

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

**Бадмадашиев
Доржи Владимирович**

**Разнообразие и экология анаэробных прокариот в осадках
Кандалакшского залива Белого моря**

1.5.11. Микробиология

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН
Бонч-Осмоловская Елизавета Александровна

Москва – 2025

Оглавление

Введение	4
Глава 1. Анаэробные прокариотные сообщества морских донных отложений	10
1.1. Сообщества микроорганизмов морских донных отложений.....	10
1.2. Деструкция полисахаридов в донных отложениях.....	13
1.3. Деструкция труднодоступных органических соединений в донных отложениях.....	17
1.4. Сообщества микроорганизмов газонасыщенных отложений.....	20
1.5. Сообщества микроорганизмов Белого моря	22
Глава 2. Объекты и методы исследования	26
2.1. Объект исследования и пробоотбор	26
2.2. Методы литологических и геохимических исследований донных отложений.....	29
2.3. Методы микробиологических исследований	31
2.4. Методы молекулярно-биологических исследований и биоинформатического анализа	32
Глава 3. Разнообразие прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива	36
3.1. Литологическая и геохимическая характеристика изученных образцов донных отложений	36
3.2. Профилирование прокариотных сообществ донных отложений по гену 16S рРНК.....	39
3.2.1. Пролив Великая Салма.....	40
3.2.2. Глубоководная акватория Кандалакшского залива.....	50
3.2.3. Бухта Биофильтров	51
3.2.4. Литораль эстуария р. Черная	52
3.2.5. Распространение и состав наиболее обильных в глубинных слоях зоны «газовых шапок» таксонов прокариот	52
3.3. Метагеномный анализ прокариотных сообществ Кандалакшского залива	58
3.4. Анализ анаэробных прокариотных сообществ, обогащенных на полимерных субстратах и продуктах их разложения	65
3.4.1. Таксономический состав анаэробных накопительных культур.....	67
3.4.2. Метагеном анаэробного обогащенного сообщества, развивающегося на ксилане	70

Глава 4. Обсуждение	77
4.1. Пролив Великая Салма	81
4.2. Газовые шапки.....	84
4.3. Глубоководная акватория Кандалакшского залива	86
4.4. Бухта Биофильтров.....	86
4.5. Литораль эстуария р. Черная	87
4.6. Распространение и состав наиболее обильных в глубинных слоях зоны «газовых шапок» таксонов прокариот	88
4.7. Метагеномный анализ прокариотных сообществ Кандалакшского залива	89
4.8. Общая характеристика прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива	92
4.9. Анаэробные сообщества, развивающиеся в присутствии различных полимерных субстратов и продуктов их разложения	95
4.10. Метагеном анаэробного обогащенного сообщества деструкторов ксилана	96
Заключение	98
Выводы	100
Список литературы	102

Введение

Актуальность работы

Морские донные отложения являются одним из крупнейших природных репозиторий органического вещества, поступающего как из продуктивных фотических слоев морей и океанов, так и с материков вместе с речными стоками и ветром. По имеющимся оценкам, запасы органического углерода разной степени устойчивости к разложению только в первом кубическом метре осадка в мировом океане составляют до 2391 Пг (Atwood et al., 2020). Также донные отложения характеризуются высокой гетерогенностью условий (доступность органического вещества, выходы флюидов газов, окислительно-восстановительный потенциал, доступность акцепторов электронов), что приводит к формированию различных по таксономическому составу и метаболическому потенциалу сообществ микроорганизмов. Также эти факторы обуславливают высокое разнообразие и численность прокариот в морских отложениях: их биомасса по существующим оценкам составляет до 3.6 % от биомассы всей планеты (Kallmeyer et al., 2012; Parkes et al., 2014).

В морских донных осадках органическое вещество разлагается как в аэробных, так и в анаэробных условиях. Однако, концентрация кислорода резко снижается уже в пределах первых сантиметров толщины осадка (Jørgensen, Boetius, 2007), что создает благоприятные условия для обитания там анаэробных микроорганизмов. Развитие методов высокопроизводительного секвенирования и биоинформатического анализа существенно расширило возможности изучения таксономического состава прокариотных сообществ и оценки их метаболического потенциала. Тем не менее, для многих таксонов, включая широко распространенные и численно доминирующие группы, сведения об их физиологии и экологии остаются фрагментарными. Особенно это касается микроорганизмов, обитающих в глубоких анаэробных слоях морских отложений (Orsi, 2018).

Несмотря на обширное количество работ, связанных с изучением сообществ микроорганизмов донных отложений морей, по географическому положению объектов исследования они имеют очень неравномерное распределение; некоторые

регионы остаются малоизученными. По сравнению с другими морями арктического региона прокариотные сообщества донных отложений Белого моря описаны крайне скудно, хотя имеется достаточно много работ, посвященных динамике происходящих там различных микробиологических процессов, в первую очередь сульфатредукции и метаногенеза (Саввичев и др., 2008).

Полученные в ходе настоящего исследования данные позволяют охарактеризовать состав и структуру прокариотных сообществ Кандалакшского залива, выявить закономерности их пространственного распределения и оценить метаболический потенциал. С учетом полузамкнутого характера акватории Белого моря и, как следствие, значительного влияния поверхностных стоков (Лисицын и др., 2013; Kravchishina et al., 2018), прокариоты донных отложений играют ключевую роль в процессах разложения и трансформации органического вещества в этом регионе.

Цель и задачи исследования

Целью работы было изучение разнообразия и экологии анаэробных прокариот в донных отложениях Кандалакшского залива Белого моря.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценка общего таксономического разнообразия прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива.
2. Установление закономерностей вертикальной стратификации прокариотных сообществ в донных отложениях Кандалакшского залива.
3. Описание метаболического потенциала наиболее значимых компонентов прокариотных сообществ газонасыщенных отложений, богатых общим органическим углеродом.
4. Выявление анаэробных прокариот, участвующих в разложении полисахаридных субстратов и продуктов их разложения.

Научная новизна

Впервые проведено комплексное исследование вертикальной стратификации прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива Белого моря на глубине до 200 см ниже поверхности морского дна (нпмд) с использованием

современных молекулярно-биологических и биоинформатических методов. В рамках работы проанализированы микробные сообщества различных горизонтов осадков, отобранных из экологически различных участков, отличающихся условиями осадконакопления и содержанием органического вещества. Установлено, что прокариотные сообщества, расположенные в зонах с благоприятными условиями для седиментации, в которых наблюдается повышенное содержание общего органического углерода, заметно отличаются от других сообществ осадков по составу и структуре.

Сопоставление таксономических и функциональных данных с геохимическими характеристиками позволило выявить ранее не описанные закономерности распределения ключевых микробных таксонов и предположить их участие в трансформации органического вещества в донных отложениях. Полученные результаты существенно расширяют представления о роли микробиоты в биогеохимических циклах Белого моря и дополняют существующие данные по микробной экологии донных отложений морей.

Теоретическая и практическая значимость работы

Полученные результаты расширяют представления о составе и структуре прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива Белого моря и выявляют влияние глубины залегания осадков на их вертикальную стратификацию. Установлено, что в зонах газонасыщенных отложений пролива Великая Салма формируются сообщества с отличающейся таксономической структурой и характером стратификации. Эти различия связаны с расположением исследованных участков в депрессиях рельефа морского дна, где наблюдается повышенное содержание органического вещества. Метаболический анализ метабеномов природных образцов и обогащенного на ксилане сообщества позволил определить экологические функции ряда микроорганизмов, обитающих в морских донных осадках, что вносит вклад в понимание их роли в биогеохимических циклах.

Объект и предмет исследования

Объектом исследования являлись прокариотные сообщества донных отложений Кандалакшского залива и обогащенных на полисахаридах анаэробных накопительных культур. Предметом исследования являлись таксономический состав и метаболический потенциал прокариотных сообществ, а также закономерности их распространения в донных отложениях.

Методология диссертационного исследования

В работе были использованы классические микробиологические методы анаэробного культивирования, а также молекулярно-биологические и биоинформатические методы.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В донных отложениях Кандалакшского залива формируются прокариотные сообщества, состав и структура которых зависят от глубины залегания осадков, что проявляется в их четкой вертикальной стратификации.
2. Прокариотные сообщества зоны газонасыщенных отложений пролива Великая Салма отличаются по таксономическому составу и характеру стратификации от сообществ других участков залива, что связано с особенностями рельефа и повышенным накоплением органического вещества.
3. Функциональный потенциал микробных сообществ зоны «газовых шапок» отражает их приспособленность к богатой органическим веществом среде и характеризуется присутствием представителей таксонов *Sandaracinaceae*, 67-14 (*Solirubrobacterales*), *Bathyarchaeia*, *Hyphomicrobiaceae* и *Anaerolineales*.
4. В анаэробных сообществах донных отложений Кандалакшского залива, обогащенных различными полисахаридными субстратами и продуктами их анаэробного разложения, преобладают представители *Bacteroidota*, *Clostridia* и *Vibrionaceae*, обладающие метаболическим потенциалом к деструкции широкого спектра полисахаридов.

Личный вклад автора

Личный вклад автора заключается в проведении анализа данных литературных источников, формулировании цели и задач исследования, отборе

образцов и подготовке библиотек для высокопроизводительного секвенирования, а также в биоинформатической и статистической обработке полученных результатов. Автор осуществил культивирование сообществ микроорганизмов, обогащенных на различных субстратах, подготовил и опубликовал статьи в рецензируемых научных изданиях, а также представил результаты исследования на научных конференциях.

Степень достоверности и апробация работы

Достоверность результатов обеспечивается проведением работы с применением современных методик в соответствии с международными рекомендациями. Примененные автором современные молекулярно-биологические и биоинформатические методы исследования позволяют с высокой точностью определить состав прокариотных сообществ морских донных отложений и обогащенных на различных субстратах культур, а также оценить метаболический потенциал отдельных компонентов сообществ. Основные положения и результаты диссертации были представлены на конференциях разного уровня:

- XXX Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых "Ломоносов 2023", Москва, 2023 год.
- 4-й Российский микробиологический конгресс, Томск, 2023 год.
- 5-й Российский микробиологический конгресс, Волгоград, 2025 год.

Публикации

Результаты работы изложены в 3 публикациях, из которых 3 статьи опубликованы в международных рецензируемых изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова.

Объем и структура диссертации

Текст работы состоит из глав: Введение, Анаэробные прокариотные сообщества морских донных отложений, Объекты и методы исследования, Разнообразие прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива, Обсуждение, Заключение, Выводы, Список литературы. Работа изложена на 127 страницах, содержит 18 рисунков и 6 таблиц. Список литературы включает 215 источников, из которых 15 – русскоязычные, а 200 – на иностранном языке.

Место проведения работы и благодарности

Работа выполнена на базе кафедры микробиологии биологического факультета федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова».

Автор искренне благодарит сотрудников кафедры микробиологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Особая признательность выражается научному руководителю д.б.н. Бонч-Осмоловской Е.А. за постоянное руководство, внимание, помощь и поддержку на всех этапах исследования. Автор также благодарит к.х.н. Строеву А.Р. за ценные рекомендации и помощь в подготовке статей к публикации. Автор признателен сотрудникам отдела биологии экстремофильных микроорганизмов Института микробиологии им. С.Н. Виноградского ФИЦ Биотехнологии РАН: к.б.н. Клюкиной А.А. – за помощь в подготовке библиотек для секвенирования; к.б.н. Меркелю А.Ю. – за поддержку в биоинформатическом анализе полученных данных; к.б.н. Подсокорской О.А. – за помощь в приготовлении анаэробных питательных сред. Отдельная благодарность выражается к.г.-м.н. Полудеткиной Е.Н., сотруднику кафедры геологии и геохимии горючих ископаемых геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, за проведение отбора проб донных отложений и выполнение литологических и геохимических исследований. Автор выражает признательность Программе развития МГУ имени М.В. Ломоносова за предоставленную возможность проведения исследований с использованием секвенатора DNBSEQ-G50.

Глава 1. Анаэробные прокариотные сообщества морских донных отложений

1.1. Сообщества микроорганизмов морских донных отложений

Моря являются одним из ключевых элементов биосферы и играют важную роль в глобальных биогеохимических циклах. Согласно современным данным, наиболее древние ископаемые свидетельства жизни обнаружены в осадочных породах, связанных с древними морскими системами (Dodd et al., 2017), что подтверждает фундаментальное значение морских экосистем в зарождении и эволюции жизни на Земле.

Экосистемы фотической зоны морей и океанов относятся к наиболее продуктивным на планете, обеспечивая до 50 % глобального производства органического вещества (Field et al., 1998). Высокая первичная продукция определяет богатое биоразнообразие, включающее как макро-, так и микроорганизмы (Behrenfeld et al., 2006). Микроорганизмы фотической зоны, формирующие фито- и бактериопланктон, занимают ключевые позиции в трофической цепи, являясь основными продуцентами органических соединений и регуляторами углеродного цикла (Falkowski et al., 2008)

Образованное в фотическом слое органическое вещество постепенно осаждается в глубинные слои водной толщи, где фотосинтез невозможен, и становится основным источником энергии для глубоководных экосистем (Arístegui et al., 2009). По мере погружения вниз по водной толще разнообразие прокариотных сообществ снижается вследствие уменьшения доступности органики (DeLong, 2009). Однако вблизи морского дна наблюдается увеличение разнообразия, связанное с аккумуляцией органического вещества в донных отложениях, создающих благоприятную среду для разнообразных метаболических процессов (Jørgensen, Boetius, 2007).

Источники органического вещества варьируют в зависимости от географического положения. В океанических районах основная масса органики поступает из первичной продукции фотической зоны, тогда как в прибрежных областях возрастает вклад терригенной органики, приносимой речным стоком и

береговой эрозией. В районах крупных речных дельт наземное органическое вещество зачастую становится доминирующим (Bauer, Bianchi, 2011; Meybeck, 1982).

Морские донные осадки содержат приблизительно $2,9 \times 10^{29}$ - $5,4 \times 10^{29}$ микробных клеток (около 0,18–3,6 % глобальной биомассы), формируя одну из крупнейших по биомассе экосистем на планете (Kallmeyer et al., 2012; Parkes et al., 2014). Запасы органического углерода в первом метре осадочного профиля составляют приблизительно 2239-2391 Пг органического углерода (C_{org}) (Atwood et al., 2020). После оседания на дно органическое вещество подвергается последовательному разложению. Сначала в приповерхностных миллиметрах-сантиметрах аэробные микроорганизмы обеспечивают аэробную минерализацию C_{org} , в первую очередь лабильной фракции (Atwood et al., 2020).

После истощения кислорода в донных отложениях активируются анаэробные процессы (Burdige, 2007): сульфатредукция, которая является доминирующим терминальным процессом при высоких концентрациях сульфатов и активно участвует в минерализации органического вещества в верхних слоях осадка (Brodersen et al., 2019). По мере углубления и снижения доступности сульфатов активируется метаногенез – ключевой анаэробный путь органического разложения в более редуцированных горизонтах, при этом метаногенные археи начинают преобладать в качестве основных функциональных групп микроорганизмов (Burdige et al., 2016).

В приповерхностных горизонтах донных осадков основными потребителями лабильной органики выступают представители филумов *Pseudomonadota* и *Bacteroidota*. Среди представителей *Pseudomonadota* особенно заметны γ -*Proteobacteria*, такие как *Woeseiales*, которые занимают около 5% от всех клеток в прокариотных сообществах осадков и играют одну из ведущих ролей в переработке поступающего органического вещества (Hoffmann et al., 2020). *Bacteroidota*, благодаря множеству локусов утилизации полисахаридов (PUL, polysaccharide utilization loci), способны эффективно расщеплять различные полисахариды в аэробных и анаэробных условиях (Hoffmann et al., 2017; Martens et al., 2009; Unfried

et al., 2018). Кроме того, у представителей *Bacteroidota*, таких как *Polaribacter*, геном содержит богатый набор пептидаз и гликан-гидролаз, указывающий на их активную роль в разрушении белковых соединений в донных отложениях (Pelikan et al., 2021).

В анаэробных слоях морских отложений при условии доступности сульфатов ведущим терминальным процессом является сульфатредукция, что обуславливает повсеместное нахождение представителей *Desulfobacterota* в прокариотных сообществах этих экосистем, а также их высокое разнообразие. Эти микроорганизмы являются основными потребителями H_2 и других конечных продуктов анаэробного разложения органического вещества. Среди наиболее относительно многочисленных таксонов выделяется группа некультивированных бактерий уровня рода – SEEP-SRB. Для этих микроорганизмов предполагается наличие синтрофного метаболизма с участием метанотрофных архей группы ANME (Boetius et al., 2000; Petro et al., 2019). Кроме них часто встречаются другие сульфатредуцирующие бактерии - представители группы Sva0081 и порядков *Desulfobacterales*, *Syntrophobacterales* и *Desulfobulbales*. Так, Sva0081 являются важными потребителями ацетата и H_2 в микроаэробных условиях (Coskun et al., 2019).

Оставшаяся часть органического вещества в морских донных отложениях представлена трудноразлагаемой фракцией, включающей соединения с насыщенными ароматическими кольцами, лигнин, гумусовые вещества и другие устойчивые компоненты с карбонильными группами (Arndt et al., 2013). При постоянном поступлении осадочного материала из толщи воды органическое вещество постепенно захоранивается в более глубоких горизонтах, где его доступность для микроорганизмов снижается, а минерализация замедляется. Одновременно уменьшаются абсолютная численность и разнообразие микробных сообществ (Jørgensen, Marshall, 2016), причем значительную часть составляют некультивируемые микроорганизмы, чьи метаболические пути и экологическая роль до конца не изучены (Orsi, 2018).

С увеличением глубины изменяются и основные терминальные процессы минерализации органического вещества: по мере истощения сульфата в жидкой фазе сульфатредукция уступает место метаногенезу (D'Hondt et al., 2004; Jørgensen, Kasten, 2006). Это обусловлено как расходом сульфата в процессе сульфатредукции, так и уменьшением содержания поровой воды, содержащей сульфаты, с глубиной. Метаногенез термодинамически менее выгоден, чем сульфатредукция, и требует анаэробных условий, низкомолекулярных органических соединений (ацетата, C_1 -соединений) и H_2 . В присутствии сульфата метаногены конкурируют за субстраты и обычно уступают сульфатредуцирующим бактериям (Thauer et al., 2008), что объясняет их низкую активность в верхних горизонтах осадков.

Метаногенные сообщества изучают по функциональным генам, таким как *mcrA*, кодирующим метил-кофермент М редуктазу – фермент, уникальный для метаногенов и анаэробных метанотрофов (Luton et al., 2002). Большинство известных метаногенов принадлежат к археям, относящимся к филумам *Methanobacteriota*, *Halobacteriota*, *Thermoplasmata*, входящим в царство *Methanobacteriati* (Göker, Oren, 2024). Несмотря на то, что многие виды метаногенов были культивированы и охарактеризованы, их рост обычно требует высоких концентраций субстратов (до 80% H_2) либо существование в синтрофной ассоциации с другими микроорганизмами, что обеспечивает энергетическую целесообразность процесса. Подобные условия крайне редко встречаются в большинстве морских осадков, где метаногенез протекает при минимальных энергетических выгодах (Hoehler, Jørgensen, 2013).

1.2. Деструкция полисахаридов в донных отложениях

Полисахариды составляют значительную часть органического вещества, поступающего в морские донные отложения, и являются важным источником углерода и энергии для микробных сообществ. Основными их источниками служат фитопланктон, макрофиты и терригенный органический материал, приносимый речными стоками (Parsons et al., 1961). Деградация полисахаридов в донных отложениях играет ключевую роль в глобальных углеродных и биогеохимических

циклах, обеспечивая минерализацию органики и поддерживая функционирование анаэробных микробных сообществ (Henrichs, 1992).

Альгинат, агар, хитин и ксилан представляют значительную долю от поступающих в донные отложения полисахаридов. Альгинат и агар синтезируются преимущественно бурыми и красными водорослями и могут составлять до 30–50 % сухой массы водорослей, активно поступая в прибрежные и шельфовые отложения (Chi et al., 2012; Qin, 2008). Хитин, один из самых распространенных биополимеров в океане, поступает в осадки из экзоскелетов беспозвоночных и клеточных стенок грибов; его глобальная ежегодная продукция в морской среде оценивается до 10-100 Гт (Gooday, 1990; Souza et al., 2011). Ксилан, который является одним из главных гемицеллюлозных компонентов клеточных стенок наземных растений и некоторых водорослей, поступает в морские отложения в составе терригенного материала и водорослевого детрита (Dutschei et al., 2023; Ebringerová et al., 2005). Эти полисахариды являются важными субстратами в поверхностных слоях донных отложений ввиду своей распространенности и доступности для микроорганизмов.

Микробная деградация полисахаридов в морских донных отложениях включает несколько последовательных этапов. Так как большая часть органического вещества синтезируется в виде макромолекул (белки, жиры, полисахариды), то их нужно предварительно расщепить, поскольку транспорт через мембрану возможен только для молекул менее 600 Да (Weiss et al., 1991). Поэтому крупные полисахаридные молекулы, чьи структурные элементы соединены гликозидными связями, расщепляются внеклеточными гидролитическими ферментами, относящимися к гидролазам. Этот процесс приводит к образованию олигосахаридов и мономеров, пригодных к транспорту внутрь клетки с помощью специализированных транспортных систем. Далее следует внутриклеточный катаболизм, где продукты деполимеризации вовлекаются в центральные метаболические пути, служа источником энергии и углерода для микроорганизмов.

Для различных групп полисахаридов существуют специализированные ферментные комплексы, обеспечивающие их эффективную деполимеризацию. Ксилан расщепляется ксиланазами (эндоксилазы, β -ксилозидазы) (Collins et al., 2005); хитин гидролизуется системой хитиназ и N-ацетилглюкозаминидаз, ключевых в утилизации одного из самых распространенных биополимеров в океане (Souza et al., 2011); агар – агаразы, расщепляющими β -1,4-связи галактозных мономеров, что позволяет перерабатывать полисахариды красных водорослей (Chi et al., 2012); альгинат – альгинатлиазами, катализирующими деполимеризацию маннуроновой и альгиновой кислот, составляющих основу полисахаридов бурых водорослей (Gacesa, 1992). Эти ферментативные системы высоко специализированы и адаптированы к разнообразию субстратов, встречающихся в морских донных осадках, что обеспечивает эффективную деградацию органики даже при низких температурах и ограниченной доступности субстратов (Arnosti, 1995).

В анаэробных слоях морских донных отложений разложение полисахаридов происходит при отсутствии кислорода, что обуславливает значительные отличия в ферментативных механизмах по сравнению с аэробными процессами. Метаболизм продуктов разложения не включает окислительные ферменты, вместо этого микроорганизмы применяют брожение и анаэробное дыхание с использованием альтернативных акцепторов электронов (например, сульфатов, нитратов, восстановленных форм металлов или CO_2) (McInerney, Bryant, 1981). Важную роль играют синтрофные ассоциации: одни бактерии ферментируют сахара, высвобождая H_2 и ацетат, которые далее утилизируются сульфатредукторами или метаногенами, поддерживая низкий парциальный потенциал водорода и термодинамическую эффективность процесса.

PUL представляют собой кластеры генов, кодирующие комплекс белков, обеспечивающих распознавание, связывание, деполимеризацию и транспорт разнообразных полисахаридов. Классическая структура PUL включает мембранные белки системы Sus (SusC/D-подобные белки), которые распознают и импортируют олигосахариды через внешнюю мембрану, внеклеточные и

периплазматические гидролазы (гликозилгидролазы, лиазы, эстеразы), а также регуляторные элементы, адаптирующие экспрессию PUL под доступный субстрат (Larébie et al., 2019; Grondin et al., 2017).

Главной особенностью PUL является высокая модулярность и пластичность: разные комбинации генов позволяют бактериям адаптироваться к широкому спектру природных полисахаридов. Геномы морских бактерий содержат десятки различных PUL, ориентированных на деградацию как морских, так и терригенных полисахаридов (Yu et al., 2024). Эта генетическая гибкость обеспечивает бактериям конкурентное преимущество в условиях донных отложений.

Bacteroidota являются ведущей группой микроорганизмов, участвующих в разложении полисахаридов в морских донных отложениях. Они обладают разнообразными PUL, которые обеспечивают их способность участвовать в потреблении широкого перечня полисахаридов и продуктов их разложения. Благодаря высокой модулярности, представители этой группы эффективно адаптируются к изменяющемуся составу органического вещества в осадках и играют важную роль в углеродном цикле морских экосистем.

Pseudomonadota (особенно γ -*Proteobacteria*) – универсальные деструкторы, участвующие как в аэробной, так и в анаэробной переработке полисахаридов. γ -*Proteobacteria* часто ассоциированы с богатыми органикой приповерхностными слоями, где принимают активное участие в разложении различных лабильных субстратов, включая полисахариды. Среди них особенно известны представители родов *Alteromonas*, *Vibrio*, *Colwellia* и *Woeseia*, способные быстро реагировать на поступление органического вещества (Koch et al., 2019; Sun et al., 2023).

Bacillota и *Planctomycetota*, также вносят значительный вклад в деградацию устойчивых полисахаридов. *Bacillota* часто участвуют в ферментативном расщеплении устойчивых субстратов в анаэробных слоях, используя ферментативные пути с образованием короткоцепочечных жирных кислот, H_2 и CO_2 (McInerney, Bryant, 1981). Представители *Planctomycetota* характеризуются наличием уникальных гидролитических систем и способностью разрушать полисахариды, включая целлюлозу и хитин, что позволяет им занимать

специфические экологические ниши в морских донных отложениях (Klimek et al., 2024).

Деграция полисахаридов в морских донных отложениях является ключевым процессом, определяющим перераспределение органического углерода и поддерживающим функционирование микробных сообществ в этих экосистемах. Разложение сложных полисахаридов обеспечивает поступление низкомолекулярных метаболитов, которые служат источником углерода и энергии для широкого спектра микроорганизмов, включая анаэробные консорциумы. В таких сообществах часто наблюдаются синтрофные взаимодействия: первичные деструкторы полисахаридов продуцируют ацетат, водород и другие субстраты, которые далее используются сульфатредукторами, метаногенами и другими специализированными микроорганизмами. Эти процессы не только обеспечивают устойчивость микробных сообществ, но и влияют на глобальные потоки углерода и функционирование биогеохимических циклов в океане.

1.3. Деструкция труднодоступных органических соединений в донных отложениях

Каждый год вместе с речными стоками в океаны поступает около $0,25 \times 10^{15}$ г растворенного ($<0,5$ мкм) органического углерода и $0,15 \times 10^{15}$ г взвешенного ($<0,5$ мкм) органического углерода терригенного происхождения (Hedges et al., 1997). Это терригенное органическое вещество включает живую биомассу, растительные и животные остатки, а также почвенное органическое вещество, состоящее из продуктов разложения наземной биомассы разной степени трансформации. Среди почвенных компонентов наиболее устойчивыми являются лигнин и гумус, которые представляют собой гетерогенные по составу и структуре полимеры, происходящие главным образом из сосудистых растений. Гумус состоит из конденсированных ароматических комплексов, объединенных цепочечными фрагментами различной длины и упорядоченности (Bezuglova, 2019), тогда как лигнин – это полимер фенилпропановых мономеров, соединенных различными ковалентными связями (Brunow, 2001; Tao, Guan, 2003). По имеющимся оценкам

подобные устойчивые формы органического вещества могут составлять до 30% от общего органического углерода в морских донных отложениях (Middelburg, 1989).

Благодаря высокой структурной устойчивости эти соединения разлагаются крайне медленно и могут составлять значительную долю погребенного органического вещества в глубоких горизонтах донных отложений (Leeuw De, Largeau, 1993). В Белом море, например, доля лигнина в органическом веществе осадков достигает нескольких процентов (Пересыпкин и др., 2004). Напротив, лабильные фракции, состоящие в основном из полисахаридов и белков, подвергаются преимущественному микробному разложению, в то время как терригенное органическое вещество сохраняется и аккумулируется в осадках (Burdige, 2007).

Лигнин является достаточно устойчивым к микробной деградации соединением за счет сложной структуры, включающей арил-эфирные и С-С-связи. Наиболее реакционноспособной частью молекулы являются β -О-4-эфирные связи, составляющие 43–65 % всех связей в лигнине и являющиеся основной мишенью при микробной деструкции (Gao et al., 2024). В водных экосистемах ведущую роль в его разложении играют бактерии, использующие разнообразные ферментативные системы (Bugg et al., 2011). При аэробных условиях основными ферментами деградации служат лакказы, пероксидазы (LiP, MnP, VP) и моно- или диоксигеназы, обеспечивающие деполимеризацию и последующую минерализацию ароматических структур (Kumar, Chandra, 2020). У некоторых бактерий описан кластер генов *lig*, кодирующий β -этерразные ферменты (LigD, LigF, LigG), расщепляющие β -О-4-связи, и ароматические диоксигеназы (LigAB), что обеспечивает эффективную переработку низкомолекулярных производных лигнина даже при ограниченном содержании кислорода (Peng et al., 2005).

В отличие от аэробной деструкции лигнина, где во многих метаболических процессах используется молекулярный кислород, при анаэробном разложении задействуются ферменты, применяющие альтернативные акцепторы электронов, такие как нитраты, сульфаты и восстановленные формы металлов (Boll, Fuchs, 2005). Один из ключевых структурных компонентов лигнина, фенол, в анаэробных

условиях подвергается последовательному карбоксилированию: фермент фенилфосфатсинтаза катализирует образование фенилфосфата с затратой АТФ, после чего фенилфосфаткарбоксилаза присоединяет молекулу CO_2 , образуя 4-гидроксibenзоат и фосфат (Schühle, Fuchs, 2004). Далее 4-гидроксibenзоат активируется до 4-гидроксibenзоил-СoА с помощью специфической АМФ-зависимой СoА-лигазы (Brackmann, Fuchs, 1993), а затем дегидроксилируется редуктазой 4-гидроксibenзоил-СoА с образованием бензоил-СoА. На заключительном этапе бензоил-СoА подвергается редукции до неароматического циклического диеноил-СoА под действием бензоил-СoА редуктазы (Boll, Fuchs, 2005). Работа бензоил-СoА редуктазы, работающая при низком редокс-потенциале, регулируется комплексом генов *bcrABCD* (Buckel et al., 2014). Конечными продуктами анаэробного разложения лигнина являются ацетат, CO_2 и H_2 , терминальными потребителями которых в условиях морских донных отложений могут быть сульфатредукторы и метаногены.

Устойчивые формы органического вещества изначально составляют сравнительно небольшую долю от общей биомассы, продуцируемой наземными и морскими экосистемами. Однако благодаря их низкой биодоступности и устойчивости к микробной деградации они постепенно аккумулируются в морских донных отложениях, особенно в их глубинных слоях, тогда как лабильная фракция органического вещества быстро перерабатывается микроорганизмами в верхних горизонтах (Burdige, 2007; Hedges et al., 1997). Погребенное устойчивое органическое вещество служит долгосрочным источником углерода и энергии, поддерживая развитие специализированных прокариотных сообществ, способных к деградации трудноразрушаемых субстратов, в том числе ароматических соединений, лигнина и гумусовых веществ (Bradley et al., 2022; LaRowe et al., 2020). Потенциал этих сообществ к трансформации устойчивых соединений играет ключевую роль в цикле углерода осадков и в поддержании метаболизма прокариотных сообществ глубинных горизонтов морских отложений.

1.4. Сообщества микроорганизмов газонасыщенных отложений

Газонасыщенные осадки морских акваторий обычно приурочены к локальным участкам дна, связанным с зонами повышенного пластового давления и разгрузки глубинных флюидов, в том числе углеводородных газов (Токарев и др., 2019). Наличие газа существенно изменяет акустические свойства осадков, вызывая сильное затухание и искажение сигналов, поэтому их распространение выявляется преимущественно сейсмоакустическими методами (Hovland, Judd, 1988). Такие зоны часто служат индикаторами разгрузки углеводородов и представляют собой важные объекты для геолого-геофизических исследований.

Холодные метановые просачивания широко распространены на континентальных склонах и шельфовых зонах по всему миру (Sibuet, Olu, 1998; Tyler et al., 2003). Ключевым процессом в донных отложениях этих зон является анаэробное окисление метана (АОМ), которое служит главным источником энергии и дополняется поступлением органического углерода из толщи воды (Coffin et al., 2017). Ключевую роль в АОМ играют анаэробные метанотрофные археи (ANME), которые образуют синтрофные ассоциации с сульфатредуцирующими бактериями, совместно окисляющими метан (Boetius et al., 2000). Прокариотные сообщества холодных просачиваний характеризуются высокой скоростью трансформации соединений углерода, серы и азота. Особое значение имеет фиксация азота, обеспечивающая дополнительный источник биологически доступного азота (Pernthaler et al., 2008), а также процессы удаления азота, включая денитрификацию, которая может протекать с высокими скоростями в отложениях холодных просачиваний (Bowles, Joye, 2011).

В прокариотных сообществах холодных просачиваний синтрофные ассоциации ANME и сульфатредуцирующих бактерий являются основным биологическим барьером для выброса метана из анаэробных, обогащенных метаном морских отложений (Kleindienst et al., 2012). АОМ является термодинамически маловыгодным процессом, поэтому для его протекания ANME осуществляют его в тесной синтрофной ассоциации с сульфатредуцирующими бактериями, которые эффективно потребляют продукты реакции, поддерживая ее

энергетическую эффективность (Knittel, Boetius, 2009). Большая часть АОМ происходит в сульфат-метан переходной зоне, где перекрывающиеся профили сульфата и метана обеспечивают наиболее оптимальные содержания этих субстратов для процесса (Borowski et al., 1996).

ANME представляют собой полифилетическую группу архей, которые независимо приобрели способность к АОМ (Chadwick et al., 2022). ANME-2 и ANME-3 филогенетически близки к метаногенам порядка *Methanosarcinales*, тогда как ANME-1 образуют самостоятельный порядок *Candidatus Methanophagales* (Holler et al., 2011). Археи ANME-1 способны функционировать не только в осадках холодных просачиваний, но и при повышенных температурах гидротермальных экосистем, что указывает на их значительную экологическую пластичность (Knittel, Boetius, 2009).

SEEP-SRB – это условное название для экологически и филогенетически связанных кластеров сульфатредуцирующих бактерий, обитающих преимущественно в обогащенных метаном и углеводородами зонах морских осадков. Наиболее изученными являются клады SEEP-SRB1 и SEEP-SRB2, входящие в семейство *Desulfobacteraceae*. Они отличаются высокой степенью специализации к анаэробным условиям, адаптацией к высоким концентрациям углеводородов и способностью образовывать синтрофные ассоциации с ANME, обеспечивающие термодинамически выгодную реализацию АОМ (Kleindienst et al., 2012). SEEP-SRB1, в частности, включает шесть филогенетически различимых подгрупп (SEEP-SRB1a-e), дифференцируемых как по составу сообществ, так и по типу углеводородов в флюидах (Vigneron et al., 2017).

Кроме участия в АОМ, представители SEEP-SRB демонстрируют способность к разложению других органических субстратов, включая жирные кислоты и спирты, ароматические соединения (Plugge et al., 2011), что делает их важными участниками цикла углерода в этих системах. Метаболическая гибкость некоторых представителей SEEP-SRB, включая свободноживущие формы, не вовлеченные в синтрофии с ANME, указывает на их адаптивность к широкому

спектру энергетических ниш и важную экологическую роль в морских донных экосистемах, насыщенных углеводородами (Kleindienst et al., 2012; Ruff et al., 2015).

Газонасыщенные морские осадки представляют собой уникальные биогеохимические системы, где высокие концентрации метана и сульфатов формируют специализированные прокариотные сообщества. Ключевую роль в которых играют синтрофные ассоциации ANME и SEEP-SRB, обеспечивая совместно эффективность АОМ и утилизацию поступающего метана.

