

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПРОКАРИОТНЫХ СООБЩЕСТВ ПОВЕРХНОСТНЫХ СЛОЕВ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

© 2023 г. Д. В. Бадмадашиев^{a, *}, А. Р. Строева^{a, b}, А. А. Клюкина^b,
Е. Н. Полудеткина^c, Е. А. Бонч-Осмоловская^{a, b}

^a Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, 119234 Россия

^b Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, Федеральный исследовательский центр
“Фундаментальные основы биотехнологии” Российской академии наук, Москва, 117312 Россия

^c Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, геологический факультет, Москва, 119234 Россия

*e-mail: dbadmadashiev@gmail.com

Поступила в редакцию 07.05.2023 г.

После доработки 30.06.2023 г.

Принята к публикации 04.07.2023 г.

Микробные сообщества донных отложений Кандалакшского залива Белого моря до сих пор являются малоизученными. В литературе имеются данные по скорости протекания некоторых микробиологических процессов, однако, о микроорганизмах, населяющих донные отложения, известно очень мало. В настоящей работе путем высокопроизводительного секвенирования вариабельных участков генов 16S рРНК были охарактеризованы микробные сообщества 47 образцов донных отложений Кандалакшского залива с глубины 10 см под поверхностью дна. Самыми многочисленными филумами оказались *Pseudomonadota* и *Desulfobacterota*, представители которых вместе составляли около половины от всех прокариот. На родовом уровне выделить какой-либо таксон в качестве доминирующего оказалось невозможным. Среди хемоорганотрофных организмов наиболее представленными были некультивируемые *Sandaracinaceae* (до 10.8%) и *Woeseia* (до 7.5%). Сульфатредуцирующие бактерии являлись важным компонентом сообществ даже в исследованных поверхностных слоях, причем наиболее многочисленными среди них были некультивируемые группы SEEP-SRB1 (до 7.0%) и Sva0081 (до 5.9%). Роды *Sulfurovum* (до 15.5%) и *Thiohalophilus* (до 7.0%), вовлеченные в процессы окисления серосодержащих соединений, являлись важными членами сообществ в некоторых исследованных образцах. Наибольшую долю среди ASV, отнесенных к домену *Archaea*, занимал род *Nitrosopumilus* (до 6.9% от общего количества прокариот), осуществляющий окисление аммония до нитрита. В исследованных образцах было обнаружено много последовательностей, определенных как участки гена 16S рРНК хлоропластов, что может указывать на то, что темпы поступления органического вещества в верхней части донных отложений преобладают над темпами его разложения.

Ключевые слова: микробные сообщества, биоразнообразие, ген 16S рРНК, донные отложения, Кандалакшский залив, Белое море, арктические моря

DOI: 10.31857/S0026365623600244, **EDN:** CYSXJT

История Белого моря началась около 14 тыс. лет назад, когда во время таяния ледника его акватория была освобождена ото льда (Lisitsyn, Demina, 2018). Мощность современных неоплейстоценовых осадков, залегающих на метаморфическом фундаменте, достигает десятков метров. В настоящее время Белое море представляет собой небольшое полузамкнутое арктическое море, сообщающееся с Северным Ледовитым океаном через Баренцево море. Водобмен между Баренцевым и Белым морями ограничен, но создает транспортную систему для твердых частиц, микроорганизмов и протекания биогеохимических циклов (Pantuyulin, 2003).

Из-за малого объема и глубины Белого моря основным источником осадочного материала является вещество, приносимое водой рек и состоящее как из минеральной, так и органической компонент. В участках впадения рек доля минеральных частиц составляет до 73% общей массы взвешенных частиц. В открытой части моря возрастает влияние фитопланктона на формирование осадков, чья продуктивность максимальна в фотической зоне, располагающейся в пределах первых 10–15 м от поверхности воды; его доля в общем количестве взвешенных частиц доходит до 65% (Kravchishina et al., 2018). Из-за близости к полярному кругу в Белом море наблюдаются изменения

в биогеохимической активности по сезонам, что связано с замерзанием и оттаиванием водоема. Воды Кандалакшского залива подвергаются довольно сильному перемешиванию в своей верхней части из-за циклов приливов и отливов (Мельников и соавт., 2003; Саввичев и соавт., 2003).

Механический состав донных отложений Белого моря довольно разнообразный: в северной части наблюдается высокая доля песка (около 70%), а в некоторых районах возрастает относительное содержание гравия и гальки, составляя 30–50%. С ростом глубины в донных отложениях увеличивается доля мелкозернистых компонентов, в наиболее глубокой центральной части процентное содержание пелита может достигать 90%. В Кандалакшском заливе в глубоководных частях, где толщина водного слоя составляет более 100 м, также наблюдается преобладание пелита, а в более мелких частях донные отложения составлены преимущественно из илистой и песчаной фракций (Berger, Naumov, 2000).

Максимальные содержания основных химических компонентов (С, Fe, Mn, P и Ti) были обнаружены в глубинных частях около границ Кандалакшского залива и Двинского залива (Невеский и соавт., 1977). В донных отложениях Белого моря наблюдается повышенное содержание Mn (до 2% в центральной глубоководной части) относительно других арктических морей, что может быть объяснено его притоком с суши в связанной с гумусовыми веществами форме (Горшкова, 1966; Розанов, Волков, 2006). Несмотря на относительно высокое содержание органического углерода (1–2%), восстановительные процессы в верхней части отложений протекают довольно медленно, что связано с низким содержанием легко метаболизируемого органического вещества и окислительной обстановкой, о которой свидетельствует преобладание окисленных форм Fe и Mn (Розанов, Волков, 2006). Содержание CH_4 в верхних окисленных слоях донных отложений Белого моря составляет от 0.2 до 3.5 мкл CH_4 дм⁻³, концентрация продолжает расти при движении вниз по профилю, достигая максимальных значений на глубине нескольких метров, после чего постепенно снижается (Саввичев и соавт., 2008).

Имеющиеся в настоящий момент данные по микробному разнообразию донных отложений Белого моря довольно скудны. Большинство работ затрагивает исследования состава сообществ в ассоциированных с Кандалакшским заливом меромиктических водоемах, где доминирующим компонентом в зоне хемоклина выступают представители зеленых серобактерий (Жильцова и соавт., 2018; Лунина и соавт., 2013, 2016, 2019; Savvichev et al., 2018; Kadnikov et al., 2019; Саввичев и соавт., 2022). В воде исследованных озер наблюдалась относительно высокая концентрация

CH_4 , а также высокие темпы сульфатредукции и окисления CH_4 (Саввичев и соавт., 2020).

Образование CH_4 в Белом море происходит как в верхней окисленной части осадка (первые сантиметры от поверхности), так и в нижележащих анаэробных горизонтах. Наибольшая концентрация CH_4 наблюдалась на глубине 2–3 м, ниже значения резко падали. Темпы сульфатредукции, напротив, выше в верхних приповерхностных слоях и уменьшаются вниз по профилю. Конечные этапы анаэробного разложения органического вещества происходят в большей степени за счет сульфатредукции, скорость которой на 2–3 порядка выше, чем скорость метаногенеза. В целом, донные отложения Белого моря на больших глубинах характеризуются низкими темпами сульфатредукции и метаногенеза (Саввичев и соавт., 2008). Однако в зоне литорали эти процессы проявляют большую интенсивность (Саввичев и соавт., 2003).

В составе микробных сообществ в водном столбе Кандалакшского залива на уровне филума доминирующими микроорганизмами являются *Pseudomonadota*, наиболее представленным классом — γ -*Proteobacteria*. α -Разнообразие в сообществах снижается вместе с глубиной, что особенно заметно в придонных слоях воды, где температура опускается до 0°C (Pantulyin, 2003), а микроорганизмы предположительно адаптированы к психрофильным условиям, в которых на уровне рода доминируют представители *Halomonas*, а также существенна доля *Pseudoalteromonas* (Pesciaroli et al., 2015a, 2015b; Gorrasi et al., 2019).

Для литорали Белого моря имеются некоторые данные о структуре микробных сообществ. Так, наиболее распространенными филумами выступают *Pseudomonadota* (α -*Proteobacteria*, γ -*Proteobacteria*) и *Actinomycetota* (Pesciaroli et al., 2015), а в биопленках и бактериальных матах — *Pseudomonadota* (*Thiocapsa* и *Thiorhodococcus*) и *Chlorobiota* (*Prosthecochloris*) (Бурганская и соавт., 2019).

