

Экологические особенности пресноводных планктонных актинобактерий

И. А. ЛИПКО, О. И. БЕЛЫХ

ФГБУН Лимнологический институт СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
E-mail: irinalipko@yandex.ru

Статья поступила 09.04.2020

После доработки 16.09.2020

Принята к печати 17.09.2020

АННОТАЦИЯ

Обзор посвящен пресноводным актинобактериям – одной из доминирующих групп гетеротрофного бактериопланктона, их биологии и экологии, роли в круговороте основных биогенных элементов и в трансформации труднодоступных органических веществ в условиях пресных водоемов. Рассмотрены отличительные особенности наиболее широко распространенных линий планктонных пресноводных актинобактерий, основные методы их выделения в чистую культуру и дальнейшего культивирования. Даны общие и индивидуальные экофизиологические, фенотипические, генотипические и метаболические характеристики.

Ключевые слова: пресноводные актинобактерии, экология, методы выделения.

Фила *Actinobacteria* представляет одну из самых крупных таксономических групп в домене Bacteria [Ventura et al., 2007]. Она включает грамположительные, морфологически разнообразие бактерии как с высоким, так и с низким содержанием в геноме ГЦ-пар [Ghai et al., 2012; Barka et al., 2015]. Актинобактерии широко распространены в почвенных и водных экосистемах. Долгое время полагали, что актинобактерии являются типичными обитателями микробных сообществ почв, а в водной среде они находятся в неактивном состоянии, в виде спор [Cross, 1981; Goodfellow, Williams, 1983; Rheims et al., 1999]. Классическими методами культивирования в воде различных пресных водоемов обнаружены “мицелиальные”, т. е. способные образовывать ветвящиеся нити или развитый мицелий (*Streptomyces*, *Micromonospora*,

Streptosporangium, *Nocardia*, *Actinoplanes* и др.), и “немицелиальные” (*Corynebacterium*, *Arthrobacter*, *Mycobacterium* и др.) рода, также характерные для почв и других наземных местообитаний [Burman, 1973; Максимова, Максимов, 1989; Лаптева, 1990; Иванова и др., 1992; Jiang, Xu, 1996; Теркина и др., 2002]. Однако доля этих актинобактерий от числа культивируемых микроорганизмов была незначительной.

Начиная с 90-х годов прошлого века с помощью независимых от культивирования молекулярных методов, таких как маркировка клеток с использованием флуоресцентных меток и ПЦР-анализ нуклеотидных последовательностей гена *16S рРНК*, в бактериопланктоне морских и пресных водоемов обнаружены некультивируемые актинобактерии [Furhman et al., 1993; Hiorns et al., 1997;

Méthé et al., 1998; Rappé et al., 1999]. Впервые пресноводные некультивируемые актинобактерии выявлены в 1997 г. в горных озерах США [Hiorns et al., 1997]. С накоплением знаний о высокой численности и роли актинобактерий в пресных водоемах они стали объектом пристального внимания исследователей как одна из основных групп гетеротрофного бактериопланктона [Glöckner et al., 2000; Zwart et al., 2002; Warnecke et al., 2004, 2005; Allgaier, Grossart, 2006; Crump et al., 2009; Salcher et al., 2010; Ghai et al., 2014; Ghylin et al., 2014]. Показано, что актинобактерии с низким содержанием нуклеиновых кислот в геноме преобладают среди других свободноживущих планктонных бактерий [Ghai et al., 2012]. В различных пресноводных экосистемах их доля составляет от 50 до 90 % от общей численности бактерий [Proctor et al., 2018; Song et al., 2019].

На основании анализа гена *16S рРНК* F. Warnecke [2004] предложил единую классификацию пресноводных актинобактерий, сгруппировав последовательности из разных водоемов в четыре филогенетических кластера: acI, acII, acIII и acIV. R. J. Newton [Newton et al., 2011] дополнил и расширил эту классификацию, выделив в филе *Actinobacteria* девять пресноводных линий, таких как acI, acTH1, acSTL, Luna1, acIII, Luna3, acTH2, acIV и acV, и более сорока кластеров. При этом последовательности acIV и acV (acV-A2) получены из разнообразных сред, включая морские осадки и почвы [Warnecke et al., 2004; Newton et al., 2011].

Пресноводные линии актинобактерий относятся к двум из шести известных классов филы *Actinobacteria* – классу *Actinobacteria* (порядки *Actinomycetales* и *Micrococcales*) и классу *Acidimicrobiia* (порядок *Acidimicrobiales*) [Newton et al., 2011; Ludwig et al., 2012]. Предложенная классификация продолжает постоянно пересматриваться и дополняться. Внутри некоторых монофилетических линий выявлены новые кластеры и группы пресноводных актинобактерий [Ghai et al., 2014]. В самом крупном классе *Actinobacteria* предложен новый порядок *Candidatus “Nanopelagicales”*, состоящий из культивируемых штаммов [Neuenschwander et al., 2018]. Все данные об известных на сегодняшний день линиях и группах пресноводных планктонных актино-

бактерий собраны в обзоре I. A. Lipko [2020], а именно, история их открытия, молекулярная классификация, генетическое разнообразие и характеристика культивируемых и некультивируемых представителей.

Более двадцати лет ученые пытаются выделить пресноводные актинобактерии из разнотипных водоемов. Однако получение чистых культур актинобактерий и дальнейшее культивирование чрезвычайно затруднено вследствие их экофизиологических, фенотипических и генотипических особенностей, а выделение и описание нового вида каждый раз является важным событием [Hahn et al., 2003, 2014; Hahn, 2009; Jezbera et al., 2009; Kang et al., 2012, 2017; Neuenschwander et al., 2018; Pitt et al., 2019].

В данном обзоре собраны, проанализированы и систематизированы данные по экологии пресноводных планктонных актинобактерий, их функциональной роли в водной среде, а также методы выделения и культивирования представителей разных пресноводных линий актинобактерий.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПРЕСНОВОДНЫХ АКТИНОБАКТЕРИЙ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Представители филы *Actinobacteria* доминируют по численности во многих лимнических экосистемах, расположенных в разных климатических и высотных поясах, включая озера различного трофического статуса, реки и другие пресные водоемы [Urbach et al., 2001; Allgaier, Grossart, 2006; Boucher et al., 2006; Liu et al., 2006; Newton et al., 2007; Wu et al., 2007; Crump et al., 2009; Humbert et al., 2009; Mueller-Spitz et al., 2009; Kormas et al., 2010; Biderre-Petit et al., 2011; Clingenpeel et al., 2011; Ghai et al., 2011; Parveen et al., 2011; van den Wyngaert et al., 2011; Martinez-Garcia et al., 2012; Zhang et al., 2013; Huang et al., 2016]. Исключение составляют высокогорные озера выше 5000 м над уровнем моря, в которых присутствие актинобактерий (не более 4 %) зависит от определенного количества хлорофилла *a* в воде [Liu et al., 2006]. Кроме того, некоторые линии пресноводных актинобактерий преобладают в солоноватых озерах [Zhang et al., 2013; Zeng et al., 2014], морях [Sjostedt et al., 2012; Lindh et al., 2015; Bunse

et al., 2016] и эстуариях [Kan et al., 2008; Shaw et al., 2008].

Актинобактерии acI, acIV, Luna1 и acSTL являются самыми многочисленными и распространенными планктонными группами в пресных водоемах [Kan et al., 2008; Humbert et al., 2009; Newton et al., 2011; Parveen et al., 2011; Martinez-Garcia et al., 2012]. Линия acI, а именно acI-A и acI-B, доминирует среди других групп [van der Gucht et al., 2005; Warnecke et al., 2005; Allgaier, Grossart, 2006; Debroas et al., 2009; Карлов и др., 2011; Biderre-Petit et al., 2011; Clingenpeel et al., 2011; Martinez-Garcia et al., 2012; Cabello-Yeves et al., 2018], составляя более 50 % от общего числа бактерий в эпилимнионе многих пресноводных экосистем [Allgaier, Grossart, 2006; Garcia et al., 2014]. Линия acIV – вторая по численности группа актинобактерий в озерах Крейтер и Йеллоустоун (США), Бурже (Франция) и других водоемах [Urbach et al., 2001; Debroas et al., 2009; Clingenpeel et al., 2011; Yang et al., 2011]. Актинобактерии acI, acIV, Luna1, а также acTH1 и acTH2 наиболее обильны в эвтрофном оз. Тайху (Китай) [Wu et al., 2007; Zeng et al., 2012].