1.5. Сообщества микроорганизмов Белого моря

История формирования Белого моря восходит примерно к 14 тыс. лет назад, когда в результате дегляциации его акватория освободилась ото льда (Lisitsyn, Demina, 2018). Современные неоплейстоцен-голоценовые осадки, залегающие на метаморфическом фундаменте, достигают мощности в десятки метров. В настоящее время Белое море представляет собой относительно небольшое полузамкнутое арктическое море, соединенное с Северным Ледовитым океаном через Баренцево море. Обмен водными массами между Белым и Баренцевым морями ограничен, но обеспечивает перенос твердых частиц, микроорганизмов и протекание основных биогеохимических циклов (Pantulin, 2003).

Донные отложения Белого моря характеризуются значительным разнообразием механического состава, зависящего от географического расположения и гидродинамических условий. В северной части преобладают песчаные осадки, составляя около 70 % общей массы, тогда как в ряде районов Воронки, Горла и Мезенского залива доля гравия и гальки достигает 30–50 %. С увеличением глубины наблюдается рост содержания тонкодисперсных фракций: в центральных глубоководных частях моря пелит (тонкозернистый обломочный материал до 2 мм в диаметре) может составлять до 90 % осадков. Для Кандалакшского залива характерно преобладание пелита в глубоководных районах при толщине водного слоя более 100 м, тогда как на меньших глубинах донные отложения представлены в основном илами и песчаными фракциями (Berger, Naumov, 2000). Более половины тонкодисперсной фракции формируется

глинистыми минералами, остальное представлено терригенным обломочным материалом (Dara, 2018).

Формирование осадков определяется поступлением взвешенных частиц органической и минеральной природы, основным источником которых служат речные стоки, приносящие аллохтонный материал с суши (Лисицын и др., 2013; Kravchishina et al., 2018). Речная вода обогащена органическим веществом, включающим гуматы железа и марганца (Розанов и др., 2006). Существенный вклад в поток взвеси вносит и фитопланктон, роль которого возрастает по мере удаления от устьевых областей (Kravchishina et al., 2018). Поступление взвешенных частиц подвержено выраженной сезонной динамике, характерной для арктических морей: наибольшие значения наблюдаются в теплый период года, достигая максимума во время половодья, с последующим снижением летом (Shevchenko et al., 2004).

В локальных депрессиях рельефа морского дна, где в условиях спокойной гидродинамической обстановки создаются благоприятные условия осадконакопления (Bordovskiy, 1965), наблюдаются зоны газонасыщенных донных отложений – «газовых шапок». Донные отложения «газовых шапок» отличаются темным цветом, обусловленным повышенным содержанием гидротроилита, а также наличием текстур выхода газов – трещин и пузырей, и выраженным запахом сероводорода (Токарев и др., 2019).

Содержание общего органического углерода в донных отложениях Кандалакшского залива достигает 2 %. Это обусловлено не только высокой продукцией органики в водной толще, но и относительно спокойными гидродинамическими условиями придонных слоев, способствующими седиментации. В более глубоких горизонтах отложений концентрация органического углерода постепенно снижается, однако остается на значительном уровне, достигая около 1 % на глубине 150 см (Розанов, Волков, 2009). Большая часть органического вещества имеет терригенное происхождение и отличается повышенной устойчивостью к микробному разложению по сравнению с автохтонной планктонной органикой (Политова и др., 2016; Розанов и др., 2006). В приповерхностных слоях органического вещества значительную долю составляют

соединения лигнина, достигающие 4,61 % от общего органического углерода. Молекулярный состав лигнина свидетельствует о его преимущественно терригенной природе, связанной с хвойной растительностью, почвами и мхами, тогда как вклад морской биоты в его накопление минимален (Пересыпкин и др., 2004).

Сведения о микробном разнообразии донных отложений Белого моря остаются ограниченными, имеются сведения о процессах биогеохимических циклов углерода и серы. Метаногенез в Белом море происходит как в верхних окисленных горизонтах осадков (первые сантиметры), так и в глубинных анаэробных слоях. Максимальные концентрации CH_4 фиксируются на глубинах 2–3 м, ниже которых они резко снижаются. Сульфатредукция, напротив, наиболее активна в приповерхностных слоях и ослабевает с глубиной. Конечные этапы анаэробного разложения органического вещества в большей степени обеспечиваются сульфатредукцией, скорость которой на 2–3 порядка превышает скорость метаногенеза. В целом, глубоководные отложения Белого моря характеризуются низкими скоростями сульфатредукции и метаногенеза (Саввичев и др., 2008), тогда как в литоральных зонах эти процессы значительно более интенсивны (Саввичев и др., 2003).

Основная часть микробиологических исследований Белого моря и окрестностей посвящена меромиктическим водоемам, связанным с Кандалакшским заливом, где в хемоклине доминируют зеленые серобактерии (Краснова и др., 2013; Lunina et al., 2016; Жильцова и др., 2018; Лунина и др., 2019; Kadnikov et al., 2019; Саввичев и др., 2022). Для вод этих озер характерны повышенные концентрации CH_4 , а также высокие скорости сульфатредукции и окисления метана (Savvichev et al., 2020).

В микробных сообществах водного столба Кандалакшского залива на уровне филума доминируют представители *Pseudomonadota*, при этом наиболее многочисленным классом являются *γ-Proteobacteria*. С увеличением глубины наблюдается снижение α -разнообразия, особенно выраженное в придонных слоях, где температура воды достигает 0 °C, и преобладают психрофильные

микроорганизмы, главным образом *Halomonas* и, в заметной степени, *Pseudoalteromonas* (Pesciaroli et al., 2012; Pesciaroli et al., 2015b; Gorrasi et al., 2019).

Исследования литорали Белого моря показали, что в микробных сообществах отложений преобладают представители *Pseudomonadota* (α -*Proteobacteria* и γ -*Proteobacteria*) и *Actinomycetota* (Pesciaroli et al., 2015a), тогда как в биопленках и бактериальных матах доминируют *Pseudomonadota* (*Thiocapsa* и *Thiorhodococcus*) и *Chlorobiota* (*Prosthecochloris*) (Бурганская и др., 2019).

Отбор образцов в 2021 г

В июне–июле 2021 года были отобраны образцы донных отложений для молекулярно-биологических, пиролитических и литологических исследований. Отбор проб в районе пролива Великая Салма осуществляли с глубины 10 см ниже поверхности морского дна (нпмд) при помощи дночерпателя Day Grab (0,1 м²), а также ручным методом с погружением водолазов с аквалангом. Всего было отобрано 47 образцов.

Для молекулярно-биологических исследований образцы помещали в стерильные 50 мл пробирки типа «Фалькон», которые полностью заполняли отобранным материалом для сохранения нативных условий газовой фазы. Хранение и транспортировка осуществляли при температуре ~+5 °С. Для литологических и пиролитических исследований образцы объемом около 200 г упаковывались в пакеты типа «зиплок» и герметично запечатывались.

Отбор образцов в 2022 г

В 2022 г для молекулярно-биологических и микробиологических исследований всего было отобрано 55 образцов донных отложений. 43 образца из 11 точек в проливе Великая Салма из горизонтов 2, 10, 30 и 50 см нпмд. Отбор проб производили с помощью ударной прямоточной гравитационной трубы длиной 3 м. 4 точки были расположены в зоне газонасыщенных донных отложений. Образцы из точек, не лежащих в зоне газонасыщенных отложений, обозначаются как фоновые. В глубоководной открытой части Кандалакшского залива было отобрано 12 образцов из горизонтов 2, 10 и 30 см нпмд донных отложений; пробоотбор производился из 4 точек. Донные отложения для молекулярно-биологических исследований помещали в стерильные пробирки объемом 2 мл с завинчивающимися крышками. К каждому образцу добавляли 1 мл фиксирующего буфера (100 мМ ЭДТА, 100 мМ Tris-HCl, 150 мМ NaCl) для стабилизации. Все образцы транспортировали и хранили при температуре –18 °С. Для микробиологических исследований донные отложения отбирали в стерильные 50 мл пробирки типа «Фалькон», которые полностью заполняли отобранным материалом.

Для анализа газовой фазы было собрано 67 образцов донных отложений (объемом 40 мл каждый) из точек S-01, S-02, G-03, S-04, S-05, K-15, K-16, K-19, K-20, G-21, S-22, G-23, S-25, S-26, G-28. Образцы собирали с использованием шприцов и переносили в стеклянные банки, заполненные морской водой. Банки переворачивали вверх дном, что позволяло улавливать высвобождающийся газ, который затем подвергался анализу. Для пиролитических исследований отобрано 16 образцов из точек S-01, S-04, K-15, K-19, S-22, G-23, S-25 и G-28. Образцы объемом 200 г помещались в пакеты типа «зиплок» и герметично запечатывались.

Отбор образцов в 2023 г

В 2023 г для молекулярно-биологических исследований было отобрано 23 образца. 19 образцов донных отложений из 4 точек в пролива Великая Салма, 2 из которых были расположены в зоне газонасыщенных отложений. В бухте Биофильтров было отобрано 3 образца с глубин 2, 20 и 50 см нпмд. В литорали эстуария р. Черной был отобран 1 образец с глубины 20 см. В остальных случаях глубина отбора проб составляла 10, 30, 50, 70, 100, 150 и 200 см нпмд. Отбор проб на всех станциях кроме литорали производили с помощью ударной прямоточной гравитационной трубы длиной 3 м, отбор проб из литорали эстуария р. Черной производили ручным методом. Донные отложения помещали в стерильные пробирки объемом 2 мл с завинчивающимися крышками. К каждому образцу добавляли 1 мл фиксирующего буфера (100 мМ ЭДТА, 100 мМ Tris-HCl, 150 мМ NaCl) для стабилизации. Все образцы транспортировали и хранили при температуре -18°C .

Таким образом, за 2021-2023 гг. было отобрано 124 образца, представляющих донные отложения мелководного пролива Великая Салма (как газонасыщенные отложения, обнаруживаемые в зонах «газовых шапок», так и фоновые точки), глубоководной открытой части Кандалакшского залива, бухты Биофильтров, а также 1 образец из литорали эстуария р. Черной (табл. 1).

Таблица 1. Описание образцов донных отложений, отобранных в 2021-2023 гг

Станции	Локации пробоотбора	Глубина, см нпмд	Типы исследований	Год
WS.03, WS.04, WS.06, WS.09g10, WS.09g15, WS.1.2, WS.1.3, WS.10, WS.11, WS.12, WS.13, WS.13g, WS.14, WS.15, WS.16, WS.17, WS.19, WS.2.2, WS.2.3, WS.20, WS.21, WS.22, WS.23, WS.25, WS.26, WS.27, WS.28, WS.29, WS.3.2, WS.30, WS.31, WS.32, WS.33, WS.34, WS.35, WS.36, WS.37, WS.38, WS.39, WS.40, WS.41, WS.42, WS.43, WS.44, WS.46, WS.47, WS.48	Пролив Великая Салма	10	профилирование по региону V4 гена 16S рРНК	2021
S-01, S-02, G-03, S-04, S-05, K-15, K-16, K-19, K-20, G-21, S-22, G-23, S-25, S-26, G-28	Пролив Великая Салма (фоновые образцы) Зоны "газовых шапок" в проливе Великая Салма Глубоководная открытая часть Кандалакшского залива	10-50	профилирование по региону V4 гена 16S рРНК Полногеномное секвенирование метагеномов Постановка накопительных культур	2022
S-30, S-32, G-34, G-35, BB, chr	Пролив Великая Салма (фоновые образцы) Зоны "газовых шапок" в проливе Великая Салма Бухта Биофильтров Литораль эстуария р. Черная	10-200	профилирование по региону V4 гена 16S рРНК	2023

2.2. Методы литологических и геохимических исследований донных отложений

Гранулометрический анализ

Гранулометрический анализ выполнялся для определения размера зерен в осадке и их соотношения на основе явления рассеяния частицами падающего света

во всех направлениях с распределением интенсивностей, зависящих от размера частицы. Пробы анализировали по единой методической схеме на лазерном дифрактометре Analysette 22 Microtec Plus (FRITSCH GmbH, Германия). Диапазон измерений прибора – от 0.08 до 2000 мкм – позволяет детально охарактеризовать пелитовую, алевроитовую и песчаную фракции.

Сейсмоакустические методы

Основными методами исследования газонасыщенных осадков являются ультраразрешающая сейсморазведка и боковое сканирование гидролокатором. Наличие газов в осадках изменяет их акустические свойства, что создает предпосылки для эффективного применения сейсмоакустических методов. В данном исследовании использовались 2D ультраразрешающая сейсморазведка с истрочным источником и 16-канальным стримером, а также боковое сканирование гидролокатором с частотой 445 кГц. Эти методы обеспечивают получение ценных данных о физических свойствах и стратиграфии осадков с разрешением менее 0,5 м, а также о распределении газонасыщенных осадков, что может помочь в изучении структуры прокариотных сообществ.

Для построения графических изображений, отображающих топографию дна и геологический разрез слоя осадков, использовался профилограф Innomar SES-2000 Light plus (Innomar Technologie GmbH, Германия). Профилограф работал с сигналом основной частоты 100 кГц, в то время как вторичная частота (в диапазоне от 4 до 15 кГц) выбиралась на основании следующих критериев: оптимальное соотношение сигнал/шум, максимальная глубина проникновения и высокое разрешение.

Геохимические методы

Исследования состава газовой фазы из осадков выполняли на стационарных газовых хроматографах Хроматэк-Кристалл 5000 (ЗАО СКБ Хроматэк, Россия), оснащенных пламенно-ионизационными детекторами (ПИД) и детектором по теплопроводности (ДТП). На полученных хроматограммах выполнена идентификация пиков CH_4 . Расчет концентраций CH_4 производили по стандартным концентрациям в метрологически аттестованных газовых смесях («Мониторинг»,

г. Санкт-Петербург, аттестация выполнена во ВГУП ВНИИМ им. Менделеева). Изотопные исследования углерода CH_4 и CO_2 осуществлялись на изотопном масс-спектрометре Delta V Plus (ThermoFisher Scientific GmbH, Германия).

Пиролитические исследования выполнялись по методике цикла Bulk (Espitalie, 1993) на приборе Rock-Eval 6 standard (Vinci Technologies, Франция). В ходе исследований определялось количество общего органического углерода наряду с рядом других параметров.

2.3. Методы микробиологических исследований

Для обогащения сообществ анаэробными прокариотами – деструкторами биополимеров использовали метод накопительных культур. Для этого готовилась искусственная морская вода следующего состава (в концентрациях, г/л): 18,0 NaCl; 3,45 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 2,75 $\text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$; 0,325 KCl; 0,25 NH_4Cl ; 0,15 CaCl_2 . Раствор готовили с применением кипячения и продувки CO_2 для обеспечения анаэробных условий. После кипячения в искусственную морскую воду добавляли растворы микроэлементов (Кевбрин, Заварзин, 1992) и витаминов (Wolin et al., 1963) в концентрации 1 мл/л, а также 0,1 г/л дрожжевого экстракта, 0,5 г/л Na_2S и 0,15 г/л K_2HPO_4 . В качестве субстратов использовали следующие вещества: агар, альгинат, хитин, ксилан, ацетат (в концентрации 10 мМ), а также смесь $\text{H}_2:\text{CO}_2$ (80:20). Стерилизацию питательных сред проводили автоклавированием.

Для получения анаэробных накопительных культур применяли поэтапную схему культивирования (рис. 2). Культивирование проводили при температуре $+4^\circ\text{C}$. На первом этапе образцы донных отложений вносили в 20 мл питательной среды, после чего культуры инкубировали в анаэробных условиях в течение 30 суток. Далее осуществляли первый пересев: 1 мл инокулята переносился в 9 мл свежей питательной среды, и после очередного 30-дневного периода инкубирования проводили выделение ДНК для ампликонного анализа бактериальных сообществ по V4-региону гена 16S рРНК. На следующем этапе (второй пересев) инокулят в объеме 1 мл вновь переносили в 9 мл среды, однако данная процедура проводилась только для культур, выращенных на ксилане. По

завершении второго этапа инкубирования производили выделение ДНК для последующего полногеномного секвенирования метагенома.

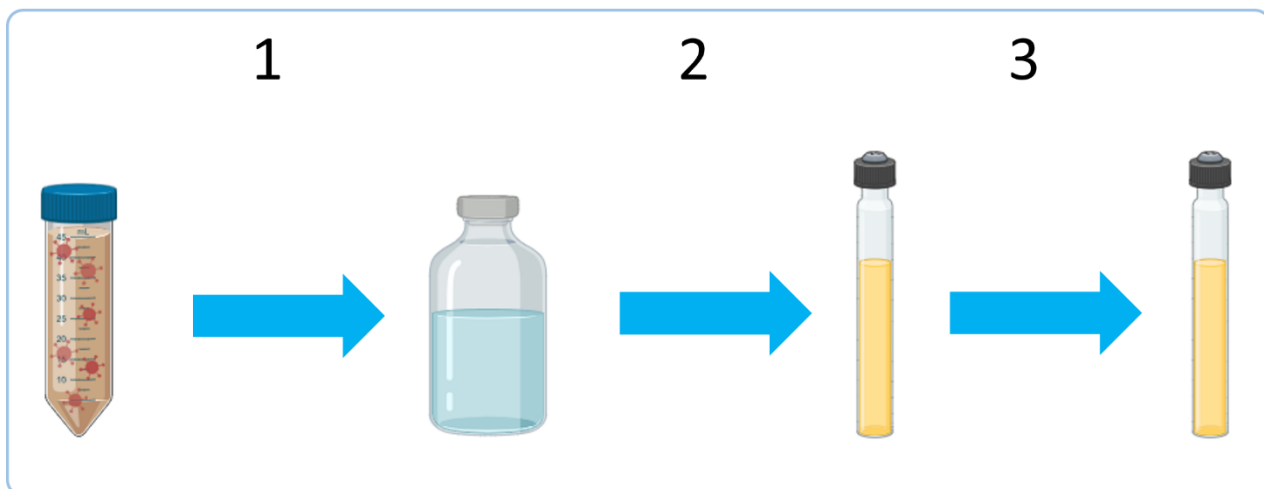


Рис. 2. Схема культивирования анаэробных накопительных культур. 1 – первичное внесение посевного материала (образца донных отложений) в 20 мл питательной среды. 2 – первый пересев через 30 дней культивирования: перенос 1 мл инокулята в 9 мл свежей питательной среды. После 30 дней культивирования – выделение ДНК для профилирования по V4-региону гена 16S рРНК. 3 – второй пересев через 30 дней культивирования: перенос 1 мл инокулята в 9 мл свежей питательной среды. Использовалась только культура на ксилане. После 30 дней культивирования – выделение ДНК для полногеномного метагеномного секвенирования.

2.4. Методы молекулярно-биологических исследований и биоинформатического анализа

Выделение общей ДНК и высокопроизводительное секвенирование

Для выделения общей ДНК из образцов донных отложений использовали набор FastDNA™ SPIN Kit for Soil (MP Biomedicals, США) и гомогенизатор FastPrep-24™ (MP Biomedicals, США) в соответствии с инструкциями производителя. Для анализа состава прокариотных сообществ были синтезированы ампликонные библиотеки гипервариабельного V4-региона гена 16S рРНК с последующим секвенированием. Подготовку библиотек осуществляли в соответствии с методом, описанным Gohl и соавт. (Gohl et al., 2016). Для амплификации использовали систему универсальных праймеров, специфичных к V4-участку: прямой праймер 515F (5'-GTGBCAGCMGCCGCGGTAA-3') (Hugert et al., 2014) и обратный праймер Pro-mod-805R (5'-GACTACNVGGGTMTCTAATCC-3') (Меркель и др., 2019), которые также содержат технические последовательности для проведения секвенирования (Fadrosh et al., 2014). Амплификация фрагментов

гена 16S рРНК выполнялась с использованием реагента 5X qPCRmix-HS SYBR (Evrogen, Россия). Для каждого образца амплификацию проводили в двух повторностях.

Объединенную ампликонную библиотечку очищали с использованием агарозного геля (2%) и набора для экстракции Standard Cleanup Gel Extraction Kit (Evrogen, Россия). Концентрация библиотек измеряли с помощью флуориметра Qubit® 2.0 с использованием набора HS Assay Kit (Life Technologies, США). Секвенирование проводилось с использованием реагентов MiSeq Reagent Micro Kit v2 (300-cycles) MS-103-1002 (Illumina, США) на секвенаторе MiSeq (Illumina, США) в соответствии с инструкциями производителя.

Для подготовки библиотек для полногеномного секвенирования метагенома (shotgun WGS) использовался набор MGIEasy Fast PCR-FREE FS Library Prep Set (MGI, Китай) в соответствии с протоколом производителя. Секвенирование проводилось на платформе DNBSEQ-G400 (MGI, Китай) с использованием набора реагентов, обеспечивающего чтение 150 нуклеотидов с каждого конца.

Биоинформатический анализ ампликонов гена 16S рРНК

Сырые последовательности V4 региона гена 16S рРНК были проанализированы с использованием инструмента QIIME2 (Bolyen et al., 2019). Плагин DADA2 (Callahan et al., 2016) применяли для устранения шума, сборки парных прочтений и удаления химерных последовательностей, что позволило получить высококачественные варианты ампликонных последовательностей (ASV). Основные параметры DADA2 включали усечение прямых и обратных прочтений на основе оценок качества, а также использование настроек по умолчанию для моделирования ошибок и удаления химер.

Для анализа α - и β -разнообразия использовали плагин QIIME2 q2-diversity. Для оценки α -разнообразия в изученных образцах осадков применялись индекс Шеннона (Shannon, 1948), учитывающий выравненность и разнообразие сообщества, а также Chao1 (Chao, Bunge, 2002), оценивающий видовое богатство с учетом редких ASV. Различия в индексах α -разнообразия между горизонтами осадков и различными участками оценивали с помощью теста Уилкоксона с

коррекцией на множественные сравнения методом Бенджамини-Хохберга. В качестве уровня значимости использовалось значение $\alpha = 0,05$.

Для исследования β -разнообразия проводился анализ главных координат (PCoA) на основе метода UniFrac (Lozupone, Knight, 2005), который определял расстояния между сообществами. Были использованы как взвешенный, так и невзвешенный варианты UniFrac, что позволило оценить влияние редких и обильных компонентов на сходство сообществ. Плагин phylogeny в QIIME2 использовали для построения укорененного филогенетического дерева, которое служило основой для расчета расстояний UniFrac.

Таксономический анализ исследуемых прокариотных сообществ проводили с использованием базы данных Silva 138.1 (Quast et al., 2012) через плагин q2-feature-classifier. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена применяли для определения значений корреляции между содержанием микробов и различными абиотическими параметрами в донных отложениях. Для сравнения среднего содержания общего органического углерода в осадках, из-за малого исходного объема выборки, использовался пермутационный t-тест.

Для построения филогенетических деревьев интересующих ASV применяли несколько этапов анализа. Последовательности выравнивали с ближайшими родственными таксонами, извлеченными из базы данных NCBI RefSeq, с использованием алгоритма множественного выравнивания MAFFT (Katoh, Standley, 2013). Далее полученные выравнивания вручную курировали и обрезали по консервативным участкам гена 16S рРНК с помощью программы UGENE (Okonechnikov et al., 2012). Оптимальную модель нуклеотидной эволюции определяли с использованием инструмента ModelTest-NG (Darriba et al., 2020), после чего построение филогенетических деревьев осуществляли с помощью RAxML-NG (Kozlov et al., 2019).

Биоинформатический анализ результатов полногеномного секвенирования метагеномов

Полученные в результате полногеномного метагеномного секвенирования данные проходили контроль качества с помощью инструментов Cutadapt (Martin,

2011) и Trimmomatic (Bolger et al., 2014), включающий удаление адаптеров и отфильтровывание по качеству. Очищенные последовательности использовали для сборки метагеномных контигов, из которых далее выделялись метагеномно-ассемблированные геномы (MAG, metagenome-assembled genomes).

Обработку ридов выполняли с использованием инструмента MetaWRAP (Uritskiy et al., 2018). Биннинг контигов осуществляли с использованием трех независимых инструментов: MaxBin 2 (Wu et al., 2016), MetaBAT 2 (Kang et al., 2019) и CONCOCT (Alneberg et al., 2013), а для расчета покрытия – Salmon (Patro et al., 2017). Объединение, согласование и устранение избыточности полученных бинов проводили с помощью DAS Tool. Для оценки полноты и загрязненности MAG использовали программу CheckM (Parks et al., 2015). Таксономическая классификация бинов производилась с использованием GTDB-Tk (Chaumeil et al., 2020).

Первичный функциональный анализ реконструированных геномов проводили с помощью инструмента METABOLIC (Zhou et al., 2022). Для предсказания потенциальных углеводных субстратов использовали инструмент run_dbCAN (Zheng et al., 2023), основанный на базе данных ферментов, активных в отношении углеводов (CAZy, Carbohydrate-Active EnZymes), что позволяло предсказать потенциальные PUL (Cantarel et al., 2009).

Потенциальные метаболические пути реконструировали с помощью базы данных KEGG (Kanehisa, 2002) и инструмента BlastKOALA (Kanehisa et al., 2016), обеспечивающего поиск ортологов аннотированных генов на основе гомологий.

Глава 3. Разнообразие прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива¹

3.1. Литологическая и геохимическая характеристика изученных образцов донных отложений

Литологическое описание образцов

Изученные образцы донных отложений представлены глинистыми и песчано-глинистыми алевритами с варьирующей долей песчаной (1-43%, для большинства образцов – 15–23%; рис. 3а) и пелитовой примесей (12–50%).

Цвет осадков варьируется от темно-серого до серого с зеленоватым оттенком (рис. 3б). На большинстве станций осадки имеют характерный запах сероводорода. Текстура пятнистая, полосчатая, неоднородная, с многочисленными микролинзами песчаного алеврита. Консистенция осадков варьируется от текучей до текуче-пластичной, плотность составляет 1,26–1,43 г/см³.

Газонасыщенные осадки

Сейсмоакустические исследования выявили аномалии в структуре донных отложений в проливе Великая Салма Кандалакшского залива, обозначенные как зоны газонасыщенных осадков или «газовые шапки» (рис. 3г).

Эти структуры были идентифицированы благодаря их характерной форме на сейсмоакустических профилях, обусловленной изменениями акустического импеданса из-за присутствия газа. Газонасыщенные осадки создают контраст в акустической жесткости по сравнению с окружающим материалом, что делает их видимыми на профилях. Эти структуры располагаются в микрограбенах – локальных топографических депрессиях, связанных с накоплением газа в осадках.

¹ Результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в следующих научных статьях автора:

1. Бадмадашиев Д.В., Строева А.Р., Клюкина А.А., Полудеткина Е.Н., Бонч-Осмоловская Е.А. Филогенетическое разнообразие прокариотных сообществ поверхностных слоев донных отложений Кандалакшского залива Белого моря // Микробиология. – 2023. – Т. 92, № 6. – С. 581-594. EDN: CYSXJT (Импакт-фактор 1,034 (РИНЦ)) [Badmadashiev D.V., Stroeveva A.R., Klyukina A.A. Poludetkina E.N., Bonch-Osmolovskaya E.A. Phylogenetic Diversity of Prokaryotic Communities of the Upper Sediment Layers of the Kandalaksha Bay, White Sea // Microbiology. – 2023. – V. 92, № 6. – P. 807-818. EDN: QAUJXI (Импакт-фактор 1.156 (JIF), Q 4; 0.347 (SJR), Q 3)] Вклад автора в печатных листах: (1,42/1,14). Здесь и далее в скобках приведён объем публикаций в печатных листах и вклад автора в печатных листах.

2. Badmadashiev D.V., Stroeveva A.R., Klyukina A.A. Poludetkina E.N., Bonch-Osmolovskaya E.A. Stratification of Prokaryotic Communities in the White Sea Bottom Sediments // Microbiology. – 2023. – V. 92 (Suppl. 1). – P. S83-S87. EDN: LNGLVJ (Импакт-фактор 1.156 (JIF), Q 4; 0.347 (SJR), Q 3) (0,36/0,29)

3. Badmadashiev D.V., Stroeveva A.R., Klyukina A.A. Poludetkina E.N., Bonch-Osmolovskaya E.A. Study of Stratification of Prokaryotic Microbial Communities in Sediments of Velikaya Salma Strait and Kandalaksha Bay, the White Sea // Current Microbiology. – 2025. – V. 82. – P.225. DOI: 10.1007/s00284-025-04199-w (Импакт- фактор 2.6 (JIF), Q 3; 0.621 (SJR), Q 2) (1,24/0,99)

Подробный литологический анализ «газовых шапок» показал, что их отложения являются однородными. На поверхности залегает тонкий (2–5 см) слой желтовато-коричневого окисленного алеврита, под которым обнаружен черный пелитовый алеврит с высоким содержанием гидротроилита (рис. 3в). Осадки обладают запахом сероводорода, а также признаками «кипения» и текстур дегазации.

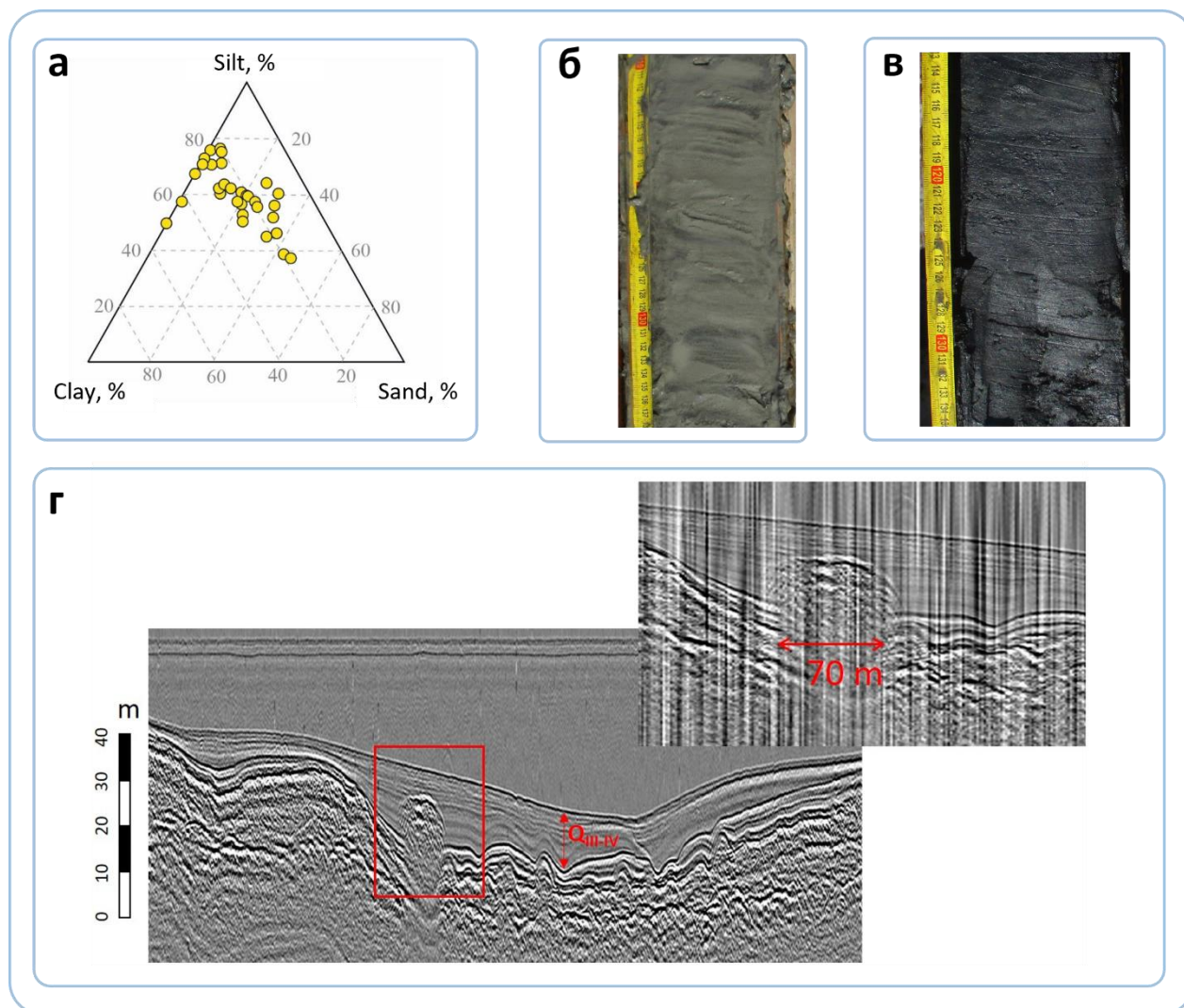


Рис. 3. Геологическая характеристика образцов донных отложений Кандалакшского залива. **а** – гранулометрический состав исследованных образцов; **б, в** – фотографии двух типов образцов кернов донных отложений, отобранных в проливе Великая Салма; **г** – пример отображения структуры «газовой шапки» в зоне газонасыщенных отложений пролива Великая Салма по результатам сейсмоакустического профилирования.

Содержание газов в донных отложениях

Измерение содержания CH_4 проводилось на всем доступном профиле осадков (рис. 4). Максимальные значения CH_4 были обнаружены в нижних частях осадков

из зоны «газовых шапок» и достигали до 184,2 мкг/мл. Медианное содержание CH₄ в двухметровых профилях составило 1,63 мкг/мл для «газовых шапок» и 0,01 мкг/мл для фоновых проб. В верхних 50 см медианное содержание CH₄ было 43,80 нг/мл и 1,59 нг/мл для "газовых шапок" и фоновых проб соответственно.

Статистически значимые различия в концентрации CH₄ между фоновыми и «газовыми шапками» обнаружены как в пределах всего профиля ($p = 6,64 \times 10^{-8}$), так и в верхних 50 см ($p = 0,01$). Установлена слабая корреляция между содержанием CH₄ и CO₂, а также умеренная корреляция между глубиной станции отбора и содержанием CH₄ в зонах «газовых шапок». Содержание H₂ по вертикальному профилю было неравномерным. При этом такая зависимость не наблюдалась в фоновых точках. Изотопные исследования углерода и водорода метана указывают на биогенное происхождение метана, что выражается в характерных значениях $\delta^{13}\text{C}_{\text{CH}_4}$ (от -82,4 до -92,8‰) и $\delta^{13}\text{D}_{\text{CH}_4}$ (от -212,2 до -227,4‰).

