующих в геноме. Иерархическая кластеризация была рассчитана в Python с использованием библиотеки scipy v1.8.1. Полученные дендрограмма и тепловая карта были визуализированы с помощью библиотеки seaborn v0.11.2.

2.9. Филогенетический анализ и расчет геномных индексов

Для анализа геномов, полученных из озера Белое Бордуковское, были отобраны все известные геномы МТБ, принадлежащие к разным филумам, а также неМТБ геномы филумов *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota* из базы GTDB r95. Белковые последовательности одного и того же гена МГК (Mad26, Mad25, Mad24, Mad23, MamO-Cter, Man6, Man5, Man4, MamQ, MamE, MamI, MamA, Mad2, MamB, MamQ-2, Mad31, MamM, MamP, Man3, Mad10, Man2, MamK, Man1) из разных таксономических групп МТБ использовались для построения филогенетических деревьев. Конкатенированные белковые последовательности были получены с помощью PhyloSuite v1.2.2 (Zhang et. al., 2019). Для последовательностей белков

MamA, -B, -E, -I, -K, -M, -P, -Q и конкатенированных последовательностей белков было уменьшено общее количество последовательностей. Сокращение произошло за счет исключения последовательностей геномов, не принадлежащих к филумам *Nitrospirota* или *Thermodesulfobacteriota*. Эта процедура была необходима для проведения реконсиляции в Notung, поскольку программа не работает с деревьями, имеющими более 150 представителей.

Для анализа геномов, полученных из Дурыкинского оврага, 158 геномов из NCBI, принадлежащих филуму *Elusimicrobiota*, доступных на март 2022 года, были отобраны для филогенетического анализа после удаления повторяющихся геномов одного вида ($ANI > 95\%$) и геномов, не подходящих по критериям GTDB (полнота сборки-5×контаминация ≥ 50) (Parks et. al., 2017). Затем к этому набору были добавлены репрезентативные геномы *Elusimicrobiota* из базы данных GTDB r202 и все известные геномы МТВ из других филумов. Окончательный набор геномов был разделен на пять групп: из подземных вод, симбионты животных, из сточных вод, из поверхностных вод и из почвы) в соответствии с информацией из NCBI BioSample.

Все последовательности белков МГК выравнивались с помощью MAFFT (KatoH, Standley, 2013). Программа GTDB-Tk v1.6.0 использовалась для получения конкатенированных последовательностей 120-ти однокопийных маркерных белков бактериальных геномов (Chaumeil et. al., 2019). Филогенетические деревья были построены с помощью IQ-TREE v1.6.12 (Nguyen et. al., 2015) с использованием алгоритма максимального правдоподобия (максимального правдоподобия) и эволюционных моделей, выбранных ModelFinder (Kalyaanamoorthy et. al., 2017). Расчет поддержки ветвей проводился с помощью UFBoot2 (Hoang et. al., 2018). Деревья были визуализированы с помощью iTOL v6.5.4 (Letunic, Bork, 2021). Дерево, построенное на основе последовательностей 120-ти однокопийных маркерных белков (здесь и далее названное «видовое дерево») было укоренено на *Fusobacteriota* (Coleman et. al., 2021). Деревья, основанные на последовательностях генов МГК (здесь и далее названные «белковые деревья») были укоренены в среднюю точку.

Средняя нуклеотидная идентичность (ANI) была рассчитана при помощи FastANI v1.33 (Jain et. al., 2018). Программа CompareM v0.1.2 (<https://github.com/dparks1134/CompareM>) использовалась для расчета средней аминокислотной идентичности (AAI). Значения цифровой ДНК-ДНК гибридизации (dDDH) рассчитывались с помощью онлайн-сервиса Genome-to-Genome Distance Calculator (GGDC) 2.1 (Meier-Kolthoff et. al., 2013). Попарный процент консервативных белков (POCP) был определен с помощью скрипта runPOCP.sh (Pantiukh, Grouzdev, 2017), который был основан на описанном ранее подходе (Qin et. al., 2014).

2.10. Реконсиляция

Эволюция генов синтеза магнетосом изучалась путем согласования (реконсиляции) дерева конкатенированной последовательности белков МГК с видовым деревом (Duchemin et. al., 2018). Для этого использовались программы Notung v2.9 (Stolzer et. al., 2012) и Ranger-DTL v2.0 (Bansal et. al., 2018). Алгоритм Notung фиксирует возможные эволюционные события: дупликацию (Д), перенос (П), утрату (У), приводящие к неконгруэнтности сравниваемых деревьев и предлагает оптимальный путь для произошедших эволюционных событий. Программа использовалась со стандартными параметрами: Д = 1.5, П = 3, У = 1. Ranger-DTL, в свою очередь, не только согласовывает эволюционные события с узлами на дереве, но также указывает вероятность происхождения определенного эволюционного события, тем самым уточняя результаты Notung. Анализ был запущен с помощью команды “*Ranger-DTL*” и 100 симуляций со стандартными параметрами (Д = 2, П = 3, У = 1). Команда “*AggregateRanger*” использовалась для вычисления вероятностей эволюционных событий. Результатом реконсиляции Notung стали белковые деревья, с отображенными на них наиболее вероятными путями эволюции. В программе Ranger-DTL результаты реконсиляции были представлены в виде текстовых файлы, в которых указывались наиболее вероятные эволюционные события для каждой ноды исследуемого дерева. На основе данных, полученных из двух программ, была рассчитана суммарная вероятность того или иного эволюционного события.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ¹

3.1. Изучение разнообразия МТБ в открытых базах данных

3.1.1. Поиск генов биоминерализации магнетосом в открытых базах данных

Детекция геномов МТБ в открытых базах данных NCBI и IMG проводилась на основании поиска в них магнетосомных генов. Такой поиск осложняется тем, что последовательности МГК в открытых базах данных не аннотируются как магнетосомные. Поэтому, в качестве референсов для поиска были использованы известные последовательности магнетосомных белков. Однако, последовательности одного и того же гена МГК у МТБ из разных таксономических групп имеют низкую идентичность друг с другом. Поэтому, в качестве референсов были взяты последовательности МГК из всех таксономических групп, где ранее были обнаружены МТБ. Для этого, была создана база данных аминокислотных последовательностей всех МГК, известных на апрель 2018 года (Приложение 1). База данных включала последовательности 67 МГК из филумов *Pseudomonadota*, *Nitrospirota*, *Omnitrophota*, *Latescibacterota* и *Planctomycetota*. Последовательности девяти основных белков (MamA, -B, -M, -K, -P, -Q, -E, -O, -I), присутствующих во всех МГК, были использованы для проведения поиска методом BLASTp относительно геномных данных из баз NCBI и IMG. В результате, было обнаружено четыре новых генома, содержащих гены биоминерализации магнетосом (Таблица 1, Приложение 2).

Использование всех девяти Mam белков для поиска магнетосомных генов в метагеномах открытых баз осложнялось большим количеством данных. С целью ускорения процесса поиска, из девяти основных Mam белков выбирался один, лучше всего соответствовавший заданным параметрам. Первым параметром была

¹ Результаты, описанные в этой главе опубликованы в следующих научных статьях автора:

1. **Uzun M.**, Alekseeva L., Krutkina M., Kozaeva V., Grouzdev D. Unravelling the diversity of magnetotactic bacteria through analysis of open genomic databases // *Scientific Data*. 2020. V. 7. pii. 252. WOS IF 8.5. DOI: 10.1038/s41597-020-00593-0

2. **Uzun M.**, Kozaeva V., Dziuba M., Leão P., Krutkina M., Grouzdev D. Detection of interphylum transfers of the magnetosome gene cluster in magnetotactic bacteria // *Frontiers in Microbiology*. 2022. V. 13. pii. 945734. WOS IF 6.0. DOI: 10.3389/fmicb.2022.945734

3. **Uzun M.**, Kozaeva V., Dziuba M., Alekseeva L., Krutkina M., Sukhacheva M., Baslerov R., Grouzdev D. Recovery and genome reconstruction of novel magnetotactic *Elusimicrobiota* from bog soil // *The ISME Journal*. 2022. WOS IF 11.2. DOI: 10.1038/s41396-022-01339-z

Таблица 1. Характеристики геномов МТБ, обнаруженных в геномных данных баз NCBI и IMG

Организм	Филум	Номер в NCBI/IMG	Размер (п.о)	Скаффолды (шт)	GC (%)	N50 (п.о)	Полнота сборки (%)	Контаминация (%)
Magnetovibrio sp. ARS8	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002686765.1	2019305	197	59,64	10605	62,87	1,00
Elusimicrobia bacterium NORP122	<i>Elusimicrobiota</i>	GCA_002401485.1	2913226	191	54,93	19622	74,06	1,82
Unclassified Nitrospina Bin 25	<i>Nitrospinota</i>	2651870060	4158979	431	37,69	11956	92,31	4,27
Planctomycetes bacterium SCGC_JGI090-P21	<i>Planctomycetota</i>	2264265205	1230646	242	49,20	2722	38,87	2,19

идентичность между последовательностями одного Mam белка у МТБ из разных таксономических групп. Низкие значения этих идентичностей позволили исключить из анализа MamE, MamO и MamP. Из оставшихся белков (MamA, -B, -M, -K, -I и -Q) далее выбирались те, которые обладали самыми высокими значениями $-\ln e\text{-value}$, в дополнение к высокой идентичности (Рис. 18 А). MamI наименее соответствовал этим требованиям и в дальнейших анализах не использовался. MamK, с свою очередь, был наиболее подходящим.

Каждый Mam белок имеет гомологичные белки, присутствующие в геномах неМТБ и не участвующие в процессе синтеза магнетосом. Для того, чтобы избежать таких гомологов при поиске МГК, далее выбирался Mam белок, значения идентичности и $-\ln e\text{-value}$ которого значительно отличались от этих параметров у его гомологов (Рис. 18 Б). Наилучший результат в этом случае показал MamK, минимальная идентичность и $-\ln e\text{-value}$ между его последовательностями составили 30 и 135 соответственно. Однако часть гомологов имела значения анализируемых параметров, сходные со значениями Mam белков. Анализ их положения на филогенетических деревьях показал, что эти последовательности действительно не являются Mam белками, а являются их гомологами (Рис. 18 В).

Также, анализ филогенетических деревьев показал, что последовательности каждого Mam белка образовывали одну общую кладу, тогда как MamK формировали две клады. Несмотря на это, внутри клад MamK не наблюдалось гомологов. На основании результатов всех исследованных параметров последовательности белка MamK были выбраны для поиска магнетосомных генов в 10587 метагеномах из базы данных IMG.

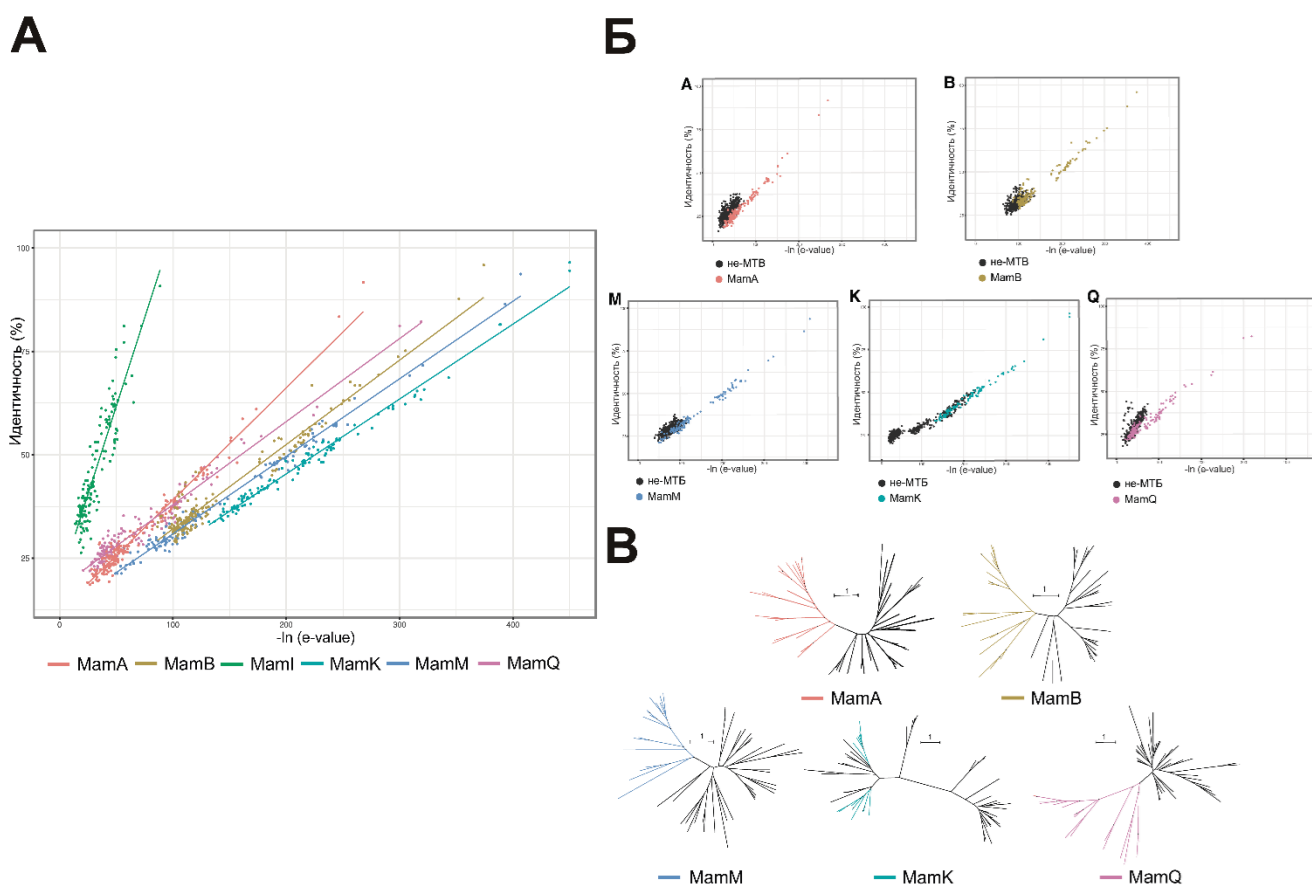
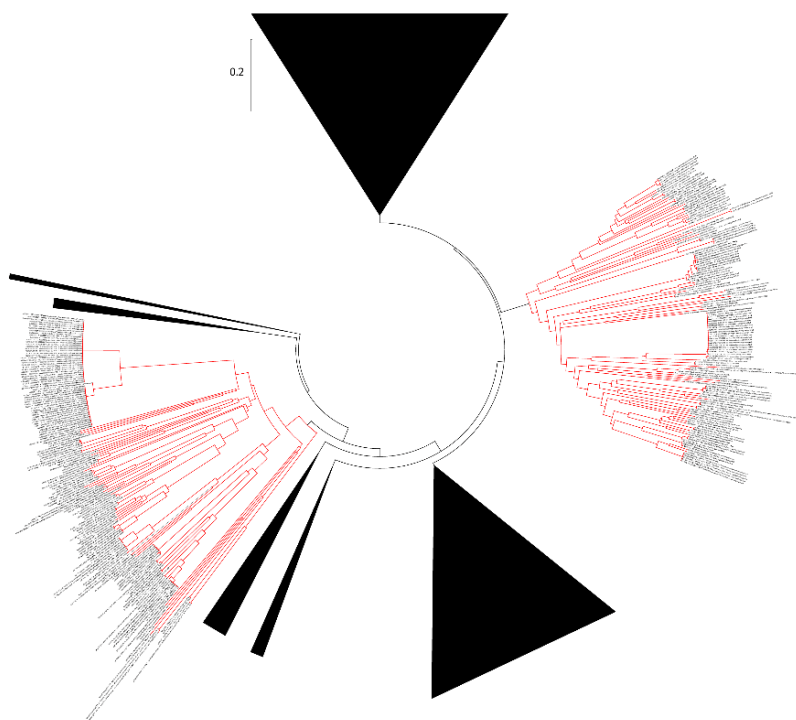


Рисунок 18. Выбор Mam белка для поиска МГК в открытых базах данных. (А) Корреляции между $-\ln e\text{-value}$ (ось x) и идентичностью (ось y) среди последовательностей белков MamA, -B, -M, -K, -I и -Q. (Б) Корреляции между идентичностью и $-\ln e\text{-value}$ среди последовательностей Mam белков и их гомологов. (В) Филогенетические деревья, построенные на основе последовательностей Mam белков и их гомологов. Деревья реконструировались методом максимального правдоподобия с применением модели LG+F+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Масштабная линейка - 1 аминокислотная замена на позицию.

Анализ выявил 2798 последовательностей, потенциально принадлежащих MamK (Рис. 19 А). Скаффолды этих последовательностей далее проверялись на присутствие в них других последовательностей Mam белков. После проверки было получено 227 последовательностей MamK, относящихся к 135 метагеномам (Приложения 3 и 4). Эти и ранее известные последовательности MamK были использованы для построения филогенетического дерева (Рис. 19 Б), анализ которого показал, что идентифицированные последовательности MamK не были близки с ранее известными последовательностями. Это означает, что идентифицированные последовательности MamK могут относиться к таксономическим группам, в которых МТБ ранее не встречались.

A



Б

• Bootstrap > 75%

- *Omnitrophota*
- *Nitrospirota*
- *Thermodesulfobacteriota*
- SAR324
- *Zetaproteobacteria*
- *Gamma*proteobacteria
- *Magnetococcia*
- *Alphaproteobacteria*
- Геномные данные
- Метагеномные данные

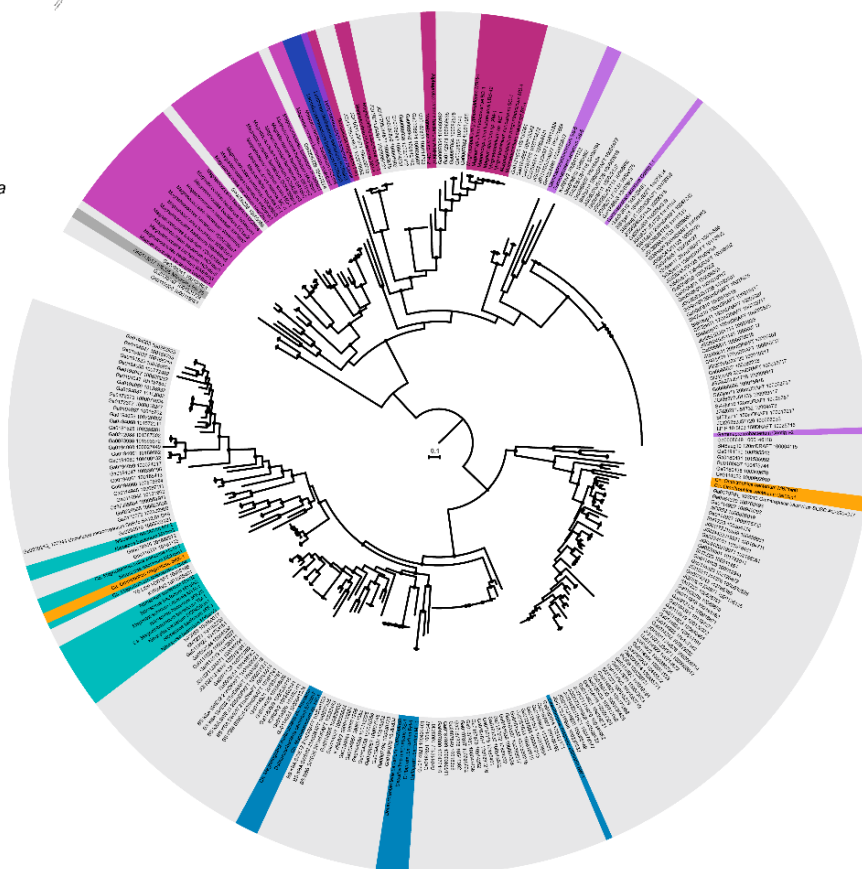


Рисунок 19. (А) Филогенетическое дерево 2798 последовательностей, полученных из базы данных IMG, потенциально относящихся к MamK. Красным цветом обозначены последовательности, в скаффолдах которых обнаружены другие Mam белки. (Б) Филогенетическое дерево последовательностей MamK, оставшихся после проверки наличия последовательностей других Mam белков в их скаффолдах. Оба дерева были реконструированы методом максимального правдоподобия с эволюционной моделью LG+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Масштабная линейка – 0,2 (А) и 0,1 (Б) аминокислотных замен на позицию.

3.1.2. Реконструкция геномов, филогенетический анализ и детекция МГК

Для метагеномов, в которых были обнаружены последовательности MamK, проводилась реконструкция геномов. В результате было получено 14688 геномов (metagenome-assembled genome, MAG) (Приложение 3). Из всех геномов, полученных в этом исследовании, только 140 содержали ранее обнаруженные последовательности MamK. Далее, для тех геномов, у которых полнота сборок была $\geq 50\%$, проводилась деконтаминация. В результате, было получено 34 генома МТБ, которые соответствовали критериям репрезентативных геномов по GTDB (Parks et. al., 2018): полнота сборки $\geq 50\%$ и контаминация $\leq 5\%$ (Таблица 2). Эти геномы были депонированы в NCBI, биопроект № PRJNA632036. Для полученных геномов определялось их филогенетическое положение, изучалось их экологическое распространение и реконструировались гены синтеза магнетосом.

Таблица 2. Характеристики геномов МТБ, полученных из метагеномных данных базы IMG

Организм	Филум	Номер в IMG	Размер (п.о)	Скаффолды (шт)	GC (%)	N50 (п.о)	Полнота сборки (%)	Контаминация (%)
Ca. Hydrogenedentes bacterium MAG_17963_hgd_111	<i>Hydrogenedentota</i>	3300017963	3018788	288	60,18	11662	71,11	1,46
Ca. Hydrogenedentes bacterium MAG_17971_hgd_130	<i>Hydrogenedentota</i>	3300017971	2683901	240	60,43	12541	60,01	1,16
Deltaproteobacteria bacterium MAG_00134_naph_006	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300000134	1498667	692	49,54	2676	60,69	3,87
Deltaproteobacteria bacterium MAG_00241_naph_010	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300000241	1547003	324	49,45	6761	55,59	2,41
Deltaproteobacteria bacterium MAG_00792_naph_016	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300000792	3032840	409	49,74	11269	89,28	5,86
Deltaproteobacteria bacterium MAG_09788_naph_37	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300009788	899797	137	47,24	7579	49,08	0,97
Deltaproteobacteria bacterium MAG_15370_dsfb_81	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300015370	3868622	334	48,42	14397	89,68	5,59
Deltaproteobacteria bacterium MAG_17929_sntb_26	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300017929	2777907	276	53,10	17193	62,13	5,10
Deltaproteobacteria bacterium MAG_17996_sntb_20	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300017996	1691080	454	53,11	4033	50,53	2,33
Deltaproteobacteria bacterium MAG_22204_dsfv_001	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300022204	2675335	75	52,74	60141	89,52	0,36
Deltaproteobacteria bacterium MAG_22309_dsfv_022	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300022309	2902378	66	55,15	78905	91,60	1,79
Gammaproteobacteria bacterium MAG_00150_gam_010	<i>Pseudomonadota</i>	3300000150	2847655	486	49,07	8986	98,17	3,96
Gammaproteobacteria bacterium MAG_00160_gam_009	<i>Pseudomonadota</i>	3300000160	2903803	318	49,10	15339	99,39	4,88

Организм	Филум	Номер в IMG	Размер (п.о)	Скаф-фолды (шт)	GC (%)	N50 (п.о)	Полнота сборки (%)	Контаминация (%)
Gamma proteobacteria bacterium MAG_00172_gam_018	<i>Pseudomonadota</i>	3300000172	2866084	274	48,97	18904	96,95	3,05
Gamma proteobacteria bacterium MAG_00188_gam_006	<i>Pseudomonadota</i>	3300000188	2672010	567	48,83	6818	95,12	4,19
Gamma proteobacteria bacterium MAG_00212_gam_1	<i>Pseudomonadota</i>	3300000212	2103212	955	48,40	2901	78,43	5,08
Gamma proteobacteria bacterium MAG_00215_gam_020	<i>Pseudomonadota</i>	3300000215	2931288	507	49,02	8845	95,73	5,34
Magnetococcales bacterium MAG_21055_mgc_1	<i>Pseudomonadota</i>	3300021055	3585593	930	52,41	5203	84,82	3,65
Nitrospinae bacterium MAG_09705_ntspn_70	<i>Nitrospinota</i>	3300009705	2024644	120	42,63	30902	67,25	2,56
Nitrospirae bacterium MAG_10313_ntr_31	<i>Nitrospirota</i>	3300010313	1933163	344	35,33	7568	90,20	3,64
Pelobacteraceae bacterium MAG_21601_9_030	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300021601	2536371	232	54,11	20074	78,15	8,39
Pelobacteraceae bacterium MAG_13126_9_058	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300013126	3576562	72	52,01	83631	91,61	1,29
Pelobacteraceae bacterium MAG_21600_9_004	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300021600	3430740	60	51,50	87025	90,32	0,65
Planctomycetes bacterium MAG_11118_pl_115	<i>Planctomycetota</i>	3300011118	3767441	157	48,98	33372	89,44	1,24
Planctomycetes bacterium MAG_17991_pl_60	<i>Planctomycetota</i>	3300017991	1289005	144	49,53	10179	64,20	0,00
Planctomycetes bacterium MAG_18080_pl_157	<i>Planctomycetota</i>	3300018080	3144921	139	48,44	34208	90,91	3,41
Rhodospirillaceae bacterium MAG_01419_mvb_30	<i>Pseudomonadota</i>	3300001419	2811682	477	55,72	7268	94,58	4,10
Rhodospirillaceae bacterium MAG_04806_tlms_2	<i>Pseudomonadota</i>	3300004806	2085124	309	57,51	8435	87,64	2,12
Rhodospirillaceae bacterium MAG_05422_2-02_14	<i>Pseudomonadota</i>	3300005422	2281835	255	61,09	11800	85,45	0,50
Rhodospirillaceae bacterium MAG_05596_2-02_51	<i>Pseudomonadota</i>	3300005596	1831947	329	61,19	6777	76,91	0,25
Rhodospirillaceae bacterium MAG_06104_tlms_034	<i>Pseudomonadota</i>	3300006104	3186839	353	64,25	13005	89,59	2,53
Rhodospirillaceae bacterium MAG_22225_2-02_112	<i>Pseudomonadota</i>	3300022225	2547095	147	61,01	26510	91,17	5,22
<i>Ca. Omniphica</i> bacterium SCGC AG-290-C17	<i>Omnitrophota</i>	3300015153	1712617	171	48,60	13921	62,84	0,00
Uncultured microorganism SbSrfc.SA12.01 D19	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300022116	2501480	175	52,60	25257	49,13	0,00

Определение филогенетического положения изученных геномов впервые выявило принадлежность МТБ к филумам *Elusimicrobiota*, *Hydrogenedentota* и *Nitrospinota* (Рис. 20, Приложения 2 и 5). К филуму *Elusimicrobiota* принадлежал один геном, NORP122, из класса *Elusimicrobia*. После реконструкции МГК, в

исследуемом геноме были выявлены гены *tamI*, *-B*, *-M* и *-N* (Рис. 21). К филуму *Hydrogenedentota* относилось два генома. Они принадлежали к одному и тому же виду (ANI 98,7 %), но были получены в результате независимых реконструкций из разных метагеномов. Эти геномы принадлежали к семейству GCA-2746185 порядка *Hydrogenedentiales*. Последовательность гена 16S рРНК у *Hydrogenedentota bacterium* MAG_17971_hgd_130 имела 90% сходство с ближайшим немагнитотактическим геномом *Ca. Hydrogenedentes bacterium* YC-ZSS-LKJ63. Эти данные подтвердили, что полученные результаты геномной реконструкции закономерны и не представляют собой вычислительной ошибки. В МГК филума *Hydrogenedentota* были обнаружены только *tam* гены.

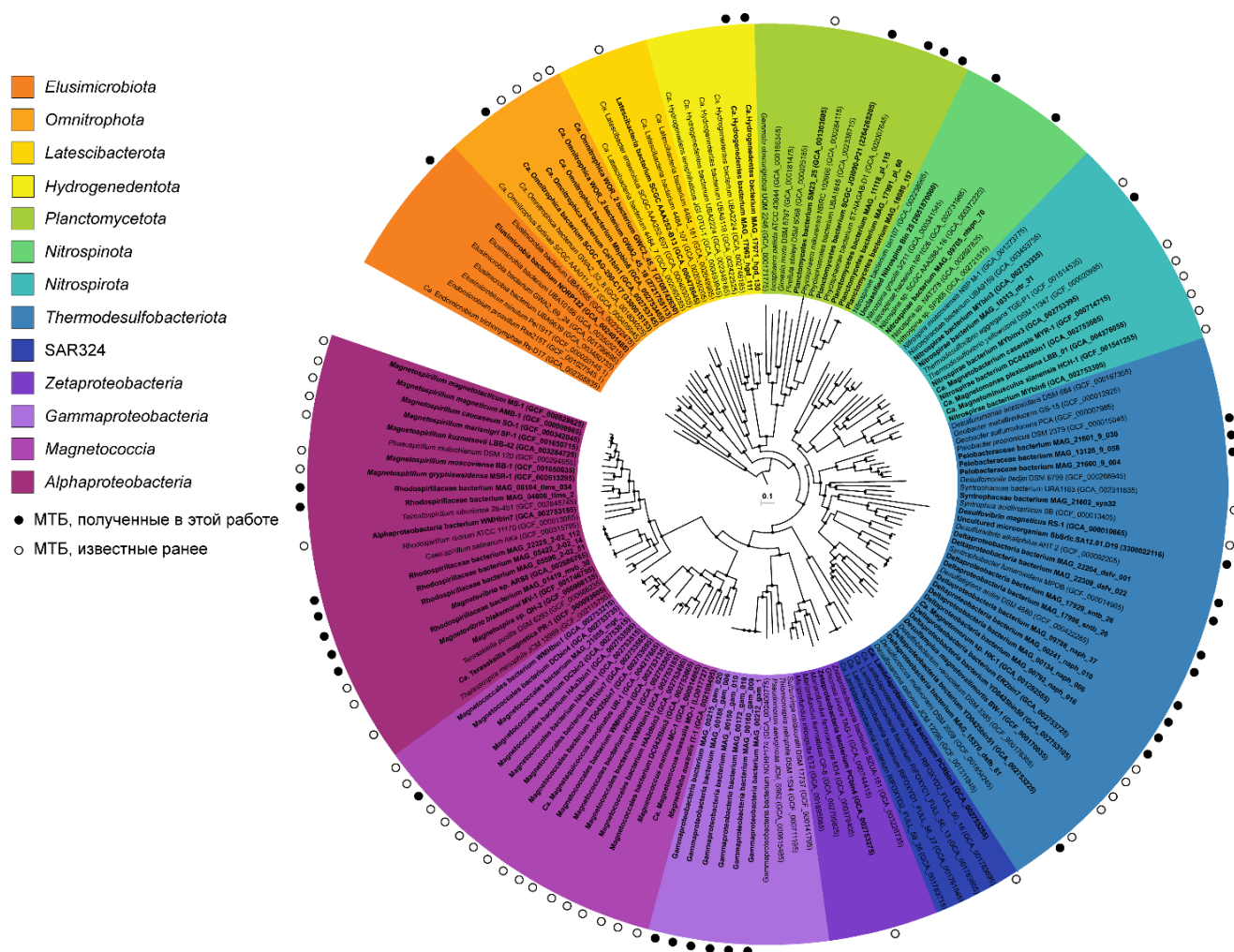


Рисунок 20. Филогенетическое дерево представителей ранее известных и реконструированных в этой работе представителей МТБ, построенные на основе конкатенированных последовательностей 120-ти однокопийных маркерных белков исследуемых геномов. Дерево было реконструировано методом максимального правдоподобия с эволюционной моделью LG+F+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap, в узлах ветвей = 100 %) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Масштабная линейка – 0,1 аминокислотных замен на позицию.

К филуму *Nitrospinota* принадлежало два генома. Они относились к разным родам порядка *Nitrospinales*. Их МГК состояли из *tam* и *tms* генов. Метагеномы, реконструированных геномов были получены из проб Мексиканского залива (Thrash et. al., 2018) и Северного Ледовитого океана. Большое количество немагнитотактических представителей этого филума также были обнаружены в морских средах обитания (Watson, Waterbury, 1971; Tian et. al., 2016). Такие результаты могут свидетельствовать о том, что бактерии из филума *Nitrospinota* предпочитают морскую среду обитания.

К филуму *Thermodesulfobacteriota* принадлежало 14 реконструированных геномов. Три из них принадлежали к роду UBA8499 семейства *Pelobacteraceae*. В их МГК, кроме *tam* и *mad* генов, характерных для МТБ этого филума, впервые были обнаружены *man* гены. Ранее *man* гены были детектированы только у МТБ филума *Nitrospirota*. Еще два генома принадлежали к семейству *Syntrophobacteraceae* и три генома - к порядку *Desulfobulbales*. Из них, Deltaproteobacteria MAG_22309_dsfv_022 содержала ген *man3* в дополнение к *tam* и *mad* генам, тем самым подтверждая закономерность присутствия *man* генов в филуме *Thermodesulfobacteriota*. Еще четыре генома принадлежали к семейству NaphS2 порядка *Desulfatiglandales*. Анализ их МГК выявил гены, ответственные за предполагаемый синтез грейгитовых магнетосом. Метагеномы, из которых были реконструированы геномы семейства NaphS2 были получены из проб морских отложений, как у всех других известных немагнитотактических геномов этого семейства (Didonato et. al., 2010; Parks et. al., 2017).

К филуму *Pseudomonadota* принадлежало 13 реконструированных геномов. Четыре генома класса *Alphaproteobacteria* принадлежали семейству 2-02-FULL-58-16 порядка *Rhodospirillales*. Эти геномы были реконструированы из метагеномов морских экосистем. Геномы немагнитотактических представителей этого семейства также были обнаружены только в морских экосистемах (Tully et. al., 2018b). Также, два генома МТБ, метагеномы которых были получены из проб пресноводного болота, принадлежали к роду *Telmatospirillum*, где ранее МТБ обнаружены не были. *Telmatospirillum siberiense* - единственный валидно

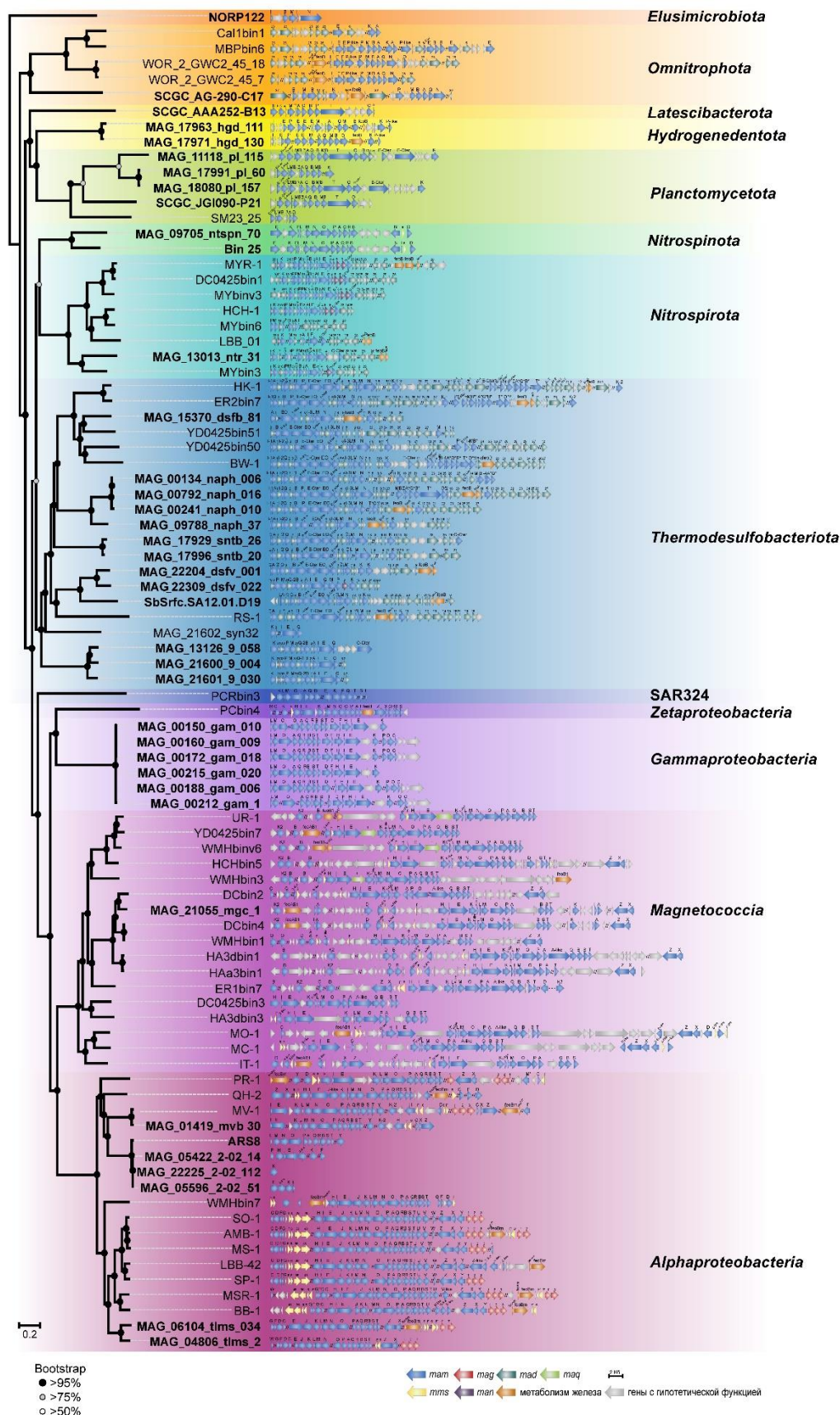


Рисунок 21. Сравнение МГК в геномах МТБ, полученных в этом исследовании (выделены жирным) и ранее известных. Полные названия штаммов МТБ указаны в приложениях 1 и 2. Филогенетическое дерево реконструировано методом максимального правдоподобия. Эволюционная модель - LG+F+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Линейка – 0,2 аминокислотных замен на позицию.

описанный представитель этого рода, также был выделен из пресноводной торфяной почвы (Sizova et. al., 2007). Таким образом, бактерии этой группы, вероятно, тяготеют к обитанию в пресноводных экосистемах. Реконструкция МГК выявила в исследованных геномах *tam* и *tms* гены, характерные для МТБ класса *Alphaproteobacteria*. Один геном принадлежал классу *Magnetococcia*. Геномы этого класса ранее были обнаружены как в соленых, так и в пресноводных средах обитания (Bazyliniski et. al., 2013b; Lin et. al., 2018; Koziaeva et. al., 2019). Реконструированный геном кластеризовался с геномами, полученными из пресноводных экосистем. МГК реконструированного генома содержал стандартный набор генов, присущий МТБ этого класса. Еще шесть геномов принадлежали классу *Gammaproteobacteria*. Все они были отобраны из одного источника и имели 100% идентичность между своими генами. В их МГК были обнаружены только *tam* гены.

К филуму *Nitrospirota* принадлежал один геном. Его метагеном был получен из пробы горячего источника. Ранее другие МТБ и не-МТБ из этого филума также были обнаружены в горячих источниках (Lefèvre et. al., 2010; Lebedeva et. al., 2011). Еще три реконструированных генома принадлежали порядку SG8-4, и один – к порядку UBA1845 класса *Phycisphaerae* филума *Planctomycetota*. Также, один обнаруженный геном принадлежал к семейству GWA2-52-8 порядка *Omnirophales* филума *Omnirotophota*. МГК этого генома имел стандартный набор генов, характерных для всех магнитотактических представителей этого филума.

