

ИСТОЧНИК ТЕРМОФИЛЬНЫХ БАКТЕРИЙ В ХОЛОДНЫХ ОСАДКАХ ОЗЕРА БАЙКАЛ – ГИДРОТЕРМЫ НА ПОБЕРЕЖЬЕ ОЗЕРА ИЛИ ГЛУБИННЫЕ ФЛЮИДЫ?

© 2024 г. О. Н. Павлова^{а, *}, С. М. Черницына^а, С. В. Букин^а, А. В. Ломакина^а,
О. В. Шубенкова^а, Д. К. Смирнова^а, Т. И. Земская^а

^аЛимнологический институт СО РАН, Иркутск, 664033 Россия

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

Поступила в редакцию 11.10.2023 г.

После доработки 07.11.2023 г.

Принята к публикации 08.11.2023 г.

Рассмотрены возможные источники появления термофильных бактерий в холодных осадках озера Байкал. Для этого проведен сравнительный анализ таксономической принадлежности выявленных термофильных микроорганизмов в 4-х наземных горячих источниках, расположенных на побережье оз. Байкал и в донных осадках, ассоциированных с разгрузкой углеводородов. Исследования показали, что как в горячих источниках, так и в донных осадках обнаруживаются последовательности термофильных микроорганизмов, имеющих одинаковую таксономическую принадлежность. Определенные виды микроорганизмов встречались только в образцах из гидротерм, либо только в образцах из донных отложений. Источником термофильных микроорганизмов в донных осадках, вероятнее всего, являются газонасыщенные флюиды, поступающие из зоны генерации углеводородов с глубины ~4–6 км.

Ключевые слова: оз. Байкал, термофилы, микробное разнообразие, горячие источники, Котельниковский, Хакусский, Давшинский, Змеиный

DOI: 10.31857/S0026365624030079

Термофильные микроорганизмы — прокариоты, способные существовать и развиваться при температуре выше 50°C. Ранее, термофильные бактерии были обнаружены в холодных осадках оз. Байкал, ассоциированных с разгрузкой углеводородов (Ханаева и соавт., 2017; Павлова и соавт., 2019). Из накопительных культур, содержащих донные осадки из метанового сипа, были получены чистые культуры анаэробных микроорганизмов, оптимальная температура роста которых составляет 60°C (Pavlova et al., 2023). В Мировом океане обнаружение в поверхностных донных осадках некультивируемых групп микроорганизмов, называемых микробной “темной материей” (Jiao et al., 2021), и эндоспор термофильных микроорганизмов обусловлено их поступлением вместе с потоками углеводородсодержащих флюидов из глубинной биосферы (Chakraborty et al., 2020; Gittins et al., 2022). Озеро Байкал, расположенное в зоне активного рифта, характеризуется разгрузкой минерализованных газосодержащих флюидов, естественными выходами нефти и залежами газовых гидратов (Конторович и соавт., 2007; Khlystov et al., 2022). Выходы углеводородов

приурочены к разрывным нарушениям, имеющим глубокие корни, активность которых во многом связана с сейсмической активностью байкальской впадины и, как правило, в них регистрируются повышенные тепловые потоки (Khlystov et al., 2013).

Нами было высказано две гипотезы появления термофильных прокариот в холодных осадках оз. Байкал. Первая — поступление микроорганизмов с минерализованными газонасыщенными флюидами из зоны генерации углеводородов, аналогично морским осадкам; вторая — поступление из термальных источников, расположенных на побережье оз. Байкал, последующее их распределение с помощью сложной системы градиентно-конвективных течений в водной толще и захоронение в поверхностных донных отложениях. Для подтверждения одной из гипотез нами был проведен сравнительный анализ таксономической принадлежности выявленных термофильных микроорганизмов в наземных горячих источниках (Котельниковский, Хакусский, Давшинский, Змеиный), расположенных на побережье оз. Байкал,

и донных осадков, ассоциированных с разгрузкой углеводородов.