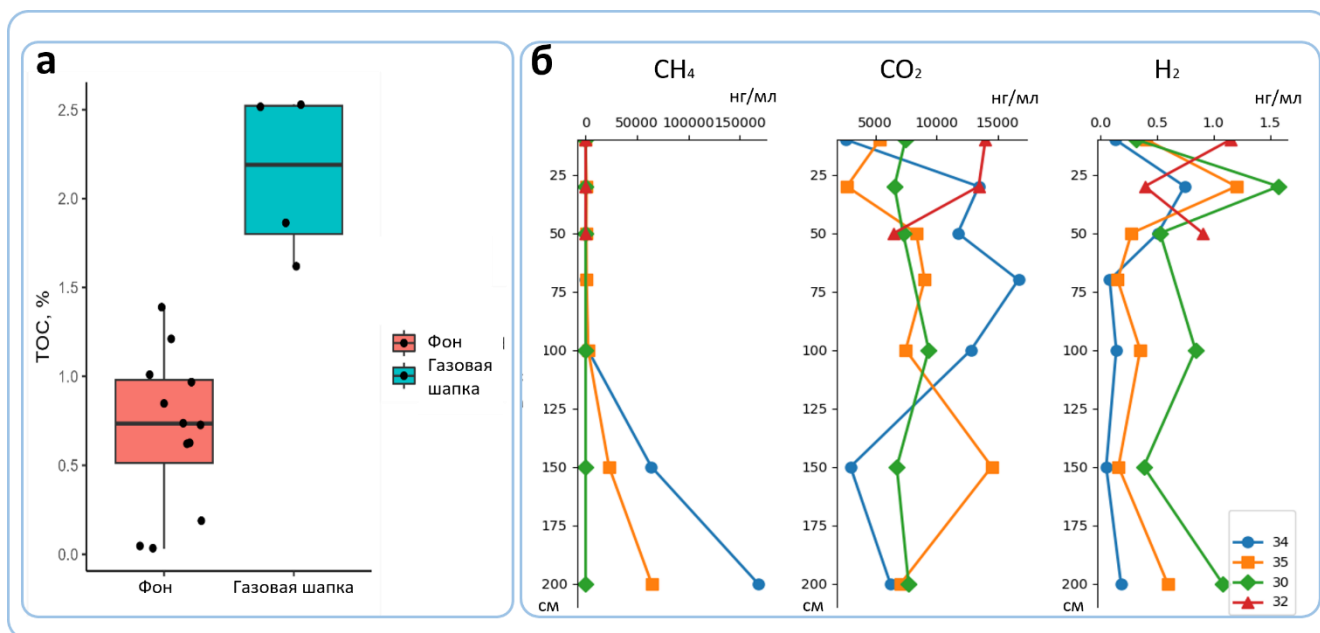


Рис. 4. Геохимическая характеристика донных отложений Кандалакшского залива. **а** – содержания общего органического углерода, **б** – концентрация CO₂, CH₄ и H₂ в образцах, отобранных в точках S-30, S-32, G-34, G-35.

Общий органический углерод

Горизонтальное распределение содержания общего органического углерода в верхних 10 см отложений пролива Великая Салма, определенное методом пиролиза

в образцах 2021 г., изменяется в диапазоне от 0,38 до 2,01%, закономерно увеличиваясь к береговой зоне.

Содержание общего органического углерода в донных отложениях пролива Великая Салма по результатам исследования образцов, отобранных в 2022 г., варьировало от 0,03% (точка S-01, глубина 10 см нпмд) до 2,53% (точка G-23, глубина 40 см нпмд) от сухой массы отложений (рис. 4). В фоновых пробах концентрации общего органического углерода составляли 0,03–1,39%, тогда как в зонах "газовых шапок" этот показатель варьировал от 1,62% до 2,53%. Среднее содержание общего органического углерода в фоновых образцах и в пробах из зоны «газовых шапках» также значительно различалось ($p = 0,000541$, 1000000 перестановок), составляя 0,70% и 2,13% соответственно (рис. 4).

3.2. Профилирование прокариотных сообществ донных отложений по гену 16S рРНК

В 2021 году из образцов приповерхностных донных отложений пролива Великая Салма с глубины 10 см нпмд было получено 3491601 сырых последовательностей, что в среднем составляет 37144 последовательностей на образец. После прохождения контроля качества в среднем на образец оставалось 25573 последовательностей.

В 2022 году в ходе высокопроизводительного секвенирования ампликона V4-региона гена 16S рРНК для 55 образцов донных отложений Кандалакшского залива, отобранных с глубин 2, 10, 30 и 50 см нпмд, было получено 753544 сырых последовательностей, в среднем по 13700 на образец. После контроля качества оставалось 537135 последовательностей, при среднем количестве 9766 на образец.

В 2023 году для образцов донных отложений, отобранных в Кандалакшском заливе, бухте Биофильтров и литорали эстуария р. Черной с глубин 10, 30, 50, 70, 100, 150 и 200 см нпмд, было проведено высокопроизводительное секвенирование ампликона V4-региона гена 16S рРНК. Количество сырых последовательностей составило 324899 что в среднем на образец составило 14126 последовательностей. После прохождения контроля качества сохранилось 126949 последовательностей, в среднем по 5519 на образец.

При описании процентного содержания упоминаемых таксонов результаты даются как относительная численность представителей соответствующего таксона от общего количества обнаруженных последовательностей региона V4 гена 16S рРНК.

3.2.1. Пролив Великая Салма

В период с 2021 по 2023 гг. проводился отбор образцов донных отложений в относительно мелководной части Кандалакшского залива Белого моря – в проливе Великая Салма. Места отбора включали два типа станций: участки, расположенные в зонах «газовых шапок» и повышенного содержания общего органического углерода, приуроченных к понижениям рельефа морского дна, и фоновые станции, не обладающие данными признаками. В 2021 г. были собраны образцы с глубины 10 см нпмд. В 2022 г. диапазон глубин отбора составил 2-50 см нпмд, что обеспечило возможность изучения вертикальной стратификации. В 2023 г. глубины отбора были расширены до 10-200 см нпмд, что позволило более детально изучить характер стратификации прокариотных сообществ в толще осадка на значительном интервале глубин.

3.2.1.1. Приповерхностный слой донных отложений пролива Великая Салма

Количество уникальных ASV в образцах приповерхностных слоев донных отложений пролива Великая Салма, отобранных 2021 г. варьировалось от 277 до 991. Оценка числа ASV по индексу Chao1 колебалась от 278,43 до 1015,39, а индекс разнообразия Шеннона изменялся в пределах от 7,45 до 9,00. Эти метрики α -разнообразия указывают на значительное биоразнообразие прокариот в верхних слоях донных отложений пролива Великая Салма.

Для анализа таксономической структуры прокариотных сообществ в исследованных образцах приповерхностных донных отложений Кандалакшского залива использовались образцы, отобранные в проливе Великая Салма в 2021 г. Анализ показал, что наибольшую долю во всех образцах занимают представители домена *Bacteria* (91,4–99,1%). Среди филумов этого домена наибольшую долю занимали *Pseudomonadota* (18,0–54,9%) и *Desulfobacterota* (8,0–42,6%), совокупно

представляя около половины от всего обилия обнаруженных ASV. Филумы *Bacteroidota* (5,1–11,6%), *Myxococcota* (0,8–11,2%), *Planctomycetota* (1,6–6,4%), *Acidobacteriota* (1,5–5,3%), *Actinomycetota* (0,5–6,6%), *Cyanobacteriota* (0,0–19,4%), *Campilobacterota* (0,0–24,0%), *Chloroflexota* (0,0–3,8%), *Nitrospirota* (0,0–2,2%), *Verrucomicrobiota* (0,4–1,9%) и филум-кандидат NB1-j (0,3–4,8%) выступали в качестве групп среднего обилия в исследованных образцах. Среди представителей *Archaea* (до 8,6% от всего обилия ASV) филумы *Thermoproteota* (9,0–88,2% от всего обилия обнаруженных ASV *Archaea*) и *Nanobdellota* (12,3–73,2% от всего обилия обнаруженных ASV *Archaea*) численно преобладали над остальными и составляли в сумме до 99% от всех последовательностей, отнесенных к домену *Archaea*.

Филум *Pseudomonadota* состоял преимущественно из двух классов: α -*Proteobacteria* (1,4–16,0% от общего обилия обнаруженных ASV) и γ -*Proteobacteria* (13,0–37,2% от общего обилия обнаруженных ASV). Последний был одним из самых распространенных классов микроорганизмов в исследованных образцах донных отложений. Большинство представителей филума *Desulfobacterota* в образцах относились к классам *Desulfobacteria* и *Desulfobulbia*.

На родовом уровне из всего имеющегося разнообразия невозможно выделить какой-либо таксон в качестве доминирующего ни в одном исследованном образце донных отложений (рис. 5). Среди культивируемых микроорганизмов самыми распространенными были представители рода *Woeseia* (филум *Pseudomonadota*), которые также являлись в среднем наиболее представленными прокариотами во всех исследованных образцах (до 7,5%). Исключением являются образцы WS.06, WS.10, WS.14, WS.15, WS.19, WS.32 и WS.47, где доля *Sulfurovum* (филум *Campylobacterota*) доходила до 15,5% (WS.32). Также в образцах WS.32, WS.39, WS.40, WS.41 и WS.42 наблюдалось увеличение представленности рода *Thiohalophilus* (филум *Pseudomonadota*, до 7,0%). Образец WS.46 выделялся среди остальных заметным количеством *Colwellia* (филум *Pseudomonadota*, 7,5%). Остальные культивируемые формы микроорганизмов занимали, как правило менее 1% от всего обилия прокариот в исследованных образцах донных отложений.

Наибольшую долю среди ASV, отнесенных к домену *Archaea*, занимали представители рода *Nitrosopumilus* (0,1–6,9% от общего количества прокариот). Не удалось обнаружить корреляцию между геологическими и геохимическими характеристиками исследуемых донных отложений с глубины 10 нпмд и составом населяющих их прокариотных сообществ.



3.2.1.2. Стратификация микробных сообществ в донных отложениях пролива Великая Салма

Для исследования вертикальной стратификации прокариотных сообществ в донных отложениях мелководной части Кандалакшского залива, пролива Великая Салма, использовались образцы, отобранные в 2022 (глубина отбора до 50 см нпмд) и 2023 (глубина отбора до 100 см нпмд) гг. Исследование таксономического разнообразия микробных сообществ, заселяющих фоновые станции осадков Кандалакшского залива, показало, что все исследованные образцы можно подразделить на две группы: стратифицированные в пределах 50 см нпмд и те, в которых стратификация на указанных глубинах отсутствовала (образцы «газовых шапок»). Стратифицированные образцы далее будут называться фоновыми.

Как и в исследовании 2021 г., на уровне домена большую часть прокариотического разнообразия составляли бактерии, от 84,5% до 99,6%. При этом относительное содержание архей варьировало в более широких пределах, чем в верхних 10 см (2021 г.) - от 0,4% до 15,2%. В большинстве исследованных станций независимо от типа станции доля архей была минимальной на глубинах 2 и 10 см нпмд, увеличиваясь на глубинах 30 и 50 см нпмд, обычно с максимумом на глубине 30 см нпмд.

На глубине 30 и 50 см нпмд таксономический состав сообществ фоновых станций в проливе Великая Салма изменялся (рис. 6): существенно сокращалась доля *Desulfobacterota*, *Actinobacteriota*, *Bacteroidota* и *Мухосoccota*. В то же время наблюдалось значительное увеличение представителей филумов *Caldatribacteriota* и *Chloroflexota*, практически отсутствующих в верхних слоях. Представители *Pseudomonadota* также увеличивались в относительной численности по сравнению с приповерхностными горизонтами.

Среди архейных филумов выделялся филум *Thermoproteota*, особенно в верхних горизонтах, за которым следовал *Nanobdellota*, не имеющий явно выраженного паттерна вертикального распределения. Содержание *Methanobacteriota* увеличивалось с глубиной, в то время как *Asgardarchaeota* были наиболее обильными в более глубоких горизонтах - 30 и 50 см нпмд.

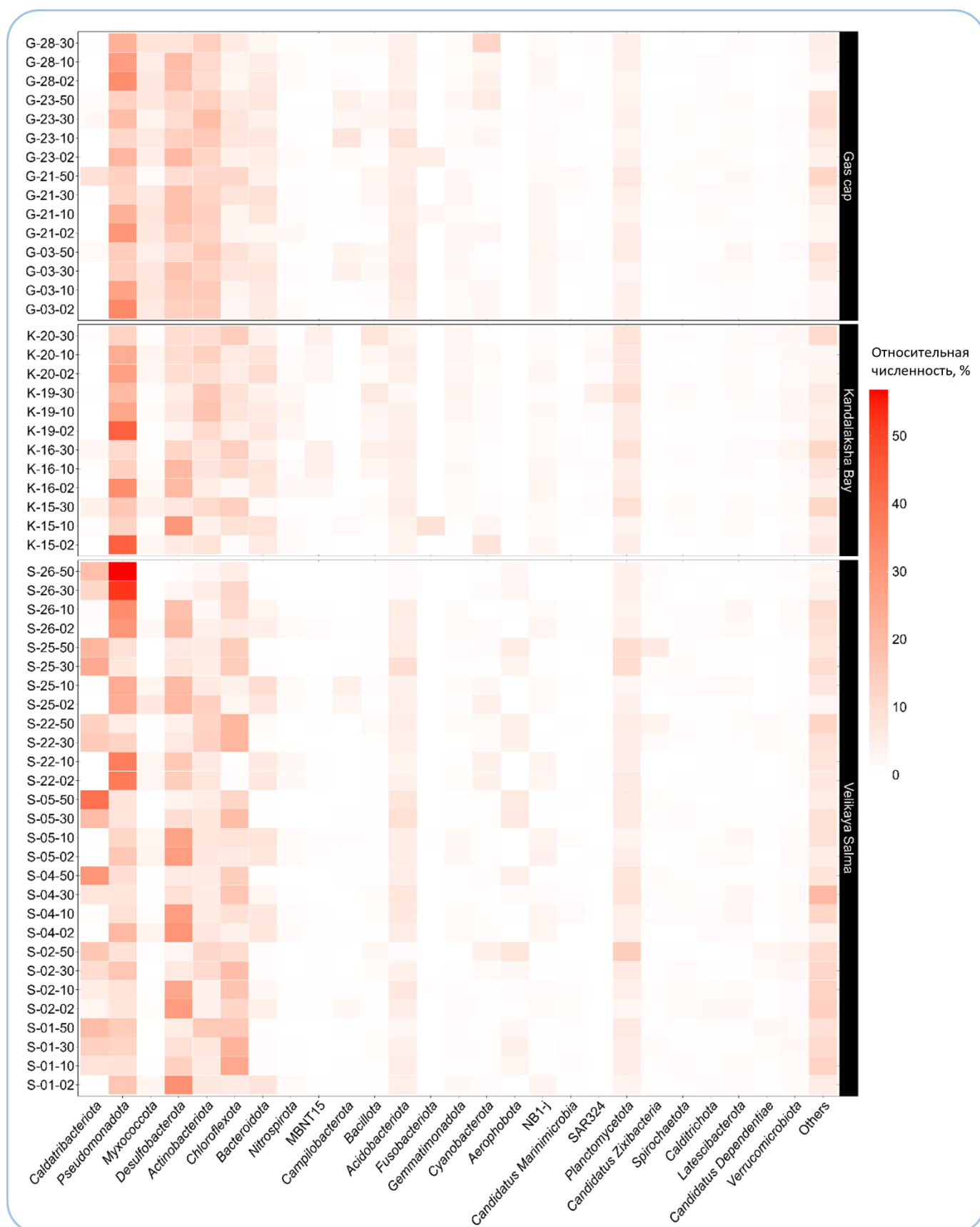


Рис. 6. Таксономический состав прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива на уровне филума, полученный из последовательностей гена 16S рРНК, выделенных из образцов 2022 г.

Таксономический анализ микробных сообществ донных отложений мелководной части Кандалакшского залива, пролива Великая Салма, на уровне рода выявил четко выраженную вертикальную стратификацию (рис. 7). Сообщества верхних горизонтов (2 и 10 см нпмд) характеризовались сходным составом и доминированием микроорганизмов, предположительно являющихся потребителями лабильной органики, а также сульфатредуцирующих бактерий.

В более глубоких горизонтах (30 и 50 см нпмд) наблюдалось снижение общего разнообразия и отчетливое преобладание отдельных таксонов, доля которых могла достигать 50% от общей численности. Кроме того, в этих горизонтах отмечено увеличение доли некультивируемых микроорганизмов с малоизученными или неизвестными метаболическими свойствами, а также потенциальных деструкторов сложных органических соединений. Верхние слои осадков (2 и 10 см нпмд) демонстрировали структурное сходство с микробными сообществами, ранее описанными для проб, отобранных в 2021 году. *Woeseia* преобладали в верхних горизонтах, представители семейства *Sandaracinaceae* также были достаточно обильны, но их относительная численность резко снижалась ниже горизонта 10 см. Также наблюдалась высокая относительная численность представителей группы PHOS-HE36, относящихся к филуму *Bacteroidota*.

Среди сульфатредуцирующих бактерий наиболее обильными были представители некультивируемых групп SEEP-SRB1 и Sva0081. Некультивируемые члены семейства *Nyphomicrobiaceae* и рода *Mycobacterium* встречались во всех образцах, при этом доля последнего возрастала с глубиной. Представители семейства *Anaerolineaceae* демонстрировали стабильное присутствие в горизонтах 2-50 см, однако их численность снижалась в нижних горизонтах на станциях в районе пролива Великая Салма.

Нижние горизонты – 30 и 50 см нпмд – характеризовались формированием сообществ с пониженным содержанием сульфатредукторов (в частности SEEP-SRB1 и Sva0081) и увеличенной долей других таксонов. Исключение составлял род *Desulfatiglans*, доля которого возрастала с глубиной, достигая максимальных значений в слоях 30 и 50 см.

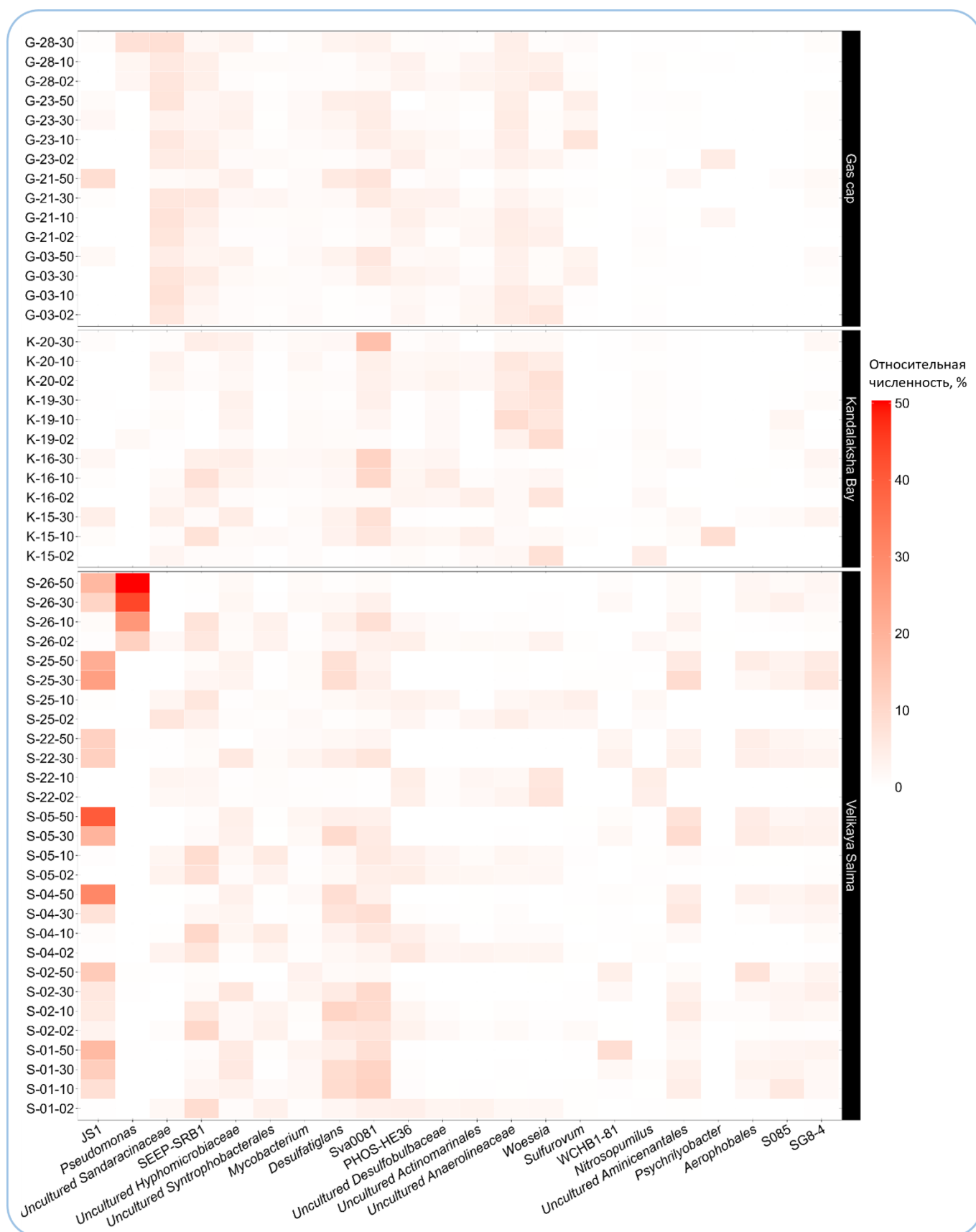


Рис. 7. Таксономический состав прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива на уровне рода, полученный из последовательностей гена 16S рРНК, выделенных из образцов 2022 г. Наиболее крупные по относительной численности роды прокариот.

Группа некультивируемых бактерий JS1, слабо представленная в горизонтах 2 и 10 см, становилась доминирующей в глубоких горизонтах, достигая до 41,0% на глубине 50 см. Относительное количество представителей порядков *Aminicenantales* и *Aerophobales*, а также групп S085, SG8-4 и WCHB1-81 возрастало с глубиной.

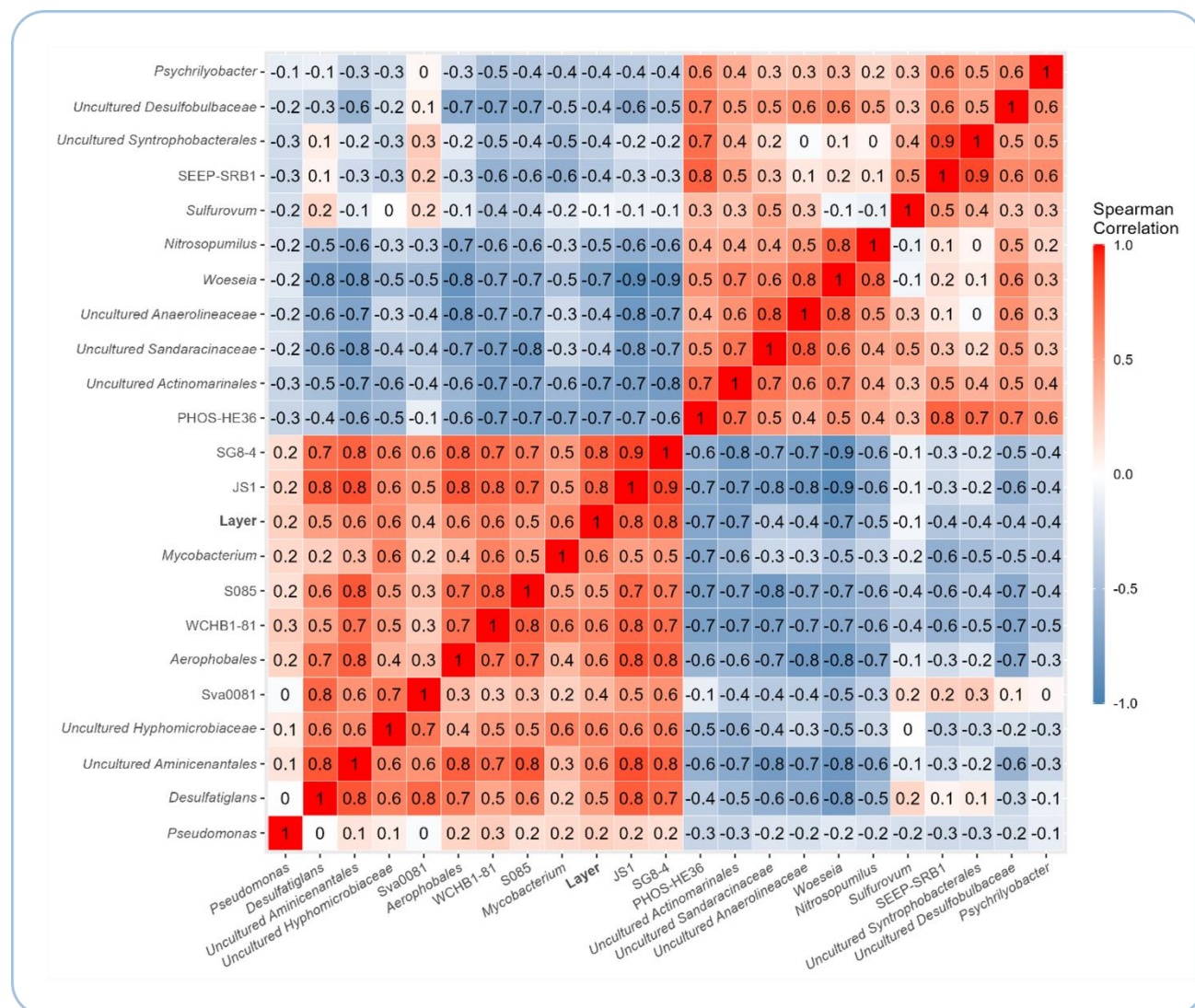


Рис. 8. Тепловая карта корреляции относительной численности наиболее заметных таксонов прокариот в донных отложениях Кандалакшского залива между собой и глубиной залегания слоя по результатам профилирования по региону V4 гена 16S рРНК.

Несмотря на общую малую представленность, представители рода *Pseudomonas* резко увеличивали свою долю на станции S-26, достигая до 46,4% в горизонте 50 см. Изменения в структуре микробных сообществ могут отражать значительные изменения в условиях среды в горизонтах 30 и 50 см по сравнению с вышележащими слоями. Для родов *Desulfatiglans*, и *Mycobacterium*, группы JS1,

Sva0081, SG8-4, S085, WCHB1-81, а также некультивируемых представителей порядков *Aerophobales*, *Aminicenantales* и семейства *Hyphomicrobiaceae* была установлена положительная корреляция с увеличением глубины (рис. 8).

При рассмотрении глубинных горизонтов (70-100 см нпмд) фоновых станций наблюдалось доминирование в сообществе таких таксонов, как JS1 (до 15,7%), *Thiohalophilus* (до 40,8%) и *Sulfurimonas* (до 15,9%) (рис. 9). Среди стабильных средне-обильных компонентов сообществ выделялись бактерии род *Desulfatiglans* (до 3,4%) и некультивированные представители порядка *Aminicenantales* (до 4,6 %) и семейства *Hyphomicrobiaceae* (до 4,2%).

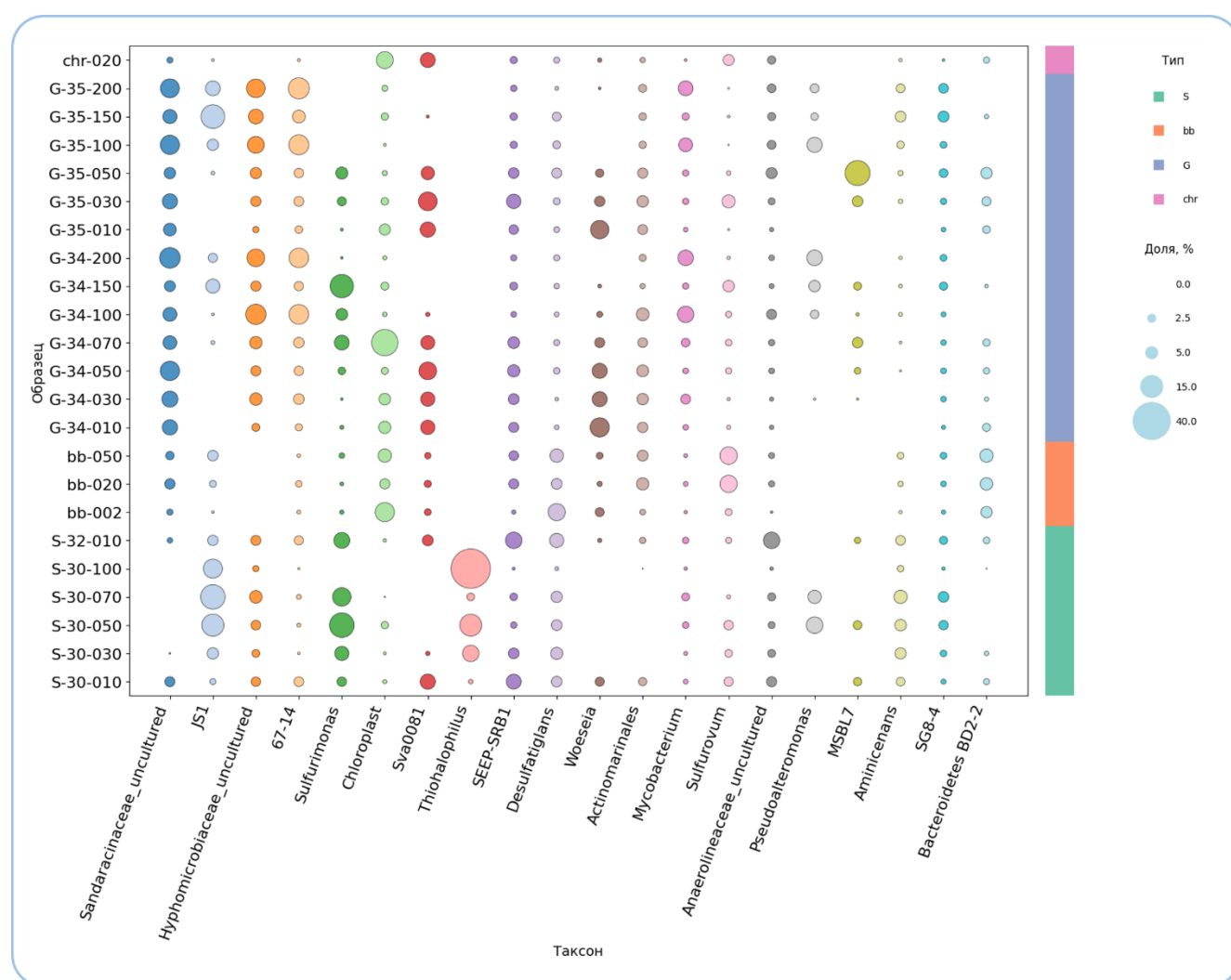


Рис. 9. Таксономический состав прокариотных сообществ на родовом уровне (по результатам профилирования по гену 16S рРНК) в образцах донных отложений (глубины 10-200 см нпмд) пролива Великая Салма (S), зоны «газовых шапок» (G), бухты Биофильтров (bb) и литорали р. Черной (chr). Образцы отобраны в 2023 г.

Полученные данные свидетельствуют о наличии сильной выраженной стратификации по составу прокариотных сообществ в зависимости от глубины

залегания населяемого ими горизонта в толще осадка в фоновых станциях. Граница смены сообществ располагается между 10 и 30 см нпмд.

3.2.1.3. Газовые шапки

Изучение прокариотных сообществ донных отложений зоны «газовых шапок» проводилось для образцов, отобранных в 2022 и 2023 гг. На уровне родов в микробных сообществах донных отложений из зоны «газовых шапок» пролива Великая Салма отмечалось высокое разнообразие микроорганизмов (рис. 7). Несмотря на невозможность выделения явно доминирующих таксонов в интервале глубин 2–70 см нпмд, отдельные группы микроорганизмов регулярно присутствовали в заметных количествах в большинстве образцов.

В отличие от фоновых станций пролива Великая Салма, для газонасыщенных осадков нехарактерна выраженная вертикальная стратификация в верхних 50 см осадка: состав микробных сообществ оставался относительно стабильным на этих глубинах. Наиболее обильные таксоны в этих зонах соответствовали тем, что были выявлены в верхних горизонтах (2 и 10 см нпмд) фоновых станций, а также в поверхностных образцах, отобранных в 2021 г.

Органотрофные *Sandaracinaceae* демонстрировали стабильное вертикальное распределение в зонах «газовых шапок», их относительная численность достигала до 8,2% в приповерхностных горизонтах. Сходное равномерное распределение по вертикальному профилю проявляли и представители семейства *Anaerolineaceae*, присутствие которых оставалось стабильным в исследованных точках. Представители рода *Woeseia* были наиболее многочисленны в верхних горизонтах осадков, однако их численность постепенно снижалась с глубиной.

В зоне «газовых шапок» наибольшая относительная численность оказалась у некультивируемых сульфатредуцирующих бактерий групп SEEP-SRB1 и Sva0081, доля которых достигала соответственно 11,1% и 6,9%. Их относительное количество лишь незначительно снижалось с увеличением глубины. Противоположную тенденцию демонстрировали *Desulfatiglans* – их относительное содержание увеличивалось в более глубоких слоях.

Сообщества «газовых шапок» демонстрируют относительно однородный состав на глубинах до 70 см нпмд. В более глубоких горизонтах отложений возрастает содержание представителей следующих таксонов и некультивируемых групп: JS1 (до 14,8%), 67-14 (до 11,6%), *Hyphomicrobiaceae* (до 10,8%), *Sandaracinaceae* (до 11,2%) и *Mycobacterium* (до 7,1%) (рис. 7).

Таким образом, наибольший вклад в формирование микробных сообществ в зоне «газовых шапок», как и в верхних горизонтах фоновых точек, вносили представители SEEP-SRB1, Sva0081, *Sandaracinaceae*, *Anaerolineaceae* и *Woeseia*. Эти сообщества отражают специфические условия, формирующиеся в зоне «газовых шапок» и характеризующиеся повышенным накоплением органического вещества (рис. 4а) и благоприятной средой для процессов сульфатредукции. Однако в глубинных слоях ниже 70 см нпмд происходит изменение в составе сообществ, начинают появляться в значительных долях характерные для горизонтов 30-100 см фоновых станций таксоны вроде JS1, *Hyphomicrobiaceae* и *Mycobacterium*.

3.2.2. Глубоководная акватория Кандалакшского залива

Образцы из глубоководной части Кандалакшского залива, отобранные в 2022 г с глубин 2-30 см нпмд, продемонстрировали таксономическую структуру микробных сообществ, сходную с полученной в зоне «газовых шапок», выраженная вертикальная стратификация по профилю отложений также не наблюдалась (рис. 7). Среди наиболее представленных ASV бактерий были относящиеся к роду *Woeseia*, семействам *Anaerolineaceae* и *Sandaracinaceae*, а также к некультивируемым сульфатредуцирующим бактериям групп Sva0081 и SEEP-SRB1.

Представители рода *Psychrilyobacter* были обнаружены только в сообществах прокариот на станциях K-15, G-21 и G-23, и только в горизонтах 2 и 10 см.

Наиболее часто встречающимся архейным родом был *Nitrosopumilus*, который преобладал в горизонтах 2 и 10 см на ряде станций (K-15, K-16, K-19, S-22, S-25 и S-26).

Существенная толщина водного столба в совокупности с особенностями рельефа дна, способствующими образованию локальных понижений, вероятно,

вливают на характер аккумуляции осадочного материала. Эти условия создают более однородную среду, способствующую формированию относительно равномерной структуры прокариотных сообществ по вертикальному профилю, что отличает глубоководные участки залива от мелководной области в проливе Великая Салма.

3.2.3. Бухта Биофильтров

Прокариотные сообщества донных отложений бухты Биофильтров характеризовались относительно высоким содержанием последовательностей, отнесенных к хлоропластам, с максимальным значением до 9,7% на глубине 2 см нпмд и минимальным – 2,7% на глубине 20 см н.п.м.д (рис. 9). Это высокое относительное содержание хлоропластных последовательностей может свидетельствовать о значительном вкладе фототрофных организмов в органическое вещество донных отложений бухты.

В донных отложениях бухты Биофильтров также присутствовали потребители лабильной органики, такие как представители семейства *Sandaracinaceae* (до 2,8%) и рода *Woeseia* (до 2,1%). Их относительная доля была несколько выше в горизонтах 2 и 20 см по сравнению с горизонтом 50 см. Сульфатредуцирующие микроорганизмы в этих отложениях были представлены в основном группой SEEP-SRB1 и родом *Desulfatiglans*. Доля SEEP-SRB1 была наименьшей в горизонте 2 см, в то время как в более глубоких слоях (20 и 50 см) ее содержание достигало 2,6%. Представители *Desulfatiglans* имели максимальную долю в верхнем горизонте 2 см (7,8%), но их относительное содержание снижалось на больших глубинах.