Основной целью настоящего исследования являлось описание прокариотных сообществ донных отложений Белого моря, в частности, Кандалакшского залива. В данной работе была произведена попытка оценить разнообразие и структуру прокариотных сообществ, а также выявить основные метаболические функции микроорганизмов, населяющих данное место обитания. Для решения этих задач было проведено высокопроизводительное секвенирование переменных участков генов 16S рРНК из 47 образцов, отобранных в различных точках Кандалакшского залива.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Отбор образцов. Объектом нашего исследования являлся полигон, расположенный у острова

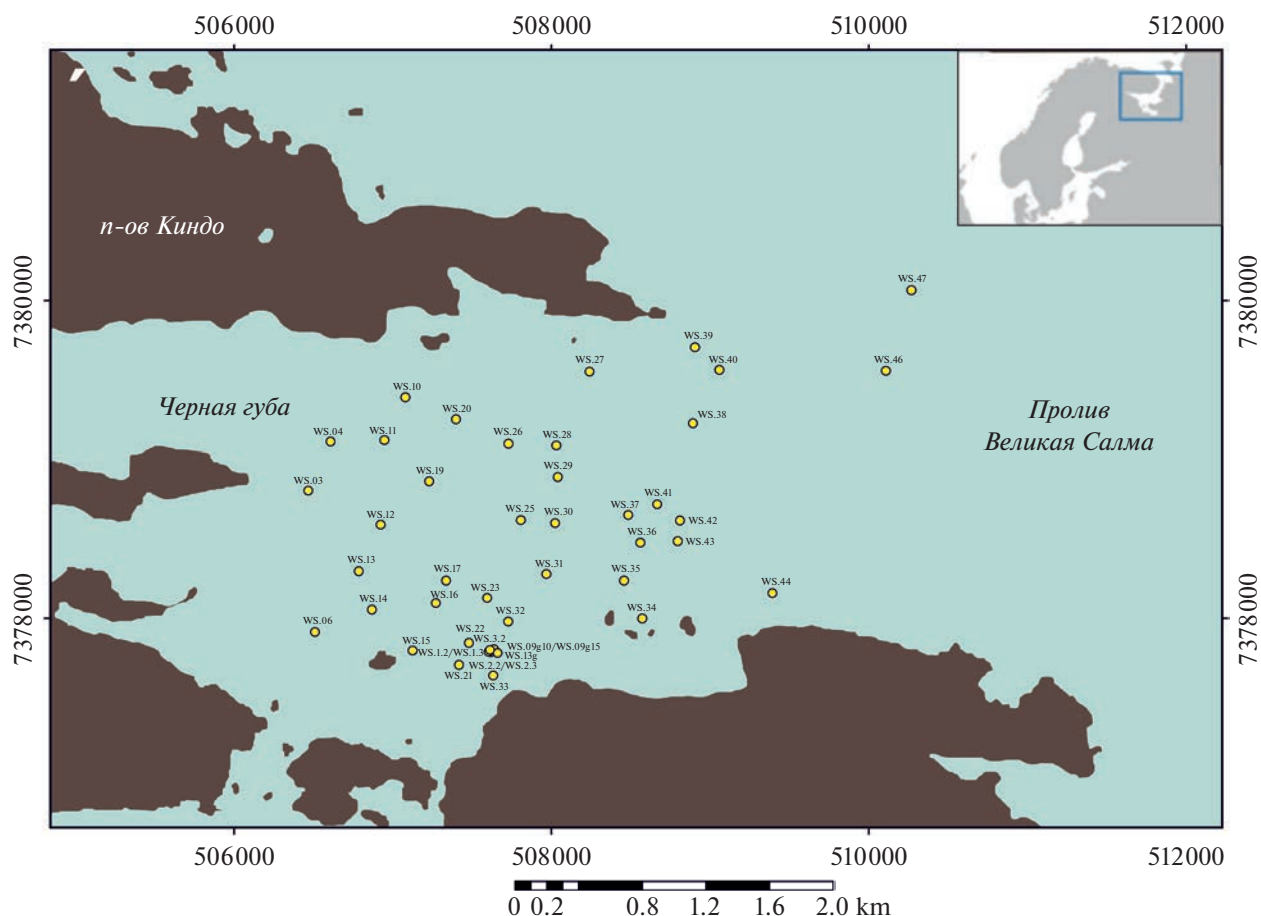


Рис. 1. Места точек отбора проб в Канда拉克шском заливе Белого моря.

Великий, в пределах пролива Великая Салма, Канда拉克шский залив. В геологическом отношении полигон расположен в пределах Канда拉克шского грабена Балтийского щита. Образцы донных отложений были получены в результате пробоотбора в 2021 г. при помощи ковшового дночерпателя Day grab (0.1 м²), ударной прямоточной гравитационной трубы длиной 3 м, а также ручным способом при погружении с аквалангом в безвоздушную среду, с глубины 10 см ниже поверхности дна. В случае отбора проб при помощи гравитационной трубы возможно проведение детального послойного описания разреза из центральной части керна осадка (диаметр керна 11 см). При использовании дночерпателя характеризуется керн верхних 10–15 см разреза, который может перемешиваться при отборе пробы. В этом случае образцы отбирались только из верхнего структурированного слоя осадка, после предварительной проверки, что перемешивание визуально не детектировано.

Образцы для микробиологических исследований помещались в стерильные 50 мл пробирки типа Фалькон, целиком заполненные отобранным материалом для сохранения нативных усло-

вий газовой фазы. Хранение и транспортировка образцов осуществлялась при температуре ~5°C. Для исследования состава прокариотных сообществ было использовано 47 образцов донных отложений (рис. 1).

Геохимические работы на судне включали в себя комплекс работ, в том числе отбор проб для геохимического анализа газовой фазы и литолого-геохимических исследований осадка. Кернаые образцы для исследований отбирались из верхних 10 см осадка при отборе ковшовым пробоотборником и каждые 30 см по всей длине керна при отборе гравитационной трубкой. На газовый анализ отбиралась проба осадка в объеме 40 мл, из которой далее была выделена газовая фаза методом "head space". Для гранулометрических и пиролитических исследований отбиралась проба осадка 200 г в zip-lock пакет и герметично упаковывалась.

Газогеохимические, пиролитические и гранулометрические исследования. Исследования углеводородного (УВ) и не-УВ состава газовой фазы из осадков выполнялись на стационарных газовых хроматографах Хроматэк-Кристалл 5000

(Россия), оснащенных пламенно-ионизационными детекторами (ПИД) и детектором по теплопроводности (ДТП). На полученных хроматограммах выполнена идентификация пиков CH_4 . Расчет концентраций CH_4 производился по стандартным концентрациям в метрологически аттестованных газовых смесях (производство “Мониторинг”, г. Санкт-Петербург, аттестация выполнена во ВГУП ВНИИМ им. Менделеева). Изотопные исследования углерода метана и углекислого газа осуществлялись на изотопном масс-спектрометре Delta V Plus (“ThermoFisher Scientific”, Германия).

Пиролитические исследования выполнялись по методике цикла Bulk на приборе Rock-Eval 6 standard компании Vinci Technologies. В ходе исследований определялось количество органического углерода (ТОС — total organic carbon) наряду с рядом других параметров.

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”, Германия). Диапазон измерений прибора — от 0.08 до 2000 мкм — позволяет детально охарактеризовать пелитовую, алевритовую и песчаную фракции.

Экстракция ДНК, подготовка библиотек ампликонов, секвенирование. Для выделения тотальной ДНК из образцов донных отложений были использованы набор FastDNA™ SPIN Kit for Soil (“MP Biomedicals”, США) и гомогенизатор FastPrep-24™ (“MP Biomedicals”, США) в соответствии с инструкциями производителя. Для оценки состава прокариотных сообществ синтезировали библиотеки ампликонов гиперварибельного участка V4 гена 16S рРНК для последующего секвенирования. Подготовку библиотек проводили согласно Gohl et al. (2016). Для получения ампликонов использовали систему универсальных праймеров на регион V4: прямой праймер 515F (5'-GTGBCAG-CMGCCGCGGTA-3') (Huggerth et al., 2014) и обратный праймер Pro-mod-805R (5'-GACTACN-VGGGTMCTAATCC-3') (Меркель и соавт., 2019), включающие также технические последовательности для секвенирования (Fadrosh et al., 2014). Библиотеки очищали с помощью агарозного гель-электрофореза и набора CleanUp Standard (“Евроген”, РФ). Секвенирование проводили с использованием набора реагентов MiSeq Reagent Micro Kit v2 (300-cycles) MS-103-1002 (“Illumina”, США) на секвенаторе MiSeq (“Illumina”, США) в соответствии с инструкцией производителя. Полученные сиквенсы были депонированы в репозитории Se-

quence Read Archive (SRA) под идентификатором доступа PRJNA975128.

Обработка последовательностей и анализ данных. Полученные сырые риды участка V4 гена 16S рРНК были обработаны с помощью алгоритма QIIME 2 (Bolyen et al., 2019). В ходе обработки сырые данные были демультиплицированы в соответствии с имеющимися баркодами, а затем были подвергнуты контролю качества с использованием алгоритма DADA2 (Callahan et al., 2016). Оценка экологических индексов α -разнообразия (индекс Шеннона; Shannon, 1948), количество вариантов последовательности ампликона (ASV — amplicon sequence variant) и Chao1 (Chao, Bunge, 2002) проводилась также с помощью алгоритма QIIME 2. Для определения количества ASV последовательности были объединены на основании сходства в 98%. Таксономическая структура сообществ была определена с использованием базы данных Silva 138.1 (<https://ngs.arb-silva.de/silvangs/>).