Пробы воды были отобраны в гидротермах в 2020 году. Котельниковский источник — единственный установленный выход горячих вод на западном побережье оз. Байкал (Борисенко, Замана, 1978). Пробы отобраны в самом источнике с температурой 82°C (Kot_1), в естественном пруду (59°C, Kot_2) и в месте впадения источника в оз. Байкал (32°C, Kot_3). Давшинский источник (37.5°C) находится в устье р. Давши, на территории Баргузинского заповедника. Пробы отобраны в источнике (D_1) и устье (D_2). Хакусский источник расположен в бухте Хакусы на северо-восточном побережье оз. Байкал, в 210 м от его берега. Пробы отобраны в двух источниках с различной температурой: Kh_1 (44.8°C) и Kh_2 (24°C). Змеиный источник находится на полуострове Святой нос на западном берегу Чивыркуйского залива, в бухте Змеиной, в 10–15 м от уреза воды (Борисенко, Замана, 1978). Два выхода термальных вод каптированы деревянными срубами (ваннами). Пробы отобраны в большой ванне (42.6°C, Zm_1), малой ванне (39°C, Zm_2) и устье источника Змеиный (18.8°C, Zm_3). Полученные образцы воды (5 л) фильтровали и транспортировали в лабораторию согласно (Chernitsyna et al., 2023). Состав микробных сообществ определяли с помощью высокопроизводительного секвенирования переменных участков V2–V3 гена 16S рРНК. Выделение ДНК, набор праймеров, амплификацию, секвенирование, анализ фрагментов гена 16S рРНК, кластеризацию последовательностей в оперативные таксономические единицы (ОТЕ), удаление химерных последовательностей и таксономическую идентификацию ОТЕ проводили в соответствии с (Chernitsyna et al., 2023). Таксономия дана по базе данных SILVA 138.1. Полученные нуклеотидные последовательности доступны через BioProject PRJNA801752: SAMN25378416, SAMN25378417, SAMN25378418. Для сравнения разнообразия сообществ горячих источников на уровне филума и рода построены пузырьковые диаграммы для таксономических единиц с относительной численностью $\geq 1\%$ с использованием программных пакетов *ggplot2* и *reshape2* для языка R (R Core Team, 2022 г.) в среде Rstudio (<https://www.R-project.org/>). Для сравнения разнообразия термофильных микроорганизмов в донных отложениях (ДО) оз. Байкал и горячих источников использованы результаты секвенирования донных отложений, ассоциированных с разгрузкой углеводородов (38 образцов). ДО были отобраны в 2020–2022 гг. с глубины 0–30 и 50–200 см из нефтяных сипов (н/с) Горевой Утес (GU) и Большая Зеленовская (BZ), грязевых вулканов (г/в) Кукуй (KY), Кедр (KR) и Маленький (M). В качестве фоновых — станции в Южном Байкале п. Листвянка (L) и Северный Байкал (NB). Библиотеки анализировали с использованием стандартного набора

Illumina MiSeq v.3 (Illumina) в ЦКП “Геномные технологии, протеомика и клеточная биология” ФГБНУ ВНИИСХМ. Сравнительный анализ таксономического разнообразия выявленных термофильных микроорганизмов в ГИ и ДО оз. Байкал выполнен на основе построения матрицы дистанций Брея–Кертиса и представлен в виде тепловой карты с использованием программных пакетов *cluster*, *vegan* и *heatmap* для языка R в среде Rstudio. Все ресурсоемкие операции были выполнены с использованием высокопроизводительного кластера “Академик В. М. Матросов” Центра коллективного пользования “Иркутский суперкомпьютерный центр СО РАН”.

Филогенетическое разнообразие прокариот в горячих источниках. Во всех микробных сообществах абсолютное большинство микроорганизмов составляли бактерии. Неклассифицируемые представители домена *Archaea* выявлены в изливах источников Давшинский и Хакусский, где их доля не превышала 0.02%. Микробное сообщество источника Давшинский представлено одним доминирующим филумом — *Proteobacteria* (98.5% всех последовательностей генов 16S рРНК), в котором более 95% последовательностей принадлежали хемолитотрофным сера/сульфид/тиосульфат-окисляющим бактериям рода *Thiovirga* (рис. 1).

Представители филумов *Candidatus Patescibacteria*, *Nitrospirota*, *Cyanobacteria*, *Chloroflexi*, *Deinococcota* и *Bacteroidota* составляли менее 1%. В изливе источника Котельниковский (Kot_1) основную часть микробного сообщества составляли *Deinococcota* — 53.2%, *Aquificota* — 26.2%, *Proteobacteria* — 9.1%, не классифицируемые *Bacteria* — 6.4%, *Firmicutes* — 1.7% и *Cyanobacteria* — 1.4%. Филумы *Deinococcota* и *Aquificota* представлены ОТЕ, принадлежащим родам *Thermus* и *Hydrogenobacter* соответственно. К минорным компонентам микробного сообщества относились представители филума *Desulfobacterota* (р. *Caldimicrobium* — факультативно литоавтотрофные, анаэробные бактерии с оптимумом роста 75°C), *Ca. Acetithermota* и *Armatimonadota* (Oren, Goker, 2023). В микробном сообществе Kot_2, в сравнении с изливом источника, увеличилась доля представителей рода *Hydrogenobacter* (50%) и уменьшилась рода *Thermus* (28%). Термофильные и гипертермофильные бактерии, обнаруживаемые в геотермальных системах, нефтяных резервуарах, анаэробных реакторах и очистных сооружениях, относящиеся к родам *Fervidobacterium* (*Thermotogota*), *Caldisericum* (*Caldisericota*), JS1_ge (в н.в. *Atribacterota*) (Oren, Garrity, 2021), находились в числе минорных представителей. В месте впадения источника Котельниковский в оз. Байкал (Kot_3) увеличивается доля *Proteobacteria* (57%) и *Firmicutes* (4.8%). В сообществе Kot_3 выявлены ОТЕ, отнесенные к *Bacteroidota* (28.2%), *Campylobacterota* (4%), *Fusobacteriota* (3%)