Несмотря на повсеместное доминирование актинобактерий в пресных водоемах с различным содержанием органических веществ, их сезонное распределение все же отличается. В олиготрофных озерах актинобактерии преобладают в определенное время года, их численность зависит от количества общего фосфора и хлорофилла *a*. Для самой многочисленной линии acI характерны максимумы популяции поздней весной (апрель – май, начало июня) после массового развития фитопланктона и в октябре – декабре в период осенне-зимнего перемешивания [Allgaier, Grossart, 2006; Eckert et al., 2012]. Весной сначала развиваются *Alphaproteobacteria* (Sphingomonadaceae), *Gammaproteobacteria* (*Limnohabitans*) и *Bacteroidetes* (*Flavobacteria*, *Sphingobacteria*), но в результате истощения пищевых ресурсов, особенно неорганического фосфора, а также из-за пресса протозойного планктона и вирусной инфекции в изобилии появляются актинобактерии acI, достигая 30–35 % от общей численности бактерий [Eckert et al., 2012; Salcher, 2014; Šimek et al., 2014]. AcI остаются самыми многочисленными в течение всего периода повышенной

концентрации хлорофилла *a*. Максимальная численность acI совпадает с высокой концентрацией гетеротрофных нанофлагеллят весной (апрель) [Eckert et al., 2012]. С. Bunse [Bunse et al., 2016] считает, что высокая численность *Actinobacteria*, *Alphaproteobacteria* и *Bacteroidetes* во время весеннего пика тесно связана с доминированием динофлагеллят и диатомовых, доля которых составляет 43 и 41 % от общей биомассы фитопланктона соответственно, а также с количеством окрашенного растворимого органического вещества. Летом (июль – август) численность актинобактерий в олиготрофных водоемах минимальна вплоть до сентября из-за ограниченного количества источников неорганического фосфора [Allgaier, Grossart, 2006; Salcher, 2014].

Для эвтрофированных водоемов, таких как озера Тайху, Кастория (Греция), Тифварен (Германия), Цюрих (Швейцария), характерна своя собственная сезонная динамика численности актинобактерий. В оз. Тифварен выявлены дополнительные пики максимальной численности весной (март – апрель), совпадающие с развитием фитопланктона, а в озерах Тайху, Кастория, Цюрих актинобактерии доминируют летом (июль – сентябрь) в начале или во время цианобактериального цветения [Allgaier, Grossart, 2006; Wu et al., 2007; Kormas et al., 2010; van den Wyngaert et al., 2011].

Сезонные изменения видового состава подробно исследованы на примере самого многочисленного порядка *Ca*. “*Nanopelagicales*” линии acI [Neuenschwander et al., 2018]. В олигомезотрофном оз. Цюрих в вегетационный период (весна – лето) представители этого порядка могут составлять одну треть часть всех микроорганизмов эпилимниона или более 10^6 клеток/мл. Летом (июнь – июль) представители рода *Candidatus* “*Nanopelagicus*” составляют примерно половину порядка *Ca*. “*Nanopelagicales*” и достигают максимального количества (более $7 \cdot 10^5$ клеток/мл). Вид *Candidatus* “*Planktophilia vernalis*” массово встречается весной и немногочислен в периоды обилия *Ca*. “*Nanopelagicus*”. Летом доминирование *Ca*. “*Nanopelagicus*” зависит от температуры воды и развития пикоцианобактерий, тогда как высокая численность *Ca*. “*P. vernalis*” коррелирует с типичными весенними условиями, такими как высокие концентрации кислорода,

растворенного органического углерода, аммония и хлорофилла *a*, содержащегося в диатомовых и хлорофитовых водорослях.

В эвтрофном оз. Мендота (США) *Ca. "P. vernalis"* преобладает весной и осенью, а летом его количество минимально, тогда как остальные виды *Ca. "Planktophila"* выявлены в незначительном количестве. Вид *Ca. "Nanopelagicus abundans"* доминирует во многих озерах (Йеллоустоун, Мичиган, Эри, Цюрих, Онтарио и др.), а в оз. Мендота преобладает летом, в отличие от *Ca. "P. vernalis"*. Вид *Ca. "Nanopelagicus hibericus"* обнаружен в большом количестве только в некоторых водоемах Испании [Neuenschwander et al., 2018].

Сравнение свободноживущего и агрегированного бактериопланктона показало, что пресноводные актинобактерии предпочитают существовать в виде отдельных клеток. Тем не менее в агрегатах генетическое разнообразие актинобактерий намного больше, так как включает представителей пресноводных линий и широко распространенные виды, характерные для наземных сред [Li et al., 2011; Parveen et al., 2011]. В мезотрофном оз. Бурже наибольшее число фило типов выявлено у представителей *acI-A* и *acIV* как среди свободноживущих, так и агрегированных бактерий. Наименьшее разнообразие этих актинобактерий обнаружено в агрегатах в июне и августе у свободноживущих форм, а наибольшее число фило типов выявлено в сентябре и декабре у тех и у других [Parveen et al., 2011].

Высокая минерализация воды является ограничивающим фактором распространения пресноводных линий актинобактерий в солоноватых водоемах. Так, в некоторых высокогорных олиготрофных озерах максимальная численность актинобактерий выявлена в наименее соленой среде [Zhang et al., 2013; Zeng et al., 2014]. В эвтрофных условиях Балтийского моря, где самая низкая соленость воды, численность актинобактерий достигает 27 % от общего числа бактерий. Доминируют пресноводные линии *acI*, *Luna 1* и *acIV*. Линия *acI* всегда присутствует в морской воде, тогда как распространение последних двух групп также зависит от содержания общего фосфора и хлорофилла *a* [Holmfeldt et al., 2009].

В целом, в солоноватых или слабоминерализованных водоемах соотношение разных групп актинобактерий отличается от пресных

водоемов [Kan et al., 2008]. Типичные пресноводные кластеры *acI-A*, *Luna1-A2* и *Luna2* (*acIII*) отсутствуют в соленой воде, тогда как кластеры *acI-C*, *acI-B*, *acI-D*, а также *Luna1-A1*, *acIII-A1* и *acIV-C* выявлены в соленых и пресных экосистемах [Warnecke et al., 2004; Kan et al., 2008; Holmfeldt et al., 2009; Newton et al., 2011]. Исключение составляет вид *Ca. "Planktophila limnetica"*, принадлежащий к *acI-A*, он обнаружен в солоноватых озерах Китая [Zeng et al., 2014]. В эстуарии представители некоторых пресноводных линий (*acI-D*, *acIII-A1*, *acIV-C*, *Luna1-A1*) могут адаптироваться к воде с более высокой минерализацией и стать частью морского микробного сообщества [Kan et al., 2008; Newton et al., 2011].

Практически все пресноводные актинобактерии – аэробы. Их численность и вертикальное распределение ограничены концентрацией кислорода в воде, поэтому в дистрофных и меромектических водоемах они встречаются только в эпилимнионе [Gregersen et al., 2009; Taipale et al., 2009]. В олигомезотрофном меромектическом оз. Павин (Франция) в верхнем кислородном слое актинобактерии составляют более 21 % последовательностей, из них 39 % принадлежит кластеру *acI-A* и 19 % – *acI-B* [Biderre-Petit et al., 2011]. В других водоемах, как правило, в эпилимнионе актинобактерий больше, чем в гиполимнионе [Allgaier, Grossart, 2006; Percent et al., 2008; Newton et al., 2011; Schutte et al., 2016], хотя есть и исключения [Boucher et al., 2006]. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии выявили способность актинобактерий *acI-B* ассимилировать глюкозу, лейцин и ацетат как в аэробных, так и в анаэробных условиях [Buck et al., 2009]. На основании метаболической реконструкции генома актинобактерий *acI-B* предположили, что они являются факультативными аэробами, способными к аэробному и анаэробному метаболизму пентозных сахаров (рибозы, арабинозы и ксилозы) и к анаэробной ферментации пирувата до лактата, ацетата и этанола [García et al., 2013].

Пресноводные актинобактерии могут адаптироваться к температурным условиям водоемов. Штаммы линии *acIII* с идентичным генотипом, выделенные из пресных водоемов разных климатических зон (от умерен-

ной до тропической), представляют собой различные экотипы, при этом их температурные оптимумы соответствуют условиям обитания, а удельная скорость роста зависит от температуры воды в озере [Hahn, Röckl, 2005]. Так, штаммы из озер умеренной зоны обладают более высокой скоростью роста при температуре менее 31,5 °С, тогда как у тропических штаммов максимальная скорость роста отмечена выше этой температуры. Тропический штамм MWH-Uga2 при температуре ниже 30 °С имеет самую низкую удельную скорость роста из всех штаммов с идентичным генотипом, а при температуре 35 °С его скорость роста самая высокая [Hahn, Röckl, 2005].