Кроме того, среди других таксономических групп стоит выделить высокую относительную численность представителей рода *Sulfurovum*, с максимальной долей до 8,0% в горизонте 50 см, в то время как на глубине 2 см их доля была значительно ниже – 1,3%. В бухте Биофильтров также наблюдалась высокая численность некультивируемых таксонов из филума *Bacteroidota* (группа BD2-2), чья доля достигала 4,7% и была относительно стабильной в исследованном профиле. Дополнительно, заметную долю составляли микроорганизмы порядка *Actinomarinales* (до 4,1%), с максимальным содержанием на глубине 20 см нпмд.

Полученные данные могут свидетельствовать о значительном вкладе потребителей лабильной органики в процесс разложения органического вещества в донных отложениях бухты Биофильтров, а также о преобладании сульфатредукции как анаэробного терминального процесса. Наличие высокой численности сероокисляющих микроорганизмов подтверждает активное участие этих микроорганизмов в круговороте серы в экосистеме бухты Биофильтров.

3.2.4. Литораль эстуария р. Черная

В отложениях литорали эстуария р. Черной не было обнаружено в заметных количествах характерных для морских донных отложений Кандалакшского залива таксонов *Woeseia* и *Sandaracinaceae* – их доля составляла менее 1% (рис. 9). Наиболее крупным таксоном в этих отложениях оказался Sva0081, составляющий 5,9% от общего числа последовательностей. Другие сульфатредуцирующие микроорганизмы, такие как SEEP-SRB1 и *Desulfatiglans*, составляли 1,3% и 1,0%, соответственно. Также была зафиксирована относительно высокая доля микроорганизмов рода *Sulfurovum* (3,2%) и некультивируемого представителя семейства *Anaerolinaceae* (1,8%). Кроме того, в литорали эстуария р. Черной наблюдается высокое относительное содержание хлоропластных последовательностей, составляющее 7,6%.

Таким образом, несмотря на качественное сходство в составах прокариотных сообществ морских донных отложений и литорали эстуария, различия в их количественном составе и преобладании отдельных таксонов свидетельствуют о различиях в условиях среды этих двух экосистем.

3.2.5. Распространение и состав наиболее обильных в глубинных слоях зоны «газовых шапок» таксонов прокариот

Для лучшего понимания особенностей распространения некоторых таксономических групп в донных отложениях пролива Великая Салма, особенно в глубинных горизонтах зоны «газовых шапок», был изучен состав таксонов на уровне семейства. К числу таких таксонов, широко распространенных в исследуемых образцах, относятся *Sandaracinaceae*, *Hyphomicrobiaceae* и *Solirubrobacterales* (группа 67-14).

Группа 67-14 (порядок *Solirubrobacterales*), наиболее обильная в глубоких горизонтах зоны «газовых шапок», формирует обособленный кластер внутри порядка *Solirubrobacterales*, подразделяющийся на две филогенетически различимые подгруппы (рис. 10). Различия в нуклеотидном составе между группами в регионе V4 гена 16S рРНК составляли от 6 до 12%. Первая из них представлена только в сообществе пролива Великая Салма и включает ASV, характерные для верхних горизонтов (67-14-7), глубоких горизонтов (67-14-3, -5, -13), а также равномерно распределенные по вертикальному профилю (67-14-2). Уровень сходства внутри группы составлял 98%.

Вторая подгруппа обнаружена во всех исследованных сообществах. ASV 67-14-10 и 67-14-11 выявлены в малом количестве исключительно в бухте Биофильтров и литорали эстуария, тогда как 67-14-1 и 67-14-4 распространены повсеместно в образцах из пролива, демонстрируя предпочтение к глубинным горизонтам зоны «газовых шапок». Эта группа демонстрировала меньшую внутреннюю однородность – различия в нуклеотидном составе между отдельными ASV могли достигать до 8%.

Среди представителей семейства *Hyphomicrobiaceae* по результатам анализа отдельных ASV было выделено пять филогенетических кластеров, уровень сходства внутри кластеров составлял не менее 95%, а между кластерами доля различий составляла до 9%. Наиболее разнообразным является кластер Hypho-1, включающий ASV, обнаруженные исключительно в сообществах пролива Великая Салма (рис. 11). В его составе присутствуют как повсеместно распространенные ASV (Hyphomicrobiaceae-1 и -2), так и формы, тяготеющие к глубинным горизонтам (Hyphomicrobiaceae-4, -6 и -12). Кластер Hypho-2 характеризуется низкой относительной численностью и встречается лишь в отдельных горизонтах отложений Великой Салмы. ASV Hyphomicrobiaceae-9, входящий в кластер Hypho-3 вместе с культивированным видом *Methylothermalis aethiopiae*, был зафиксирован только в одном образце из зоны «газовых шапок» с глубины 200 см нпмд.

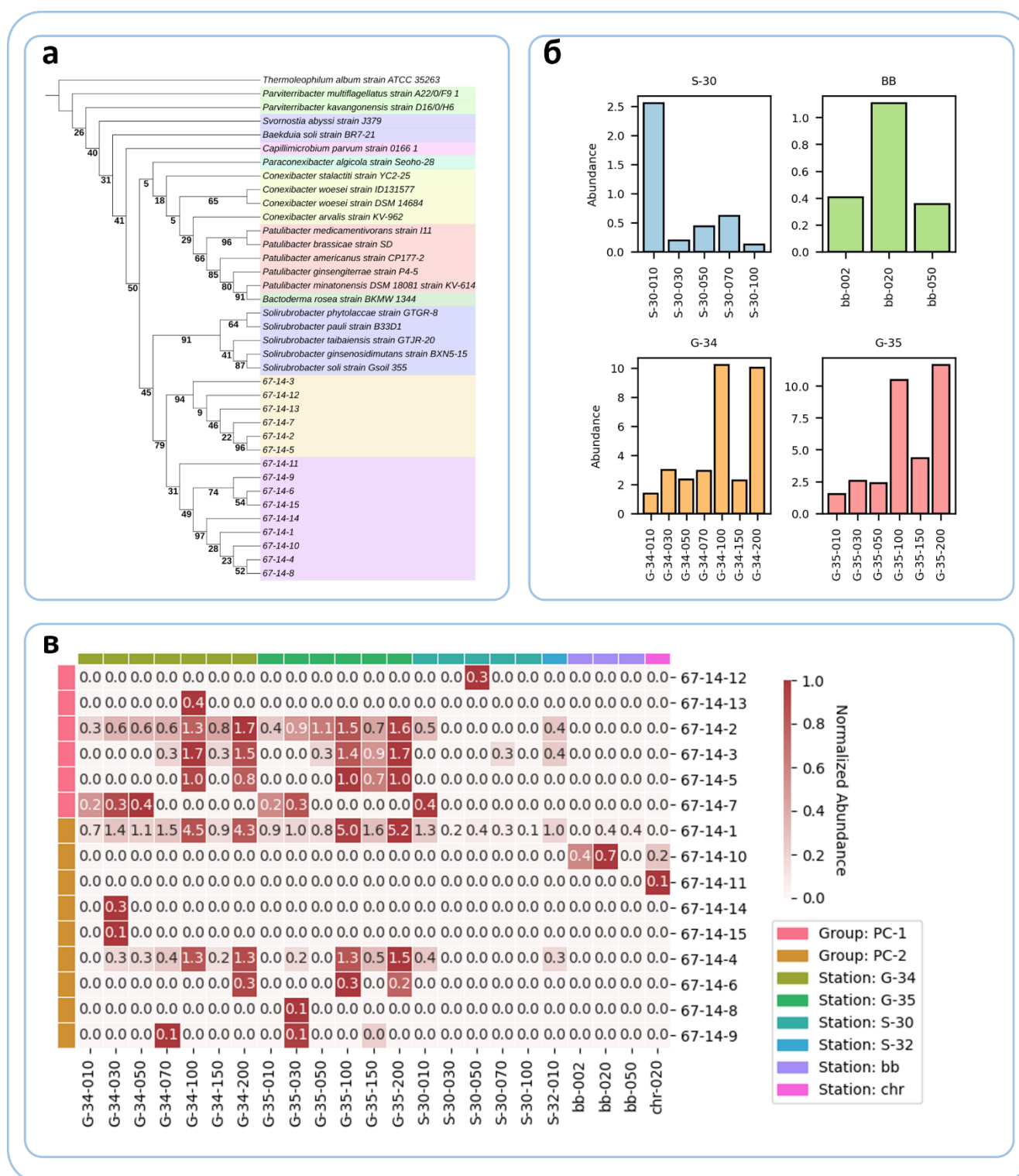


Рис. 10. Характеристика отдельных ASV, классифицированных как 67-14 (порядок *Solirubrobacterales*). **а** – Филогенетическое положение обнаруженных ASV в рамках порядка *Solirubrobacterales* на основе региона V4 гена 16S рРНК. **б** – Общая доля таксона образцов из точек S-30, G-34, G-35 и BB. **в** – Нормализованное содержание отдельных ASV в исследованных образцах. Интенсивность окраски отражает долю конкретного ASV в образце по сравнению с его содержанием в других пробах (нормализация проведена по относительной численности каждого ASV). Кластеризация ASV основана на филогенетическом сходстве.

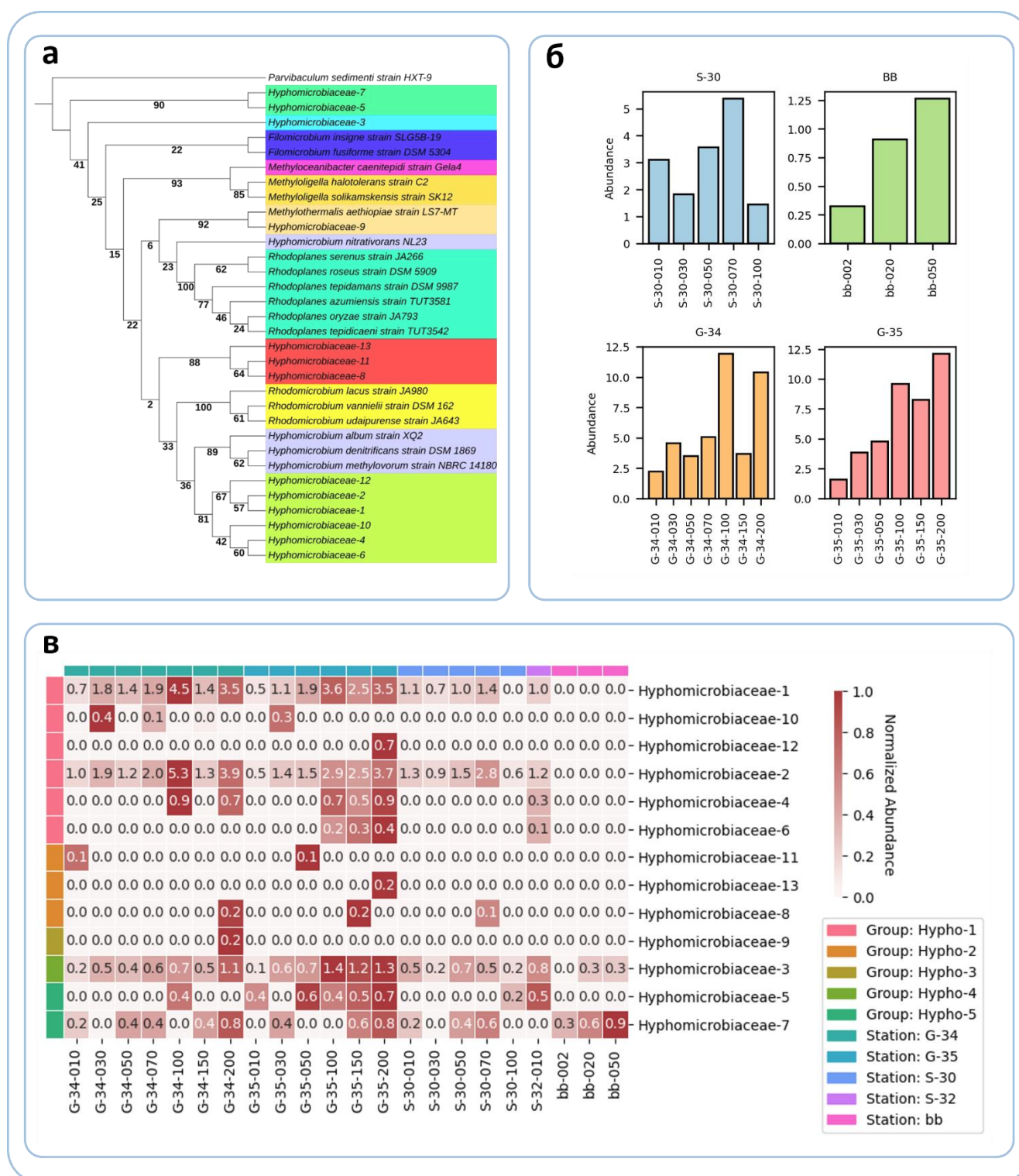


Рис. 11. Характеристика отдельных ASV, классифицированных как *Hyphomicrobiaceae*. **а** – Филогенетическое положение обнаруженных ASV в рамках семейства *Hyphomicrobiaceae* на основе региона V4 гена 16S рНК. **б** – Общая доля таксона образцах из точек S-30, G-34, G-35 и BB. **в** – Нормализованное содержание отдельных ASV в исследованных образцах. Интенсивность окраски отражает долю конкретного ASV в образце по сравнению с его содержанием в других пробах (нормализация проведена по относительной численности каждого ASV). Кластеризация ASV основана на филогенетическом сходстве.

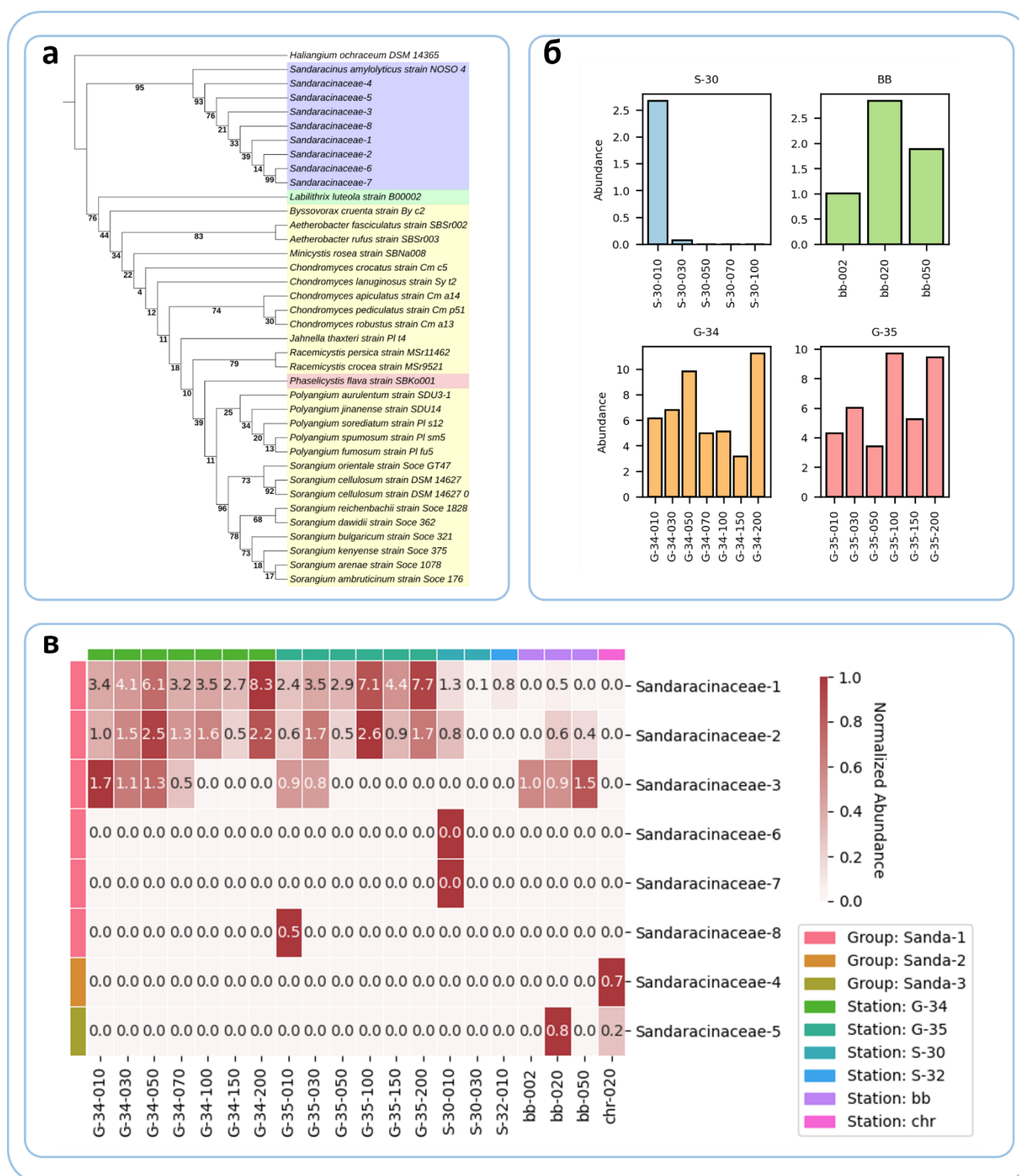


Рис. 12. Характеристика отдельных ASV, классифицированных как *Sandaracinaceae*. **a** – Филогенетическое положение обнаруженных ASV в рамках семейства *Sandaracinaceae* и родственных таксонов на основе региона V4 гена 16S рРНК. **б** – Общая доля таксона образцах из точек S-30, G-34, G-35 и BB. **в** – Нормализованное содержание отдельных ASV в исследованных образцах. Интенсивность окраски отражает долю конкретного ASV в образце по сравнению с его содержанием в других пробах (нормализация проведена по относительной численности каждого ASV). Кластеризация ASV основана на филогенетическом сходстве.

Кластеры Nupho-4 и Nupho-5, обнаруженные во всех исследованных горизонтах донных отложений пролива Великая Салма и бухты Биофилтров, формируют внешние группы по отношению ко всем остальным выявленным ASV и известным представителям семейства. Для этих кластеров наиболее близким известным родом был *Filomicrobium*.

При анализе отдельных ASV, классифицированных как представители семейства *Sandaracinaceae*, выявлена их достоверная кластеризация с единственным культивированным представителем этого таксона – *Sandaracinus amylolyticus* (рис. 12). Процент сходства обнаруженных представителей *Sandaracinaceae* с *Sandaracinus amylolyticus* по региону V4 гена 16S рРНК составлял от 89 до 91%, а между исследованными ASV – не менее 95%.

В фоновых станциях представители *Sandaracinaceae* обнаружены лишь в верхних слоях осадков (до 30 см нпмд). Внутри сформированного филогенетического кластера ASV *Sandaracinaceae*-4 и -5, встречающиеся в малом количестве исключительно в образцах из бухты Биофилтров и литорали эстуария, формируют внешнюю группу по отношению к остальным ASV и сближаются с *Sandaracinus amylolyticus*. В то же время *Sandaracinaceae*-1 и -2 широко распространены в сообществах пролива Великая Салма и бухты Биофилтров. ASV *Sandaracinaceae*-3 обнаружены исключительно в осадках зоны «газовых шапок» (до 70 см нпмд) и в пробах из Бухты Биофилтров.

Таким образом, по составу ASV в исследованных семействах были выделены компоненты, которые как широко распространены в профилях донных отложений пролива Великая Салма, так и имеют специфичное распределение по различным глубинам. Эти данные свидетельствуют о присутствии как универсальных, так и специфичных к экологическим условиям определенных глубин представителей исследованных таксонов, характерных для отдельных горизонтов донных отложений или литорали. Это позволяет глубже оценить различия и особенности формирования прокариотных сообществ в разных типах исследуемых отложений.

3.3. Метагеномный анализ прокариотных сообществ Кандалакшского залива

В результате секвенирования тотальной ДНК, выделенной из двух образцов донных отложений, отобранных в зонах «газовых шапок», были получены последовательности, на основе которых собрано 20 прокариотных геномов. Параметры сборки и их качество приведены в таблице 2. Все рассматриваемые MAG продемонстрировали значения полноты более 70% при низком уровне контаминации.

Таблица 2. Результаты сборки MAG из образцов донных отложений горизонта 30 см зоны «газовых шапок» пролива Великая Салма

MAG	Обилие, %	Полнота, %	Контаминированность, %	GC	N50, п.н.	Размер, п.н.	Классификация
11D-01	12,46	77,67	1,94	0,63	6085	3358342	<i>Polyangiales</i> SG8-38 (<i>Myxococcota</i>)
11D-02	10,72	79,78	1,29	0,47	6958	2118706	<i>Desulfobacterales</i> JAAXQD01 (<i>Desulfobacterota</i>)
11D-03	5,85	86,63	2,73	0,51	16174	2902591	<i>Anaerolineales</i> E44-bin32 (<i>Chloroflexota</i>)
11D-04	5,73	83,29	0,40	0,60	12086	1776870	<i>Hyphomicrobium</i> (<i>Pseudomonadota</i>)
11D-05	4,24	89,83	1,94	0,51	4938	2783108	<i>Syntrophobacteria</i> BM002 (<i>Desulfobacterota</i>)
11D-06	3,83	90,65	2,80	0,53	16480	2331671	<i>Bathyarchaeia</i> TCS64 (<i>Thermoproteota</i>)
11D-07	3,76	86,29	0,95	0,67	6476	1823200	<i>Solirubrobacterales</i> 67-14 (<i>Actinomycetota</i>)
11D-08	3,67	85,9	2,00	0,52	14827	2979757	<i>Anaerolineales</i> E44-bin32 (<i>Chloroflexota</i>)
11D-09	3,37	73,62	1,26	0,49	3351	2198766	<i>Nitrospirales</i> UBA8639 (<i>Nitrospirota</i>)
11D-10	3,37	96,04	1,83	0,58	13660	3906161	<i>Filomicrobium</i> (<i>Pseudomonadota</i>)
11D-11	2,78	92,73	3,88	0,49	11937	3544701	<i>Gammaproteobacteria</i> GCA-001735895 (<i>Pseudomonadota</i>)
11D-12	2,54	70,8	1,40	0,68	3671	3047657	<i>Acidimicrobiales</i> bacterium (<i>Actinomycetota</i>)
11D-13	2,46	79,15	1,71	0,58	5972	2980229	<i>Aminicenantaceae</i> bacterium (<i>Acidobacteriota</i>)
11D-14	2,45	89,28	4,20	0,40	6342	2254900	<i>Desulfobacterota</i> CR02bin9 (<i>Desulfobacterota</i>)
35D-01	13,66	88,95	3,33	0,63	8398	4036852	<i>Polyangiales</i> SG8-38 (<i>Myxococcota</i>)
35D-02	10,93	91,78	2,58	0,51	4349	3156784	<i>Syntrophobacteria</i> BM002 (<i>Desulfobacterota</i>)
35D-03	8,77	87,09	3,72	0,51	25278	3275508	<i>Anaerolineales</i> E44-bin32 (<i>Chloroflexota</i>)
35D-04	7,98	91,01	1,94	0,53	8774	2165443	<i>Bathyarchaeia</i> TCS64 (<i>Thermoproteota</i>)
35D-05	7,96	74,54	0,34	0,60	6255	1737267	<i>Hyphomicrobium</i> (<i>Pseudomonadota</i>)
35D-06	6,58	76,58	1,14	0,61	7937	1617271	<i>Methyloceanibacter</i> (<i>Pseudomonadota</i>)

Таксономическая классификация с использованием базы данных GTDB выявила значительное разнообразие представленных микроорганизмов. В целом, полученные результаты согласуются с данными по профилированию 16S рРНК: классифицированные MAG соответствуют наиболее распространенным таксонам в зоне газонасыщенных отложений с глубины 30 см нпмд.

Наиболее обильными компонентами прокариотных сообществ оказались представители группы SG8-38, составлявшие до 13,66% (35D-01) от общего количества. Следует отметить, что при классификации по базе данных Silva эта группа относится к семейству *Sandaracinaceae*. Значительный вклад также вносили представители порядка *Anaerolineales* (до 8,77%, 35D-02), а также члены семейства *Hyphomicrobiaceae*, включая род *Hyphomicrobium* (до 7,96%, 35D-05) и *Filomicrobium* (до 3,37%, 11D-11). Кроме того, в сообществе были выявлены представители группы 67-14, относящейся к порядку *Solirubrobacterales* (до 3,77%, 11D-07), а также разнообразные сульфатредуцирующие микроорганизмы, включая представителей порядка *Desulfobacterales* (до 10,72% 11D-02) и класса *Syntrophobacteria* (до 10,93%, 35D-02). Среди собранных MAG был выявлен единственный архейный таксон, относящийся к *Bathyarchaeia* (до 7,98%, 35D-04). Результаты функционального анализа MAG приведены в таблице 3.

SG8-38 (*Sandaracinaceae*)

Функциональный анализ аннотированных генов с использованием базы данных KEGG выявил у двух MAG (11D-01 и 35D-01) SG8-38 (соответствует *Sandaracinaceae* при классификации по Silva) два кластера генов, ассоциированных с деградацией ароматических соединений. Первый кластер, присутствующий в обоих MAG, содержал гены *ligW*, *hsaA*, *bphH* и *bphJ* (рис. 13a). В MAG 11D-01 этот кластер занимал весь полученный контиг, тогда как в MAG 35D-01 он был представлен в усеченном варианте (отсутствовал *ligW*), но также располагался на всем доступном контиге. Помимо этого, в MAG 35D-01 обнаружен дополнительный кластер генов, участвующих в метаболизме ароматических соединений, включающий *bphI*, *badH* и *inhA*. *LigW* кодирует 5-гидроксиванилатдекарбоксилазу, участвующую в расщеплении производных

лигнина (Peng et al., 2002; Peng et al., 2005). *HsaA* катализирует гидроксилирование ароматических колец, подготавливая их к дальнейшему разложению (Dresen et al., 2010; Suman et al., 2021; Yam et al., 2011). *BphH* и *bphJ* участвуют в метарасщеплении бензоата (Furukawa et al., 1993; Masae et al., 2005). *BphI* превращает продукты деградации ароматических колец в ацетил-КоА и пропионил-КоА (Kimura et al., 1997).

Таблица 3. Сводная таблица результатов функционального анализа некоторых MAG

MAG	Таксон	Метаболизм углерода	Метаболизм азота	Метаболизм серы	Ароматические соединения	Полисахаридные субстраты
11D-01, 35D-01	SG8-38 (<i>Sandaracinaceae</i>)	деградация полисахаридов, лигнина и бензоата	денитрификация	—	деградация лигнина и бензоата	пектин, агароза, крахмал
11D-06, 35D-04	<i>Bathyarchaeia</i>	C ₁ -метаболизм	—	—	—	—
11D-03, 11D-08, 35D-03	<i>Anaerolineales</i>	CO ₂ -фиксация (путь Вуда-Льюнгаля)	денитрификация, нитратредукция, окисление аммония	—	деградация ароматических соединений	альфа-маннан, целлобиоза, арабиноксилан
35D-02	<i>Syntrophobacteria</i>	CO ₂ -фиксация (путь Вуда-Льюнгаля), продукция ацетата	денитрификация, нитратредукция	сульфатредукция	деградация ароматических соединений	—
11D-04, 35D-05	<i>Hyphomicrobium</i>	—	—	окисление сероводорода	—	—
11D-10	<i>Filomicrobium</i>	—	денитрификация	окисление сероводорода, метаболизм сероорганических соединений	деградация ароматических соединений	—
11D-07	67-14 (<i>Solirubrobacterales</i>)	—	нитратредукция	—	—	—

В MAG 11D-01 также выявлены гены *norB*, *norC* и *nosZ*, кодирующие ферменты нитрооксид-редуктазу и редуктазу закиси азота, что указывает на наличие потенциала к денитрификации (Grabski et al., 2025).

Помимо этого, у 11D-01 обнаружены предполагаемые CAZy и PUL, предполагающие участие в деградации полисахаридов. Анализ аннотации свидетельствует о потенциальной способности данного микроорганизма расщеплять такие субстраты, как пектин (PUL0621), агарозу (PUL0652) и крахмал. В кластере, сходном с PUL0621 (связанным с деградацией пектина), обнаружены два гена, аннотированные как GH133 (амило- α 1,6-глюкозидаза) и GT4 (гликозилтрансфераза). Кластер, проявляющий сходство с PUL0652 (деградация

агарозы), содержал два гена: GH158 (глюкан 1,3-бета-глюкозидаза) и транспортную систему 2.A.2 (семейство GPH). Уровень сходства генов в обоих кластерах с известными представителями соответствующих семейств составляет 20–40%.

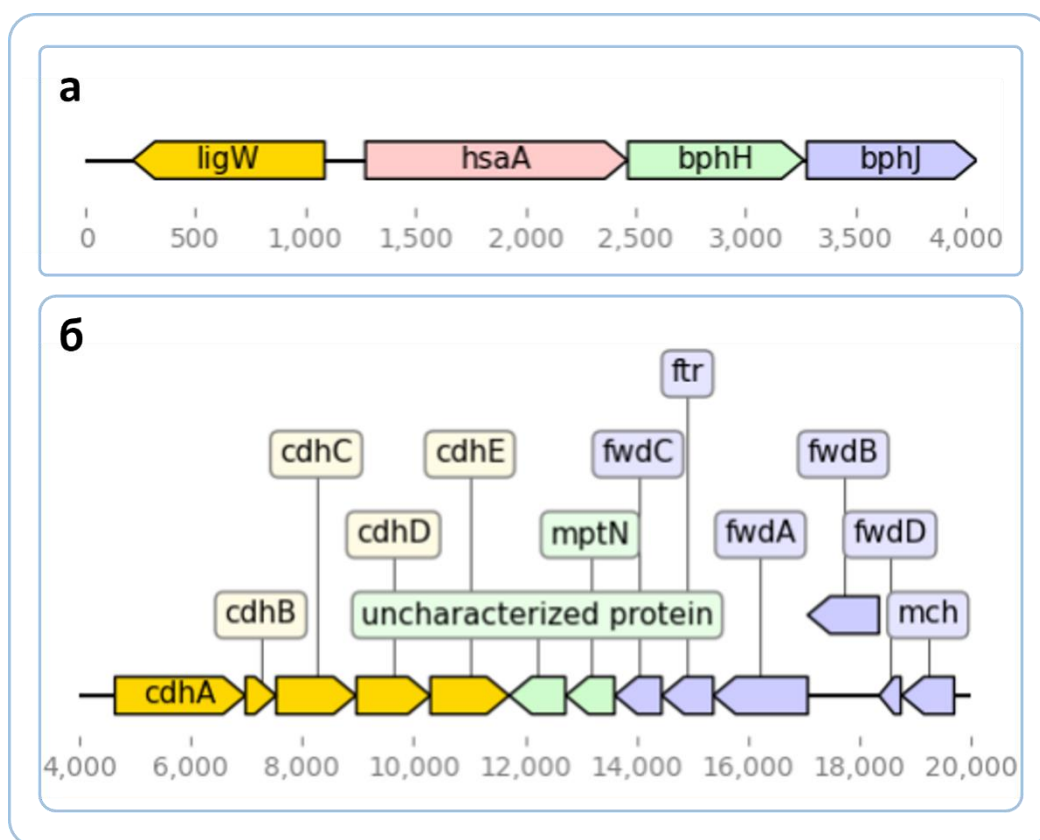


Рис. 13. Обнаруженные консервативные кластеры генов в некоторых MAG. **а** – Кластер генов, вовлеченных в разложение ароматических соединений, у SG8-38 (*Sandaracinaceae*). **б** – Кластер генов, участвующих в метаболизме C₁-соединений, у Bathy-15.

Bathyarchaeia

MAG 11D-06 и 35D-04 были классифицированы как геномы представителей класса *Bathyarchaeia*. Поскольку в обоих MAG содержались последовательности гена 16S rRNA удалось установить их филогенетическое положение в рамках таксона *Bathyarchaeia* (Zhou et al., 2018). Обнаруженные в донных отложениях Кандалакшского залива *Bathyarchaeia* были представителями подгруппы Bathy-15.

Анализ аннотированных генов с использованием базы данных KEGG выявил кластер, связанный с метаболизмом C₁-соединений, в обоих MAG Bathy-15 – 11D-06 и 35D-04 (рис. 13б). Кластер включал гены, кодирующие CODH/ACS-комплекс (*cdhABCDE*) (Maupin-Furlow, Ferry, 1996), а также гены *fwdABCD*, *ftr*, *mch* и *mptN* (Hochheimer et al., 1995; Reeve et al., 1997), участвующие в метаногенезе из CO₂. В

MAG 35D-04 кластер был представлен частично из-за ограничения длиной контига. Несмотря на неполный состав, идентифицированные гены указывают на потенциал к анаэробному окислению C₁-соединений. Наличие генов, кодирующих ферменты пути метаногенеза, свидетельствует о возможной роли организмов, представленных MAG 11D-06 и 35D-04, в преобразовании C₁-соединений и в биогеохимическом цикле углерода в донных отложениях.

Anaerolineales

В результате анализа трех MAG – 11D-03, 11D-08 и 35D-03, отнесенных к порядку *Anaerolineales* (класс *Chloroflexota*), были выявлены генетические и функциональные особенности, отражающие метаболическую специализацию на утилизации полисахаридов. Все три MAG содержат гены, участвующие в метаболизме углерода через путь восстановления CO₂ с участием ферредоксин-окислительных комплексов: *cooS*, *acsB*, *cdhD*, *cdhE* (полный набор в 11D-03 и 35D-03, частично представлен в 11D-08). Обнаружены также гены, ассоциированные с азотным и азотсвязывающим метаболизмом: *nirK* (в 35D-03) и *hao* (во всех трех MAG).

Дополнительно, во всех трех MAG были обнаружены гены метаболизма ароматических соединений. В геномах 11D-03 и 35D-03 выявлены гены: *badH*, *raaF*, *raaH*. А в 11D-08 присутствуют гены *raaF*, *raaH*, *raaG*. Помимо этого, в 11D-03 и 35D-03 были обнаружены гены цитохромоксидазного комплекса: *coxB*, *coxC*, *coxD*, что может указывать на участие в окислительном метаболизме.

Анализ потенциальных PUL показал, что все три MAG содержат как капсульные, так и деградиационные PUL. В частности, консервативным элементом для всех геномов является кластер PUL0250, ассоциированный с синтезом капсульных полисахаридов. Среди потенциальных субстратов обнаружены альфа-маннан (11D-03, PUL0378), целлобиоза (11D-08, PUL0017) и арабиноксилан (35D-03, PUL0597).

Кластер, проявляющий сходство с PUL0378 (деструкция альфа-маннана), включает широкий спектр генов, связанных с метаболизмом полисахаридов. В его составе идентифицированы гликозид-гидролазы семейств GH23 (хитиназа), GH13

(α -амилаза), GH38 (α -маннозидаза) и GH130_6 (β -1,2-маннобиозфосфорилаза), три гена гликозилтрансфераз семейства GT4, а также транспортные системы TC 3.A.1 (ABC-транспортер) и TC 9.B.2 (PTS-система). Кроме того, кластер содержит несколько генов с неизвестной функцией.

В MAG 11D-08 выявлен кластер генов, включающий набор ферментов и транспортных компонентов, частично характерных для PUL0017 (деструкция целлобиозы). Среди гликозид-гидролаз идентифицированы представители семейств GH1 (β -глюкозидазы), GH3 (β -глюкозидазы, ксилозидазы), GH13 (α -амилазы) и GH94 (целлобиофосфорилазы). В составе кластера также присутствуют два периплазматических связывающих белка с доменом Peripla_BP_3 и регуляторными элементами, предполагающие участие в системе распознавания и транспорта сахаров. Дополнительно обнаружены две транспортные системы, относящиеся к классу TC 3.A.1, обеспечивающие перенос продуктов гидролиза в клетку. Предсказанный PUL0597 (деструкция арабиноксилана) содержит кластер генов, кодирующих гены транспортной системы TC 3.A.1 и гликозид-гидролазу семейства GH3.