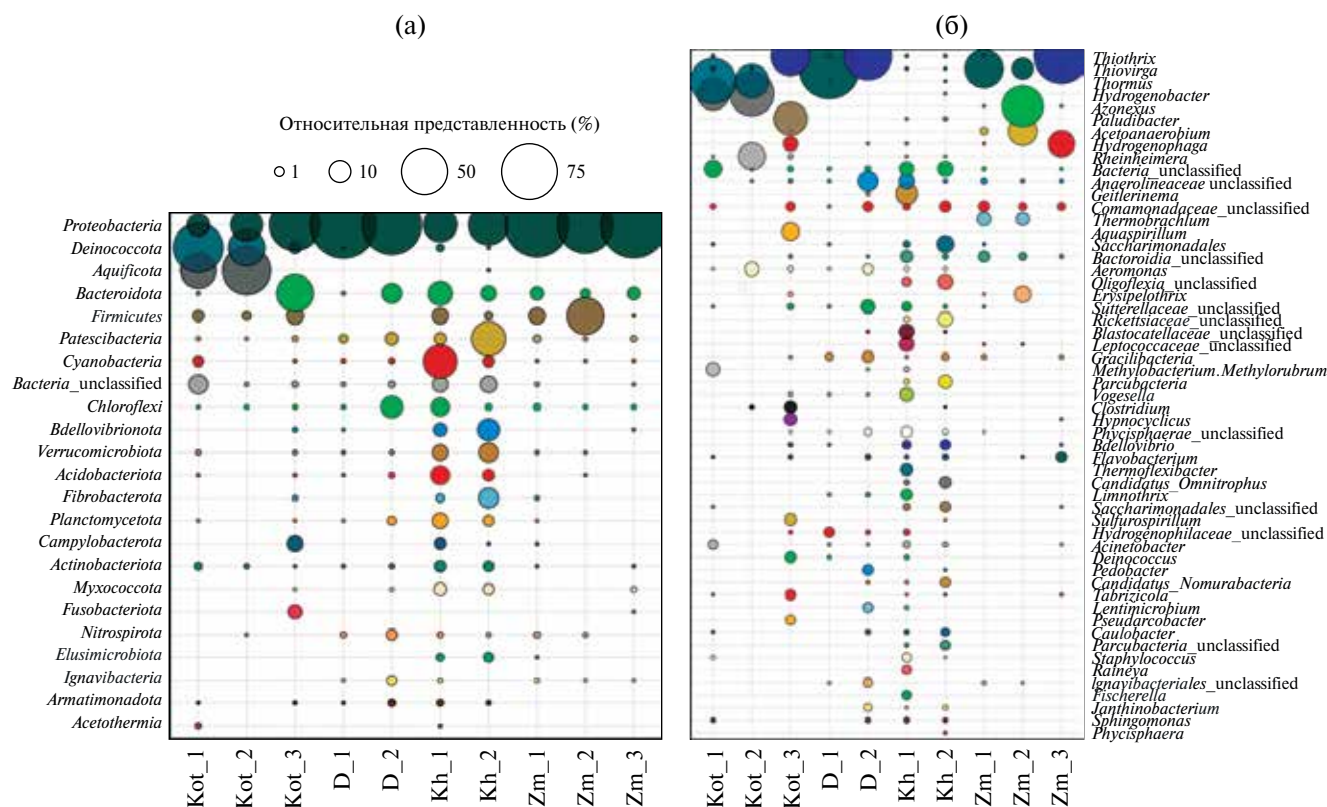


Рис. 1. Относительная доля последовательностей фрагментов гена 16S рРНК бактерий, представленных на уровне филумов (а) и родов (б) в библиотеках из горячих источников. Перечислены таксоны, составляющие >1% в каждой библиотеке. Для сравнения приведены данные по составу микробных сообществ горячего источника Змеиный (Chernitsyna et al., 2023).