3.1.3. Исследование эволюционных путей генов синтеза магнетосом

Для анализа эволюционных путей генов синтеза магнетосом сравнивалось положение МТБ на двух деревьях: основанном на последовательностях 120-ти однокопийных маркерных белков геномов («видовое дерево», Рис. 22 А) и на дереве конкатенированных последовательностей магнетосомных белков MamABKMPQ («магнетосомное дерево», Рис. 22 Б). В результате было выявлено несколько случаев неконгруэнтного положения МТБ, причиной которых могли быть горизонтальные переносы магнетосомных генов. Например, группа *Thermodesulfobacteriota* на видовом дерева была разделена на три подгруппы на

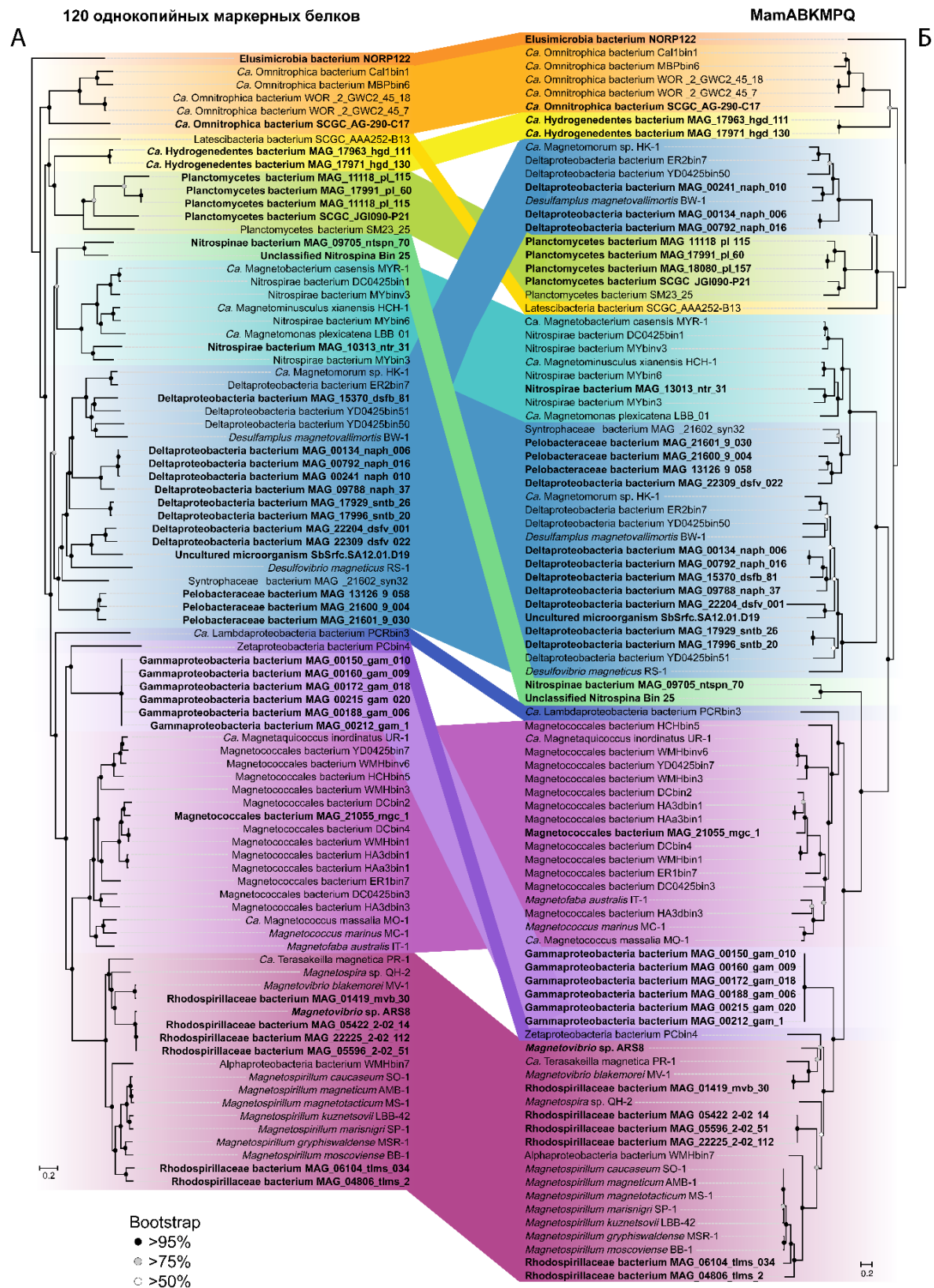


Рисунок 22. Видовое (А) и магнетосомное (Б) филогенетические деревья представителей МТБ. Геномы МТБ, полученные в данной работе, выделены жирным. Эволюционная модель - LG+F+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Масштабная линейка – 0.2 аминокислотных замены на позицию. Цветным фоном обозначена принадлежность МТБ к разным филумам, легенда к цветам представлена на Рис.21.

Mam дереве. В первую подгруппу вошли представители, способные к предполагаемому синтезу грейгитовых магнетосом, а в две другие подгруппы вошли представители с МГК для синтеза магнетитовых магнетосом.

Одна из магнетитовых подгрупп включала представителей семейств *Pelobacteraceae*, *Syntrophia* и *Desulfurivibrionaceae*, группировавшихся с представителями филума *Nitrospirota*. В геномах МТБ из этих семейств были детектированы МГК, содержащие *man* гены. Сравнимые деревья также показали вертикальное наследование МГК у МТБ классов *Alphaproteobacteria* и *Magnetococcia*, хотя ранее в этих группах было установлено наличие событий горизонтального переноса генов МГК (Monteil et. al., 2018; Koziyeva et. al., 2019). Вероятно, эти события не детектируются при анализе топологии деревьев в силу того, что они происходили в недавнем эволюционном прошлом.

Дальнейшие исследования были направлены на изучение вопросов возникновения МГК. Они проводились путем анализа филогенетических деревьев, основанных на последовательностях Mam белков и их гомологов, присутствующих у неМТБ (Рис. 23). Анализ построенных деревьев подтвердил предыдущие результаты (Lin et. al., 2018), показывающие, что все последовательности Mam белков, за исключением MamK, образуют монофилетичные клады, не содержащие каких-либо последовательностей гомологов. Такие результаты указывают на то, что МГК, участвующие в биоминерализации магнетитовых и грейгитовых магнетосом, вероятнее всего, имеют общее происхождение.

Для реконструированных в этой работе геномов МТБ был предсказан химический состав их магнетосом. Предсказание проводилось с использованием метода главных компонент для матрицы филогенетических расстояний конкатенированных последовательностей шести основных Mam белков (MamA, -B, -K, -M, -P и -Q) (Рис. 24). В результате анализа, все полученные значения были сгруппированы на три части. В первую группу входили геномы МТБ, относящиеся к филумам *Planctomycetota* и *Latiscibacterota*, для которых ранее было показано наличие генов синтеза грейгитовых магнетосом (Lefèvre et. al., 2013b; Lin, Pan, 2015; Lin et. al., 2017b). Также с этой группой кластеризовались геномы МТБ

филумов *Thermodesulfobacteriota* (семейство NaphS2), *Hydrogenedentota*, *Omnitrophota* и *Elusimicrobiota*. В две другие группы вошли геномы МТБ с генами синтеза магнетитовых магнетосом. Первая магнетитовая группа включала МТБ филумов *Nitrospinota* и *Pseudomonadota*.

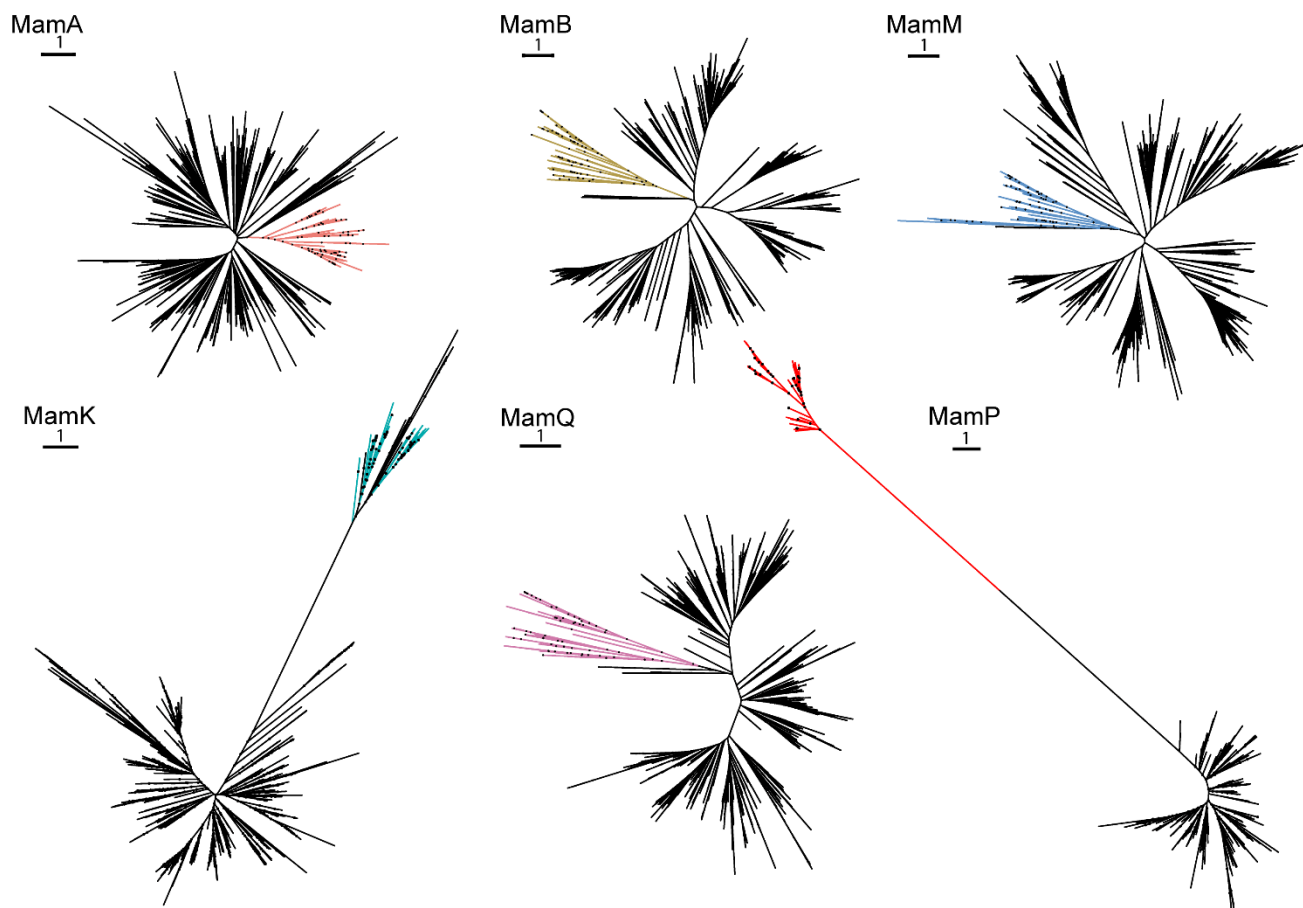


Рисунок 23. Филогенетические деревья последовательностей белков MamA, -B, -M, -K, -P, и -Q (цветные ветви) и их гомологов (черные ветви). Деревья были реконструированы методом максимального правдоподобия с помощью эволюционной модели LG+F+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Масштабная линейка - 1 аминокислотных замен на позицию.

Во вторую магнетитовую группу входили геномы МТБ филумов *Thermodesulfobacteriota* (без семейства NaphS2) и *Nitrospirota*.

Таким образом, данная работа представляет собой первый крупномасштабный поиск генов биоминерализации магнетосом в открытых базах данных. Биоинформатический анализ полученных данных позволил получить 38 новых геномов магнетотактических бактерий. Кроме того, анализ базы данных последовательностей белков МГК показал, что последовательности MamK являются наиболее подходящими референсами для поиска МГК в открытых базах

данных. Также, это делает возможным использование MamK в качестве маркера для детекции МТБ в образцах окружающей среды.

Кроме того, в этой работе впервые были обнаружены МГК в геномах филумов *Elusimicrobiota*, *Nitrospinota* и *Hydrogenedentota*. Среди представителей филума *Elusimicrobiota* ранее были обнаружены как свободноживущие виды (Mikaelyan et. al., 2017), так и экто- и эндосимбионты (Ohkuma et. al., 2007; Izawa et. al., 2017) многоклеточных эукариот. МТБ, живущие в симбиозе с эукариотами, также ранее были обнаружены (Dufour et. al., 2014; Monteil et. al., 2019). В связи с этим, необходимы дальнейшие исследования, направленные на изучение МТБ филума *Elusimicrobiota* и их образа жизни.

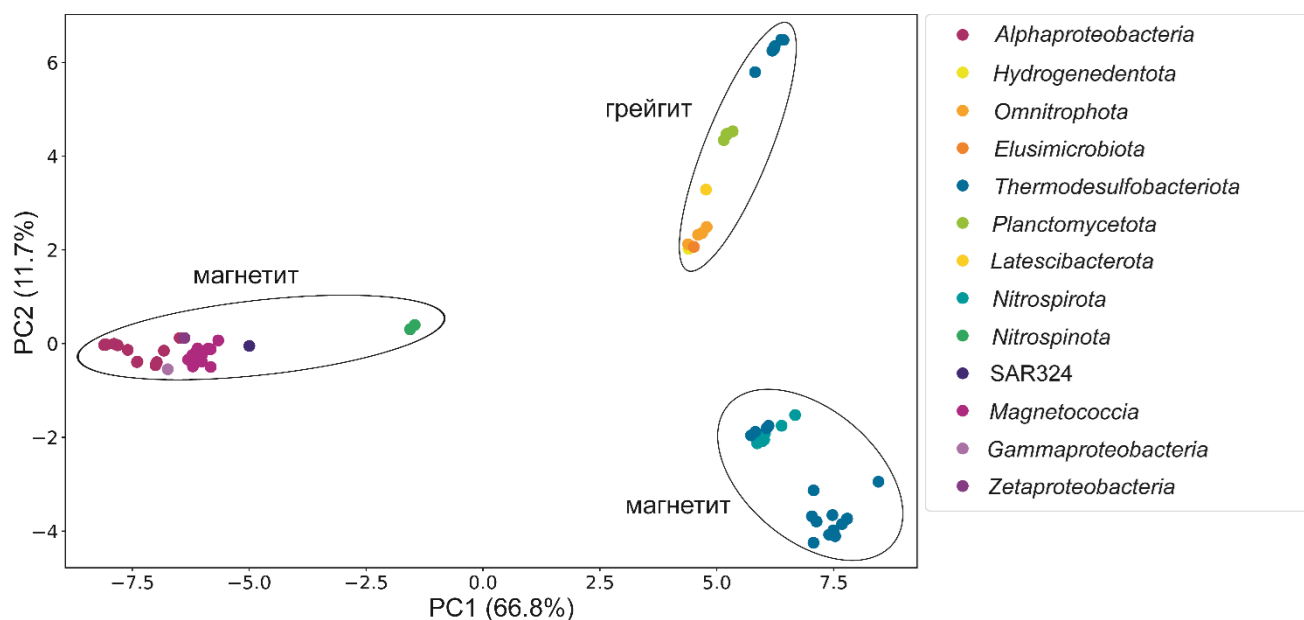


Рисунок 24. Предсказание химического состава магнетосом у реконструированных геномов.

Филум *Hydrogenedentota* является малоизученным, известно лишь небольшое число геномов, принадлежащих этому филуму (Rinke et. al., 2013; Probst et. al., 2016; Tully et. al., 2018a). Немного больше известно о представителях филума *Nitrospinota*, где ранее была описана одна чистая культура (Lücker et. al., 2013). Однако этих данных недостаточно для широкого представления о возможностях бактерий этого филума. Таким образом, обнаружение МГК в геномах, принадлежащих к слабоизученным филумам, значительно дополняет знания о разнообразии и эволюции как МТБ, так и всего филума в целом.

Также, данная работа способствует более детальному изучению групп, в которых МТБ уже были обнаружены ранее. Например, относительно небольшое число реконструированных геномов принадлежало классам *Alphaproteobacteria* и *Magnetococcia*, тогда как считается, что представители этих классов доминируют среди МТБ во всех природных местообитаниях (Lin et. al., 2017b). Кроме того, внутри класса *Alphaproteobacteria* впервые обнаружено присутствие МГК в геномах МТБ рода *Telmatospirillum*. Это может указывать на общее происхождение генов биоминерализации магнетосом среди родов *Magnetospirillum*, *Magnetospira* и *Magnetovibrio*, где МТБ ранее были обнаружены. Кроме того, впервые обнаружено присутствие *man* генов в МГК филума *Thermodesulfobacteriota*. Ранее эти гены были обнаружены только у МТБ филума *Nitrospirota*. Как наследовались *man* гены у представителей разных филогенетических групп - путем горизонтального переноса или вертикально от общего предка – доподлинно неизвестно. Необходимы дальнейшие исследования для подробного изучения этого вопроса.

Геномы МТБ, полученные в этой работе, позволили также исследовать происхождение и наследование генов синтеза магнетосом. Сравнение видового и магнетосомного деревьев выявило кластеризацию геномов МТБ филума *Thermodesulfobacteriota*, имеющих грейгитовые МГК с представителями филумов *Planctomycetota*, *Latescibacterota*, *Hydrogenedentota*, *Omnitrophota* и *Elusimicrobiota*. Примечательно, что МТБ филума *Omnitrophota* кластеризовались с грейгитовой подгруппой, тогда как *Ca. Omnitrophus magicus* SKK-01, единственный представитель МТБ этого филума с известной морфологией, синтезирует магнетосомы магнетитового состава (Kolinko et. al., 2012). Однако, геном SKK-01 сильно контаминирован (Приложение 1), поэтому необходимы дальнейшие исследования, направленные на изучение химического состава магнетосом у МТБ филума *Omnitrophota*.

Принимая во внимание имеющиеся данные о возможности событий горизонтального переноса среди МТБ (Monteil et. al., 2018; Koziaeva et. al., 2019) и анализируя расхождения видового и магнетосомного деревьев, можно сделать предположение, что горизонтальные переносы магнетосомных генов происходят

гораздо чаще, чем считалось ранее, и имеют большое значение в наследовании и эволюции МГК.

Полученные геномы могут использоваться для дальнейшего детального изучения. Новые данные позволяют в более тщательно изучить вклад событий вертикального и горизонтального переноса генов МГК, а также экологические и метаболические предпочтения полученных геномов МТБ. Анализ метаболизма, в свою очередь, может стать ключом к выделению МТБ в чистые культуры. Кроме того, подробный анализ МГК реконструированных геномов может помочь найти ранее не идентифицированные гены, участвующие в биоминерализации магнетосом.

3.2. Исследование разнообразия и эволюции МТБ озера Белое Бордуковское

3.2.1. Реконструкция геномов МТБ из оз. Белое Бордуковское и их филогенетический анализ

Сообщество МТБ озера Белое Бордуковское ранее было исследовано с помощью анализа генов 16S рРНК и изучения морфологии клеток и их магнетосом (Koziaeva et. al., 2020). Среди них было детектировано две МТБ, принадлежащих филуму *Nitrospirota*: LBB01 и LBB02. Клетки LBB01 представляли собой вибрионы и содержали пулевидные магнетосомы магнетитового состава, организованные в одну цепочку. Такой же формой и химическим составом обладали магнетосомы у LBB02, у которых клетки имели овоидную форму. Кроме того, среди МТБ оз. Белое Бордуковское был детектирован представитель филума *Thermodesulfobacteriota*, LBB04, клетки которого обладали палочковидной формой и содержали пулевидные магнетосомы магнетитового состава, как у LBB01 и LBB02. Однако, у LBB04, магнетосомы не были организованы в цепочки.

В этой работе проводилось метагеномное секвенирование сообщества МТБ оз. Белое Бордуковское и реконструкция их геномов. В результате секвенирования было получено 115 589 666 (2×150 п.о.) коротких парных чтений (14,9 Гб) и 304 996 длинных чтений (2,1 Гб, N_{50} 5 251 п.о.). Биоинформатический анализ полученных данных позволил реконструировать три генома с полнотой сборки \geq

50% и контаминацией $\leq 5\%$. В полученных геномах были обнаружены полные или частичные последовательности 16S рРНК, что помогло связать геномные данные с морфологией МТБ из предыдущей работы (Koziaeva et. al., 2020). Для ранее описанного вида-кандидата *Sa. Magnetomonas plexicatena* LBB01 (Козяева, 2019) в этой работе была получена кольцевая хромосомная сборка, длиной 3,27 млн п.о. с GC составом 42,0% (Таблица 3). Также, для LBB02 был получен геном с полнотой сборки – 91,5%, размером 3,47 Мб и GC составом 47,0%. Кроме того, для LBB04 был получен геном с полнотой сборки 60,1%, длиной 4,49 Мб и GC составом 50,5%. Согласно GTDB, реконструированные геномы LBB01 и LBB02 были отнесены к семейству *Sa. Magnetobacteriaceae* филума *Nitrospirota*, тогда как LBB04 был отнесен к порядку *Syntrophales* филума *Thermodesulfobacteriota* (Таблица 3).

Согласно видовому дереву (Рис. 25), все известные геномы МТБ семейства *Sa. Magnetobacteriaceae*, формировали пять клад, вероятно, соответствующие пяти родам. Первая кладка включала ранее описанный штамм *Sa. Magnetobacterium casensis* MYR-1 (Li et. al., 2010b). Геном LBB01 формировал отдельную кладку вместе с геномами nDJH6bin1, nDJH13bin19, nDJH8bin8 и nDJH14bin5. Третья кладка включала LBB02, *Sa. Magnetominusculus xianensis* HCH-1, nMYbin6, MYbin6, nDJH5bin4, nHCHbin2, HCHbin1, nDJH8bin6, nDJH14bin7, nDJH8bin13 и nDJH13bin15 (Lin et. al., 2017a; Lin et. al., 2018; Lin et. al., 2020a). Две другие кладки включали единичные геномы *Sa. Magnetomicrobium cryptolimnococcus* ХУС и nDJH13bin3 соответственно (Lin et. al., 2020a; Zhang et. al., 2021). Два генома, nDJH8bin7 и nDJH14bin9, принадлежали к отдельному семейству, не имеющему названия в GTDB r202. Для подтверждения результатов филогенетического анализа были рассчитаны геномные индексы. Средние значения ААІ внутри ранее обозначенных родов варьировались от 75 до 100%, а значения между ними - от 55 до 62% (Приложение 6). Недавно было показано, что между таксонами нет четких границ, и представители одного рода могут иметь 65-95% идентичности по ААІ (Luo et. al., 2014; Konstantinidis et. al., 2017). Учитывая характер ветвлений филогенетического дерева и значения ААІ, LBB02 был отнесен к роду *Sa. Magnetominusculus*. Значения РОСР между геномами одной и той же кладки

Таблица 3. Статистика геномов, реконструированных из озера Белое Бордуковское

Характеристика	LBB01		LBB02		LBB04	
	Значение	% общего	Значение	% общего	Значение	% общего
Размер генома, п.о.	3 273 455	100,0	3 471 208	100,0	4 495 917	100,0
Кодирующая ДНК, п.о.	2 939 340	89,8	3 089 132	89,0	3 786 226	84,2
G+C, п.о.	1 373 588	42,0	1 629 784	47,0	2 267 373	50,4
Скаффолды, шт	1	100,0	142	100,0	2 129	100,0
Всего генов	3 132	100,0	3 355	100,0	5 601	100,0
Гены, кодирующие белки	3 021	96,5	3 298	98,3	5 379	96,0
РНК гены	56	1,8	37	1,1	34	0,6
Псевдогены	55	1,8	20	0,6	188	3,4
Гены с предсказанной функцией	2 474	79,0	2 521	75,1	3 825	68,3
Гены с доменами COG	2 373	75,8	2 445	72,9	4 051	72,3
Гены с доменами PFAM	2 473	79,0	2 576	76,8	3 844	68,6
Гены сигнальных пептидов	305	9,7	412	12,3	512	9,1
Гены трансмембранных спиралей	807	25,8	943	28,1	1284	22,9
CRISPR повторы	6	-	11	-	8	-
N ₅₀ , п.о.	3 273 455		44 214		2 222	
Полнота сборки, %	99,03		91,52		60,18	
Контаминация, %	0,91		0		0	
Таксономическое положение						
Филум	<i>Nitrospirota</i>		<i>Nitrospirota</i>		<i>Thermodesulfobacteriota</i>	
Класс	<i>Thermodesulfovibrionia</i>		<i>Thermodesulfovibrionia</i>		<i>Syntrophia</i>	
Порядок	<i>Thermodesulfovibrionales</i>		<i>Thermodesulfovibrionales</i>		<i>Syntrophales</i>	
Семейство	<i>Ca. Magnetobacteriaceae</i>		<i>Ca. Magnetobacteriaceae</i>		UBA2185	
Род	-		HCH-1		-	
Вид	-		-		-	

составляли около 60% или выше, что подтверждает выводы, сделанные на основе филогенетического анализа и анализа результатов AAI (Приложение 6). Для определения таксономического положения исследуемых геномов на уровне видов были рассчитаны значения индексов ANI и dDDH (Приложение 7). В результате, значения этих индексов для LBB02 с близкородственными геномами были ниже порога разделения видов (<95-96% и <70% соответственно) (Goris et. al., 2007; Auch et. al., 2010). Такие результаты указывают на то, что LBB02

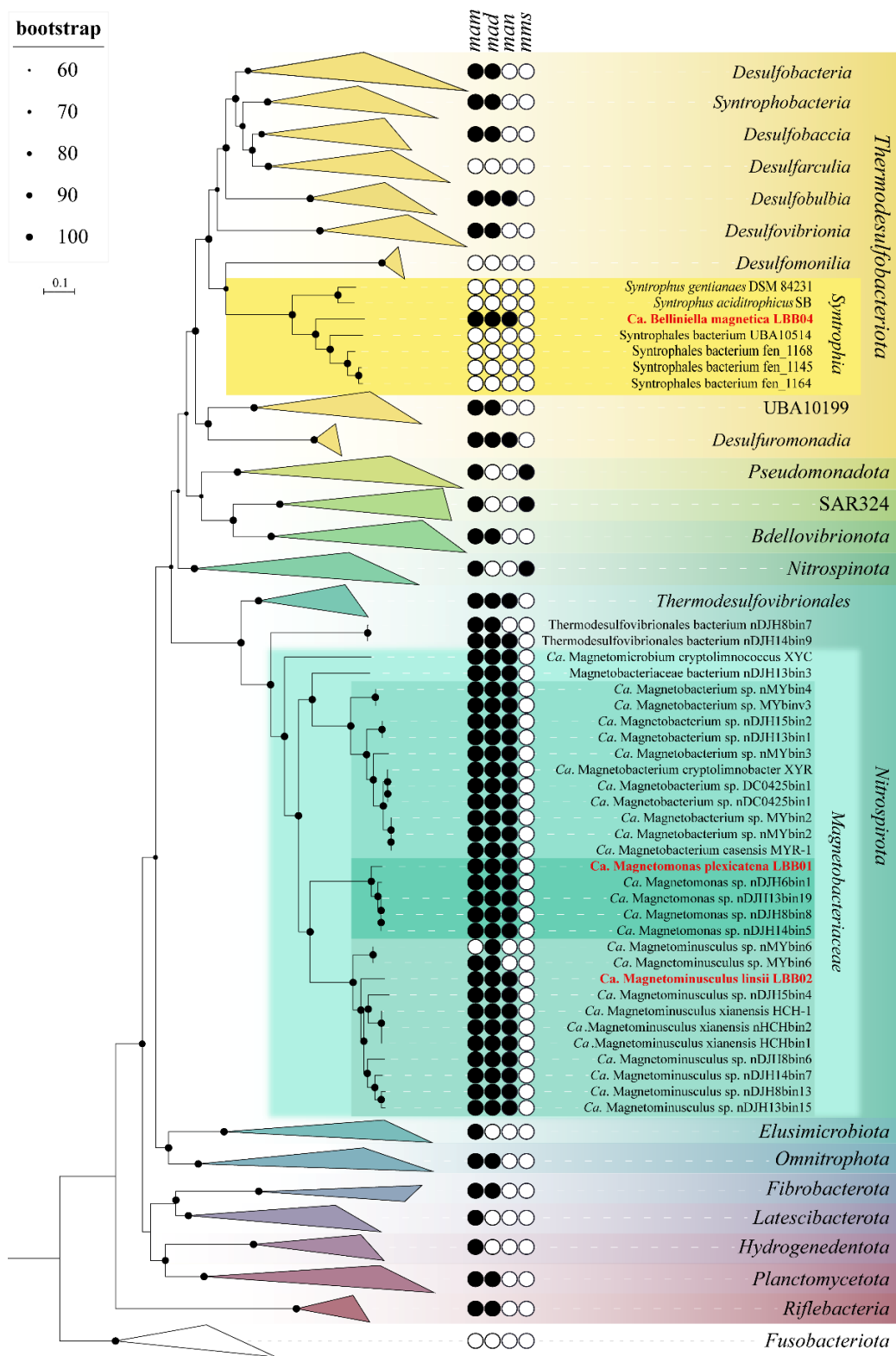


Рисунок 25. Видовое филогенетическое дерево, построенное методом максимального правдоподобия для всех ранее известных, полученных в этой работе геномов МТБ из оз. Белое Бордуковское и их ближайших немагнитотактических представителей. Эволюционная модель - LG+F+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Масштабная линейка – 0,1 аминокислотных замен на позицию. Геномы из оз. Белое Бордуковское, выделены красным цветом. Развернутая версия дерева представлена на платформе figshare (URL: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.5873954.v2>).

представляет собой новый вид. Поэтому, его было предложено назвать *Ca. Magnetominusculus linsii* LBB02. Как уже упоминалось, геном LBB04 кластеризовался с представителями порядка *Syntrophales* внутри филума *Thermodesulfobacteriota*. Согласно GTDB r202, порядок *Syntrophales* состоит из 17 семейств. Однако только два из них, *Syntrophaceae* и *Smithellaceae*, включают валидно описанные виды. На филогенетическом дереве LBB04 не кластеризовался с известными штаммами порядка *Syntrophales*. Наиболее близкими культивируемыми штаммами для него являлись *Syntrophus aciditrophicus* SB и *Syntrophus gentianaе* DSM 84231 (сходство последовательностей 16S рРНК < 94 % по данным EzBioCloud (Yoon et. al., 2017)). Согласно критериям описания новых таксонов, уровень сходства последовательностей 16S рРНК для членов одного рода составляет более 94,5% - 95,0% (Konstantinidis et. al., 2017; Yoon et. al., 2017). Кроме того, значения AAI между LBB04 и видами *Syntrophus* и *Smithella* составили 57%-58%, что ниже значений AAI между этими родами (59%-60%). Значения AAI между организмами ниже 65% указывают на необходимость отнесения их к разным родам (Konstantinidis et. al., 2017). Таким образом, основываясь на результатах филогенетического анализа, сходстве последовательностей 16S рРНК и значениях AAI, LBB04 был отнесен к новому роду и виду и назван *Ca. Belliniella magnetica*.

3.2.2. Анализ ключевых метаболических функций изучаемых геномов МТБ

Анализ генома LBB01 выявил наличие ключевых ферментов для фиксации CO₂ с использованием пути Вуда-Льюнгдала. Ранее предполагалось, что *Ca. Magnetobacterium casensis* MYR-1, близкородственный вид для LBB01, может использовать восстановительный цикл трикарбоновых кислот (вЦТК) в качестве дополнительного пути ассимиляции CO₂ (Lin et. al., 2014a). Однако, в этой работе было обнаружено, что у LBB01, LBB02, MYR-1 и других родственных представителей филума *Nitrospirota* отсутствуют ключевые ферменты для вЦТК, то есть фумаратредуктаза, АТФ-цитрат (про-S)-лиаза (*aclAB*) и изоцитратдегидрогеназа (*idh*). Полученные результаты позволяют предположить, что путь Вуда-Льюнгдала является единственным способом фиксации CO₂, присутствующим у этих организмов. Кроме того, в LBB01 и LBB02 цикл

трикарбоновых кислот (ЦТК), по-видимому, является неполным, поскольку гены, кодирующие несколько основных ферментов, таких как сукцинатдегидрогеназа [ЕС:1.3.5.1] и сукцинил-КоА-синтетаза [ЕС:6.2.1.5], не были обнаружены в их геномах.

Гетеротрофная утилизация глюкозы происходит путем гликолиза (путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса). LBB02 содержит полный набор гликолитических ферментов, а LBB01, в свою очередь, не содержит 6-фосфофруктокиназу [ЕС:2.7.1.11], но альтернативно может использовать дифосфат-фруктозо-6-фосфат-1-фосфотрансферазу [ЕС:2.7.1.90] для превращения фруктозо-6-фосфата во фруктозо-1,6-дифосфат (Alves et. al., 1997).

В отличие от *Ca. Magnetobacterium casensis* MYR-1, LBB01 и LBB02, по-видимому, неспособны к фиксации азота и к полной денитрификации. В обоих организмах возможно восстановление нитратов до нитритов с помощью NarGHII и закиси азота до азота с помощью NosZ.

В геноме LBB01 обнаружен полный набор генов, связанных с диссимиляционным окислением серы: *dsrABCHEF*, *aprAB* и *sat*. Хотя их действие в обратном (восстановительном) направлении нельзя полностью исключить без экспериментальных данных, присутствие *dsrEFH* обычно связано с диссимиляционным окислением серы. Альтернативно, этот путь может быть использован для получения энергии путем диспропорционирования элементарной серы или тиосульфата, как это недавно было показано для родственной бактерии из филума *Nitrospirota* (Umezawa et. al., 2020).

Поскольку геном LBB04 сильно фрагментирован, надежная реконструкция его метаболических способностей затруднена. Тем не менее, он, по-видимому, включает большинство генов основных метаболических путей (биосинтез аминокислот, пуринов, пиримидинов и нескольких важных кофакторов), а также многие ферменты ЦТК и гликолиза. Однако, LBB04 практически не содержит генов, связанных с круговоротами серы и азота. Благодаря наличию ацетил-КоА-синтетазы [ЕС:6.2.1.1] и пируват:ферредоксин-оксидоредуктазы [ЕС:1.2.7.1], LBB04 может использовать или синтезировать ацетат. Также, он, вероятно, может

разлагать бензоат и другие ароматические соединения, поскольку содержит ферменты с доменом бензоил-КоА-редуктазы (BcrC/BadD/HgdB). Этот признак является общим для культивируемых представителей *Syntrophia*, которые разлагают бензоат совместно с водородопотребляющими микроорганизмами (McInerney et. al., 2007).

3.2.3 Детекция магнетосомных генов у МТБ из оз. Белое Бордуковское

На момент начала этой работы превалировала теория вертикального наследования МГК с множественными его утратами у немагнитотактических представителей (Lin et. al., 2018; Lin et. al., 2020b). Если предположить, что такая теория верна, то существует вероятность обнаружения отдельных магнетосомных генов в геномах неМТБ. Поэтому, изначально проводился поиск генов МГК во всех геномах филума *Nitrospirota*, представленных в базе GTDB r95, с использованием аминокислотных последовательностей МГК *Ca. Magnetomonas plexicatena* LBB01 в качестве референса. В результате, гены МГК в геномах немагнитотактических бактерий обнаружены не были.

Затем, в реконструированных геномах МТБ были детектированы гены синтеза магнетосом (Рис. 26). Учитывая, что для LBB01 был собран кольцевой геном, его МГК был взят в качестве референса для сравнительного анализа магнетосомных генных кластеров, содержащих *man* гены. МГК у *Ca. Magnetomonas plexicatena* LBB01 состоял из трех регионов, расположенных в трех отдельных хромосомных локусах. Основной регион МГК (22 Кб) включал в себя гены *mad26*, *mad25*, *mad24*, *mad23*, *matO-Cter*, *man6*, *man5*, *man4*, *matQ*, *matE*, *matI*, *matA*, *mad2*, *matB*, *matQ-2*, *mad31*, *matM*, *matP*, *man3*, *mad10*, *man2*, *matK*, *man1*. Вторым регионом (2,7 Кб), расположенным на расстоянии 276,8 Кб от основного региона, содержал гены *feoAm* и *feoBm*. Эти гены участвуют в транспорте железа для синтеза магнетосом. Третий участок (2,6 Кб) расположен на расстоянии 1,7 Мб от второго участка и состоит из генов *mad28*, *mad29* и гена, кодирующего гипотетический белок.

МГК *Ca. Magnetominusculus linsii* LBB02 также включал три региона с содержанием генов, сходных с МГК *Ca. Magnetomonas plexicatena* LBB01, за

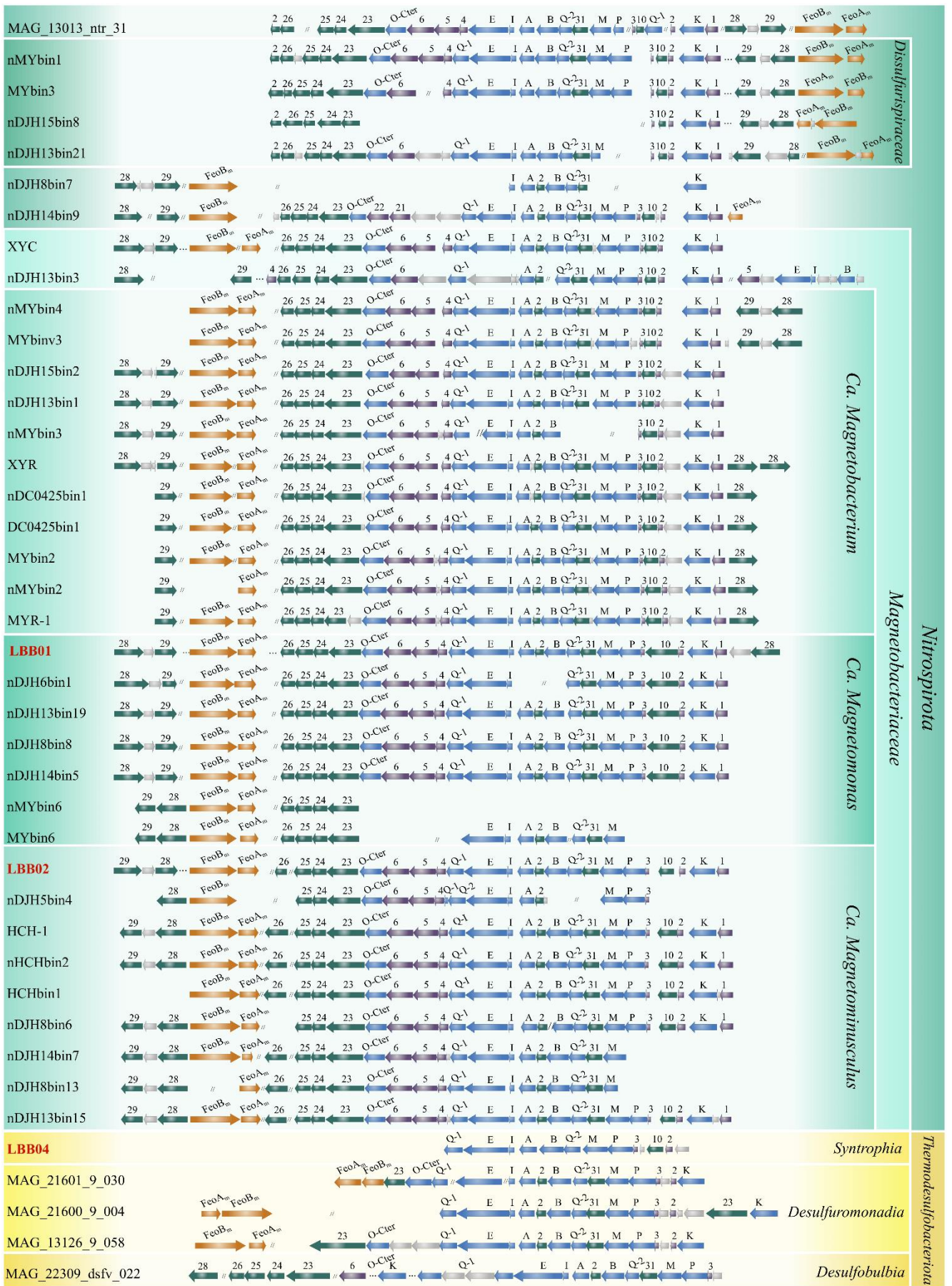


Рисунок 26. Сравнение МГК в геномах МТБ из филумов *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota*. Геномы, полученные в этой работе выделены красным.

исключением гена *mad26*, расположенного в другом контиге. Более того, генный контент и синтения основного региона сходны не только LBB01 и LBB02, но также и во всех известных МГК из филума *Nitrospirota*. Примечательно также, что у *Ca. Magnetomonas plexicatena* LBB01 наблюдалось два гена *mad28*. Ранее дупликация этого гена была обнаружена только у *Ca. Magnetobacterium cryptolimnobacter* XYR (Zhang et. al., 2021). Кроме того, существует различие в составе магнетосомных генов между представителями семейств *Ca. Magnetobacteriaceae* и *Dissulfurispiraceae* филума *Nitrospirota*. К примеру, МГК у *Dissulfurispiraceae* выглядят очень компактными, поскольку регион *feoABm* расположен на расстоянии в четыре гена от основного региона, тогда как у МТБ из *Ca. Magnetobacteriaceae* *feoABm* регион сильно удален от основного.