На основании полученных филогенетических профилей микробных сообществ были предсказаны возможные метаболические функции микроорганизмов, населяющих исследованные образцы донных отложений. Для этих целей было использован алгоритм FAPROTAX (Louca et al., 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Литолическое описание и результаты геохимических исследований осадков и газовой фазы. Изученные образцы представлены глинистыми и песчано-глинистыми алевритами с различной долей песчаной (1–43%, для большинства образцов — 15–23%) и пелитовой примесей (12–50%) (рис. 2). Цвет осадков темно-серый, серый, с зеленоватым оттенком, в большинстве станций — с четким запахом сероводорода. Текстура пятнистая полосчатая, неоднородная, отмечаются многочисленные микролинзы песчаного алеврита. Консистенция текучая, текуче-пластичная. Плотность 1.26–1.43 г/см³. Содержание ТОС, определенного по пиролизу, изменяется от 0.38 до 2.01%, закономерно увеличиваясь к береговой зоне.

Для определения состава газовой фазы изученных осадков выполнены газохроматографические исследования газовой фазы, выделенных методом “head space”. В станциях WS.09g и WS.13g наблюдались повышенные концентрации углекислого газа (0.1–0.8%), содержание метана изменялось от 0.008 до 0.6%. Изотопные исследования углерода и водорода метана указывают на четкий биогенный облик метана ($\delta^{13}\text{C}_{\text{CH}_4} = -82.4\text{--}92.8\text{‰}$; $\delta^3\text{D}_{\text{CH}_4} = -212.2\text{--}227.4\text{‰}$). Также обращает внимание высокое содержание гелия (0.9–1.7%).

Таксономический состав и α -разнообразие сообществ. Для исследуемых образцов донных отложе-

ний было получено 3491601 сырых последовательностей, в среднем по 37144 на образец. После прохождения контроля качества среднее количество последовательностей составляло 25573 на образец. Для оценки α -разнообразия были использованы индексы Шеннона и Chao1. Всего было обнаружено 12558 уникальных ASV, в образцах количество обнаруженных ASV составляло от 277 до 991. Оценка количества ASV в исследованных образцах по индексу Chao1 составила от 278.43 до 1015.39. Индекс разнообразия Шеннона имел разброс значений от 7.45 до 9.00. Полученные результаты индексов Шеннона и Chao1 свидетельствуют о достаточно высоком биоразнообразии в донных отложениях Кандалакшского залива.

Анализ таксономической структуры прокариотных сообществ в исследованных образцах донных отложений Кандалакшского залива показал, что наибольшую долю во всех образцах занимают представители домена *Bacteria* (91.4–99.1%). Среди филумов этого домена наиболее многочисленны *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%), *Mycobacteriota* (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%), *Nitrospirata* (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) филумы *Crenarchaeota* (9.0–88.2% от всего обилия *Archaea*) и *Nanoarchaeota* (12.3–73.2% от всего обилия *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) и γ -*Proteobacteria* (13.0–37.2% от общего обилия). 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. 3).

Исключением являются образцы WS.32, WS.10 и WS.47, где доля *Sulfurovum* (филум *Campylobacterota*) доходила до 15.5% (WS.32). Также в образцах WS.41, WS.39, WS.42, WS.32, WS.41 и WS.40 наблюдалось увеличение представленности рода *Thiohalophilus* (филум *Pseudomonadota*, до 7.0%). Среди культивируемых родов микроорганизмов

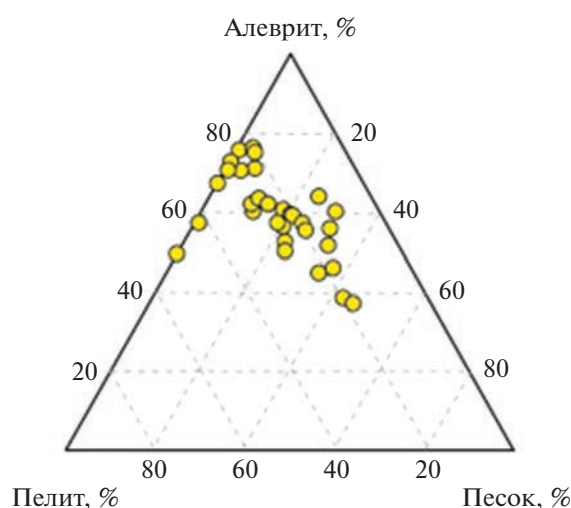


Рис. 2. Гранулометрический состав исследуемых образцов донных отложений Кандалакшского залива Белого моря.

самыми распространенными были представители рода *Woeseia* (филум *Pseudomonadota*), которые также являлись в среднем наиболее представленными прокариотами во всех исследованных образцах (до 7.5%). 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. Относительно многочисленной группой были некультивируемые представители семейства *Sandracinaceae* (филум *Mycobacteriota*, 0.7–10.8%). Также следует отметить высокую долю некультивируемых форм сульфатредуцирующих бактерий филума *Desulfobacterota*, входящих в группы SEEP-SRB1 (0.2–7.0%), и Sva0081 (0.7–5.9%). В образцах WS.1.2, WS.3.2 и WS.27 наблюдалась повышенная доля последовательностей, определенных как *Chloroplast* (до 19.2%). Наибольшую долю среди ASV, отнесенных к домену *Archaea*, занимали представители рода *Nitrosopumilus* (0.1–6.9% от общего количества прокариот). Нам не удалось обнаружить корреляцию между геологическими и геохимическими характеристиками исследуемых донных отложений и составом населяющих их прокариотных сообществ.

Предполагаемые метаболические функции. Возможные метаболические функции, представленные в исследованных прокариотных сообществах, были предположены с помощью алгоритма FAPROTAX, работа которого основывается на филогенетическом сходстве обнаруженных ASV с данными по культивируемым микроорганизмам с известными функциями. С помощью этого алгоритма удалось предсказать метаболическую функцию для 18.1%

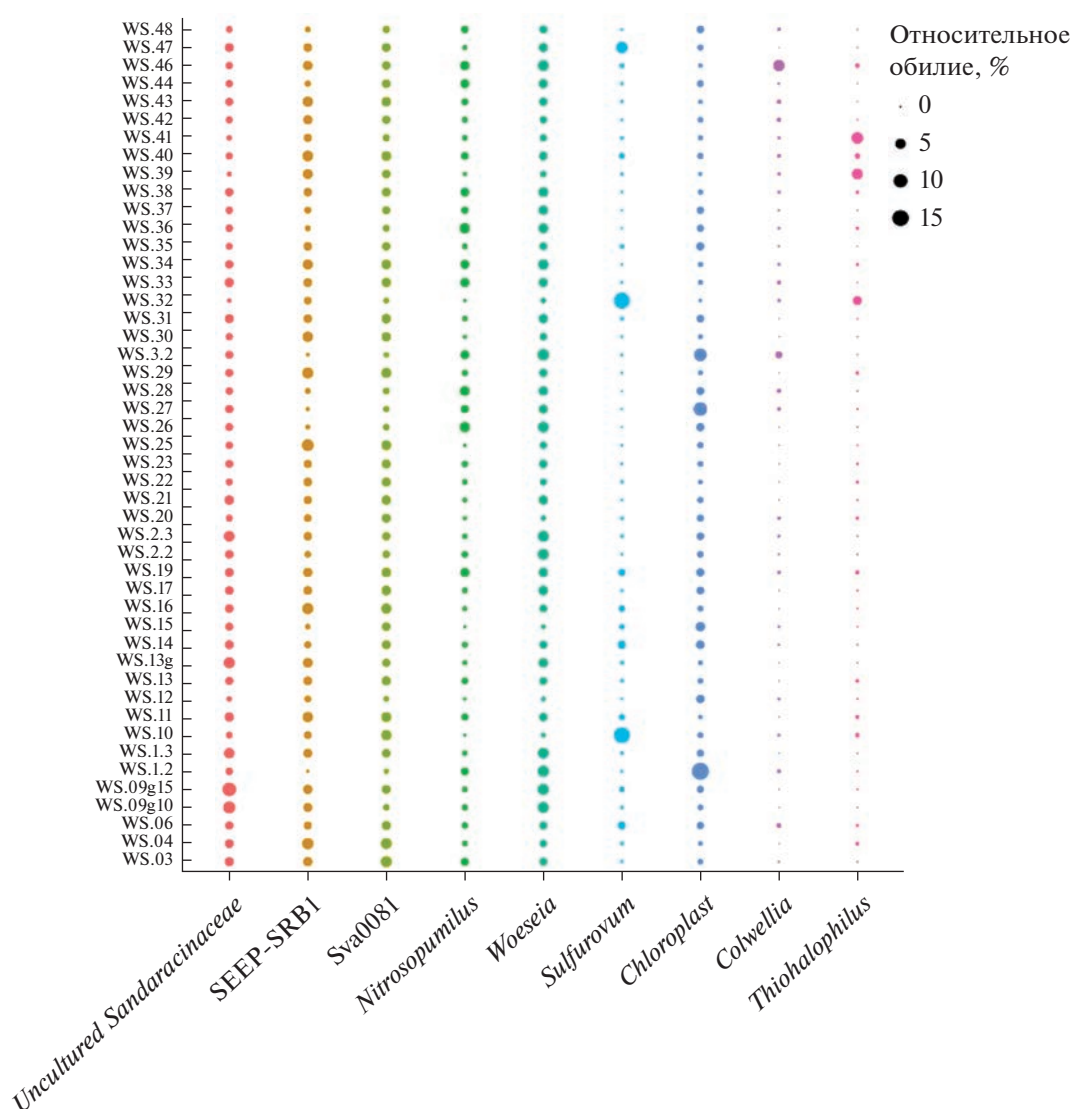


Рис. 3. Разнообразие наиболее представленных таксонов прокариот на родовом уровне в образцах донных отложений Кандалакшского залива.