и *Deinococcota* (2%). Менее 1% составляли последовательности представителей *Ca. Patescibacteria*, *Fibrobacterota*, *Bdellovibrionota* и *Chloroflexi*.

Последовательности микроорганизмов, составляющие более 1%, выявлены в 13 высших таксонах домена *Bacteria* (*Proteobacteria*, *Cyanobacteria*, *Bacteroidota*, *Acidobacteriota*, *Chloroflexi*, *Firmicutes*, *Planctomycetota*, *Verrucomicrobiota*, *Bdellovibrionota*, *Myxococcota*, *Ca. Patescibacteria*, *Actinobacteriota*, *Campylobacterota*) в составе микробного сообщества источника Хакусский с температурой 44.8°C (Kh_1). Представители *Spirochaetota*, *Desulfobacterota*, *Armatimonadota*, *Ca. Dependentes*, GAL15 составляли менее 1%. В микробном сообществе Kh_2 доминировали представители пяти филумов: *Proteobacteria* (33.7%), *Ca. Patescibacteria* (24%), *Bdellovibrionota* (8.8%), *Fibrobacterota* (7%), *Verrucomicrobiota* (6.5%). Не классифицируемые *Bacteria*, *Bacteroidota*, *Acidobacteriota*, *Cyanobacteria*, *Planctomycetota*, *Myxococcota*, *Actinobacteriota*, *Elusimicrobiota* составляли 1.2–4.6%. Представленность *Ca. Dependentes*, *Firmicutes*, *Chloroflexi*, *Gemmatimonadota*, *Armatimonadota*, *Desulfobacterota*, *Ca. PAUC34f*, *Ca. SAR324 clade* (Marine_group_B), *Ca. WPS-2*, *Spirochaetota* была менее 1%.

Микробное сообщество источника Змеиный (Zm_1–Zm_3), так же как и источника Давшинский, характеризовалось невысоким разнообразием на уровне филумов, где 91% последовательностей генов 16S рРНК принадлежало филуму *Proteobacteria*. Представители филумов *Bacteroidota* и *Firmicutes* составляли 2.6–4.6%. В минорном количестве (менее 1%) выявлены представители филумов *Desulfobacterota*, *Spirochaetota*, *Synergistota*, *Ca. Caldatribacteriota* (*Atribacterota*), *Hydrogenedentes*, Sva0485, TA06, WS2 (Chernitsyna et al., 2023).

Таким образом, представители филумов *Proteobacteria*, *Ca. Patescibacteria* и *Chloroflexi* обнаружены в сообществах всех источников. Представители филума *Aquificota* и *Deinococcota* в значительном количестве детектированы только в источнике и пруде Котельниковский. За исключением источника Котельниковский, микробные сообщества исследованных горячих источников представлены в основном мезофильными микроорганизмами, где основная доля принадлежит бактериям родов *Thiobacillus*, *Thiovirga*, *Paludibacter*, *Azonexus*, *Acetanaerobium*, *Hydrogenophaga* и др. (рис. 16).