У обнаруженных MAG, относящихся к порядку *Anaerolineales*, идентифицирован консервативный кластер, сходный с PUL0250, который ассоциирован с биосинтезом капсульных полисахаридов. В составе кластера присутствуют гены, кодирующие транспортную систему TC 9.B.18, гликозилтрансферазу семейства GT4 и пектат-лиазу PL12, потенциально вовлеченную в модификацию полисахаридных структур.

Syntrophobacteria

MAG 35D-02 (*Syntrophobacteria* BM002) содержит гены, связанные с углеродным метаболизмом, включая компоненты пути Вуда–Льюнгдаля. Обнаружены гены *cooS* (CODH) и *acsE*, *acsB* (ацетил-KoA синтаза/декарбоксилаза). Кластер из генов *pta* и *ackA* указывает на способность к производству ацетата. Также выявлены гены *raaK* и *raaH*, вовлеченные в деградацию фенилацетата, что свидетельствует о потенциале утилизации ароматических соединений. Выявлены гены, обеспечивающие участие в процессах денитрификации. Ген *narG* кодирует α -

субъединицу нитратредуктазы, участвующую в восстановлении нитрата до нитрита, а *hao* – гидроксиламиноксидоредуктазу, участвующую в дальнейших этапах денитрификации. MAG 35D-02 обладает набором генов, необходимых для осуществления диссимиляционной сульфатредукции. Комплекс *sat–aprAB–dsrABMKJOP* обеспечивает восстановление сульфата до сульфида. Дополнительно присутствует CoADR, позволяющая восстанавливать серу до сульфида.

Hyphomicrobiaceae

MAG, классифицированные как геномы представителей семейства *Hyphomicrobiaceae*, принадлежат *Hyphomicrobium* (11D-04 и 35D-05) и *Filomicrobium* (11D-10). В обоих геномах *Hyphomicrobium* присутствуют гены *fccA* и *fccB*, кодирующие сульфиддегидрогеназу. Эти данные указывают на способность к окислению восстановленных соединений серы. В отличие от них, MAG 11D-10 (*Filomicrobium*) демонстрирует значительно более широкий метаболический потенциал. Установлено наличие полного набора генов денитрификации, включая *narA* и *narB* (нитратредуктаза), *nirS* (нитритредуктаза), *norB* и *norC* (NO-редуктаза), а также *nosZ* (N₂O-редуктаза), что указывает на способность к восстановлению нитрата до молекулярного азота. Также выявлены гены, характерные для диссимиляторного восстановления сульфата: *sat*, *aprA* и *aprB*.

Как и у представителей *Hyphomicrobium*, у *Filomicrobium* присутствуют гены *fccA*, *fccB*, а также дополнительные ферменты метаболизма DMSP (*dmdC*, *mmsA*, *acul*), что указывает на более полную реализацию пути утилизации сероорганических соединений. Наличие гена *pht5* может указывать на способность к деградации ароматических соединений (фталатов).

67-14 (*Solirubrobacterales*)

MAG 11D-07 (67-14, порядок *Solirubrobacterales*) свидетельствует о потенциале к участию в азотном цикле и демонстрирует признаки аэробного и факультативно-анаэробного метаболизма. В геноме присутствуют гены комплекса цитохром с оксидазы (*coxA-C*), обеспечивающего кислородное дыхание, а также гены *narH* и *narI* (нитратредуктаза) и *nirK* (нитритредуктаза), участвующие в процессах денитрификации. Такое сочетание метаболических путей может

указывать на способность организма адаптироваться к колебаниям кислородных условий и эффективно функционировать как в аэробных, так и анаэробных горизонтах донных отложений.

Таким образом, функциональный анализ MAG, относящихся к наиболее обильным компонентам прокариотных сообществ горизонта 30 см газонасыщенных донных отложений мелководной части Кандалакшского залива (пролив Великая Салма), выявил высокую степень метаболической адаптированности этих микроорганизмов к условиям, характеризующимся поступлением сложного органического вещества. Обнаруженные генные кластеры указывают на способность к деградации ароматических соединений (в том числе продуктов лигнинового происхождения), а также широкого спектра растительных полисахаридов, таких как агароза, арабиноксилан, целлобиоза, альфа-маннан, пектин и крахмал.

Кроме того, большинство MAG демонстрируют потенциал к анаэробному образу жизни, что выражается в наличии генов, связанных с денитрификацией и сульфатредукцией. Вместе с тем, у некоторых таксонов (например, 67-14) присутствуют признаки аэробного дыхания, что может свидетельствовать о способности адаптироваться к флуктуирующим редокс-условиям в осадках. В совокупности, данные результаты указывают на ключевую роль представленных микроорганизмов в трансформации органического вещества и функционировании биогеохимических циклов в газонасыщенных морских отложениях.

3.4. Анализ анаэробных прокариотных сообществ, обогащенных на полимерных субстратах и продуктах их разложения

Для изучения состава прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива, вовлеченных в анаэробную деструкцию полисахаридов и продуктов их разложения, было проведено культивирование накопительных культур из природных образцов, использующих агар, альгинат, ксилан, хитин, H_2 и ацетат. Культивирование накопительных культур проводилось в анаэробных условиях, при температуре $+4^{\circ}C$, в морской воде и в присутствии 100 мг/л дрожжевого экстракта. В качестве контроля использовались аналогичные

сообщества, культивировавшиеся в тех же условиях, но в отсутствие основных субстратов (только 100 мг/л дрожжевого экстракта). Срок культивирования составлял 1 месяц. После этого было проведено профилирование полученных прокариотных сообществ по генам 16S рРНК (участок V4).

В качестве инокулята были использованы объединенные образцы донных отложений, отобранные в 2022 г. в проливе Великая Салма, включавшие пробы с глубины 10 и 30 см нпмд. Выбор именно этих горизонтов обусловлен выраженной вертикальной стратификацией природных микробных сообществ: горизонт 10 см соответствует верхнему комплексу, тогда как 30 см – более глубокому и отличающемуся по составу сообществу.

Таблица 4. Показатели α -разнообразия в накопительных культурах

Накопительная культура	Субстрат	Горизонт	ASV	Индекс Шеннона	Индекс Симпсона
ac-10	Ацетат	10	100	2,78	0,83
ag-10	Агар	10	33	1,72	0,73
alg-10	Альгинат	10	33	1,64	0,66
chit-10	Хитин	10	62	2,64	0,87
h-10	H ₂ :CO ₂ (80:20)	10	33	0,48	0,14
xyl-10	Ксилан	10	73	2,60	0,84
ye-10	Дрожжевой экстракт	10	53	2,03	0,71
ac-30	Ацетат	30	117	3,33	0,93
ag-30	Агар	30	44	2,00	0,78
alg-30	Альгинат	30	47	1,81	0,71
chit-30	Хитин	30	44	1,93	0,76
h-30	H ₂ :CO ₂ (80:20)	30	21	1,01	0,42
xyl-30	Ксилан	30	56	2,35	0,85
ye-30	Дрожжевой экстракт	30	63	2,62	0,86

На основании полученных данных были рассчитаны показатели альфа-разнообразия – индекс Шеннона и индекс Симпсона (табл. 4). Наибольшее разнообразие по обоим индексам наблюдалось в накопительных культурах, инкубированных на ацетате, особенно при использовании в качестве инокулята образцов осадков, отобранных с глубины 30 см нпмд. В целом, практически для

всех исследованных субстратов показатели разнообразия были выше в тех случаях, когда посевной материал происходил из более глубокого горизонта (30 см), по сравнению с образцами с глубины 10 см нпмд.

Наименьшие значения индекса Шеннона были зафиксированы в накопительных культурах, выращенных на смеси $\text{H}_2:\text{CO}_2$ (80:20), что также сопровождалось низким числом наблюдаемых ASV. Особенно низкие значения числа ASV отмечались в культурах из горизонта 10 см на агаре и альгинате, а также на водородной смеси. Для накопительных культур на H_2 характерно выраженное доминирование одного таксона, что находит отражение в крайне низких значениях индекса Симпсона.

3.4.1. Таксономический состав анаэробных накопительных культур

Таксономический состав сообществ накопительных культур, определенный на основе анализа варибельного участка V4 гена 16S рРНК, показал, что среди наиболее распространенных таксонов в большинстве культур преобладают представители семейства *Vibrionaceae* (включая *Vibrio*, *Aliivibrio* и *Photobacterium*), филума *Bacteroidota* и рода *Halodesulfovibrio* (рис. 14). Остальные обнаруженные микроорганизмы проявляют субстратную или горизонтную избирательность.

Разложение агара в анаэробных условиях осуществляет комплекс микроорганизмов, включающий преимущественно следующие роды: *Ruminococcus* (до 37,1%), *Cellulosilyticum* (до 19,1%), *Vibrio* (до 17,1%), *Draconibacterium* (до 13,1%), *Psychromonas* (до 6,6%) и *Halodesulfovibrio* (до 36,4%).

В деструкции альгината были задействованы бактерии родов *Draconibacterium* (до 52,5%), *Vibrio* (до 46,0%), *Rhodococcus* (до 32,3%), *Shewanella* (до 15,1%), *Halodesulfovibrio* (до 10,4%).

Сульфатредуцирующие бактерии рода *Halodesulfovibrio* (до 41,8%) доминировали в сообществах, культивированных в присутствии хитина. Другими значимыми компонентами этого микробного сообщества выступали *Arcobacter* (20,5%), *Photobacterium* (15,5%), *Propionigenium* (до 6,6%), неклассифицированные представители семейства *Arcobacteraceae* (до 15,4%), а также *Aliivibrio* (до 12,8%) и *Psychrilyobacter* (до 6,3%).

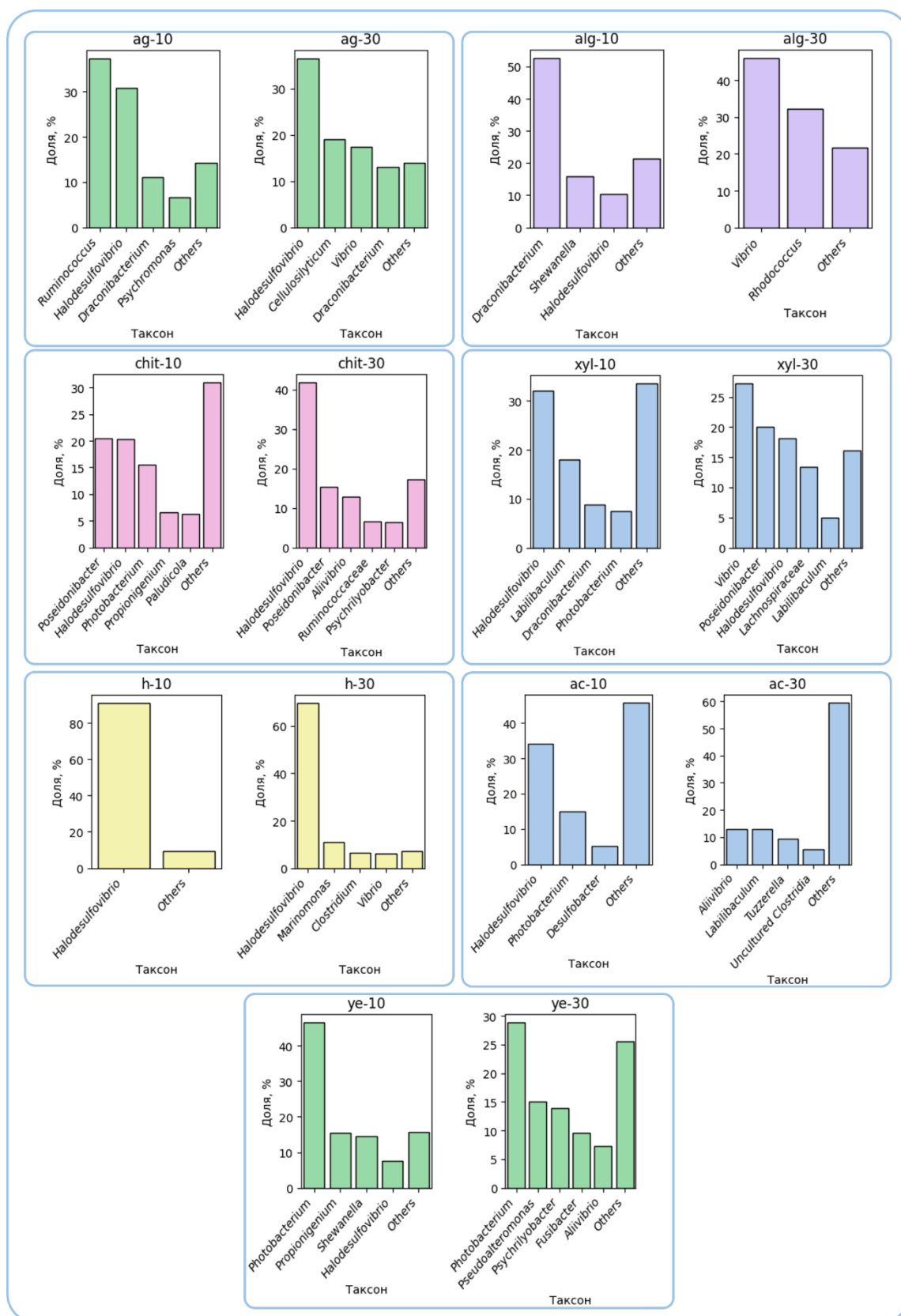


Рис. 14. Таксономический состав сообществ, обогащенных на различных субстратах по результатам профилирования по региону V4 гена 16S рРНК. Субстраты: агар (ag), альгинат (alg), хитин (chit), ксилан (xyl), H_2CO_2 (h), ацетат (ac), контрольная среда (ye). Глубины горизонтов-источников 10 и 30 см нпмд (-10 и -30, соответственно).

Сообщества, разлагающие ксилан, включали следующие доминирующие роды: *Halodesulfovibrio* (до 32,1%), *Labilibaculum* (до 18,1%), *Draconibacterium* (до 8,8%), *Photobacterium* (до 7,4 %), *Vibrio* (до 27,2%), неизвестные представители семейств *Arcobacteraceae* (до 20,1%) и *Lachnospiraceae* (до 13,4%).

В контрольной среде с 0,1% дрожжевым экстрактом в микробных сообществах преобладали представители родов *Photobacterium* (до 46,5%), *Propionigenium* (до 15,5%), *Pseudoalteromonas* (до 15,0%), *Shewanella* (до 14,6%), *Psychrilyobacter* (до 13,9%), *Aliivibrio* (до 12,9%), *Fusibacter* (до 9,5%) и *Halodesulfovibrio* (до 7,7%).

В накопительных культурах, использующих ацетат, основными таксонами были *Halodesulfovibrio* (до 34,2%), *Photobacterium* (до 15,1%), *Labilibaculum* (до 12,9%) и *Aliivibrio* (до 12,9%).

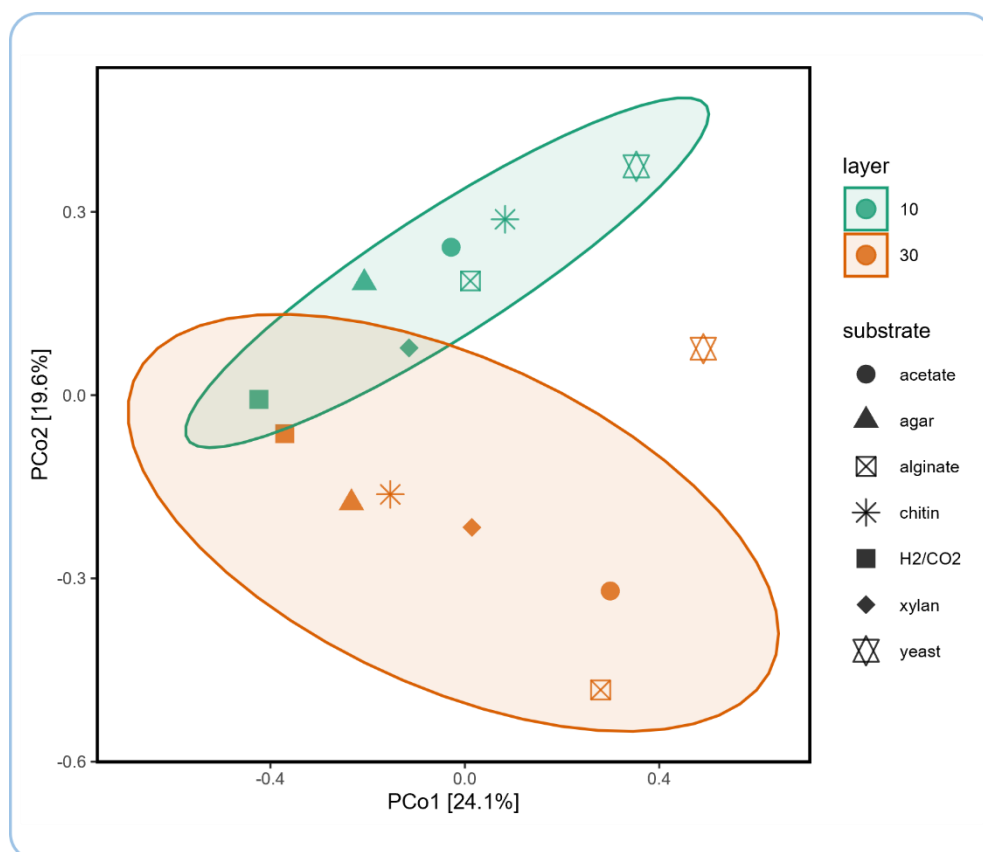


Рис. 15. β -разнообразие, наблюдаемое в исследованных прокариотных сообществах накопительных культур по результатам профилирования по региону V4 гена 16S рРНК.

При анализе микробных сообществ, культивированных на смеси $\text{H}_2:\text{CO}_2$, было отмечено их низкое видовое разнообразие и выраженное доминирование отдельных таксонов. Род *Halodesulfovibrio* (до 90,8%) выступал как основной доминант во всех горизонтах.

Результаты проведенного анализа β -разнообразия демонстрировали различия между двумя горизонтами по составу полученных из них лабораторных сообществ (рис. 15). Обнаруживается большее сходство между сообществами микроорганизмов в рамках одноименного горизонта, чем между сообществами, участвующими в разложении одного субстрата.

Исключение составляют сообщества, использующие водород и развивающиеся в контрольной среде с дрожжевым экстрактом как единственным источником углерода и энергии; их состав проявляет большее сходства на одноименном субстрате.

3.4.2. Метагеном анаэробного обогащенного сообщества, развивающегося на ксилане

В результате сборки индивидуальных геномов микроорганизмов, присутствующих в обогащенном на ксилане сообществе, удалось реконструировать 10 MAG прокариот (рис. 16). Сведения о полноте и уровне сборки, покрытии геномов и N50 представлены в таблице 5.

Наибольшее количество последовательностей было классифицировано как *Labilibaculum antarcticum* (85,11% последовательностей); вторым по обильности был *Vibrio cyclitrophicus* (6,16%). Оставшиеся MAG имели более низкое покрытие в сообществе и составляли менее 5% по результатам сборки. Их таксономическое положение было определено следующим образом (указан самый низкий установленный таксономический ранг): *Halodesulfovibrio*, *Velocimicrobium* sp., некультивируемые представители семейств *Prolixibacteraceae* и *Clostridiaceae*, *Lachnotalea* sp., *Poseidonibacter* sp., *Sedimentibacter* sp., *Acetanaerobacterium* sp.

Таблица 5. Результаты сборки MAG из обогащенного сообщества, культивированного на ксилане

MAG	Обилие, %	Полнота, %	Контаминированность, %	GC	N50, п.н.	Размер, п.н.	Классификация
DXN-01	85,11	72,04	0,268	0,36	189521	3189170	<i>Labilibaculum antarcticum</i> (Bacteroidota)
DXN-02	6,16	99,86	0,766	0,44	286943	5049010	<i>Vibrio cyclitrophicus</i> (Pseudomonadota)
DXN-03	2,71	99,4	0,788	0,45	435521	4189111	<i>Halodesulfovibrio</i> (Desulfobacterota)
DXN-04	1,67	99,32	0,223	0,36	95173	4756061	<i>Velocimicrobium</i> (Bacillota)
DXN-05	1,21	99,46	1,612	0,39	126440	6747875	<i>Prolixibacteraceae</i> SKHV01 (Bacteroidota)
DXN-06	1,04	96,51	2,531	0,33	72070	4685006	<i>Lachnotalea</i> (Bacillota)
DXN-07	0,63	90,38	1,923	0,28	16228	2930302	<i>Clostridiaceae</i> bacterium (Bacillota)
DXN-08	0,57	96,12	0,216	0,27	12445	2574363	<i>Poseidonibacter</i> (Campylobacterota)
DXN-09	0,48	82,61	1,094	0,32	6982	2774897	<i>Sedimentibacter</i> (Bacillota)
DXN-10	0,43	88,95	2,806	0,53	4668	2578480	<i>Acetanaerobacterium</i> (Bacillota)

Labilibaculum antarcticum

В метагеноме, реконструированном для *Labilibaculum antarcticum*, было идентифицировано 15 кластеров генов (рис. 16), демонстрирующих структурную организацию, характерную для PUL. Размер кластеров варьировал от 2 до 27 генов. Наиболее часто предсказываемыми субстратами выступали пектин (PUL0192, PUL0479, PUL0539), альгинат (PUL0235, PUL0654), α -глюкан (PUL0611), ксилан (PUL0345, PUL0474), а также гликаны (PUL0117), арабинан (PUL0532), ксилоглюкан (PUL0066), фруктан (PUL0008) и кластеры, ассоциированные с синтезом капсульных полисахаридов (PUL0280, PUL0499).

Состав углеводов-активных ферментов отражал специфичность кластеров к соответствующим субстратам: в пектинолитических кластерах обнаружены представители семейств PL (PL6, PL11, PL12, PL17, PL42), GH28, GH105, GH115 и GH43; в альгинат-деградирующих – PL6, PL7, PL12 и PL17; в ксиланолитических – GH10, GH43, GH67 и CE-семейства; в кластерах, связанных с α -глюканами – ферменты GH13, GH65, GH37 и CBM-домены. Во всех кластерах, ассоциированных с деструкцией полисахаридов, присутствовали транспортеры

различных семейств (включая ABC-транспортеры – TC 3.A.1, MFS – TC 2.A.2, а также специфические системы классов 1.B и 9.B). В ряде кластеров дополнительно выявлены белки сигнальной трансдукции и регуляторные белки.

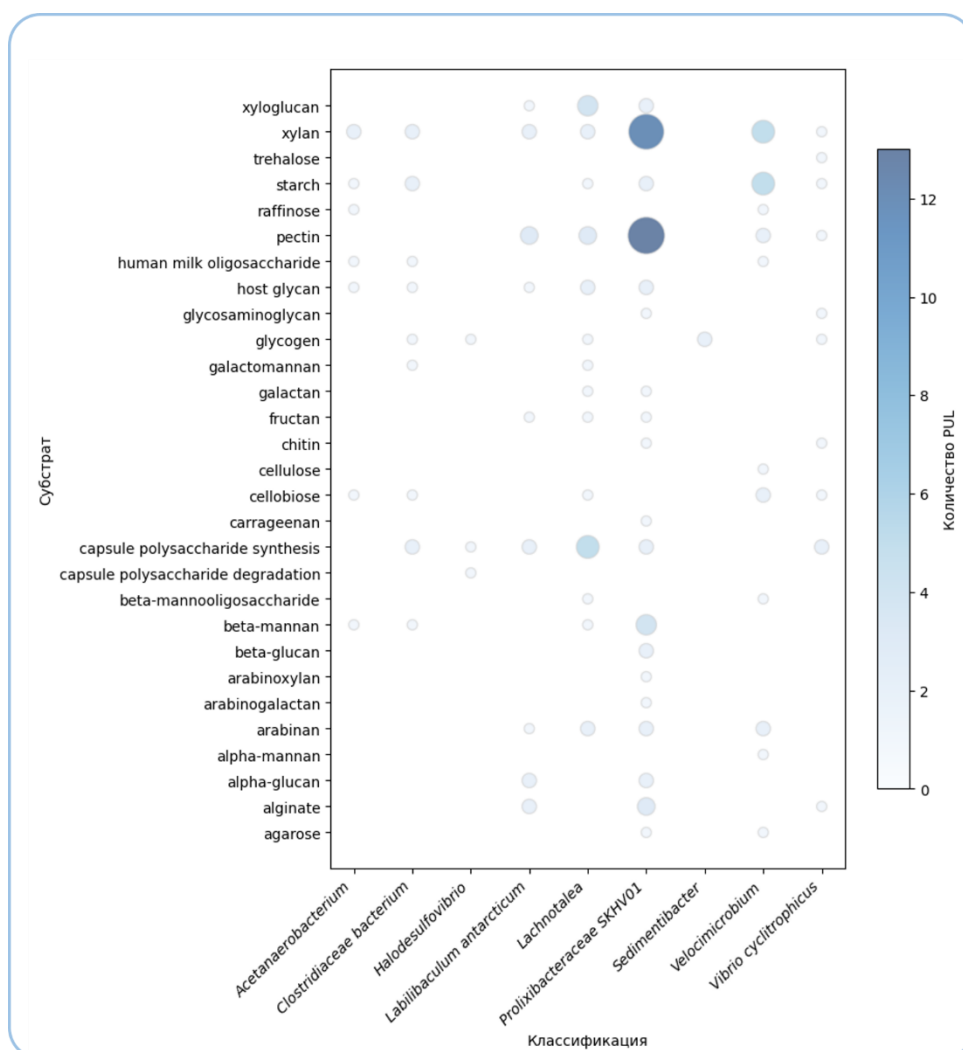


Рис. 16. Обнаруженные субстраты для MAG собранных из метагенома обогащенного на ксилане прокариотного сообщества

Предсказание возможных метаболических функций для *Labilibaculum antarcticum* указывает на его способность адаптироваться к аэробным или микроаэробным условиям, что подтверждается наличием в его геноме генов цитохромных с-оксидаз типов *cbb₃* и *aa₃*: *ccoNOQP* (Garg et al., 2021; Thöny-Meyer et al., 1994) и *coxBAC* (Schmetterer et al., 2001). Кроме того, *Labilibaculum antarcticum* обладает генами, кодирующими нитритредуктазу (*nrfA*, *nrfH*), что подтверждает его потенциальную способность к анаэробному дыханию, использующему нитрит как акцептор электронов. Эти данные указывают на

гибкость *Labilibaculum antarcticum*, позволяющую микроорганизму функционировать как в аэробных, так и анаэробных условиях.

Vibrio cyclitrophicus

У *Vibrio cyclitrophicus* было идентифицировано не менее 11 PUL (рис. 16), функционально связанных с деградацией крахмала (PUL0373), гликогена (PUL0605), пектина (PUL0479), хитина (PUL0012), альгината (PUL0400), ксилана (PUL0392), целлобиозы (PUL0017), трегалозы (PUL048) и гликозаминогликанов (PUL0579), а также с биосинтезом капсульных полисахаридов (PUL0494, PUL0250). Основные углевод-активные ферменты представлены семействами GH2, GH13, GH20, GH32, GH36, GH77, GH94, GH116, PL7, PL12, PL15, PL17, GT2, GT4, GT35, а также связывающими модулями CBM32, CBM41, CBM48. В кластерах часто встречались транспортные системы ABC-транспортёров (3.A.1), пориновые каналы (1.B), и транспортные белки класса 9.B, а также регуляторные белки семейств MarR, GntR, GerE, HTH.

Vibrio cyclitrophicus по результатам анализа аннотированных генов продемонстрировал способность к нитратредукции, что подтверждается наличием генов *narAB*, *nirBD* и *nrfA*. Эти гены указывают на участие микроорганизма в процессах денитрификации.

Halodesulfovibrio

Анализ PUL показал, что в геноме *Halodesulfovibrio* присутствуют комплексы генов, отвечающих за разложение гликогена (PUL0605), а также за синтез и деградацию капсульных полисахаридов (PUL0324, PUL0248) (рис. 16).

По результатам предсказания потенциальных метаболических функций для MAG *Halodesulfovibrio*, помимо полного набора генов, необходимых для сульфатредукции, было выявлено его возможное участие в процессах цикла азота. В геноме этого микроорганизма обнаружены ключевые гены, необходимые для азотфиксации, такие как *nifH*, *nifD* и *nifK*, а также ген *hao*, кодирующий гидроксиламин дегидрогеназу, что подтверждает его способность участвовать в биохимических процессах, связанных с азотом.

Кроме того, в геноме *Halodesulfovibrio* был обнаружен ген *paaK*, который участвует в метаболизме фенилацетата, что указывает на его способность разлагать ароматические соединения. Таким образом, помимо своего участия в сульфатредукции, *Halodesulfovibrio* может принимать активное участие в цикле азота и может быть вовлечен в разложение ароматических соединений в донных отложениях.

Clostridia

Все обнаруженные представители класса *Clostridia*, кроме *Sedimentibacter* (который способен разлагать только гликоген), обладают широким спектром субстратов по результатам анализа PUL (рис. 16). Среди наиболее распространенных углеводов-активных ферментов в пангеноме обнаруженных *Clostridia* были гликозид-гидролазы (GH2, GH3, GH13, GH43, GH94, GH130), а также полисахаридлиазы (PL11, PL26, PL33) и карбоэстеразы (CE12, CE20). Также во многих PUL были обнаружены различные транспортные белки и регуляторные системы.

В пангеноме представителей класса *Clostridia*, обнаруженных в обогащенном на ксилане сообществе микроорганизмов, у таких родов, как *Velocimicrobium*, *Lachnotalea* и *Acetanaerobacterium*, обнаружены гены, кодирующие ферменты, участвующие в разложении ароматических соединений на различных этапах метаболизма, включая *praC*, *mhpE*, *paaH* и *paaK*. У *Lachnotalea* был выявлен полный набор генов, необходимых для азотфиксации, таких как *nifH*, *nifD*, *nifK* и *anfG*, что свидетельствует о его способности участвовать в биологическом фиксация азота (Velasco et al., 2001).

Poseidonibacter

В MAG *Poseidonibacter* были обнаружены гены *narAB*, необходимые для синтеза нитратредуктазы, что указывает на способность этого микроорганизма участвовать в процессах денитрификации и использовании нитратов в качестве акцепторов электронов. Также в геноме *Poseidonibacter* был выявлен полный набор генов, участвующих в разложении бензоата до катехола, включая гены *dmpKLMNOP*, а также гены, ответственные за мета-расщепление катехола, такие

как *dmpB*, *dmpC*, *dmpH*, *praC*, а также *bphH*, *bphI*, *bphJ*. Эти данные свидетельствуют о способности *Poseidonibacter* разлагать ароматические углеводороды, такие как бензоат и катехол, что важно в условиях аккумуляции устойчивой органики.

Интересным является тот факт, что в MAG *Poseidonibacter* не было обнаружено никаких PUL, что может указывать на его специализацию в качестве потребителя продуктов гидролиза ксилана в исследуемом сообществе. В то же время, наличие генов деградации ароматических соединений предполагает его потенциальную роль в разложении сложных органических субстратов, таких как лигнин-содержащее растительное вещество, в природных условиях.

Prolixibacteraceae bacterium

Prolixibacteraceae SKHV01 обладал наибольшим числом PUL (рис. 16) среди всех исследованных микроорганизмов в обогащенном на ксилане сообществе – 56 PUL. Наиболее представленные локусы в геноме *Prolixibacteraceae* SKHV01 были направлены на деструкцию пектина и ксилана (по 12 PUL). Среди самых встречаемых семейств углевод-активных ферментов в кластерах деградации пектина были полисахаридлиазы PL1, PL6, PL11, PL22, PL38, а также гликозид-гидролазы GH2, GH28, GH105, GH106, GH140 и карбоэстеразы CE8, CE12, CE15, CE20. В локусах, связанных с деструкцией ксилана, наиболее встречаемыми семействами ферментов были гликозид-гидролазы GH10, GH115, GH43, GH29, GH35, а также связывающие домены CBM51, CBM57, CBM85.

Кроме того, были обнаружены PUL, связанные с разложением других полисахаридов, таких как ксилоглюкан, крахмал, гликозаминогликан, галактан, фруктан, хитин, каррагинан, бета-манан, бета-глюкан, арабиноксилан, арабиногалактан, арабинан, альфа-глюкан, альгинат и агароза. Это делает *Prolixibacteraceae* SKHV01 важным потенциальным участником процессов разложения органического вещества растительного происхождения. Большинство локусов содержат транспортные системы классов ABC-транспортёров (3.A.1) и порины (1.B.14), а также белки регуляторных систем.

MAG *Prolixibacteraceae* SKHV01 содержит гены, участвующие в азотфиксации, такие как *nifH*, *nifD* и *nifK*. Также были обнаружены гены, кодирующие нитритредуктазу (*nrfA*, *nrfH*), что указывает на его участие в процессах редукции нитритов. Кроме того, в геноме *Prolixibacteraceae* SKHV01 были выявлены гены, кодирующие ферменты, участвующие на разных этапах деградации ароматических соединений, такие как *paalK* и *mhpE*.

Изученное анаэробное прокариотное сообщество, обогащенное на ксилане, демонстрирует высокое метаболическое и таксономическое разнообразие, включающее представителей филумов *Bacteroidota*, *Bacillota*, *Desulfobacterota* и *Gammaproteobacteria*. Функциональная аннотация MAG показала широкий спектр метаболических путей, свидетельствующих об активном участии этих микроорганизмов в ключевых биогеохимических циклах, таких как цикл серы, азота и углерода.

Предсказанные по PUL субстраты для микроорганизмов, присутствующих в сообществе, развивающемся на ксилане, включают не только ксилан, но и другие полисахариды, характерные для донных отложений. Это подтверждает способность этих бактерий разлагать органическое вещество как морского, так и наземного происхождения.

Глава 4. Обсуждение²

Анализ динамики основных таксономических групп в период с 2021 по 2023 гг. не выявил существенных изменений в составе сообществ, что может свидетельствовать об их устойчивости к фоновым колебаниям условий среды (рис. 17). Медианная относительная численность представителей рода *Woeseia* составила 2,76%, 1,72% и 1,33% в 2021, 2022 и 2023 гг. соответственно.

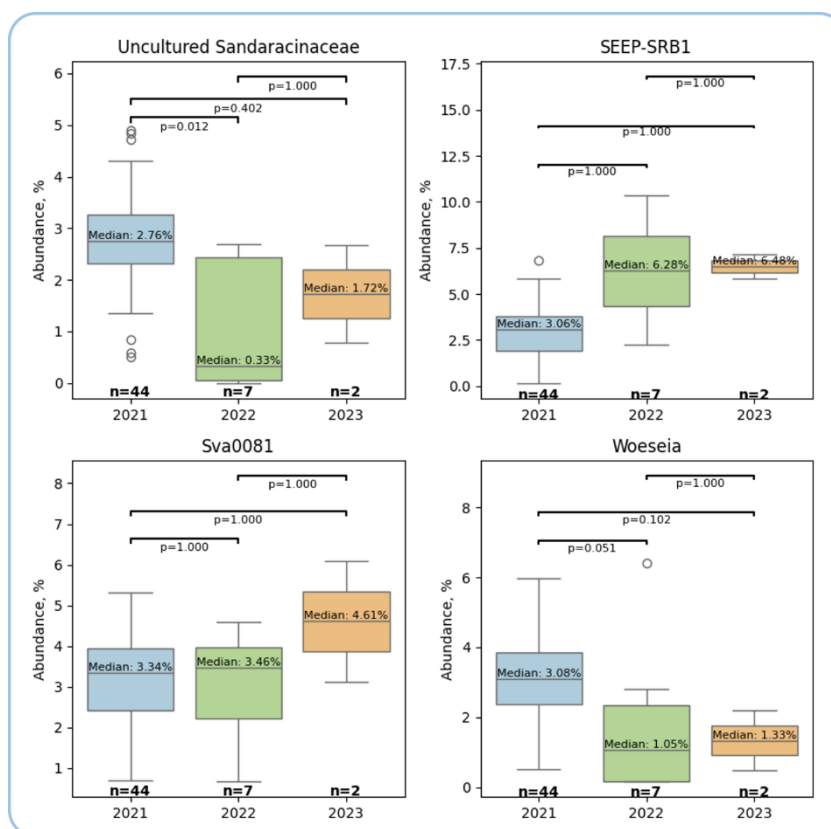


Рис. 17. Динамика изменения относительной численности четырех наиболее обильных таксонов (*Woeseia*, *Sandaracinaceae*, SEEP-SRB1 и Sva0081) в сообществах прокариот донных отложений пролива Великая Салма из глубины 10 см нпмд за три года измерений.