ASV. На тепловой карте (рис. 4) представлен перечень функциональных характеристик, доступных для программы и обнаруженных хотя бы в одном образце. Наиболее распространенными функциями оказались хемотротрофия, в первую очередь аэробная, а также нитрификация и функции, связанные с фототрофным типом питания. В образцах с высоким содержанием хлоропластов также наблюдаются более высокие показатели относительной численности хемоорганотрофных микроорганизмов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Настоящая работа представляет первую в своем роде попытку дать полную характеристику состава прокариотных сообществ донных отложе-

ний Кандалакшского залива Белого моря. Описанные в литературных источниках исследования не позволяют в полной мере оценить обилие и разнообразие микроорганизмов, которые населяют исследуемый биотоп. В ходе данной работы была сделана попытка выявления основных компонентов микробного сообщества в верхних слоях донных отложений и возможных путей метаболизма этих микроорганизмов. Для этого были использованы индексы α -разнообразия и предсказанные алгоритмом FAPROTAX метаболические функции.

При постоянном притоке осадочного материала происходит аккумуляция значительного количества органики в донных отложениях. Только за четвертичный период по имеющимся оценкам было накоплено около 1.46×10^{20} г С (LaRowe et al., 2020). В условиях донных отложений протекают

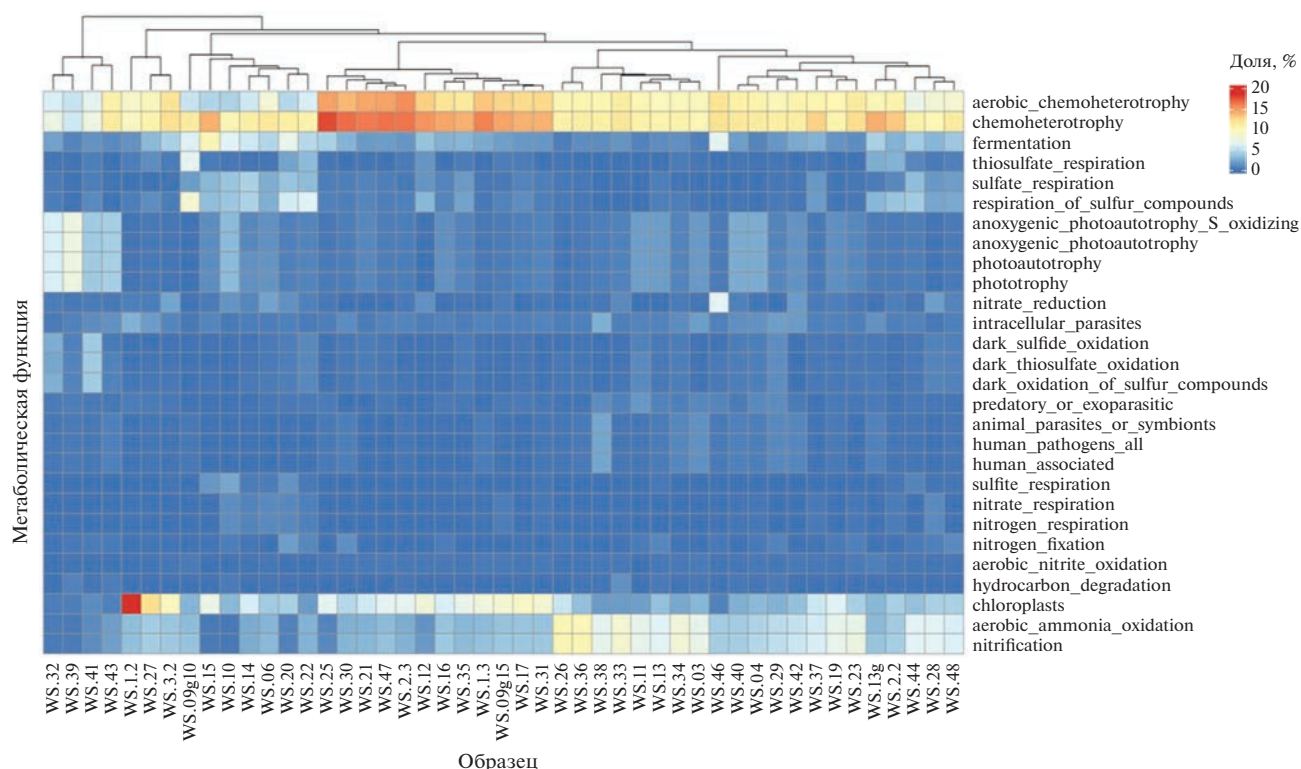


Рис. 4. Тепловая карта предполагаемых метаболических функций прокариотных сообществ донных отложений Кандакшского залива. Каждая из представленных функций была обнаружена хотя бы в одном из исследованных образцов.

заклучительные стадии цикла углерода, где органическое вещество частично разлагается в аэробной обстановке, а другая его часть захоранивается, и далее, в процессе жизнедеятельности анаэробных микроорганизмов, может быть преобразована в CO_2 , H_2S и CH_4 (Beulig et al., 2017; LaRowe et al., 2020). Наличие живых клеток установлено для глубоко погребенных слоев отложений (Schippers et al., 2005), однако темпы преобразования органики снижаются с глубиной залегания погребенного вещества (Middelburg, 1989). Благодаря постоянному притоку органического вещества морские отложения являются местом обитания значительного (0.6% от всей живой биомассы на планете) количества микроорганизмов (Kallmeyer et al., 2012).

В донных отложениях арктических морей, по данным секвенирования генов 16S рРНК, наиболее распространены представители филумов *Pseudomonadota*, *Acidobacteriota*, *Bacteroidota*, *Chloroflexota*, *Actinomycetota*, *Bacillota*, *Planctomycetota*, *Spirochaetota* и *Verrucomicrobiota*. Среди *Pseudomonadota* самыми распространенными являются представители класса γ -*Proteobacteria* (Li et al., 2009; Ravenschlag et al., 1999). Обильно представлены сульфатредуцирующие бактерии, входящие в филум *Desulfobacterota*, особенно в верхних приповерхностных

горизонтах отложений (Ravenschlag et al., 1999). Максимальная доля γ -*Proteobacteria* наблюдается в верхней приповерхностной части донных отложений, ниже возрастает содержание сульфатредуцирующих бактерий (Teske et al., 2011).

Баренцево море является географически ближайшим и связанным с Белым морем водоемом, который по сравнению с ним гораздо лучше изучен. Важными участниками терминального этапа разложения органики в донных отложениях являются сульфатредукторы, причем в Баренцевом море наиболее распространены представители *Desulfobulbaceae*, *Desulfobacteraceae*, *Desulfovibrionaceae*, *Desulfuromonadaceae* и *Desulfarculaceae*, а также некультивируемые группы SAR324 и Sva0485 (Brioukhanov et al., 2022). В донных отложениях Баренцева моря обильно представлены микроорганизмы, относящиеся к *Shewanellaceae*, вовлеченные в восстановление Fe^{3+} и Mn^{4+} , также заметна доля прокариот, участвующих в цикле азота (*Brocardiales* и *Nitrosopumilaceae*), высокую долю занимают метанокисляющие бактерии *Methyloirabilis* (Stevenson et al., 2020). Также среди метанокисляющих микроорганизмов в донных отложениях Баренцева моря распространены представители архейной группы ANME, ассоциированные с сульфатредуцирующими *Desulfobacterota* (SEEP-SRB1). Среди

культивируемых бактерий встречаются также представители семейств *Colwelliaceae*, *Coxiellaceae*, *Psychromonadaceae*, *Shewanellaceae*, *Nitrosomonadaceae*, *Halieaceae*, *Spongiibacteraceae*, *Nitrosococcaceae*, *Woeseiaceae*, *Thiotrichaceae*, *Helicobacteraceae* и *Thiohalorhabdaceae* (Begmatov et al., 2021).