Сравнительный анализ таксономического разнообразия термофильных микроорганизмов

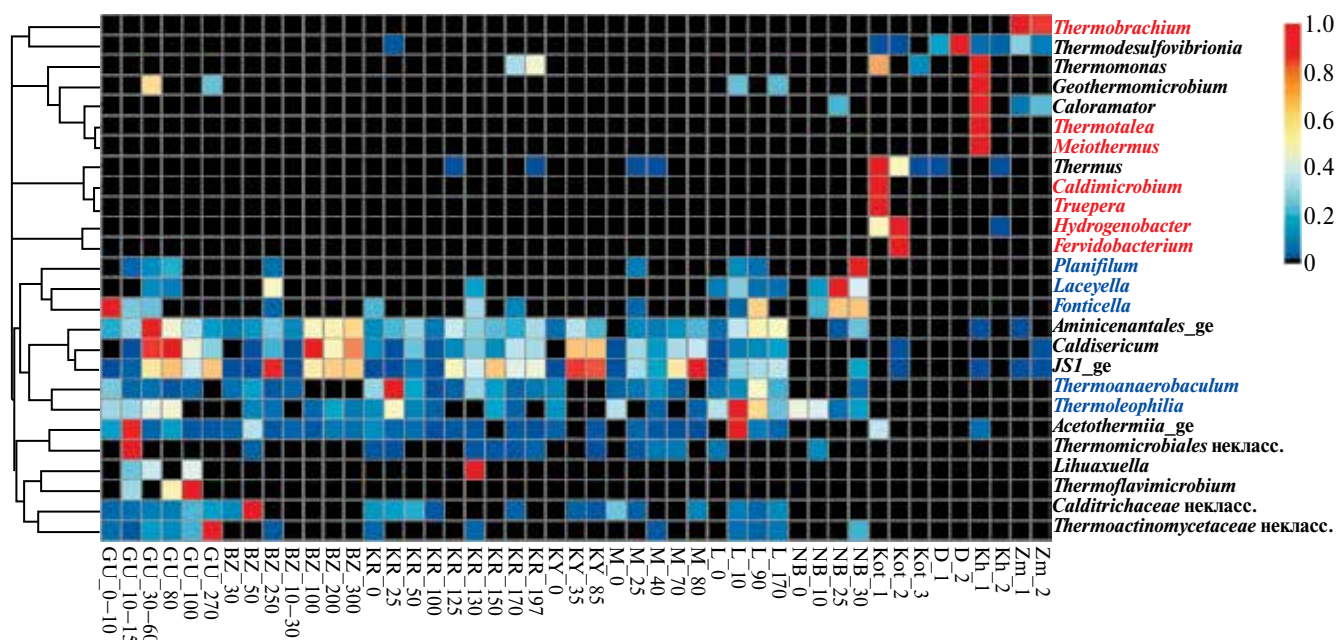


Рис. 2. Тепловая карта (heat map) распределения последовательностей термофильных бактерий на уровне рода в библиотеках фрагментов гена 16S рРНК микробных сообществ воды горячих источников и донных осадков оз. Байкал. Данные об относительной численности ОТЕ нормализованы путем унификации с нулевым минимумом [(x-min)/range]. Последовательности, обнаруженные только в горячих источниках, выделены красным цветом; только в донных осадках — синим; и в донных осадках, и в горячих источниках — черным.

в горячих источниках и донных осадках оз. Байкал. В горячих источниках обнаружены последовательности бактерий, способных к росту при температуре $\geq 50^\circ\text{C}$, отнесенных к роду *Hydrogenobacter*¹, *Caldimicrobium*, *Fervidobacterium*, *Truepera*, *Thermotalea*, *Thermobrachium*, *Meiothermus*, *Thermus*, *Caldisericum*, *Thermomonas*, *Geothermomicrobium*, *Caloramator*, JS1_ge (*Atribacterota*), *Acetothermia*_ge (*Ca. Acetithermota*), *Aminicenantes*_ge (*Ca. Aminicenantota*) и некласс. *Thermodesulfobivibronia*. Доля *Hydrogenobacter*, *Thermus* составляла 0.008–53.1%, *Thermobrachium* — 3.2–3.6%, некласс. *Thermodesulfobivibronia* — 0.003–1.48%. Доля каждой из остальных бактерий не превышала 1%.

В сообществах ДО выявлено большее разнообразие микроорганизмов, способных к росту в термофильных условиях, чем в ГИ (рис. 2). В числе доминирующих выявлены ОТЕ, принадлежащие *Aminicenantes*_ge, JS1_ge и р. *Caldisericum*. В числе минорных — последовательности бактерий родов *Thermoanaerobaculum*, *Thermoleophilia*, *Laceyella*, *Lihuaxuella*, *Planifilum*, *Thermo flavimicrobium*, *Fonticella* и некласс. *Calditrichaceae*, *Thermoactinomycetaceae* и *Thermomicrobiales* (рис. 2). Представители JS1_ge (*Atribacterota*) составляли от 0.03 до 1% в поверхностных донных осадках и до 46% в глубинных, во всех исследуемых образцах, ассоциированных

с разгрузкой углеводородов. Доля последовательностей, отнесенных к *Aminicenantes*_ge, варьировала от 0 до 5% в поверхностных осадках, и до 15% — в глубинных. Наибольшее число ОТЕ, отнесенных к *Aminicenantes*_ge выявлено в образцах из нефте-метановых сипов Горевой Утеc (GU) и Большая Зеленая (BZ). Последовательности *Atribacterota* и *Ca. Aminicenantota* наиболее часто выявляются в биотопах, обогащенных углеводородами — в геотермальных системах, нефтяных резервуарах, анаэробных морских отложениях и метановых сипах (Liu et al., 2019). Представители этих филумов доминировали в микробиоме осадков Мексиканского залива, ассоциированных с непрерывным адвективным переносом термогенных алкановых газов (Chakraborty et al., 2020). Представители рода *Caldisericum*, обнаруживаемые чаще всего в горячих источниках (Mori, 2018), в основном были выявлены в глубинных осадках нефте-метановых сипов GU и BZ, а также в г/в Кукуй (KY). Последовательности бактерий, выявленные только в сообществе донных осадков, отнесенные к филуму *Firmicutes* (некласс. *Thermoactinomycetaceae*, *Laceyella*, *Lihuaxuella*, *Planifilum*, *Thermo flavimicrobium*, *Fonticella*) преобладали в глубинных слоях осадков г/в Кедр (KR) и г/в Маленький (M).