Для представителей семейства *Sandaracinaceae* медианные значения составляли 3,08%, 1,05% и 1,33% соответственно. В группе сульфатредуцирующих

² Результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в следующих научных статьях автора:

1. Бадмадашиев Д.В., Строева А.Р., Клюкина А.А., Полудеткина Е.Н., Бонч-Осмоловская Е.А. Филогенетическое разнообразие прокариотных сообществ поверхностных слоев донных отложений Кандалакшского залива Белого моря // Микробиология. – 2023. – Т. 92, № 6. – С. 581-594. EDN: CYSXJT (Импакт-фактор 1,034 (РИНЦ)) [Badmadashiev D.V., Stroeve A.R., Klyukina A.A. Poludetkina E.N., Bonch-Osmolovskaya E.A. Phylogenetic Diversity of Prokaryotic Communities of the Upper Sediment Layers of the Kandalaksha Bay, White Sea // Microbiology. – 2023. – V. 92, № 6. – P. 807-818. EDN: QAUJXI (Импакт-фактор 1.156 (JIF), Q 4; 0.347 (SJR), Q 3)] Вклад автора в печатных листах: (1,42/1,14). Здесь и далее в скобках приведен объем публикаций в печатных листах и вклад автора в печатных листах.
2. Badmadashiev D.V., Stroeve A.R., Klyukina A.A. Poludetkina E.N., Bonch-Osmolovskaya E.A. Stratification of Prokaryotic Communities in the White Sea Bottom Sediments // Microbiology. – 2023. – V. 92 (Suppl. 1). – P. S83-S87. EDN: LNGLVJ (Импакт-фактор 1.156 (JIF), Q 4; 0.347 (SJR), Q 3) (0,36/0,29)
3. Badmadashiev D.V., Stroeve A.R., Klyukina A.A. Poludetkina E.N., Bonch-Osmolovskaya E.A. Study of Stratification of Prokaryotic Microbial Communities in Sediments of Velikaya Salma Strait and Kandalaksha Bay, the White Sea // Current Microbiology. – 2025. – V. 82. – P.225. DOI: 10.1007/s00284-025-04199-w (Импакт- фактор 2.6 (JIF), Q 3; 0.621 (SJR), Q 2) (1,24/0,99)

бактерий SEEP-SRB1 медианная относительная численность увеличивалась по годам: 3,06% в 2021 г., 6,28% в 2022 г. и 6,48% в 2023 г. Сходную тенденцию демонстрировали представители группы Sva0081 – 3,34%, 3,46% и 4,61% соответственно.

Для оценки статистической значимости межгодовых различий использовался критерий Краскела–Уоллиса с поправкой Бонферрони на множественные сравнения. Поскольку распределение данных не соответствовало нормальному, данные были подвергнуты бутстреп-анализу (10000 итераций) для повышения устойчивости вывода. По результатам теста статистически значимых различий в относительной численности указанных таксонов между 2021, 2022 и 2023 гг. выявлено не было ($p > 0,05$).

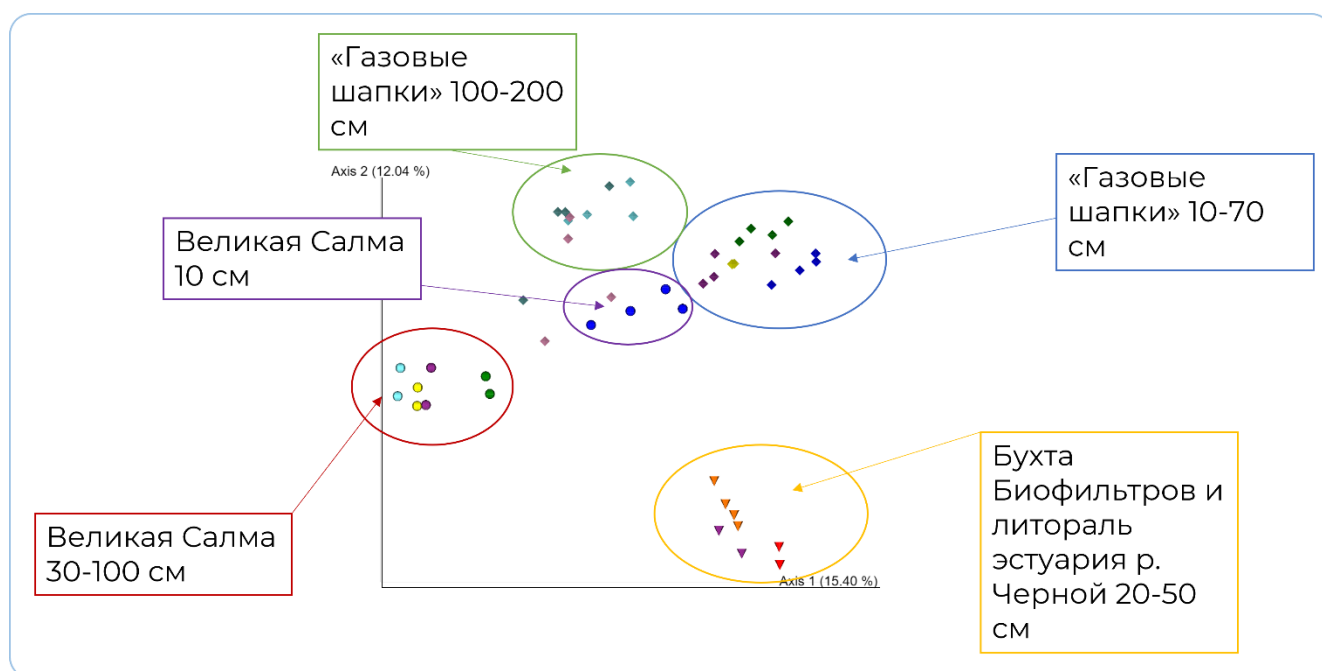


Рис. 18. Анализ главных координат (PCoA) β -разнообразия в прокариотных сообществах из отложений Кандалакшского залива на основе метрик расстояний взвешенного UniFrac.

По результатам анализа результатов 16S рРНК-профилирования и β -разнообразия (рис. 18) наблюдается четкая вертикальная стратификация, а также различия в составе сообществ между образцами из зоны «газовых шапок» и глубинными горизонтами фоновых образцов. Сравнение с образцами из изолированной бухты Биофильтров и литорали эстуария р. Черная демонстрирует их отличие от прокариотных сообществ из пролива.

Наиболее обильные группы микроорганизмов верхних горизонтов донных отложений Кандалакшского залива – это потребители лабильного органического вещества *Woeseia* и *Sandaracinaceae*, а также сульфатредукторы SEEP-SRB1 и Sva0081 (табл. 6).

Таблица 6. Наиболее обильные компоненты прокариотных сообществ в донных отложениях Кандалакшского залива и литорали эстуария р. Черная по результатам 16S рРНК профилирования образцов 2021-2023 гг.

Тип станции	Глубина, см нпмд	Основные компоненты сообщества
Пролив Великая Салма (фоновые образцы)	2-10	SEEP-SRB1 Sva0081 <i>Sandaracinaceae</i> <i>Anaerolineaceae</i> <i>Woeseia</i>
	30-100	JS1 <i>Desulfatiglans</i> <i>Aerophobales</i> <i>Aminicenantales</i> SG8-4 S085 WCHB1-81 <i>Mycobacterium</i> <i>Hyphomicrobiaceae</i>
Зоны "газовых шапок" в проливе Великая Салма	2-70	SEEP-SRB1 Sva0081 <i>Sandaracinaceae</i> <i>Anaerolineaceae</i> <i>Woeseia</i>
	70-200	JS1 <i>Hyphomicrobiaceae</i> <i>Mycobacterium</i> <i>Sandaracinaceae</i> 67-14 <i>Pseudoalteromonas</i>
Глубоководная открытая часть Кандалакшского залива	2-30	SEEP-SRB1 Sva0081 <i>Sandaracinaceae</i> <i>Anaerolineaceae</i> <i>Woeseia</i> PHOS-HE36
Бухта Биофильтров	2-50	BD2-2 Sva0081 <i>Sulfurovum</i> <i>Desulfatiglans</i>
Литораль эстуария р. Черная	20	<i>Sulfurovum</i> Sva0081

Разнообразие и высокая относительная численность сульфатредуцирующих бактерий в верхних слоях, по-видимому, обусловлены высоким содержанием лабильного органического вещества, поступающего из водной толщи. В поверхностных слоях кислород быстро расходуется, и в качестве основного акцептора электронов используется сульфат, что способствует высокой относительной численности облигатных анаэробов – сульфатредукторов (Саввичев и др., 2008).

Род *Woeseia* широко распространен в морских осадках и включает единственного культивированного представителя – анаэробный органогетеротрофный вид *Woeseia oceani* (Du et al., 2016; Mußmann et al., 2017). Представители семейства *Sandaracinaceae*, также регулярно выявляемые в морских донных отложениях, предположительно играют важную роль в разложении органического вещества (Baker et al., 2015; Langwig et al., 2022; Viljakainen, Hug, 2021). На настоящий момент единственным культивированным представителем этого семейства является *Sandaracinus amylolyticus* – почвенная аэробная, разлагающая крахмал микобактерия (Mohr et al., 2012), однако большинство морских *Sandaracinaceae*, по-видимому, имеют более простой образ жизни, не образуют плодовых тел и не проявляют хищного поведения (Probandt et al., 2017). Функциональный анализ MAG этого семейства предполагает их участие в деградации растительных полисахаридов, поступающих из водной толщи, а также в денитрификации за счет редукции нитратов и нитритов, что согласуется с литературными данными (Langwig et al., 2022; Viljakainen, Hug, 2021).

Представители SEEP-SRB1 характерны для осадков холодных источников по всему миру (Petro et al., 2017) и ассоциированы с ANME (Boetius et al., 2000). Однако представители ANME не были обнаружены в заметных количествах в изученных сообществах Кандалакшского залива. Предположительно, свободноживущие SEEP-SRB1 участвуют в разложении углеводов и ароматических соединений (Chen et al., 2019). Группа Sva0081 широко распространена в пресноводных и морских осадках, а также в иловых отложениях сточных вод (Jantharadej et al., 2021). Обе группы, SEEP-SRB1 и Sva0081, часто

встречаются в составе семейства *Desulfobacteraceae* в донных отложениях Баренцева моря (Brioukhanov et al., 2022).

Высокое видовое разнообразие в верхних горизонтах, вероятно, связано с поступлением органического вещества как из верхних водных слоев, так и с поверхностным стоком с суши (Kravchishina et al., 2018).

4.1. Пролив Великая Салма

В фоновых образцах донных отложений пролива Великая Салма были выявлены существенные различия в составе прокариотных сообществ между верхними (2 и 10 см) и нижними (30–100 см) горизонтами. В приповерхностных слоях (2 и 10 см) наряду с типичными компонентами: *Woeseia*, *Sandaracinaceae*, SEEP-SRB1 и Sva0081, отмечено повышенное обилие представителей порядка *Anaerolineaceae* (табл. 6)

Повышенная доля представителей рода *Pseudomonas* на станции S-26, особенно в более глубоких горизонтах, указывает на их возможную роль в разложении ароматических соединений. Высокая физиологическая и генетическая пластичность этих микроорганизмов позволяет им адаптироваться к разнообразным условиям и эффективно участвовать в трансформации устойчивых органических субстратов, включая ароматические соединения (Dong et al., 2015; Garcia-Valdes et al., 1988).

Начиная с глубины 10 см нпмд, возрастает численность представителей рода *Desulfatiglans*, которые широко распространены в морских осадках различных климатических зон (Robador et al., 2016) и способны разлагать широкий спектр ароматических соединений (Suzuki et al., 2014). На этой же глубине начинают выявляться представители семейств *Anaerolineaceae*, группы JS1 и *Hyphomicrobiaceae*. Представители *Anaerolineaceae* часто обнаруживаются в анаэробных системах, вовлеченных в разложение органического вещества, а также в резервуарах, содержащих углеводороды (Liu et al., 2019a).

Группа JS1 характерна для богатых органикой анаэробных морских отложений, включая зоны газогидратов (Blazejak, Schippers, 2010). Эти организмы способны метаболизировать сахара и органические кислоты с образованием

ацетата, бутирата, этанола, а также участвовать в синтрофном метаболизме с образованием формиата и/или H_2 , играя важную роль в анаэробной деградации органического вещества (Lee et al., 2018; Liu et al., 2019b). На настоящий момент существует один описанный вид, входящий в эту группу – *Phoenicimicrobium oleiphilum*. Этот микроорганизм характеризуется строгой анаэробностью и способностью к синтрофной деградации углеводов и ацетата (Jiao et al., 2024). Однако в исследованных прокариотных сообществах наибольшая относительная численность JS1 наблюдалась в глубинных горизонтах фоновых образцов, характеризующихся относительно низким содержанием органического вещества и CH_4 . Это может свидетельствовать о высокой экологической пластичности представителей данной группы, позволяющей им сохранять активность в условиях ограниченного поступления свежего органического вещества, где основным субстратом, вероятно, служит захороненная, трудноразлагаемая органика.

Доминирующим родом в нижних горизонтах донных отложений также является *Thiohalophilus*. Единственный культивируемый представитель этого рода – галофил, растущий при концентрации соли 12% и способный к анаэробному дыханию, используя нитрит или тиосульфат в качестве конечных акцепторов электронов (Sorokin et al., 2007).

Некультивируемые представители семейства *Hyphomicrobiaceae* были обнаружены во всех проанализированных горизонтах. Это семейство характеризуется высокой метаболическим разнообразием и включает как анаэробных денитрификаторов и бродильщиков, так и аэробных хемоорганотрофов (Garrity et al., 2015). Анализ распределения отдельных ASV, отнесенных к *Hyphomicrobiaceae*, и их филогенетического положения позволяет предположить, что высокая относительная численность этого таксона обусловлена совокупным присутствием нескольких родов с различными метаболическими стратегиями. Часть из них, обладая высокой экологической пластичностью, способна сохраняться в широком диапазоне условий, что объясняет их присутствие практически во всех исследованных горизонтах донных отложений.

По мере перехода к более глубоким горизонтам структура прокариотных сообществ фоновых станций в проливе Великая Салма значительно отличалась от сообществ приповерхностных слоев (2 и 10 см нпмд). В этих горизонтах отмечалось увеличение числа ASV, классифицированных как представители рода *Mycobacterium*, а также групп WCHB1-81 и SG8-4. Род *Mycobacterium* включает микроорганизмы, способные к разложению ароматических соединений с участием моно- и диоксигеназ (Cerniglia, 2003). На глубине 30 см нпмд наиболее многочисленным представителем филума *Planctomycetota* являлась группа SG8-4, ранее обнаруженная в морских донных отложениях и демонстрирующая отрицательную корреляцию с содержанием органического вещества (Romano et al., 2021).

Представители порядка *Aminicenantales* (*Acidobacteriota*), предположительно, являются анаэробами, способными к анаэробному дыханию с нитритом как акцептором электронов, а также разложению полисахаридов и белков с образованием H_2 и ацетата (Kadnikov et al., 2019). В глубоких горизонтах фоновых проб также возрастала численность ASV, отнесенных к порядку *Aerophobales*, представители которого обитают в анаэробных морских отложениях и зонах, насыщенных флюидами углеводородного происхождения (Zhang et al., 2023). Группа S085 (тип *Chloroflexota*) также была многочисленна в глубоких слоях; несмотря на отсутствие полной информации о ее метаболических возможностях, численность этой группы положительно коррелирует с содержанием железа в донных отложениях (Nimirimu et al., 2023).

Наблюдаемая вертикальная стратификация прокариотных сообществ отражает значительные изменения условий среды с глубиной в донных отложениях пролива Великая Салма. Эти изменения соответствуют литературным данным о распределении скорости сульфатредукции в отложениях Белого моря (Саввичев и др., 2008), наибольшие значения которой зафиксированы в пределах первых десятков сантиметров осадков. Это подтверждается доминированием представителей филума *Desulfobacterota*, на глубинах 2 и 10 см нпмд, с последующим снижением их численности в более глубоких слоях (рис. 6).

Преобладание анаэробных сульфатредуцирующих микроорганизмов в верхних горизонтах указывает на наличие преимущественно анаэробных условий или микрозон с пониженным содержанием кислорода.

Доступность и структура органического вещества существенно влияют на прокариотные сообщества. Увеличение численности микроорганизмов, способных разлагать труднодоступные соединения, в том числе ароматические, свидетельствует об истощении лабильной органики. Лабильные субстраты быстро потребляются и не достигают горизонтов глубже 30 см нпмд. С учетом близости к берегу и влияния поверхностного стока, оставшееся органическое вещество, вероятно, представлено гумусоподобными соединениями и лигнинами (Пересыпкин и др., 2004; Политова и др., 2016; Kravchishina et al., 2018). Значительное присутствие некультивируемых таксонов с неизвестным метаболизмом в этих слоях может указывать на их участие в разложении устойчивой органики или продуктов ее разложения.

4.2. Газовые шапки

Большинство «газовых шапок» расположено над зонами микрограбенов, обусловленных глубинными разломами, где под покровом послеледниковых отложений скапливается большое количество органики. В этих понижениях снижена гидродинамическая активность, что способствует оседанию мелкодисперсных частиц и органического вещества (Bordovskiy, 1965).

В образцах, отобранных на станциях в зоне «газовых шапок», где наблюдается повышенное содержание органического вещества, состав прокариотных сообществ оставался относительно однородным на глубинах от 2 до 70 см нпмд. Наиболее обильными обнаруженными таксонами были следующие: SEEP-SRB1, Sva0081, *Woeseia*, *Sandaracinaceae* и *Anaerolineaceae* (табл. 6) Кроме того, на станции G-21 была выявлена высокая численность *Psychrilyobacter*. В арктических морских отложениях эти микроорганизмы принимают активное участие в разложении белков, несмотря на низкую численность в сообществах (Pelikan et al., 2021).

Относительно равномерное вертикальное распределение прокариотных сообществ в пределах 70 см нпмд. свидетельствует об отсутствии резких изменений условий среды с глубиной. Сходство этих сообществ с приповерхностными горизонтами фоновых станций пролива Великая Салма (2 и 10 см нпмд) указывает на наличие значимого количества лабильного органического вещества даже на глубинах 30–70 см нпмд. На это также указывает наличие растительных останков в этих слоях, наблюдаемое при пробоотборе. Это, вероятно, связано с расположением станций в локальных депрессиях, где наблюдается усиленная аккумуляция органики, что подтверждается повышенным содержанием общего органического углерода (рис. 4а).

Таким образом, в зонах «газовых шапок» поступление свежего органического вещества превышает скорость его минерализации в верхних слоях, а высокая скорость осадконакопления способствует его сохранению и переносу в более глубокие горизонты. Это обеспечивает устойчивую активность микроорганизмов, типичных для верхних анаэробных слоев, на глубинах до 70 см нпмд. В пределах этого интервала глубин сульфатредукция остается основным терминальным процессом минерализации органического вещества.

Начиная с глубины 70 см нпмд в донных отложениях зоны «газовых шапок» наблюдаются изменения в составе прокариотных сообществ, указывающие на переход к другим условиям среды. В этих горизонтах фиксируется увеличение относительной численности таких таксонов как JS1, 67-14, *Sandaracinaceae*, *Hyphomicrobiaceae* и *Mycobacterium* (табл. 6), что частично сближает их структуру с сообществами глубоких горизонтов фоновых станций (ниже 30 см нпмд). Это может свидетельствовать о схожести физико-химических условий среды – таких как доступность электронных акцепторов и наличие легкодоступной органики в глубинных горизонтах обоих типов станций. Однако состав сообществ в зонах «газовых шапок» сохраняет специфические отличия: доли указанных таксонов все же отличаются от фоновых значений, что, вероятно, отражает продолжающееся влияние локальных геохимических условий, таких как высокая концентрация органического вещества.

4.3. Глубоководная акватория Кандалакшского залива

Сообщества глубоководной части Кандалакшского залива по структуре близки к 2 и 10-сантиметровым горизонтам из пролива Великая Салма, что приближает их к сообществам зон «газовых шапок». Глубина в этой части превышает 250 м, что может способствовать поступлению и накоплению органического вещества (Розанов, Волков, 2009). Это подтверждается преобладанием автохтонных компонентов во взвеси (Kravchishina et al., 2018) и повышенными концентрациями органики в ней. Вероятно, скорость использования лабильной органики в воде недостаточна для ее полного потребления до осаждения, что вызывает ее накопление и объясняет сходство сообществ различных горизонтов.

Археи рода *Nitrosopumilus* и бактерии PHOS-HE36 (*Bacteroidota*) участвуют в азотном цикле в верхних горизонтах, особенно в глубоководной части Кандалакшского залива. *Nitrosopumilus* – аэробные автотрофы, окисляющие аммоний, обитающие в поверхностных морских осадках и фотической зоне (Qin et al., 2017). PHOS-HE36 описаны слабо, но обнаружены в ризосфере морских растений и, вероятно, участвуют в сероокислении и денитрификации (la Garza Varela de et al., 2023). Эти микроорганизмы могут играть важную роль в утилизации продуктов разложения белков в осадках Кандалакшского залива.

4.4. Бухта Биофильтров

Бухта Биофильтров представляет собой желоб в рельефе морского дна и является одним из меромиктических бассейнов Кандалакшского залива, который находится на ранней стадии изоляции (Саввичев и др., 2022). Высокая доля ДНК хлоропластов, особенно в верхнем горизонте 2 см, а также их сохранение в значительном относительном количестве в более глубоких слоях, указывает на активный процесс поступления органического вещества водорослей и растений в донные отложения. Это подтверждает закономерное присутствие характерных для донных отложений Кандалакшского залива потребителей лабильной органики. Наряду с *Woeseia* и *Sandaracinaceae*, среди обильных таксонов в этих отложениях выделяется группа BD2-2 (*Bacteroidota*). Филум *Bacteroidota* широко представлен в

средах, богатых полисахаридами, и его представители являются одними из самых продуктивных деструкторов полисахаридов в морских биомах (Ma et al., 2023; McKee et al., 2021).

Наибольшее отличие прокариотных сообществ донных отложений бухты Биофилтров от сообществ Кандалакшского залива заключаются в представленности микроорганизмов, участвующих в цикле серы. *Desulfatiglans*, потенциально способный к разложению сложной органики, является наиболее обильным представителем сульфатредуцирующих бактерий в отложениях бухты. Это соответствует ее полуокруженному сушей положению, создающему благоприятные условия для накопления органики терригенного происхождения.

Высокое содержание сероокисляющих бактерий рода *Sulfurovum* в донных отложениях бухты Биофилтров согласуется с меромиктической природой водоема. Меромиктические озера характеризуются постоянной стратификацией водного столба, где верхний слой отделен от нижнего плотностного барьера, что приводит к образованию анаэробных условий с высоким содержанием сероводорода в нижних слоях (Savvichev et al., 2020; Саввичев и др., 2022). В водной толще водоема преобладающими являются зеленые серные бактерии вида *Chlorobium phaeovibrioides* и сероокисляющие бактерии *Sulfurimonas* (Саввичев и др., 2022), однако в донных отложениях эти таксоны не были обнаружены в заметных относительных количествах.

Таким образом, прокариотные сообщества донных отложений Кандалакшского залива и бухты Биофилтров демонстрируют частичное сходство в составе наиболее обильных компонентов. Повышенное содержание сероокисляющих бактерий в осадках бухты Биофилтров можно объяснить высоким уровнем сероводорода в придонных слоях воды, что создает благоприятные условия для их жизнедеятельности.

4.5. Литораль эстуария р. Черная

Характерные для донных отложений Кандалакшского залива таксоны микроорганизмов встречаются в донных отложениях литорали в относительно низких долях, что может свидетельствовать о различиях в условиях среды по

сравнению с морскими экосистемами. Однако процессы сульфатредукции в литорали Белого моря протекают достаточно активно (Саввичев и др., 2003). Высокая доля представителей группы Sva0081 характерна для прибрежных экосистем в разных регионах (Liu et al., 2015; Probandt et al., 2017). Эти микроорганизмы являются важными потребителями H_2 в таких экосистемах и, вероятно, участвуют в синтрофных ассоциациях с другими микроорганизмами (Dyksma et al., 2018).

Для сообществ литорали Белого моря также характерна высокая представленность сероокисляющих бактерий (Бурганская и др., 2019). Среди них самым обильным в горизонте 20 см оказался представитель рода *Sulfurovum*. Таким образом, прокариотные сообщества литорали эстуария р. Черной сохраняют многие микроорганизмы, характерные для морских донных отложений, однако их пропорции отличаются от таковых в донных системах.

4.6. Распространение и состав наиболее обильных в глубинных слоях зоны «газовых шапок» таксонов прокариот

Анализ отдельных ASV, принадлежащих к таксонам *Hyphomicrobiaceae* и 67-14, показал более высокое разнообразие внутри таксонов в глубинных горизонтах донных отложений зоны «газовых шапок». В этих горизонтах наряду с ASV, общими с приповерхностными слоями, были обнаружены ASV, эндемичные для горизонтов ниже 70 см нпмд. Подобное распределение может указывать не только на высокую экологическую пластичность этих таксонов, но и на наличие специализированных популяций, адаптированных к специфическим геохимическим условиям, таким как сниженное относительно поверхностных слоев содержание сульфата (Саввичев и др., 2008), повышенная концентрация продуктов анаэробного разложения и ограниченный доступ к легкодоступной органике.

В то же время ASV, отнесенные к семейству *Sandaracinaceae*, демонстрируют противоположный паттерн: их таксономическое разнообразие было максимальным в верхних 70 см нпмд, тогда как в глубинных слоях сохранялось лишь часть стабильных ASV, чья относительная численность при этом увеличивалась. Это

может свидетельствовать о существовании анаэробных популяций *Sandaracinaceae*, способных функционировать в условиях ограниченного поступления свежей органики и изменения доступности терминальных акцепторов электронов. Такая динамика указывает на метаболическую гибкость некоторых представителей этого семейства, способных переключаться между различными трофическими режимами, включая деструкцию полисахаридов, участие в денитрификации или деструкцию труднодоступной органики (Langwig et al., 2022).

Особое внимание заслуживает тот факт, что среди обнаруженных в отложениях литорали р. Черной ASV семейства *Sandaracinaceae* и группы 67-14 были только те варианты, которые не встречаются в морских донных отложениях, за исключением бухты Биофильтров. Эта бухта, согласно результатам исследования β -разнообразия, по составу сообществ ближе к литорали. Часто эти ASV формируют внешние группы в рамках своих кластеров, что может свидетельствовать об их адаптации к условиям, где активно протекают процессы окисления серы и концентрации сероводорода более высокие.

Таким образом, выявленные различия в распределении ASV между поверхностными и глубинными горизонтами свидетельствуют о наличии стратификации не только по составу, но и по функциональной структуре сообществ. Повышенное разнообразие и специализация некоторых таксонов в глубинных слоях подчеркивают сложность экологических ниш, поддерживающих активность сообществ в условиях ограниченного субстратного питания.

4.7. Метагеномный анализ прокариотных сообществ Кандалакшского залива

Одним из наиболее важных компонентов сообществ является семейство *Sandaracinaceae* (SG8-38), представленное MAG 11D-01 и 35D-01, и обладающее широким метаболическим потенциалом. Их геномы содержат кластеры генов, вовлеченных в деградацию ароматических соединений (*ligW*, *hsaA*, *bphH* и *bphJ*), что указывает на способность к разложению лигниносодержащих субстратов, поступающих с поверхностными стоками (Пересыпкин и др., 2004). Кроме того, наличие генов, ответственных за утилизацию полисахаридов (крахмал, агароза,

пектин), свидетельствует о возможности переработки водорослевого детрита. Потенциальная способность *Sandaracinaceae* к денитрификации может свидетельствовать об активном участии этих микроорганизмов в цикле азота донных отложений, особенно в анаэробных условиях.

Наблюдаемая метаболическая гибкость объясняет широкое распространение *Sandaracinaceae* на всей глубине исследованных осадочных профилей. Вероятно, дифференциация представителей семейства по метаболической специализации способствует их стратифицированному распределению: одни формы ориентированы на утилизацию полисахаридов и продуктов их ферментации (Baker et al., 2015) и преобладают в верхних, приповерхностных слоях, другие – более универсальные – способны к деградации как полисахаридов, так и устойчивых ароматических соединений (Langwig et al., 2022), и встречаются как в верхних, так и в глубинных горизонтах. Такое разнообразие метаболических стратегий, по-видимому, объясняет наблюдаемое разнообразие внутри *Sandaracinaceae* (рис .10) и его экологическую устойчивость в условиях богатых органикой анаэробных системах.

Филогенетическое и функциональное разнообразие представителей *Hyphomicrobiaceae*, включая роды *Hyphomicrobium* (MAG 11D-04, 35D-05) и *Filomicrobium* (MAG 11D-10), отражает их важную роль в донных отложениях пролива Великая Салма. *Hyphomicrobium* демонстрируют потенциал к окислению восстановленных форм серы (Cornelius et al., 2001; Suylen, Kuenen, 1986), а *Filomicrobium* более широкий спектр метаболических путей, включая денитрификацию, диссимиляторное восстановление сульфата, и деградацию сероорганических и ароматических соединений (Golubev et al., 2024; Oren, Xu, 2014). Наличие в составе этого семейства различных ASV, обнаруженных в донных отложениях Кандалакшского залива, указывает на филогенетическую диверсификацию и экологическую специализацию представителей *Hyphomicrobiaceae* к широкому диапазону условий и, вероятно, органических субстратов.

Группа 67-14 (MAG 11D-07), входящая в порядок *Solirubrobacterales*, обнаружена во всех горизонтах донных отложений, с наибольшей относительной численностью в глубинных слоях зоны «газовых шапок», что может отражать ее адаптацию к средам, обогащенным органическим веществом или метаном. Наличие в геноме генов *soxABC* (цитохром с оксидаза) указывает на способность к аэробному дыханию (Schmetterer et al., 2001), а присутствие *narHI* и *nirK* – на участие в денитрификации, что свидетельствует о приспособленности этих микроорганизмов к анаэробным условиям (Lledó et al., 2004; Velasco et al., 2001). Такое сочетание функциональных особенностей указывает на экологическую пластичность группы 67-14 и ее способность функционировать в микроразнообразных редокс-градиентах. Способность к чередованию аэробного и анаэробного метаболизма делает этих микробов важными участниками трансформации азотных соединений в переходных зонах осадков и, вероятно, объясняет их широкое распространение в донных отложениях Кандалакшского залива.

По результатам полногеномного секвенирования метагеномов Bathy-15 были самыми обильными археями в горизонте 30 см в зоне «газовых шапок». Хотя у Bathy-15 не выявлен полный путь метаногенеза, их геномы содержат фрагментарный набор генов, вовлеченных в этот процесс. Кроме того, присутствие генов, связанных с метаболизмом C_1 -соединений, позволяет предположить, что представители Bathy-15 способны к утилизации метилированных соединений и, возможно, участвуют в процессах трансформации C_1 -субстратов в анаэробных зонах донных отложений. Ранее опубликованные данные также подтверждают широкий метаболический потенциал представителей *Bathyarchaeota*, включая участие в анаэробной деградации метана, метилированных соединений и некоторых алканов (Evans et al., 2015; Hou et al., 2025; Wang et al., 2019), что подчеркивает их важную роль в биогеохимических циклах углерода в морских осадках.

Пангеном представителей порядка *Anaerolineales* демонстрирует широкий метаболический потенциал, включающий деградацию различных полисахаридов

растительного происхождения, разложение ароматических соединений, участие в азотном обмене, а также элементы окислительного метаболизма (Liu et al., 2022; Payne et al., 2025). Согласно результатам профилирования по 16S рРНК, представители семейства *Anaerolineaceae*, входящего в данный порядок, широко распространены в верхних слоях донных отложений Кандалакшского залива, что свидетельствует об их экологической значимости в приповерхностной зоне. Их способность к утилизации разнообразных полисахаридов в сочетании с потенциалом к окислению азотных соединений, вероятно, обеспечивает высокую представленность этих таксонов в органообогащенных отложениях. Это подчеркивает их ключевую роль в трансформации.

MAG 35D-02, относящийся к классу *Syntrophobacteria*, демонстрирует широкий метаболический потенциал, включающий пути ацетогенеза, денитрификации, сульфатредукции, а также деградации фенилацетата. Такой метаболический профиль указывает на способность данного таксона активно участвовать в анаэробной переработке органического вещества. Интересно, что для некоторых представителей *Syntrophobacteria* описано отсутствие активной сульфатредукции, что, по-видимому, связано с адаптацией к низкому содержанию сульфата и преобладанием метаногенных условий, где они функционируют преимущественно как бродильщики и синтрофы (Hiroyuki et al., 2006; Plugge et al., 2011). Способность к синтрофным взаимодействиям с другими микроорганизмами, позволяет *Syntrophobacteria* участвовать в комплексных микробных сообществах, обеспечивающих эффективное разложение органических субстратов в условиях ограниченного доступа к терминальным акцепторам электронов. Эти свойства делают MAG 35D-02 потенциально важным участником углеродного и серного циклов в газонасыщенных донных отложениях Кандалакшского залива.

4.8. Общая характеристика прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива

Прокариотные сообщества донных отложений Кандалакшского залива демонстрируют черты, характерные для морских экосистем. Верхние горизонты отложений содержат типичных представителей морских донных сообществ:

Woeseia, *Sandaracinaceae*, SEEP-SRB1, Sva0081 (Probandt et al., 2017; Stroeve et al., 2024).

Наблюдаемая стратификация прокариотных сообществ обусловлена снижением доступности органического вещества с увеличением глубины осадков (Lazar et al., 2017; Oni et al., 2015; Vuillemin et al., 2020; Wang et al., 2021). Ключевыми участниками процессов деструкции ароматических соединений в таких условиях считаются представители таксонов *Dehalococcoidia*, *Bathyarchaeia*, *Planctomycetota* и *Desulfatiglanales*, чья численность демонстрирует высокую корреляцию с содержанием лигнина и других сложных органических субстратов (Lazar et al., 2017; Oni et al., 2015; Vuillemin et al., 2020; Wang et al., 2021). Полученные в настоящем исследовании данные частично согласуются с этими наблюдениями: в нижних горизонтах стратифицированных отложений пролива Великая Салма была выявлена значительная доля представителей указанных таксонов.

Следует отметить, что представители *Bathyarchaeia*, обнаруживаемые в глубинных морских осадках, нередко содержат гены *ubiX* и *bcrABCD*, связанные с разложением ароматических соединений (Wang et al., 2021). Однако в составе MAG Bathy-15, реконструированного из отложений Кандалакшского залива, эти гены не были выявлены, что, вероятно, отражает филогенетическую и функциональную гетерогенность данного класса архей (Zhou et al., 2018).