Наиболее распространенными филумами в осадках Белого моря были *Pseudomonadota* и *Desulfobacterota*, что отличает его от соседнего Баренцева моря, где доля представителей *Desulfobacterota* на аналогичной глубине была ниже, а относительное количество *Chloroflexota*, наоборот, было увеличено (Begmatov et al., 2021). В донных отложениях других арктических морей наблюдается преобладание представителей филума *Pseudomonadota*; представители других филумов могут иметь различную представленность. Также к наиболее распространенным филумам в других арктических морях относятся *Acidobacteriota*, *Bacteroidota*, *Chloroflexota*, *Actinomycetota*, *Bacillota*, *Planctomycetota*, *Spirochaetota*, *Verrucomicrobiota* (Li et al., 2009; Tian et al., 2009), которые были обнаружены в составе прокариотных сообществ донных отложений Белого моря, но лишь как группы среднего обилия или минорные компоненты, чьи доли не превышают первых двух десятков процентов.

Значения экологических индексов свидетельствуют о достаточно высоком биоразнообразии в донных отложениях Кандалакшского залива. Полученные результаты вычисления α -разнообразия, как правило, имеют более высокие значения по сравнению с литературными данными о разнообразии прокариот, населяющих водную толщу Кандалакшского залива (Gorrasi et al., 2019). При этом в фотическом слое α -разнообразие достигало максимальных значений, в то время как в придонном слое воды — минимальных (Gorrasi et al., 2019). Увеличение биоразнообразия в донных отложениях по сравнению с придонным слоем воды может быть обусловлено процессом аккумуляции органического вещества, что проявляется в наличии большего количества экологических групп.

Использование различных методов пробоотбора могло привести к различиям в полученных результатах из-за разной степени воздействия на перемешивание отложений. Однако нами не было обнаружено существенных различий по основным компонентам прокариотных сообществ в исследуемых образцах.

Среди хемоорганотрофных микроорганизмов в исследованных образцах можно выделить представителей *Sandaracinaceae*, *Woeseia* и *Colwellia* как наиболее многочисленных членов сообществ. Некультивируемый род миксобактерий, входящий в *Sandaracinaceae*, в значительной степени представлен в большей части образцов. На данный момент это семейство включает только один культивируемый вид *Sandaracinus amylolyticus*, выделенный из

почвы (Mohr et al., 2012). Имеются сведения о довольно широком распространении бактерий этого семейства в природе, особенно в морских местах обитания. Эти бактерии принимают участие в разложении органического вещества и обитают в богатых питательными веществами местах (Garcia et al., 2018).

Наиболее многочисленными в большинстве изученных образцов организмами по данным профилирования являются представители рода *Woeseia*. Единственным культивируемым представителем этого рода является *Woeseia oceani*, выделенный из прибрежных отложений Желтого моря (Du et al., 2016). Описанный вид живет в довольно широком диапазоне физических условий, является органогетеротрофным организмом. *Woeseia* не развивается при низкой солености и является факультативным анаэробом (Du et al., 2016). *Woeseiaceae* является повсеместно распространенным таксоном, его представители обнаруживаются в донных отложениях различных морей, где они зачастую являются одними из самых многочисленных прокариот, занимающих до 22% от всех бактериальных последовательностей в прибрежных европейских и австралийских донных отложениях (Mußmann et al., 2017). Эти микроорганизмы также могут вносить свой вклад в эмиссию N_2O , так как для них была установлена способность к денитрификации (Hinger et al., 2019).

В образце WS.46 было зафиксировано повышенное количество бактерий рода *Colwellia*, представлявшего наибольшую долю среди всех прокариот. Этот род факультативно анаэробных γ -*Proteobacteria* отличается психрофилией; некоторые его представители являются барофильными организмами. Представители *Colwellia* распространены в холодных морях, где населяют толщу воды и потребляют различные органические соединения, а также способны к денитрификации (Deming et al., 1988; Methé et al., 2005; Deming, Junge, 2015). Учитывая особенности рода *Colwellia*, а также их значительное присутствие только в одном из исследованных образцов, можно сделать предположение, что данный микроорганизм попал в образец из придонных слоев воды, где могут наблюдаться оптимальные условия для жизни бактерий этого рода. На это также указывает наличие *Colwellia* в образцах воды Кандалакшского залива (Gorrasi et al., 2019).

Наиболее многочисленным родом архей в исследованных образцах донных отложений оказался *Nitrosopumilus*, представители которого участвуют в цикле азота. Археи рода *Nitrosopumilus* — аэробы, способные к окислению аммония для получения энергии и автотрофному росту. Представители этого рода распространены в фотической зоне и приповерхностной части донных отложений в морях по всему миру, включая полярные моря

(Könneke et al., 2005; Labrenz et al., 2010; Park et al., 2012; Qin et al., 2017).

Прокариоты, вовлеченные в цикл серы, составляют существенную часть от всех микроорганизмов, населяющих исследованные донные отложения. Наиболее многочисленные сульфатредукторы представлены группами SEEP-SRB1 и Sva0081. Микроорганизмы группы SEEP-SRB1 распространены в областях зон флюидной разгрузки по всему миру, в которых происходит выход УВ, особенно CH_4 (Kleindienst et al., 2012; Vigneron et al., 2017; Petro et al., 2019). Представители этой группы вовлечены в синтрофный процесс анаэробного окисления CH_4 и других УВ, где они выступают в качестве партнеров для анаэробных метаноокисляющих архей группы ANME (Boetius et al., 2000; Knittel et al., 2003; Niemann et al., 2005). SEEP-SRB1 осуществляют процесс сульфатредукции, а также в их геноме имеются последовательности, указывающие на автотрофный тип питания (Skennerton et al., 2017). Группа ANME является полифилетической группой в рамках филума *Halobacterota* (Chadwick et al., 2022), однако в исследованных образцах представители этой группы были обнаружены в крайне малом количестве, не достигающем десятых долей процента.

Еще одной обнаруженной обильной группой некультивируемых сульфатредуцирующих бактерий является Sva0081. Ее представители обнаруживаются повсеместно в морских и пресноводных донных отложениях, а также осадках сточных вод, где они занимают заметную долю от общего количества микроорганизмов (Liu et al., 2015; Kinsman-Costello et al., 2017; Coskun et al., 2019; Jantharadej et al., 2021). Есть сведения, что представители этой группы могут быть эндосимбионтами морских беспозвоночных (Sato et al., 2020). Существуют предположения о том, что представители Sva0081 могут играть значительную роль в процессах трансформации углерода, а также быть важным потребителем такого интермедиата, как H_2 , в зоне сульфатредукции (Dykstra et al., 2018).

Среди сероокисляющих прокариот в исследованных образцах донных отложений самыми распространенными являются бактерии родов *Thiohalophilus* и *Sulfurovum*. Род *Thiohalophilus* занимал доли процента в образцах донных отложений, за исключением образцов WS.41, WS.39, WS.42, WS.32, WS.41 и WS.40. Этот род был впервые выделен из соленого озера и характеризуется умеренной галофилией (1.0–4.0 M NaCl) и автотрофным типом питания, окисляя восстановленные соединения серы (Sorokin et al., 2007). Существуют сведения о нахождении представителей этого рода в морских отложениях, в том числе подверженных антропогенному влиянию, где повышена концентрация тяжелых металлов. *Thiohalophilus* имеет заметную долю среди сероокисляющих бактерий в соленых

донных отложениях (Shao et al., 2009; Sun et al., 2013; Li et al., 2021).

Еще одним родом автотрофных сероокисляющих бактерий, обнаруженным в донных отложениях Кандакшского залива был *Sulfurovum*. В образцах WS.32, WS.10, WS.14, WS.47, WS.06, WS.19 и WS.15 его доля возрастала, превышая 1% и доходя до 15% в образце WS.32. Известные культивируемые представители этого рода являются хемолитавтотрофными организмами, окисляющими серу и тиосульфат и использующими кислород или нитрат в качестве акцептора электронов; единственным источником углерода выступает углекислый газ (Inagaki et al., 2004; Yamamoto et al., 2010; Mori et al., 2018). Также имеются сведения о наличии в этом роде строго анаэробных представителей, способных к окислению водорода, как единственного источника энергии, причем сера, тиосульфат или нитрат являются акцепторами электронов (Mino et al., 2014). Известные представители этого рода были выделены из образцов, отобранных вблизи морских гидротермальных источников. Однако имеются сведения об обитании *Sulfurovum* в зонах холодных просачиваний и в арктических морях (Sun et al., 2020; Kajale et al., 2021). Присутствие *Thiohalophilus* и *Sulfurovum* говорит о том, что в этих образцах реализуется окислительная часть цикла серы.

Предположительные метаболические функции, полученные с помощью FAPROTAX, указывают на преобладание хемоорганотрофного типа питания в исследованных прокариотных сообществах. При этом представленность микроорганизмов, обладающих хемоорганотрофным типом питания, соотносится с увеличением в образцах доли хлоропластов. Органическое вещество может аккумулироваться при постоянном его притоке из фотической зоны и из поверхностных стоков (LaRowe et al., 2020). Обнаруженные ДНК хлоропластов могут указывать на активный процесс поступления органического вещества и его аккумуляцию в донных отложениях, однако корреляции между долей хлоропластов в образцах и ТОС выявлено не было. Можно предположить, что приток органики в приповерхностных слоях донных отложений преобладает над темпами разложения, так как в ином случае доля хлоропластов, вероятно, была бы незначительной.