Необходимо отметить обнаружение последовательностей термофильных бактерий в донных осадках “фоновых” районов, напрямую не связанных с разгрузкой углеводородов. В этих районах

¹ Подчеркнуты рода бактерий, обнаруженные только в бактериальных сообществах горячих источников; жирным шрифтом обозначены таксоны, обнаруженные только в бактериальных сообществах донных осадков

предполагается влияние газосодержащих флюидов из донных отложений во время землетрясений (Cabello-Yeves et al., 2020), что может быть обусловлено значительным количеством близкорасположенных гидратоносных структур в донных осадках озера Байкал. Отсутствие проведенных сейсмических исследований и измерений тепловых потоков в данных районах не позволяет достоверно подтвердить данную гипотезу.

Проведенные исследования показали, что как в горячих источниках, так и в донных осадках обнаруживаются последовательности термофильных микроорганизмов, имеющих одинаковую таксономическую принадлежность. Вместе с тем, большинство таксонов микроорганизмов встречались только в образцах из ГИ, либо только в образцах из ДО, что позволяет предположить разные источники поступления. Структура последовательностей в библиотеках генов 16S рРНК из горячих источников не была идентичной таковой из библиотек этого гена из донных осадков, водной толщи Байкала и горячих источников, расположенных на территории Байкальской рифтовой зоны (Алла, Кучигер, Умхей, Гарга), что выражается в формировании отдельных ветвей на филогенетическом дереве (данные не приведены).

Гидротермы БРЗ формируются из метеогенных вод, которые по субвертикальным разломам горного обрамления Байкала опускаются на глубину 4–6 км (средняя глубина формирования гидротерм БРЗ), далее смещаются в сторону региональной дрены (в сторону озера) и затем, восходя по разломам на его дне и берегах, разгружаются (Ломоносов, 1974; Плюснин и соавт., 2013). Нагреваясь под хребтами в поле регионального теплового потока, эти воды разгружаются через днища рифтовых впадин уже в качестве термальных. Совершая конвекционный цикл, воды приходят в контакт, в химическое и тепловое равновесие с окружающими нагретыми породами кристаллического фундамента и нагреваются сами, насыщаясь различными химическими соединениями (Ломоносов, 1974). И вероятно, при вступлении в контакт с окружающими нагретыми породами кристаллического фундамента, поднимающиеся воды обогащаются не только различными химическими соединениями и газами (метан, азот), но и микроорганизмами другой биосферы — глубинной. Имеющие единое происхождение глубинные термальные воды, после излива на поверхность земли в различных географических точках Прибайкалья, могут претерпевать изменения в зависимости от геохимических факторов, сложившихся на определенной территории, формируя, тем самым, наземные гидротермы, различные по химическому составу и составу микробных сообществ.

Основываясь на существующей схеме градиентно-конвективных течений в водной толще

(Верболов, 1996), микроорганизмы, обнаруживаемые в ГИ, расположенных на побережье оз. Байкал, могут попадать с их стоками в водную толщу и распространяться по акватории озера на длительные расстояния. Низкая температура *in situ* воды и ДО озера Байкал не может обеспечить рост и развитие термофильных прокариот. В ГИ выявлены в основном аспорогенные микроорганизмы, которые погибают, попадая в воду оз. Байкал, либо даже не поступают в нее, так как не обнаруживаются в местах впадения источников в озеро. Выявление представителей некоторых родов спорообразующих термофильных представителей филума *Firmicutes* только в донных осадках может свидетельствовать о том, что они привнесены не со стоками из ГИ, а с флюидами из глубинных донных осадков. Полученные в чистую культуру изоляты, образующие споры и отнесенные к роду *Thermaerobacter*, обладали нехарактерным для типовых видов метаболизмом (Pavlova et al., 2023). Новые свойства закреплены в геноме и позволяют осуществлять хемолитотрофный рост в глубинных донных осадках, используя неорганические доноры и акцепторы электронов, поступающие с глубинными минерализованными флюидами. К такой экологической специализации микроорганизмов могли привести геологические особенности озера Байкал, но не условия, создаваемые в горячих источниках. О поступлении флюидов с глубины более 300 м свидетельствует также нахождение в голоценовых осадках диатомей плиоценового возраста (Клеркс и соавт., 2003). Вероятнее всего, в донных осадках оз. Байкал, действует механизм, описанный для Мирового океана, где спорообразующие микроорганизмы глубинной биосферы выносятся на поверхность вместе с потоками газонасыщенных флюидов, пассивно разносятся течениями (Chakraborty et al., 2020) и оседают в донных отложениях, где сохраняются в течение многих лет и постепенно захораниваются. При благоприятных температурных условиях, которые формируются в глубоких донных отложениях, микроорганизмы прорастают на подходящих субстратах, завершая геологическую микробную петлю жизнеспособных клеток, циркулирующих из глубинной биосферы и обратно в нее (Gittins et al., 2022).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госзадания № 0279-2021-0006 (121032300223-1).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит результатов каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисенко И. М., Замана Л. В. Минеральные воды Бурятской АССР. Улан-Удэ: Бурятское книгоиздательство, 1978. 162 с.