МГК LBB04 содержал только часть генов, присутствующих в LBB01. В нем обращают на себя внимание две особенности. Во-первых, были обнаружены гены *man2* и *man3*, которые ранее считались специфичными только для МТБ филума *Nitrospirota*. Во-вторых, все гены *mad*, за исключением *mad10*, отсутствовали в тех локусах, где они присутствовали в LBB01. Отсутствие этих генов, вероятно, объясняется низкой полнотой сборки изучаемого генома. Однако, если эти гены и представлены в геноме, то они должны занимать локусы, отличные от таковых в LBB01. Примечательно, что в геномах филума *Thermodesulfobacteriota*, содержащих *man* гены, которые ранее были реконструированы из метагеномных данных, гены *mad2* и *mad31* находились в тех же позициях, что и в LBB01, хотя остальной генный состав и порядок схожи с таковым у LBB04. Часть МГК (от *manQ-1* до *man2*) этих представителей *Thermodesulfobacteriota* была аналогична части МГК LBB01 и других МТБ филума *Nitrospirota*. Таким образом, в геномах МТБ филума *Thermodesulfobacteriota*, полученных из открытых баз данных и из оз. Белое Бордуковское были независимо детектированы *man* гены.

3.2.4. Исследование эволюционных путей у МТБ, содержащих *man* гены

Чтобы понять, как наследовались МГК, содержащие *man* гены, изначально было построено видовое дерево всех представителей филумов *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota*, а также всех известных МТБ из других филумов (Рис. 27,

онлайн данные URL: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.5873954.v2>). Согласно топологии этого дерева, все *man*-содержащие МТБ были разделены на три филогенетические группы: *Dissulfurispiraceae*, *Magnetobacteriaceae* и группу *man*-содержащих *Thermodesulfobacteriota*.

Первая группа, *Dissulfurispiraceae*, включала в себя два семейства из филума *Nitrospirota*: *Dissulfurispiraceae* (Umezawa et. al., 2021) (ранее называлось UBA9935) и семейство, названное DUZI01 в GTDB r202. Согласно GTDB, семейство *Dissulfurispiraceae* содержит десять репрезентативных геномов, четыре из которых (nMYbin1, MYbin3, nDJH15bin8, nDJH13bin21) принадлежат МТБ. Семейство DUZI01 было представлено одним МТБ геномом – *Nitrospirae bacterium* MAG_10313_ntr_31. Геномы этих семейств были объединены в одну группу, так как они вместе группировались в отдельную кладу на видовом дереве и всех деревьях магнетосомных белков (данные на платформе figshare, папка «Mam_protein_trees» URL: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.5873954.v2>). Группа *Dissulfurispiraceae* на видовом дереве кластеризовалась отдельно от второй группы МТБ филума *Nitrospirota* - *Magnetobacteriaceae*. Эта группа содержала двадцать девять геномов МТБ из семейства *Ca. Magnetobacteriaceae* и два генома (nDJH14bin9 и nDJH8bin7) из нового семейства, не имевшего названия в GTDB r202. Геномы этих семейств были объединены в одну группу так как они кластеризовались вместе на видовом дереве. Представителей неМТБ в этой группе обнаружено не было.

Затем были построены филогенетические деревья для последовательностей каждого магнетосомного белка основной части МГК филума *Nitrospirota* и их конкатенированных последовательностей. На основании построенных деревьев при помощи программ Ranger-DTL и Notung проводилась реконструкция - аннотирование магнетосомных деревьев эволюционными событиями и последующим отображением этих событий на видовом дереве (Duchemin et. al., 2018). В результате было показано, что в 90,9% случаев (20 из 22 реконструкций деревьев магнетосомных белков) по Notung и в 95,5% (21 из 22 деревьев) по Ranger-DTL магнетосомные гены передавались горизонтально от группы

Magnetobacteriaceae к общему предку группы *Dissulfurspiraceae* (Рис. 28, Приложение 8, данные на портале figshare, папка «Reconciliation_results» URL: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.5873954.v2>). Результаты реконсиляции конкатенированного белкового дерева также подтвердили горизонтальный перенос генов (ГПГ) синтеза магнетосом в группе *Dissulfurspiraceae* от группы *Magnetobacteriaceae*. Причем, вероятнее всего, МГК был передан последнему общему предку всей группы.

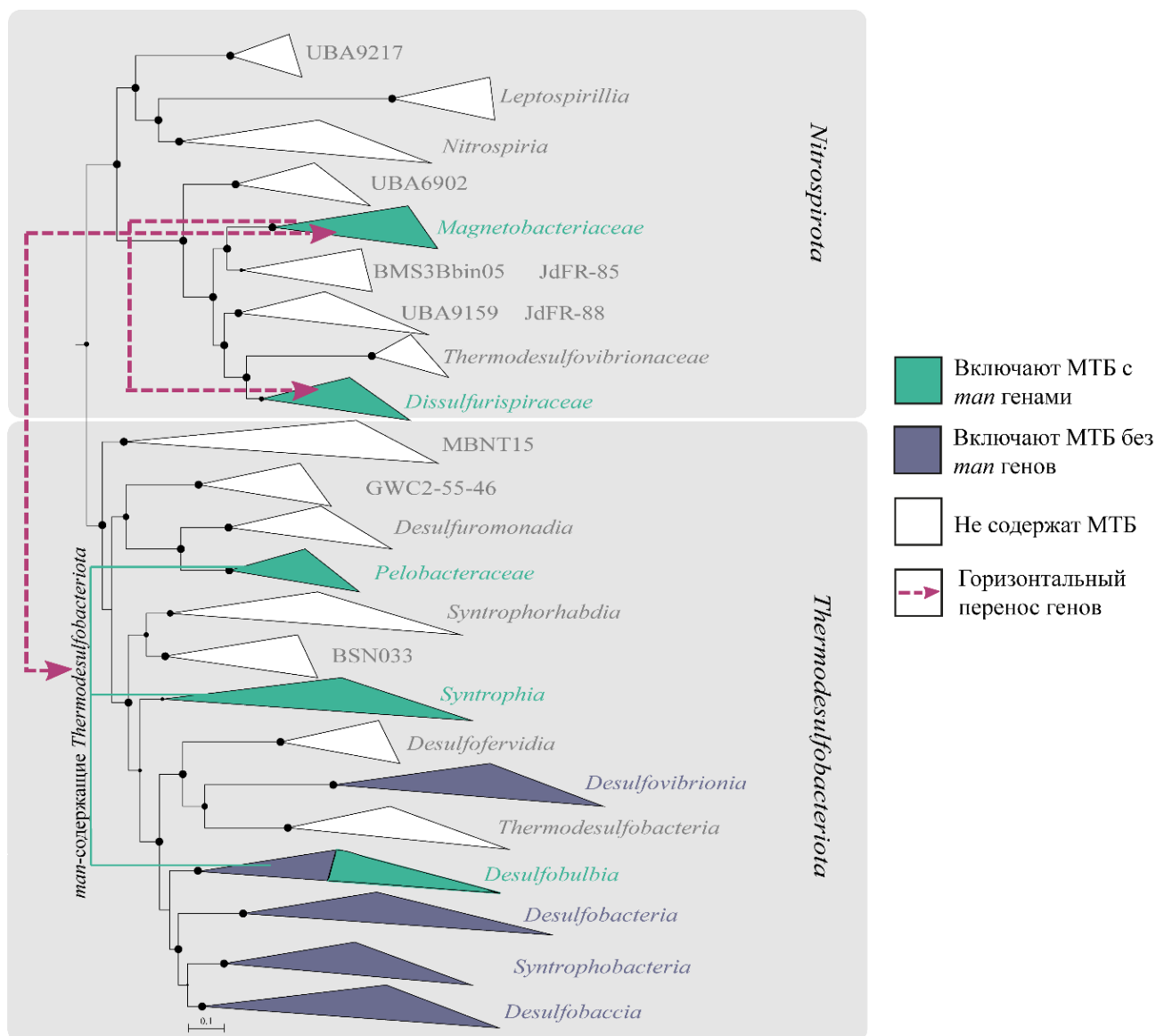


Рисунок 27. Результаты реконсиляции геномов филумов *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota*, содержащих *man* гены. Видовое филогенетическое дерево было построено методом максимального правдоподобия. Эволюционная модель - LG+F+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Масштабная линейка – 0.1 аминокислотных замен на позицию.

Dissulfurispiraceae. Затем, этот МГК наследовался вертикально у всех представителей *Dissulfurispiraceae* и, в конечном итоге, был утрачен у немагнитотактических представителей. Согласно альтернативному, менее вероятному сценарию, МГК из группы *Magnetobacteriaceae* был передан горизонтально к общему предку семейства *Dissulfurispiraceae*, а оттуда, посредством еще одного горизонтального переноса, в семейство DUZI01. Таким образом, на основании полученных результатов было выявлено, что гены МГК в группе *Dissulfurispiraceae* были приобретены горизонтально от группы *Magnetobacteriaceae*.

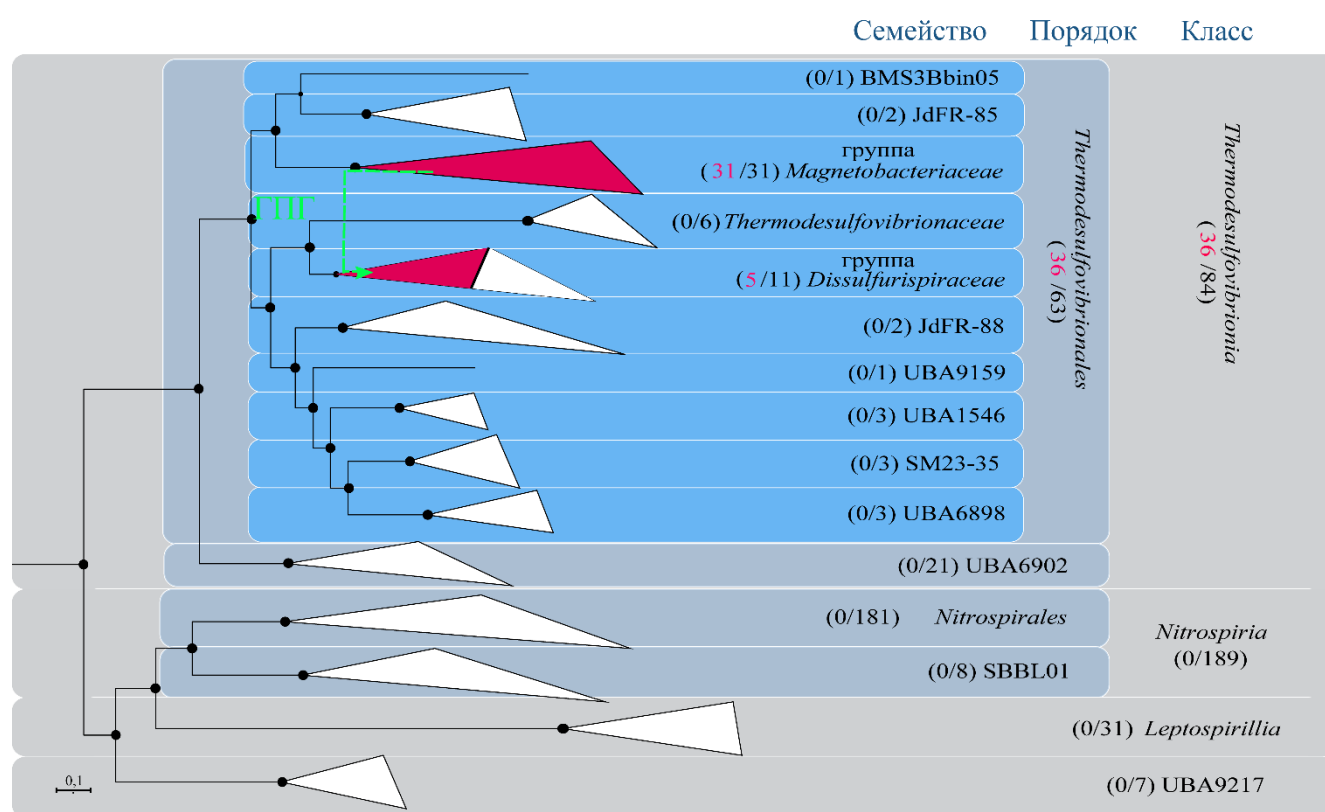


Рисунок 28. Филогенетический анализ и результаты реконсильции для геномов филума *Nitrospirota*. Дерево было реконструировано методом максимального правдоподобия с помощью эволюционной модели LG+F+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Масштабная линейка – 0,1 аминокислотных замен на позицию. Клады, окрашенные красным, включают представителей МТБ. Клады, окрашенные белым, не включают представителей МТБ. Зеленые линии указывают направление горизонтального переноса генов.

Анализ реконсильции также показал, что МГК в группе *Magnetobacteriaceae* были приобретены с помощью ГПГ в 54,5% случаев (12 из 22 деревьев) по Ranger-DTL и в 59% (13 из 22 деревьев) по Notung. Из всех случаев ГПГ, наиболее частыми были переносы из филума *Thermodesulfobacteriota*, на долю которых приходилось

46,2% (6 из 13 деревьев) по Ranger-DTL и 69,2% (9 из 13 деревьев) по Notung. Переносы из других филумов (*Bdellovibrionota*, *Riflebacteria*, *Planctomycetota*, *Omnitrophota*) имели меньшую вероятность.

Вертикальное наследование генов от последнего общего *man*-содержащего магнитотактического предка наблюдалось в 45,5% случаев (у 10 из 22 деревьев) по Ranger-DTL и в 41% (9 из 22 деревьев) по Notung. Однако, вертикальный характер наследования наблюдался при анализе деревьев магнетосомных белков, содержащих представителей только из филума *Nitrospirota* (деревья Man1, -2, -4, -5) или филумов *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota* (деревья Mad2, -10, -24, -25, -31). Поскольку эти белки могут быть обнаружены только в ограниченном числе таксонов, полученные результаты вертикального наследования можно объяснить тем, что программы не могут детально проанализировать эволюционные пути. Между тем, реконструкция конкатенированного дерева магнетосомных белков и отдельных деревьев Mam белков показала, что МТБ из группы *Magnetobacteriaceae*, вероятно, приобрели свои МГК посредством ГПГ.

Третья группа, группа *Thermodesulfobacteriota*, включала в себя пять геномов МТБ, принадлежащих к классам *Syntrophia* (LBB04), *Desulfobulbia* (MAG_13126_9_058, MAG_21600_9_004, MAG_21601_9_030) и *Desulfuromonadia* (MAG_22309_dsfv_022) из филума *Thermodesulfobacteriota*. Немагнитотактических представителей в этих классах намного больше, чем МТБ. Несмотря на принадлежность к разным классам, исследованные геномы были объединены в одну группу поскольку относились к одному филуму. Примечательно, что на магнетосомных деревьях МТБ из этой группы группировались с МТБ филума *Nitrospirota* (данные на платформе figshare, папка «Mam_protein_trees» URL: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.5873954.v2>), а не с *Thermodesulfobacteriota*. Анализ результатов реконструкции показал, что МГК у *man*-содержащих *Thermodesulfobacteriota* были приобретены горизонтально с вероятностью 100,0% (19 из 19 деревьев) по Ranger-DTL и 94,7% (18 из 19 деревьев) по Notung. При этом МГК были перенесены в эту группу из группы *Magnetobacteriaceae* с вероятностью 73,6% (14 из 19 деревьев) по Ranger-DTL и 52,6% (10 из 19 деревьев) по Notung.

Вероятность вертикального наследования была крайне низкой: 0% по Ranger-DTL и 5,3% (1 дерево из 19) по Notung. Данные реконструкции конкатенированного белкового дерева также подтвердили, что МГК у *man*-содержащих *Thermodesulfobacteriota* был получен с помощью ГПГ. Согласно Notung, этот перенос произошел от МТБ филума *Bdellovibrionota*, в то время как Ranger-DTL показал наследование МГК от группы *Magnetobacteriaceae*. Поскольку горизонтальный перенос МГК был обнаружен независимо от группы *Magnetobacteriaceae* к группе *Thermodesulfobacteriota* и наоборот, вероятность того, что между этими двумя группами действительно происходил ГПГ магнетосомных генов очень велика (Рис. 27). Однако для уточнения того, какая из групп служила донором МГК, а какая реципиентом, требуется больше данных о *man*-содержащих МТБ. В то же время, наследование МГК внутри группы *man*-содержащих *Thermodesulfobacteriota* не до конца ясно. Горизонтальный перенос МГК мог происходить к общему предку всех *Thermodesulfobacteriota* с последующим вертикальным наследованием и множественными потерями МГК в большинстве геномов всего филума. Согласно альтернативному сценарию, МГК мог горизонтально передаться к одной конкретной бактерии уже после образования основных классов этого филума, с последующим горизонтальным переносом к другим МТБ.

Касательно появления МГК в МТБ филума *Nitrospirota* ранее были предложены две гипотезы (Lin et. al., 2017a). Согласно первой, МГК у *Nitrospirota* был получен вертикально от последнего общего предка *Nitrospirota* и *Pseudomonadota*. Согласно второй, МГК был перенесен горизонтально от одного филума к другому сразу после их разделения, которое происходило в период архейского эона. Такие гипотезы были высказаны в период, когда упомянутые филумы группировались вместе на видовом дереве МТБ (Lin et. al., 2017a). Полученные в этой и других работах (Lin et. al., 2018; Lin et. al., 2020a) новые данные о разнообразии МТБ, сделали возможным более подробное изучение обеих гипотез.

Если первое предположение о вертикальном наследовании МГК верно, у немагнитотактических геномов филума *Nitrospirota*, вероятно, можно было бы детектировать утраты МГК. Такое предположение уже было сделано ранее при анализе филогенетического дерева последовательностей 16S рРНК известных представителей *Nitrospirota* и *Pseudomonadota* (Wang, Chen, 2017). Однако тогда ученые пришли к выводу, что количество утрат при вертикальном наследовании было бы настолько огромным, насколько еще никогда не было задокументировано. Используя новые геномные данные, в данной работе была проверена эта гипотеза путем построения и анализа видового дерева (Рис. 25). На полученном дереве, МТБ представляли минорную часть филума *Nitrospirota*, и, действительно, огромное количество потерь должно было бы произойти в случае общего наследования МГК внутри этого филума. Таким образом, полученные в этой работе результаты подтверждают ранее высказанные предположения о том, что сценарий вертикального наследования маловероятен. Кроме того, в настоящее время филумы *Nitrospirota* и *Pseudomonadota* удалены друг от друга на видовом дереве, между ними располагается несколько филумов, содержащих представителей немагнитотактических бактерий (Рис. 25). В случае наследования МГК от общего предка филумов *Nitrospirota* и *Pseudomonadota*, количество утрат, которые должны были произойти, увеличивается многократно, что делает сценарий вертикального наследования еще менее вероятным. В этой работе также было предположено, что если бы утраты МГК происходили в пределах всего филума *Nitrospirota*, то можно было бы обнаружить части МГК, оставшиеся после утрат. Однако поиск остатков МГК в не-МТБ геномах филума *Nitrospirota* не выявил ни одного гена синтеза магнетосом. Такой результат может свидетельствовать о том, что либо МГК всегда полностью удаляются в случае утраты, либо магнетосомные гены никогда не присутствовали в этих геномах. Учитывая все эти результаты, можно предположить, что с большой долей вероятности последний общий предок всех *Nitrospirota* не содержал МГК, и вертикальное наследование магнетосомных генов у всех представителей этого филума не происходило.

Далее рассматривалась вторая гипотеза, предполагающая горизонтальное наследование *man*-содержащих МГК. Для этого проводилась реконструкция, в результате которой было обнаружено несколько новых событий ГПГ. Во-первых, анализ реконструкции показал, что с высокой вероятностью группа *Magnetobacteriaceae* была донором МГК группе *Dissulfurispiraceae* посредством ГПГ. Во-вторых, было установлено, что в группе *Magnetobacteriaceae* МГК с высокой вероятностью были получены также путем ГПГ. Однако, филум-донор МГК пока не может быть достоверно установлен. Тот факт, что МГК у МТБ группы *Magnetobacteriaceae* высоко консервативны (Рис. 26), также является дополнительным доказательством недавнего переноса генов синтеза магнетосом. Текущие результаты позволяют предположить, что с разной вероятностью донорами МГК могут быть МТБ из филумов *Thermodesulfobacteriota*, *Bdellovibrionota*, *Riflobacteria*, *Planctomycetota*, *Omnitrophota*. Однако ни один из результатов реконструкций не показал вероятность наследования МГК в группе *Magnetobacteriaceae* от МТБ филума *Pseudomonadota*, как предполагалось ранее. Примечательно также, что внутри группы *Magnetobacteriaceae* результаты реконструкции выявили вертикальное наследование МГК. Кроме того, согласно результатам реконструкции, *man*-содержащие МГК филума *Thermodesulfobacteriota*, вероятнее всего, были получены путем ГПГ от группы *Magnetobacteriaceae* филума *Nitrospirota*. Таким образом, в данной работе был детектирован первый случай горизонтального переноса МГК среди семейств МТБ внутри филума *Nitrospirota* и между филумами *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota*. Эти результаты значительно дополняют вторую, ранее гораздо менее изученную теорию о горизонтальном наследовании МГК. Кроме того, изученные МТБ были обнаружены в одном источнике, озере Белое Бордуковское, магнетосомы у этих бактерий из разных филумов имеют одинаковую форму и размер, а их МГК обладают высокой консервативностью. Все эти данные свидетельствуют в пользу недавнего горизонтального переноса генов синтеза магнетосом.

Обнаружение межфилумного ГПГ ставит под вопрос древность происхождения генов синтеза магнетосом, поскольку в филумах, считающихся древними МГК могли быть получены в более поздние эволюционные периоды, чем появились сами филумы. Несмотря на то, что период возникновения МГК не может быть определен на основе доступных данных, результаты этой работы предполагают, что МГК мог возникнуть уже после появления филумов *Nitrospirota* и *Pseudomonadota*, так как по крайней мере один из этих филумов приобрел МГК горизонтально. Это означает, что происхождение МГК может быть датировано более поздним временем, чем предполагаемый ранее период среднего архейского эона (Lin et. al., 2017a). Таким образом, возможность межфилумных переносов МГК следует учитывать при дальнейшем построении гипотез об эволюции МТБ.

3.2.5. Описание новых видов-кандидатов филумов *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota*

Candidatus Magnetominusculus linsii

Magnetominusculus linsii (lin'si.i. N.L. gen. masc. n. linsii, принадлежащий Линсу, назван в честь Улисса Линса, бразильского микробиолога, внесшего значительный вклад в изучение магнитотактических бактерий).

Клетки овоидной формы, длиной 1,5 мкм и шириной 1,2 мкм, образуют два пучка пулевидных магнетитовых магнетосом. Потенциально способен к хемолитоавтотрофии с окислением соединений серы и ассимиляцией углерода по пути Вуда-Льюнгдала. Потенциально способен к гетеротрофии путем гликолиза. Не способен к фиксации азота. Референсным штаммом является LVB02. Референсная последовательность генома LVB02 - JAKOEO000000000. Содержание G+C 47,0%.

Candidatus Belliniella

Belliniella (Bel.li.ni.el'la. N.L. fem. n. Belliniella, названа в честь Сальваторе Беллини, итальянского микробиолога, одного из первооткрывателей магнитотактических бактерий).

Candidatus Belliniella magnetica

Belliniella magnetica (mag.ne'ti.ca. L. fem. adj. магнитная, обладает внутриклеточными магнитными частицами).

Клетки палочковидной формы длиной ~2,5 мкм и шириной 1,1 мкм, образуют пулевидные магнетосомы, не объединенные в цепочки. Может утилизировать ацетат. Потенциально способен к гликолизу и деградации бензоата и других ароматических соединений. Референсным штаммом является LBB04. Референсная последовательность генома LBB04 - JAKOEP000000000. Содержание G+C 50,4%.

3.3. Изучение разнообразия МТБ болотной почвы Дурыкинского оврага

3.3.1. Таксономическая структура и численность микробного сообщества

Дурыкинского оврага до и после магнитного обогащения

Дурыкинский овраг расположен вблизи возделываемых полей с дерново-подзолистой почвой (Kirillova et. al., 2015). Ручей, протекающий по дну оврага, вызывает заболачивание его почв. В момент пробоотбора температура воздуха составляла +25°C, рН пробы - 6,5, соленость - 1%. Часть сформированного микрокосма отобранной болотной низинной (типичной) торфяно-глеевой почвы (Kirillova et. al., 2015) использовалась для физико-химического анализа перед магнитным обогащением (Приложение 9).

В работе анализировался состав микробного сообщества болотной почвы в исходном образце почвенного микрокосма (П), после его фильтрации (Ф) и магнитного обогащения (М). Для этого проводилось секвенирование V3-V4 региона гена 16S рРНК. Исходные последовательности, полученные после секвенирования, были отфильтрованы и сгруппированы в операционные таксономические единицы с нулевым радиусом (zOTE) (Таблица 4). В результате анализа полученных данных, были детектированы структурные изменения микробных сообществ на каждом этапе сепарации. Так, сообщество П в основном состояло из представителей филумов *Pseudomonadota* (21,3%), *Thermodesulfobacteriota* (11,4%) и *Acidobacteriota* (10,2%) (Рис. 29 А). В сообществе Ф бактериальный состав был схож с таковым в сообществе П, в нем также

Таблица 4. Результаты секвенирования 16S рРНК и статистические данные альфа-разнообразия почвенного микросома, фильтрата и обогащенной магнитной фракции.

Образец	Кол-во чтений	Кол-во zОТЕ	chaо1	Индекс видового богатства	Индекс Джоста	Индекс Симпсона	Индекс Шеннона
П (повт. 1)	45276	3342	3342,2	0,846	525,3	0,0030	9,91
П (повт. 2)	43474	3205	3205,3	0,852	540,2	0,0029	9,92
П (повт. 3)	46900	3399	3399,3	0,852	557,2	0,0029	10,00
Ф	46017	2723	2723,2	0,834	380,7	0,0043	9,51
М	52399	1273	1273,7	0,668	63,1	0,0217	6,89

доминировали представители филумов *Pseudomonadota* (17,0%), *Thermodesulfobacteriota* (11,3%) и *Acidobacteriota* (5,0%). Процент представителей домена *Archaea* значительно увеличился, с 0,9% до 3,0%, после этапа фильтрации. Такой результат может быть обусловлен малым размером некоторых клеток архей, который позволяет им легче проходить через поры фильтра, чем более крупным бактериальным клеткам (Dombrowski et. al., 2019). Микробный состав сообщества М, в свою очередь, сильно отличался от Ф и П. Так, процент архей снизился до 0,8%, а преобладающими бактериальными филумами были *Thermodesulfobacteriota* (36,8%) и *Pseudomonadota* (8,6%).

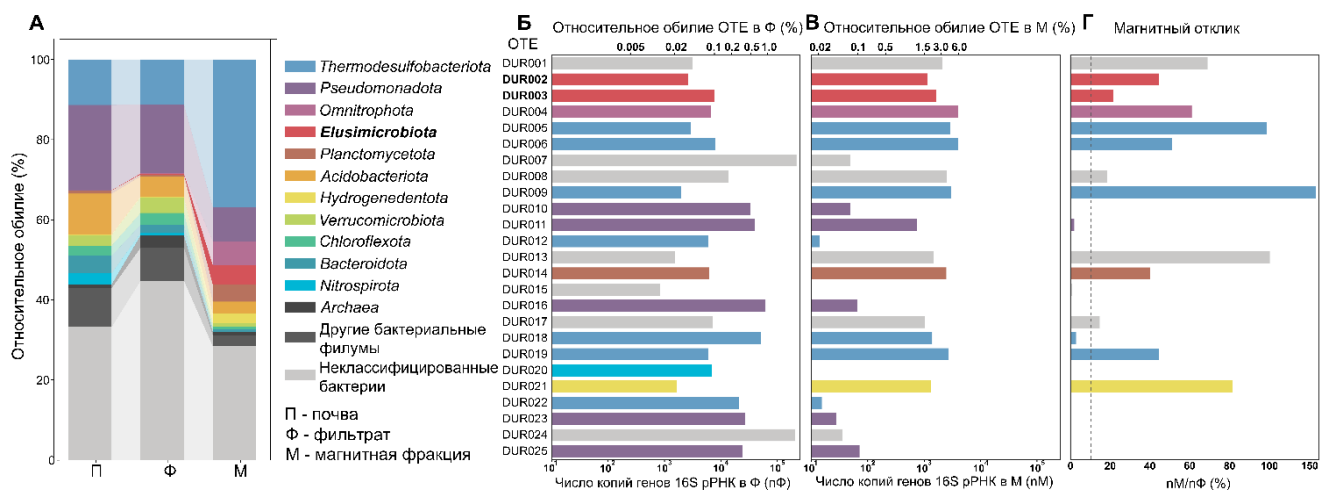


Рисунок 29. Состав микробного сообщества анализируемой болотной почвы. (А) Состав микробного сообщества в почве исходного микросома (П), после фильтрации (Ф) и после магнитного обогащения (М). (Б) Относительная численность 25 наиболее встречаемых zОТЕ в фильтрате. (В) Относительная численность 25 наиболее встречаемых zОТЕ в обогащенной магнитной фракции. (Г) Значения магнитного отклика для наиболее встречаемых zОТЕ.

После магнитного обогащения значительно увеличилось обилие некоторых минорных филумов почвенного сообщества. Так, относительное обилие представителей филума *Omnitrophota* возросло в 272 раза (с 0,022% в П до 6,00% в М), *Elusimicrobiota* почти в 200 раз (с 0,025% до 4,814%), *Hydrogenedentota* в 12,8

раз (с 0,197% до 2,53%), а *Planctomycetota* более чем в 5 раз (с 0,81% до 4,23%). Такое значительное обогащение этих четырех бактериальных филумов, вероятнее всего, обусловлено магнитной сепарацией, поскольку МТБ во всех этих филумах были детектированы ранее в данной работе. Во всех трех образцах значительная часть бактериальных zОТЭ не была классифицирована на уровне филума. Доля неклассифицированных zОТЭ составила 32% в сообществе П, 44% в сообществе Ф и 28% в сообществе М.

В обогащенной магнитной фракции были детектированы клетки, содержащие магнетосомы (Рис. 30). Морфологически различалось два типа клеток: в форме вибрионов, длиной 3,5-4,0 мкм и шириной 0,4-0,5 мкм (Рис. 30 А-В), и в форме палочек, длиной 1,1-1,6 мкм и шириной 0,6 мкм (Рис. 30 Г-Е). В клетках первого типа наблюдались вытянутые пулевидные магнетосомы, длиной до 110 нм (Рис. 30 А), и каплевидные магнетосомы, длиной до 60 нм (Рис. 30 Б, В). Клетки

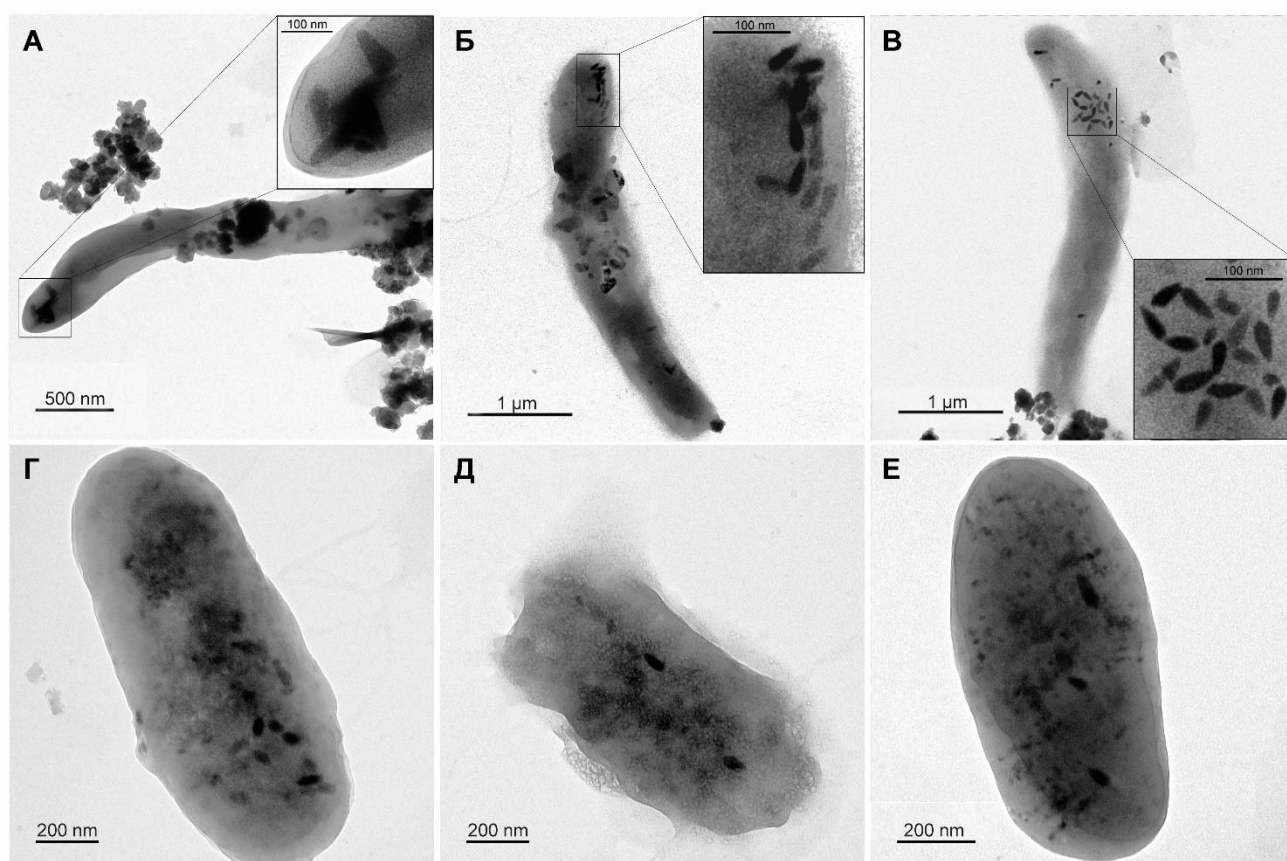


Рисунок 30. ПЭМ изображения клеток обогащенной магнитной фракции. (А - В) Клетки в форме вибрионов, (Г - Е) клетки в форме палочек. Увеличенная область, в которой находятся магнетосомы, выделена черным квадратом.

второго типа содержали удлиненные зубовидные и пулевидные магнетосомы, длиной 50-90 нм. Ни в одном из детектированных морфотипов магнетосомы не были объединены в цепочки, как у большинства известных МТБ. Изменения в численности zОТЕ до и после магнитной сепарации были изучены путем подсчета количества копий генов на грамм образца с помощью ПЦР в реальном времени. Полученное число копий составило в среднем $1,0 \times 10^8$, $7,3 \times 10^6$ и $6,58 \times 10^4$ копий генов (г), для сообществ П, Ф и М, соответственно. Таким образом, обогащенная магнитная фракция клеток составляла около 0,07% от сообщества П и 0,9% от сообщества Ф, что делает исследуемых МТБ представителями редкой биосферы (Sogin et. al., 2006). zОТЕ, численность которых увеличилась после магнитного обогащения, были детектированы путем расчета отношения числа копий гена 16S рРНК в магнитной фракции к числу копий в фильтрате (nM/nФ) (Рис. 29 Б,В,Г, Приложение 10), и 25 наиболее представленных zОТЕ во всех трех образцах были отобраны для более детального анализа. zОТЕ считалась реагирующей на магнитную сепарацию, если значение nM/nФ превышало 10%.

По результатам филогенетического анализа, 12 zОТЕ, не показавшие магнитного отклика, были близкими к известным видам, не способным синтезировать магнитные частицы (*Nitrosospira*, *Methyloversatilis* и т.д.) (Kalyuzhnaya et. al., 2006; Urakawa et. al., 2015), тогда как 13 zОТЕ (DUR001, DUR002, DUR003, DUR004, DUR005, DUR006, DUR008, DUR009, DUR013, DUR014, DUR017, DUR019 и DUR021) показали магнитный отклик. Среди них, DUR005 демонстрировал высокий уровень сходства с *Geobacter hydrogenophilus* H2 (85,5%). Известно, что *Geobacter* spp. не способны к синтезу магнетосом, но синтезируют магнитные наночастицы, что может способствовать их магнитному обогащению (Bazylnski et. al., 2007). Однако, DUR005 также был близок к МТБ *Ca. Belliniella magnetica* LBB04 с уровнем сходства 85,4%. Поэтому, нельзя полностью исключать принадлежность DUR005 к МТБ. DUR006, вероятнее всего, относится к МТБ, так как на 97,2% был схож с *Ca. Belliniella magnetica* LBB04, имеющего морфологию клеток и магнетосом с МТБ на Рис. 30 Г-Е. Две zОТЕ, DUR009 и DUR019, принадлежали к филуму *Thermodesulfobacteriota*, с высоким уровнем

сходства с *Ca. Belliniella magnetica* LBB04: 84,1% и 88,6%, соответственно. Остальные zOTE принадлежали к филумам *Omnitrophota*, *Planctomycetota*, *Hydrogenedentota* и *Elusimicrobiota*, где наличие МТБ ранее было детектировано. Таксономическое положение четырех zOTE (DUR001, DUR008, DUR013 и DUR017) не удалось достоверно определить на уровне филума.

Среди наиболее представленных zOTE в сообществе М были DUR002 и DUR003, на долю которых приходилось около 4,2% всех ампликонов этого сообщества. DUR002 и DUR003 имели около 89% сходства с *Endomicrobium proavitum* Rsa215, культивируемым представителем филума *Elusimicrobiota*. Ранее, в этой работе уже был детектирован один геном МТБ, принадлежащий к филуму *Elusimicrobiota*. Значительное обогащение DUR002 и DUR003 позволило предположить наличие в них магнетосом, поэтому они стали предметом дальнейшего исследования.

3.3.2. Реконструкция геномов и их филогенетический анализ

В результате метагеномного секвенирования обогащенной магнитной фракции было получено 106 276 479 коротких парных чтений (16,1 Гб) и 299 619 длинных чтений (2,1 Гб). В результате биоинформатического анализа полученных данных было реконструировано два генома с полнотой сборки $\geq 50\%$ и контаминацией $\leq 5\%$. Последовательности 16S рРНК, обнаруженные в этих геномах, соответствовали zOTE DUR002 и DUR003. Геном DUR002, длиной 3,4 Мб, был реконструирован с полнотой сборки 94,4% (N50 - 185 704 п.о.) и GC-составом 39,8% (Таблица 5). Геном DUR003 имел длину 2,9 Мб, N50 - 46 489, GC-состав - 52,8% и полноту сборки - 75,8%. Согласно GTDB r207, геномы МТБ DUR002 и DUR003 относились к филуму *Elusimicrobiota*. Эти геномы вместе со всеми известными 217 геномами филума *Elusimicrobiota* использовались для филогенетического анализа (Рис. 31). Филум *Elusimicrobiota* включает в себя четыре класса: *Endomicrobia*, *Elusimicrobia*, UBA5214 и UBA8919. Геном DUR002 относился к классу *Endomicrobia*, который содержит еще 40 геномов, однако DUR002 - единственный геном, содержащий магнетосомные гены. Согласно GTDB, DUR002 и близкородственный ему геном *Zod_Metabat.202* (Murphy et. al.,

2021) (Рис. 31) принадлежат к одному семейству JAFGIL01. Значение AAI между DUR002 и *Zod_Metabat.202* было ниже 65%. Это означает, что данные геномы

Таблица 5. Статистика геномов DUR002 и DUR003.

Параметр	DUR002	DUR003
№ в NCBI GenBank	JAJAPY000000000	JAJAPZ000000000
Полнота сборки (%)	94,38	75,84
Контаминация (%)	0	3,37
Таксономическое положение по GTDB		
Филум	<i>Elusimicrobiota</i>	<i>Elusimicrobiota</i>
Класс	<i>Endomicrobia</i>	<i>Elusimicrobia</i>
Порядок	<i>Endomicrobiales</i>	F11
Семейство	-	F11
Род	-	FEN-1177
Вид	-	-
Кол-во скаффолдов (шт)	29	137
N ₅₀ (п.о.)	185704	46489
Покрытие генома (×)	218,6x	79,5x
Размер генома (п.о.)	3394123	2891406
GC состав (%)	39,76	52,84
Кол-во генов	2714	2426
Кол-во генов рРНК	3	3
5S рРНК	1	1
16S рРНК	1	1
23S рРНК	1	1
Кол-во генов тРНК	45	49
Качество сборки	Высокое	Среднее

принадлежат к разным родам (Konstantinidis et. al., 2017). Геном *Zod_Metabat.202* был получен из пресноводного местообитания, сходного по своим экологическим параметрам с местом отбора проб для DUR002.