По предсказанным метаболическим функциям можно предположить преобладание аэробных условий в исследуемых локациях. Вероятно, исходя из данных по содержанию хлоропластов в исследуемых образцах, разложение органического вещества в полной мере не осуществляется в верхних слоях донных отложений в Кандакшском заливе, и дальнейшие процессы преобразования протекают в более глубоких слоях. Органика потребляется, в первую очередь, гетеротроф-

ными бактериями, а также сульфатредукторами, которые могут принимать участие в финальных этапах анаэробного цикла углерода, причем анаэробные условия могут создаваться внутри конгломератов частиц в донных отложениях.

Присутствие архей рода *Nitrosopumilus* в заметных количествах в образцах указывает на активные процессы окисления аммония в верхних слоях донных отложений, источником которого может являться разлагающийся в донных отложениях белок животного происхождения. Бактерии рода *Woeseia*, являющегося, в среднем, самым многочисленным родом во всех исследуемых образцах, также могут принимать участие в протекающих процессах денитрификации (Hinger et al., 2019).

Хотя темпы сульфатредукции в донных отложениях Белого моря низки (Саввичев и соавт., 2008), микроорганизмы, вовлеченные в этот процесс, занимают значительную долю от всего многообразия. Группы SEEP-SRB1 и Sva0081 являются самыми многочисленными из обнаруженных сульфатредукторов и, вероятно, вносят заметный вклад в конечные стадии анаэробного этапа цикла углерода. Присутствие представителей группы SEEP-SRB1 во всех исследованных образцах косвенно указывает на просачивания CH_4 в исследуемых донных отложениях Кандалакшского залива Белого моря, хотя обнаруженные представители группы ANME и были очень малочисленны. Возмозно, просачивания CH_4 могут быть связаны с процессами метаногенеза, которые протекают в более глубоких слоях донных отложений. Это согласуется с предположением о преобладании темпов аккумуляции органики над ее минерализацией в верхней аэробной части. Частично разложенное органическое вещество попадает в более глубокие анаэробные слои донных отложений, где, в условиях дефицита сульфатов, может служить источником энергии для синтрофных микробных ассоциаций, чьим конечным продуктом жизнедеятельности является CH_4 .

Таким образом, в донных отложениях Кандалакшского залива Белого моря протекают процессы разложения органического вещества, поступающего из верхних слоев воды и с поверхностными стоками с суши. Разложение органики протекает, в основном, в аэробной среде в верхних слоях отложений, однако, не все органическое вещество успевает перерабатываться в нем, о чем косвенно свидетельствует присутствие в пробах хлоропластов в достаточно высоких количествах. По всей вероятности, даже в верхних слоях отложений существует достаточное количество анаэробных ниш, на что указывает относительно высокое количество сульфатредуцирующих бактерий. Присутствие заметной доли архей рода *Nitrosopumilus* в исследованных образцах указывает на протекание активных процессов окисления аммония, источником

которого, вероятно, может являться белок животного происхождения. Полученные данные по таксономическому составу сообществ, вместе с результатами α -разнообразия, свидетельствуют о высоком разнообразии прокариот, населяющих донные отложения Кандалакшского залива Белого моря.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи благодарны сотрудникам Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова и НИС “Профессор Зенкевич” за организацию и проведение судовых работ; коллегам с геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова Токареву Михаилу Юрьевичу, Хомяку Алексею Николаевичу, с помощью которых был организован пробоотбор; Рыбалко Александру Евгеньевичу, ФГБУ “ВНИИОкеангеология”, за описание кернового материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа поддержана Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение 075-15-2021-1396).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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. С. 568–582.
- Burganskaya E.I., Grouzdev D.S., Krutkina M.S., Gorlenko V.M. Bacterial communities of microbial mats of the White Sea supralittoral and of the littoral of the lakes separated from the sea // Microbiology (Moscow). 2019. V. 88. P. 600–612.
- Горшкова Т.И. Марганец в донных отложениях Северных морей Советского Союза и его биологическое значение // Труды ВНИРО. 1966. Т. 60. С. 89–102.
- Лунина О.Н., Саввичев А.С., Кузнецов Б.Б., Пименов Н.В., Горленко В.М. Аноксигенные фототрофные бактерии стратифицированного озера Кисло-Сладкое (Кандалакшский залив Белого моря) // Микробиология. 2014. Т. 83. С. 90–109.
- Lunina O.N., Savvichev A.S., Kuznetsov B.B., Pimenov N.V., Gorlenko V.M. Anoxigenic phototrophic bacteria of the Kисло-Sladkoe stratified lake (White Sea, Kandalaksha Bay) // Microbiology (Moscow). 2013. V. 82. P. 815–832.
- Лунина О.Н., Саввичев А.С., Краснова Е.Д., Кокрятская Н.М., Веслополова Е.Ф., Кузнецов Б.Б., Горленко В.М. Сукцес-

сионные процессы в сообществе анаэробных фототрофных бактерий озера Кисло-Сладкое (Кандалакшский залив Белого моря) // Микробиология. 2016. Т. 85. С. 531–544.

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 Kisko-Sladkoe (Kandalaksha Bay, White Sea) // Microbiology (Moscow). 2016. V. 85. P. 570–582.

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., Демиденко Н.А., Летарова М.А., Летаров А.В., Горленко В.М. Сезонные изменения структуры сообщества анаэробных фототрофных бактерий меромиктического озера Трехцветное (Кандалакшский залив Белого моря) // Микробиология. 2019. Т. 88. С. 100–115.

Lunina O.N., Savvichev A.S., Babenko V.V., Boldyreva D.I., Kuznetsov B.B., Kolganova T.V., Krasnova E.D., Kokryatskaya N.M., Veslopolova E.F., Voronov D.A., Demidenko N.A., Letarova M.A., Letarov A.V., Gorlenko V.M. Seasonal variations in the structure of an anoxygenic phototrophic bacterial community from the meromictic lake Trekhtsvetnoe (Kandalaksha Bay, White Sea) // Microbiology (Moscow). 2019. V. 88. P. 100–114.

Мельников И.А., Корнеева Г.А., Житина Л.С., Шанин С.С. Динамика эколого-биохимических характеристик морского льда в прибрежной зоне Белого моря // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2003. № 2. С. 2006.

Melnikov I.A., Korneeva G.A., Zhitina L.S., Shanin S.S. Dynamics of ecological-biochemical characteristics of sea ice in coastal waters of the White Sea // Biology Bull. 2003. V. 30. P. 164–170.

Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Подосокорская О.А., Тошчаков С.В. Анализ систем праймеров на ген 16S рРНК для профилирования термофильных микробных сообществ // Микробиология. 2019. Т. 88. С. 655–664.

Merkel A.Y., Tarnovetskii I.Y., Podosokorskaya O.A., Toshchakov S.V. Analysis of 16S rRNA primer systems for profiling of thermophilic microbial communities // Microbiology (Moscow). 2019. V. 88. P. 671–680.

Невесский Е.Н., Медведев В.С., Калинин В.В. Белое море: седиментогенез и история развития в голоцене. М.: Наука, 1977. 236 с.

Розанов А.Г., Волков И.И. Донные осадки Кандалакшского залива Белого моря: марганцевый феномен // Геохимия. 2009. № 10. С. 1067–1085.

Rozanov A.G., Volkov I.I. Bottom sediments of Kandalaksha Bay in the White Sea: the phenomenon of Mn // Geochem. Int. 2009. V. 47. P. 1004–1020.

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. С. 535–535.

Savvichev A., Rusanov I., Yusupov S., Bairamov I., Pimenov N., Lein A., Ivanov M. The process of microbial sulfate reduction in sediments of the coastal zone and littoral of the Kandalaksha Bay of the White Sea // Microbiology (Moscow). 2003. V. 72. P. 478–489.

Саввичев А.С., Русанов И.И., Захарова Е.Е., Веслополова Е.Ф., Мишкевич И.Н., Кравчишина М.Д., Леин А.Ю., Иванов М.В. Микробные процессы циклов углерода и серы в Белом море // Микробиология. 2008. Т. 77. С. 823–838.

Savvichev A.S., Rusanov I.I., Zakharova E.E., Veslopolova E.F., Mitskevich I.N., Kravchishina M.D., Lein A. Yu., Ivanov M.V. Microbial processes of the carbon and sulfur cycles in the White Sea // Microbiology (Moscow). 2008. V. 77. P. 734–750.

Саввичев А.С., Кулакова А.А., Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Кадников В.В., Белецкий А.В., Козьева В.В., Русанов И.И., Летарова М.А., Веслополова Е.Ф., Беленкова В.В., Демиденко Н.А., Горленко В.М. Микробное сообщество морского меромиктического желоба (Бухта Биофильтров), расположенного в Кандалакшском заливе Белого моря // Микробиология. 2022. Т. 91. С. 492–506.