В микробных сообществах высокогорных озер актинобактерии являются доминирующей генетической группой, хорошо приспособленной к постоянной низкой температуре окружающей среды и высокой УФ-радиации [Warnecke et al., 2005; Liu et al., 2011; Zhang et al., 2013]. В высокогорных озерах Йеллоустоун и Крейтер (США), Женевском (Швейцария), Анси и Бурже (Франция) их численность составляет от 40 до 70 % общей численности бактерий [Urbach et al., 2001; Warnecke et al., 2005; Humbert et al., 2009; Clingenpeel et al., 2011]. В этих озерах преобладают представители acI и acIV, причем первая группа доминирует в эпилимнионе, а вторая – в гипolimнионе [Urbach et al., 2001]. Обнаружено, что некоторые пресноводные актинобактерии растут быстрее на свету, чем в темноте, особенно при освещении ультрафиолетовым светом с длиной волны 375 нм [Maresca et al., 2019]. Предполагают, что благодаря чувствительным к ультрафиолетовому свету фотосенсорам, таким как криптохромы Crg-B, актинобактерии способны поглощать и утилизировать органический углерод в период синтеза фитопланктоном наибольшего количества органического вещества. Данный механизм позволяет им более эффективно расти в дневное время и дает конкурентное преимущество над остальными гетеротрофами.

ОСОБЕННОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ ПЛАНКТОННЫХ АКТИНОБАКТЕРИЙ

Типичные пресноводные планктонные актинобактерии имеют ряд особенностей, которые отличают их от актинобактерий из дру-

гих сред обитания, дают им преимущества, особенно в олиготрофных условиях, способствуют широкому распространению и обилию в пресных водоемах. К этим особенностям относятся:

- маленький объем клеток (менее 0,1 мкм³);
- низкое содержание ГЦ-пар в геноме;
- маленький (сокращенный) геном (менее 1,5 Мб);
- наличие пигментов актинородопсинов (фотогетеротрофия);
- метаболическая микродиверсификация и множественная ауксотрофия;
- ассимиляция труднодоступных органических соединений углерода, азота и фосфора.

Пресноводные актинобактерии относятся к ультрамикробактериям, для них характерны крайне мелкие размеры пролиферирующих клеток объемом менее 0,1 мкм³ и малые размеры генома (от 3,2 до 0,58 Мб) [Дуда и др., 2012]. Предполагают, что маленький объем клеток и тонкие клеточные стенки у актинобактерий являются своеобразной адаптацией к планктонному образу жизни в толще пресных водоемов [Hahn, 2009], а также защитным приспособлением от выедания протозойным планктоном [Salcher, 2014]. Даже если актинобактерии и были съедены, благодаря специфическим свойствам своей клеточной стенки они не перевариваются и, соответственно, не способствуют увеличению биомассы жгутиконосцев [Pernthaler et al., 2001; Jezbera et al., 2005; Tarao et al., 2009; Šimek et al., 2013]. Постоянный мелкий размер клеток у пресноводных актинобактерий сохраняется при культивировании или множественных пересевах независимо от концентрации органического субстрата в питательной среде [Hahn et al., 2003]. Объемы клеток и другие характеристики выделенных культур наиболее распространенных актинобактерий представлены в табл. 1, 2.

Анализ метагеномных последовательностей, полученных из разных водоемов с использованием “Shot-gun” секвенирования, показал, что геномы некоторых линий, таких как acI, acIV, acIII (acMicro) и acTH1 (acAMD), имеют низкое содержание в геноме ГЦ-пар (от 42 до 50 %) [Ghai et al., 2012, 2014]. Первый геном размером 1,2 Мб получен при секвенировании одной клетки актинобактерии acI-B1 [Garcia et al., 2013].

Т а б л и ц а 1
Обзор некоторых культур пресноводных планктонных актинобактерий, выделенных методом фильтрации-акклиматизации (filtration-acclimatization)

Название линии/ кластера	Название культуры (штамма)	Описание культуры (штамма)	Ссылка
acI/acI-A2	<i>Sa. «Planktophila limnetica»</i>	Смешанная культура (с <i>Sa. «Limnolima rubra»</i> и <i>Polytomicobacter necessarius</i>). Изогнутые палочки, размер клеток $(0,4-0,5) \times 1,2$ мкм	[Jezbera et al., 2009]
Luna1/Luna1-A	<i>Rhodolima lasicola</i> (штамм MWH-Ta3)	Чистая культура, красный пигмент, изогнутые палочки. Объем клеток $0,05$ мкм ³ , геном 1,43 Мб; ГЦ 51,5 %. Фотогетеротроф, имеет актинодопсинины	[Hahn et al., 2003; 2014; Hahn, 2009; Martinez-Garcia et al., 2012]
	<i>Sa. «Planktobolus difficilis»</i>	Смешанная культура (со <i>Spiriochaeta</i>), красный пигмент, изогнутые палочки	[Hahn, 2009; Martinez-Garcia et al., 2012]
	<i>Sa. «Rhodolima limnophila»</i>	Смешанная культура (с <i>Betaproteobacteriales</i>), красный пигмент, изогнутые палочки	
	<i>Sa. «Limnolima rubra»</i>	Смешанная культура (с <i>Polytomicobacter</i>), красный пигмент, изогнутые палочки	
	<i>Sa. «Rhodolima planktonica»</i>	Смешанная культура (с <i>Betaproteobacteriales</i>), красный пигмент, изогнутые палочки. Имеет актинодопсинины	
	<i>Sa. «Aquilina rubra»</i>	Смешанная культура (с <i>Betaproteobacteriales</i>), красный пигмент, изогнутые палочки	
	<i>Sa. «Flavilima lacus»</i>	Смешанная культура (с <i>Betaproteobacteriales</i>), желтый пигмент, изогнутые палочки	
acIII/Luna2	8 штаммов (MWH-Mo1, MWH-Mo2, MWH-Mo3, MWH-Po1, MWH-Wo1, MWH-Bo1, MWH-Ta1, MWH-Ta2)	Чистые культуры, желтый пигмент, изогнутые палочки. Объем клеток $0,051-0,083$ мкм ³	[Hahn et al., 2003]
	7 штаммов (MWH-Mo1, MWH-Wo1, MWH-Aus1, MWH-HugW11 MWH-Ta1, MWH-TaSIW17, MWH-Uga2, MWH-Tana7)	Чистые культуры, желтый пигмент, изогнутые палочки. Объем клеток $0,055-0,064$ мкм ³	[Hahn, Röckl, 2005]

Обзор некоторых культур пресноводных планктонных актинобактерий, выделенных методом разведения до исчезновения (dilution-to-extinction)

Название линии/ кластера	Название культуры (штамма)	Описание культуры (штамма)	Ссылка
Luna1/Luna1-A	Ca. “ <i>Aquiluna rubra</i> ” (штамм IMCC 13023)	Чистая культура, изогнутые палочки, красный пигмент. Геном 1,359 Мб, ГЦ 51,7 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины	[Kang et al., 2012]
acI/acI-A1	<i>Rhodoluna limnophila</i> (штаммы 27D-LEPГ, 36A-HELLB, 1B-Mac)	Чистая культура, короткие палочки, красный пигмент. Геном 1,36–1,42 Мб, ГЦ 54 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины (36A-HELLB)	[Pitt et al., 2019]
acI/acI-A4	Ca. “ <i>Planctophila rubra</i> ” (штамм IMCC 25003)	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,041 мкм ³ , геном 1,354 Мб, ГЦ 49,1 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере и витаминам В1, В7 и В12	[Kang et al., 2017; Kim et al., 2019]
acI/acI-A7	Ca. “ <i>Planctophila aquatilis</i> ” (штамм IMCC 26103)	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,061 мкм ³ , геном 1,457 Мб, ГЦ 47 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере и витаминам В1, В2, В7 и В12	[Kang et al., 2017]
acI/acI-C 1	Штамм IMCC 19121	Чистая культура, изогнутые палочки. Геном 1,506 Мб, ГЦ 45,5 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере и витаминам В3, В7 и В12	
acI/acI-A2	Штамм IMCC 26077	Чистая культура. Геном 1,552 Мб, ГЦ 51,3 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере и витаминам В1, В7 и В12	
acI/acI-A1	Ca. “ <i>Planctophila limnetica</i> ”	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,016 мкм ³ , геном 1,33 Мб, ГЦ 45 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере и витаминам В1, В5 и В7	[Neuenschwander et al., 2018]
	Ca. “ <i>Planctophila dulcis</i> ”	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,018–0,023 мкм ³ , геном до 1,37 Мб, ГЦ 48 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере, бетаину и витаминам В1, В5, В7 и В12	[Neuenschwander et al., 2018]
	Ca. “ <i>Planctophila sulfonica</i> ”	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,026 мкм ³ , геном до 1,34 Мб, ГЦ 48,6 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере, бетаину и витаминам В1, В5, В7 и В12	
	Ca. “ <i>Planctophila versatilis</i> ”	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,021–0,027 мкм ³ , геном до 1,33 Мб, ГЦ 48,3 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере, бетаину и витаминам В1, В5, В7 и В12	
	Ca. “ <i>Planctophila lacus</i> ”	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,025–0,029 мкм ³ , геном до 1,46 Мб, ГЦ 47,8 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере, бетаину и витаминам В1, В5, В7 и В12	

acI/acI-A7	Ca. " <i>Planctophila vernalis</i> "	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,020 мкм ³ , геном до 1,36 Мб, ГЦ 45,7 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере, серину и витаминам B1, B5, B7 и B12
acI/acI-B 1	Ca. " <i>Nanopelagicus limnes</i> "	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,018 мкм ³ , геном до 1,24 Мб, ГЦ 41,5 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере, гистидину, орнитину, пролину, бетаину и витаминам B1, B2, B5, B7 и B12
	Ca. " <i>Nanopelagicus hibernicus</i> "	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,012 мкм ³ , геном до 1,22 Мб, ГЦ 42,4 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере, гистидину, орнитину, бетаину и витаминам B1, B2, B5, B7 и B12
	Ca. " <i>Nanopelagicus abundans</i> "	Чистая культура, изогнутые палочки. Объем клетки 0,020 мкм ³ , геном до 1,16 Мб, ГЦ 40,2 %. Фотогетеротроф, имеет актинородопсины. Ауксотроф по восстановленной сере, метионину, лизину, гистидину, орнитину, бетаину и витаминам B1, B5, B7 и B12