Геном DUR003 принадлежал к классу *Elusimicrobia*, который включает в себя еще 170 геномов. На видовом дереве DUR003 кластеризуется с геномами *fen_1117*

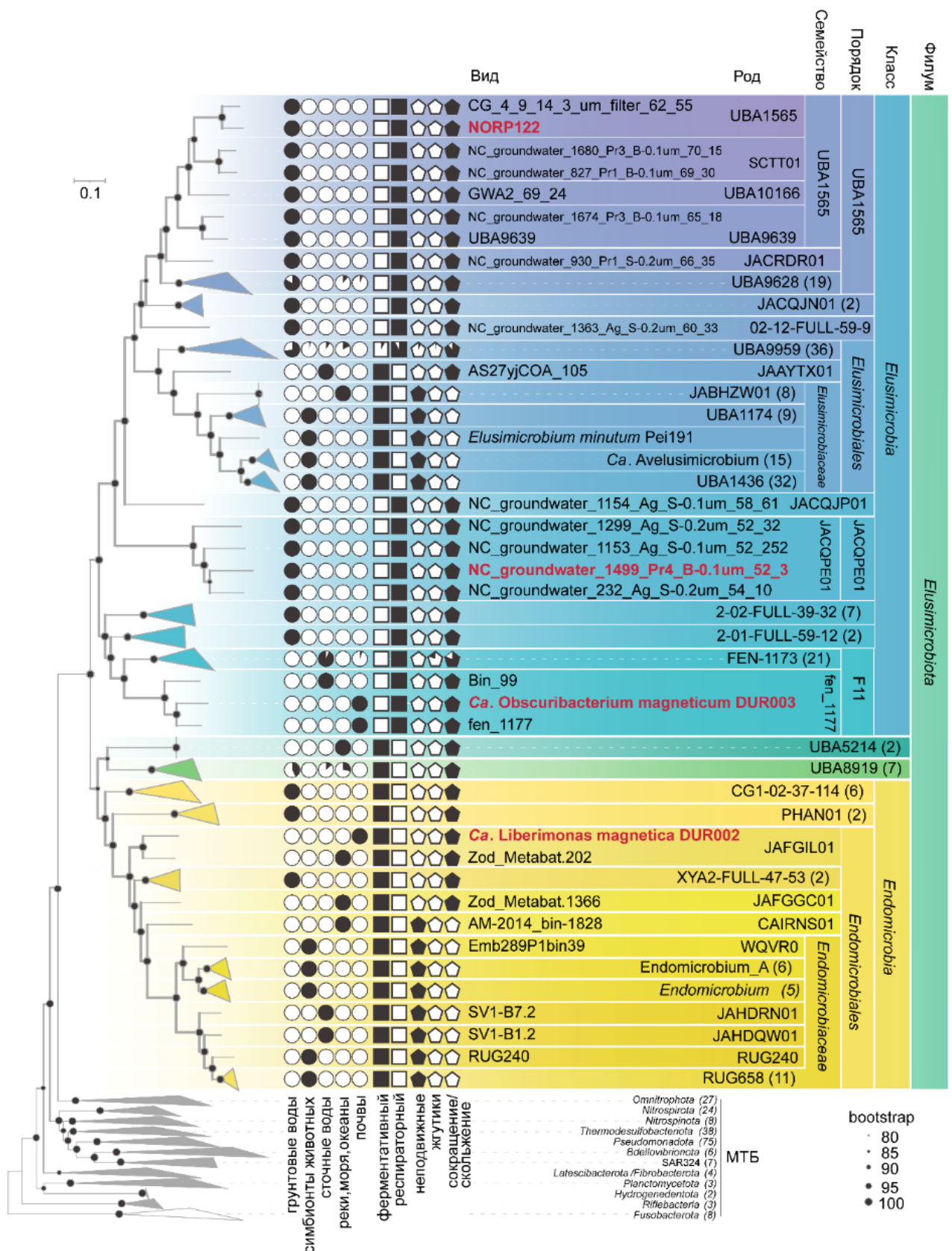


Рисунок 31. Филогенетическое дерево неМТБ геномов *Elusimicrobiota*, а также всех геномов МТБ, известных ранее и детектированных в данной работе. Дерево было построено методом максимального правдоподобия на основании 120 однокопийных маркерных белков геномов. Эволюционная модель - LG+F+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Масштабная линейка – 0,2 аминокислотных замен на позицию. Геномы МТБ, полученные в данной работе, выделены красным.

и Bin_99. Все три генома принадлежат к семейству fen_1177 порядка F11. Значения AAI между этими тремя геномами были ниже 65%, поэтому их можно отнести к трем разным родам (Konstantinidis et. al., 2017). Геном fen_1177, как и DUR003, получен из проб болотной почвы. Помимо DUR002 и DUR003, к классу *Elusimicrobia* принадлежат еще два генома МТБ. Один из них, детектированный ранее в этой работе NORP122, принадлежит к порядку UBA1565, все представители которого являются обитателями грунтовых вод. Второй геном МТБ, NC_groundwater_1499_Pr4_B-0.1um_52_3 (здесь и далее "1499"), также был обнаружен в этой работе. Он принадлежит к порядку JACQPE01, представители которого тоже являются обитателями грунтовых вод.

На видовом древе все изученные геномы МТБ кластеризуются с геномами свободноживущих *Elusimicrobiota*. В то же время, геномы симбионтов животных образуют отдельные, хорошо прослеживаемые клады, принадлежащие семейству *Endomicrobiaceae* (класс *Endomicrobia*) и с семейством *Elusimicrobiaceae* (*Elusimicrobia*). Среди геномов симбионтов животных и в классах UBA5214 и UBA8919 представителей МТБ обнаружено не было.

Видовое дерево (Рис. 31) и таксономия GTDB показали, что геномы DUR002 и DUR003 удалены от всех культивируемых или валидно описанных видов *Elusimicrobiota*. Учитывая их филогенетическое положение и данные AAI, геномы МТБ DUR002 и DUR003 были отнесены к новым родам и видам, и для них были предложены названия *Ca. Liberimonas magnetica* и *Ca. Obscuribacterium magneticum*, соответственно.

3.3.3. Изучение метаболического потенциала МТБ филума *Elusimicrobiota*

Анализ геномов МТБ филума *Elusimicrobiota* выявил значительное разнообразие их метаболических возможностей. Основываясь на полноте углеродных и энергетических путей, иерархический кластерный анализ позволил разделить 219 имеющихся геномов, включая геномы МТБ, на две основные группы: обладатели метаболизма респираторного и ферментативного типов (Рис. «Энергетический метаболизм» онлайн на платформе figshare URL: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.6256434.v1>). Примечательно, что геномы,

содержащие магнетосомные гены, были обнаружены в обеих группах: DUR003, NORP122 и 1499, по-видимому, обладают респираторным метаболизмом, тогда как DUR002, вероятно, является первым МТБ, обладающим метаболизмом ферментативного типа.

DUR002 не имеет полного ЦТК, NADH дегидрогеназы (комплекс I) и всех, кроме одного (комплекс V, АТФаза F-типа), компонентов электронно-транспортной цепи окислительного фосфорилирования. Это позволяет предположить, что он является облигатным ферментером. Представители *Elusimicrobiota* с ферментативным метаболизмом почти всегда имеют комплекс V, однако, его роль остается неясной (Méheust et. al., 2020). DUR002 содержит все гены гликолиза (путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса) и пентозо-фосфатного пути и способен синтезировать лактат и ацетат в качестве продуктов ферментации. Генов, указывающих на ферментацию этанола или малата, в геноме DUR002 обнаружено не было.

Геном DUR002 кодирует многочисленные гликозид-гидролазы и гликозилтрансферазы, что указывает на его способность утилизировать различные полисахариды. DUR002 также способен к автотрофному росту с использованием водорода и углекислого газа в пути Вуда-Люнгдала. Консервация энергии, связанная с восстановлением CO₂ до ацетил-КоА, вероятно, происходит благодаря Rnf комплексу (Na⁺-транслоцирующая ферредоксин:NAD⁺-оксидоредуктаза), как было предсказано ранее для некоторых представителей *Elusimicrobiota* из грунтовых вод (Méheust et. al., 2020).

Также, анализ генома DUR002 выявил отсутствие генов - транспортеров нитратов или нитритов, поэтому к ассимиляции этих соединений DUR002, вероятно, не способен. Кроме того, в отличие от некоторых ранее описанных *Elusimicrobiota* (Méheust et. al., 2020), DUR002 не способен к фиксации азота. Азот, вероятнее всего, потребляется из внеклеточного аммония, так как в геноме DUR002 закодированы транспортеры аммония семейства Amt/Mep/Rh. Сера, вероятно, усваивается путем восстановления сульфата через сульфат-аденилилтрансферазу с помощью CysNDC.

Несмотря на меньшую полноту сборки у DUR003, чем у DUR002, некоторые прогнозы относительно его метаболизма все же можно сделать. DUR003, вероятно, обладает респираторным метаболизмом, так как в его геноме были идентифицированы несколько частей электрон-транспортной цепи, включая комплекс I (NADH:хинон оксидоредуктаза), комплекс III: цитохром bd убихинол оксидаза и комплекс IV высокой аффинности: цитохром bd убихинол оксидаза. DUR003, вероятно, в первую очередь принимает кислород в низких концентрациях в качестве терминального акцептора электронов. Среди альтернативных редуктаз была обнаружена только редуктаза оксида азота NorBC, что указывает на наличие неполного пути денитрификации. ЦТК является неполным, присутствуют только изоцитратдегидрогеназа, 2-оксоглутарат / 2-оксооксид ферредоксин оксидоредуктаза, цитратсинтаза и аконитатгидратаза. Это позволяет предположить, что энергия может быть получена из неорганических субстратов (литотрофия), а не из органических соединений. Однако используемый субстрат трудно предсказать в силу неполноты генома. Ключевых генов окисления серы, железа или CO обнаружено не было. Также, геном DUR003 содержал одну субъединицу (альфа) мембраносвязанной гидрогеназы [EC:1.12.7.2], фермента, который у других бактерий участвует в синтезе H₂, а не в окислении. Поэтому вопрос о том, может ли H₂ служить субстратом, также остается неясным.

Как и в DUR002, в DUR003 не было обнаружено генов восстановления нитратов или нитритов и фиксации азота. Сульфат может импортироваться, однако генов ассимиляционной сульфатредукции обнаружено не было. Гены диссимиляционной сульфатредукции, окисления серы и системы SOX отсутствуют.

В обоих исследуемых геномах были детектированы гены, участвующие в транспорте железа и регуляции этого процесса. Так, DUR003 имеет несколько предполагаемых транспортных систем для пиовердин- (PvdRT) и энтеробактин-подобных (EntS) сидерофоров. Его геном также содержит 9 генов предполагаемого регулятора FecR, который функционирует как сенсор для железа (III) в *E. coli*. DUR002 содержит несколько систем для предполагаемых пиовердиноподобных

сидерофоров (FrvE, PvuERT). Запас железа, вероятно, происходит через ферритины, так как геном содержит по крайней мере три белка, содержащих ферритиновые домены. В DUR002 обнаружены по меньшей мере два гена, кодирующие транскрипционные репрессоры семейства Fur, что позволяет предположить их роль в регуляции гомеостаза железа.

3.3.4. Предсказание типов движения у МТБ филума *Elusimicrobiota*

Анализ иерархической кластеризации на основе генов движения выявил несколько основных групп *Elusimicrobiota*, кластеризация которых коррелирует со способностью к движению: 1) неподвижные, 2) подвижные при помощи жгутиков и 3) обладающие подвижностью по типу сокращения (twitching motility) при помощи пилей IV типа (Рис. «Предсказание типов подвижности URL: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.6256434.v1>). Большинство симбиотических видов филума *Elusimicrobiota*, вероятно, неподвижны, поскольку у них отсутствуют структурные гены жгутиков и соответствующие регуляторные белки, а также двухкомпонентные системы сигнальной трансдукции, регулирующие хемотаксис (Che) и метил-акцепторные белки хемотаксиса (MCP). Примечательно, что они обладают многочисленными гомологами белков сборки аппарата пилей IV типа PilABCDQME, причем наиболее многочисленным является белок пилин PilA. Однако отсутствие у них регуляторных компонентов для аппарата движения по типу сокращения (PilGHR) и генов хемотаксиса позволяет предположить иную роль пилей IV типа у этих видов, например, поглощение ДНК или секреция белков (Denise et. al., 2019).

Лишь несколько геномов филума *Elusimicrobiota* содержат полный набор генов для построения жгутикового аппарата. У большинства свободноживущих представителей, включая геномы МТБ, имеются гены, вовлеченные в хемотаксис, метил-акцепторные гены и генов сборки пилей IV типа, что предполагает наличие потенциальной подвижности по типу сокращения. Так, геном DUR002 кодирует гены белков CheAWCDRBY, MCP и сенсорного регулятора ChpA. Геном DUR003 кодирует гены белков CheAWDBY, но MCP не обнаружены, предположительно из-за меньшей полноты генома. Оба генома содержат гены белков аппарата пилей 4

типа, PilTABCDQM. Примечательно, что, несмотря на отсутствие генов построения жгутикового аппарата, магнитотактические *Elusimicrobiota*, как и большинство свободноживущих представителей этого филума, содержат гомологи генов *motAB* (моторный переключатель в жгутиковом статоре), *flbD* (транскрипционный активатор жгутиковых генов) и *fliG* (моторный переключатель в жгутиковом роторе).

Геном DUR003 также кодирует связанную со скользящей подвижностью (gliding motility) транспортную систему GldAFG. Как MotAB-подобный, так и FliG белки участвуют в обеспечении протонной движущей силы для скользящей подвижности некоторых бактерий (Hennell James et. al., 2021). Поэтому, по крайней мере в DUR003, MotAB может быть функционально связан с системой Gld. Однако у *Elusimicrobiota*, лишенных системы Gld, включая DUR002, роль MotAB неясна. Ранее было показано, что эти гены участвуют в обеспечении подвижности по типу сокращения у *Pseudomonas aeruginosa* (Nolan et. al., 2018).

3.3.5. Детекция МГК у МТБ филума *Elusimicrobiota*

В реконструированных геномах были детектированы их МГК (Рис. 32 А). Кроме того, с помощью программы MagCluster был проведен поиск магнетосомных генов во всех геномах филума *Elusimicrobiota*, использованных в данном исследовании. Это позволило обнаружить МГК еще в одном геноме, упомянутом выше, названном «1499». Также, в геноме NORP122 был обнаружен второй контиг с магнетосомными генами, в дополнение к уже известному.

Четыре детектированных МГК содержали *mag* гены, включая *magA*, *-B*, *-M*, *-I*, *-Q*, *-E*, *-L-like* и *-N*. Последовательности белков этих и других известных МГК, а также их гомологи из неМТБ, были использованы для построения филогенетических деревьев (Рис. 32 Б, данные на портале figshare URL: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.6045158.v1>). Последовательности Mag белков МГК филума *Elusimicrobiota* почти всегда кластеризовались друг с другом и с последовательностями филумов *Fibrobacterota* и *Rifl bacteria*. Исключением был NORP122, чьи последовательности в некоторых случаях кластеризовались с

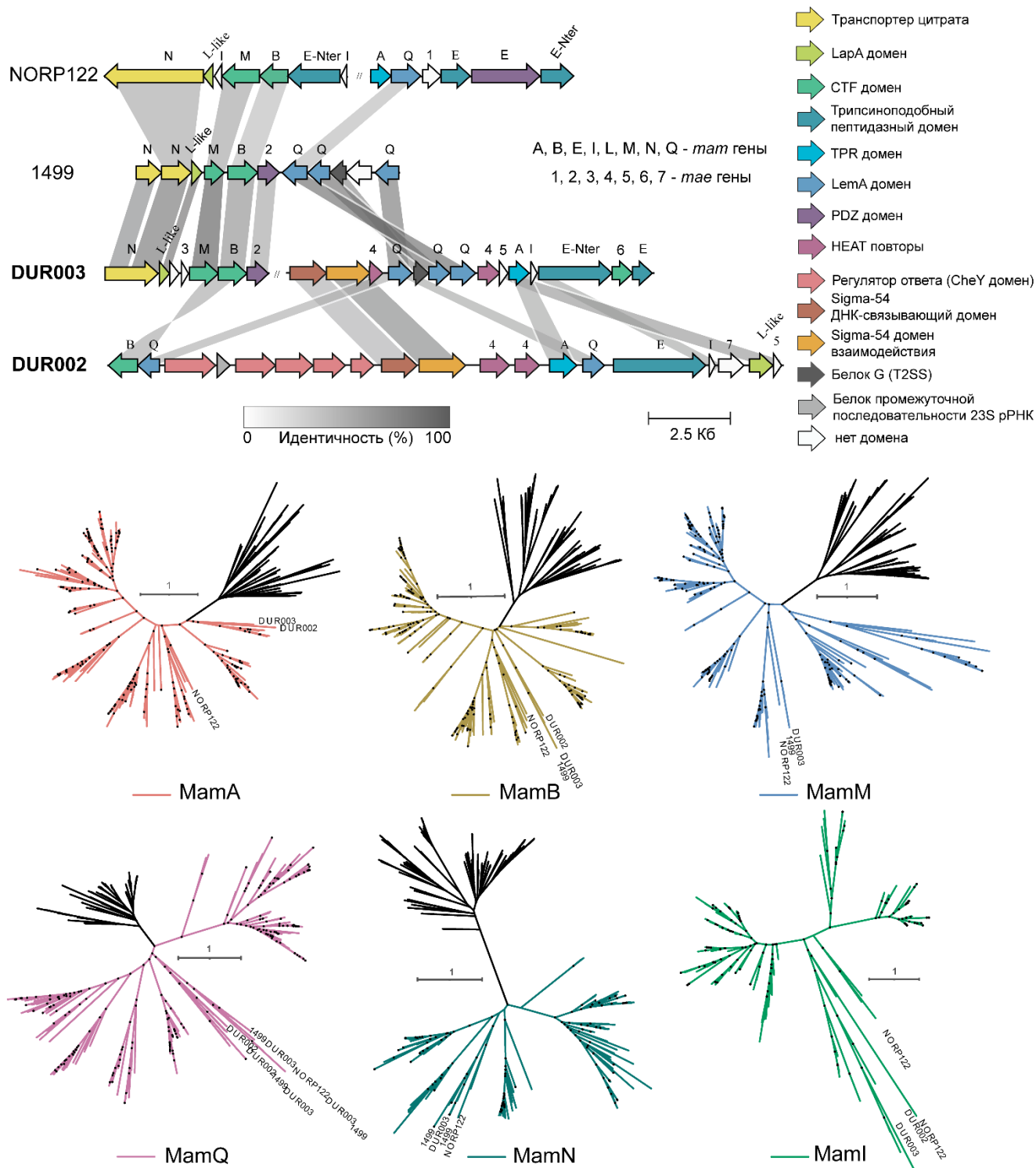


Рисунок 32. (А) Сравнение регионов МГК в геномах МТБ филума *Elusimicrobiota*. Гены окрашены в соответствии с консервативными доменами, которые они включают. (Б) Филогенетические деревья, построенные методом максимального правдоподобия, основанные на последовательностях Mam белков филума *Elusimicrobiota* и других известных МТБ (цветные ветви) вместе с их неМТБ гомологами (черные ветви). Деревья реконструированы с помощью эволюционной модели LG+F+I+G4. Достоверность ветвления (bootstrap) указана на основании анализа 1000 альтернативных деревьев. Масштабная линейка – 1 аминокислотная замена на позицию. Подробные деревья можно найти на платформе figshare URL: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.6045158.v1>.

другими представителями МТБ. Также, было обнаружено 3 копии белка MamQ в МГК 1499 и DUR003.

Консервативные домены магнетосомных белков филума *Elusimicrobiota* были определены с использованием баз данных PFAM и COG. Было установлено, что исследованные магнетосомные белки содержат те же домены, что и ортологичные Mam белки модельного организма *Magnetospirillum gryphiswaldense* MSR-1 (Uebe, Schüler, 2016). Примечательно, что магнетохромные домены, необходимые для поддержания окислительно-восстановительного баланса железа в магнетосомах (Arnoux et. al., 2014), были обнаружены только в белках MamE и MamN у NORP122, тогда как магнетосомные белки 1499, DUR002 и DUR003 не содержали этих доменов. Кроме того, ни один из исследованных МГК не содержал последовательностей MamK, ответственного за выравнивание магнетосом в цепочки (Katzmann et. al., 2010). Помимо *tam* генов, никаких других известных (*mad*, *man*, *mms* и др.), участвующих в синтезе магнетосом, в МГК филума *Elusimicrobiota* детектировано не было.

МГК филума *Elusimicrobiota* содержали несколько генов, специфичных для этой группы. Для них в этой работе было предложено название *mae* гены (**m**agnetosome *Elusimicrobiota*), поскольку они либо не были обнаружены ранее, либо были детектированы в нескольких МТБ, но не имели названия. Гены *mae1*, -3 и -7 являются уникальными. В их аминокислотных последовательностях не обнаружены никакие из известных по PFAM и COG доменов, а также они не имели сходства (при e-value $1e^{-05}$) ни с какими другими генами в базе данных NCBI на июнь 2022 года. Гены *mae2* и *maeb* содержали PDZ-домен и STF (cation efflux family) домен, соответственно, согласно PFAM. Однако, на филогенетических деревьях эти белковые последовательности не кластеризовались с известными последовательностями MamE, MamB или MamM, имеющими те же домены (Uebe, Schüler, 2016). Вероятно, *mae2* и *maeb* являются генами, специфичными для МГК филума *Elusimicrobiota* и выполняют функции, аналогичные функциям Mam белков с теми же доменами. Гены *mae4* и *mae5* в базе данных NCBI не имеют сходства (e-value $1e^{-05}$) с генами не-МТБ. Они сходны с генами МГК филумов

Bdellovibrionota и *Planctomycetota* (45% идентичности), но ранее никак не были названы.

В МГК 1499, DUR002 и DUR003 помимо магнетосомных генов, в МГК также присутствуют гены, вовлеченные в процессы, не связанные с синтезом магнетосом и присутствующие как в МТБ, так и в неМТБ. Так, у 1499 и DUR003 магнетосомные гены соседствуют с белком GspG секреторной системы II типа. DUR002 и DUR003 содержат гены с Sigma-54 доменами связывания и взаимодействия с ДНК, а DUR002 также имеет несколько генов регуляторов ответа в своем МГК.

Изучение редкой биосферы является сложной задачей, и еще более сложным оно является в почвах, поскольку почвы отличаются огромным микробным разнообразием (Tringe et. al., 2005). Ранее уже было предложено несколько методов обогащения микрочисел, подвергая их различному физическому или химическому стрессу (Wagner-Döbler et. al., 1998; Ibekwe et. al., 2001; Yakimov et. al., 2005). В отличие от этих методов, магнитное обогащение не требует предварительного изменения среды и способствует сепарации представителей редких таксонов с различными метаболическими функциями. Магнитотактические бактерии являются минорными компонентами микробных сообществ, а некоторые из них принадлежат к малоизученным филумам (Lin et. al., 2020a). Поэтому, магнитотактические бактерии могут помочь в изучении редкой биосферы. Исследования о наличии МТБ в почвах малочисленны, лишь несколько геномов МТБ были обнаружены в болотных почвах (Lin et. al., 2020a), что говорит о потенциально широком распространении МТБ в различных типах болотных почв, в дополнение к водным местообитаниям (Lin et. al., 2020a).

В данной работе было проведено секвенирование генов 16S рРНК бактериального сообщества болотной почвы (П), ее фильтрата (Ф) и магнитно-обогащенной фракции (М). Обилие некоторых представителей малоизученных филумов, таких как *Hydrogenedentota*, *Elusimicrobiota* и *Omnitrophota*, увеличилось в сообществе М по сравнению с сообществом П. Также, в сообществе М 28% zОТЕ не были классифицированы на уровне филума, что позволило предположить наличие новых представителей редкой биосферы. Кроме того, среди 25 наиболее

встречаемых zОТЭ, 13 имели магнитный отклик и составляли около 45% М, но менее 0,1% от П, что делает их представителями редкой биосферы. Таким образом, магнитное обогащение с помощью метода МТВ-CoSe и последующее высокопроизводительное секвенирование позволили изучить геномы, содержащие эти zОТЭ.

Филум *Elusimicrobiota* является слабоизученным, его представители являются как свободноживущими организмами, так и симбионтами животных. Ранее МГК был обнаружен только в одном геноме этого филума, NORP122. Однако этот геном содержал лишь короткий фрагмент МГК, включающий 7 генов, что вызывало некоторые сомнения в правильности сборки этого генома и закономерность наличия в нем МГК. В данной работе было реконструировано два генома МТВ филума *Elusimicrobiota*, полученных из болотной почвы, а также обнаружен еще один геном МТВ, относящийся к этому филуму, в базе данных NCBI. Полученные результаты показали, что присутствие МГК в геномах филума *Elusimicrobiota* не является ошибкой геномной сборки.

Анализ всех четырех МГК филума *Elusimicrobiota* показал их довольно низкую идентичность (около 25-35%) между собой. Возможной причиной этого может быть то, что последний общий предок всех *Elusimicrobiota* имел МГК, и его наследование происходило вертикально с многочисленными утратами. В пользу этого предположения говорит и тот факт, что МТВ на видовом дереве *Elusimicrobiota* не кластеризуются вместе в одну кладу, а распределены по всему дереву (Рис. 31). Однако, возможно, что такая низкая идентичность связана с тем, что некоторые МГК этого филума были приобретены путем горизонтального переноса генов от МТВ из других филумов. Таким образом, вопрос происхождения и эволюции магнетосомных генов у МТВ филума *Elusimicrobiota* остается неясным и требует дополнительных данных для его решения. Детальный анализ детектированных МГК выявил второй контиг с магнетосомными генами у NORP122. Также, был выявлен сет *tam* генов, необходимых для синтеза магнетосом: *tamA*, *-B*, *-M*, *-I*, *-Q*, *-E*, *-L-like*. Однако в этих МГК не было обнаружено генов сборки магнетосомной цепи (*tamK* или *mad28*) (Katzmann et. al.,

2010; Lefèvre et. al., 2013a). Это позволяет предположить, что магнетосомы у МТБ филума *Elusimicrobiota*, скорее всего, цепей не образуют. Такие предположения подкрепляются результатами морфологии клеток МТБ из исследуемой почвы (Рис. 30).

В исследованных МГК было обнаружено несколько уникальных генов, которые были названы *mae* генами. Чтобы определить какая у этих генов роль в биоминерализации магнетосом, необходимы дальнейшие исследования в этой области. Более того, магнетохромные домены, которые отвечают за поддержание окислительно-восстановительного баланса железа в магнетосомах, были обнаружены в магнетосомных белках только одного из четырех изучаемых МТБ, в NORP122. Отсутствие этих доменов в трех других МГК предполагает, что эти МТБ могут использовать другой механизм для контроля состояния железа во время синтеза магнетосом. Другое возможное объяснение заключается в том, что магнетосомы представителей этого филума состоят не из магнетита или грейгита, а из другого минерала. Дальнейшие исследования, направленные на изучение морфологии магнетосом у МТБ филума *Elusimicrobiota* помогут пролить свет на этот вопрос.

Метаболический анализ показал, что DUR002, является первым известным облигатным ферментером среди МТБ. Такой тип метаболизма, вероятно, обеспечивает метаболические преимущества в анаэробных условиях болотных почв. В геномах DUR002 и DUR003 также были обнаружены гены движения по типу сокращения и скольжения, тогда как гены синтеза жгутиков обнаружены не были, что делает их уникальными среди МТБ, поскольку все другие известные представители подвижны с помощью жгутиков. Вероятно, МТБ с такими типами подвижности не были обнаружены ранее, так как методы, использовавшиеся для сепарации МТБ, были основаны на активном движении клеток, обеспечиваемом жгутиками. В данной работе был использован недавно разработанный метод сепарации «МТВ-CoSe», который не зависит от активного клеточного движения и требует только присутствия магнитных частиц внутри клеток. Большинство предыдущих исследований МТБ проводились с использованием проб водных

экосистем, где преобладает подвижность, обусловленная жгутиками. Поскольку почвы имеют твердую поверхность, в них преобладают поверхностно-ассоциированные типы подвижности, такие как сокращение и скольжение (Wadhwa, Berg, 2022). Поэтому магнитотаксис, связанный с поверхностно-ассоциированной подвижностью, может быть преимуществом для бактерий в почвенной среде обитания.

Также, в МГК DUR002 были детектированы CheY-подобные домены. Ранее сообщалось, что CheY помогает в переключении направления вращения жгутикового мотора (Zhu et. al., 2010). Также было показано, что белки, содержащие домены CheY, контролируют частоту поворота клеток и, следовательно, направление и характер подвижности по типу сокращения (Kaimer, Zusman, 2016; Kühn et. al., 2021). Вероятно, колокализация этих генов с генами синтеза магнетосом не случайна, и магнетосомные гены могут участвовать в смене направления при передвижении. В случае если эта теория верна, такой тип движения расширит представления о том, как может происходить магнитохемотаксис. Однако, возможно, магнетосомы у МТБ филума *Elusimicrobiota* выполняют другие функции, такие как снижение токсичности внутриклеточных активных форм кислорода, запасание железа или получение энергии (Lin et. al., 2020a).

Дальнейшее изучение магнитотактических бактерий редкой биосферы, включая бактерий из филума *Elusimicrobiota*, поможет лучше понять процессы формирования и функционирования магнетосом. Представленные в этой работе результаты поднимают вопросы о механизмах магнитотаксиса в условиях отсутствия жгутиков и белков, выстраивающих магнетосомы в цепочки, о процессе биоминерализации магнетосом в отсутствие магнетохромных доменов в магнетосомных белках, а также о функциях магнетосом у анаэробных бактерий.

3.3.6. Описание новых видов-кандидатов филума *Elusimicrobiota*

Candidatus Obscuribacterium

Obscuribacterium (Ob.scur.i.bac.te'ri.um. L. masc. adj. *obscurus*, темный; N.L. neut. n. *bacterium*, палочка; N.L. neut. n. *Obscuribacterium*, бактерия, найденная в темноте)

Candidatus Obscuribacterium magneticum

Obscuribacterium magneticum (mag.ne'ti.cum. L. neut. adj. *magneticum*, магнитный)

Потенциально обладает метаболизмом респираторного типа. Не способен к восстановлению нитратов и нитритов и к фиксации азота. Диссимиляционное восстановление сульфата, окисление серы и система SOX отсутствуют. Предположительно способны к подвижности по типу сокращения. Получен в результате магнитного обогащения болотной почвы Дурькинского оврага. Референсный штамм - DUR003. Референсная последовательность генома DUR003 - [JAJAPZ000000000](#). Содержание G+C 52,84%

Candidatus Liberimonas

Liberimonas (Li.be.ri.mo'nas. L. masc. adj. *liber*, свободный; L. fem. n. *monas*, единица, монада; N.L. fem. n. *Liberimonas*, свободная монада)

Candidatus Liberimonas magnetica

Liberimonas magnetica (mag.ne'ti.ca. L. fem. adj. *magnetica*, магнитная)

Потенциально имеет метаболизм ферментативного типа. Способен синтезировать лактат и ацетат в качестве продуктов ферментации. Имеет потенциал для автотрофного роста с использованием водорода и углекислого газа по пути Вуд-Льюнгдала. Предположительно, не способен усваивать нитриты и нитраты и фиксировать азот. Предположительно, способен к подвижности по типу сокращения. Получен в результате магнитного обогащения болотной почвы Дурькинского оврага. Референсный штамм - DUR002. Референсная последовательность генома DUR002 - [JAJAPY000000000](#). Содержание G+C 39,76%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на многолетнее изучение магнитотактических бактерий, их геномное разнообразие является слабоизученным, а вопросы происхождения и наследования магнетосомных генов остаются нерешенными. В настоящей работе было изучено разнообразие МТБ из открытых геномных и метагеномных баз данных и из двух природных источников. Всего было получено 43 новых генома, что существенно дополнило ранее имевшиеся данные о разнообразии МТБ. Магнетосомные гены были обнаружены в геномах бактерий, принадлежащих филумам *Elusimicrobiota*, *Hydrogenedentota* и *Nitrospirota*, где ранее представители МТБ обнаружены не были. Эти результаты позволили увеличить таксономическое разнообразие МТБ. У представителей МТБ филума *Thermodesulfobacteriota* в магнетосомных генных кластерах были обнаружены *man* гены, ранее считавшиеся характерными только для МТБ филума *Nitrospirota*.

Из оз. Белое Бордуковское было реконструировано 3 генома МТБ, принадлежащих филумам *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota*. Для первой бактерии, *Ca. Magnetomonas plexicatena* LBB01, была получена кольцевая хромосомная сборка, которая может быть использована в качестве референсной для изучения эволюции и структурной организации магнетосомных генов у МТБ филума *Nitrospirota*. Вторая бактерия, *Ca. Magnetominusculus linsii* LBB02 является первым представителем этого рода с известной клеточной морфологией и геномом высокого качества сборки. Третья бактерия, *Ca. Belliniella magnetica* LBB04, является первым видом-кандидатом филума *Thermodesulfobacteriota* с известной морфологией, обладающим *man* генами в МГК.

Для всех геномов филумов *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota*, содержащих в МГК *man* гены, была проведена реконструкция филогенетических деревьев, которая позволила впервые детектировать межфилумный горизонтальный перенос генов синтеза магнетосом. Кроме того, между семействами МТБ филума *Nitrospirota* также был детектирован горизонтальный перенос МГК. Полученные результаты существенно увеличивают роль горизонтального переноса генов синтеза магнетосом в эволюции

магнитотактических бактерий. Более того, новые данные ставят под вопрос древность происхождения МГК: в филумах, считающихся древними, МГК мог быть унаследован путем горизонтального переноса генов в более поздние эволюционные периоды, чем появились сами филумы.

Также, в этой работе изучалось разнообразие МТБ в болотной почве – экосистеме, где разнообразие МТБ ранее практически не исследовалось. Было показано, что МТБ составляют минорную часть почвенного микробного сообщества и являются частью редкой микробной биосферы. Биоинформатический анализ метагеномных данных из обогащенной магнитной фракции позволил реконструировать два генома МТБ, относящихся к филуму *Elusimicrobiota*. Анализ МГК этих и других известных геномов МТБ этого филума позволил выявить уникальные гены, названные *mae* генами. Кроме того, в МГК отсутствовали последовательности *tamK*, а в магнетосомных белках – магнетохромные домены, что нетипично для МТБ. Геномный анализ также показал отсутствие генов синтеза жгутиков, тогда как все ранее изученные МТБ ими обладали. МТБ филума *Elusimicrobiota*, в свою очередь, обладали генами пилей IV типа, обеспечивающих поверхностно-ассоциированное движение. Кроме того, у МТБ этого филума были детектированы гены метаболизма ферментативного типа, что ранее не встречалось среди МТБ.

Таким образом, исследование новых местообитаний и использование новых способов детекции МТБ, позволили значительно увеличить разнообразие МТБ. Это, в свою очередь, позволило подробно изучить эволюцию генов синтеза магнетосом и оценить роль горизонтального переноса генов в этом процессе. Кроме того, были получены новые данные о физиологии МТБ, поднимающие вопросы о механизмах магнитотаксиса и преимуществах ферментативного метаболизма.

ВЫВОДЫ

1. В результате поиска генов синтеза магнетосом в бактериальных геномах из баз данных NCBI и IMG впервые обнаружены МТБ в филумах *Elusimicrobiota* и *Nitrospinota*.
2. В результате поиска генов синтеза магнетосом в 10 587 метагеномах из базы данных IMG выявлено 38 новых геномов МТБ, принадлежащих 7 филумам. Впервые детектированы МТБ, представляющие филум *Hydrogenedentota*.
3. На основе данных высокопроизводительного секвенирования обогащенной магнитной фракции клеток из озера Белое Бордуковское реконструировано три генома МТБ филумов *Nitrospirota* и *Thermodesulfobacteriota*. Для бактерии *Ca. Magnetomonas plexicatena* LBB01 получена первая для МТБ филума *Nitrospirota* полная геномная последовательность. Основываясь на геномных характеристиках, бактерию LBB02 предложено отнести к новому виду-кандидату *Ca. Magnetominusculus linsii*, а LBB04 - к новому роду- и виду-кандидату *Ca. Belliniella magnetica*.
4. На основе данных высокопроизводительного секвенирования обогащенной магнитной фракции клеток из болотно-торфяной почвы реконструировано два генома МТБ филума *Elusimicrobiota*, которые предложено отнести к новым родам- и видам-кандидатам *Ca. Liberimonas magnetica* и *Ca. Obscuribacterium magneticum*. В этих геномах впервые для МТБ показано наличие генов пилей IV типа, обеспечивающих поверхностно-ассоциированное движение. В магнетосомных генных кластерах показано наличие *mae* генов и отсутствие магнетохромных доменов в магнетосомных белках.
5. В магнетосомных генных кластерах МТБ филума *Thermodesulfobacteriota* показано наличие генов *man*, ранее считавшихся специфичными только для филума *Nitrospirota*. С помощью сравнительного геномного анализа впервые предсказан горизонтальный перенос магнетосомных генов между МТБ из разных филумов (*Thermodesulfobacteriota* и *Nitrospirota*).

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ГПГ – горизонтальный перенос генов

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

МГК – магнетосомный генный кластер

ММП – мультиклеточные магнитотактические прокариоты

МТБ – магнитотактические бактерии

неМТБ – немагнитотактические бактерии

ПЦР – полимеразная цепная реакция

п.о. – пара оснований

ПЭМ – просвечивающая электронная микроскопия

РНК – рибонуклеиновая кислота

ЦТК – цикл трикарбоновых кислот

вЦТК – восстановительный цикл трикарбоновых кислот

zOTE – операционная таксономическая единица с нулевым радиусом

AAI – средняя аминокислотная идентичность

ANI – средняя нуклеотидная идентичность

dDDH – цифровая ДНК-ДНК гибридизация

GTDB – genome taxonomy database (<https://gtdb.ecogenomic.org/>)

IMG - Integrated microbial genomes (<https://img.jgi.doe.gov/>)

MTB-CoSe - Magnetotactic bacteria column separation

NCBI - national center for biotechnology information (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)

POCP – попарный процент консервативных белков

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Верховцева Н.В., Филина Н.Ю., Осипов Г.А. Некоторые физиологические особенности и структура сообществ микроорганизмов, образующих магнитоупорядоченные соединения железа // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. 2002. № 3. С. 33–39.
2. Горленко В.М., Дзюба М.В., Малеева А.Н., Пантелеева А.Н., Колганова Т.В., Кузнецов Б.Б. *Magnetospirillum aberrantis* sp. nov. - новая пресноводная бактерия с магнитными включениями // Микробиология. 2011. Т. 80. № 5. С. 679-690.
3. Дзюба М.В. Разнообразие магнитотактических бактерий пресных водоемов европейской части России. Москва: 2013. 127 с.
4. Дзюба М.В., Колганова Т.В., Горленко В.М., Кузнецов Б.Б. Видовое разнообразие магнитотактических бактерий реки Ольховка // Микробиология. 2013. Т. 82. № 3. С. 344–350.
5. Козяева В.В., Груздев Д.С., Дзюба М.В., Кузнецов Б.Б. Разнообразие магнитотактических бактерий реки Москва // Микробиология. 2017. Т. 86. № 1. С. 99–106.
6. Козяева В.В. Молекулярная экология, таксономия и геномика магнитотактических бактерий. Москва: 2019. 164 с.
7. Сигалевич П.А. Состав популяции магнитотропных бактерий из различных источников // Микробиология. 1991. Т. 60. № 1. С. 184–187.
8. Сигалевич П.А., Кузнецов А.А. Распространенность магнитотропных бактерий // Известия академии наук СССР. Серия биологическая. 1986. Т. 5. С. 797–800.
9. Чертов Н.В. Магнитотактические бактерии водоемов Нижней Волги. Москва: 2000. 124 с.
10. Abreu F., Martins J.L., Souza Silveira T., Keim C.N., Lins de Barros H.G.P., Filho F.J.G., Lins U. ‘*Candidatus magnetoglobus multicellularis*’, a multicellular, magnetotactic prokaryote from a hypersaline environment // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2007. V. 57. № 6. P. 1318–1322.
11. Abreu F., Araujo A.C.V., Leão P., Silva K.T., De Carvalho F.M., De Lima Cunha O., Almeida L. G., Geurink C., Farina M., Rodelli D., Jovane L., Pellizari V.H., De Vasconcelos A.T.R., Bazylnski D.A., Lins U. Culture-independent characterization of novel psychrophilic magnetotactic cocci from Antarctic marine sediments // Environmental Microbiology. 2016. V. 18. № 12. P. 4426–4441.
12. Akai J., Iida A., Akai K., Chiba A. Mn and Fe minerals of possible biogenic origin from two Precambrian stromatolites in western Australia // The journal of the geological society of Japan. 1997. V. 103. № 5. P. 484–488.
13. AlphanDéry E., Idbaih A., Adam C., Delattre J.-Y., Shmitt C., Guyot F., Chebbi I. Development of non-pyrogenic magnetosome minerals coated with poly-L-lysine leading to full disappearance of intracranial U87-Luc tumors in 100% of treated mice using magnetic hyperthermia // Biomaterials. 2017. V. 141. P. 210–222.