Savvichev A.S., Kulakova A.A., Krasnova E.D., Voronov D.A., Kadnikov V.V., Beletskii A.V., Kozyaeva V.V., Rusanov I.I., Letarova M.A., Veslopolova E.F., Belenkova V.V., Demidenko N.A., Gorlenko V.M. Microbial community of a marine meromictic trough (Biofilter Bay) in the Kandalaksha Bay, White Sea // Microbiology (Moscow). 2022. V. 91. P. 432–444.

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. С. 233–239.

Zhil'tsova A.A., Kharcheva A.V., Krasnova E.D., Lunina O.N., Voronov D.A., Savvichev A.S., Gorshkova O.M., Patsaeva S.V. Spectroscopic study of green sulfur bacteria in stratified water bodies of the Kandalaksha Gulf of the White Sea // Atmospheric and Oceanic Optics. 2018. V. 31. P. 390–396.

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. Art. 2362.

Berger V.Y., Naumov A.D. General features of the White Sea // Berichte Polarf. 2000. V. 359. P. 3–9.

Beulig F., Røy H., Glombitza C., Jørgensen B.B. Control on rate and pathway of anaerobic organic carbon degradation in the seabed // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2017. V. 115. P. 367–372.

Boetius A., Ravensschlag K., Schubert C.J., Rickert D., Widdel F., Gieseke A., Amann R., Jørgensen B.B., Witte U., Pfannkuch O. A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane // Nature. 2000. V. 407. P. 623–626.

Bolyen E., Rideout J.R., Dillon M.R., Bokulich N.A., Abnet C.C., Caporaso J.G. и др. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2 // Nat. Biotechnol. 2019. V. 37. P. 852–857.

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. Int. J. Gen. Mol. Microbiol. 2022. V. 115. P. 801–820.

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 // Nat. Methods. 2016. V. 13. P. 581–583.
- Chadwick G.L., Skennerton C.T., Laso-Pérez R., Leu A.O., Speth D.R., Yu H., Morgan-Lang C., Hatzepichler 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. e3001508.
- Chao A., Bunge J. Estimating the number of species in a stochastic abundance model // Biometrics. 2002. V. 58. P. 531–539.
- 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 J. 2019. V. 13. P. 1546–1559.
- Deming J.W., Somers L.K., Straube W.L., Swartz D.G., Macdonell M.T. Isolation of an obligately barophilic bacterium and description of a new genus, *Colwellia* gen. nov. // Syst. Appl. Microbiol. 1988. V. 10. P. 152–160.
- Deming J.W., Junge K. *Colwellia* // Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria. Wiley, 2015. P. 1–12.
- 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. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2016. V. 66. P. 107–112.
- Dyksma S., Pjevac P., Ovanesov K., Musmann M. Evidence for H_2 consumption by uncultured *Desulfobacterales* in coastal sediments // Environ. Microbiol. 2018. V. 20. P. 450–461.
- Fadrosh D.W., Ma B., Gajer P., Sengamalai 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.
- Garcia R., La Clair J.J., Müller R. Future directions of marine myxobacterial natural product discovery inferred from metagenomics // Mar. Drugs. 2018. V. 16. Art. 303.
- 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 // Nat. Biotechnol. 2016. V. 34. P. 942–949.
- 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 // J. Mar. Systems. 2019. V. 196. P. 77–85.
- Hinger I., Pelikan C., Mußmann M. Role of the ubiquitous bacterial family *Woeseiaceae* for N_2O production in marine sediments // Geophys. Res. Abstr. 2019. V. 21. P. 1.
- 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 // Appl. Environ. Microbiol. 2014. V. 80. P. 5116–5123.
- Inagaki F., Takai K., Nealson K.H., Horikoshi K. *Sulfurovum lithotrophicum* gen. nov., sp. nov., a novel sulfur-oxidizing chemolithoautotroph within the ϵ -*Proteobacteria* isolated from Okinawa Trough hydrothermal sediments // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2004. V. 54. P. 1477–1482.
- 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 // Arch. Microbiol. 2021. V. 203. P. 1981–1993.
- Kadnikov V.V., Savvichev A.S., Mardanov A.V., Beletsky A.V., Ravin N.V., Pimenov N.V. Metagenomic data of the microbial community of the chemocline layer of the meromictic subarctic Lake Bolshie Hruslomeny, North European Russia // Data Brief. 2019. V. 23. Art. 103800.
- Kajale S., Jani K., Sharma A. Contribution of archaea and bacteria in sustaining climate change by oxidizing ammonia and sulfur in an Arctic Fjord // Genomics. 2021. V. 113. P. 1272–1276.
- Kallmeyer J., Pockalny R., Adhikari R.R., Smith D.C., D'Hondt S. Global distribution of microbial abundance and biomass in subseafloor sediment // Proc. Natl. Acad. Sci USA. 2012. V. 109. P. 16213–16216.
- Kinsman-Costello L.E., Sheik C.S., Sheldon N.D., Allen Burton G., Costello D.M., Marcus D., Uyl P.A.D., Dick G.J. Groundwater shapes sediment biogeochemistry and microbial diversity in a submerged Great Lake sinkhole // Geobiology. 2017. V. 15. P. 225–239.
- Kleindienst S., Ramette A., Amann R., Knittel K. Distribution and in situ abundance of sulfate-reducing bacteria in diverse marine hydrocarbon seep sediments // Environ. Microbiol. 2012. V. 14. P. 2689–2710.
- Knittel K., Boetius A., Lemke A., Eilers H., Lochte K., Pfannkuche O., Linke P., Amann R. Activity, distribution, and diversity of sulfate reducers and other bacteria in sediments above gas hydrate (Cascadia margin, Oregon) // Geomicrobiol J. 2003. V. 20. P. 269–294.
- Könneke M., Bernhard A.E., De La Torre J.R., Walker C.B., Waterbury J.B., Stahl D.A. Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon // Nature. 2005. V. 437. P. 543–546.
- 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.
- Labrenz M., Sintez E., Toetzk F., Zumsteg A., Herndl G.J., Seidler M., Jürgens K. Relevance of a crenarchaeotal sub-cluster related to *Candidatus Nitrosopumilus maritimus* to ammonia oxidation in the suboxic zone of the central Baltic Sea // ISME J. 2010. V. 4. P. 1496–1508.
- LaRowe D.E., Arndt S., Bradley J.A., Estes E.R., Hoarfrost A., Lang S.Q., Lloyd K.G., Mahmoudi N., Orsi W.D., Shah Walter S.R., Steen A.D., Zhao R. The fate of organic carbon in marine sediments – New insights from recent data and analysis // Earth Sci. Rev. 2020a. V. 204. Art. 103146.
- 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 // Geochim. Cosmochim. Acta. 2020b. V. 286. P. 227–247.
- Li H., Yu Y., Luo W., Zeng Y., Chen B. Bacterial diversity in surface sediments from the Pacific Arctic Ocean // Extremophiles. 2009. V. 13. P. 233–246.
- Li M., Fang A., Yu X., Zhang K., He Z., Wang C., Peng Y., Xiao F., Yang T., Zhang W., Zheng X., Zhong Q., Liu X., Yan Q. Microbially-driven sulfur cycling microbial communities in different mangrove sediments // Chemosphere. 2021. V. 273. Art. 128597.