Сравнение с Баренцевым морем показывает сходство в таксономическом составе и α -разнообразии между аналогичными горизонтами (Chen et al., 2024; Stroeve et al., 2024). Однако между зонами «газовых шапок» Кандалакшского залива и зонами метановых просачиваний Баренцева моря существуют значительные различия: в последнем SEEP-SRB1 стабильно ассоциированы с ANME даже в поверхностных слоях (Begmatov et al., 2021), что также отмечено и в других морях Арктики (Savvichev et al., 2023). Отсутствие ANME в Кандалакшском заливе указывает на недостаточную концентрацию CH_4 для поддержания синтрофной ассоциации, что подчеркивает отличия этих условий от активных сипов.

Сообщества глубинных горизонтов характеризуется сниженным содержанием биоразнообразия и появлением доминантных таксонов, например JS1. Хотя JS1 обычно ассоциированы с анаэробными, богатыми органикой и метаном местообитаниями (Blazejak, Schippers, 2010; Inagaki et al., 2006), в Кандалакшском заливе это зачастую не так (Ruff et al., 2015). Так, максимумы численности группы JS1 наблюдаются в слоях с более низким содержанием органического вещества по сравнению с зонами «газовых шапок», хотя их доля возрастает в нижних горизонтах. Сообщества глубинных горизонтов также характеризуются высоким вкладом микроорганизмов, способных разлагать труднодоступные органические вещества, что соответствует модели снижения биодоступности органики при ее погребении (Baltar et al., 2021).

Важной особенностью прокариотных сообществ зон «газовых шапок» является не только их относительная таксономическая однородность, но и частичное сходство с микробиомами метановых просачиваний (Ruff et al., 2015). Вместе с тем, существенную долю этих сообществ составляют деструкторы трудноразлагаемой органики, нехарактерные для классических газонасыщенных отложений и преимущественно обитающие в глубоких горизонтах.

Сопоставление распространенности отдельных ASV с предсказанными метаболическими возможностями соответствующих таксонов позволило интерпретировать закономерности вертикального распределения прокариотных сообществ и выявить функционально значимые группы микроорганизмов в богатых общим органическим углеродом зонах «газовых шапок». Формирование таких прокариотных сообществ, по-видимому, определяется сочетанием нескольких ключевых экологических факторов: высоким содержанием общего органического углерода, благоприятными условиями осадконакопления, присутствием устойчивой органики, поступающей с поверхностными стоками. Ключевую роль в этих сообществах играют представители семейства *Sandaracinaceae*, обладающие метаболической универсальностью: они способны разлагать как различные растительные полисахариды, так и сложные ароматические соединения. Эта функциональная гибкость обеспечивает им

успешную адаптацию и доминирование как в приповерхностных, так и в глубоких слоях донных отложений.

4.9. Анаэробные сообщества, развивающиеся в присутствии различных полимерных субстратов и продуктов их разложения

Представители прокариотных сообществ, выявленные в накопительных культурах, практически отсутствуют в природных донных сообществах, что указывает на их второстепенную роль в естественных экосистемах. Однако направленное культивирование на определенных субстратах, позволило выявить микроорганизмы с выраженной метаболической специализацией, способные эффективно утилизировать полисахариды растительного происхождения, поступающие в донные отложения (Gaenssle et al., 2024).

Особенно примечательна роль представителей *Bacteroidota*, известных в морских экосистемах как основных деструкторы биополимеров (Pelikan et al., 2021; Unfried et al., 2018) и содержащих уникальные гены для их утилизации (Martens et al., 2009). Их преобладание в культурах подтверждает их способность утилизировать полисахариды, в частности, ксилан. Эти наблюдения согласуются с результатами анализа микробных сообществ, обогащенных водорослевым детритом, что подтверждает специализацию многих представителей этих таксонов на разложении полимерных органических субстратах (Bienhold et al., 2016; Hoffmann et al., 2017).

Также важная роль в природных сообществах отведена и сульфатредуцирующим микроорганизмом, которые в донных отложениях зоны «газовых шапок» пролива Великая Салма представлены в первую очередь некультивируемыми группами SEEP-SRB1 и Sva0081. В культивируемых микрокосмах основным представителем сульфатредуцирующих бактерий оказался *Halodesulfovibrio*, который стабильно составлял значимую часть сообществ. Это свидетельствует о его роли как конечного потребителя продуктов анаэробного разложения органики (H_2 и органические кислоты), что согласуется с известными для этого микроорганизма метаболическими свойствами (Shivani et al., 2017; Wang et al., 2023).

4.10. Метагеном анаэробного обогащенного сообщества деструкторов ксилана

В обогащенном на ксилане прокариотном сообществе самыми обильными компонентами были представители филума *Bacteroidota*. Наибольшую численность в сообществе демонстрирует *Labilibaculum antarcticum*, который обладает широким набором полимерных субстратов, характерных для донных отложений. Представители филума *Bacteroidota*, в частности семейство *Marinifilaceae*, известны своей активной ролью в разложении органического вещества, особенно растительных полисахаридов, в морских экосистемах (Li et al., 2022a).

Другим важным представителем этого филума является *Prolixibacteraceae* SKHV01, который обладает наибольшим количеством PUL среди всех микроорганизмов сообщества и самым широким перечнем доступных для разложения субстратов. Наличие генов нитритредуктазы у обоих обнаруженных представителей *Bacteroidota* указывает не только на их способность разлагать различные полисахариды, но и на их значимость в процессах преобразования азотных соединений, что подчеркивает их важную роль в биогеохимических циклах (Fernández-Gómez et al., 2013; Ma et al., 2023; McKee et al., 2021).

Хотя в составе питательной среды, в которой происходило обогащение сообщества, не было ароматических субстратов, многие компоненты сообщества обладали отдельными генами, необходимыми для разложения ароматических соединений. Эта особенность может быть рассмотрена как форма экологической адаптации, которая позволяет микроорганизмам утилизировать стойкие компоненты органического вещества, такие как лигнин и гумусоподобные структуры (Li et al., 2022b; Lu et al., 2020). Эти вещества поступают в донные отложения вместе с терригенным и растительным материалом (Пересыпкин и др., 2004; Gough et al., 1993). В MAG *Poseidonibacter* не было обнаружено никаких PUL, однако этот микроорганизм обладал полным набором генов, необходимых для разложения бензоата и катехола. Наряду с потенциалом к нитратредукции, это указывает на высокую специализацию *Poseidonibacter* к разложению устойчивой ароматической органики в анаэробных условиях.

Терминальным анаэробным процессом разложения полисахаридов в донных отложениях Кандалакшского залива, согласно результатам исследования метаболического потенциала и таксономического состава, является сульфатредукция. *Halodesulfovibrio*, помимо восстановления сульфатов, также имеет потенциал к участию в процессах цикла азота, включая азотфиксацию и нитрификацию, и может быть задействован в разложении ароматических соединений.

Таким образом, несмотря на структурные различия между прокариотными сообществами, обогащенными в присутствии агара, альгината, хитина, ксилана, ацетата и H_2 , и природными сообществами донных отложений, функциональный потенциал лабораторно обогащенных комплексов в значительной степени отражает ключевые метаболические процессы, характерные для естественных условий в донных отложениях Кандалакшского залива.

Заключение

Настоящее исследование представляет собой наиболее полное на текущий момент описание таксономического состава и функциональных особенностей прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива Белого моря. Проведенное исследование сочетает в себе комплексный анализ данных, полученных молекулярно-биологическими, биоинформатическими, геохимическими и классическими микробиологическими методами.

В ходе исследования были выделены характерные прокариотные сообщества для различных типов донных отложений Кандалакшского залива. Сильнейшее влияние на состав сообществ оказывают следующие факторы: глубина залегания сообщества в донных отложениях и расположение в богатой органическим веществом зоне «газовых шапок».

Установлены четкие закономерности вертикальной стратификации сообществ прокариот в отложениях Кандалакшского залива, отражающие влияние геохимических и геологических характеристик осадков. Для приповерхностных горизонтов всех исследованных станций характерно преобладание потребителей лабильной органики и сульфатредукторов. Среди наиболее массовых компонентов этих горизонтов повсеместно встречаются таксоны, типичные для морских отложений, включая род *Woeseia*, семейства *Anaerolineaceae* и *Sandaracinaceae*, а также группы некультивируемых микроорганизмов SEEP-SRB1 и Sva0081. Более глубокие горизонты отличаются снижающейся долей потенциальных потребителей лабильной органики и сульфатредуцирующих бактерий, высокой относительной численностью некультивированных микроорганизмов с малоизученным метаболизмом (JS1, *Aerophobales*, *Aminicenantales*, SG8-4, S085, WCHB1-81) и потенциальных потребителей устойчивого к деградации органического вещества (*Desulfatiglans*, *Mycobacterium*, *Hyphomicrobiaceae*).

Богатые органическим веществом отложения, расположенные в зонах «газовых шапок», где наблюдаются благоприятные условия для аккумуляции органического вещества, имеют иной тип стратификации прокариотных сообществ. В пределах верхних 70 см нпмд осадка структура сообществ остается

относительно неизменной: наиболее обильные компонентами являются потребители лабильной органики и сульфатредукторы. В глубинных горизонтах наблюдается высокая относительная численность микроорганизмов характерных для нижних горизонтов фоновых станций, а также уникальные для этих зон таксоны. Интересным является отсутствие архей группы ANME в этих насыщенных CH_4 зонах.

Оценка метаболического потенциала обильных в зонах «газовых шапок» таксонов показала их адаптированность к высокой скорости поступления органического вещества терригенного и морского происхождения. Способность к деструкции различных полисахаридов обеспечивает процветание определенных групп микроорганизмов в приповерхностных слоях, тогда как способность к разложению стойких ароматических соединений (входящих в состав лигнина и гумусоподобных веществ) позволяет другим группам выживать в глубинных горизонтах. Представители семейства *Sandaracinaceae* по полученным результатам обладают всеми этими метаболическими свойствами, что объясняет их высокую долю по всему исследованному профилю донных отложений «газовых шапок» и делает их одним из важнейших компонентов сообществ, в том числе анаэробных.

Анализ обогащенных на различных полисахаридах и продуктах их анаэробного разложения сообществ показал ведущую роль представителей *Bacteroidota* и *Pseudomonadota* в разложении биополимеров в анаэробных условиях. Многие микроорганизмы имели также потенциал к разложению устойчивой органики, что еще раз подтверждает важность этой способности в природных сообществах.

Выводы

1. Установлены определяющие факторы, влияющие на состав прокариотных сообществ донных отложений Кандалакшского залива: глубина расположения сообщества в вертикальном профиле донных отложений и развитие в зоне «газовых шапок» или вне их.

2. Определен состав стратифицированных прокариотных сообществ фоновых донных отложений пролива Великая Салма. К наиболее обильным группам микроорганизмов в горизонтах 2 и 10 см относятся органогетеротрофные представители рода *Woeseia* и семейств *Anaerolineaceae* и *Sandaracinaceae*, а также сульфатредуцирующие бактерии SEEP-SRB1, Sva0081. Нижние горизонты (30–100 см) отличаются доминированием группы JS, рода *Thiohalophilus*, потребителей устойчивой органики, относящихся к родам *Desulfatiglans* и *Mycobacterium* и семейству *Hyphomicrobiaceae*.

3. В донных отложениях зоны «газовых шапок» в горизонтах 2–70 см отмечается отсутствие выраженной стратификации и относительно выровненный таксономический состав. Преобладают таксоны, типичные для приповерхностных слоев: *Sandaracinaceae*, *Anaerolineaceae*, *Woeseia*, SEEP-SRB1 и Sva0081. Глубинные горизонты «газовых шапок» (100–200 см) имеют отличающийся таксономический состав сообществ, включающий представителей семейств *Hyphomicrobiaceae* и *Sandaracinaceae*, группы JS1 и 67-14, родов *Mycobacterium* и *Pseudoalteromonas*. По составу эти сообщества частично сближаются с прокариотными комплексами, обнаруженными в горизонтах 30–100 см фоновых станций.

4. Анализ отдельных ASV представителей семейств *Sandaracinaceae* и *Hyphomicrobiaceae*, а также группы 67-14 (порядок *Solirubrobacterales*), выявил их гетерогенность. Были обнаружены как универсальные субпопуляции, встречающиеся повсеместно в исследованных образцах, так и приуроченные к экологическим условиям определенных горизонтов.

5. Функциональный потенциал микробных сообществ зоны «газовых шапок» отражает их адаптацию к богатой органикой среде. Одним из ключевых

таксонов является *Sandaracinaceae* (группа SG8-38), обладающая генами, ассоциированными с деструкцией растительных полисахаридов, ароматических соединений и денитрификацией, что объясняет его высокую относительную численность на различных глубинах осадка – до 11.2 % от количества прочтений региона V4 гена 16S рРНК.

6. С помощью метагеномного анализа выявлен метаболический потенциал ряда некультивируемых микроорганизмов, обитающих в донных отложениях. Представители группы 67-14 (*Solirubrobacterales*) обладают потенциалом к денитрификации и аэробному дыханию. У Bathy-15 (*Bathyarchaeota*) обнаружен фрагментарный набор генов, связанных с метаногенезом и метаболизмом C1-соединений. Представители порядка *Anaerolineales* характеризуются широким метаболическим репертуаром, включающим деградацию различных полисахаридов растительного происхождения, разложение ароматических соединений и участие в процессах азотного обмена.

7. В анаэробных накопительных культурах, полученных на полисахаридных субстратах (агар, альгинат, ксилан, хитин) преобладают представители *Bacteroidota*, *Clostridia* и *Vibrionaceae*. Анализ метаболического потенциала показал их способность к деструкции широкого спектра полисахаридов. Ряд членов сообществ обладает потенциалом к частичному или полному метаболизму ароматических соединений, что отражает широкое распространение этой способности в природных сообществах донных отложений.

Список литературы

1. Бурганская Е. И., Груздев Д. С., Круткина М. С., Горленко В. М. Бактериальные сообщества микробных матов супралиторали Белого моря и литорали отделившихся от моря озер // Микробиология. — 2019. — Т. 88. — № 5. — С. 568–582.
2. Жильцова А. А., Харчева А. В., Краснова Е. Д., Лунина О. Н., Воронов Д. А., Саввичев А. С., Горшкова О. М., Пацаева С. В. Спектральное исследование зеленых серных бактерий в стратифицированных водоемах Кандалакшского залива Белого моря // Оптика атмосферы и океана. — 2018. — Т. 31. — № 3. — С. 233–239.
3. Кевбрин В. В., Заварзин Г. А. Влияние соединений серы на рост галофильной гомоацетатной бактерии *Acetohalobium arabaticum* // Микробиология. — 1992. — Т. 61. — № 5. — С. 812–817.
4. Краснова Е. Д., Пантюлин А. Н., Белевич Т. А., Воронов Д. А., Демиденко Н. А., Житина Л. С., Ильяш Л. В., Кокрятская Н. М., Лунина О. Н., Мардашова М. В. Комплексные исследования отделяющихся водоемов на разных стадиях изоляции от Белого моря в марте 2012 г. // Океанология. — 2013. — Т. 53. — № 5. — С. 714–717.
5. Лисицын А. П., Кравчишина М. Д., Копелевич О. В., Буренков В. И., Шевченко В. П., Вазюля С. В., Клювиткин А. А., Новигатский А. Н., Политова Н. В., Филиппов А. С. Пространственно-временная изменчивость концентрации взвеси в деятельном слое Белого моря // Доклады Академии наук. — 2013. — Т. 453. — № 4. — С. 440–445.
6. Лунина О. Н., Саввичев А. С., Бабенко В. В., Болдырева Д. И., Кузнецов Б. Б., Колганова Т. В., Краснова Е. Д., Кокрятская Н. М., Веслополова Е. Ф., Воронов Д. А. Сезонные изменения структуры сообщества анаэробных фототрофных бактерий меромиктического озера Трехцветное (Кандалакшский залив Белого моря) // Микробиология. — 2019. — Т. 88. — № 1. — С. 100–115.

7. Меркель А. Ю., Тарновецкий И. Ю., Подосокорская О. А., Тошаков С. В. Анализ систем праймеров на ген 16S рРНК для профилирования термофильных микробных сообществ // Микробиология. — 2019. — Т. 88. — № 6. — С. 655–664.
8. Пересыпкин В. И., Лукашин В. Н., Исаева А. Б., Прего Р. Лигнин и химические элементы в донных осадках Кандалакшского залива Белого моря // Океанология. — 2004. — Т. 44. № 5. — С. 743–755.
9. Политова Н. В., Ключиткин А. А., Новигатский А. Н., Ульянова Н. В., Чульцова А. Л., Кравчишина М. Д., Павлова Г. А., Леин А. Ю. Ранний диагенез в современных донных осадках Двинского залива Белого моря // Океанология. — 2016. — Т. 56. — № 5. — С. 771–783.
10. Розанов А. Г., Волков И. И., Кокрятская Н. М., Юдин М. В. Марганец и железо в Белом море: осадконакопление и диагенез // Литология и полезные ископаемые. — 2006. — № 5. — С. 539–558.
11. Розанов А. Г., Волков И. И. Донные осадки Кандалакшского залива Белого моря: марганцевый феномен // Геохимия. — 2009. — № 10. — С. 1067–1085.
12. Саввичев А. С., Русанов И. И., Юсупов С. К., Байрамов И. Т., Пименов Н. В., Леин А. Ю., Иванов М. В. Процесс микробной сульфатредукции в осадках прибрежной зоны и литорали Кандалакшского залива Белого моря // Микробиология. — 2003. — Т. 72. — № 4. — Р. 535–547.
13. Саввичев А. С., Русанов И. И., Захарова Е. Е., Веслополова Е. Ф., Мицкевич И. Н., Кравчишина М. Д., Леин А. Ю., Иванов М. В. Микробные процессы циклов углерода и серы в Белом море // Микробиология. — 2008. — Т. 77. — № 6. — С. 823–838.
14. Саввичев А. С., Кулакова А. А., Краснова Е. Д., Воронов Д. А., Кадников В. В., Белецкий А. В., Козяева В. В., Русанов И. И., Летарова М. А., Веслополова Е. Ф. Микробное сообщество морского меромиктического желоба (Бухта Биофильтров), расположенного в Кандалакшском заливе Белого моря // Микробиология. — 2022. — Т. 91. — № 4. — С. 492–506.

15. Токарев М. Ю., Полудеткина Е. Н., Старовойтов А. В., Пирогова А. С., Корост С. Р., Ошкин А. Н., Потемка А. К. Характеристика газонасыщенных отложений Кандалакшского залива Белого моря по данным сейсмоакустических и литолого-геохимических исследований // — Вестник Московского университета. Серия 4. Геология. — 2019. — № 1. — С. 107–114.
16. Alneberg J., Bjarnason B. S., Bruijn I. de, Schirmer M., Quick J., Ijaz U. Z., Loman N. J., Andersson A. F., Quince C. CONCOCT: clustering contigs on coverage and composition // arXiv preprint arXiv:1312.4038. — 2013.
17. Arístegui J., Gasol J. M., Duarte C. M., Herndld G. J. Microbial oceanography of the dark ocean's pelagic realm // Limnology and Oceanography. — 2009. — V. 54. — № 5. — P. 1501–1529.
18. Arndt S., Jørgensen B. B., LaRowe D. E., Middelburg J. J., Pancost R. D., Regnier P. Quantifying the degradation of organic matter in marine sediments: A review and synthesis // Earth-science review. — 2013. — V. 123. — P. 53–86.
19. Arnosti C. Measurement of depth-and site-related differences in polysaccharide hydrolysis rates in marine sediments // Geochimica et Cosmochimica Acta. — 1995. — V. 59. — №. 20. — P. 4247-4257.
20. Atwood T. B., Witt A., Mayorga J., Hammill E., Sala E. Global Patterns in Marine Sediment Carbon Stocks // Frontiers in Marine Science. — 2020. — V. 7-2020.
21. Baker B. J., Lazar C. S., Teske A. P., Dick G. J. Genomic resolution of linkages in carbon, nitrogen, and sulfur cycling among widespread estuary sediment bacteria // Microbiome. — 2015. — V. 3. — № 1.
22. Baltar F., Alvarez-Salgado X. A., Arístegui J., Benner R., Hansell D. A., Herndl G. J., Lønborg C. What is refractory organic matter in the ocean? // Frontiers in Marine Science. — 2021. — V. 8-2021.
23. Bauer J. E., Bianchi T. S. 5.02—dissolved organic carbon cycling and transformation // Treatise on estuarine and coastal science. — 2011. — V. 5. — P. 7–67.

24. Begmatov S., Savvichev A. S., Kadnikov V. V., Beletsky A. V., Rusanov I. I., Klyuvitkin A. A., Novichkova E. A., Mardanov A. V., Pimenov N. V., Ravin N. V. Microbial communities involved in methane, sulfur, and nitrogen cycling in the sediments of the Barents Sea // *Microorganisms*. — 2021. — V. 9. — № 11.
25. Behrenfeld M. J., O'Malley R. T., Siegel D. A., McClain C. R., Sarmiento J. L., Feldman G. C., Milligan A. J., Falkowski P. G., Letelier R. M., Boss E. S. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity // *Nature*. — 2006. — V. 444. — № 7120. — P. 752–755.
26. Berger V. Y., Naumov A. D. General features of the White Sea // *Berichte Polarf.* — 2000. — V. 359. — P. 3–9.
27. Bezuglova O. Molecular structure of humus acids in soils // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. — 2019. — V. 182. — № 4. — P. 676–682.
28. Bienhold C., Zinger L., Boetius A., Ramette A. Diversity and biogeography of bathyal and abyssal seafloor bacteria // *PLoS One*. — 2016. — V. 11. — № 1. — P. e0148016.
29. Blazejak A., Schippers A. High abundance of JS-1- and *Chloroflexi*-related *Bacteria* in deeply buried marine sediments revealed by quantitative, real-time PCR // *FEMS microbiology ecology*. — 2010. — V. 72. — № 2. — P. 198–207.
30. Boetius A., Ravensschlag K., Schubert C. J., Rickert D., Widdel F., Gieseke A., Amann R., Jørgensen B. B., Witte U., Pfannkuche O. A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane // *Nature*. — 2000. — V. 407. — № 6804. — P. 623–626.
31. Bolger A. M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data // *Bioinformatics*. — 2014. — V. 30. — № 15. — P. 2114–2120.
32. Boll M., Fuchs G. Unusual reactions involved in anaerobic metabolism of phenolic compounds // *Biological Chemistry*. — 2005. — V. 386. — № 10. — P. 989–997.
33. Bolyen E., Rideout J. R., Dillon M. R., Bokulich N. A., Abnet C. C., Caporaso J. G., et al. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data

- science using QIIME 2 // *Nature biotechnology*. — 2019. — V. 37. — № 8. — P. 852–857.
34. Bordovskiy O. K. Accumulation of organic matter in bottom sediments // *Marine Geology*. — 1965. V. 3. — № 1. — P. 33–82.
35. Borowski W. S., Paull C. K., Ussler III W. Marine pore-water sulfate profiles indicate in situ methane flux from underlying gas hydrate // *Geology*. — 1996. — V. 24. — № 7. — P. 655–658.
36. Bowles M., Joye S. High rates of denitrification and nitrate removal in cold seep sediments // *ISME J.* — 2011. — V. 5. — № 3. — P. 565–567.
37. Brackmann R., Fuchs G. Enzymes of anaerobic metabolism of phenolic compounds // *European journal of biochemistry*. — 1993. — V. 213. — № 1. — P. 563–571.
38. Bradley J. A., Arndt S., Amend J. P., Burwicz-Galerie E., LaRowe D. E. Sources and fluxes of organic carbon and energy to microorganisms in global marine sediments // *Frontiers in Microbiology*. — 2022. — V. 13-2022.
39. Brioukhanov A. L., Kadnikov V. V, Rusanov I. I., Novigatskiy A. N., Kanapatskiy T. A., Politova N. V, Ravin N. V, Pimenov N. V. Phylogenetic diversity in sulphate-reducing bacterial communities from oxidised and reduced bottom sediments of the Barents Sea // *Antonie Van Leeuwenhoek*. — 2022. — V. 115. — № 6. — P. 801–820.
40. Brodersen K. E., Trevathan-Tackett S. M., Nielsen D. A., Connolly R. M., Lovelock C. E., Atwood T. B., Macreadie P. I. Oxygen consumption and sulfate reduction in vegetated coastal habitats: effects of physical disturbance // *Frontiers in Marine Science*. — 2019. — V. 6-2019.
41. Brunow G. Methods to reveal the structure of lignin // *Biopolymers Online*. — 2001.
42. Buckel W., Kung J. W., Boll M. The benzoyl-coenzyme a reductase and 2-hydroxyacyl-coenzyme a dehydratase radical enzyme family // *ChemBioChem*. — 2014. — V. 15. — № 15. — P. 2188–2194.

43. Bugg T. D. H., Ahmad M., Hardiman E. M., Rahmanpour R. Pathways for degradation of lignin in bacteria and fungi // Natural product reports. — 2011. — V. 28. — № 12. — P. 1883–1896.
44. Burdige D. J. Preservation of organic matter in marine sediments: Controls, mechanisms, and an imbalance in sediment organic carbon budgets? // Chem Reviews. — 2007. — V. 107. — № 2. — P. 467–485.
45. Burdige D. J., Komada T., Magen C., Chanton J. P. Methane dynamics in Santa Barbara Basin (USA) sediments as examined with a reaction-transport model // Journal of Marine Research. — 2016. — V. 74. — P. 277–313.
46. Callahan B. J., McMurdie P. J., Rosen M. J., Han A. W., Johnson A. J. A., Holmes S. P. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data // Nature Methods. — 2016. — V. 13. — № 7. — P. 581–583.
47. Cantarel B. L., Coutinho P. M., Rancurel C., Bernard T., Lombard V., Henrissat B. The Carbohydrate-Active EnZymes database (CAZy): an expert resource for glycogenomics // Nucleic Acids Research. — 2009. — V. 37. — № suppl_1. — P. D233–D238.
48. Cerniglia C. E. Recent advances in the biodegradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by *Mycobacterium* species // The utilization of bioremediation to reduce soil contamination: problems and solutions. — 2003. — P. 51–73.
49. Chadwick G. L., Skennerton C. T., Laso-Pérez R., Leu A. O., Speth D. R., Yu H., Morgan-Lang C., Hatzenpichler R., Goudeau D., Malmstrom R., Brazelton W. J., Woyke T., Hallam S. J., Tyson G. W., Wegener G., Boetius A., Orphan V. J. Comparative genomics reveals electron transfer and syntrophic mechanisms differentiating methanotrophic and methanogenic archaea // PLoS Biol. — 2022. — V. 20. — № 1.
50. Chao A., Bunge J. Estimating the number of species in a stochastic abundance model // Biometrics. — 2002. — V. 58. — № 3. — P. 531–539.
51. Chaumeil P.-A., Mussig A. J., Hugenholtz P., Parks D. H. GTDB-Tk: a toolkit to classify genomes with the Genome Taxonomy Database // Bioinformatics. — 2019. — V. 36. — № 6. — P. 1925–1927.

52. Chen S. C., Musat N., Lechtenfeld O. J., Paschke H., Schmidt M., Said N., Popp D., Calabrese F., Stryhanyuk H., Jaekel U., Zhu Y. G., Joye S. B., Richnow H. H., Widdel F., Musat F. Anaerobic oxidation of ethane by archaea from a marine hydrocarbon seep // *Nature*. — 2019. — V. 568. — № 7750. — P. 108–111.
53. Chen S. C., Musat F., Richnow H. H., Krüger M. Microbial diversity and oil biodegradation potential of northern Barents Sea sediments // *Journal of Environmental Sciences*. — 2024. — V. 146. — P. 283–297.
54. Chi W.-J., Chang Y.-K., Hong S.-K. Agar degradation by microorganisms and agar-degrading enzymes // *Applied Microbiology and Biotechnology*. — 2012. — V. 94. — № 4. — P. 917–930.
55. Collins T., Gerday C., Feller G. Xylanases, xylanase families and extremophilic xylanases // *FEMS Microbiology Reviews*. — 2005. — V. 29. — № 1. — P. 3–23.
56. Cornelius F., Dagmar R., Frank B., Armin Q., Jörg F. Oxidation of reduced inorganic sulfur compounds by bacteria: emergence of a common mechanism? // *Applied and Environmental Microbiology*. — 2001. — V. 67. — № 7. — P. 2873–2882.
57. Coskun Ö. K., Özen V., Wankel S. D., Orsi W. D. Quantifying population-specific growth in benthic bacterial communities under low oxygen using $H_2^{18}O$ // *ISME Journal*. — 2019. — V. 13. — № 6. — P. 1546–1559.
58. Dara O. M. Mineral composition of pelitic fraction of dispersed and consolidated sedimentary matter in the White Sea // *Handbook of Environmental Chemistry*. — Springer Verlag, 2018. — P. 105–133.
59. Darriba D., Posada D., Kozlov A. M., Stamatakis A., Morel B., Flouri T. ModelTest-NG: A New and Scalable Tool for the Selection of DNA and Protein Evolutionary Models // *Molecular Biology and Evolution*. — 2020. — V. 37. — № 1. — P. 291–294.
60. DeLong E. F. The microbial ocean from genomes to biomes // *Nature*. — 2009. — V. 459. — № 7244. — P. 200–206.
61. D'Hondt S., Jørgensen B. B., Miller D. J., Batzke A., Blake R., Cragg B. A., Cypionka H., Dickens G. R., Ferdelman T., Hinrichs K.-U. Distributions of

- microbial activities in deep seafloor sediments // Science. — 2004. — V. 306. — № 5705. — P. 2216–2221.
62. Dodd M. S., Papineau D., Grenne T., Slack J. F., Rittner M., Pirajno F., O'Neil J., Little C. T. S. Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates // Nature. — 2017. — V. 543. — № 7643. — P. 60–64.
63. Dong C., Bai X., Sheng H., Jiao L., Zhou H., Shao Z. Distribution of PAHs and the PAH-degrading bacteria in the deep-sea sediments of the high-latitude Arctic Ocean // Biogeosciences. — 2015. — V. 12. — № 7. — P. 2163–2177.
64. Dresen C., Lin L. Y.-C., D'Angelo I., Tocheva E. I., Strynadka N., Eltis L. D. A flavin-dependent monooxygenase from *Mycobacterium tuberculosis* involved in cholesterol catabolism // Journal of Biological Chemistry. — 2010. — V. 285. — № 29. — P. 22264–22275.
65. Du Z. J., Wang Z. J., Zhao J. X., Chen G. J. *Woeseia oceani* gen. Nov., sp. nov., a chemoheterotrophic member of the order *Chromatiales*, and proposal of *Woeseiaceae* fam. nov // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. — 2016. — V. 66. — № 1. — P. 107–112.
66. Dutschei T., Beidler I., Bartosik D., Seeßelberg J.-M., Teune M., Bäumgen M., Ferreira S. Q., Heldmann J., Nagel F., Krull J., Berndt L., Methling K., Hein M., Becher D., Langer P., Delcea M., Lalk M., Lammers M., Höhne M., Hehemann J.-H., Schweder T., Bornscheuer U. T. Marine *Bacteroidetes* enzymatically digest xylans from terrestrial plants // Environmental Microbiology. — 2023. — V. 25. — № 9. — P. 1713–1727.
67. Dyksma S., Pjevac P., Ovanesov K., Mussmann M. Evidence for H₂ consumption by uncultured *Desulfobacterales* in coastal sediments // Environmental Microbiology. — 2018. — V. 20. — № 2. — P. 450–461.
68. Ebringerová A., Hromádková Z., Heinze T. Hemicellulose // Polysaccharides I: Structure, Characterization and Use — Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2005. — P. 1–67.
69. Espitalie J. Rock-eval pyrolysis // Applied petroleum geochemistry. — 1993. — P. 237–261.

70. Evans P. N., Parks D. H., Chadwick G. L., Robbins S. J., Orphan V. J., Golding S. D., Tyson G. W. Methane metabolism in the archaeal phylum *Bathyarchaeota* revealed by genome-centric metagenomics // Science. — 2015. — V. 350. — № 6259. — P. 434–438.
71. Fadrosch D. W., Ma B., Gajer P., Sengamalay N., Ott S., Brotman R. M., Ravel J. An improved dual-indexing approach for multiplexed 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform // Microbiome. — 2014. — V. 2. — P. 1–7.
72. Falkowski P. G., Fenchel T., Delong E. F. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles // Science. — 2008. — V. 320. — № 5879. — P. 1034–1039.
73. Fernández-Gómez B., Richter M., Schüller M., Pinhassi J., Acinas S. G., González J. M., Pedrós-Alió C. Ecology of marine *Bacteroidetes*: A comparative genomics approach // ISME Journal. — 2013. — V. 7. — № 5. — P. 1026–1037.
74. Field C. B., Behrenfeld M. J., Randerson J. T., Falkowski P. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components // Science. — 1998. — V. 281. — № 5374. — P. 237–240.
75. Furukawa K., Hirose J., Suyama A., Zaiki T., Hayashida S. Gene components responsible for discrete substrate specificity in the metabolism of biphenyl (*bph* operon) and toluene (*tod* operon) // Journal of Bacteriology. — 1993. — V. 175. — № 16. — P. 5224–5232.
76. Gacesa P. Enzymic degradation of alginates // International journal of biochemistry. — 1992. — V. 24. — № 4. — P. 545–552.
77. Gaenssle A. L. O., Bertran-Llorens S., Deuss P. J., Jurak E. Enrichment of aquatic xylan-degrading microbial communities // Microorganisms. — 2024. — V. 12. — № 8.
78. Gao J., Cao Y., Zhang Y., Luo G., Fan J., Clark J. H., Zhang S. Highly efficient lignin depolymerization and enhanced bio-oil upgrading via in-situ hydrogenation: Impact of lignin structure // Chemical Engineering Journal. — 2024. — V. 498. — P. 155837.

79. Garcia-Valdes E., Cozar E., Rotger R., Lalucat J., Ursing J. New naphthalene-degrading marine *Pseudomonas* strains // Applied and Environmental Microbiology. — 1988. — V. 54. — № 10. — P. 2478–2485.
80. Garg N., Taylor A. J., Pastorelli F., Flannery S. E., Jackson P. J., Johnson M. P., Kelly D. J. Genes linking copper trafficking and homeostasis to the biogenesis and activity of the *cbb3*-type cytochrome c oxidase in the enteric pathogen *Campylobacter jejuni* // Frontiers in Microbiology. — 2021. — V. 12-2021.
81. Garrity G. M., Bell J. A., Lilburn T. *Hyphomicrobiaceae* // Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria. — Wiley, 2015. — P. 1–1.
82. Gohl D. M., Vangay P., Garbe J., MacLean A., Hauge A., Becker A., Gould T. J., Clayton J. B., Johnson T. J., Hunter R., Knights D., Beckman K. B. Systematic improvement of amplicon marker gene methods for increased accuracy in microbiome studies // Nature biotechnology. — 2016. — V. 34. — № 9. — P. 942–949.
83. Göker M., Oren A. Valid publication of names of two domains and seven kingdoms of prokaryotes // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. — 2024. — V. 74. — № 1. — P. 006242.
84. Golubev S., Rasterkovskaya M., Sungurtseva I., Burov A., Muratova A. Phenanthrene-degrading and nickel-resistant *Neorhizobium* strain isolated from hydrocarbon-contaminated rhizosphere of *Medicago sativa* l. // Microorganisms. — 2024. — V. 12. — № 8.
85. Gooday G. W. The Ecology of Chitin Degradation // Advances in Microbial Ecology. — Boston, MA: Springer US, 1990. — P. 387–430.
86. Gorrasi S., Pesciaroli C., Barghini P., Pasqualetti M., Fenice M. Structure and diversity of the bacterial community of an Arctic estuarine system (Kandalaksha Bay) subject to intense tidal currents // Journal of Marine Systems. — 2019. — V. 196. — P. 77–85.
87. Gough M. A., Fauzi R., Mantoura C., Preston M. Terrestrial plant biopolymers in marine sediments // Geochimica et Cosmochimica Acta. — 1993. — V. 57. — № 5. — P. 945–964.