14. Alves A.M.C.R., Euverink G.J.W., Bibb M.J., Dijkhuizen L. Identification of ATP-dependent phosphofructokinase as a regulatory step in the glycolytic pathway of the actinomycete *Streptomyces coelicolor* A3(2) // Applied and Environmental Microbiology. 1997. V. 63. № 3. P. 956–961.
15. Amor M., Mathon F.P., Monteil C.L., Busigny V., Lefevre C.T. Iron-biomineralizing organelle in magnetotactic bacteria: function, synthesis and preservation in ancient rock samples // Environmental Microbiology. 2020. V. 22. № 9. P. 3611–3632.
16. Arakaki A., Yamagishi A., Fukuyo A., Tanaka M., Matsunaga T. Co-ordinated functions of Mms proteins define the surface structure of cubo-octahedral magnetite crystals in magnetotactic bacteria // Molecular Microbiology. 2014. V. 93. № 3. P. 554–567.
17. Arnoux P., Siponen M.I., Lefèvre C.T., Ginet N., Pignol D. Structure and evolution of the magnetochrome domains: no longer alone // Frontiers in Microbiology. 2014. V. 5. P. 117.
18. Auch A.F., Von Jan M., Klenk H.P., Göker M. Digital DNA-DNA hybridization for microbial species delineation by means of genome-to-genome sequence comparison // Standards in Genomic Sciences. 2010. V. 2. № 1. P. 117–134.
19. Aziz R.K., Bartels D., Best A.A., Dejongh M., Disz T., Edwards R.A., Formsma K., Gerdes S., Glass E.M., Kubal M., Meyer F., Olsen G.J., Olson R., Osterman A.L., Overbeek R.A., Mcneil L.K., Paarmann D., Paczian T., Parrello B. et. al. The RAST Server: Rapid Annotations using Subsystems Technology // BMC Genomics. 2008. V. 9. P. 75.
20. Bankevich A., Nurk S., Antipov D., Gurevich A.A., Dvorkin M., Kulikov A.S., Lesin V.M., Nikolenko S.I., Pham S., Pribelski A.D., Pyshkin A.V., Sirotkin A.V., Vyahhi N., Tesler G., Alekseyev M.A., Pevzner P.A. SPAdes: A new genome assembly algorithm and its applications to single-cell sequencing // Journal of Computational Biology. 2012. V. 19. № 5. P. 455–477.
21. Bansal M.S., Kellis M., Kordi M., Kundu S. RANGER-DTL 2.0: Rigorous reconstruction of gene-family evolution by duplication, transfer and loss // Bioinformatics. 2018. V. 34. № 18. P. 3214–3216.
22. Barber-zucker S., Keren-khadmy N., Zarivach R. From invagination to navigation: the story of magnetosome-associated proteins in magnetotactic bacteria // Protein Science. 2016. V. 25. № 2. P. 338–351.
23. Baumgartner J., Dey A., Bomans P.H.H., Le Coadou C., Fratzl P., Sommerdijk N.A.J.M., Faivre D. Nucleation and growth of magnetite from solution // Nature Materials. 2013. V. 12. № 3. P. 310-314.
24. Bazylnski D.A., Williams T.J., Lefèvre C.T., Trubitsyn D., Fang J., Beveridge T.J., Moskowicz B.M., Ward B., Schübbe S., Dubbels B.L., Simpson B. *Magnetovibrio blakemorei* gen. nov., sp. nov., a magnetotactic bacterium (*Alphaproteobacteria: Rhodospirillaceae*) isolated from a salt marsh // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2013a. V. 63. P. 1824–1833.
25. Bazylnski D.A., Williams T.J., Lefèvre C.T., Berg R.J., Zhang C.L., Bowser S.S., Dean A.J., Beveridge T.J. *Magnetococcus marinus* gen. nov., sp. nov., a marine, magnetotactic bacterium that

represents a novel lineage (*Magnetococcaceae* fam. nov., *Magnetococcales* ord. nov.) at the base of the *Alphaproteobacteria* // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2013b. V. 63. P. 801–808.

26. Bazylinski D.A., Frankel R.B., Konhauser K.O. Modes of biomineralization of magnetite by microbes // Geomicrobiology Journal. 2007. V. 24. № 6. P. 465–475.

27. Bazylinski D.A., Schübbe S. Controlled Biomineralization by and Applications of Magnetotactic Bacteria // Advances in Applied Microbiology. 2007. V. 62. № 7. P. 21–62.

28. Bazylinski D.A., Frankel R.B., Garratt-reed A.J., Mann S. Biomineralization of iron sulfides in magnetotactic bacteria from sulfidic environments // Iron Minerals. 1990. C. 239–240.

29. Bellini S. On a unique behavior of freshwater bacteria // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. 2009. V. 27. № 1. P. 3–5.

30. Ben-shimon S., Stein D., Zarivach R. Current view of iron biomineralization in magnetotactic bacteria // Journal of Structural Biology: X. 2021. V. 5. P. 100052.

31. Blakemore R.P. Magnetotactic Bacteria // Science. 1975a. V. 190. № 4212. P. 377–379.

32. Bolger A.M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data // Bioinformatics. 2014. V. 30. № 15. P. 2114–2120.

33. Boucher M., Geffroy F., Prévéral S., Bellanger L., Selingue E., Péan M., Lefèvre C.T., Pignol D., Ginet N., Mériaux S. Genetically tailored magnetosomes used as MRI probe for molecular imaging of brain tumor // Biomaterials. 2017. V. 121. P. 167–178.

34. Buick R. Geobiology of the Archean eon // Fundamentals of Geobiology. 2012. P. 351–370.

35. Burgess J.G., Kawaguchi R., Sakaguchi T., Thornhill R.H., Matsunaga T. Evolutionary relationships among *Magnetospirillum* strains inferred from phylogenetic analysis of 16S rDNA sequences // Journal of Bacteriology. 1993. V. 175. № 20. P. 6689–6694.

36. Byrne M.E., Ball D.A., Guerquin-kern J., Rouiller I., Wu T., Downing K.H. *Desulfovibrio magneticus* RS-1 contains an iron- and phosphorus-rich organelle distinct from its bullet-shaped magnetosomes // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2010. V. 107. № 27. P. 12263–12268.

37. Thrash C.J., Ahmadi S., Torok T., Coates J.D. *Magnetospirillum bellicus* sp. nov., a novel dissimilatory perchlorate-reducing alphaproteobacterium isolated from a bioelectrical reactor // Applied and Environmental Microbiology. 2010. V. 76. № 14. P. 4730–4737.

38. Chariaou M., Rahn-lee L., Kind J., Garcia-Rubio I., Komeili A., Gehring A.U. Anisotropy of bullet-shaped magnetite nanoparticles in the magnetotactic bacteria *Desulfovibrio magneticus* sp. strain RS-1 // Biophysical Journal. 2015. V. 108. P. 1268–1274.

39. Chaumeil P., Mussig A.J., Parks D.H., Hugenholtz P. GTDB-Tk: a toolkit to classify genomes with the Genome Taxonomy Database // Bioinformatics. 2019. V. 36. № 6. P. 1925–1927.

40. Chen Y.R., Zhang W.Y., Zhou K., Pan H.M., Du J.H., Xu C., Xu J.H., Pradel N., Santini C.L., Li J.H., Huang H., Pan Y.X., Xiao T., Wu L.F. Novel species and expanded distribution of ellipsoidal multicellular magnetotactic prokaryotes // *Environmental Microbiology Reports*. 2016. V. 8. № 2. P. 218–226.
41. Chen Y.R., Zhang R., Du H.J., Pan H.M., Zhang W.Y., Zhou K., Li J.H., Xiao T., Wu L.F. A novel species of ellipsoidal multicellular magnetotactic prokaryotes from Lake Yuehu in China // *Environmental Microbiology*. 2015. V. 17. № 3. P. 637–647.
42. Cheng L., Ke Y., Yu S., Jing J. Co-delivery of doxorubicin and recombinant plasmid pHSP70-Plk1-shRNA by bacterial magnetosomes for osteosarcoma therapy // *International Journal of Nanomedicine*. 2016. V. 11. P. 5277–5286.
43. Coleman G.A., Davín A.A., Mahendrarajah T.A., Szánthó L.L., Spang A., Hugenholtz P., Szöllsi G.J., Williams T.A. A rooted phylogeny resolves early bacterial evolution // *Science*. 2021. V. 372. № 6542. P. eabe0511.
44. Cui K., Pan H., Chen J., Liu J., Zhao Y., Chen S., Zhang W., Xiao T., Wu L. A novel isolate of spherical multicellular magnetotactic prokaryotes has two magnetosome gene clusters and synthesizes both magnetite and greigite crystals // *Microorganisms*. 2022. V. 10. № 5. P. 925.
45. DeLong E.F., Frankel R.B., Bazylinski D.A. Multiple evolutionary origins of magnetotaxis in bacteria // *Science*. 1993. V. 259. № 5096. P. 803–806.
46. Denise R., Abby S.S., Rocha E.P.C. Diversification of the type IV filament superfamily into machines for adhesion, protein secretion, DNA uptake, and motility // *PLOS Biology*. 2019. V. 17. № 7. P. e3000390.
47. Descamps E.C.T., Monteil C.L., Menguy N., Ginet N., Pignol D., Bazylinski D. A., Lefèvre C.T. *Desulfamplus magnetovallimortis* gen. nov., sp. nov., a magnetotactic bacterium from a brackish desert spring able to biomineralize greigite and magnetite, that represents a novel lineage in the *Desulfobacteraceae* // *Systematic and Applied Microbiology*. 2017. V. 40. № 5. P. 280–289.
48. Didonato R.J., Young N.D., Butler J.E., Chin K.J., Hixson K.K., Mouser P., Lipton M.S., Deboy R., Methé B.A. Genome sequence of the deltaproteobacterial strain NaphS2 and analysis of differential gene expression during anaerobic growth on naphthalene // *PLoS ONE*. 2010. V. 5. № 11. P. e14072.
49. Dieudonné A., Pignol D., Prévéral S. Magnetosomes: biogenic iron nanoparticles produced by environmental bacteria // *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2019. V. 103. P. 3637–3649.
50. Dombrowski N., Lee J.H., Williams T.A., Offre P., Spang A. Genomic diversity, lifestyles and evolutionary origins of DPANN archaea // *FEMS Microbiology Letters*. 2019. V. 366. № 2. P. fnz008.
51. Du H., Zhang W., Zhang W., Zhang W., Pan H., Pan Y., Bazylinski D.A., Wu L., Xiao T., Lin W. Magnetosome gene duplication as an important driver in the evolution of magnetotaxis in the *Alphaproteobacteria* // *Ecological and Evolutionary Science*. 2019. V. 4. № 5. P. e00315-19.

52. Duchemin W., Gence G., Chifolleau A.M.A., Arvestad L., Bansal M.S., Berry V., Boussau B., Chevenet F., Comte N., Davín A.A., Dessimoz C., Dylus D., Hasic D., Mallo D., Planel R., Posada D., Scornavacca C., Szöllösi G., Zhang L. et al. RecPhyloXML: A format for reconciled gene trees // *Bioinformatics*. 2018. V. 34. № 21. P. 3646–3652.
53. Dufour S.C., Laurich J.R., Batstone R.T., McCuaig B., Elliott A., Poduska K.M. Magnetosome-containing bacteria living as symbionts of bivalves // *ISME Journal*. 2014. V. 8. № 12. P. 2453–2462.
54. Edgar R.C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST // *Bioinformatics*. 2010. V. 26. № 19. P. 2460–2461.
55. Edgar R.C. UNOISE2: improved error-correction for Illumina 16S and ITS amplicon sequencing // *bioRxiv*. 2016. P. 081257.
56. Edgar R.C., Flyvbjerg H. Error filtering, pair assembly and error correction for next-generation sequencing reads // *Bioinformatics*. 2015. V. 31. № 21. P. 3476–3482.
57. Felfoul O., Mohammadi M., Taherkhani S., De Lanauze D., Xu Y.Z., Loghin D., Essa S., Jancik S., Houle D., La M., Gaboury L., Tabrizian M., Kaou N., Atkin M., Vuong T., Batist G., Beauchemin N., Radzioch D., Martel S. Magneto-aerotactic bacteria deliver drug-containing nanoliposomes to tumour hypoxic regions // *Nature Nanotechnology*. 2016. V. 11. P. 941–947.
58. Field E.K., Sczyrba A., Lyman A.E., Harris C.C., Woyke T., Stepanauskas R., Emerson D. Genomic insights into the uncultivated marine *Zetaproteobacteria* at Loihi Seamount // *ISME Journal*. 2015. V. 9. P. 857–870.
59. Fierer N., Jackson J.A., Vilgalys R., Jackson R.B. Assessment of soil microbial community structure by use of taxon-specific quantitative PCR assays // *Applied and Environmental Microbiology*. 2005. V. 71. № 7. P. 4117–4120.
60. Flies C.B., Jonkers H.M., De Beer D., Bosselmann K., Böttcher M.E., Schüler D. Diversity and vertical distribution of magnetotactic bacteria along chemical gradients in freshwater microcosms // *FEMS Microbiology Ecology*. 2005b. V. 52. № 2. P. 185–195.
61. Flies C.B., Peplies J., Schüler D. Combined approach for characterization of uncultivated magnetotactic bacteria from various aquatic environments combined approach for characterization of uncultivated magnetotactic bacteria from various aquatic environments // *Appl Environ Microbiol*. 2005a. V. 71. № 5. P. 2723–2731.
62. Frankel R.B. Magnetotactic bacteria at the geomagnetic equator // *Science*. 1981. V. 212. P. 1269–1270.
63. Fullerton H., Hager K.W., McAllister S.M., Moyer C.L. Hidden diversity revealed by genome-resolved metagenomics of iron-oxidizing microbial mats from Lo’ihi Seamount, Hawai’i // *ISME Journal*. 2017. V. 11. № 8. P. 1900–1914.

64. Gareev K.G., Grouzdev D.S., Kharitonskii P.V., Kosterov A., KoZIAeva V.V., Sergienko E.S., Shevtsov M.A. Magnetotactic bacteria and magnetosomes: Basic properties and applications // *Magnetochemistry*. 2021. V. 7. № 6. P. 86.
65. Geurink C., Lefevre C.T., Monteil C.L., Morillo-Lopez V., Abreu F., Bazylinski D.A., Trubitsyn D. Complete genome sequence of strain BW-2, a magnetotactic gammaproteobacterium in the family *Ectothiorhodospiraceae*, isolated from a brackish spring in Death Valley, California // *Microbiology Resource Announcements*. 2020. V. 9. № 1. P. 9–10.
66. Goris J., Konstantinidis K.T., Klappenbach J.A., Coenye T., Vandamme P., Tiedje J. M. DNA-DNA hybridization values and their relationship to whole-genome sequence similarities // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2007. V. 57. № 1. P. 81–91.
67. Goswami P., He K., Li J., Pan Y., Roberts A.P., Lin W. Magnetotactic bacteria and magnetofossils: ecology, evolution and environmental implications // *npj Biofilms and Microbiomes*. 2022. V. 8. № 1. P. 43.
68. Gurevich A., Saveliev V., Vyahhi N., Tesler G. QUASt: quality assessment tool for genome assemblies // *Bioinformatics*. 2013. V. 29. № 8. P. 1072–1075.
69. Hennell J.R., Deme J.C., Kjær A., Alcock F., Silale A., Lauber F., Johnson S., Berks B.C., Lea S.M. Structure and mechanism of the proton-driven motor that powers type 9 secretion and gliding motility // *Nature Microbiology*. 2021. V. 6. № 2. P. 221–233.
70. Hershey D.M., Ren X., Melnyk R.A., Browne P.J., Ozyamak E. MamO is a repurposed serine protease that promotes magnetite biomineralization through direct transition metal binding in magnetotactic bacteria // *PLOS Biology*. 2016. V. 14. № 3. P. e1002402.
71. Hoang D.T., Chernomor O., Von Haeseler A., Minh B.Q., Vinh L.S. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation // *Molecular Biology and Evolution*. 2018. V. 35. № 2. P. 518–522.
72. Ibekwe A.M., Papiernik S.K., Gan J., Yates S.R., Crowley D.E., Yang C.H. Microcosm enrichment of 1,3-dichloropropene-degrading soil microbial communities in a compost-amended soil // *Journal of Applied Microbiology*. 2001. V. 91. № 4. P. 668–676.
73. Izawa K., Kuwahara H., Sugaya K., Lo N., Ohkuma M., Hongoh Y. Discovery of ectosymbiotic *Endomicrobium* lineages associated with protists in the gut of stolotermitid termites // *Environmental Microbiology Reports*. 2017. V. 9. № 4. P. 411–418.
74. Jain C., Rodriguez R.L.M., Phillippy A.M., Konstantinidis K.T., Aluru S. High throughput ANI analysis of 90K prokaryotic genomes reveals clear species boundaries // *Nature Communications*. 2018. V. 9. № 1. P. 5114.
75. Ji B., Zhang S.D., Zhang W.J., Rouy Z., Alberto F., Santini C.L., Mangenot S., Gagnot S., Philippe N., Pradel N., Zhang L., Tempel S., Li Y., Médigue C., Henrissat B., Coutinho P.M., Barbe V., Talla E.,

- Wu L.F. The chimeric nature of the genomes of marine magnetotactic coccoid-ovoid bacteria defines a novel group of *Proteobacteria* // *Environmental Microbiology*. 2017. V. 19. № 3. P. 1103–1119.
76. Ji R., Zhang W., Pan Y., Lin W. MagCluster: a tool for identification, annotation, and visualization of magnetosome gene clusters // *Microbiology Resource Announcements*. 2022. V. 11. № 1. P. e01031-21.
77. Jogler C., Niebler M., Lin W., Kube M., Wanner G., Kolinko S., Stief P., Beck A. J., Beer D. de, Petersen N., Pan Y., Amann R., Reinhardt R., Schüler D. Cultivation-independent characterization of ‘*Candidatus Magnetobacterium bavaricum*’ via ultrastructural, geochemical, ecological and metagenomic methods // *Environmental Microbiology*. 2010. V. 12. № 9. P. 2466–2478.
78. Jogler C., Lin W., Meyerdierks A., Kube M., Katzmann E., Flies C., Pan Y., Amann R., Reinhardt R., Schüler D. Toward cloning of the magnetotactic metagenome: Identification of magnetosome island gene clusters in uncultivated magnetotactic bacteria from different aquatic sediments // *Applied and Environmental Microbiology*. 2009. V. 75. № 12. P. 3972–3979.
79. Juhas M., Meer J.R. Van Der, Gaillard M., Harding R.M., Hood D.W., Crook D.W. Genomic islands: tools of bacterial horizontal gene transfer and evolution // *FEMS Microbiology Reviews*. 2009. V. 33. № 2. P. 376–393.
80. Kaimer C., Zusman D.R. Regulation of cell reversal frequency in *Myxococcus xanthus* requires the balanced activity of CheY-like domains in FrzE and FrzZ // *Molecular Microbiology*. 2016. V. 100. № 2. P. 379–395.
81. Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K. F., Von Haeseler A., Jermini L.S. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates // *Nature Methods*. 2017. V. 14. № 6. P. 587–589.
82. Kalyuzhnaya M.G., De Marco P., Bowerman S., Pacheco C.C., Lara J.C., Lidstrom M.E., Chistoserdova L. *Methyloversatilis universalis* gen. nov., sp. nov., a novel taxon within the *Betaproteobacteria* represented by three methylotrophic isolates // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2006. V. 56. № 11. P. 2517–2522.
83. Kanehisa M., Sato Y. KEGG Mapper for inferring cellular functions from protein sequences // *Protein Science*. 2020. V. 29. № 1. P. 28–35.
84. Kang D.D., Li F., Kirton E., Thomas A., Egan R., An H., Wang Z. MetaBAT 2: an adaptive binning algorithm for robust and efficient genome reconstruction from metagenome assemblies // *PeerJ*. 2019. V. 7. P. e7359.
85. Katoh K., Standley D.M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. // *Molecular biology and evolution*. 2013. V. 30. № 4. P. 772–80.
86. Katzmann E., Scheffel A., Gruska M., Plitzko J.M., Schüler D. Loss of the actin-like protein MamK has pleiotropic effects on magnetosome formation and chain assembly in *Magnetospirillum gryphiswaldense* // *Molecular Microbiology*. 2010. V. 77. № 1. P. 208–224.

87. Kirillova N.P., Sileva T.M., Ul'yanova T.Y., Rozov S.Y., Il'yashenko M.A., Makarov M.I. Digital soil map of Chashnikovo Training and Experimental Soil Ecological Center, Moscow State University // *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2015. V. 70. № 2. P. 58–65.
88. Kirschvink J.L. South-seeking magnetic bacteria // *The Journal of Experimental Biology*. 1980. V. 86. № November 1979. P. 345–347.
89. Kolinko S., Jogler C., Katzmann E., Wanner G., Peplies J., Schüler D. Single-cell analysis reveals a novel uncultivated magnetotactic bacterium within the candidate division OP3 // *Environmental Microbiology*. 2012. V. 14. № 7. P. 1709–1721.
90. Kolinko S., Richter M., Glöckner F.O., Brachmann A., Schüler D. Single-cell genomics reveals potential for magnetite and greigite biomineralization in an uncultivated multicellular magnetotactic prokaryote // *Environmental Microbiology Reports*. 2014. V. 6. № 5. P. 524–531.
91. Kolinko S., Richter M., Glöckner F.O., Brachmann A., Schüler D. Single-cell genomics of uncultivated deep-branching magnetotactic bacteria reveals a conserved set of magnetosome genes // *Environmental Microbiology*. 2016. V. 18. № 1. P. 21–37.
92. Kolinko S., Wanner G., Katzmann E., Kiemer F., M. Fuchs B., Schüler D. Clone libraries and single cell genome amplification reveal extended diversity of uncultivated magnetotactic bacteria from marine and freshwater environments // *Environmental Microbiology*. 2013. V. 15. № 5. P. 1290–1301.
93. Komeili A., Li Z., Newman D.K., Jensen G.J. Magnetosomes are cell membrane invaginations organized by the actin-like protein MamK // *Science*. 2006. V. 311. № 5758. P. 242–245.
94. Komeili A. Molecular mechanisms of compartmentalization and biomineralization in magnetotactic bacteria // *FEMS Microbiology Reviews*. 2012. V. 36. № 1. P. 232–255.
95. Konstantinidis K.T., Rosselló-Móra R., Amann R. Uncultivated microbes in need of their own taxonomy // *ISME Journal*. 2017. V. 11. № 11. P. 2399–2406.
96. Koziyeva V.V., Alekseeva L.M., Uzun M.M., Leão P., Sukhacheva M.V., Patutina E.O., Kolganova T.V., Grouzdev D.S. Biodiversity of magnetotactic bacteria in the freshwater lake below bordukovskoe, Russia // *Microbiology*. 2020. V. 89. № 3. P. 348–358.
97. Koziyeva V., Dziuba M., Leão P., Uzun M., Krutkina M., Grouzdev D. Genome-based metabolic reconstruction of a novel uncultivated freshwater magnetotactic coccus '*Ca. Magnetaquicoccus inordinatus*' UR-1, and proposal of a candidate family '*Ca. Magnetaquicoccaceae*' // *Frontiers in Microbiology*. 2019. V. 10. № October. P. 2290.
98. Kozyaeva V.V., Grouzdev D.S., Dziuba M.V., Kolganova T.V., Kuznetsov B.B. Diversity of magnetotactic bacteria of the Moskva River // *Microbiology*. 2017. V. 86. № 1. P. 106–112.
99. Kühn M.J., Talà L., Inclan Y.F., Patino R., Pierrat X., Vos I., Al-Mayyah Z., Macmillan H., Negrete J., Engel J.N., Persat A. Mechanotaxis directs *Pseudomonas aeruginosa* twitching motility //

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2021. V. 118. № 30. P. e2101759118.

100. Laczny C.C., Kiefer C., Galata V., Fehlmann T., Backes C., Keller A. BusyBee Web: Metagenomic data analysis by bootstrapped supervised binning and annotation // *Nucleic Acids Research*. 2017. V. 45. № W1. P. W171–W179.

101. Langmead B., Salzberg S.L. Fast gapped-read alignment with Bowtie2 // *Nature Methods*. 2012. V. 9. № 4. P. 357–359.

102. Laufer K., Nordhoff M., Halama M., Martinez R.E., Obst M., Nowak M., Stryhanyuk H., Richnow H.H., Kappler A. Microaerophilic Fe(II)-oxidizing *Zetaproteobacteria* isolated from low-Fe marine coastal sediments: Physiology and composition of their twisted stalks // *Applied and Environmental Microbiology*. 2017. V. 83. № 8. P.e03118-16.

103. Cox L.B., Popa R., Bazylnski D.A., Lanoil B., Douglas S., Belz A., Engler D.L., Nealson K.H. Organization and elemental analysis of P-, S-, and Fe-rich inclusions in a population of freshwater magnetococci // *Geomicrobiology Journal*. 2002. V. 19. № 4. P. 387–406.

104. Leão P., Teixeira L.C.R.S., Cypriano J., Farina M., Abreu F., Bazylnski D.A., Lins U. North-seeking magnetotactic *Gammaproteobacteria* in the Southern Hemisphere // *Applied and Environmental Microbiology*. 2016. V. 82. № 18. P. 5595–5602.

105. Lebedeva E.V., Off S., Zumbärgel S., Kruse M., Shagzhina A., Lücker S., Maixner F., Lipski A., Daims H., Spieck E. Isolation and characterization of a moderately thermophilic nitrite-oxidizing bacterium from a geothermal spring // *FEMS Microbiology Ecology*. 2011. V. 75. № 2. P. 195–204.

106. Lee N., Kim H., Hong S., Park M., Kim D., Kim H., Choi Y., Lin S., Kim B.H., Jung H.S., Kim H., Park K.S., Moon W.K., Hyeon T. Magnetosome-like ferrimagnetic iron oxide nanocubes for highly sensitive MRI of single cells and transplanted pancreatic islets // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011. V. 108. № 7. P. 2662–2667.

107. Lefevre C.T., Song T., Yonnet J., Wu L. Characterization of bacterial magnetotactic behaviors by using a magnetospectrophotometry assay // *Applied and Environmental Microbiology*. 2009. V. 75. № 12. P. 3835–3841.

108. Lefèvre C.T., Bazylnski D.A. Ecology, diversity, and evolution of magnetotactic bacteria // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 2013. V. 77. № 3. P. 497–526.

109. Lefèvre C.T., Bazylnski D.A. Ecophysiology of magnetotactic bacteria // *Magnetoreception and magnetosomes in bacteria. Microbiology Monographs*. 2014. V. 3. C. 37–75.

110. Lefèvre C.T., Howse P.A., Schmidt M.L., Sabaty M., Menguy N., Luther G.W.I., Bazylnski D.A. Growth of magnetotactic sulfate-reducing bacteria in oxygen concentration gradient medium // *Environmental Microbiology Reports*. 2016. V. 8. № 6. P. 1003–1015.

111. Lefèvre C.T., Bernadac A., Yu-Zhang K., Pradel N., Wu L.F. Isolation and characterization of a magnetotactic bacterial culture from the Mediterranean Sea // *Environmental Microbiology*. 2009. V. 11. № 7. P. 1646–1657.
112. Lefèvre C.T., Abreu F., Schmidt M.L., Lins U., Frankel R.B., Hedlund B.P., Bazylinski D.A. Moderately thermophilic magnetotactic bacteria from hot springs in Nevada // *Applied and Environmental Microbiology*. 2010. V. 76. № 11. P. 3740–3743.
113. Lefèvre C.T., Frankel R.B., Pósfai M., Prozorov T., Bazylinski D.A. Isolation of obligately alkaliphilic magnetotactic bacteria from extremely alkaline environments // *Environmental Microbiology*. 2011a. V. 13. № 8. P. 2342–2350.
114. Lefèvre C.T., Menguy N., Abreu F., Lins U., Pósfai M., Prozorov T., Pignol D., Frankel R.B., Bazylinski D.A. A cultured greigite-producing magnetotactic bacterium in a novel group of sulfate-reducing bacteria // *Science*. 2011b. V. 334. № 6063. P. 1720–1723.
115. Lefèvre C.T., Vilorio N., Schmidt M.L., Pósfai M., Frankel R.B., Bazylinski D.A. Novel magnetite-producing magnetotactic bacteria belonging to the *Gammaproteobacteria* // *ISME Journal*. 2012. V. 6. № 2. P. 440–450.
116. Lefèvre C.T., Trubitsyn D., Abreu F., Kolinko S., Jogler C., De Almeida L.G.P., De Vasconcelos A.T.R., Kube M., Reinhardt R., Lins U., Pignol D., Schüler D., Bazylinski D.A., Ginet N. Comparative genomic analysis of magnetotactic bacteria from the *Deltaproteobacteria* provides new insights into magnetite and greigite magnetosome genes required for magnetotaxis // *Environmental Microbiology*. 2013a. V. 15. № 10. P. 2712–2735.
117. Lefèvre C.T., Trubitsyn D., Abreu F., Kolinko S., Gonzaga L., De Almeida P., De Vasconcelos A.T.R., Lins U., Schüler D., Ginet N., Pignol D., Bazylinski D.A. Monophyletic origin of magnetotaxis and the first magnetosomes // *Environmental Microbiology*. 2013c. V. 15. № 8. P. 2267–2274.
118. Lefevre C.T., Frankel R.B., Bazylinski D.A. Magnetotaxis in prokaryotes. // *eLS*, 2011. 1–14 c.
119. Letunic I., Bork P. Interactive tree of life (iTOL) v5: An online tool for phylogenetic tree display and annotation // *Nucleic Acids Research*. 2021. V. 49. № W1. P. W293–W296.
120. Li A., Zhang H., Zhang X., Wang Q., Tian J., Li Y., Li J. Rapid separation and immunoassay for low levels of *Salmonella* in foods using magnetosome-antibody complex and real-time fluorescence quantitative PCR // *Journal of Separation Science*. 2010a. V. 33. № 21. P. 3437–3443.
121. Li H. Minimap2: pairwise alignment for nucleotide sequences // *Bioinformatics*. 2018. V. 34. № 18. P. 3094–3100.
122. Li J., Pan Y., Liu Q., Yu-Zhang K., Menguy N., Che R., Qin H., Lin W., Wu W., Petersen N., Yang X. Biomineralization, crystallography and magnetic properties of bullet-shaped magnetite magnetosomes in giant rod magnetotactic bacteria // *Earth and Planetary Science Letters*. 2010b. V. 293. № 3–4. P. 368–376.

123. Li J., Zhang H., Menguy N., Benzerara K., Wang F., Lin X., Chen Z., Pan Y. Single-cell resolution of uncultured magnetotactic bacteria via fluorescence- coupled electron microscopy // *Applied and Environmental Microbiology*. 2017. V. 83. № 12. P. e00409-17.
124. Li J., Liu P., Tamaxia A., Zhang H., Liu Y., Wang J., Menguy N., Zhao X., Roberts A.P., Pan Y. Diverse intracellular inclusion types within magnetotactic bacteria: implications for biogeochemical cycling in aquatic environments // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2021. V. 126. № 7. P. e2021JG006310.
125. Li Y. Redox control of magnetosome biomineralization // *Journal of Oceanology and Limnology*. 2021. V. 39. № 6. P. 2070–2081.
126. Lin H. H., Liao Y. C. Accurate binning of metagenomic contigs via automated clustering sequences using information of genomic signatures and marker genes // *Scientific Reports*. 2016. V. 6. № March. P. 12–19.
127. Lin W., Bazylinski D.A., Xiao T., Wu L.F., Pan Y. Life with compass: Diversity and biogeography of magnetotactic bacteria // *Environmental Microbiology*. 2014b. V. 16. № 9. P. 2646–2658.
128. Lin W., Li J., Pan Y. Culture-independent characterization of a novel, uncultivated magnetotactic member of the *Nitrospirae* phylum // *Applied and Environmental Microbiology*. 2013. V. 13. № 1. P. 21–37.
129. Lin W., Deng A., Wang Z., Li Y., Wen T., Wu L. F., Wu M., Pan Y. Genomic insights into the uncultured genus ‘*Candidatus Magnetobacterium*’ in the phylum *Nitrospirae* // *ISME Journal*. 2014a. V. 8. № 12. P. 2463–2477.
130. Lin W., Paterson G.A., Zhu Q., Wang Y., Kopylova E., Li Y., Knight R., Bazylinski D.A., Zhu R., Kirschvink J.L., Pan Y. Origin of microbial biomineralization and magnetotaxis during the Archean // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017a. V. 114. № 9. P. 2171–2176.
131. Lin W., Zhang W., Zhao X., Roberts A.P., Paterson G.A., Bazylinski D.A., Pan Y. Genomic expansion of magnetotactic bacteria reveals an early common origin of magnetotaxis with lineage-specific evolution // *The ISME Journal* 2018. 2018. V. 12. P. 1508–1519.
132. Lin W., Zhang W., Paterson G.A., Zhu Q., Zhao X. Expanding magnetic organelle biogenesis in the domain Bacteria // *Microbiome*. 2020a. V. 8. P. 152.
133. Lin W., Kirschvink J.L., Paterson G.A., Bazylinski D.A., Pan Y. On the origin of microbial magnetoreception // *National Science Review*. 2020b. V. 7. P. 472–479.
134. Lin W., Pan Y. A putative greigite-type magnetosome gene cluster from the candidate phylum *Latescibacteria* // *Environmental Microbiology Reports*. 2015. V. 7. № 2. P. 237–242.
135. Lin W., Pan Y., Bazylinsky D.A. Diversity and ecology of and biomineralization by magnetotactic bacteria // *Environmental Microbiology Reports*. 2017b. V. 9. P. 345–356.

136. Lins U., Keim C.N., Evans F.F. Magnetite (Fe₃O₄) and greigite (Fe₃S₄) crystals in multicellular magnetotactic prokaryotes // *Geomicrobiology Journal*. 2007. V. 24. № 1. P. 43–50.
137. Liu J., Zhang W., Li X., Li X., Chen X., Li J.-H., Teng Z., Xu C., Santini C.-L., Zhao L., Zhao Y., Zhang H., Zhang W.-J., Xu K., Li C., Pan Y., Xiao T., Pan H., Wu L.-F. Bacterial community structure and novel species of magnetotactic bacteria in sediments from a seamount in the Mariana volcanic arc // *Scientific Reports*. 2017. V. 7. № 1. P. 17964.
138. Liu P., Liu Y., Ren X., Zhang Z., Zhao X., Roberts A. P., Pan Y., Li J. A novel magnetotactic alphaproteobacterium producing intracellular magnetite and calcium-bearing minerals // *Geomicrobiology*. 2021a. V. 87. № 23. P. 1–15.
139. Liu P., Liu Y., Zhao X., Roberts A.P., Zhang H., Zheng Y., Wang F., Wang L., Menguy N. Diverse phylogeny and morphology of magnetite biomineralized by magnetotactic cocci // *Environmental Microbiology*. 2021b. V. 23. № 2. P. 1115–1129.
140. Lohße A., Borg S., Raschdorf O., Kolinko I., Tompa É., Pósfai M., Faivre D., Baumgartner J., Schüler D. Genetic dissection of the *mamAB* and *mms6* operons reveals a gene set essential for magnetosome biogenesis in *Magnetospirillum gryphiswaldense* // *Journal of Bacteriology*. 2014. V. 196. № 14. P. 2658–2669.
141. Lüscher S., Nowka B., Rattei T., Spieck E., Daims H. The genome of *Nitrospina gracilis* illuminates the metabolism and evolution of the major marine nitrite oxidizer // *Frontiers in Microbiology*. 2013. V. 4. P. 27.
142. Luo C., Rodriguez R.L.M., Konstantinidis K.T. MyTaxa: An advanced taxonomic classifier for genomic and metagenomic sequences // *Nucleic Acids Research*. 2014. V. 42. № 8. P. 1–12.
143. Marcano L., Munos D., Martin-Rodriguez R., Orue I., Alonso J., Garcia-Prieto A., Serrano A., Valencia S., Abrudan R., Fernandez Barquin L., Garcia-Arribas A., Muela A., Fdez-Gubieda M.L. Magnetic study of co-doped magnetosome chains // *The Journal of Physical Chemistry*. 2018. V. 122. P. 7541–7550.
144. McNerney M.J., Rohlin L., Mouttaki H., Kim U., Krupp R.S., Rios-Hernandez L., Sieber J., Struchtemeyer C.G., Bhattacharyya A., Campbell J.W., Gunsalus R.P. The genome of *Syntrophus aciditrophicus*: Life at the thermodynamic limit of microbial growth // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007. V. 104. № 18. P. 7600–7605.
145. Méheust R., Castelle C.J., Carnevali P.B.M., Chen L., Amano Y., Hug L.A., Ban J.F., Farag I.F., He C., Chen, L.X., Amano Y., Hug L.A., Banfield J.F. Groundwater *Elusimicrobia* are metabolically diverse compared to gut microbiome *Elusimicrobia* and some have a novel nitrogenase paralog // *ISME Journal*. 2020. V. 14. P. 2907–2922.

146. Meier-Kolthoff J.P., Auch A.F., Klenk H.P., Göker M. Genome sequence-based species delimitation with confidence intervals and improved distance functions // *BMC Bioinformatics*. 2013. V. 14. P. 60.
147. Mériaux S., Boucher M., Marty B., Lalatonne Y., Prévéral S., Motte L., Lefèvre C.T., Geffroy F., Lethimonnier F., Péan M., Garcia D., Adryanczyk-Perrier G., Pignol D., Ginet N. Magnetosomes, biogenic magnetic nanomaterials for brain molecular imaging with 17.2 T MRI Scanner // *Advanced Healthcare Materials*. 2015. V. 4. № 7. P. 1076–1083.
148. Mikaelyan A., Thompson C.L., Meuser K., Zheng H., Rani P., Plarre R., Brune A. High-resolution phylogenetic analysis of *Endomicrobia* reveals multiple acquisitions of endosymbiotic lineages by termite gut flagellates // *Environmental Microbiology Reports*. 2017. V. 9. № 5. P. 477–483.
149. Monteil C.L., Perrière G., Menguy N., Ginet N., Alonso B., Waisbord N., Cruveiller S., Pignol D., Lefèvre C.T. Genomic study of a novel magnetotactic *Alphaproteobacteria* uncovers the multiple ancestry of magnetotaxis // *Environmental Microbiology*. 2018. V. 20. № 12. P. 4415–4430.
150. Monteil C.L., Vallenet D., Menguy N., Benzerara K., Barbe V., Fouteau S., Cruaud C., Floriani M., Viollier E., Adryanczyk G., Leonhardt N., Faivre D., Pignol D., López-García P., Weld R.J., Lefevre C.T. Ectosymbiotic bacteria at the origin of magnetoreception in a marine protist // *Nature Microbiology*. 2019. V. 4. № 7. P. 1088–1095.
151. Monteil C.L., Benzerara K., Menguy N., Bidaud C.C., Michot-Achdjian E., Bolzoni R., Mathon F.P., Coutaud M., Alonso B., Garau C., Jézéquel D., Viollier E., Ginet N., Floriani M., Swaraj S., Sachse M., Busigny V., Duprat E., Guyot F. et. al. Intracellular amorphous Ca-carbonate and magnetite biomineralization by a magnetotactic bacterium affiliated to the *Alphaproteobacteria* // *ISME Journal*. 2021. V. 15. № 1. P. 1–18.
152. Morillo V., Abreu F., Araujo A.C., De Almeida L.G.P., Enrich-Prast A., Farina M., De Vasconcelos A.T.R., Bazylnski D.A., Lins U. Isolation, cultivation and genomic analysis of magnetosome biomineralization genes of a new genus of South-seeking magnetotactic cocci within the *Alphaproteobacteria* // *Frontiers in Microbiology*. 2014. V. 5. № 72. P. 72.
153. Moroz P., Jones S.K., Gray B.N. Magnetically mediated hyperthermia: current status and future directions // *International Journal of Hyperthermia*. 2009. V. 18. № 4. P. 267–284.
154. Müller F.D., Schüler D.A., Pfeiffer D.A. Compass To Boost Navigation: cell biology of bacterial magnetotaxis // *Journal of Bacteriology*. 2020. V. 202. № 21. P. e00398-20.
155. Muñoz D., Marcano L., Rodríguez R.M., Simonelli L., Serrano A. Magnetosomes could be protective shields against metal stress in magnetotactic bacteria // *Scientific Reports*. 2020. V. 10. P. 11430.