Актинобактерии acI с размером генома менее 2,7 Мб обнаружены в таких озерах, как Со-янг (Корея) [Kang et al., 2017], Цюрих (Швейцария) [Neuenschwander et al., 2018], Байкал (Россия) [Cabello-Yeves et al., 2018] и в водохранилище Амадорио (Испания) [Ghai et al., 2012]. Малый размер генома, но более высокое содержание ГЦ-пар выявлены у некоторых культур семейства Microbacteriaceae (Luna1) [Kang et al., 2012; Hahn et al., 2014; Pitt et al., 2019].

Многие пресноводные планктонные актинобактерии являются фотогетеротрофами, например, acI, Luna1 и acSTL [Martinez-Garcia et al., 2012; Salcher, 2014]. У фотогетеротрофов источником энергии для производства АТФ служит солнечный свет, при этом неорганический углерод они не поглощают, а вместо него используют различные растворенные органические соединения. У фотогетеротрофных актинобактерий энергию АТФ производят актинородопсины – ретиналь-связывающие мембранные белки, которые действуют как протонные насосы [Ghylin et al., 2014]. Ретиналь является экзогенным кофактором, необходимым для функционирования актинородопсинов [Maresca et al., 2019]. В геномах некультивируемых планктонных пресноводных актинобактерий выявлено обилие генов актинородопсина [Sharma et al., 2008, 2009; Martinez-Garcia et al., 2012; Cabello-Yeves et al., 2018]. Актинородопсины – разновидность протеородопсинов, ранее обнаруженных у морских планктонных представителей *Alpha-*, *Gammaproteobacteria* и *Bacteroidetes* [Sharma et al., 2008]. Что касается пресноводных актинобактерий, актинородопсины обнаружены у всех видов порядка Ca. "*Nanopelagicales*" и у некоторых видов линии Luna1 (*Rhodoluna limnophila*, *Rhodoluna laticicola*, *Candidatus "Aquiluna rubra"*, *Candidatus "Rhodoluna planktonica"*) [Martinez-Garcia et al., 2012; Neuenschwander et al., 2018; Pitt et al., 2019]. Предполагают, что микробные родопсины способствуют выживанию планктонных актинобактерий в олиготрофных водоемах в периоды голодания и при недостатке питательных веществ [Kirchman, Hanson, 2013; Neuenschwander et al., 2018].

Как известно, малые размеры клеток и генома дают микроорганизмам преимущество для более эффективного использования пита-

тельных веществ при их ограниченном доступе в условиях больших популяций [Giovannoni et al., 2014]. Однако потеря части генов повлекла за собой элиминацию некоторых функций у пресноводных актинобактерий, а процесс рационализации генома вызвал высокую степень ауксотрофии, т. е. неспособность самостоятельно синтезировать вещества, необходимые для роста (различные витамины, аминокислоты, восстановленные соединения серы). Примеры ауксотрофии разных видов порядка *Ca. "Nanopelagicales"* линии *acI* приведены в табл. 2.

Упрощение генома привело к зависимости совместно существующих групп актинобактерий, а именно, к межвидовому и внутривидовому разнообразию метаболических путей, особенно в отношении транспорта углеводов и обмену веществ или к микродиверсификации [Neuenschwander et al., 2018]. Межвидовая микродиверсификация подробно исследована у культивируемых представителей линии *acI* порядка *Ca. "Nanopelagicales"* на примере мембранного транспорта простых углеводов. Так, *Ca. "N. abundans"* и *Ca. "N. hibericus"* утилизируют только по одному углеводу (фруктозу и глюкозу соответственно). Остальные виды этого порядка способны метаболизировать разные углеводы: *Ca. "Planktophila lacus"* – фруктозу, глюкозу, маннозу и рафинозу; *Ca. "Planktophila dulcis"* – рибозу, Д-ксилозу, целлобиозу, ди-ацетилхитобиозу и рафинозу, α -глюкозидазу, сорбит и маннит; *Ca. "Nanopelagicus limneticus"* – глюкозу, маннозу, рибозу и рафинозу; *Ca. "Planktophila limneticus"* – Д-ксилозу и глицерин; *Ca. "Planktophila sulfonica"* – рибозу, Д-ксилозу и α -глюкозидазу и т. д. Метаболическая микродиверсификация тесно связанных видов является одной из причин большого количества актинобактерий порядка *Ca. "Nanopelagicales"* в пресных водоемах, где ресурсы сезонно колеблются и неоднородно распределены на микроуровнях [Stocker, 2012; Neuenschwander et al., 2018].

Помимо этого, существует микродиверсификация разных генотипов актинобактерий, которая объясняет их доминирование в гетерогенных и переменных средах, таких как озера с кратковременным цветением фитопланктона и случайными подтоками экзотических источников углерода. Впервые метаболическая микродиверсификация на уровне

генотипов показана U. Buck [2009] на примере представителей *acI-B*, потребляющих ацетат, и неспособных к этому представителей *acI-A*. Экологическая специализация по потреблению разных источников углерода выявлена у *acI-A1*, *acI-A7* и *acI-B*. У актинобактерий *acI-A1* и *acI-A7* обнаружены гены, кодирующие альфа- и бета-галактозидазы, отвечающие за расщепление олигосахаридов, полисахаридов, гликолипидов и гликопептидов, тогда как *acI-B* эти ферменты не вырабатывает. В геноме *acI-A7* выявлены специфичные гены, участвующие в поглощении аминокислот, транспорте олигопептидов и образовании N-ацетилглюкозамин-фосфотрансферазы [Ghylin et al., 2014].

В пресноводных экосистемах актинобактерии метаболизуют разнообразными как растворимые (легкодоступные), так и сложные нерастворимые (трудноразлагаемые) органические соединения фосфора (экзополифосфаты, инозитол фосфаты), азота (цианофицин, полиамины, ди- и олигопептиды, аминокислоты с разветвленной цепью) и углерода (растительный ксилан, побочные продукты разложения лигнина, хитин, N-ацетилглюкозамин и разные сахара), которые прижизненно выделяются фитопланктоном, освобождаются во время вирусного лизиса бактериальных клеток, а также поступают из биомассы водных растений [Beier, Bertilsson, 2011; Eckert et al., 2013; Ghai et al., 2014; Ghylin et al., 2014; Cabello-Yeves et al., 2018].

В усвоении глюкозы и ее производных, внеклеточных полисахаридов и других биополимерных соединений принимают участие прежде всего линии *acI*, *acIII* (*acMicro*), *acTH1* (*acAMD*) и группа *acAcidi* (порядок *Acidimicrobiales*) [Elifantz et al., 2005; Beier, Bertilsson, 2011; Ghai et al., 2014; Pérez et al., 2015]. Актинобактерии *acI*, кроме глюкозы [Elifantz et al., 2005; Buck et al., 2009] и пентозных сахаров [Garcia et al., 2013], ассимилируют лейцин [Buck et al., 2009; Pérez et al., 2010; Salcher et al., 2010; Eckert et al., 2012], ацетат [Buck et al., 2009; Pérez et al., 2015], тимидин [Pérez et al., 2010], N-ацетилглюкозамин [Beier, Bertilsson, 2011; Eckert et al., 2012], аминокислоты и аденозинтрифосфат [Pérez et al., 2015]. В геномах *acI*, *acMicro*, *acTH1*, *acAMD* и *acAcidi* выявлены гены, кодирующие экзополифосфатазы, полифосфат-

киназы и АВС-транспортеры для поглощения и хранения фосфора [Ghai et al., 2014]. Предполагают, что актинобактерии связывают лишний неорганический фосфор, избыточное поступление которого приводит к эвтрофированию водоемов. В геномах *acI* и *acAMD* выявлены гены, кодирующие фермент цианофициназу, который разрушает цианофицин – запасное полимерное вещество цианобактерий – и высвобождает дополнительные источники углерода и азота [Ghai et al., 2014; Ghylin et al., 2014; Neuenschwander et al., 2018]. В геномах некоторых пресноводных групп и линий выявлены наборы генов, которые отвечают за окисление протокатеховой кислоты – побочного продукта разложения лигнина (*acMicro*), за преобразование инозитол фосфат в ацетил-КоА (*acAMD*) и за разложение целлюлозы (*acI*, *acIV*) [Ghai et al., 2014; Cabello-Yeves et al., 2018].