Верболов В. И. Течения и водообмен в Байкале // Водные ресурсы. 1996. Т. 23. С. 413–423.

Клеркс Я., Земская Т. И., Матвеева Т. В., Хлыстов О. М., Намсараев Б. Б., Дагурова О. П., Голобокова Л. П., Воробьева С. С., Погодаева Т. П., Гранин Н. Г., Калмычков Г. В., Пономарчук В. А., Шоджи Х., Мазуренко Л. Л., Каулио В. В., Соловьев В. А., Грачев М. А. Гидраты метана в поверхностном слое глубоководных осадков озера Байкал // ДАН. 2003. Т. 393. С. 822–826.

Конторович А. Э., Каширцев В. А., Москвин В. И., Бурштейн Л. М., Земская Т. И., Калмычков Г. В., Костырева Е. А., Хлыстов О. М. Нефтегазоносность отложений оз. Байкал // Геология и геофизика. 2007. Т. 48. С. 1346–1356.

Kontorovich A. E., Kashirtsev V. A., Moskvina V. I., Burshtein L. M., Zemskaya T. I., Kostyreva E. A., Kalmychikov G. V., Khlystov O. M. Petroleum potential of Baikal deposits // Russ. Geol. Geophys. 2007. V. 48. P. 1046–1053.

Ломоносов И. С. Геохимия и формирование современных гидротерм Байкальской рифтовой зоны. Новосибирск: Наука, 1974. 166 с.

Павлова О. Н., Ломакина А. В., Новикова А. С., Черницына С. М., Ханаева Т. А., Погодаева Т. В., Хабеев А. В., Земская Т. И. Термофильные бактерии в донных осадках озера Байкал, ассоциированных с разгрузкой углеводородов // Микробиология. 2019. Т. 88. С. 358–366.

Pavlova O. N., Lomakina A. V., Novikova A. S., Chernitsyna S. M., Khanaeva T. A., Pogodaeva T. V., Khabuev A. V., Zemskaya T. I. Thermophilic bacteria in Lake Baikal bottom sediments associated with hydrocarbon discharge // Microbiology (Moscow). 2019. V. 88. P. 335–342.

Плюснин А. М., Замана Л. В., Шварцев С. Л., Токаренко О. Г., Чернявский М. К. Гидрогеохимические особенности состава азотных терм Байкальской рифтовой зоны // Геология и геофизика. 2013. Т. 54. С. 647–664.

Plyusnin A. M., Zamana L. V., Shvartsev S. L., Tokarenko O. G., Chernyavskii M. K. Hydrogeochemical peculiarities of the composition of nitric thermal waters in the Baikal rift zone // Russ. Geol. Geophys. 2013. V. 54. P. 495–508.

Ханаева Т. А., Павлова О. Н., Черницына С. М., Халзов И. А., Хабеев А. В., Никонова А. А., Новикова А. С., Земская Т. И. Термофильная факультативно анаэробная бактерия р. *Geobacillus* из донных осадков озера Байкал // Acta Biologica Sibirica. 2017. Т. 3. С. 39–46.

Cabello-Yeves P. J., Zemskaya T. I., Zakharenko A. S., Sankirko M. V., Ivanov V. G., Ghai R., Rodriguez-Valera

F. Microbiome of the deep Lake Baikal, a unique oxic bathypelagic habitat // Limnol. Oceanogr. 2020. V. 65. P. 1471–1488.