- Lisitsyn A.P., Demina L.L. Introduction // Handbook of Environmental Chemistry. Springer Verlag, 2018. P. 1–11.
- 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 Ecol. 2015. V. 70. P. 105–117.
- Methé B.A., Nelson K.E., Deming J.W., Momen B., Melamud E., Zhang X., Moulton J., Madupu R., Nelson W.C., Dodson R.J., Brinkac L.M., Daugherty S.C., Durkin A.S., Deboy R.T., Kolonay J.F., Sullivan S.A., Zhou L., Davidsen T.M., Wu M., Huston A.L., Lewis M., Weaver B., Weidman J.F., Khouri H., Utterback T.R., Feldblyum T.V., Fraser C.M. The psychrophilic lifestyle as revealed by the genome sequence of *Colwellia psychrerythraea* 34H through genomic and proteomic analyses // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2005. V. 102. P. 10913–10918.
- Middelburg J.J. A simple rate model for organic matter decomposition in marine sediments // Geochim. Cosmochim. Acta. 1989. V. 53. P. 1577–1581.
- Mino S., Kudo H., Arai T., Sawabe T., Takai K., Nakagawa S. *Sulfurovum aggregans* sp. nov., a hydrogenoxidizing, thio-sulfate-reducing chemolithoautotroph within the *Epsilon-proteobacteria* isolated from a deep-sea hydrothermal vent chimney, and an emended description of the genus *Sulfurovum* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2014. V. 64. P. 3195–3201.
- Mohr K.I., Garcia R.O., Gerth K., Irschik H., Müller R. *Sandaracinus amyolyticus* gen. nov., sp. nov., a starch-degrading soil myxobacterium, and description of *Sandaracinaceae* fam. nov. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2012. V. 62. P. 1191–1198.
- Mori K., Yamaguchi K., Hanada S. *Sulfurovum denitrificans* sp. nov., an obligately chemolithoautotrophic sulfur-oxidizing epsilonproteobacterium isolated from a hydrothermal field // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2018. V. 68. P. 2183–2187.
- Mußmann M., Pjevac P., Krüger K., Dykstra S. Genomic repertoire of the *Woeseiaceae*/JTB255, cosmopolitan and abundant core members of microbial communities in marine sediments // ISME J. 2017. V. 11. P. 1276–1281.
- Niemann H., Elvert M., Hovland M., Orcutt B., Judd A., Suck I., Gutt J., Joye S., Damm E., Finster K., Boetius A. Methane emission and consumption at a North Sea gas seep (Tommeliten area) // Biogeosci. 2005. V. 2. P. 335–351.
- Pantayulin A.N. Hydrological system of the White Sea // Oceanology. 2003. V. 43. P. S1–S14.
- Park S.J., Kim J.G., Jung M.Y., Kim S.J., Cha I.T., Ghai R., Martín-Cuadrado A.B., Rodríguez-Valera F., Rhee S.K. Draft genome sequence of an ammonia-oxidizing archaeon, “*Candidatus Nitrosopumilus sediminis*” AR2, from Svalbard in the arctic circle // J. Bacteriol. 2012. V. 194. P. 6946–6947.
- Pesciaroli C., Rodelas B., Juárez-Jiménez B., Barghini P., Fenice M. Bacterial community structure of a coastal area in Kandalaksha Bay, White Sea, Russia: possible relation to tidal hydrodynamics // Ann. Microbiol. 2015a. V. 65. P. 443–453.
- Pesciaroli C., Barghini P., Cerfolli F., Bellisario B., Fenice M. Relationship between phylogenetic and nutritional diversity in Arctic (Kandalaksha Bay) seawater planktonic bacteria // Ann. Microbiol. 2015b. V. 65. P. 2405–2414.
- 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 // Mar. Genomics. 2019. V. 46. P. 66–69.
- Qin W., Heal K.R., Ramdasi R., Kobelt J.N., Martens-Habben 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 oxycyclinae* sp. nov., and *Nitrosopumilus ureiphilus* sp. nov., four marine ammoniaoxidizing archaea of the phylum *Thaumarchaeota* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2017. V. 67. P. 5067–5079.
- Ravenschlag K., Sahm K., Pernthaler J., Amann R. High bacterial diversity in permanently cold marine sediments // Appl. Environ. Microbiol. 1999. V. 65. P. 3982–3989.
- Sato Y., Wippler J., Wentrup C., Dubilier N., Kleiner M. High-quality draft genome sequences of two *Deltaproteobacteria* Endosymbionts, Delta1a and Delta1b, from the uncultured Sva0081 clade, assembled from metagenomes of the gutless marine worm *Olavius algarvensis* // Microbiol. Resour. Announc. 2020. V. 9. P. e00276–20.
- Savvichev A.S., Babenko V.V., Lunina O.N., Letarova M.A., Boldyreva D.I., Veslopolova E.F., Demidenko N.A., Kokryatskaya N.M., Krasnova E.D., Gaisin V.A., Kostryukova E.S., Gorlenko V.M., Letarov A.V. Sharp water column stratification with an extremely dense microbial population in a small meromictic lake, Trekhtsvetnoe // Environ. Microbiol. 2018. V. 20. P. 3784–3797.
- Shannon C.E. A mathematical theory of communication // Bell Syst. Techn. J. 1948. V. 27. P. 379–423.
- Shao M., Zhang T., Fang H.H.P. Autotrophic denitrification and its effect on metal speciation during marine sediment remediation // Water Res. 2009. V. 43. P. 2961–2968.
- Schippers A., Neretin L.N., Kallmeyer J., Ferdelman T.G., Cragg B.A., John Parkes R., Jørgensen B.B. Prokaryotic cells of the deep sub-seafloor biosphere identified as living bacteria // Nature. 2005. V. 433. P. 861–864.
- Skennerton C.T., Chourey K., Iyer R., Hettich R.L., Tyson G.W., Orphan V.J. Methane-fueled syntrophy through extracellular electron transfer: Uncovering the genomic traits conserved within diverse bacterial partners of anaerobic methanotrophic archaea // MBio. 2017. V. 8. P. e00530–17.
- Sorokin D.Y., Tourova T.P., Bezoudnova 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 // Arch. Microbiol. 2007. V. 187. P. 441–450.
- Stevenson M.A., Faust J.C., Andrade L.L., Freitas F.S., Gray N.D., Tait K., Hendry K.R., Hilton R.G., Henley S.F., Tessin A., Leary P., Papadaki S., Ford A., März C., Abbott G.D. Transformation of organic matter in a Barents Sea sediment profile: Coupled geochemical and microbiological processes: Sediment organic matter transformation // Philosoph. Trans. R. Soc. A: Math. Phys. Engin. Sci. 2020. V. 378. Art. 20200223.
- Sun M.Y., Dafforn K.A., Johnston E.L., Brown M.V. Core sediment bacteria drive community response to anthropogenic contamination over multiple environmental gradients // Environ. Microbiol. 2013. V. 15. P. 2517–2531.

Sun Q.L., Zhang J., Wang M.X., Cao L., Du Z.F., Sun Y.Y., Liu S.Q., Li C.L., Sun L. High-throughput sequencing reveals a potentially novel *Sulfurovum* species dominating the microbial communities of the seawater–sediment interface of a deep-sea cold seep in South China sea // *Microorganisms*. 2020. V. 8. P. 687.

Teske A., Durbin A., Zievel K., Cox C., Arnosti C. Microbial community composition and function in permanently cold seawater and sediments from an Arctic fjord of Svalbard // *Appl. Environ. Microbiol.* 2011. V. 77. P. 2008–2018.

Tian F., Yu Y., Chen B., Li H., Yao Y.F., Guo X.K. Bacterial, archaeal and eukaryotic diversity in Arctic sediment as re-

vealed by 16S rRNA and 18S rRNA gene clone libraries analysis // *Polar Biol.* 2009. V. 32. P. 93–103.

Vigneron A., Alsop E.B., Cruaud P., Philibert G., King B., Baksmaty L., Lavallée D., Lomans B.P., Kyrpides N.C., Head I.M., Tsesmetzis N. Comparative metagenomics of hydrocarbon and methane seeps of the Gulf of Mexico // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. Art. 16015.

Yamamoto M., Nakagawa S., Shimamura S., Takai K., Horikoshi K. Molecular characterization of inorganic sulfur-compound metabolism in the deep-sea epsilonproteobacterium *Sulfurovum* sp. NBC37-1 // *Environ. Microbiol.* 2010. V. 12. P. 1144–1153.

Phylogenetic Diversity of Prokaryotic Communities of the Upper Sediment Layers of the Kandalaksha Gulf, White Sea

D. V. Badmadashiev^{1, *}, A. R. Stroeveva^{1, 2}, A. A. Klyukina²,
E. N. Poludetkina³, and E. A. Bonch-Osmolovskaya^{1, 2}

¹ Biological Faculty, Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

² Winogradsky Institute of Microbiology, Federal Research Center of Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117312 Russia

³ Geological Faculty, Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: dbadmadashiev@gmail.com

Received May 7, 2023; revised June 30, 2023; accepted July 4, 2023

Abstract—Microbial communities of the sediments of the Kandalaksha Gulf (White Sea) remain insufficiently studied. While the data on the rates of some microbial processes are available, very little is known of the microorganisms inhabiting these sediments. In the present work, high-throughput sequencing of variable regions of the 16S rRNA genes was used to characterize the microbial communities of 47 Kandalaksha Gulf sediment samples, collected at 10 cm below from the bottom surface. *Pseudomonadota* and *Desulfobacterota* were the most abundant phyla, which together comprised about a half of all prokaryotes. Determination of the dominant genus-level taxon proved impossible. The most represented chemoorganotrophic microorganisms were uncultured *Sandaracinaceae* (up to 10.8%) and *Woeseia* (up to 7.5%). Sulfate-reducing bacteria were important community components in the studied upper sediment layers, with uncultured groups SEEP-SRB1 (up to 7.0%) and Sva0081 (up to 5.9%) among the most abundant. In some samples, the genera *Sulfurovum* (up to 15.5%) and *Thiohalophilus* (up to 7.0%), involved in the oxidation of sulfur compounds, were important components of the community. Among the archaeal ASVs, the genus *Nitrosopumilus*, oxidizing ammonium to nitrite, exhibited the highest relative abundance (up to 6.9% of the total number of prokaryotes). Numerous sequences identified as the 16S rRNA gene fragments of chloroplasts were found in the samples, indicating that the rate of organic matter delivery to the upper sediment layers exceeded the rate of its degradation.

Keywords: microbial communities, biodiversity, 16S rRNA gene, bottom sediments, Kandalaksha Gulf, White Sea, arctic seas