156. Murat D., Quinlan A., Vali H., Komeili A. Comprehensive genetic dissection of the magnetosome gene island reveals the step-wise assembly of a prokaryotic organelle // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010. V. 107. № 6. P. 5593–5598.
157. Murphy C.L., Biggerstaff J., Eichhorn A., Ewing E., Shahan R., Soriano D., Stewart S., VanMol K., Walker R., Walters P., Elshahed M.S., Youssef N.H. Genomic characterization of three novel *Desulfobacterota* classes expand the metabolic and phylogenetic diversity of the phylum // *Environmental Microbiology*. 2021. V. 23. № 8. P. 4326–4343.
158. Nguyen L.T., Schmidt H.A., Von Haeseler A., Minh B. Q. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Molecular Biology and Evolution*. 2015. V. 32. № 1. P. 268–274.
159. Nolan L.M., Whitchurch C.B., Barquist L., Katrib M., Boinett C.J., Mayho M., Goulding D., Charles I.G., Filloux A., Parkhill J., Cain A. K. A global genomic approach uncovers novel components for twitching motility-mediated biofilm expansion in *Pseudomonas aeruginosa* // *Microbial Genomics*. 2018. V. 4. № 11. P. e000229.
160. Nudelman H., Zarivach R. Structure prediction of magnetosome-associated proteins // *Frontiers in Microbiology*. 2014. V. 5. P. 1–17.
161. Ohkuma M., Sato T., Noda S., Ui S., Kudo T., Hongoh Y. The candidate phylum ‘Termite Group 1’ of bacteria: Phylogenetic diversity, distribution, and endosymbiont members of various gut flagellated protists // *FEMS Microbiology Ecology*. 2007. V. 60. № 3. P. 467–476.
162. Okonechnikov K., Conesa A., Garcia-Alcalde F. Qualimap 2: advanced multi-sample quality control for high-throughput sequencing data // *Bioinformatics*. 2015. V. 32. № 2. P. 292–294.
163. Oren A., Garrity G.M. Valid publication of the names of forty-two phyla of prokaryotes // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2021. V. 71. № 10. P. 005056.
164. Orlando T., Mannucci S., Fantechi E., Conti G., Tambalo S., Busato A., Innocenti C., Ghin L., Bassi R., Arosio P., Orsini F., Sangregorio C., Corti M., Casula M.F., Marzola P., Lascialfari A., Sbarbati A. Characterization of magnetic nanoparticles from *Magnetospirillum gryphiswaldense* as potential theranostics tools // *Contrast Media & Molecular Imaging*. 2015. V. 11. P. 139–145.
165. Pan W., Xie C., Lv J. Screening for the interacting partners of the proteins MamK & MamJ by two-hybrid genomic DNA library of *Magnetospirillum magneticum* AMB-1 // *Current microbiology*. 2012. V. 64. P. 515–523.
166. Pantiukh K., Grouzdev D. POCP-matrix calculation for a number of genomes. URL: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.4577953.v1> (дата обращения: 25.10.2022)
167. Parks D.H., Imelfort M., Skennerton C.T., Hugenholtz P., Tyson G.W. CheckM: Assessing the quality of microbial genomes recovered from isolates, single cells, and metagenomes // *Genome Research*. 2015. V. 25. № 7. P. 1043–1055.

168. Parks D.H., Rinke C., Chuvochina M., Chaumeil P.A., Woodcroft B.J., Evans P.N., Hugenholtz P., Tyson G.W. Recovery of nearly 8,000 metagenome-assembled genomes substantially expands the tree of life // *Nature Microbiology*. 2017. V. 2. № 11. P. 1533–1542.
169. Parks D.H., Chuvochina M., Waite D.W., Rinke C., Skarshewski A., Chaumeil P.A., Hugenholtz P. A standardized bacterial taxonomy based on genome phylogeny substantially revises the tree of life // *Nature Biotechnology*. 2018. V. 36. № 10. P. 996.
170. Petermann H., Bleil U. Detection of live magnetotactic bacteria in South Atlantic deep-sea sediments // *Earth and Planetary Science Letters*. 1993. V. 117. № 1–2. P. 223–228.
171. Posfay M., Buseck P.R., Bazylinski D., Frankel R.B. Iron sulfides from magnetotactic bacteria: Structure, composition, and phase transitions // *American Mineralogist*. 1998. V. 83. P. 1469–1481.
172. Probst A.J., Castelle C.J., Singh A., Brown C.T., Anantharaman K., Sharon I., Hug L.A., Burstein D., Emerson J.B., Thomas B.C., Banfield J.F. Genomic resolution of a cold subsurface aquifer community provides metabolic insights for novel microbes adapted to high CO₂ concentrations // *Environmental microbiology*. 2016. V. 19. № 2. P. 459–474.
173. Prozorov T., Palo P., Wang L., Nilsen-hamilton M., Jones D., Orr D., Mallapragada S.K., Narasimhan B., Canfield P.C., Prozorov R. Cobalt ferrite nanocrystals: out-performing magnetotactic bacteria // *ACS Nano*. 2007. V. 1. № 3. P. 228–233.
174. Pruesse E., Peplies J., Glöckner F.O. SINA: Accurate high-throughput multiple sequence alignment of ribosomal RNA genes // *Bioinformatics*. 2012. V. 28. № 14. P. 1823–1829.
175. Qin Q.L., Xie B.B., Zhang X.Y., Chen X.L., Zhou B.C., Zhou J., Oren A., Zhang Y.Z. A proposed genus boundary for the prokaryotes based on genomic insights // *Journal of Bacteriology*. 2014. V. 196. № 12. P. 2210–2215.
176. Quinlan A., Murat D., Vali H., Komeili A. The HtrA/DegP family protease MamE is a bifunctional protein with roles in magnetosome protein localization and magnetite biomineralization // *Molecular Microbiology*. 2012. V. 80. № 4. P. 1075–1087.
177. Rahn-lee L., Byrne M.E., Zhang M., Le Sage D., Glenn D.R., Milbourne T., Walsworth R.L., Vali H., Komeili A. A genetic strategy for probing the functional diversity of magnetosome formation // *PLOS Genetics*. 2015. V. 11. № 1. P. e1004811.
178. Raschdorf O., Müller F.D., Pósfai M., Plitzko J.M., Schüler D. The magnetosome proteins MamX, MamZ and MamH are involved in redox control of magnetite biomineralization in *Magnetospirillum gryphiswaldense* // *Molecular Microbiology*. 2013. V. 89. № 5. P. 872–886.
179. Raschdorf O., Forstner Y., Kolinko I., Uebe R., Plitzko J. M., Shuler D. Genetic and ultrastructural analysis reveals the key players and initial steps of bacterial magnetosome membrane biogenesis // *PLOS Genetics*. 2016. V. 12. № 6. P. e1006101.

180. Raschdorf O., Bonn F., Zeytuni N., Zarivach R., Becher D., Schüler D. A quantitative assessment of the membrane-integral sub-proteome of a bacterial magnetic organelle // *Journal of Proteomics*. 2017. V. 172. P. 89–99.
181. Rinke C., Schwientek P., Sczyrba A., Ivanova N.N., Anderson I.J., Cheng J.F., Darling A., Malfatti S., Swan B.K., Gies E.A., Dodsworth J.A., Hedlund B.P., Tsiamis G., Sievert S.M., Liu W.T., Eisen J.A., Hallam S.J., Kyrpides N.C., Stepanauskas R. et al. Insights into the phylogeny and coding potential of microbial dark matter // *Nature*. 2013. V. 499. № 7459. P. 431–437.
182. Rodgers F.G., Blakemore R.P., Blakemore N.A., Frankel R.B., Bazylinski D.A., Maratea D., Rodgers C. Intercellular structure in a many-celled magnetotactic prokaryote // *Archives of Microbiology*. 1990. V. 154. P. 18–22.
183. Sakaguchi T., Arakaki A., Matsunaga T. *Desulfovibrio magneticus* sp. nov., a novel sulfate-reducing bacterium that produces intracellular single-domain-sized magnetite particles // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2002. V. 52. № 1. P. 215–221.
184. Sakaguchi T., Burgess J.G., Matsunaga T. Magnetite formation by a sulphate-reducing bacterium // *Nature*. 1993. V. 365. № September. P. 47–49.
185. Satkoski A.M., Beukes N.J., Li W., Beard B.L., Johnson C.M. A redox-stratified ocean 3.2 billion years ago // *Earth and Planetary Science Letters*. 2015. V. 430. P. 43–53.
186. Schleifer K.H., Schüler D., Spring S., Weizenegger M., Amann R., Ludwig W., Köhler M. The genus *Magnetospirillum* gen. nov. Description of *Magnetospirillum gryphiswaldense* sp. nov. and transfer of *Aquaspirillum magnetotacticum* to *Magnetospirillum magnetotacticum* comb. nov. // *Systematic and Applied Microbiology*. 1991. V. 14. № 4. P. 379–385.
187. Schübbe S., Williams T.J., Xie G., Kiss H.E., Brettin T.S., Martinez D., Ross C. A., Schüler D., Cox B.L., Nealson K.H., Bazylinski D.A. Complete genome sequence of the chemolithoautotrophic marine magnetotactic coccus strain MC-1 // *Applied and Environmental Microbiology*. 2009. V. 75. № 14. P. 4835–4852.
188. Schüler D., Spring S., Bazylinski D.A. Improved technique for the isolation of magnetotactic spirilla from a freshwater sediment and their phylogenetic characterization // *Systematic and Applied Microbiology*. 1999. V. 22. № 3. P. 466–471.
189. Shaffer M., Borton M.A., McGivern B.B., Zayed A.A., Rosa S.L., Solden L.M., Liu P., Narrowe A.B., Rodríguez-Ramos J., Bolduc B., Gazitúa M.C., Daly R.A., Smith G.J., Vik D.R., Pope P.B., Sullivan M.B., Roux S., Wrighton K.C. DRAM for distilling microbial metabolism to automate the curation of microbiome function // *Nucleic Acids Research*. 2020. V. 48. № 16. P. 8883–8900.
190. Shimoshige H., Kobayashi H., Shimamura S., Mizuki T., Inoue A., Id T.M. Isolation and cultivation of a novel sulfate-reducing magnetotactic bacterium belonging to the genus *Desulfovibrio* // *PLoS ONE*. 2021. P. 1–17.

191. Sieber C.M.K., Probst A.J., Sharrar A., Thomas B.C., Hess M., Tringe S.G., Banfield J.F. Recovery of genomes from metagenomes via a dereplication, aggregation and scoring strategy // *Nature Microbiology*. 2018. V. 3. № 7. P. 836–843.
192. Simmons S.L., Edwards K.J. Magnetoreception and magnetosomes in bacteria // *Geobiology of Magnetotactic Bacteria*. 2006. P. 77–102.
193. Simmons S.L., Edwards K.J. Unexpected diversity in populations of the many-celled magnetotactic prokaryote // *Environmental Microbiology*. 2007. V. 9. № 1. P. 206–215.
194. Sizova M.V., Panikov N.S., Spiridonova E.M., Slobodova N.V., Tourova T.P. Novel facultative anaerobic acidotolerant *Telmatospirillum siberiense* gen. nov. sp. nov. isolated from mesotrophic fen // *Systematic and Applied Microbiology*. 2007. V. 30. № 3. P. 213–220.
195. Sogin M.L., Morrison H.G., Huber J.A., Welch D.M., Huse S.M., Neal P.R., Arrieta J.M., Herndl G.J. Microbial diversity in the deep sea and the underexplored “rare biosphere” // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006. V. 103. № 30. P. 12115–12120.
196. Spring S., Amann R., Ludwig W., Schleifer K.H., Van Gemerden H., Petersen N. Dominating role of an unusual magnetotactic bacterium in the microaerobic zone of a freshwater sediment // *Applied and Environmental Microbiology*. 1993. V. 59. № 8. P. 2397–2403.
197. Stolz J.F., Shih-Bin C.R., Kirschvink J.L. Magnetotactic bacteria and single-domain magnetite in hemipelagic sediments // *Nature*. 1986. V. 321. № 26. P. 849–851.
198. Stolzer M., Lai H., Xu M., Sathaye D., Vernot B., Durand D. Inferring duplications, losses, transfers and incomplete lineage sorting with nonbinary species trees // *Bioinformatics*. 2012. V. 28. № 18. P. 409–415.
199. Sun J., Duan J., Dai S., Ren J., Zhang Y., Tian J.-S., Li Y. In vitro and in vivo antitumor effects of doxorubicin loaded with bacterial magnetosomes (DBMs) on H22 cells: The magnetic bio-nanoparticles as drug carriers // *Cancer Letters*. 2007. V. 258. P. 109–117.
200. Sun J., Duan J., Dai S., Ren J., Guo L., Jiang W., Li Y. Preparation and anti-tumor efficiency evaluation of doxorubicin-loaded bacterial magnetosomes: magnetic nanoparticles as drug carriers isolated from *Magnetospirillum gryphiswaldense* // *Biotechnology and Bioengineering*. 2008. V. 101. № 6. P. 1313–1320.
201. Tanaka M., Arakaki A., Staniland S.S., Matsunaga T. Simultaneously discrete biomineralization of magnetite and tellurium nanocrystals in magnetotactic bacteria // *Applied and Environmental Microbiology*. 2010. V. 76. № 16. P. 5526–5532.
202. Tanaka M., Knowles W., Brown R., Hondow N., Arakaki A., Baldwin S., Staniland S., Matsunaga T. Biomagnetic recovery and bioaccumulation of selenium granules in magnetotactic bacteria // *Applied and Environmental Microbiology*. 2016. V. 82. № 13. P. 3886–3891.

1. Taoka A., Kondo J., Oestreicher Z., Fukumori Y. Characterization of uncultured giant rod-shaped magnetotactic *Gammaproteobacteria* from a freshwater pond in Kanazawa, Japan // *Microbiology*. 2014. V. 160. № 2014. P. 2226–2234.
203. Tatusova T., Dicuccio M., Badretdin A., Chetvernin V., Nawrocki E.P., Zaslavsky L., Lomsadze A., Pruitt K.D., Borodovsky M., Ostell J. NCBI prokaryotic genome annotation pipeline // *Nucleic Acids Research*. 2016. V. 44. № 14. P. 6614–6624.
204. Thrash C.J., Baker B.J., Seitz K.W., Temperton B., Campbell L.G., Rabalais N.N., Henrissat B., Mason O.U. Metagenomic assembly and prokaryotic metagenome- assembled genome sequences from the Northern Gulf of Mexico “Dead Zone” // *Microbiology resource announcements*. 2018. V. 7. № 9. P. 4–6.
205. Tian R.M., Sun J., Cai L., Zhang W.P., Zhou G.W., Qiu J.W., Qian P.Y. The deep-sea glass sponge *Lophophysema eversa* harbours potential symbionts responsible for the nutrient conversions of carbon, nitrogen and sulfur // *Environmental microbiology*. 2016. V. 18. № 8. P. 2481–2494.
206. Toro-Nahuelpan M., Giacomelli G., Raschdorf O., Borg S., Plitzko J.M., Bramkamp M., Schüler D., Müller F. MamY is a membrane-bound protein that aligns magnetosomes and the motility axis of helical magnetotactic bacteria // *Nature Microbiology*. 2019. V. 4. № 11. P. 1978–1989.
207. Tringe S.G., Von Mering C., Kobayashi A., Salamov A.A., Chen K., Chang H.W., Podar M., Short J.M., Mathur E.J., Detter J.C., Bork P., Hugenholtz P., Rubin E.M. Comparative metagenomics of microbial communities // *Science*. 2005. V. 308. № 5721. P. 554–557.
208. Trubitsyn D., Monteil C.L., Geurink C., Morillo-Lopez V., De Almeida G.P.L., De Vasconcelos R.A.T., Abreu F., Bazylinski D.A., Lefevre C.T. Complete genome sequence of strain SS-5, a magnetotactic gammaproteobacterium isolated from the Salton Sea, a shallow, saline, endorheic rift lake located on the San Andreas Fault in California // *Microbiology Resource Announcements*. 2021. V. 10. № 1. P. 2020–2021.
209. Tully B.J., Wheat C.G., Glazer B.T., Huber J.A. A dynamic microbial community with high functional redundancy inhabits the cold, oxic seafloor aquifer // *ISME Journal*. 2018a. V. 12. № 1. P. 1–16.
210. Tully B.J., Graham E.D., Heidelberg J.F. The reconstruction of 2,631 draft metagenome-assembled genomes from the global oceans // *Scientific Data*. 2018b. V. 5. P. 170203.
211. Uebe R., Junge K., Henn V., Poxleitner G., Katzmann E., Plitzko J.M., Zarivach R., Kasama T., Wanner G., Pósfai M., Böttger L., Matzanke B., Schüler D. The cation diffusion facilitator proteins MamB and MamM of *Magnetospirillum gryphiswaldense* have distinct and complex functions, and are involved in magnetite biomineralization and magnetosome membrane assembly // *Molecular Microbiology*. 2011. V. 82. № 4. P. 818–835.

212. Uebe R., Schüler D. Magnetosome biogenesis in magnetotactic bacteria // *Nature Reviews Microbiology*. 2016. V. 14. № 10. P. 621–637.
213. Ullrich S., Kube M., Schübbe S., Reinhardt R., Schüler D. A Hypervariable 130-kilobase genomic region of *Magnetospirillum gryphiswaldense* comprises a magnetosome island which undergoes frequent rearrangements during stationary growth // *Journal of Bacteriology*. 2005. V. 187. № 21. P. 7176–7184.
214. Umezawa K., Kojima H., Kato Y., Fukui M. Disproportionation of inorganic sulfur compounds by a novel autotrophic bacterium belonging to *Nitrospirota* // *Systematic and Applied Microbiology*. 2020. V. 43. № 5. P. 126110.
215. Umezawa K., Kojima H., Kato Y., Fukui M. *Dissulfurispira thermophila* gen. nov., sp. nov., a thermophilic chemolithoautotroph growing by sulfur disproportionation, and proposal of novel taxa in the phylum *Nitrospirota* to reclassify the genus *Thermodesulfovibrio* // *Systematic and Applied Microbiology*. 2021. V. 44. № 2. P. 126184.
216. Urakawa H., Garcia J.C., Nielsen J.L., Le V.Q., Kozłowski J.A., Stein L.Y., Lim C.K., Pommerening-Röser A., Martens-Habbena W., Stahl D.A., Klotz M.G. *Nitrosospira lacus* sp. nov., a psychrotolerant, ammonia-oxidizing bacterium from sandy lake sediment // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2015. V. 65. № 1. P. 242–250.
217. Vargas G., Jefferson C., Correa T., Leão P., Bazyłinski D.A., Abreu F. Applications of magnetotactic bacteria, magnetosomes and magnetosome crystals in biotechnology and nanotechnology: mini-review // *Molecules*. 2018. V. 23. № 10. P. 2438.
218. Wadhwa N., Berg H.C. Bacterial motility: machinery and mechanisms // *Nature Reviews Microbiology*. 2022. V. 20. № 3. P. 161–173.
219. Wagner-Döbler I., Bennisar A., Vancanneyt M., Strömpl C., Brümmer I., Eichner C., Grammel I., Moore E.R.B. Microcosm enrichment of biphenyl-degrading microbial communities from soils and sediments // *Applied and Environmental Microbiology*. 1998. V. 64. № 8. P. 3014–3022.
220. Waite D.W., Chuvochina M., Pelikan C., Parks D.H., Yilmaz P., Wagner M., Loy A., Naganuma T., Nakai R., Whitman W.B., Hahn M.W., Kuever J., Hugenholtz P. Proposal to reclassify the proteobacterial classes *Deltaproteobacteria* and *Oligoflexia*, and the phylum *Thermodesulfobacteria* into four phyla reflecting major functional capabilities // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2020. V. 70. P. 5972–6016.
221. Wang S., Chen Y. Origin of magnetotaxis: Vertical inheritance or horizontal transfer? // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017. V. 114. № 26. P. E5016–E5018.

222. Watson S.W., Waterbury J.B. Characteristics of two marine nitrite oxidizing bacteria, *Nitrospina gracilis* gen. nov. sp. nov. and *Nitrococcus mobilis* gen. nov., sp. nov. // Archives of Microbiology. 1971. V. 77. № 2631. P. 203–230.
223. Wenter R., Wanner G., Schüler D., Overmann J. Ultrastructure, tactic behaviour and potential for sulfate reduction of a novel multicellular magnetotactic prokaryote from North Sea sediments // Environmental Microbiology. 2009. V. 11. № 6. P. 1493–1505.
224. Wick R.R., Judd L.M., Gorrie C.L., Holt K.E. Unicycler: Resolving bacterial genome assemblies from short and long sequencing reads // PLOS Computational Biology. 2017. V. 13. № 6. P. e1005595.
225. Williams T.J., Lefèvre C.T., Zhao W., Beveridge T.J., Bazylinski D.A. *Magnetospira thiophila* gen. nov., sp. nov., a marine magnetotactic bacterium that represents a novel lineage within the *Rhodospirillaceae* (*Alphaproteobacteria*) // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2012. V. 62. № 10. P. 2443–2450.
226. Williams T.J., Zhang C.L., Scott J.H., Bazylinski D.A. Evidence for autotrophy via the reverse tricarboxylic acid cycle in the marine magnetotactic coccus strain MC-1 // Applied and Environmental Microbiology. 2006. V. 72. № 2. P. 1322–1329.
227. Wolfe R.S., Thauer R.K., Pfennig N. A 'capillary racetrack' method for isolation of magnetotactic bacteria // FEMS Microbiology Ecology. 1987. V. 45. P. 31–35.
228. Wu L., Gao B., Zhang F., Sun X., Zhang Y., Li Z. A novel electrochemical immunosensor based on magnetosomes for detection of staphylococcal enterotoxin B in milk // Talanta. 2013. V. 106. P. 360–366.
229. Wu S., Zhu Z., Fu L., Niu B., Li W. WebMGA: a customizable web server for fast metagenomic sequence analysis // BMC Genomics. 2011. V. 12. P. 444.
230. Wu Y. W., Simmons B. A., Singer S. W. MaxBin 2.0: an automated binning algorithm to recover genomes from multiple metagenomic datasets // Bioinformatics. 2016. V. 32. № 4. P. 605–607.
231. Xiang Z., Yang X., Xu J., Lai W., Wang Z., Hu Z., Tian J., Geng L., Fang Q. Tumor detection using magnetosome nanoparticles functionalized with a newly screened EGFR/HER2 targeting peptide // Biomaterials. 2016. V. 115. P. 53–64.
232. Xu J., Hu J., Liu L., Li L., Wang X., Zhang H., Jiang W., Tian J., Li Y., Li J. Surface expression of protein A on magnetosomes and capture of pathogenic bacteria by magnetosome/antibody complexes // Frontiers in Microbiology. 2014. V. 5. P. 136.
233. Yakimov M.M., Denaro R., Genovese M., Cappello S., D'Auria G., Chernikova T.N., Timmis K.N., Golyshin P.N., Giluliano L. Natural microbial diversity in superficial sediments of Milazzo Harbor (Sicily) and community successions during microcosm enrichment with various hydrocarbons // Environmental Microbiology. 2005. V. 7. № 9. P. 1426–1441.

234. Yamamoto D., Taoka A., Uchihashi T., Sasaki H., Watanabe H., Ando T., Fukumori Y. Visualization and structural analysis of the bacterial magnetic organelle magnetosome using atomic force microscopy // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010. V. 107. № 20. P. 9382–9387.
235. Yoon S., Ha S., Kwon S., Lim J., Kim Y., Seo H., Chun J. Introducing EzBioCloud: a taxonomically united database of 16S rRNA gene sequences and whole-genome assemblies // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2017. V. 67. P. 1613–1617.
236. Zeytuni N., Ozyamak E., Ben-harush K., Davidov G., Levin M., Gat Y., Moyal T., Brik A., Komeili A., Zarivach R. Self-recognition mechanism of MamA, a magnetosome-associated TPR-containing protein, promotes complex assembly // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011. V. 108. № 33. P. E480–E487.
237. Zhang D., Gao F., Jakovlić I., Zou H., Zhang J., Li W. X., Wang G. T. PhyloSuite: An integrated and scalable desktop platform for streamlined molecular sequence data management and evolutionary phylogenetics studies // *Molecular Ecology Resources*. 2019. V. 20. № 1. P. 348–355.
238. Zhang H., Menguy N., Wang F., Benzerara K., Leroy E., Liu P., Liu W., Wang C., Pan Y., Chen Z., Li J. Magnetotactic coccus strain SHHC-1 affiliated to *Alphaproteobacteria* forms octahedral magnetite magnetosomes // *Frontiers in Microbiology*. 2017. V. 8. P. 1–12.
239. Zhang R., Chen Y. R., Du H. J., Zhang W. Y., Pan H. M., Xiao T., Wu L. F. Characterization and phylogenetic identification of a species of spherical multicellular magnetotactic prokaryotes that produces both magnetite and greigite crystals // *Research in Microbiology*. 2014. V. 165. № 7. P. 481–489.
240. Zhang W.Y., Zhou K., Pan H.M., Du H.J., Chen Y.R., Zhang R., Ye W., Lu C., Xiao T., Wu L.F. Novel rod-shaped magnetotactic bacteria belonging to the class *Alphaproteobacteria* // *Applied and Environmental Microbiology*. 2013. V. 79. № 9. P. 3137–3140.
241. Zhang W., Wang Y., Liu L., Pan Y., Lin W. Identification and genomic characterization of two previously unknown magnetotactic *Nitrospirae* // *Frontiers in Microbiology*. 2021. V. 12. № July. P. 690052.
242. Zhou K., Zhang W.Y., Yu-Zhang K., Pan H.M., Zhang S.D., Zhang W.J., Yue H.D., Li Y., Xiao T., Wu L.F. A novel genus of multicellular magnetotactic prokaryotes from the Yellow Sea // *Environmental Microbiology*. 2012. V. 14. № 2. P. 405–413.
243. Zhou K., Zhang W.Y., Pan H.M., Li J.H., Yue H.D., Xiao T., Wu L.F. Adaptation of spherical multicellular magnetotactic prokaryotes to the geochemically variable habitat of an intertidal zone // *Environmental Microbiology*. 2013. V. 15. № 5. P. 1595–1605.

244. Zhou Y., Lisowski W., Zhou Y., Wun J.N., Huang K., Fong E. Genetic improvement of *Magnetospirillum gryphiswaldense* for enhanced biological removal of phosphate // *Biotechnology Letters*. 2017. V. 39. № 10. P. 1509–1514.
245. Zhu K., Pan H., Li J., Yu-Zhang K., Zhang S.D., Zhang W.Y., Zhou K., Yue H., Pan Y., Xiao T., Wu L.F. Isolation and characterization of a marine magnetotactic spirillum axenic culture QH-2 from an intertidal zone of the China Sea // *Research in Microbiology*. 2010. V. 161. P. 276–283.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Характеристики геномов МТБ, использованных для создания базы данных последовательностей белков МГК

Организм	Филум	Номер в NCBI/IMG	Таксономия (GTDB)	Размер (п.о.)	К-во скаффолдов (шт)	GC (%)	N50 (п.о.)	Полнота сборки (%)	Контаминация (%)
Alphaproteobacteria bacterium WMHbin7	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753155.1	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_B;f__WMHbin7;g__WMHbin7;s__WMHbin7 sp002753155	2984788	73	59,84	91589	91,54	0,12
<i>Magnetospira</i> sp. QH-2	<i>Pseudomonadota</i>	2627853728	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_A;f__Magnetospiraceae;g__Magnetospira;s__Magnetospira sp000968135	4052370	2	59,44	4021307	99,50	1,00
<i>Magnetospirillum kuznetsovii</i> LBB-42	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_003284725.1	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_B;f__Magnetospirillaceae;g__Magnetospirillum_A;s__Magnetospirillum_A sp003284725	4405793	69	63,44	215319	99,50	0,50
<i>Magnetospirillum magneticum</i> AMB-1	<i>Pseudomonadota</i>	637000155	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_B;f__Magnetospirillaceae;g__Magnetospirillum_A;s__Magnetospirillum_A magneticum	4967148	1	65,09	4967148	99,00	0,00
<i>Magnetospirillum magnetotacticum</i> MS-1	<i>Pseudomonadota</i>	2645727833	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_B;f__Magnetospirillaceae;g__Magnetospirillum_A;s__Magnetospirillum_A magnetotacticum	4523935	36	63,56	541957	99,50	0,00
<i>Magnetospirillum marisnigri</i> SP-1	<i>Pseudomonadota</i>	GCF_001650715.1	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_B;f__Magnetospirillaceae;g__Magnetospirillum_A;s__Magnetospirillum_A marisnigri	4619819	131	64,73	168256	100,00	0,00
<i>Magnetospirillum moscoviense</i> BB-1	<i>Pseudomonadota</i>	GCF_001650635.1	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_B;f__Magnetospirillaceae;g__Magnetospirillum_A;s__Magnetospirillum_A moscoviense	4164497	207	65,18	52974	100,00	0,00
<i>Magnetospirillum</i> sp. ME-1	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002105535.1	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales;f__Magnetospirillaceae;g__Magnetospirillum_A;s__GCF_002105535.1	4551873	1	65,63	4551873	99,50	0,50
<i>Magnetospirillum</i> sp. XM-1	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_001511835.1	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales;f__Magnetospirillaceae;g__Magnetospirillum_A;s__GCF_001511835.1	4992477	2	65,67	4825187	99,50	0,50
<i>Magnetospirillum caucaseum</i> SO-1	<i>Pseudomonadota</i>	GCF_000342045.1	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_B;f__Magnetospirillaceae;g__Magnetospirillum_A;s__Magnetospirillum_A caucaseum	4870514	236	65,99	55386	99,50	0,50
<i>Magnetospirillum gryphiswaldense</i> MSR-1	<i>Pseudomonadota</i>	GCF_000513295.1	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_B;f__Magnetospirillaceae;g__Magnetospirillum_A;s__Magnetospirillum gryphiswaldense	4365716	1	63,29	4365716	99,88	0,00

Организм	Филум	Номер в NCBI/IMG	Таксономия (GTDB)	Размер (п.о.)	К-во скаффолдов (шт)	GC (%)	N50 (п.о.)	Полнота сборки (%)	Контаминация (%)
<i>Magnetovibrio blakemorei</i> MV-1	<i>Pseudomonadota</i>	GCF_001746755.1	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria; o__Rhodospirillales_A;f__Magnetovibrionaceae; g__Magnetovibrio;s__Magnetovibrio blakemorei	3638804	91	54,29	95462	98,51	0,50
<i>Terasakiella magnetica</i> PR1	<i>Pseudomonadota</i>	GCF_900093605.1	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria; o__Rhodospirillales_A;f__Terasakiellaceae; g__Terasakiella;s__Terasakiella sp900093605	3687561	48	45,97	253666	100,00	0,62
Magnetococcales bacterium DCbin2	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753615.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__UBA8363; g__UBA8363;s__UBA8363 sp002753615	3364396	201	51,85	24837	77,26	1,68
Magnetococcales bacterium DCbin4	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753735.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__UBA8363; g__UBA8363;s__UBA8363 sp002753735	4521331	148	54,25	49732	94,12	2,10
Magnetococcales bacterium ER1bin7	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753565.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__UBA8363; g__GCA-2753565;s__GCA-2753565 sp002753565	3866744	92	52,30	116043	99,11	1,68
Magnetococcales bacterium HA3dbin1	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753515.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__UBA8363; g__UBA8363;s__UBA8363 sp002753515	4326896	134	53,32	54627	96,57	3,36
Magnetococcales bacterium HA3dbin3	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753495.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__DC0425bin3; g__HA3dbin3;s__HA3dbin3 sp002753495	2895658	316	61,72	13187	74,36	2,52
Magnetococcales bacterium HAa3bin1	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753595.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__UBA8363; g__UBA8363;s__UBA8363 sp002753515	4347394	118	53,21	63208	98,25	4,20
Magnetococcales bacterium HCHbin5	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753505.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__WMHbin3; g__HCHbin5;s__HCHbin5 sp002753505	4188618	200	56,97	38237	98,99	4,73
Magnetococcales bacterium WMHbin1	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753215.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__UBA8363; g__UBA8363;s__UBA8363 sp002753735	4380192	242	54,30	24882	98,32	2,94
Magnetococcales bacterium WMHbin3	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753185.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__WMHbin3; g__WMHbin3;s__WMHbin3 sp002753185	4601373	157	61,61	51212	93,53	2,10
Magnetococcales bacterium WMHbinv6	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753135.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__WMHbin3; g__WMHbinv6;s__WMHbinv6 sp002753135	3839927	80	55,32	85378	95,80	2,52
Magnetococcales bacterium YD0425bin7	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753095.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__WMHbin3; g__WMHbinv6;s__WMHbinv6 sp002753095	3583729	177	55,67	34600	96,42	1,68
<i>Magnetococcus marinus</i> MC-1	<i>Pseudomonadota</i>	639633036	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__Magnetococcaceae; g__Magnetococcus;s__Magnetococcus marinus	4719581	1	54,17	4719581	98,32	0,84
<i>Magnetococcus massalia</i> MO-1	<i>Pseudomonadota</i>	LO017727.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__Magnetococcaceae; g__;s__	5043095	1	55,18	5043095	98,32	0,00

Организм	Филум	Номер в NCBI/IMG	Таксономия (GTDB)	Размер (п.о.)	К-во скаффолдов (шт)	GC (%)	N50 (п.о.)	Полнота сборки (%)	Контаминация (%)
<i>Magnetofaba australis</i> IT-1	<i>Pseudomonadota</i>	2786546855	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__Magnetococcaceae; g__Magnetofaba;s__Magnetofaba australis	4986701	21	61,30	705613	98,74	0,84
<i>Ca. Magnetaquicoccus inordinatus</i> UR-1	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_004217665.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__WMHbin3;g__WMHbinv6;s__	4143644	546	52,51	13993	97,40	3,78
Magnetococcales bacterium DC0425bin3	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753665.1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia; o__Magnetococcales;f__DC0425bin3; g__DC0425bin3;s__DC0425bin3 sp002753665	3696616	230	65,40	26687	98,32	1,68
<i>Ca. Magnetoglobus multicellularis</i> str. Araruama	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	2558860350	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria; o__Desulfobacterales;f__Magnetomoraceae;g__s__	12453848	3705	37,27	6143	98,21	19,24
<i>Ca. Magnetomorum</i> sp. HK-1	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	2648501189	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria; o__Desulfobacterales;f__Magnetomoraceae; g__Magnetomorum;s__	14290418	3036	34,61	18233	96,94	3,57
Deltaproteobacteria bacterium ER2bin7	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	GCA_002753725.1	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria; o__Desulfobacterales;f__Magnetomoraceae; g__Magnetomorum;s__Magnetomorum sp002753725	5965504	653	38,47	12662	88,06	0,70
Deltaproteobacteria bacterium YD0425bin50	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	GCA_002753105.1	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria; o__Desulfobacterales;f__YD0425bin50; g__YD0425bin50;s__YD0425bin50 sp002753105	4970345	589	36,91	11398	80,69	2,26
Deltaproteobacteria bacterium YD0425bin51	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	GCA_002753225.1	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria; o__Desulfobacterales;f__YD0425bin51; g__YD0425bin51;s__YD0425bin51 sp002753225	5221616	134	32,23	82896	96,13	0,84
Deltaproteobacterium contig G-2*	<i>Thermodesulfobacteriota</i>		-						
Deltaproteobacterium FH-1*	<i>Thermodesulfobacteriota</i>		-						
Deltaproteobacterium ML-1*	<i>Thermodesulfobacteriota</i>		-						
<i>Desulfamplus magnetovallimortis</i> BW-1	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	GCF_900170035.1	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria; o__Desulfobacterales;f__Desulfobacteraceae; g__Desulfamplus;s__Desulfamplus magnetovallimortis	6677998	108	40,72	274785	95,97	2,15
<i>Desulfovibrio magneticus</i> RS-1	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	644736352	p__Desulfobacterota_A;c__Desulfovibrionia; o__Desulfovibrionales;f__Desulfovibrionaceae; g__Desulfovibrio_F;s__Desulfovibrio_F magneticus	5315620	3	62,67	5248049	100,00	0,00
Gammaaproteobacterium Contig I-1*	<i>Pseudomonadota</i>	3300000174		-					
Gammaaproteobacterium Contig I-2*	<i>Pseudomonadota</i>	3300003600		-					

Организм	Филум	Номер в NCBI/IMG	Таксономия (GTDB)	Размер (п.о.)	К-во скаффолдов (шт)	GC (%)	N50 (п.о.)	Полнота сборки (%)	Контаминация (%)
Gammaproteobacterium SS-5*	<i>Pseudomonadota</i>	taxonID: 947516		-					
Lambdaproteobacteria bacterium PCRbin3	SAR324	GCA_002753255.1	p__SAR324;c__SAR324;o__SAR324;f__GCA-2753255;g__GCA-2753255;s__GCA-2753255 sp002753255	5059199	530	41,83	14906	77,14	0,96
Zetaproteobacteria bacterium PCbin4	<i>Pseudomonadota</i>	GCA_002753275.1	p__Proteobacteria;c__Zetaproteobacteria;o__Mariprofundales;f__Mariprofundaceae;g__GCA-2753275;s__GCA-2753275 sp002753275	1864480	55	47,58	58094	95,33	0,84
Planctomycetes bacterium SM23_25	<i>Planctomycetota</i>	2654588058	p__Planctomycetota;c__FEN-1346;o__FEN-1346;f__FEN-1346;g__;s__	3770408	418	66,68	9069	62,78	3,98
<i>Ca. Magnetobacterium bavaricum</i> TM-1	<i>Nitrospirota</i>	2639762806	p__Nitrospirota;c__Thermodesulfovibrionia;o__Thermodesulfovibrionales;f__Magnetobacteriaceae;g__Magnetobacterium;s__	6087939	2147	47,36	4856	94,09	34,50
<i>Ca. Magnetobacterium casensis</i> MYR-1	<i>Nitrospirota</i>	2585427832	p__Nitrospirota;c__Thermodesulfovibrionia;o__Thermodesulfovibrionales;f__Magnetobacteriaceae;g__Magnetobacterium;s__Magnetobacterium casensis	3415676	70	48,87	90253	92,42	0,91
<i>Ca. Magnetominusculus xianensis</i> HCH-1	<i>Nitrospirota</i>	2728369050	p__Nitrospirota;c__Thermodesulfovibrionia;o__Thermodesulfovibrionales;f__Magnetobacteriaceae;g__HCH-1;s__HCH-1 sp001541255	3593273	152	45,37	45767	98,18	0,91
<i>Ca. Magnetoovum chiemensis</i> CS-04	<i>Nitrospirota</i>	2634166494	p__Nitrospirota;c__Thermodesulfovibrionia;o__Thermodesulfovibrionales;f__;g__;s__	3757890	869	40,38	9981	89,01	17,18
<i>Nitrospirae</i> bacterium contig I-3*	<i>Nitrospirota</i>	3300000229		-					
<i>Nitrospirae</i> bacterium DC0425bin1	<i>Nitrospirota</i>	GCA_002753685.1	p__Nitrospirota;c__Thermodesulfovibrionia;o__Thermodesulfovibrionales;f__Magnetobacteriaceae;g__Magnetobacterium;s__Magnetobacterium sp002753685	4024796	107	49,04	75024	96,97	1,82
<i>Nitrospirae</i> bacterium MYbin3	<i>Nitrospirota</i>	GCA_002753335.1	p__Nitrospirota;c__Thermodesulfovibrionia;o__Thermodesulfovibrionales;f__UBA9935;g__MYbin3;s__MYbin3 sp002753335	2929370	66	44,36	86724	96,49	0,91
<i>Nitrospirae</i> bacterium MYbin6	<i>Nitrospirota</i>	GCA_002753305.1	p__Nitrospirota;c__Thermodesulfovibrionia;o__Thermodesulfovibrionales;f__Magnetobacteriaceae;g__HCH-1;s__HCH-1 sp002753305	3596763	218	47,78	26590	85,35	2,73
<i>Nitrospirae</i> bacterium MY-3*	<i>Nitrospirota</i>			-					
<i>Nitrospirae</i> bacterium MYbin2*	<i>Nitrospirota</i>			-					

Организм	Филум	Номер в NCBI/IMG	Таксономия (GTDB)	Размер (п.о.)	К-во скаффолдов (шт)	GC (%)	N50 (п.о.)	Полнота сборки (%)	Контаминация (%)
<i>Nitrospirae</i> bacterium MYbinv3	<i>Nitrospirota</i>	GCA_002753395.1	p__Nitrospirota;c__Thermodesulfovibrionia; o__Thermodesulfovibrionales; f__Magnetobacteriaceae;g__Magnetobacterium; s__Magnetobacterium sp002753395	3713224	175	44,44	35197	94,24	3,18
<i>Nitrospirae</i> bacterium MY-22*	<i>Nitrospirota</i>		-						
<i>Nitrospirae</i> bacterium MY-23*	<i>Nitrospirota</i>		-						
<i>Nitrospirae</i> bacterium MY-2*	<i>Nitrospirota</i>		-						
<i>Ca.</i> Magnetomonas plexicatena LBB_01	<i>Nitrospirota</i>	GCA_004376055.1	p__Nitrospirota;c__Thermodesulfovibrionia; o__Thermodesulfovibrionales; f__Magnetobacteriaceae;g__;s__	2314299	1154	42,13	3183	65,15	1,82
<i>Ca.</i> Omnitrophica bacterium WOR_2 GWA2_45_18	<i>Omnitrophota</i>	2721755113	p__Omnitrophota;c__koll11;o__UBA10015; f__kpj58rc;g__UBA10174;s__UBA10174 sp003528115	2335743	24	46,36	133212	83,99	1,08
<i>Ca.</i> Omnitrophica bacterium Cal1bin1	<i>Omnitrophota</i>	GCA_002753745.1	p__Omnitrophota;c__koll11;o__UBA10015; f__GCA-002753745;g__GCA-2753745; s__GCA-2753745 sp002753745	2540141	240	49,55	15133	84,26	2,15
<i>Ca.</i> Omnitrophica bacterium MBPbin6	<i>Omnitrophota</i>	GCA_002753465.1	p__Omnitrophota;c__koll11;o__UBA10015; f__GCA-002753745;g__GCA-2753465; s__GCA-2753465 sp002753465	2181257	150	49,49	24179	68,40	2,15
<i>Ca.</i> Omnitrophica bacterium WOR_2 GWC2_45_7	<i>Omnitrophota</i>	2708742630	p__Omnitrophota;c__koll11;o__UBA10015; f__kpj58rc;g__UBA10174;s__	1236942	1352	45,74	1248	56,57	0,10
<i>Ca.</i> Omnitrophus magneticus SKK-01	<i>Omnitrophota</i>	2636416185	p__Omnitrophota;c__koll11;o__UBA1560; f__;g__;s__	3103091	529	35,71	15515	96,17	46,77
Latescibacteria bacterium SCGC AAA252-B13	<i>Latescibacterota</i>	2264867252	p__Latescibacterota;c__Latescibacteria; o__Latescibacterales;f__Latescibacteraceae;g__;s__	1759976	138	40,86	23078	43,99	0,00
Syntrophaceae bacterium MAG_21602_syn32	<i>Thermodesulfobacteriota</i>	3300021602	p__Desulfobacterota;c__Syntrophia; o__Syntrophales;f__;g__;s__	1798526	388	49,78	4890	38,98	8,48

* Известна только информация о генах МГК.