Кроме выявленных центральных путей метаболизма углерода, таких как гликолиз, пентозофосфатный цикл, цикл трикарбоновых кислот, а также окислительное фосфорилирование и ферментация пирувата [Garcia et al., 2013], сравнительный анализ геномов *acI* обнаружил гены, вовлеченные в анаэробную фиксацию углерода или специальную ферментативную реакцию, обеспечивающую пополнение пула промежуточных продуктов цикла трикарбоновой кислоты. Это существенно дополняет гетеротрофный образ жизни, хотя экспериментально данный процесс у пресноводных актинобактерий пока не доказан [Ghylin et al., 2014].

МЕТОДЫ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Пресноводные актинобактерии относятся к труднокультивируемым микроорганизмам. Поэтому для получения чистых культур и их культивирования в лабораторных условиях необходимы специальные методологические подходы. Известные в настоящее время культивируемые штаммы актинобактерий были выделены методом фильтрации-акклиматизации (*filtration-acclimatization*) [Hahn et al., 2004] и методом разведения до исчезновения (*dilution-to-extinction*) [Salcher et al., 2015].

Метод фильтрации-акклиматизации (*filtration-acclimatization*) впервые разработан

M. W. Hahn [Hahn et al., 2004] для выделения чистых культур пресноводных бактерий, ранее не культивируемых с помощью стандартных методов. Он заключается в удалении из природной воды быстрорастущих бактерий путем предварительной фильтрации и акклиматизации оставшихся бактерий путем постепенного медленного перехода от низких концентраций субстрата окружающей среды к высокой концентрации стандартной питательной среды [Hahn et al., 2004]. В качестве питательной среды используют минеральную основу, содержащую минимальное количество разных неорганических солей, в которую ежедневно в течение длительного времени добавляют возрастающее количество пептонно-дрожжевой среды. После завершения акклиматизации для получения отдельных колоний делают посев на агаризованную пептонно-дрожжевую среду.

Для выделения пресноводных актинобактерий, которые плохо растут или совсем не растут на агаризованной среде, используют метод разведения до исчезновения (*dilution-to-extinction*) [Button et al., 1993; Connon, Giovannoni, 2002; Cho, Giovannoni, 2004; Kang et al., 2012; Salcher et al., 2015]. Этот метод впервые предложен D. K. Button [Button et al., 1993], а затем S. A. Connon [Connon, Giovannoni, 2002], J.-C. Cho [Cho, Giovannoni, 2004] и другие исследователи использовали его для выделения новых морских олиготрофных и гетеротрофных бактерий. I. Kang [Kang et al., 2012] впервые с помощью метода *dilution-to-extinction* обнаружил пресноводные актинобактерии в морской среде, а позднее и в пресном водоеме [Kang et al., 2017]. M. M. Salcher [Salcher et al., 2015] подробно описала и использовала этот метод для выделения пресноводных метилотрофных бактерий. Метод *dilution-to-extinction* заключается в разведении образца природной воды до тех пор, пока в пробирке не останется одна клетка, из которой разовьется чистая культура актинобактерии. Разведенные пробы воды культивируют на минимальной питательной среде, основу которой составляет вода исследуемого водоема, в течение нескольких месяцев в условиях, приближенных к природным [Salcher et al., 2015]. Разработано несколько сред разного состава, включающих минимальные количества разных источников угле-

рода, азота и серы (N-ацетилглюкозамин, мочевины, органические кислоты, сахара, спирты, сульфокислота, бетаин), витамины группы В, фолиевую кислоту, мио-инозитол, аминокислоты, макро-, микроэлементы и другие необходимые соединения, такие как путресцин и спермидин [Neuenschwander et al., 2018]. Так как пресноводные актинобактерии acI являются ауксотрофами по витаминам, аминокислотам и соединениям серы, добавление этих компонентов в питательную среду является обязательным условием для их культивирования. Так, добавление путресцина значительно увеличивает скорость роста acI-B [Garcia et al., 2014]. Культивирование актинобактерий занимает 2–3 месяца, пока их концентрация не достигнет более 10^5 – 10^6 в 1 мл среды. Выросшие культуры пересевают на идентичную свежую питательную среду, а также замораживают в глицерине, чтобы сохранить для дальнейшего исследования.

ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫДЕЛЕННЫХ КУЛЬТУР АКТИНОБАКТЕРИЙ

В настоящее время методом фильтрации акклиматизации из пресных водоемов изолированы представители актинобактерий acI, acIII и Luna1 [Hahn et al., 2003, 2014; Hahn, Röckl, 2005; Hahn, 2009; Jezbera et al., 2009]. Первые сведения о выделенных культурах Luna1 и acIII представлены в 2003 г. [Hahn et al., 2003]. Полученные штаммы принадлежат семейству Microbacteriaceae (класс Actinobacteria) (см. табл. 1). Они имеют маленькие размеры, тонкие клеточные стенки и форму клеток в виде изогнутых палочек или вибрионов. Актинобактерии медленно растут на плотной среде, образуют очень мелкие колонии и сохраняют свои размеры независимо от концентрации органического субстрата в среде [Hahn et al., 2003; Hahn, 2009]. Средняя удельная скорость роста этих штаммов составляет от 0,11 до 0,183 h^{-1} [Hahn et al., 2003]. На филогенетическом древе эти актинобактерии сформировали два кластера. Первый кластер Luna1 включает культуры красного цвета, а второй Luna2 (acIII) состоит из культур желтого цвета. Актинобактерии желтого цвета получены в чистой культуре, красного – представляют собой смешанные культуры с непигментированными бактерия-

ми-спутниками (*Spirochaeta*, *Polynucleobacter* и другими *Betaproteobacteriales*) [Hahn, 2009]. Смешанным культурам актинобактерий присвоен статус *Candidatus* (см. табл. 1). Актинобактерии желтого цвета *Candidatus* “*Flaviluna lacus*” составляют исключение, согласно данным анализа последовательностей гена *16S рРНК* они находятся в одном кластере вместе с культурами красного цвета, такими как *Candidatus* “*Planktoluna difficilis*”, *Ca.* “*Aquiluna rubra*”, *Ca.* “*Rhodoluna limnophila*”, *Ca.* “*Rhodoluna planktonica*”, *Ca.* “*Rhodoluna laticola*” и *Ca.* “*Limnoluna rubra*” [Hahn, 2009].

Некоторые из актинобактерий с красным пигментом, такие как *Ca.* “*Rhodoluna laticola*”, *Ca.* “*Aquiluna rubra*” и *Ca.* “*Rhodoluna limnophila*”, выделены в чистую культуру [Kang et al., 2012; Hahn et al., 2014; Pitt et al., 2019]. Штамм MWH-Ta8, принадлежащий *Ca.* “*Rhodoluna laticola*”, на основании генетических, фенотипических и хемотаксономических признаков отнесен к новому роду *Rhodoluna* и описан как вид *Rhodoluna laticola* (см. табл. 1) [Hahn et al., 2014]. Штаммы *R. laticola* MWH-Ta8 и IMCC 13023 характеризуются мелкими размерами, изогнутой формой клеток, сокращенным геномом и низким содержанием ГЦ-пар в геноме (см. табл. 1, 2). В отличие от других пресноводных ультрамикробактерий семейства Microbacteriaceae, клетки *R. limnophila* имеют форму коротких палочек, а в геномах штаммов IMCC 13023 и *R. limnophila* 36A-HELLB выявлены гены актинородопсина [Kang et al., 2012; Pitt et al., 2019].

Первый предполагаемый вид актинобактерий *Ca.* “*Planktophila limnetica*” – представитель самой многочисленной и широко распространенной линии acI – получен в смешанной культуре также методом фильтрации-акклиматизации (см. табл. 1) [Jezbera et al., 2009]. Все попытки получить чистую культуру *Ca.* “*Planktophila limnetica*” оказались безуспешными, так как совместно с ней росли *Ca.* “*Limnoluna rubra*” (Luna1) и *Polynucleobacter necessarius*.