88. Grabski M., Kotlarska E., Łuczkiwicz A., Hryniewicz K., Węgrzyn G., Szymczycha B. Spatial and seasonal distribution of selected nitrogen cycle genes in deep waters of the Baltic Proper // *Frontiers in Marine Science*. — 2025. — V. 12.
89. Grondin J. M., Kazune Tamura, Guillaume D., Abbott D. W., Brumer H. Polysaccharide utilization loci: fueling microbial communities // *Journal of Bacteriology*. — 2017. — V. 199. — № 15.
90. Hedges J. I., Keil R. G., Benner R. What happens to terrestrial organic matter in the ocean? // *Organic Geochemistry*. — 1997. — V. 27. — № 5–6. — P. 195–212.
91. Henrichs S. M. Early diagenesis of organic matter in marine sediments: progress and perplexity // *Marine Chemistry*. — 1992. — V. 39. — № 1. — P. 119–149.
92. Hiroyuki I., Yuji S., Yoichi K., Alexander L., Yan-Ling Q., Philip H., Nobutada K., Michael W., Akiyoshi O., Hideki H. Non-Sulfate-Reducing, Syntrophic Bacteria Affiliated with *Desulfotomaculum* Cluster I Are Widely Distributed in Methanogenic Environments // *Applied and Environmental Microbiology*. — 2006. — V. 72. — № 3. — P. 2080–2091.
93. Hochheimer A., Schmitz R. A., Thauer R. K., Hedderich R. The tungsten formylmethanofuran dehydrogenase from *Methanobacterium thermoautotrophicum* contains sequence motifs characteristic for enzymes containing molybdopterin dinucleotide // *European journal of biochemistry*. — 1995. — V. 234. — № 3. — P. 910–920.
94. Hoehler T. M., Jørgensen B. B. Microbial life under extreme energy limitation // *Nature Reviews Microbiology*. — 2013. — V. 11. — № 2. — P. 83–94.
95. Hoffmann K., Hassenrück C., Salman-Carvalho V., Holtappels M., Bienhold C. Response of bacterial communities to different detritus compositions in Arctic deep-sea sediments // *Frontiers in Microbiology*. — 2017. — V. 8-2017.
96. Hoffmann K., Bienhold C., Buttigieg P. L., Knittel K., Laso-Pérez R., Rapp J. Z., Boetius A., Offre P. Diversity and metabolism of *Woeseiales* bacteria, global

members of marine sediment communities // ISME J. — 2020. — V. 14. — № 4. — P. 1042–1056.

97. Holler T., Wegener G., Niemann H., Deusner C., Ferdelman T. G., Boetius A., Brunner B., Widdel F. Carbon and sulfur back flux during anaerobic microbial oxidation of methane and coupled sulfate reduction // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2011. — V. 108. — № 52. — P. E1484–E1490.

98. Hou J., Wang Y., Zhu P., Yang N., Liang L., Yu T., Niu M., Konhauser K., Woodcroft B. J., Wang F. Taxonomic and carbon metabolic diversification of *Bathyarchaeia* during its coevolution history with early Earth surface environment // Science Advances. — 2025. — V. 9. — № 27. — P. eadf5069.

99. Hovland M., Judd A. G. Seabed pockmarks and seepages: impact on geology, biology and the marine environment. — Graham & Trotman London, 1988. — V. 293.

100. Hugerth L. W., Wefer H. A., Lundin S., Jakobsson H. E., Lindberg M., Rodin S., Engstrand L., Andersson A. F. DegePrime, a program for degenerate primer design for broad-taxonomic-range PCR in microbial ecology studies // Applied and Environmental Microbiology. — 2014. — V. 80. — № 16. — P. 5116–5123.

101. Inagaki F., Nunoura T., Nakagawa S., Teske A., Lever M., Lauer A., Suzuki M., Takai K., Delwiche M., Colwell F. S., Nealson K. H., Horikoshi K., D'Hondt S., Jørgensen B. B. Biogeographical distribution and diversity of microbes in methane hydrate-bearing deep marine sediments on the Pacific Ocean Margin // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2006. — V. 103. — № 8. — P. 2815–2820.

102. Jantharadej K., Limpiyakorn T., Kongprajug A., Mongkolsuk S., Sirikanchana K., Suwannasilp B. B. Microbial community compositions and sulfate-reducing bacterial profiles in malodorous urban canal sediments // Archives of Microbiology. — 2021. — V. 203. — № 5. — P. 1981–1993.

103. Jiao J.-Y., Ma S.-C., Salam N., Zhou Z., Lian Z.-H., Fu L., Chen Y., Peng C.-H., OuYang Y.-T., Fan H., Li L., Yi Y., Zhang J.-Y., Wang J.-Y., Liu L., Gao L., Oren A., Woyke T., Dodsworth J. A., Hedlund B. P., Li W.-J., Cheng L. Cultivation

- of novel *Atribacterota* from oil well provides new insight into their diversity, ecology, and evolution in anoxic, carbon-rich environments // *Microbiome*. — 2024. — V. 12. — № 1. — P. 123.
104. Jørgensen B. B., Boetius A. Feast and famine—microbial life in the deep-sea bed // *Nature Reviews Microbiology*. — 2007. — V. 5. — № 10. — P. 770–781.
105. Jørgensen B. B., Kasten S. Sulfur cycling and methane oxidation // *Marine geochemistry*. — Springer, 2006. — P. 271–309.
106. Jørgensen B. B., Marshall I. P. G. Slow microbial life in the seabed // *Ann Rev Mar Sci*. — 2016. — V. 8. — № 1. — P. 311–332.
107. Kadnikov V. V., Mardanov A. V., Beletsky A. V., Karnachuk O. V., Ravin N. V. Genome of the candidate phylum *Aminicenantes* bacterium from a deep subsurface thermal aquifer revealed its fermentative saccharolytic lifestyle // *Extremophiles*. — 2019. — V. 23. — № 2. — P. 189–200.
108. Kallmeyer J., Pockalny R., Adhikari R. R., Smith D. C., D'Hondt S. Global distribution of microbial abundance and biomass in subseafloor sediment // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2012. — V. 109. — № 40. — P. 16213–16216.
109. Kanehisa M. The KEGG database // 'In silico' simulation of biological processes: Novartis Foundation Symposium 247. — Wiley Online Library, 2002. — P. 91–103.
110. Kanehisa M., Sato Y., Morishima K. BlastKOALA and GhostKOALA: KEGG tools for functional characterization of genome and metagenome sequences // *Journal of Molecular Biology*. — 2016. — V. 428. — № 4. — P. 726–731.
111. 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.
112. 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. 772–780.

113. Kimura N., Nishi A., Goto M., Furukawa K. Functional analyses of a variety of chimeric dioxygenases constructed from two biphenyl dioxygenases that are similar structurally but different functionally // *Journal of Bacteriology*. — 1997. — V. 179. — № 12. — P. 3936–3943.
114. Kleindienst S., Ramette A., Amann R., Knittel K. Distribution and in situ abundance of sulfate-reducing bacteria in diverse marine hydrocarbon seep sediments // *Environmental Microbiology*. — 2012. — V. 14. — № 10. — P. 2689–2710.
115. Klimek D., Herold M., Calusinska M. Comparative genomic analysis of *Planctomycetota* potential for polysaccharide degradation identifies biotechnologically relevant microbes // *BMC Genomics*. — 2024. — V. 25. — № 1. — P. 523.
116. Knittel K., Boetius A. Anaerobic oxidation of methane: progress with an unknown process // *Annual review of microbiology*. — 2009. — V. 63. — № 1. — P. 311–334.
117. Koch H., Freese H. M., Hahnke R. L., Simon M., Wietz M. Adaptations of *Alteromonas* sp. 76-1 to polysaccharide degradation: a cazyme plasmid for ulvan degradation and two alginolytic systems // *Frontiers in Microbiology*. — 2019. — V. 10-2019.
118. Kozlov A. M., Darriba D., Flouri T., Morel B., Stamatakis A. RAxML-NG: a fast, scalable and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference // *Bioinformatics*. — 2019. — V. 35. — № 21. — P. 4453–4455.
119. Kravchishina M. D., Lisitsyn A. P., Klyuvitkin A. A., Novigatsky A. N., Politova N. V., Shevchenko V. P. Suspended particulate matter as a main source and proxy of the sedimentation processes // *Handbook of Environmental Chemistry*. — Springer Verlag, 2018. — P. 13–48.
120. Kumar A., Chandra R. Ligninolytic enzymes and its mechanisms for degradation of lignocellulosic waste in environment // *Heliyon*. — 2020. — V. 6. — № 2. — P. e03170.

121. la Garza Varela A. de, Aguirre-Macedo M. L., García-Maldonado J. Q. Changes in the rhizosphere prokaryotic community structure of *Halodule wrightii* monospecific stands associated to submarine groundwater discharges in a karstic costal area // Microorganisms. — 2023. — V. 11. — № 2.
122. Langwig M. V, Anda V. De, Dombrowski N., Seitz K. W., Rambo I. M., Greening C., Teske A. P., Baker B. J. Large-scale protein level comparison of *Deltaproteobacteria* reveals cohesive metabolic groups // ISME J. — 2022. — V. 16. — № 1. — P. 307–320.
123. Lapébie P., Lombard V., Drula E., Terrapon N., Henrissat B. *Bacteroidetes* use thousands of enzyme combinations to break down glycans // Nature Communications. — 2019. — V. 10. — № 1. — P. 2043.
124. LaRowe D. E., Arndt S., Bradley J. A., Burwicz E., Dale A. W., Amend J. P. Organic carbon and microbial activity in marine sediments on a global scale throughout the Quaternary // Geochimica et Cosmochimica Acta. — 2020. — V. 286. — P. 227–247.
125. Lazar C. S., Baker B. J., Seitz K. W., Teske A. P. Genomic reconstruction of multiple lineages of uncultured benthic archaea suggests distinct biogeochemical roles and ecological niches // ISME J. — 2017. — V. 11. — № 5. — P. 1118–1129.
126. Lee Y. M., Hwang K., Lee J. Il, Kim M., Hwang C. Y., Noh H. J., Choi H., Lee H. K., Chun J., Hong S. G., Shin S. C. Genomic insight into the predominance of candidate phylum *Atribacteria* JS1 lineage in marine sediments // Frontiers in Microbiology. — 2018. — V. 9. — № NOV.
127. Leeuw J. W. De, Largeau C. A review of macromolecular organic compounds that comprise living organisms and their role in kerogen, coal, and petroleum formation // Organic geochemistry: principles and applications. — 1993. — P. 23–72.
128. Li J., Dong C., Lai Q., Wang G., Shao Z. Frequent occurrence and metabolic versatility of *Marinifilaceae* bacteria as key players in organic matter mineralization in global deep seas // mSystems. — 2022a. — V. 7. — № 6.

129. Li J.-L., Duan L., Wu Y., Ahmad M., Yin L.-Z., Luo X.-Q., Wang X., Fang B.-Z., Li S.-H., Huang L.-N., Wu J.-X., Mou X.-Z., Wang P., Li W.-J. Unraveling microbe-mediated degradation of lignin and lignin-derived aromatic fragments in the Pearl River Estuary sediments // *Chemosphere*. — 2022b. — V. 296. — P. 133995.
130. Lisitsyn A. P., Demina L. L. Introduction // *Handbook of Environmental Chemistry*. — Springer Verlag, 2018. — P. 1–11.
131. Liu J., Liu X., Wang M., Qiao Y., Zheng Y., Zhang X.-H. Bacterial and archaeal communities in sediments of the North Chinese Marginal Seas // *Microbial Ecology*. — 2015. — V. 70. — № 1. — P. 105–117.
132. Liu J. F., Zhang K., Liang B., Zhou Z. C., Yang S. Z., Li W., Hou Z. W., Wu X. L., Gu J. D., Mu B. Z. Key players in the methanogenic biodegradation of n-hexadecane identified by DNA-Stable isotope probing // *International Biodeterioration & Biodegradation*. — 2019. — V. 143.
133. Liu R., Wei X., Song W., Wang L., Cao J., Wu J., Thomas T., Jin T., Wang Z., Wei W., Wei Y., Zhai H., Yao C., Shen Z., Du J., Fang J. Novel *Chloroflexi* genomes from the deepest ocean reveal metabolic strategies for the adaptation to deep-sea habitats // *Microbiome*. — 2022. — V. 10. — № 1. — P. 75.
134. Liu Y. F., Qi Z. Z., Shou L. Bin, Liu J. F., Yang S. Z., Gu J. D., Mu B. Z. Anaerobic hydrocarbon degradation in candidate phylum *Atribacteria* (JS1) inferred from genomics // *ISME Journal*. — 2019b. — V. 13. — № 9. — P. 2377–2390.
135. Lledó B., Martínez-Espinoza R. M., Marhuenda-Egea F. C., Bonete M. J. Respiratory nitrate reductase from haloarchaeon *Haloferax mediterranei*: biochemical and genetic analysis // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*. — 2004. — V. 1674. — № 1. — P. 50–59.
136. Lozupone C., Knight R. UniFrac: A new phylogenetic method for comparing microbial communities // *Applied and Environmental Microbiology*. — 2005. — V. 71. — № 12. — P. 8228–8235.

137. Lu P., Wang W., Zhang G., Li W., Jiang A., Cao M., Zhang X., Xing K., Peng X., Yuan B., Feng Z. Isolation and characterization marine bacteria capable of degrading lignin-derived compounds // PLoS One. — 2020. — V. 15. — № 10. — P. e0240187-.
138. Lunina O. N., Savvichev A. S., Krasnova E. D., Kokryatskaya N. M., Veslopolova E. F., Kuznetsov B. B., Gorlenko V. M. Succession processes in the anoxygenic phototrophic bacterial community in Lake Kislo-Sladkoe (Kandalaksha Bay, White Sea) // Microbiology. — 2016. — V. 85. — № 5. — P. 570–582.
139. Luton P. E., Wayne J. M., Sharp R. J., Riley P. W. The *mcrA* gene as an alternative to 16S rRNA in the phylogenetic analysis of methanogen populations in landfill // Microbiology (N Y). — 2002. — V. 148. — № 11. — P. 3521–3530.
140. Ma K.-J., Ye Y.-L., Fu Y.-H., Fu G.-Y., Sun C., Xu X.-W. Genomic and phylotypic properties of three novel marine *Bacteroidota* from bare tidal flats reveal insights into their potential of polysaccharide metabolism // Frontiers in Marine Science. — 2023. — V. 10-2023.
141. Martens E. C., Koropatkin N. M., Smith T. J., Gordon J. I. Complex glycan catabolism by the human gut microbiota: the *Bacteroidetes* sus-like paradigm // Journal of Biological Chemistry. — 2009. — V. 284. — № 37. — P. 24673–24677.
142. Martin M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads // EMBnet. journal. — 2011. — V. 17. — № 1. — P. 10–12.
143. Masae H., Toshiaki H., Hiroyuki K., Tomokazu K., Toshiaki K. Identification of 9,17-dioxo-1,2,3,4,10,19-hexanorandrostane-5-oic acid, 4-hydroxy-2-oxohexanoic acid, and 2-hydroxyhexa-2,4-dienoic acid and related enzymes involved in testosterone degradation in *Comamonas testosteroni* TA441 // Applied and Environmental Microbiology. — 2005. — V. 71. — № 9. — P. 5275–5281.
144. Maupin-Furlow J. A., Ferry J. G. Analysis of the CO dehydrogenase/acetyl-coenzyme A synthase operon of *Methanosarcina thermophila* // Journal of Bacteriology. — 1996. — V. 178. — № 23. — P. 6849–6856.

145. McInerney M. J., Bryant M. P. Basic Principles of Bioconversions in Anaerobic Digestion and Methanogenesis. // Biomass conversion processes for energy and fuels. — Boston, MA : Springer US, 1981. — P. 277–296.
146. McKee L. S., Rosa S. L. La, Westereng B., Eijssink V. G., Pope P. B., Larsbrink J. Polysaccharide degradation by the *Bacteroidetes*: mechanisms and nomenclature // Environmental Microbiology Rep. — 2021. — V. 13. — № 5. — P. 559–581.
147. Meybeck M. Carbon, nitrogen, and phosphorus transport by world rivers // Am J Sci. — 1982. — V. 282. — № 4. — P. 401–450.
148. Middelburg J. J. A simple rate model for organic matter decomposition in marine sediments. // Geochimica et Cosmochimica. — 1989. — V. 53. — № 7. — P. 1577–1581.
149. Mohr K. I., Garcia R. O., Gerth K., Irschik H., Müller R. *Sandaracinus amylolyticus* gen. nov., sp. nov., a starch-degrading soil myxobacterium, and description of *Sandaracinaceae* fam. nov. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. — 2012. — V. 62. — № 5. — P. 1191–1198.
150. Mußmann M., Pjevac P., Krüger K., Dykema S. Genomic repertoire of the *Woeseiaceae*/JTB255, cosmopolitan and abundant core members of microbial communities in marine sediments // ISME Journal. — 2017. — V. 11. — № 5. — P. 1276–1281.
151. Namirimu T., Park M. J., Kim Y. J., Lim D., Lee J. H., Shin A., Kim D., Kwon K. K. Microbial diversity of deep-sea sediments from three newly discovered hydrothermal vent fields in the Central Indian Ridge // Ocean Science Journal. — 2023. — V. 58. — № 2.
152. Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M., team the U. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit // Bioinformatics. — 2012. — V. 28. — № 8. — P. 1166–1167.
153. Oni O. E., Schmidt F., Miyatake T., Kasten S., Witt M., Hinrichs K.-U., Friedrich M. W. Microbial communities and organic matter composition in surface and subsurface sediments of the Helgoland mud area, North Sea // Frontiers in Microbiology. — 2015. — V. 6. — P. 1290.

154. Oren A., Xu X.-W. The Family *Hyphomicrobiaceae* // The Prokaryotes. — Springer, Berlin Heidelberg, 2014. — P. 247–281.
155. Orsi W. D. Ecology and evolution of seafloor and subseafloor microbial communities // Nature Reviews Microbiology. — 2018. — V. 16. — № 11. — P. 671–683.
156. Pantyulin A. N. Hydrological system of the White Sea // Oceanology. — 2003. — V. 43. — № Suppl.
157. Parkes R. J., Cragg B., Roussel E., Webster G., Weightman A., Sass H. A review of prokaryotic populations and processes in sub-seafloor sediments, including biosphere: Geosphere interactions // Marine Geology. — 2014. — V. 352. — P. 409–425.
158. 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.
159. Parsons T. R., Stephens K., Strickland J. D. H. On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. — 1961. — V. 18. — № 6. — P. 1001–1016.
160. Patro R., Duggal G., Love M. I., Irizarry R. A., Kingsford C. Salmon provides fast and bias-aware quantification of transcript expression // Nature Methods. — 2017. — V. 14. — № 4. — P. 417–419.
161. Payne P. E., Knobbe L. N., Chanton P., Zaugg J., Mortazavi B., Mason O. U. Uncovering novel functions of the enigmatic, abundant, and active *Anaerolineae* in a salt marsh ecosystem // mSystems. — 2025. — V. 10. — № 1.
162. Pelikan C., Wasmund K., Glombitza C., Hausmann B., Herbold C. W., Flieder M., Loy A. Anaerobic bacterial degradation of protein and lipid macromolecules in subarctic marine sediment // ISME Journal. — 2021. — V. 15. — № 3. — P. 833–847.
163. Peng X., Masai E., Kitayama H., Harada K., Katayama Y., Fukuda M. Characterization of the 5-carboxyvanillate decarboxylase gene and its role in

- lignin-related biphenyl catabolism in *Sphingomonas paucimobilis* SYK-6 // Applied and Environmental Microbiology. — 2002. — V. 68. — № 9. — P. 4407–4415.
164. Peng X., Masai E., Kasai D., Miyauchi K., Katayama Y., Fukuda M. A second 5-carboxyvanillate decarboxylase gene, ligW2, is important for lignin-related biphenyl catabolism in *Sphingomonas paucimobilis* SYK-6 // Applied and Environmental Microbiology. — 2005. — V. 71. — № 9. — P. 5014–5021.
165. Pernthaler A., Dekas A. E., Brown C. T., Goffredi S. K., Embaye T., Orphan V. J. Diverse syntrophic partnerships from deep-sea methane vents revealed by direct cell capture and metagenomics // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2008. — V. 105. — № 19. — P. 7052–7057.
166. Pesciaroli C., Cupini F., Selbmann L., Barghini P., Fenice M. Temperature preferences of bacteria isolated from seawater collected in Kandalaksha Bay, White Sea, Russia // Polar Biology. — 2012. — V. 35. — № 3. — P. 435–445.
167. Pesciaroli C., Rodelas B., Juarez-Jiménez B., Barghini P., Fenice M. Bacterial community structure of a coastal area in Kandalaksha Bay, White Sea, Russia: possible relation to tidal hydrodynamics // Annals of Microbiology. — 2015a. — V. 65. — № 1. — P. 443–453.
168. Pesciaroli C., Barghini P., Cerfolli F., Bellisario B., Fenice M. Relationship between phylogenetic and nutritional diversity in Arctic (Kandalaksha Bay) seawater planktonic bacteria // Annals of Microbiology. — 2015b. — V. 65. — № 4. — P. 2405–2414.
169. Petro C., Starnawski P., Schramm A., Kjeldsen K. U. Microbial community assembly in marine sediments // Aquatic Microbial Ecology. — 2017. — V. 79. — № 3. — P. 177–195.
170. Petro C., Jochum L. M., Schreiber L., Marshall I. P. G., Schramm A., Kjeldsen K. U. Single-cell amplified genomes of two uncultivated members of the deltaproteobacterial SEEP-SRB1 clade, isolated from marine sediment // Marine Genomics. — 2019. — V. 46. — P. 66–69.

171. Plugge C. M., Zhang W., Scholten J. C., Stams A. J. Metabolic flexibility of sulfate-reducing bacteria // *Frontiers in Microbiology*. — 2011. — V. 2-2011.
172. Probandt D., Knittel K., Tegetmeyer H. E., Ahmerkamp S., Holtappels M., Amann R. Permeability shapes bacterial communities in sublittoral surface sediments // *Environmental Microbiology*. — 2017. — V. 19. — № 4. — P. 1584–1599.
173. Qin W., Heal K. R., Ramdasi R., Kobelt J. N., Martens-Habbena W., Bertagnolli A. D., Amin S. A., Walker C. B., Urakawa H., Könneke M., Devol A. H., Moffett J. W., Armbrust E. V., Jensen G. J., Ingalls A. E., Stahl D. A. *Nitrosopumilus maritimus* gen. nov., sp. nov., *Nitrosopumilus cobalaminigenes* sp. nov., *Nitrosopumilus oxyclinae* sp. nov., and *Nitrosopumilus ureiphilus* sp. nov., four marine ammoniaoxidizing archaea of the phylum thaumarchaeo // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. — 2017. — V. 67. — № 12. — P. 5067–5079.
174. Qin Y. Alginate fibres: an overview of the production processes and applications in wound management // *Polymer International*. — 2008. — V. 57. — № 2. — P. 171–180.
175. Quast C., Pruesse E., Yilmaz P., Gerken J., Schweer T., Yarza P., Peplies J., Glöckner F. O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools // *Nucleic Acids Research*. — 2012. — V. 41. — № D1. — P. D590–D596.
176. Reeve J. N., Nölling J., Morgan R. M., Smith D. R. Methanogenesis: genes, genomes, and who's on first? // *Journal of Bacteriology*. — 1997. — V. 179. — № 19. — P. 5975–5986.
177. Robador A., Müller A. L., Sawicka J. E., Berry D., Hubert C. R. J., Loy A., Jørgensen B. B., Brüchert V. Activity and community structures of sulfate-reducing microorganisms in polar, temperate and tropical marine sediments // *ISME Journal*. — 2016. — V. 10. — № 4. — P. 796–809.
178. Romano R. G., Bendia A. G., Moreira J. C. F., Franco D. C., Signori C. N., Yu T., Wang F., Jovane L., Pellizari V. H. *Bathyarchaeia* occurrence in rich methane

sediments from a Brazilian *ria* // Estuarine, Coastal and Shelf Science. — 2021. — V. 263.

179. Ruff S. E., Biddle J. F., Teske A. P., Knittel K., Boetius A., Ramette A. Global dispersion and local diversification of the methane seep microbiome // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 2015. — V. 112. — № 13. — P. 4015–4020.

180. Savvichev A. S., Kadnikov V. V., Rusanov I. I., Beletsky A. V., Krasnova E. D., Voronov D. A., Kallistova A. Yu., Veslopolova E. F., Zakharova E. E., Kokryatskaya N. M., Losyuk G. N., Demidenko N. A., Belyaev N. A., Sigalevich P. A., Mardanov A. V., Ravin N. V., Pimenov N. V. Microbial processes and microbial communities in the water column of the polar meromictic lake Bol'shie Khruslomeny at the White Sea coast // Frontiers in Microbiology. — 2020. — V. 11-2020.

181. Savvichev A. S., Rusanov I. I., Kadnikov V. V., Beletsky A. V., Zakcharova E. E., Samylnina O. S., Sigalevich P. A., Semiletov I. P., Ravin N. V., Pimenov N. V. Biogeochemical activity of methane-related microbial communities in bottom sediments of cold seeps of the Laptev Sea // Microorganisms. — 2023. — V. 11. — № 2.

182. Schmetterer G., Valladares A., Pils D., Steinbach S., Pacher M., Muro-Pastor A. M., Flores E., Herrero A. The *coxBAC* operon encodes a cytochrome *c* oxidase required for heterotrophic growth in the cyanobacterium *Anabaena variabilis* strain ATCC 29413 // Journal of Bacteriology. — 2001a. V. 183. — № 21. — P. 6429–6434.

183. Schühle K., Fuchs G. Phenylphosphate carboxylase: a new c-c lyase involved in anaerobic phenol metabolism in *Thauera aromatica* // Journal of Bacteriology. 2004. V. 186. № 14. P. 4556–4567.

184. Shannon C. E. A Mathematical Theory of Communication // The Bell System Technical Journal. — 1948. — V. 27. — № 3. — P. 379–423.

185. Shevchenko V. P., Lisitzin A. P., Belyaev N. A., Filippov A. S., Golovnina E. A., Ivanov A. A., Klyuvitkin A. A., Malinkovich S. M., Novigatsky A. N., Politova

- N. V. Seasonality of suspended particulate matter distribution in the White Sea // *Berichte zur Polar-und Meeresforschung*. — 2004. — V. 482. — P. 142–149.
186. Shivani Y., Subhash Y., Sasikala C., Ramana C. H. V. *Halodesulfovibrio spirochaetisodalis* gen. nov. sp. nov. and reclassification of four *Desulfovibrio* spp. // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. — 2017. — V. 67. — № 1. — P. 87–93.
187. Sorokin D. Y., Tourova T. P., Bezsoudnova E. Y., Pol A., Muyzer G. Denitrification in a binary culture and thiocyanate metabolism in *Thiohalophilus thiocyanoxidans* gen. nov. sp. nov. - A moderately halophilic chemolithoautotrophic sulfur-oxidizing *Gammaproteobacterium* from hypersaline lakes // *Archives of Microbiology*. — 2007. — V. 187. — № 6. — P. 441–450.
188. Souza C. P., Almeida B. C., Colwell R. R., Rivera I. N. G. The importance of chitin in the marine environment // *Marine Biotechnology*. — 2011. — V. 13. — № 5. — P. 823–830.
189. Stroeve A. R., Klyukina A. A., Vidishcheva O. N., Poludetkina E. N., Solovyeva M. A., Pyrkin V. O., Gavirova L. A., Birkeland N. K., Akhmanov G. G., Bonch-Osmolovskaya E. A., Merkel A. Y. Structure of benthic microbial communities in the northeastern part of the Barents Sea // *Microorganisms*. — 2024. — V. 12. — № 2.
190. Suman J., Strejcek M., Zubrova A., Capek J., Wald J., Michalikova K., Hradilova M., Sredlova K., Semerad J., Cajthaml T., Uhlik O. Predominant biphenyl dioxygenase from legacy polychlorinated biphenyl (pcb)-contaminated soil is a part of unusual gene cluster and transforms flavone and flavanone // *Frontiers in Microbiology*. — 2021. — V. 12-2021.
191. Sun C.-C., Zhao W.-J., Yue W.-Z., Cheng H., Sun F.-L., Wang Y.-T., Wu M.-L., Engel A., Wang Y.-S. Polymeric carbohydrates utilization separates microbiomes into niches: insights into the diversity of microbial carbohydrate-active enzymes in the inner shelf of the Pearl River Estuary, China // *Frontiers in Microbiology*. — 2023. — V. 14-2023.

192. Suylen G. M. H., Kuenen J. G. Chemostat enrichment and isolation of *Hyphomicrobium* EG // *Antonie Van Leeuwenhoek*. — 1986. — V. 52. — № 4. — P. 281–293.
193. Suzuki D., Li Z., Cui X., Zhang C., Katayama A. Reclassification of *Desulfobacterium anilini* as *Desulfatiglans anilini* comb. nov. within *Desulfatiglans* gen. nov., And description of a 4-chlorophenol-degrading sulfate-reducing bacterium, *Desulfatiglans parachlorophenolica* sp. nov // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. — 2014. — V. 64. — P. 3081–3086.
194. Tao Y. Z., Guan Y. T. Study of chemical composition of lignin and its application // *Journal of Cellulose Science and Technology*. — 2003. — V. 11. — № 1. — P. 42–55.
195. Terekhina Y. E., Barymova A. A., Isachenko A. I., Kokorin A. I., Kozlovskiy V. V, Mikhaylyukova P. G., Mokievsky V. O., Repkina T. Y., Rybalko A. E., Tokarev M. Y. Geomorphological and habitat mapping of the glaciated shelf (the Velikaya Salma strait of the Kandalaksha Gulf of the White Sea, Russia) // *Seafloor Geomorphology as Benthic Habitat*. — Elsevier, 2020. — P. 655–673.
196. Thauer R. K., Kaster A.-K., Seedorf H., Buckel W., Hedderich R. Methanogenic archaea: ecologically relevant differences in energy conservation // *Nature Reviews Microbiology*. — 2008. — V. 6. — № 8. — P. 579–591.
197. Thöny-Meyer L., Beck C., Preisig O., Hennecke H. The *ccoNOQP* gene cluster codes for a cb-type cytochrome oxidase that functions in aerobic respiration of *Rhodobacter capsulatus* // *Molecular Microbiology*. — 1994. — V. 14. — № 4. — P. 705–716.
198. Unfried F., Becker S., Robb C. S., Hehemann J.-H., Markert S., Heiden S. E., Hinzke T., Becher D., Reintjes G., Krüger K., Avcı B., Kappelmann L., Hahnke R. L., Fischer T., Harder J., Teeling H., Fuchs B., Barbeyron T., Amann R. I., Schweder T. Adaptive mechanisms that provide competitive advantages to marine *Bacteroidetes* during microalgal blooms // *ISME J*. — 2018. — V. 12. — № 12. — P. 2894–2906.

199. Uritskiy G. V, DiRuggiero J., Taylor J. MetaWRAP—a flexible pipeline for genome-resolved metagenomic data analysis // *Microbiome*. — 2018. — V. 6. — № 1. — P. 158.
200. Velasco L., Mesa S., Delgado M. J., Bedmar E. J. Characterization of the *nirK* gene encoding the respiratory, Cu-containing nitrite reductase of *Bradyrhizobium japonicum* // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Structure and Expression*. 2001. — V. 1521. — № 1. — P. 130–134.
201. Vigneron A., Alsop E. B., Cruaud P., Philibert G., King B., Baksmaty L., Lavallée D., Lomans B. P., Kyrpides N. C., Head I. M., Tsismetzis N. Comparative metagenomics of hydrocarbon and methane seeps of the Gulf of Mexico // *Scientific Reports*. — 2017. — V. 7. — № 1.
202. Viljakainen V. R., Hug L. A. The phylogenetic and global distribution of bacterial polyhydroxyalkanoate bioplastic-degrading genes // *Environmental Microbiology*. — 2021. — V. 23. — № 3. — P. 1717–1731.
203. Vuillemin A., Kerrigan Z., D'Hondt S., Orsi W. D. *Chloroflexi* persisting for millions of years in oxic and anoxic deep-sea clay // *Biorxiv*. — 2020. — P. 2020–2025.
204. Wang J., Li X., Guan F., Yang Z., Zhai X., Zhang Y., Tang X., Duan J., Xiao H. The isolation of anaerobic and facultative anaerobic sulfate-reducing bacteria (SRB) and a comparison of related enzymes in their sulfate reduction pathways // *Microorganisms*. — 2023. — V. 11. — № 8.
205. Wang W., Tao J., Yu K., He C., Wang J., Li P., Chen H., Xu B., Shi Q., Zhang C. Vertical stratification of dissolved organic matter linked to distinct microbial communities in subtropic estuarine sediments // *Frontiers in Microbiology*. — 2021. — V. 12-2021.
206. Wang Y., Wegener G., Hou J., Wang F., Xiao X. Expanding anaerobic alkane metabolism in the domain of Archaea // *Nature Microbiology*. — 2019. — V. 4. — № 4. — P. 595–602.

207. Weiss M. S., Abele U., Weckesser J., Welte W., Schiltz E., Schulz G. E. Molecular architecture and electrostatic properties of a bacterial porin // *Science*. — 1991. — V. 254. — № 5038. — P. 1627–1630.
208. Wolin E. A., Wolin M., Wolfe R. S. Formation of methane by bacterial extracts // *Journal of Biological Chemistry*. — 1963. — V. 238. — № 8. — P. 2882–2886.
209. 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.
210. Yam K. C., Okamoto S., Roberts J. N., Eltis L. D. Adventures in *Rhodococcus* — from steroids to explosives // *Canadian Journal of Microbiology*. — 2011. — V. 57. — № 3. — P. 155–168.
211. Yu B., Lu Z., Zhong S., Cheong K.-L. Exploring potential polysaccharide utilization loci involved in the degradation of typical marine seaweed polysaccharides by *Bacteroides thetaiotaomicron* // *Frontiers in Microbiology*. — 2024. — V. 15-2024.
212. Zhang C., Fang Y.-X., Yin X., Lai H., Kuang Z., Zhang T., Xu X.-P., Wegener G., Wang J.-H., Dong X. The majority of microorganisms in gas hydrate-bearing seafloor sediments ferment macromolecules // *Microbiome*. — 2023. — V. 11. — № 1. — P. 37.
213. Zheng J., Ge Q., Yan Y., Zhang X., Huang L., Yin Y. dbCAN3: automated carbohydrate-active enzyme and substrate annotation // *Nucleic Acids Research*. — 2023. — V. 51. — № W1. — P. W115–W121.
214. Zhou Z., Pan J., Wang F., Gu J.-D., Li M. *Bathyarchaeota*: globally distributed metabolic generalists in anoxic environments // *FEMS Microbiology Reviews*. — 2018. — V. 42. — № 5. — P. 639–655.
215. Zhou Z., Tran P. Q., Breister A. M., Liu Y., Kieft K., Cowley E. S., Karaoz U., Anantharaman K. METABOLIC: high-throughput profiling of microbial genomes for functional traits, metabolism, biogeochemistry, and community-scale functional networks // *Microbiome*. — 2022. — V. 10. — № 1. — P. 33.