Приложение 2. Филогенетическое положение геномов, изучаемых в данной работе.

Организм	Таксономия (GTDB)
Ca. Hydrogenedentes bacterium MAG_17963_hgd_111	p__Hydrogenedentota;c__Hydrogenedentia;o__Hydrogenedentiales;f__g__s__
Ca. Hydrogenedentes bacterium MAG_17971_hgd_130	p__Hydrogenedentota;c__Hydrogenedentia;o__Hydrogenedentiales;f__g__s__
Deltaproteobacteria bacterium MAG_00134_naph_006	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria;o__Desulfatiglandales;f__NaphS2;g__s__
Deltaproteobacteria bacterium MAG_00241_naph_010	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria;o__Desulfatiglandales;f__NaphS2;g__s__
Deltaproteobacteria bacterium MAG_00792_naph_016	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria;o__Desulfatiglandales;f__NaphS2;g__s__
Deltaproteobacteria bacterium MAG_09788_naph_37	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria;o__Desulfatiglandales;f__NaphS2;g__s__
Deltaproteobacteria bacterium MAG_15370_dsfb_81	p__Desulfobacterota;c__Desulfobacteria;o__Desulfobacterales;f__4572-123;g__s__
Deltaproteobacteria bacterium MAG_17929_sntb_26	p__Desulfobacterota;c__Syntrophobacteria;o__Syntrophobacterales;f__Syntrophobacteraceae;g__SbD1;s__
Deltaproteobacteria bacterium MAG_17996_sntb_20	p__Desulfobacterota;c__Syntrophobacteria;o__Syntrophobacterales;f__Syntrophobacteraceae;g__SbD1;s__
Deltaproteobacteria bacterium MAG_22204_dsfv_001	p__Desulfobacterota;c__Desulfobulbia;o__Desulfobulbales;f__Desulfurivibrionaceae;g__s__
Deltaproteobacteria bacterium MAG_22309_dsfv_022	p__Desulfobacterota;c__Desulfobulbia;o__Desulfobulbales;f__Desulfurivibrionaceae;g__UBA2262;s__
Gammaproteobacteria bacterium MAG_00150_gam_010	p__Proteobacteria;c__Gammaproteobacteria;o__GCA-2400775;f__g__s__
Gammaproteobacteria bacterium MAG_00160_gam_009	p__Proteobacteria;c__Gammaproteobacteria;o__GCA-2400775;f__g__s__
Gammaproteobacteria bacterium MAG_00172_gam_018	p__Proteobacteria;c__Gammaproteobacteria;o__GCA-2400775;f__g__s__
Gammaproteobacteria bacterium MAG_00188_gam_006	p__Proteobacteria;c__Gammaproteobacteria;o__GCA-2400775;f__g__s__
Gammaproteobacteria bacterium MAG_00212_gam_1	p__Proteobacteria;c__Gammaproteobacteria;o__GCA-2400775;f__g__s__
Gammaproteobacteria bacterium MAG_00215_gam_020	p__Proteobacteria;c__Gammaproteobacteria;o__GCA-2400775;f__g__s__
Magnetococcales bacterium MAG_21055_mgc_1	p__Proteobacteria;c__Magnetococcia;o__Magnetococcales;f__UBA8363;g__UBA8363;s__
Nitrospinae bacterium MAG_09705_ntspn_70	p__Nitrospinae;c__Nitrospinae;o__Nitrospinales;f__Nitrospinae;g__UBA8687;s__
Nitrospirae bacterium MAG_10313_ntr_31	p__Nitrospirota;c__Thermodesulfobivibronia;o__Thermodesulfobivibrionales;f__g__s__
Pelobacteraceae bacterium MAG_21601_9_030	p__Desulfuromonadota;c__Desulfuromonadia;o__Geobacterales;f__Pelobacteraceae;g__UBA8499;s__
Pelobacteraceae bacterium MAG_13126_9_058	p__Desulfuromonadota;c__Desulfuromonadia;o__Geobacterales;f__Pelobacteraceae;g__UBA8499;s__
Pelobacteraceae bacterium MAG_21600_9_004	p__Desulfuromonadota;c__Desulfuromonadia;o__Geobacterales;f__Pelobacteraceae;g__UBA8499;s__
Planctomycetes bacterium MAG_11118_pl_115	p__Planctomycetota;c__Phycisphaerae;o__SG8-4;f__SG8-4;g__SG8-4;s__
Planctomycetes bacterium MAG_17991_pl_60	p__Planctomycetota;c__Phycisphaerae;o__SG8-4;f__SG8-4;g__s__
Planctomycetes bacterium MAG_18080_pl_157	p__Planctomycetota;c__Phycisphaerae;o__SG8-4;f__SG8-4;g__s__
Rhodospirillaceae bacterium MAG_01419_mvb_30	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_A;f__Magnetovibrionaceae;g__Magnetovibrio;s__
Rhodospirillaceae bacterium MAG_04806_tlms_2	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_B;f__Magnetospirillaceae;g__Telmatospirillum;s__
Rhodospirillaceae bacterium MAG_05422_2-02_14	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_A;f__2-02-FULL-58-16;g__GCA-2686765;s__GCA-2686765 sp002686765
Rhodospirillaceae bacterium MAG_05596_2-02_51	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_A;f__2-02-FULL-58-16;g__GCA-2686765;s__GCA-2686765 sp002686765
Rhodospirillaceae bacterium MAG_06104_tlms_034	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_B;f__Magnetospirillaceae;g__s__
Rhodospirillaceae bacterium MAG_22225_2-02_112	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_A;f__2-02-FULL-58-16;g__GCA-2686765;s__GCA-2686765 sp002686765
Ca. Omnitrophica bacterium SCGC AG-290-C17	p__Omnitrophota;c__Omnitrophia;o__Omnitrophales;f__GWA2-52-8;g__s__
<i>Magnetovibrio</i> sp. ARS8	p__Proteobacteria;c__Alphaproteobacteria;o__Rhodospirillales_A;f__2-02-FULL-58-16;g__GCA-2686765;s__GCA-2686765 sp002686765
Elusimicrobia bacterium NORP122	p__Elusimicrobiota;c__Elusimicrobia;o__UBA1565;f__UBA1565;g__UBA1565;s__UBA1565 sp002401485
Uncultured microorganism SbSrfc.SA12.01.D19	p__Desulfobacterota;c__Desulfobulbia;o__Desulfobulbales;f__YD12-FULL-57-12;g__s__
Unclassified Nitrospina Bin 25	p__Nitrospinae;c__Nitrospinae;o__Nitrospinales;f__g__s__
Planctomycetes bacterium SCGC JGI90-P21	p__Planctomycetota;c__Phycisphaerae;o__UBA1845;f__g__s__

* Известна только информация о генах МГК.

Приложение 3. Метагеномы, в которых были детектированы MatK и количество геномов, полученное в результате реконструкции

Номер метагенома в IMG	Место отбора	Из этой работы	Кол-во полученных геномов
3300000124	Marine microbial communities from chronically polluted sediments in the Baltic Sea - site KBA sample SWE 12_21m	+	85
3300000126	Marine microbial communities from chronically polluted sediments in the Baltic Sea - site KBB sample SWE 26_20.5m	+	63
3300000134	Marine microbial communities from chronically polluted sediments in the Baltic Sea - site KBA sample SWE 07_21m	+	36
3300000150	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 48 08/11/10 120m	+	53
3300000151	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 53 01/11/11 200m	+	62
3300000154	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 47 07/07/10 150m	+	79
3300000160	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 48 08/11/10 135m	+	55
3300000164	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 39 11/10/09 200m	+	93
3300000172	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 34 06/16/09 200m	+	80
3300000188	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 60 08/10/11 150m	+	38
3300000193	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 47 07/07/10 135m	+	72
3300000201	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 54 02/08/11 135m	+	39
3300000211	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 53 01/11/11 135m	+	56
3300000212	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 47 07/07/10 120m	+	92
3300000213	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in Line P, North Pacific Ocean - sample_F_10_SI03_150	+	66
3300000214	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 54 02/08/11 200m	+	46
3300000215	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 53 01/11/11 120m	+	75
3300000216	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - 53 01/11/11 150m	+	87
3300000229	Groundwater microbial communities from subsurface biofilms in sulfidic aquifer in Frassasi Gorge, Italy, sample from two redox zones- LI09_3	+	39
3300000241	Marine microbial communities from chronically polluted sediments in the Baltic Sea - site KBB sample SWE 21_20.5m	+	74
3300000792	Marine microbial communities from chronically polluted sediments in the Baltic Sea - site KBA sample SWE 02_21m	+	119
3300001419	Saline surface water microbial communities from Etoliko Lagoon, Greece - halocline water (15 m)	+	113
3300001687	Deep Marine Sediments WOR-3-8_10	+	147
3300001751	Marine sediment microbial communities from White Oak River estuary, North Carolina - WOR-2-30_32	+	88
3300001752	Marine sediment microbial communities from White Oak River estuary, North Carolina - WOR-1-36_30	.*	0
3300001753	Marine sediment microbial communities from White Oak River estuary, North Carolina - WOR-3-24_28	+	173
3300001782	Marine sediment microbial communities from White Oak River estuary, North Carolina - WOR_deep_samples	+	172
3300001854	Marine sediment microbial communities from White Oak River estuary, North Carolina - WOR-1-52-54	+	228
3300002053	Marine sediment microbial communities from White Oak River estuary, North Carolina - WOR_SMTZ	+	198
3300002231	Marine sediment microbial communities from Santorini caldera mats, Greece - red mat	+	176
3300002529	Soil microbial communities from Rifle, Colorado - Rifle CSP2_plank highO2_0.2	+	465
3300003144	Marine sediment microbial communities from deep seafloor - Sample from 18.6 mbsf	+	14
3300003492	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI037_S4LV_200m_DNA	.***	0
3300003496	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI037_S3LV_200m_DNA	.***	0
3300003582	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI073_LV_10m_DNA	.***	0
3300003590	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI072_LV_200m_DNA	.***	0
3300003593	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI074_LV_100m_DNA	.***	0
3300003594	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI074_LV_10m_DNA	.***	0
3300003595	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI074_LV_200m_DNA	.***	0
3300003599	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI037_S3LV_10m_DNA	.***	0

3300003615	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI037_S3LV_110m_DNA	_-***	0
3300003894	Marine microbial communities from the northern Gulf of Mexico hypoxic zone - Cultivation independent assessment	+	103
3300004109	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI037_S2LV_150m_DNA	_-***	0
3300004111	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI037_S2LV_200m_DNA	_-***	0
3300004273	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI075_LV_DNA_135m	_-***	0
3300004274	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI075_LV_DNA_120m	_-***	0
3300004276	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI075_LV_DNA_165m	_-***	0
3300004277	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI075_LV_DNA_200m	_-***	0
3300004278	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI075_LV_DNA_150m	_-***	0
3300004774	Freshwater microbial communities from Crystal Bog, Wisconsin, USA - MA5M	+	64
3300004806	Freshwater microbial communities from Crystal Bog, Wisconsin, USA - CBH12Aug08	+	160
3300005346	Saline sediment microbial community from Etoliko Lagoon, Greece	+	20
3300005408	Marine microbial and viral communities from oxygen minimum zone, Eastern Pacific Ocean - ETNP201310SV72	+	60
3300005422	Marine microbial and viral communities from oxygen minimum zone, Eastern Pacific Ocean - ETNP201306SV43	+	74
3300005551	Marine microbial and viral communities from oxygen minimum zone, Eastern Pacific Ocean - ETNP201302PF89A	+	47
3300005592	Marine microbial and viral communities from oxygen minimum zone, Eastern Pacific Ocean - ETNP201302SV89	+	65
3300005596	Marine microbial and viral communities from oxygen minimum zone, Eastern Pacific Ocean - ETNP201306PF43B	+	63
3300005838	Marine microbial communities from expanding oxygen minimum zones in the Saanich Inlet - SI037_S2LV_130m_DNA	_-***	0
3300005919	Saline lake microbial communities from Ace Lake, Antarctica - Antarctic Ace Lake Metagenome 02UKM	+	117
3300005939	Saline lake microbial communities from Ace Lake, Antarctica - Antarctic Ace Lake Metagenome 02UKX	+	101
3300006104	Freshwater microbial communities from Crystal Bog, Wisconsin, USA - CBH12Aug09.1	+	134
3300006113	Freshwater microbial communities from Crystal Bog, Wisconsin, USA - CBH08Aug08	+	35
3300009149	Deep subsurface microbial communities from Baltic Sea to uncover new lineages of life (NeLLi) - Landsort_02402 metaG	+	117
3300009150	Deep subsurface microbial communities from South Atlantic Ocean to uncover new lineages of life (NeLLi) - Benguela_00093 metaG	+	222
3300009175	Freshwater lake bacterial and archeal communities from Alinen Mustajarvi, Finland, to study Microbial Dark Matter (Phase II) - Alinen Mustajarvi 5m metaG	+	251
3300009444	Hot spring microbial communities from Beatty, Nevada to study Microbial Dark Matter (Phase II) - OV2 TP3	+	187
3300009488	Deep subsurface microbial communities from Indian Ocean to uncover new lineages of life (NeLLi) - Sumatra_00607 metaG	+	156
3300009528	Deep subsurface microbial communities from South Pacific Ocean to uncover new lineages of life (NeLLi) - Chile_00310 metaG	+	197
3300009529	Deep subsurface microbial communities from Black Sea to uncover new lineages of life (NeLLi) - Black_00105 metaG	+	205
3300009548	Peatland microbial communities from Minnesota, USA, analyzing carbon cycling and trace gas fluxes - June2015DPH_6_100	+	66
3300009631	Peatland microbial communities from Minnesota, USA, analyzing carbon cycling and trace gas fluxes - June2015DPH_10_100	+	38
3300009691	Hot spring microbial communities from Beatty, Nevada to study Microbial Dark Matter (Phase II) - OV2 TP2	+	127
3300009705	Marine microbial communities from western Arctic Ocean - ArcticOcean_MG_CB8_128	+	219
3300009788	Deep subsurface microbial communities from Indian Ocean to uncover new lineages of life (NeLLi) - Sumatra_00157 metaG	+	192
3300010313	Hot spring microbial communities from South Africa to study Microbial Dark Matter (Phase II) - Sagole hot spring metaG	+	136
3300010341	Bog forest soil microbial communities from Calvert Island, British Columbia, Canada - Bog Forest MetaG ECP23OM2	+	134
3300010883	Western Arctic Ocean co-assembly	- data from 3300009705	0
3300011118	Deep subsurface microbial communities from Aarhus Bay to uncover new lineages of life (NeLLi) - Aarhus_00045 metaG	+	282
3300013089	Freshwater microbial communities from Powell Lake, British Columbia, Canada to study Microbial Dark Matter (Phase II) - PL_2010_330m	+	165
3300013098	Subseafloor sediment microbial communities from Guaymas Basin, Gulf of California, Mexico - Guay11, Core 4567-28, 0-3 cm	+	87
3300013101	Subseafloor sediment microbial communities from Guaymas Basin, Gulf of California, Mexico - Guay4, Core 4569-4, 0-3 cm	+	208

3300013126	Freshwater microbial communities from Kabuno Bay, South-Kivu, Congo ? kab_022012_10m	+	275
3300013131	Freshwater microbial communities from Kabuno Bay, South-Kivu, Congo ? kab_092012_10m	.*	0
3300013232	Sediment microbial communities from Acid Mine Drainage holding pond in Pittsburgh, PA, USA	+	228
3300014151	Peatland microbial communities from Houghton, MN, USA - PEATcosm2014_Bin23_60_metaG	+	82
3300014152	Peatland microbial communities from Houghton, MN, USA - PEATcosm2014_Bin11_60_metaG	+	96
3300014153	Peatland microbial communities from Houghton, MN, USA - PEATcosm2014_Bin06_60_metaG	+	92
3300014158	Peatland microbial communities from Houghton, MN, USA - PEATcosm2014_Bin02_60_metaG	.*	0
3300014159	Peatland microbial communities from Houghton, MN, USA - PEATcosm2014_Bin10_60_metaG	+	113
3300014491	Permafrost microbial communities from Stordalen Mire, Sweden - 612S2D metaG	+	168
3300014638	Peatland microbial communities from Houghton, MN, USA - PEATcosm2014_Bin17_60_metaG	+	110
3300014654	Peatland microbial communities from Houghton, MN, USA - PEATcosm2014_Bin06_10_metaG	+	149
3300014903	Subseafloor sediment microbial communities from Guaymas Basin, Gulf of California, Mexico - Guay12, Core 4567-28, 21-24 cm	+	134
3300015153	Sorted cell/s from water in Cold Creek, Beatty, Nevada, USA - Omnitrophica bacterium SCGC_AG-290-C17	.**	0
3300015370	Groundwater microbial communities from the Aspo Hard Rock Laboratory (HRL) deep subsurface site, Sweden - OS_PC_MetaG	+	238
3300017818	Coastal salt marsh microbial communities from the Groves Creek Marsh, Skidaway Island, Georgia - 101401AT metaG (megahit assembly)	+	249
3300017925	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_8_40	+	68
3300017929	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_4_100	+	111
3300017963	Hypersaline lake sediment archaeal communities from the Salton Sea, California, USA - SS_3_D_1 metaG	+	170
3300017971	Hypersaline lake sediment archaeal communities from the Salton Sea, California, USA - SS_3_D_2 metaG	+	207
3300017985	Coastal salt marsh microbial communities from the Groves Creek Marsh, Skidaway Island, Georgia - 101412BT metaG (megahit assembly)	+	220
3300017987	Hypersaline lake sediment archaeal communities from the Salton Sea, California, USA - SS_1_MS_1 metaG	+	238
3300017991	Hypersaline lake sediment archaeal communities from the Salton Sea, California, USA - SS_1_D_2 metaG	+	218
3300017996	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_21_40	+	66
3300018002	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_13_40	+	59
3300018004	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_11_100	+	84
3300018016	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_19_40	+	88
3300018019	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_16_150	+	84
3300018023	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_7_100	+	105
3300018024	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_19_100	+	142
3300018025	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_20_100	+	101
3300018026	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_8_100	+	93
3300018033	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_13_10	+	107
3300018080	Hypersaline lake sediment archaeal communities from the Salton Sea, California, USA - SS_1_D_1 metaG	+	270
3300018426	Coastal salt marsh microbial communities from the Groves Creek Marsh, Skidaway Island, Georgia - 101402AT metaG (megahit assembly)	+	250
3300019082	Peatland microbial communities from SPRUCE experiment site at the Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA - June2016WEW_6_40	.*	0
3300020158	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Jun2016-L227-6m	+	97
3300020164	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Jun2016-L304-6m	+	159
3300021055	Subsurface sediment microbial communities from Mancos shale, Colorado, United States - Mancos C3	+	17
3300021070	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Sep2016-L442-13m	+	157
3300021071	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Sep2016-L442-17m	+	90
3300021072	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Sep2016-L442-15m	+	100
3300021074	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Jun2016-L442-17m	+	169
3300021075	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Sep2016-L373-20m	+	153
3300021354	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Jun2016-L221-5m	+	199
3300021600	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Sep2016-L626-11m	+	122

3300021601	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Sep2016-L224-21m	+	136
3300021602	Anoxic zone freshwater microbial communities from boreal shield lake in IISD Experimental Lakes Area, Ontario, Canada - Sep2016-L222-5m	+	262
3300022116	Sorted cell/s from Aspo Hard Rock Laboratory (HRL) deep subsurface site groundwater, Oskarshamn, Sweden - uncultured microorganism SbSrfc.SA12.01.D19	-**	0
3300022204	Sediment microbial communities from San Francisco Bay, California, United States - SF_Jul11_sed_USGS_8_1	+	187
3300022214	Sediment microbial communities from San Francisco Bay, California, United States - SF_Jan12_sed_USGS_4_1	+	143
3300022217	Sediment microbial communities from San Francisco Bay, California, United States - SF_May12_sed_USGS_24	+	101
3300022223	Sediment microbial communities from San Francisco Bay, California, United States - SF_Oct11_sed_USGS_8_1	+	234
3300022225	Marine microbial and viral communities from oxygen minimum zone, Eastern Pacific Ocean - ETNP2014_SV_400_PacBio MetaG (Illumina Assembly)	+	373
3300022309	Sediment microbial communities from San Francisco Bay, California, United States - SF_May12_sed_USGS_4_1	+	159
3300022553	Powell_combined assembly	- Данные из 3300013 089	0
3300022555	Alinen_combined assembly	- Данные из 3300009 175	0
Всего			14688
-*	Не было получено результатов реконструкции		
-**	Секвенирование единичных клеток		
-***	Геномы не были реконструированы так как образцы были получены из одного и того же места и содержали 100% идентичные последовательности MamK		

Приложение 4. Характеристики скаффолдов, содержащих исследуемые гены *matK* и типы экосистем их метагеномных образцов

№ генома	Название скаффолда	Название гена	Длина скаффолда (п.о.)	GC (%) скаффолда	Категория экосистемы	Подтип экосистемы	Тип экосистемы
3300000124	BS_KBA_SWE12_21mDRAFT_c10006010	3300000124 assembled BS_KBA_SWE12_21mDRAFT_100060105	4170	0,41	Водная	Болото	Морская
3300000124	BS_KBA_SWE12_21mDRAFT_c10000022	3300000124 assembled BS_KBA_SWE12_21mDRAFT_1000002221	50993	0,52	Водная	Болото	Морская
3300000126	BS_KBB_SWE26_205mDRAFT_c1003348	3300000126 assembled BS_KBB_SWE26_205mDRAFT_10033483	2958	0,4	Водная	Болото	Морская
3300000126	BS_KBB_SWE26_205mDRAFT_c1016174	3300000126 assembled BS_KBB_SWE26_205mDRAFT_10161741	1238	0,51	Водная	Болото	Морская
3300000134	BS_KBA_SWE07_21mDRAFT_c1000050	3300000134 assembled BS_KBA_SWE07_21mDRAFT_100005014	14693	0,49	Водная	Болото	Морская
3300000150	SI48aug10_120mDRAFT_c1000041	3300000150 assembled SI48aug10_120mDRAFT_100004115	39017	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300000151	SI53jan11_200mDRAFT_c1000626	3300000151 assembled SI53jan11_200mDRAFT_100062617	18423	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300000151	SI53jan11_200mDRAFT_c1001635	3300000151 assembled SI53jan11_200mDRAFT_10016355	9965	0,5	Водная	Приливная зона	Морская
3300000154	SI47jul10_150mDRAFT_c1000105	3300000154 assembled SI47jul10_150mDRAFT_100010517	46665	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300000154	SI47jul10_150mDRAFT_c1008647	3300000154 assembled SI47jul10_150mDRAFT_10086472	3064	0,46	Водная	Приливная зона	Морская
3300000160	SI48aug10_135mDRAFT_c1000085	3300000160 assembled SI48aug10_135mDRAFT_100008525	40601	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300000164	SI39no09_200mDRAFT_c1002767	3300000164 assembled SI39no09_200mDRAFT_10027676	6943	0,46	Водная	Приливная зона	Морская
3300000164	SI39no09_200mDRAFT_c1009836	3300000164 assembled SI39no09_200mDRAFT_10098362	3069	0,46	Водная	Приливная зона	Морская
3300000172	SI34jun09_200mDRAFT_c1000137	3300000172 assembled SI34jun09_200mDRAFT_100013717	41737	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300000174	SI60aug11_200mDRAFT_c1000053	3300000174 assembled SI60aug11_200mDRAFT_100005332	69464	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300000174	SI60aug11_200mDRAFT_c1007538	3300000174 assembled SI60aug11_200mDRAFT_10075385	3183	0,46	Водная	Приливная зона	Морская
3300000188	SI60aug11_150mDRAFT_c1000208	3300000188 assembled SI60aug11_150mDRAFT_10002087	16603	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300000193	SI47jul10_135mDRAFT_c1000134	3300000193 assembled SI47jul10_135mDRAFT_100013417	41676	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300000201	SI54feb11_135mDRAFT_c1009650	3300000201 assembled SI54feb11_135mDRAFT_10096502	1253	0,46	Водная	Приливная зона	Морская
3300000211	SI53jan11_135mDRAFT_c1011890	3300000211 assembled SI53jan11_135mDRAFT_10118902	1525	0,45	Водная	Приливная зона	Морская
3300000212	SI47jul10_120mDRAFT_c1002535	3300000212 assembled SI47jul10_120mDRAFT_10025357	6779	0,46	Водная	Приливная зона	Морская
3300000213	LP_F_10_SI03_150DRAFT_c1002574	3300000213 assembled LP_F_10_SI03_150DRAFT_10025745	5493	0,46	Водная	Океан	Морская
3300000214	SI54feb11_200mDRAFT_c1000740	3300000214 assembled SI54feb11_200mDRAFT_10007407	10174	0,47	Водная	Приливная зона	Морская
3300000214	SI54feb11_200mDRAFT_c1004724	3300000214 assembled SI54feb11_200mDRAFT_10047242	3047	0,46	Водная	Приливная зона	Морская
3300000215	SI53jan11_120mDRAFT_c1000197	3300000215 assembled SI53jan11_120mDRAFT_100019717	31918	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300000216	SI53jan11_150mDRAFT_c1000132	3300000216 assembled SI53jan11_150mDRAFT_100013217	46665	0,48	Водная	Приливная зона	Морская

№ генома	Название скаффолда	Название гена	Длина скаффолда (п.о.)	GC (%) скаффолда	Категория экосистемы	Подтип экосистемы	Тип экосистемы
3300000216	SI53jan11_150mDRAFT_c1002381	3300000216 assembled SI53jan11_150mDRAFT_10023814	8217	0,5	Водная	Приливная зона	Морская
3300000229	TB_LI09_3DRAFT_1003818	3300000229 assembled TB_LI09_3DRAFT_10038186	4036	0,42	Водная	Грунтовые воды	Пресная
3300000241	BS_KBA_SWE21_205mDRAFT_10000112	3300000241 assembled BS_KBA_SWE21_205mDRAFT_1000011211	24445	0,51	Водная	Болото	Морская
3300000792	BS_KBA_SWE02_21mDRAFT_10000792	3300000792 assembled BS_KBA_SWE02_21mDRAFT_100007925	11970	0,41	Водная	Приливная зона	Морская
3300000792	BS_KBA_SWE02_21mDRAFT_10000057	3300000792 assembled BS_KBA_SWE02_21mDRAFT_1000005719	34622	0,52	Водная	Приливная зона	Морская
3300001419	JGI11705J14877_10007165	3300001419 assembled JGI11705J14877_100071654	5184	0,4	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300001419	JGI11705J14877_10001955	3300001419 assembled JGI11705J14877_100019552	11420	0,54	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300001419	JGI11705J14877_10006387	3300001419 assembled JGI11705J14877_100063875	5557	0,55	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300001457	JGI10211J14876_10000097	3300001457 assembled JGI10211J14876_1000009714	31606	0,47	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300001457	JGI10211J14876_10000325	3300001457 assembled JGI10211J14876_1000032526	20233	0,45	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300001457	JGI10211J14876_10001919	3300001457 assembled JGI10211J14876_1000191912	9038	0,43	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300001687	WOR8_10023872	3300001687 assembled WOR8_100238721	6643	0,48	Водная	Океан	Морская
3300001751	JGI2172J19969_10045593	3300001751 assembled JGI2172J19969_100455931	1470	0,5	Водная	Океан	Морская
3300001751	JGI2172J19969_10006683	3300001751 assembled JGI2172J19969_100066832	4899	0,45	Водная	Океан	Морская
3300001752	JGI2173J19968_10033383	3300001752 assembled JGI2173J19968_100333832	1729	0,47	Водная	Океан	Морская
3300001753	JGI2171J19970_10006814	3300001753 assembled JGI2171J19970_100068149	5837	0,45	Водная	Океан	Морская
3300001753	JGI2171J19970_10034696	3300001753 assembled JGI2171J19970_100346962	2081	0,47	Водная	Океан	Морская
3300001782	WOR52_10036001	3300001782 assembled WOR52_100360017	6686	0,4	Водная	Приливная зона	Морская
3300001782	WOR52_10005260	3300001782 assembled WOR52_1000526019	18039	0,45	Водная	Приливная зона	Морская
3300001854	JGI24422J19971_10215508	3300001854 assembled JGI24422J19971_102155081	823	0,54	Водная	Океан	Морская
3300001854	JGI24422J19971_10010471	3300001854 assembled JGI24422J19971_100104711	5723	0,46	Водная	Океан	Морская
3300001854	JGI24422J19971_10047837	3300001854 assembled JGI24422J19971_100478372	2446	0,47	Водная	Океан	Морская
3300002053	SMTZ23_10026417	3300002053 assembled SMTZ23_100264174	8092	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300002053	SMTZ23_10016270	3300002053 assembled SMTZ23_100162706	10586	0,41	Водная	Приливная зона	Морская
3300002053	SMTZ23_10024145	3300002053 assembled SMTZ23_100241451	19124	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300002053	SMTZ23_10053527	3300002053 assembled SMTZ23_100535279	5364	0,47	Водная	Приливная зона	Морская
3300002053	SMTZ23_10062872	3300002053 assembled SMTZ23_100628727	10954	0,47	Водная	Приливная зона	Морская
3300002231	KVRMV2_100013668	3300002231 assembled KVRMV2_1000136681	2158	0,46	Водная	Гидротермальный источник	Морская
3300002231	KVRMV2_100490840	3300002231 assembled KVRMV2_1004908401	2681	0,43	Водная	Гидротермальный источник	Морская
3300002231	KVRMV2_100041118	3300002231 assembled KVRMV2_1000411182	8860	0,48	Водная	Гидротермальный источник	Морская
3300002231	KVRMV2_100038070	3300002231 assembled KVRMV2_1000380704	16112	0,61	Водная	Гидротермальный источник	Морская

№ генома	Название скаффолда	Название гена	Длина скаффолда (п.о.)	GC (%) скаффолда	Категория экосистемы	Подтип экосистемы	Тип экосистемы
3300002231	KVRMV2_101240214	3300002231 assembled KVRMV2_1012402141	1445	0,46	Водная	Гидротермальный источник	Морская
3300002466	JGI10211J34971_10000686	3300002466 assembled JGI10211J34971_1000068612	28102	0,46	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300002466	JGI10211J34971_10000961	3300002466 assembled JGI10211J34971_1000096121	23951	0,54	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300002466	JGI10211J34971_10000961	3300002466 assembled JGI10211J34971_100009615	23951	0,54	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300002466	JGI10211J34971_10001361	3300002466 assembled JGI10211J34971_1000136125	20232	0,45	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300002466	JGI10211J34971_10003099	3300002466 assembled JGI10211J34971_100030994	13387	0,45	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300002466	JGI10211J34971_10011232	3300002466 assembled JGI10211J34971_100112324	6601	0,4	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300002529	C687J35504_10005579	3300002529 assembled C687J35504_1000557911	7848	0,43	Наземная	Суглинок	Почва
3300003144	Ga0052244_1005653	3300003144 assembled Ga0052244_10056532	1461	0,45	Водная	Неритическая зона	Морская
3300003492	JGI26245J51145_1000097	3300003492 assembled JGI26245J51145_100009717	56481	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300003492	JGI26245J51145_1000691	3300003492 assembled JGI26245J51145_10006915	19094	0,49	Водная	Приливная зона	Морская
3300003496	JGI26241J51128_1000792	3300003496 assembled JGI26241J51128_10007925	19114	0,49	Водная	Приливная зона	Морская
3300003496	JGI26241J51128_1000956	3300003496 assembled JGI26241J51128_10009561	16657	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300003582	JGI26252J51714_1000163	3300003582 assembled JGI26252J51714_10001633	44691	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300003582	JGI26252J51714_1004880	3300003582 assembled JGI26252J51714_10048802	4109	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300003590	JGI26251J51716_1000099	3300003590 assembled JGI26251J51716_100009917	43480	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300003590	JGI26251J51716_1000679	3300003590 assembled JGI26251J51716_10006794	9944	0,5	Водная	Приливная зона	Морская
3300003593	JGI26259J51720_1000060	3300003593 assembled JGI26259J51720_100006033	56481	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300003593	JGI26259J51720_1000956	3300003593 assembled JGI26259J51720_10009564	9944	0,5	Водная	Приливная зона	Морская
3300003594	JGI26258J51719_1001151	3300003594 assembled JGI26258J51719_10011515	9243	0,5	Водная	Приливная зона	Морская
3300003595	JGI26263J51726_1016230	3300003595 assembled JGI26263J51726_10162301	1725	0,44	Водная	Приливная зона	Морская
3300003599	JGI26270J51728_1000102	3300003599 assembled JGI26270J51728_100010217	56481	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300003599	JGI26270J51728_1000479	3300003599 assembled JGI26270J51728_100047919	19074	0,49	Водная	Приливная зона	Морская
3300003600	JGI26272J51733_1000094	3300003600 assembled JGI26272J51733_100009417	56481	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300003600	JGI26272J51733_1000482	3300003600 assembled JGI26272J51733_100048219	20690	0,49	Водная	Приливная зона	Морская
3300003615	JGI26271J51732_1000447	3300003615 assembled JGI26271J51732_10004473	19331	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300003615	JGI26271J51732_1000457	3300003615 assembled JGI26271J51732_10004575	18974	0,49	Водная	Приливная зона	Морская
3300003615	JGI26271J51732_1001110	3300003615 assembled JGI26271J51732_10011104	9874	0,5	Водная	Приливная зона	Морская
3300003894	Ga0063241_1001009	3300003894 assembled Ga0063241_100100925	25922	0,41	Водная	Прибрежная	Морская
3300004109	Ga0008650_1005762	3300004109 assembled Ga0008650_10057622	4165	0,45	Водная	Приливная зона	Морская
3300004109	Ga0008650_1086599	3300004109 assembled Ga0008650_10865992	846	0,46	Водная	Приливная зона	Морская
3300004111	Ga0008651_10000830	3300004111 assembled Ga0008651_100008303	18436	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300004111	Ga0008651_10002812	3300004111 assembled Ga0008651_100028127	9438	0,5	Водная	Приливная зона	Морская
3300004273	Ga0066608_1000159	3300004273 assembled Ga0066608_100015918	43499	0,48	Водная	-	Морская
3300004273	Ga0066608_1000766	3300004273 assembled Ga0066608_10007664	18514	0,49	Водная	-	Морская

№ генома	Название скаффолда	Название гена	Длина скаффолда (п.о.)	GC (%) скаффолда	Категория экосистемы	Подтип экосистемы	Тип экосистемы
3300004274	Ga0066607_1000662	3300004274 assembled Ga0066607_100066218	18442	0,48	Водная	-	Морская
3300004274	Ga0066607_1001642	3300004274 assembled Ga0066607_10016424	9963	0,5	Водная	-	Морская
3300004276	Ga0066610_10000168	3300004276 assembled Ga0066610_1000016818	46749	0,48	Водная	-	Морская
3300004276	Ga0066610_10002848	3300004276 assembled Ga0066610_100028481	9090	0,51	Водная	-	Морская
3300004277	Ga0066611_10000780	3300004277 assembled Ga0066611_1000078018	18442	0,48	Водная	-	Морская
3300004277	Ga0066611_10002212	3300004277 assembled Ga0066611_100022127	10028	0,5	Водная	-	Морская
3300004278	Ga0066609_10000109	3300004278 assembled Ga0066609_1000010917	56476	0,48	Водная	-	Морская
3300004278	Ga0066609_10000840	3300004278 assembled Ga0066609_1000084019	19214	0,49	Водная	-	Морская
3300004774	Ga0007794_10009072	3300004774 assembled Ga0007794_100090723	2985	0,41	Водная	Озерная	Пресная
3300004806	Ga0007854_10048618	3300004806 assembled Ga0007854_100486182	2113	0,63	Водная	Озерная	Пресная
3300004806	Ga0007854_10008257	3300004806 assembled Ga0007854_100082575	5996	0,61	Водная	Озерная	Пресная
3300005346	Ga0074242_10791903	3300005346 assembled Ga0074242_107919032	2721	0,5	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300005346	Ga0074242_11278538	3300005346 assembled Ga0074242_112785385	4555	0,49	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300005408	Ga0066848_10014278	3300005408 assembled Ga0066848_100142782	2302	0,61	Водная	Океан	Морская
3300005422	Ga0066829_10009190	3300005422 assembled Ga0066829_100091902	3263	0,61	Водная	Океан	Морская
3300005551	Ga0066843_10044423	3300005551 assembled Ga0066843_100444231	1346	0,61	Водная	Океан	Морская
3300005592	Ga0066838_10027011	3300005592 assembled Ga0066838_100270112	1646	0,61	Водная	Океан	Морская
3300005596	Ga0066834_10003058	3300005596 assembled Ga0066834_100030587	7020	0,61	Водная	Океан	Морская
3300005838	Ga0008649_10001461	3300005838 assembled Ga0008649_1000146118	18559	0,48	Водная	Приливная зона	Морская
3300005919	Ga0075114_10009698	3300005919 assembled Ga0075114_100096982	4293	0,39	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300005939	Ga0075123_10072329	3300005939 assembled Ga0075123_100723292	1342	0,42	Водная	Соленая	Неморская соленая и щелочная
3300006104	Ga0007882_10003798	3300006104 assembled Ga0007882_100037985	8249	0,67	Водная	Озерная	Пресная
3300006113	Ga0007858_1021714	3300006113 assembled Ga0007858_10217141	1466	0,59	Водная	Озерная	Пресная
3300009149	Ga0114918_10004453	3300009149 assembled Ga0114918_100044539	12161	0,45	Водная	Океан	Морская
3300009149	Ga0114918_10034316	3300009149 assembled Ga0114918_100343162	3579	0,46	Водная	Океан	Морская
3300009150	Ga0114921_10153976	3300009150 assembled Ga0114921_101539761	1578	0,48	Водная	Океан	Морская
3300009150	Ga0114921_10430673	3300009150 assembled Ga0114921_104306731	958	0,49	Водная	Океан	Морская
3300009175	Ga0073936_10159397	3300009175 assembled Ga0073936_101593972	1678	0,45	Водная	Озерная	Пресная
3300009444	Ga0114945_10068711	3300009444 assembled Ga0114945_100687111	1952	0,43	Водная	Горячая (42-90 °C)	Горячие источники
3300009488	Ga0114925_10088983	3300009488 assembled Ga0114925_100889832	1933	0,48	Водная	Океан	Морская
3300009528	Ga0114920_10146211	3300009528 assembled Ga0114920_101462111	1545	0,49	Водная	Океан	Морская
3300009528	Ga0114920_10154608	3300009528 assembled Ga0114920_101546082	1504	0,46	Водная	Океан	Морская
3300009529	Ga0114919_10432047	3300009529 assembled Ga0114919_104320471	913	0,48	Водная	Океан	Морская
3300009529	Ga0114919_10004307	3300009529 assembled Ga0114919_100043073	11417	0,47	Водная	Океан	Морская
3300009529	Ga0114919_10009432	3300009529 assembled Ga0114919_100094328	7658	0,47	Водная	Океан	Морская
3300009529	Ga0114919_10012637	3300009529 assembled Ga0114919_100126372	6544	0,46	Водная	Океан	Морская
3300009548	Ga0116107_1003730	3300009548 assembled Ga0116107_10037301	7421	0,51	Водная	Болото	Пресная