Chakraborty A., Ruff S. E., Dong X., Ellefson E. D., Li C., Brooks J. M., McBee J., Bernard B. B., Hubert C. R. J. Hydrocarbon seepage in the deep seabed links subsurface and seafloor biospheres // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2020. V. 117. P. 11029–11037.

Chernitsyna S., Elovskaya I., Pogodaeva T., Bukin S., Zakharenko A., Zemskaya T. Bacterial communities in a gradient of abiotic factors near a sulfide thermal spring in Northern Baikal // Diversity. 2023. V. 15. Art. 298. P. 1–15.

Gittins D. A., Desiage P. A., Morrison N., Rattray J. E., Bhatnagar S., Chakraborty A., Zor J., Li C., Horanszky O., Cramm M. A., Bisiach F., Bennett R., Webb J., MacDonald A., Fowler M., Campbell D. C., Hubert C. R. J. Geological processes mediate a microbial dispersal loop in the deep biosphere // Sci. Adv. 2022. V. 8. Art. 3485.

Jiao J. Y., Liu L., Hua Z. S., Fang B. Z., Zhou E. M., Salam N., Hedlund B. P., Li W. J. Microbial dark matter coming to light: challenges and opportunities // Natl. Sci. Rev. 2021. V. 8. Art. nwaa280.

Khlystov O., De Batist M., Shoji H., Hachikubo A., Nishio S., Naudts L., Poort J., Khabuev A., Belousov O., Manakov A., Kalmychikov G. Gas hydrate of Lake Baikal: Discovery and varieties // J. Asian Earth Sci. 2013. V. 62. P. 162–166.

Khlystov O. M., Batist M., Minami H., Hachikubo A., Khabuev A. V., Kazakov A. V. The position of gas hydrates in the sedimentary strata and in the geological structure of Lake Baikal // World atlas of submarine gas hydrates in continental margins // Eds. Jürgen Mienert et al. Switzerland: Springer Nature Switzerland AG, 2022. P. 465.

Liu Y. F., Qi Z. Z., Shou L. B., Liu J. F., Yang S. Z., Gu J. D., Mu B. Z. Anaerobic hydrocarbon degradation in candidate phylum “Atribacteria” (JS1) inferred from genomics // ISME J. 2019. V. 13. P. 2377–2390.

Mori K. *Caldiserica* // Bergey’s manual of systematics of Archaea and Bacteria / Eds. Trujillo M. E., Dedysh S., DeVos P., Hedlund B., Kämpfer P., Rainey F. A., Whitman W. B. 2018.

<https://doi.org/10.1002/9781118960608.pbm00033>

Oren A., Garrity G. M. Valid publication of the names of forty-two phyla of prokaryotes // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2021. V. 71.

<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005056>

Oren A., Goker M. *Candidatus* List. Lists of names of prokaryotic *Candidatus* phyla // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2023. V. 73.

<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.005821>

Pavlova O. N., Tupikin A. E., Chernitsyna S. M., Bukin Yu. S., Lomakina A. V., Pogodaeva T. V., Nikonova A. A., Bukin S. V., Zemskaya T. I., Kabilov M. R. Description and genomic analysis of the first facultatively lithoautotrophic, thermophilic bacteria of the genus *Thermaerobacter* isolated from low-temperature sediments of Lake Baikal // Microb. Ecol. 2023. V. 86. P. 1604–1619.

<https://doi.org/10.1007/s00248-023-02182-1>

SHORT COMMUNICATIONS

The Source of Thermophilic Bacteria in Lake Baikal Cold Sediments — Coastal Hydrotherms or Deep Fluids?

O. N. Pavlova^{1, *}, S. M. Chernitsyna¹, S. V. Bukin¹, A. V. Lomakina¹, O. V. Shubenkova¹, D. K. Smirnova¹, and T. I. Zemskaya¹

¹Limnological Institute, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia

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

Received October 11, 2023; revised November 7, 2023; accepted November 8, 2023

Abstract—The sources of thermophilic bacteria revealed in cold Lake Baikal sediments are considered. Comparative analysis of the taxonomic position of thermophilic microorganisms from four terrestrial hot springs at Lake Baikal coast and from the bottom sediments associated with hydrocarbon discharge was carried out. The sequences of thermophilic microorganisms with the same taxonomic position were revealed both in the hot springs and bottom sediments. Some microbial species occurred only in the hydrotherm samples or only in those from the sediments. Gas-saturated fluids from the hydrocarbon generation zone at the depth of 4–6 km are the most probable source of thermophilic microorganisms in the bottom sediments.

Keywords: Lake Baikal, thermophiles, microbial diversity, hot springs, Kotel'nikovsky, Khakussky, Davshinsky, Zmeiny