Несколько лет назад I. Kang [Kang et al., 2017] выделил из воды оз. Соянг и изучил четыре культуры, принадлежащие acI-A1, acI-A4, acI-A7 и acI-C1 (см. табл. 2). S. M. Neuenschwander [2018] получил из воды оз. Цюрих 16 чистых культур актинобактерий acI, отнесенных к acI-A (род *Ca.* “*Planktophila*”, 6

видов) и acI-B (новый род *Ca. "Nanopelagicus"*, 3 вида). Культуры acI очень медленно росли (2–3 месяца), имели крайне мелкие размеры клеток с объемом менее 0,07 мкм³, низкое содержание ГЦ-пар (40,2–51,3 %), маленький размер генома (1,2–1,55 Мб), содержали гены актинородопсина и являлись ауксотрофами по некоторым витаминам группы В, восстановленным источникам серы и некоторым аминокислотам (см. табл. 2). Штаммы, выделенные из оз. Цюрих, не удалось сохранить в монокультуре, только некоторые из них пережили более трех пассажей [Neuenschwander et al., 2018]. Культуры из Кореи были восстановлены после замораживания в глицерине, но также больше не росли [Kang et al., 2017]. Однако последние исследования показали, что добавление в питательную среду фермента каталазы стабилизирует рост acI-культур независимо от наличия гена каталазы-пероксидазы в их геноме [Kim et al., 2019]. В результате два корейских штамма IMCC 25003 и IMCC 26103, восстановленные из глицерина, были успешно культивированы, проанализированы их фенотипические и физиологические свойства и определено, что они являются новыми видами *Ca. "Planktophila rubra"* и *Ca. "Planktophila aquatilis"* (см. табл. 1).

Актинобактерии acTH1, acTH2, acSTL, Luna3 и acV до сих пор остаются не культивируемыми. Линия acIV состоит из некультивируемых последовательностей, а также включает культивируемый штамм *Aquihabitans daechungensis* CH22-21 (Iamiaceae), выделенный только из воды пресного водоема (Корея) [Jin et al., 2013], и несколько штаммов рода *Plumatobacter* (Plumatobacteraceae), полученных из донных осадков эстуария и прибрежных почв Японии [Matsumoto et al., 2009, 2013]. Однако эти штаммы не имеют типичных особенностей пресноводных планктонных актинобактерий. Они выделены на агаризованных средах методом прямого посева или из накопительной культуры и являются аэробными, свободноживущими неподвижными хемоорганотрофами с высоким содержанием в геноме ГЦ-пар (67–72 %).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пресноводные актинобактерии являются уникальной и разнообразной по генетическо-

му составу группой микроорганизмов. Благодаря морфологическим, физиолого-биохимическим и экологическим особенностям, они образуют доминирующую фракцию бактериопланктона во многих пресноводных экосистемах, играя ключевую роль в круговороте углерода, азота и фосфора в водоемах. Экофизиологические, фенотипические и генотипические свойства пресноводных актинобактерий влияют на методы их выделения и определяют состав питательной среды и способы культивирования. На сегодняшний день из пресноводного бактериопланктона выделены до вида представители линий acI, Luna1, acIII и acIV. Современные молекулярно-биологические и биоинформатические методы позволили получить и исследовать полные геномы выделенных культур, предположить их экофизиологию и метаболизм. Это заложило надежную основу для дальнейших работ по выделению и культивированию новых, прежде не культивируемых представителей пресноводных актинобактерий.

Работа выполнена по проекту № 0345-2016-0003 (AAAA-A16-116122110061-6).

ЛИТЕРАТУРА

- Дуда В. И., Сузина Н. Е., Поливцева В. Н., Боронин А. М. Ультрамикробактерии: Становление концепции и вклад ультрамикробактерий в биологию // Микробиология. 2012. Т. 81, № 4. С. 415–427. [Duda V. I., Suzina N. E., Polivtseva V. N., Boronin A. M. Ultramicrobacteria: Formation of the concept and contribution of ultramicrobacteria to biology // Microbiology. 2012. Vol. 81, N 4. P. 379–390].
- Иванова Е. П., Бакунина И. Ю., Горшкова Н. М., Романенко Л. А., Михайлов В. В., Елякова Л. А., Парфенова В. В. Распространение хитинразлагающих ферментов у морских и пресноводных микроорганизмов // Биология моря. 1992. № 3-4. С. 69–75.
- Карлов Д. С., Мари Д., Чувоchina М. С., Алехина И. А., Булат С. А. Микробное сообщество водной толщи озера Радок (Восточная Антарктида) с доминированием актинобактерии *Candidatus "Planktophila limnetica"* // Микробиология. 2011. Т. 80, № 4. С. 571–574. [Karlova D. S., Marie D., Chuvochina M. S., Alekhina I. A., Bulat S. A. Microbial communities of water column of Lake Radok, East Antarctica, dominated by abundant actinobacterium *Candidatus "Planktophila limnetica"* // Microbiology. 2011. Vol. 80, N 4. P. 576–579].
- Лаптева Н. А. Видовая характеристика гетеротрофных бактерий в озере Байкал // Микробиология. 1990. Т. 59, № 3. С. 499–506.
- Максимова Э. А., Максимов В. Н. Микробиология вод Байкала. Иркутск: Изд-во ИГУ, 1989. 168 с.

- Теркина И. А., Дрюккер В. В., Парфенова В. В., Косторнова Т. Я. К вопросу о биоразнообразии актиномицетов в озере Байкал // *Микробиология*. 2002. Т. 71, № 3. С. 404–408. [Terkina I. A., Drukker V. V., Parfenova V. V., Kostornova T. Ya. The biodiversity of actinomycetes in Lake Baikal // *Microbiology*. 2002. Vol. 71, N 3. P. 346–349].
- Allgaier M., Grossart H. P. Diversity and seasonal dynamics of *Actinobacteria* populations in four lakes in north-eastern Germany // *Appl. Environ. Microbiol.* 2006. Vol. 2, N 5. P. 3489–3497.
- Barka E. A., Vatsa P., Sanchez L., Gaveau-Vaillant N., Jacquard C., Meier-Kolthoff J. P., Klenk H. P., Clément C., Ouhdouch Y., van Wezel G. P. Taxonomy, physiology, and natural products of *Actinobacteria* // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2015. Vol. 80, N 1. P. 1–43.
- Beier S., Bertilsson S. Uncoupling of chitinase activity and uptake of hydrolysis products in freshwater bacterioplankton // *Limnol. Oceanogr.* 2011. Vol. 56, N 4. P. 1179–1188.
- Bidre-Petit C., Boucher D., Kuever J., Alberic P., Jézéquel D., Chebance B., Borrel G., Fonty G., Peyret P. Identification of sulfur-cycle prokaryotes in a low-sulfate lake (Lake Pavin) using *aprA* and *16S rRNA* gene markers // *Microbiol. Ecol.* 2011. Vol. 61, N 2. P. 313–327.
- Boucher D., Jardillier L., Debroas D. Succession of bacterial community composition over two consecutive years in two aquatic systems: a natural lake and a lake-reservoir // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2006. Vol. 55, N 1. P. 79–97.
- Buck U., Grossart H.-P., Amann R., Pernthaler J. Substrate incorporation patterns of bacterioplankton populations in stratified and mixed waters of a humic lake // *Environ. Microbiol.* 2009. Vol. 11, N 7. P. 1854–1865.
- Bunse C., Bertos-Fortis M., Sassenhagen I., Sildever S., Sjöqvist C., Godhe A., Gross S., Kremp A., Lips I., Lundholm N., Rengefors K., Seftom J., Pinhassi J., Legrand C. Spatio-temporal interdependence of bacteria and phytoplankton during a Baltic Sea spring bloom // *Front. Microbiol.* 2016. Vol. 7. P. 1–10.
- Burman N. P. The occurrence and significance of actinomycetes in water supply // *Actinomycetales: Characteristics and practical importance*. The Society for Applied Bacteriology, Symposium Series. London: Academic Press, 1973. N 2. P. 219–230.
- Button D. K., Schut F., Quang P., Martin R., Robertson B. R. Viability and isolation of marine bacteria by dilution culture: theory, procedures, and initial results // *Appl. Environ. Microbiol.* 1993. Vol. 59, N 3. P. 881–891.
- Cabello-Yeves P. J., Zemskaya T. I., Rosselli R., Coutinho F. H., Zakharenko A. S., Blinov V. V., Rodriguez-Valera F. Genomes of novel microbial lineages assembled from the sub-ice waters of Lake Baikal // *Appl. Environ. Microbiol.* 2018. Vol. 84, N 1. P. 1–21.
- Cho J. C., Giovannoni S. J. Cultivation and growth characteristics of a diverse group of oligotrophic marine *Gammaproteobacteria* // *Appl. Environ. Microbiol.* 2004. Vol. 70, N 1. P. 432–440.
- Clingenpeel S., Macur R. E., Kan J., Inskip W. P., Lovvalvo D., Varley J., Mathur E., Nealsen K., Gorby Y., Jiang H., la Fracois T., McDermott T. R. Yellowstone Lake: high-energy geochemistry and rich bacterial diversity // *Environ. Microbiol.* 2011. Vol. 13, N 8. P. 2172–2185.
- Connon S. A., Giovannoni S. J. High-throughput methods for culturing microorganisms in very-low-nutrient media yield diverse new marine isolates // *Appl. Environ. Microbiol.* 2002. Vol. 68, N 8. P. 3878–3885.
- Cross T. Aquatic actinomycetes: a critical survey of the occurrence, growth and role of actinomycetes in aquatic habitats // *J. Appl. Bacteriol.* 1981. Vol. 50, N 3. P. 397–423.
- Crump B. C., Peterson B. J., Raymond P. A., Amon R. M. W., Rinehart A., McClelland J. W., Holmes R. M. Circumpolar synchrony in big river bacterioplankton // *PNAS*. 2009. Vol. 106, N 50. P. 21208–21212.
- Debroas D., Humbert J. F., Enault F., Bronner G., Faubladiere M., Cornillot E. Metagenomic approach studying the taxonomic and functional diversity of the bacterial community in a mesotrophic lake (Lac du Bourget – France) // *Environ. Microbiol.* 2009. Vol. 11, N 9. P. 2412–2424.
- Eckert E. M., Baumgartner M., Huber I. M., Pernthaler J. Grazing resistant freshwater bacteria profit from chitin and cell-wall-derived organic carbon // *Environ. Microbiol.* 2013. Vol. 15, N 7. P. 2019–2030.
- Eckert E. M., Salcher M. M., Posch T., Eugster B., Pernthaler J. Rapid successions affect microbial n-acetyl-glucosamine uptake patterns during a lacustrine spring phytoplankton bloom // *Environ. Microbiol.* 2012. Vol. 14, N 3. P. 794–806.
- Elifantz H., Malmstrom R. R., Cottrell M. T., Kirchman D. L. Assimilation of polysaccharides and glucose by major bacterial groups in the Delaware estuary // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. Vol. 71, N 12. P. 7799–7805.
- Fuhrman J. A., McCallum K., Davis A. A. Phylogenetic diversity of subsurface marine microbial communities from the Atlantic and Pacific Oceans // *Appl. Environ. Microbiol.* 1993. Vol. 59. P. 1294–1302.
- Garcia S. L., McMahon K. D., Grossart H. P., Warnecke F. Successful enrichment of the ubiquitous freshwater *acI Actinobacteria* // *Environ. Microbiol. Rep.* 2014. Vol. 6, N 1. P. 21–27.
- Garcia S. L., McMahon K. D., Martinez-Garcia M., Srivastava A., Sczyrba A., Stepanauskas R., Grossart H. P., Woyke T., Warnecke F. Metabolic potential of a single cell belonging to one of the most abundant lineages in freshwater bacterioplankton // *ISME J.* 2013. Vol. 7, N 1. P. 137–147.
- Ghai R., McMahon K. D., Rodriguez-Valera F. Breaking a paradigm: cosmopolitan and abundant freshwater actinobacteria are low GC // *Environ. Microbiol. Rep.* 2012. Vol. 4, N 1. P. 29–35.
- Ghai R., Mizuno C. M., Picazo A., Camacho A., Rodriguez-Valera F. Key roles for freshwater *Actinobacteria* revealed by deep metagenomic sequencing // *Mol. Ecol.* 2014. Vol. 23, N 24. P. 6073–6090.
- Ghai R., Rodríguez-Valera F., McMahon K. D., Toyama D., Rinke R., Souza de Oliveira T. C., Garcia J. W., Pellon de Miranda F., Henrique-Silva F. Metagenomics of the water column in the pristine upper course of the Amazon river // *PloS One*. 2011. Vol. 9, N 5. P. 1–12.
- Ghylin T. W., Garcia S. L., Moya F., Oyserman B. O., Schwientek P., Forest K. T., Mutschler J., Dwulit-Smith J., Chan L. K., Martinez-Garcia M., Sczyrba A., Stepanauskas R., Grossart H.-P., Woyke T., Warnecke F., Malmstrom R., Bertilsson S., McMahon K. D. Comparative single-cell genomics reveals potential ecological niches for the freshwater *acI Actinobacteria* lineage // *ISME J.* 2014. Vol. 8, N 12. P. 2503–2516.