№ генома	Название скаффолда	Название гена	Длина скаффолда (п.о.)	GC (%) скаффолда	Категория экосистемы	Подтип экосистемы	Тип экосистемы
3300009631	Ga0116115_1048540	3300009631 assembled Ga0116115_10485401	1131	0,5	Водная	Болото	Пресная
3300009691	Ga0114944_1013196	3300009691 assembled Ga0114944_10131963	2777	0,42	Водная	Горячая (42-90 °C)	Горячие источники
3300009705	Ga0115000_10001155	3300009705 assembled Ga0115000_1000115523	23912	0,43	Водная	Океан	Морская
3300009788	Ga0114923_10000413	3300009788 assembled Ga0114923_1000041324	35155	0,48	Водная	Океан	Морская
3300009788	Ga0114923_10008664	3300009788 assembled Ga0114923_100086644	6781	0,47	Водная	Океан	Морская
3300009788	Ga0114923_10042446	3300009788 assembled Ga0114923_100424461	3117	0,48	Водная	Океан	Морская
3300009788	Ga0114923_10001294	3300009788 assembled Ga0114923_100012944	17525	0,53	Водная	Океан	Морская
3300009788	Ga0114923_10000757	3300009788 assembled Ga0114923_1000075722	23652	0,48	Водная	Океан	Морская
3300009788	Ga0114923_10212887	3300009788 assembled Ga0114923_102128872	1390	0,51	Водная	Океан	Морская
3300009788	Ga0114923_10251419	3300009788 assembled Ga0114923_102514191	1279	0,48	Водная	Океан	Морская
3300009788	Ga0114923_10384040	3300009788 assembled Ga0114923_103840401	1032	0,52	Водная	Океан	Морская
3300010313	Ga0116211_1016111	3300010313 assembled Ga0116211_10161113	2430	0,37	Водная	Горячая (42-90 °C)	Горячие источники
3300010341	Ga0074045_10188987	3300010341 assembled Ga0074045_101889872	1384	0,48	Наземная	Болото	Почва
3300010883	Ga0133547_10012217	3300010883 assembled Ga0133547_1001221724	23288	0,43	-	-	-
3300011118	Ga0114922_10375316	3300011118 assembled Ga0114922_103753161	1181	0,46	Водная	Океан	Морская
3300011118	Ga0114922_10000660	3300011118 assembled Ga0114922_1000066037	33182	0,47	Водная	Океан	Морская
3300011118	Ga0114922_10009929	3300011118 assembled Ga0114922_1000992910	8668	0,38	Водная	Океан	Морская
3300011118	Ga0114922_10094539	3300011118 assembled Ga0114922_100945392	2563	0,51	Водная	Океан	Морская
3300011118	Ga0114922_10017336	3300011118 assembled Ga0114922_100173366	6504	0,46	Водная	Океан	Морская
3300011118	Ga0114922_10016714	3300011118 assembled Ga0114922_100167142	6621	0,47	Водная	Океан	Морская
3300011118	Ga0114922_10000527	3300011118 assembled Ga0114922_1000052739	36721	0,47	Водная	Океан	Морская
3300011118	Ga0114922_10071487	3300011118 assembled Ga0114922_100714872	2995	0,44	Водная	Океан	Морская
3300011118	Ga0114922_10391975	3300011118 assembled Ga0114922_103919751	1152	0,46	Водная	Океан	Морская
3300013089	Ga0163203_1008885	3300013089 assembled Ga0163203_10088853	2816	0,47	Водная	Озеро	Пресная
3300013089	Ga0163203_1044557	3300013089 assembled Ga0163203_10445572	1293	0,46	Водная	Озеро	Пресная
3300013098	Ga0164320_10076249	3300013098 assembled Ga0164320_100762493	1414	0,44	Водная	Гидротермальный источник	Морская
3300013101	Ga0164313_10752442	3300013101 assembled Ga0164313_107524421	801	0,37	Водная	Гидротермальный источник	Морская
3300013126	Ga0172367_10000182	3300013126 assembled Ga0172367_1000018247	96170	0,51	Водная	Озеро	Пресная
3300013131	Ga0172373_10000710	3300013131 assembled Ga0172373_1000071034	54785	0,52	Водная	Озеро	Пресная
3300013131	Ga0172373_10028983	3300013131 assembled Ga0172373_100289835	5408	0,64	Водная	Озеро	Пресная
3300013232	Ga0170573_10313230	3300013232 assembled Ga0170573_103132302	1522	0,53	Сточные воды	Вода из шахты	Промышленный сток
3300014151	Ga0181539_1000813	3300014151 assembled Ga0181539_100081328	37211	0,52	Водная	Болото	Пресная
3300014152	Ga0181533_1006199	3300014152 assembled Ga0181533_100619915	10985	0,53	Водная	Болото	Пресная
3300014153	Ga0181527_1003838	3300014153 assembled Ga0181527_100383817	13211	0,53	Водная	Болото	Пресная
3300014158	Ga0181521_10031389	3300014158 assembled Ga0181521_100313891	4041	0,51	Водная	Болото	Пресная
3300014159	Ga0181530_10051393	3300014159 assembled Ga0181530_100513932	2696	0,51	Водная	Болото	Пресная
3300014491	Ga0182014_10242217	3300014491 assembled Ga0182014_102422171	951	0,50	Наземная	Болото	Почва

№ генома	Название скаффолда	Название гена	Длина скаффолда (п.о.)	GC (%) скаффолда	Категория экосистемы	Подтип экосистемы	Тип экосистемы
3300014638	Ga0181536_10005502	3300014638 assembled Ga0181536_1000550216	12974	0,52	Водная	Болото	Пресная
3300014654	Ga0181525_10015597	3300014654 assembled Ga0181525_100155974	4863	0,44	Водная	Болото	Пресная
3300014654	Ga0181525_10028828	3300014654 assembled Ga0181525_100288281	3339	0,44	Водная	Болото	Пресная
3300014903	Ga0164321_10149727	3300014903 assembled Ga0164321_101497271	1025	0,5	Водная	Гидротермальный источник	Морская
3300015153	Ga0179701_1030	3300015153 assembled Ga0179701_103013	16976	0,5	Водная	Ручей	Пресная
3300015370	Ga0180009_10003307	3300015370 assembled Ga0180009_1000330716	18408	0,53	Водная	Грунтовая вода	Пресная
3300017818	Ga0181565_10010534	3300017818 assembled Ga0181565_100105342	6974	0,35	Водная	Приливная зона	Морская
3300017925	Ga0187856_1054136	3300017925 assembled Ga0187856_10541362	1743	0,5	Водная	Болото	Пресная
3300017929	Ga0187849_1001835	3300017929 assembled Ga0187849_10018356	21642	0,51	Водная	Болото	Пресная
3300017963	Ga0180437_10042574	3300017963 assembled Ga0180437_100425744	4361	0,6	Водная	Гиперсоленая	Неморская соленая и щелочная
3300017971	Ga0180438_10034967	3300017971 assembled Ga0180438_100349676	5052	0,59	Водная	Гиперсоленая	Неморская соленая и щелочная
3300017985	Ga0181576_10213006	3300017985 assembled Ga0181576_102130061	1258	0,36	Водная	Приливная зона	Морская
3300017987	Ga0180431_10153599	3300017987 assembled Ga0180431_101535992	1811	0,59	Водная	Гиперсоленая	Неморская соленая и щелочная
3300017991	Ga0180434_10021706	3300017991 assembled Ga0180434_100217068	6288	0,48	Водная	Гиперсоленая	Неморская соленая и щелочная
3300017996	Ga0187891_1004604	3300017996 assembled Ga0187891_10046047	8877	0,51	Водная	Болото	Пресная
3300018002	Ga0187868_1133556	3300018002 assembled Ga0187868_11335561	919	0,51	Водная	Болото	Пресная
3300018004	Ga0187865_1051425	3300018004 assembled Ga0187865_10514252	1653	0,5	Водная	Болото	Пресная
3300018016	Ga0187880_1004761	3300018016 assembled Ga0187880_100476116	9892	0,53	Водная	Болото	Пресная
3300018019	Ga0187874_10002312	3300018019 assembled Ga0187874_1000231216	14810	0,52	Водная	Болото	Пресная
3300018023	Ga0187889_10003899	3300018023 assembled Ga0187889_1000389911	12724	0,52	Водная	Болото	Пресная
3300018024	Ga0187881_10004743	3300018024 assembled Ga0187881_100047436	10849	0,51	Водная	Болото	Пресная
3300018025	Ga0187885_10055621	3300018025 assembled Ga0187885_100556213	2019	0,51	Водная	Болото	Пресная
3300018026	Ga0187857_10066560	3300018026 assembled Ga0187857_100665602	1803	0,5	Водная	Болото	Пресная
3300018033	Ga0187867_10016949	3300018033 assembled Ga0187867_100169492	4801	0,51	Водная	Болото	Пресная
3300018080	Ga0180433_10001384	3300018080 assembled Ga0180433_1000138425	40544	0,49	Водная	Гиперсоленая	Неморская соленая и щелочная
3300018426	Ga0181566_10277647	3300018426 assembled Ga0181566_102776472	1217	0,35	Водная	Приливная зона	Морская
3300019082	Ga0187852_1088400	3300019082 assembled Ga0187852_10884002	1379	0,5	Водная	Болото	Пресная
3300020158	Ga0194038_1008083	3300020158 assembled Ga0194038_10080834	3924	0,43	Водная	Озеро	Пресная
3300020164	Ga0194037_1001670	3300020164 assembled Ga0194037_10016702	15652	0,5	Водная	Озеро	Пресная
3300020164	Ga0194037_1001667	3300020164 assembled Ga0194037_100166714	15664	0,49	Водная	Озеро	Пресная
3300020164	Ga0194037_1011260	3300020164 assembled Ga0194037_10112602	4419	0,49	Водная	Озеро	Пресная
3300020164	Ga0194037_1061635	3300020164 assembled Ga0194037_10616352	1389	0,42	Водная	Озеро	Пресная
3300021055	Ga0206226_1000122	3300021055 assembled Ga0206226_10001224	7597	0,55	Наземная	_	Глубокая подповерхностная
3300021055	Ga0206226_1000308	3300021055 assembled Ga0206226_10003086	4868	0,55	Наземная	_	Глубокая подповерхностная
3300021070	Ga0194056_10072680	3300021070 assembled Ga0194056_100726802	1264	0,48	Водная	Озеро	Пресная

№ генома	Название скаффолда	Название гена	Длина скаффолда (п.о.)	GC (%) скаффолда	Категория экосистемы	Подтип экосистемы	Тип экосистемы
3300021070	Ga0194056_10011222	3300021070 assembled Ga0194056_100112225	3876	0,41	Водная	Озеро	Пресная
3300021071	Ga0194058_10007055	3300021071 assembled Ga0194058_100070555	4741	0,41	Водная	Озеро	Пресная
3300021072	Ga0194057_10085138	3300021072 assembled Ga0194057_100851382	1162	0,42	Водная	Озеро	Пресная
3300021074	Ga0194044_10007120	3300021074 assembled Ga0194044_100071205	5165	0,41	Водная	Озеро	Пресная
3300021075	Ga0194063_10038292	3300021075 assembled Ga0194063_100382923	2343	0,47	Водная	Озеро	Пресная
3300021075	Ga0194063_10003754	3300021075 assembled Ga0194063_100037546	8973	0,42	Водная	Озеро	Пресная
3300021354	Ga0194047_10033019	3300021354 assembled Ga0194047_100330195	2446	0,48	Водная	Озеро	Пресная
3300021354	Ga0194047_10052823	3300021354 assembled Ga0194047_100528232	1840	0,47	Водная	Озеро	Пресная
3300021354	Ga0194047_10115754	3300021354 assembled Ga0194047_101157541	1124	0,49	Водная	Озеро	Пресная
3300021354	Ga0194047_10015473	3300021354 assembled Ga0194047_100154733	3821	0,47	Водная	Озеро	Пресная
3300021600	Ga0194059_1000242	3300021600 assembled Ga0194059_100024217	26862	0,53	Водная	Озеро	Пресная
3300021600	Ga0194059_1012693	3300021600 assembled Ga0194059_10126932	3053	0,48	Водная	Озеро	Пресная
3300021601	Ga0194061_1001854	3300021601 assembled Ga0194061_100185413	11930	0,56	Водная	Озеро	Пресная
3300021601	Ga0194061_1015916	3300021601 assembled Ga0194061_10159162	3006	0,48	Водная	Озеро	Пресная
3300021602	Ga0194060_10077240	3300021602 assembled Ga0194060_100772402	1870	0,49	Водная	Озеро	Пресная
3300021602	Ga0194060_10157201	3300021602 assembled Ga0194060_101572011	1200	0,47	Водная	Озеро	Пресная
3300021602	Ga0194060_10055569	3300021602 assembled Ga0194060_100555694	2287	0,5	Водная	Озеро	Пресная
3300021602	Ga0194060_10002744	3300021602 assembled Ga0194060_100027449	12523	0,5	Водная	Озеро	Пресная
3300021602	Ga0194060_10010013	3300021602 assembled Ga0194060_100100132	6232	0,51	Водная	Озеро	Пресная
3300021602	Ga0194060_10079554	3300021602 assembled Ga0194060_100795542	1838	0,66	Водная	Озеро	Пресная
3300022116	Ga0210213_1003	3300022116 assembled Ga0210213_100344	66040	0,56	Водная	Грунтовые воды	Пресная
3300022204	Ga0224496_10000336	3300022204 assembled Ga0224496_1000033617	33788	0,55	Водная	Седимент	Морская
3300022214	Ga0224505_10002359	3300022214 assembled Ga0224505_100023598	11110	0,54	Водная	Седимент	Морская
3300022217	Ga0224514_10083577	3300022217 assembled Ga0224514_100835771	1088	0,49	Водная	Седимент	Морская
3300022223	Ga0224501_10174201	3300022223 assembled Ga0224501_101742011	1206	0,49	Водная	Седимент	Морская
3300022223	Ga0224501_10197845	3300022223 assembled Ga0224501_101978451	1103	0,53	Водная	Седимент	Морская
3300022225	Ga0187833_10011479	3300022225 assembled Ga0187833_100114793	7512	0,62	Водная	Океан	Морская
3300022309	Ga0224510_10000091	3300022309 assembled Ga0224510_1000009124	76454	0,51	Водная	Седимент	Морская

Приложение 5. Таксономическое положение детектированных последовательностей генов 16S рРНК в геномах, полученных в данной работе

Название генома	Скаффолд с 16S рРНК	Таксономия 16S рРНК по GTDB
Rhodospirillaceae bacterium MAG_22225_2-02_112	Ga0187833_10007879	Bacteria (domain, 51%);Proteobacteria (phylum, 50%);Alphaproteobacteria (class, 47%); unclassified_Alphaproteobacteria (order, 47%)
Rhodospirillaceae bacterium MAG_05422_2-02_14	Ga0066829_1000195	Bacteria (domain, 49%);Proteobacteria (phylum, 49%);Alphaproteobacteria (class, 45%); unclassified_Alphaproteobacteria (order, 45%)
Rhodospirillaceae bacterium MAG_04806_tlms_2	Ga0007854_10047206	Bacteria (domain, 69%);Proteobacteria (phylum, 66%);Alphaproteobacteria (class, 64%); unclassified_Alphaproteobacteria (order, 64%)
Planctomycetes bacterium MAG_18080_157	Ga0180433_1000741215	Bacteria (domain, 49%);Planctomycetota (phylum, 49%);Phycisphaerae (class, 49%); SG8-4(order,49%); SG8-4 (family, 41%);unclassified_SG8-4 (genus, 41%)
Deltaproteobacteria bacterium MAG_00792_naph_016	BS_KBA_SWE02_21mDRAFT_10000768	Bacteria (domain, 60%);Desulfobacterota (phylum, 58%);Desulfobacteria (class, 57%); Desulfatiglandales (order, 55%);unclassified_Desulfatiglandales (family, 55%)
Deltaproteobacteria bacterium MAG_15370_dsfb_81	Ga0180009_10000638	Bacteria (domain, 58%);Desulfobacterota (phylum, 57%);Desulfobacteria (class, 52%); Desulfobacterales (order, 49%);unclassified_Desulfobacterales (family, 49%)
Deltaproteobacteria bacterium MAG_22309_dsfv_022	Ga0224510_10000543	Bacteria (domain, 88%);Desulfobacterota (phylum, 88%);Desulfobulbia (class, 88%); Desulfobulbales (order, 88%); Desulfurivibrionaceae (family, 88%);UBA2262 (genus, 88%)
Deltaproteobacteria bacterium MAG_22204_dsfv_001	Ga0224496_100002163	Bacteria (domain, 53%);Desulfobacterota (phylum, 53%);Desulfobulbia (class, 52%);Desulfobulbales (order, 52%);Desulfurivibrionaceae (family, 48%);unclassified_Desulfurivibrionaceae (genus, 48%)
Pelobacteraceae bacterium MAG_21601_9_030	Ga0194061_1000969	Bacteria (domain, 64%);Desulfuromonadota (phylum, 63%);Desulfuromonadia (class, 63%); Geobacterales (order, 63%);Pelobacteraceae (family, 58%);Pelobacter_C (genus, 52%)
Planctomycetes bacterium SCGC_JGI090-P21	A3QODRAFT_NODE- unique_58_len_8043.58	92% identity with Phycisphaerae Pla1 lineage JQ989798 in SILVA SSU Database
Omnitrophica bacterium SCGC_AG-290-C17	Ga0179701_1060	Bacteria (domain, 48%);Omnitrophota (phylum, 48%);Omnitrophia (class, 48%); Omnitrophales (order, 48%); unclassified_Omnitrophales (family, 48%)
Uncultured microorganism SbSrfc.SA12.01.D19	Ga0210213_1011	Bacteria (domain, 45%);Desulfobacterota (phylum, 42%);unclassified_Desulfobacterota (class, 42%)
Elusimicrobia bacterium NORP122	NVTF01000082.1	Bacteria (domain, 99%);Elusimicrobiota (phylum, 99%);Elusimicrobia (class, 99%); UBA1565 (order, 99%); UBA1565 (family, 99%);UBA1565 (genus, 99%)
Unclassified Nitrospina Bin 25	Ga0113617_1370	Bacteria (domain, 50%);Nitrospinota (phylum, 46%);Nitrospina (class, 46%); Nitrospinales (order, 46%);Nitrospinaceae (family, 46%);unclassified_Nitrospinaceae (genus, 46%)
Ca. Hydrogenedentes bacterium MAG_17971_hgd_130	Ga0180438_10032718	90% identity to Candidatus Hydrogenedens YC-ZSS-LKJ63 in SILVA SSU database

Приложение 7. Значения ANI и dDDH между LBB02 и близкими ему геномами.

Исследуемый геном	Референсный геном	ANI, %	dDDH, %
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetominusculus</i> sp. nDJH8bin6	79,1	20,8
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetominusculus</i> sp. nDJH13bin15	78,9	20,9
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetominusculus</i> sp. nDJH14bin7	78,8	21,2
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetominusculus xianensis</i> HCH-1	78,6	20,1
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetominusculus xianensis</i> HCHbin1	78,6	20,1
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetominusculus xianensis</i> nHCHbin2	78,5	20
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetominusculus</i> sp. nDJH8bin13	78,5	20,3
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetominusculus</i> sp. nDJH5bin4	78,0	19,8
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetominusculus</i> sp. nMYbin6	77,3	18,9
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetominusculus</i> sp. MYbin6	77,3	19,1
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetomonas</i> sp. nDJH8bin8	76,2	18,5
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetomonas</i> sp. nDJH14bin5	75,7	16,2
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetomonas</i> sp. nDJH13bin19	75,7	16,3
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetomonas plexicatena</i> LBB01	<75,0	17,1
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetomonas</i> sp. nDJH6bin1	<75,0	17,4
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium</i> sp. DC0425bin1	<75,0	17,3
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium</i> sp. MYbin2	<75,0	19,4
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium</i> sp. MYbinv3	<75,0	19,6
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium casensis</i> MYR-1	<75,0	17
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium</i> sp. nDC0425bin1	<75,0	17,1
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium</i> sp. nDJH13bin1	<75,0	19
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium</i> sp. nDJH15bin2	<75,0	15,9
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium</i> sp. nMYbin2	<75,0	16,4
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium</i> sp. nMYbin3	<75,0	14,7
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium</i> sp. nMYbin4	<75,0	17,2
<i>Ca. Magnetominusculus linsii</i> LBB02	<i>Ca. Magnetobacterium cryptolimnobacter</i> XYR	<75,0	17,3

Приложение 8. Результаты реконсиляции магнетосомных деревьев и конкатенированного белкового дерева, полученные с помощью программ Notung и Ranger-DTL. ПОМП – последний общий магнитотактический предок, ПОПД – последний общий предок *Dissulfurispiraceae*, ГПГ – горизонтальный перенос генов.

Анализ	Группа <i>Magnetobacteriaceae</i>	Группа <i>Dissulfurispiraceae</i>	Группа <i>man</i> -содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>
Man1 Ranger-DTL	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	-
Man1 Notung	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	-
Man2 Ranger-DTL	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Man2 Notung	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	Вертикальное наследование от ПОМП
Man3 Ranger-DTL	Реконсиляция не проводилась, так как последовательности были слишком короткими, что могло привести к неверным результатам		
Man3 Notung			
Man4 Ranger-DTL	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	-
Man4 Notung	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	-
Man5 Ranger-DTL	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	-
Man5 Notung	Вертикальное наследование от ПОМП	Вертикальное наследование от ПОМП	-
Man6 Ranger-DTL	ГПГ от ПОПД	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от ПОПД
Man6 Notung	ГПГ от ПОПД	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от ПОПД
Mad2 Ranger-DTL	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Mad2 Notung	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от ПОПД
Mad10 Ranger-DTL	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Mad10 Notung	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Mad23 Ranger-DTL	ГПГ от <i>Bdellovibrionota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Mad23 Notung	ГПГ от <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Mad24 Ranger-DTL	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Mad24 Notung	ГПГ от <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	Вертикальное наследование от ПОМП
Mad25 Ranger-DTL	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Mad25 Notung	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от <i>Thermodesulfobacteriota</i>
Mad26 Ranger-DTL	ГПГ от <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Mad26 Notung	ГПГ от <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Mad31 Ranger-DTL	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>

Анализ	Группа <i>Magnetobacteriaceae</i>	Группа <i>Dissulfurispiraceae</i>	Группа <i>man</i> - содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>
Mad31 Notung	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamA Ranger-DTL	ГПГ от <i>Bdellovibrionota</i> / <i>Hydrogenedentota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamA Notung	ГПГ от <i>Bdellovibrionota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamB Ranger-DTL	ГПГ от <i>man</i> -содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от <i>Riflebactria</i>
MamB Notung	ГПГ от <i>Riflebactria</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamK Ranger-DTL	ГПГ от <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamK Notung	ГПГ от <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamM Ranger-DTL	ГПГ от <i>man</i> -содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от <i>Planctomycetota</i>
MamM Notung	ГПГ от <i>man</i> -содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от <i>Thermodesulfobacteriota</i>
MamP Ranger-DTL	ГПГ от <i>Planctomycetota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamP Notung	ГПГ от <i>Omnitrophota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamQ Ranger-DTL	ГПГ от <i>Riflebacteria</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamQ Notung	ГПГ от <i>man</i> -содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от <i>Planctomycetota</i>
MamI Ranger-DTL	ГПГ от <i>man</i> -содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	HGT from <i>Omnitrophota</i>
MamI Notung	ГПГ от <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamE Ranger-DTL	ГПГ от <i>man</i> -содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от <i>Omnitrophota</i>
MamE Notung	ГПГ от <i>man</i> -содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от <i>Nitrospinota</i>
MamO-Cter Ranger-DTL	ГПГ от <i>Bdellovibrionota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamO-Cter Notung	ГПГ от <i>man</i> -содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от <i>Planctomycetota</i>
MamQ-2 Ranger-DTL	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
MamQ-2 Notung	Вертикальное наследование от ПОМП	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Конкатен. посл-ть Ranger-DTL	ГПГ от <i>Bdellovibrionota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>
Конкатен. посл-ть Notung	ГПГ от <i>man</i> -содержащих <i>Thermodesulfobacteriota</i>	ГПГ от группы <i>Magnetobacteriaceae</i>	ГПГ от <i>Bdellovibrionota</i>

Приложение 9. Результаты физико-химических анализов микрокосма болотной почвы Дурькинского оврага.

№	Измерение, единица измерения	Результат	№	Измерение, единица измерения	Результат
1	Электропроводность, $\mu\text{См/см}$	$35,0 \pm 3,4$	20	Li, мг/дм ³	< 0,01
2	pH	8,5	21	Mg, мг/дм ³	$10,7 \pm 1,6$
3	NO ₃ ⁻ , мг/дм ³	< 0,1	22	Mn, мг/дм ³	$0,021 \pm 0,006$
4	NO ₂ ⁻ , мг/дм ³	< 0,1	23	Cu, мг/дм ³	$0,0036 \pm 0,0014$
5	SO ₄ ²⁻ , мг/дм ³	$20,7 \pm 2,7$	24	Mo, мг/дм ³	< 0,001
6	PO ₄ ²⁻ , мг/дм ³	< 0,1	25	As, мг/дм ³	< 0,005
7	F ⁻ , мг/дм ³	$0,17 \pm 0,02$	26	Na, мг/дм ³	$3,9 \pm 0,6$
8	Cl ⁻ , мг/дм ³	$5,75 \pm 0,75$	27	Ni, мг/дм ³	< 0,001
9	Al, мг/дм ³	$0,154 \pm 0,039$	28	Pb, мг/дм ³	< 0,003
10	Ba, мг/дм ³	$0,052 \pm 0,010$	29	Se, мг/дм ³	< 0,005
11	Be, мг/дм ³	< 0,00010	30	S, мг/дм ³	$6 \pm 1,1$
12	B, мг/дм ³	< 0,01	31	Ag, мг/дм ³	< 0,005
13	V, мг/дм ³	$0,0046 \pm 0,0012$	32	Sr, мг/дм ³	$0,169 \pm 0,034$
14	Fe, мг/дм ³	$0,5 \pm 0,08$	33	Sb, мг/дм ³	< 0,005
15	Cd, мг/дм ³	< 0,0001	34	Ti, мг/дм ³	$0,0060 \pm 0,0024$
16	K, мг/дм ³	$1,6 \pm 0,24$	35	P, мг/дм ³	$0,2 \pm 0,07$
17	Ca, мг/дм ³	82 ± 12	36	Cr, мг/дм ³	< 0,001
18	Co, мг/дм ³	< 0,001	37	Zn, мг/дм ³	< 0,005
19	Si, мг/дм ³	$14,5 \pm 2,2$	38	H ₂ S, мг/дм ³	115,2

Приложение 10. Статистика 25-ти наиболее представленных zOTE и результаты их BLAST анализа в NCBI относительно МТБ и неМТБ

zOTE	Относительное обилие zOTE (%)			Кол-во копий генов 16S рРНК			nM/nФ (%)	Магнитный отклик	Наилучшая посл-ть 16S рРНК, включая некультивируемые/изокруж. среды (№ в NCBI), уровень сходства	Наилучшая посл-ть 16S рРНК, исключая некультивируемые/изокруж. среды (№ в NCBI), уровень сходства	Наилучшая посл-ть 16S рРНК валидно описанной бактерии (№ в NCBI), уровень сходства	Наилучшая посл-ть 16S рРНК МТБ (№ в NCBI), уровень сходства	Филум
	Почва (П)	Фильтрат (Ф)	Магнитная фракция (М)	Почва (П)	Фильтрат (Ф)	Магнитная фракция (М)							
DUR001	0,001	0,041	3,158	1,01E+03	3,09E+03	2,09E+03	68,9	+	Uncultured bacterium BB-B20 (GQ844331), 84,2%	<i>Syntrophorhabdus</i> sp. TB (AB611035), 84,2%	<i>Vicinamibacter silvestris</i> Ac_5_C6 (KP761690), 80,0%	Nitrospinae bacterium nWMHbin6 (JADGCD010000264), 80,6%	Неклассиф. Bacteria
DUR002	0,002	0,035	1,709	2,02E+03	2,64E+03	1,13E+03	44,3	+	Uncultured bacterium ELA_111314_OTU_1260 (KY516811), 97,5%	<i>Elusimicrobia</i> bacterium RIFOXYB12_FULLL_50_12 (MGVK01000024), 91,9%	<i>Endomicrobium proavitum</i> Rsa215 (CP009498), 88,7%	<i>Elusimicrobia</i> bacterium NORP122 (NVTF01000082), 79,2%	<i>Elusimicrobiota</i>
DUR003	0,009	0,102	2,446	9,08E+03	7,68E+03	1,62E+03	21,6	+	Uncultured bacterium TE1b515h12_7891 (JQ369221), 92,6%	<i>Elusimicrobia</i> bacterium Bin_99 (JAJVIP010000006), 88,1%	<i>Endomicrobium proavitum</i> Rsa215 (CP009498), 85,1%	<i>Elusimicrobia</i> bacterium NORP122 (NVTF01000082), 80,0%	<i>Elusimicrobiota</i>
DUR004	0,016	0,087	5,880	1,61E+04	6,55E+03	3,90E+03	61,0	+	Uncultured bacterium HDB_SIST624 (HM187352), 96,5%	<i>Ca. Velamenicoccus</i> archaeovorans LiM (CP019384), 86,1%	<i>Desulforegula conservatrix</i> Mb1Pa (AUEY01000125), 81,1%	<i>Ca. Omnitrphica</i> bacterium nDJH13bin20 (JADFXH010000013), 83,9%	<i>Omnitrphota</i>
DUR005	0,012	0,039	4,288	1,21E+04	2,94E+03	2,84E+03	98,8	+	Uncultured bacterium OTU2881 (MF452574), 98,2%	<i>Geobacter</i> sp. SVR (AP024469), 89,1%	<i>Geobacter hydrogenophilus</i> H2 (U28173), 88,5%	<i>Ca. Belliniella magnetica</i> LBB04 (MK632188), 85,4%	<i>Thermodesulfobacteriota</i>
DUR006	0,032	0,104	5,926	3,23E+04	7,83E+03	3,93E+03	51,2	+	Uncultured proteobacterium TRF-215 (JX859941), 99,4%	<i>Syntrophus aciditrophicus</i> SB (CP000252), 93,8%	<i>Syntrophus aciditrophicus</i> SB (CP000252), 93,8%	<i>Ca. Belliniella magnetica</i> LBB04 (MK632188), 97,2%	<i>Thermodesulfobacteriota</i>
DUR007	0,154	2,858	0,073	1,55E+05	2,15E+05	4,84E+01	0,0	-	Uncultured bacterium CSBC1F02 (GU127054), 90,9%	<i>Ignavibacterium album</i> JCM 16511 (CP003418), 85,5%	<i>Ignavibacterium album</i> JCM 16511 (CP003418), 85,5%	<i>Ca. Magnetomorum</i> sp. HK-1 (JPD01000165), 79,3%	Неклассиф. Bacteria
DUR008	0,042	0,180	3,711	4,24E+04	1,36E+04	2,46E+03	18,5	+	Uncultured organism SBZO_2108 (JN530671), 94,0%	<i>Ca. Sumerlaea</i> chitinivorans BY40 (CP030759), 81,7%	<i>Halothermothrix orenii</i> H 168 (NR_074915), 81,1%	Nitrospinae bacterium nWMHbin6 (JADGCD010000264), 79,2%	Неклассиф. Bacteria
DUR009	0,002	0,026	4,441	2,02E+03	1,96E+03	2,94E+03	153,5	+	Uncultured bacterium pinkB.2010_8-clones-1 (KF513106), 91,9%	<i>Desulfatiglans parachlorophenolica</i> DS (AB763347), 87,5%	<i>Desulfatiglans parachlorophenolica</i> DS (AB763347), 87,5%	<i>Ca. Belliniella magnetica</i> LBB04 (MK632188), 84,1%	<i>Thermodesulfobacteriota</i>
DUR010	1,737	0,435	0,073	1,75E+06	3,27E+04	4,84E+01	0,2	-	Uncultured bacterium AN040 (GQ860021), 98,7%	Bacterium SCGC AAA018-P21 (HQ290515), 95,3%	<i>Azoarcus olearius</i> DQS-4 (EF158388), 92,5%	<i>Desulfamplus</i> sp. nJC1bin9 (JADZFQ010000075), 84,3%	<i>Pseudomonadota</i>
DUR011	0,508	0,524	1,111	5,13E+05	3,95E+04	7,37E+02	1,9	-	<i>Methyloversatilis</i> sp. LF (MK795691), 99,6%	<i>Methyloversatilis</i> sp. LF (MK795691), 99,6%	<i>Methyloversatilis discipulorum</i> FAM1 (AZUP01000001), 99,4%	<i>Desulfamplus</i> sp. nJC1bin9 (JADZFQ010000075), 85,1%	<i>Pseudomonadota</i>
DUR012	0,988	0,080	0,021	9,97E+05	6,02E+03	1,39E+01	0,2	-	Uncultured bacterium A6B8 (LN715716), 99,1%	<i>Ca. Electronema nielsenii</i> Freshwater_Gib-F5 (KP728465), 87,9%	<i>Simulacricoccus ruber</i> MCy10636 (MH094235), 87,3%	Deltaproteobacteria bacterium YD0425bin50 (PDZT01000031), 83,2%	<i>Thermodesulfobacteriota</i>
DUR013	0,000	0,020	2,174	0,00E+00	1,51E+03	1,44E+03	100,2	+	Uncultured bacterium ELA_111314_OTU_6783 (KY521808), 100,0%	<i>Calorithrix insularis</i> KR (KX225427), 82,0%	<i>Calorithrix insularis</i> KR (KX225427), 82,0%	<i>Ca. Belliniella magnetica</i> LBB04 (MK632188), 79,8%	Неклассиф. Bacteria
DUR014	0,007	0,083	3,664	7,06E+03	6,25E+03	2,43E+03	40,0	+	Uncultured bacterium SS_LKC22_UB80 (AM490670), 98,1%	Planctomycetaceae bacterium ECT2AJA-110-A (CP030884), 83,7%	<i>Brevitalea deliciosa</i> Ac_16_C4 (NR_151988), 78,5%	Planctomycetes bacterium isolate MAG_18080_pl_157 (DUZQ01000079), 73,7%	<i>Planctomycetotota</i>
DUR015	0,678	0,011	0,008	6,84E+05	8,28E+02	5,30E+00	0,6	-	Uncultured bacterium HDB_SIPC470 (HM186890), 98,5%	<i>Syntrophorhabdus aromaticivorans</i> UI (K1867150), 82,2%	<i>Syntrophorhabdus aromaticivorans</i> UI (K1867150), 82,2%	Nitrospinae bacterium nWMHbin6 (JADGCD010000264), 81,9%	Неклассиф. Bacteria

zOTE	Относительное обилие zOTE (%)			Кол-во копий генов 16S рРНК			nM/nФ (%)	Магнитный отклик	Наилучшая посл-ть 16S рРНК, включая некультивируемые/изокруж. среды (№ в NCBI), уровень сходства	Наилучшая посл-ть 16S рРНК, исключая некультивируемые/изокруж. среды (№ в NCBI), уровень сходства	Наилучшая посл-ть 16S рРНК валидно описанной бактерии (№ в NCBI), уровень сходства	Наилучшая посл-ть 16S рРНК МТБ (№ в NCBI), уровень сходства	Филум
	Почва (П)	Фильтрат (Ф)	Магнитная фракция (М)	Почва (П)	Фильтрат (Ф)	Магнитная фракция (М)							
DUR016	2,075	0,815	0,097	2,09E+06	6,14E+04	6,43E+01	0,1	-	Uncultured bacterium JRB4-Oct14 (MH934558), 99,1%	Proteobacteria bacterium IMCC26096 (MW884648), 94,9%	<i>Nitrospira tenuis</i> Nv1 (FOBH01000006), 91,6%	<i>Desulfamplus</i> sp. nJC1bin9 (JADFZQ010000075), 87,2%	<i>Pseudomonadota</i>
DUR017	0,005	0,093	1,525	5,05E+03	7,00E+03	1,01E+03	14,7	+	Uncultured bacterium 1338 (KY691750), 97,6%	Bacterium YC-ZSS-LKJ31 (KP174519), 81,4%	<i>Halochromatium roseum</i> JA134 (AM283535), 80,7%	Nitrospirae bacterium MYbin3 (PEAD01000007), 79,6%	Неклассиф. Bacteria
DUR018	0,115	0,674	2,060	1,16E+05	5,07E+04	1,37E+03	2,8	-	Uncultured bacterium GrasBac037 (KC161712), 98,9%	Syntrophaceae bacterium JGI 0000059-J07 (KJ638710), 93,8%	<i>Smithella propionica</i> R4b16 (AF482441), 92,5%	<i>Ca. Belliniella magnetica</i> LBB04 (MK632188), 93,9%	<i>Thermodesulfobacteriota</i>
DUR019	0,094	0,080	3,982	9,49E+04	6,02E+03	2,64E+03	44,6	+	Uncultured bacterium BSN022 (AB364726), 98,9%	Syntrophaceae bacterium JGI 0000059-J07 (KJ638710), 90,0%	<i>Syntrophus aciditrophicus</i> SB (CP000252), 89,3%	<i>Ca. Belliniella magnetica</i> LBB04 (MK632188), 88,6%	<i>Thermodesulfobacteriota</i>
DUR020	0,535	0,091	0,006	5,40E+05	6,85E+03	3,98E+00	0,1	-	Uncultured bacterium FL0428B_PF12needseq (FJ716468), 98,6%	<i>Ca. Magnetobacterium bavaricum</i> TM-1 (LAC101000304), 89,8%	<i>Thermoclostridium caenicola</i> EBR596 (AB221372), 83,6%	<i>Ca. Magnetobacterium bavaricum</i> TM-1 (LAC101000304), 89,8%	<i>Nitrospirota</i>
DUR021	0,009	0,022	1,961	9,08E+03	1,66E+03	1,30E+03	81,3	+	Uncultured NKB19 bacterium QEDV3AH03 (CU920011), 97,4%	<i>Ca. Hydrogenedentes</i> bacterium MJ-time_bin-1056 (CAIYET010000682), 96,7%	<i>Wenzhouxiangella marina</i> KCTC 42284 (CP012154), 84,2%	<i>Ca. Hydrogenedentes</i> bacterium MAG_17971_hgd_130 (DUZN01000164), 92,3%	<i>Hydrogenedentota</i>
DUR022	1,775	0,274	0,023	1,79E+06	2,06E+04	1,53E+01	0,1	-	Uncultured bacterium AN231 (GQ859848), 99,1%	<i>Geobacter</i> sp. RPPA-12G-4 (LC379581), 89,5%	<i>Geobacter soli</i> GSS01 (JXBL01000001), 88,8%	<i>Ca. Belliniella magnetica</i> LBB04 (MK632188), 87,3%	<i>Thermodesulfobacteriota</i>
DUR023	0,341	0,356	0,042	3,44E+05	2,68E+04	2,79E+01	0,1	-	Uncultured bacterium 450cmOC0043 (KC922900), 99,1%	<i>Poivalibacter uvarum</i> Zumi 37 (AB548216), 88,8%	<i>Poivalibacter uvarum</i> Zumi 37 (AB548216), 88,8%	Magnetococcales bacterium WMHbin3 (PDZX01000011), 81,6%	<i>Pseudomonadota</i>
DUR024	0,182	2,726	0,053	1,84E+05	2,05E+05	3,51E+01	0,0	-	Uncultured bacterium B0618R001_D14 (AB658268), 98,7%	<i>Ignavibacterium album</i> JCM 16511 (CP003418), 85,8%	<i>Ignavibacterium album</i> JCM 16511 (CP003418), 85,8%	<i>Ca. Magnetomicrobium cryptolimnococcus</i> XYC (JAGYWI010000050), 78,8%	Неклассиф. Bacteria
DUR025	0,351	0,320	0,107	3,54E+05	2,41E+04	7,10E+01	0,3	+	Uncultured bacterium clone 4_mid (MF942713), 99,8%	Proteobacteria bacterium IMCC26096 (MW884648), 99,1%	<i>Nitrospira tenuis</i> Nv1 (FOBH01000006), 93,8%	<i>Desulfamplus</i> sp. nJC1bin9 (JADFZQ010000075), 88,8%	<i>Pseudomonadota</i>