- Giovannoni S. J., Thrash J. C., Temperton B. Implications of streamlining theory for microbial ecology // *ISME J.* 2014. Vol. 8, N 8. P. 1553–1565.
- Glöckner F. O., Zaichikov E., Belkova N., Denissova L., Pernthaler J., Pernthaler A., Amann R. Comparative 16S rRNA analysis of lake bacterioplankton reveals globally distributed phylogenetic clusters including an abundant group of *Actinobacteria* // *Appl. Environ. Microbiol.* 2000. Vol. 66, N 11. P. 5053–5065.
- Goodfellow M., Williams S. T. Ecology of actinomycetes // *Annu. Rev. Microbiol.* 1983. Vol. 37. P. 189–216.
- Gregersen L. H., Habicht K. S., Peduzzi S., Tonolla M., Canfield D. E., Miller M., Cox R. P., Frigaard N. U. Dominance of a clonal green sulfur bacterial population in a stratified lake // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2009. Vol. 70, N 1. P. 30–41.
- Hahn M. W. Description of seven candidate species affiliated with the phylum *Actinobacteria*, representing planktonic freshwater bacteria // *Int. J. Syst. Evol. Microb.* 2009. Vol. 59. P. 112–117.
- Hahn M. W., Pöckl M. Ecotypes of planktonic actinobacteria with identical 16S rRNA genes adapted to thermal niches in temperate, subtropical, and tropical freshwater habitats // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. Vol. 71, N 2. P. 766–773.
- Hahn M. W., Lunsdorf H., Wu Q., Schauer M., Höfle M. G., Boenigk J., Stadler P. Isolation of novel ultramicrobacteria classified as *Actinobacteria* from five freshwater habitats in Europe and Asia // *Appl. Environ. Microbiol.* 2003. Vol. 69, N 3. P. 1442–1451.
- Hahn M. W., Schmidt J., Taipale S. J., Doolittle W. F., Koll U. *Rhodoluna lacicola* gen. nov., sp. nov., a planktonic freshwater bacterium with stream-lined genome // *Int. J. Syst. Evol. Microb.* 2014. Vol. 64. P. 3254–3263.
- Hahn M. W., Stadler P., Wu Q. L., Pöckl M. The filtration-acclimatization method for isolation of an important fraction of the not readily cultivable bacteria // *J. Microbiol. Meth.* 2004. Vol. 57, N 3. P. 379–390.
- Hiorns W. D., Methe B. A., Nierzwicki-Bauer S. A., Zehr J. P. Bacterial diversity in Adirondack mountain lakes as revealed by 16S rRNA gene sequences // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. Vol. 63, N 7. P. 2957–2960.
- Holmfeldt K., Dziallas C., Titelman J., Pohlmann K., Grosart H. P., Riemann L. Diversity and abundance of freshwater *Actinobacteria* along environmental gradients in the brackish northern Baltic Sea // *Environ. Microbiol.* 2009. Vol. 11, N 8. P. 2042–2054.
- Huang Y., Zeng Y., Lu H., Feng H., Zeng Y., Kobližek M. Novel *acsF* gene primers revealed a diverse phototrophic bacterial population, including *Gemmatimonadetes*, in Lake Taihu (China) // *Appl. Environ. Microbiol.* 2016. Vol. 82, N 18. P. 5587–5594.
- Humbert J. F., Dorigo U., Cecchi P., Le Berre B., Debroas D., Bouvy M. Comparison of the structure and composition of bacterial communities from temperate and tropical freshwater ecosystems // *Environ. Microbiol.* 2009. Vol. 11, N 9. P. 2339–2350.
- Jezbera J., Hornak K., Simek K. Food selection by bacterivorous protists: insight from the analysis of the food vacuole content by means of fluorescence in situ hybridization // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2005. Vol. 52, N 3. P. 351–363.
- Jezbera J., Sharma A. K., Brandt U., Doolittle W. F., Hahn M. W. *Candidatus "Planktophila limnetica"*, an actinobacterium representing one of the most numerically important taxa in freshwater bacterioplankton // *Int. J. Syst. Evol. Microb.* 2009. Vol. 59. P. 2864–2869.
- Jiang C. L., Xu H. L. Diversity of aquatic actinomycetes in lakes of the Middle Plateau, Yunnan, China // *Appl. Environ. Microbiol.* 1996. Vol. 62, N 1. P. 249–253.
- Jin L., Huy H., Kim K. K., Lee H. G., Kim H. S., Ahn Ch. Y., Oh H. M. *Aquihabitans daechungensis* gen. nov., sp. nov., an actinobacterium isolated from reservoir water // *Int. J. Syst. Evol. Microb.* 2013. Vol. 63. P. 2970–2974.
- Kan J., Evans S. E., Chen F., Suzuki M. T. Novel estuarine bacterioplankton in rRNA operon libraries from the Chesapeake Bay // *Aquat. Microb. Ecol.* 2008. Vol. 51. P. 55–66.
- Kang I., Kim S., Islam M. R., Cho J. C. The first complete genome sequences of the acI lineage, the most abundant freshwater *Actinobacteria*, obtained by whole genome-amplification of dilution to-extinction cultures // *Sci. Rep.* 2017. Vol. 7. P. 1–13.
- Kang I., Lee K., Yang S. J., Choi A., Kang D., Lee Y. K., Cho J. C. Genome sequence of *Candidatus "Aquiluna"* sp. strain IMCC 13023, a marine member of the *Actinobacteria* isolated from an arctic fjord // *J. Bacteriol.* 2012. Vol. 194, N 13. P. 3550–3551.
- Kim S., Kang I., Seo J.-H., Cho J. C. Culturing the ubiquitous freshwater actinobacterial acI lineage by supplying a biochemical 'helper' catalase // *ISME J.* 2019. Vol. 13, N 9. P. 2252–2263.
- Kirchman D. L., Hanson T. E. Bioenergetics of photoheterotrophic bacteria in the oceans // *Environ. Microbiol. Rep.* 2013. Vol. 5, N 2. P. 188–199.
- Kormas K. A., Vardaka E., Moustaka-Gouni M., Kontoyanni V., Petridou E., Gkelis S., Neofitou C. Molecular detection of potentially toxic cyanobacteria and their associated bacteria in lake water column and sediment // *World J. Microb. Biot.* 2010. Vol. 26, N 8. P. 1473–1482.
- Li H., Xing P., Chen M., Bian Yu., Wu Q. L. Short-term bacterial community composition dynamics in response to accumulation and breakdown of *Microcystis* blooms // *Water Res.* 2011. Vol. 45, N 4. P. 1702–1710.
- Lindh M. V., Lefebure R., Degerman R., Lundin D., Andersson A., Pinhassi J. Consequences of increased terrestrial dissolved organic matter and temperature on bacterioplankton community composition during a Baltic Sea mesocosm experiment // *AMBIO.* 2015. Vol. 44. P. 402–412.
- Lipko I. A. Phylogeny of the freshwater lineages within the phyla *Actinobacteria* (Overview) // *LFWB.* 2020. Vol. 3, N 1. P. 358–363.
- Liu Y., Yao T., Jiao N., Kang S., Zeng Y., Huang S. Microbial community structure in moraine lakes and glacial meltwaters, Mount Everest // *FEMS Microbiol. Lett.* 2006. Vol. 265, N 1. P. 98–105.
- Liu Y., Yao T., Jiao N., Tian L., Hu A., Yu W., Li S. Microbial diversity in the snow, a moraine lake and a stream in Himalayan glacier // *Extremophiles.* 2011. Vol. 15, N 3. P. 411–421.
- Ludwig W., Euzéby J., Schumann P., Busse H.-J., Trujillo M. E., Kämpfer P., Whitman W. B. Road map of the phylum *Actinobacteria* // *Bergey's manual of systematic bacteriology.* N. Y.: Springer, 2012. P. 1–28.
- Maresca J. A., Keffer J. L., Hempel P. P., Polson S. W., Shevchenko O., Bhavsar J., Powell D., Miller K. J.,

- Singh A., Hahn M. W. Light modulates the physiology of nonphototrophic *Actinobacteria* // *J. Bacteriol.* 2019. Vol. 201, N 10. P. 1–20.
- Martinez-Garcia M., Swan B. K., Poulton N. J., Gomez M. L., Masland D., Sieracki M. E., Stepanauskas R. High-throughput single-cell sequencing identifies photoheterotrophs and chemoautotrophs in freshwater bacterioplankton // *ISME J.* 2012. Vol. 6, N 1. P. 113–123.
- Matsumoto A., Kasai H., Matsuo Y., Omura S., Shizuri Y., Takahashi Y. *Ilumatobacter fluminis* gen. nov., sp. nov., a novel actinobacterium isolated from the sediment of an estuary // *J. Gen. Appl. Microbiol.* 2009. Vol. 55, N 3. P. 201–205.
- Matsumoto A., Kasai H., Matsuo Y., Shizuri Y., Ichikawa N., Fujita N., Omura S., Takahashi Y. *Ilumatobacter nonamiense* sp. nov. and *Ilumatobacter coccineum* sp. nov., isolated from seashore sand // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2013. Vol. 63, N 9. P. 3404–3408.
- Méthé B. A., Hiorns W. D., Zehr J. P. Contrasts between marine and freshwater bacterial community composition: analyses of communities in Lake George and six other Adirondack lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1998. Vol. 43, N 2. P. 368–374.
- Mueller-Spitz S. R., Goetz G. W., McLellan S. L. Temporal and spatial variability in nearshore bacterioplankton communities of Lake Michigan // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2009. Vol. 67, N 3. P. 511–522.
- Neuenschwander S. M., Ghai R., Pernthaler J., Salcher M. M. Microdiversification in genome-streamlined ubiquitous freshwater *Actinobacteria* // *ISME J.* 2018. Vol. 12, N 1. P. 185–198.
- Newton R. J., Jones S. E., Eiler A., McMahon K. D., Bertilsson S. A guide to the natural history of freshwater lake bacteria // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2011. Vol. 75, N 1. P. 14–49.
- Newton R. J., Jones S. E., Helmus M. R., McMahon K. D. Phylogenetic ecology of the freshwater *Actinobacteria* acI lineage // *Appl. Environ. Microbiol.* 2007. Vol. 73, N 22. P. 7169–7176.
- Parveen B., Reveilliez J.-P., Mary I., Ravet V., Bronner G., Mangot J. F., Domaizon I., Debroas D. Diversity and dynamics of free-living and particle-associated *Betaproteobacteria* and *Actinobacteria* in relation to phytoplankton and zooplankton communities // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2011. Vol. 77, N 3. P. 461–476.
- Percent S. F., Frischer M. E., Vescio P. A., Duffy E. B., Milano V., McLellan M., Stevens B. M., Boylen C. W., Nierzwicki-Bauer S. A. Bacterial community structure of acid-impacted lakes: what controls diversity? // *Appl. Environ. Microbiol.* 2008. Vol. 74, N 6. P. 1856–1868.
- Pérez M. T., Hörtnagl P., Sommaruga R. Contrasting ability to take up leucine and thymidine among freshwater bacterial groups: implications for bacterial production measurements // *Environ. Microbiol.* 2010. Vol. 12, N 1. P. 74–82.
- Pérez M. T., Rofner C., Sommaruga R. Dissolved organic monomer partitioning among bacterial groups in two oligotrophic lakes // *Environ. Microbiol. Rep.* 2015. Vol. 7, N 2. P. 265–272.
- Pernthaler J., Posch T., Šimek K., Vrba J., Pernthaler A., Glöckner F. O., Nubel U., Psenner R., Amann R. Predator-specific enrichment of *Actinobacteria* from a cosmopolitan freshwater clade in mixed continuous culture // *Appl. Environ. Microbiol.* 2001. Vol. 67, N 5. P. 2145–2155.
- Pitt A., Schmidt J., Koll U., Hahn M. W. *Rhodoluna limnophila* sp. nov., a bacterium with 1.4 Mbp genome size isolated from freshwater habitats located in Salzburg, Austria // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2019. Vol. 69, N 12. P. 3946–3954.
- Proctor C. R., Besmer M. D., Langenegger T., Beck K., Walser J. C., Ackermann M., Bürgmann H., Hammes F. Phylogenetic clustering of small low nucleic acid-content bacteria across diverse freshwater ecosystems // *ISME J.* 2018. Vol. 12, N 5. P. 1344–1359.
- Rappé M. S., Gordon D. A., Vergin K. L., Giovannoni S. J. Phylogeny of actinobacteria small subunit (SSU) *rRNA* gene clones recovered from arine bacterioplankton // *System. Appl. Microbiol.* 1999. Vol. 22. P. 106–112.
- Rheims H., Felske A., Seufert S., Stackebrandt E. Molecular monitoring of an uncultured group of the class *Actinobacteria* in two terrestrial environments // *J. Microbiol. Meth.* 1999. Vol. 36, N 1-2. P. 65–75.
- Riemann L., Leitert C., Pommier T., Simu K., Holmfeldt K., Larsson U., Hagstro A. The native bacterioplankton community in the central Baltic sea is influenced by freshwater bacterial species // *Appl. Environ. Microbiol.* 2008. Vol. 74, N 2. P. 503–515.
- Salcher M. M. Same same but different: ecological niche partitioning of planktonic freshwater prokaryotes // *J. Limnol.* 2014. Vol. 73, N 1. P. 74–87.
- Salcher M. M., Neuenschwander S. M., Posch T., Pernthaler J. The ecology of pelagic freshwater methylotrophs assessed by a high-resolution monitoring and isolation campaign // *ISME J.* 2015. Vol. 9, N 11. P. 2442–2453.
- Salcher M. M., Pernthaler J., Posch T. Spatiotemporal distribution and activity patterns of bacteria from three phylogenetic groups in an oligomesotrophic lake // *Limnol. Oceanogr.* 2010. Vol. 55, N 2. P. 846–856.
- Schutte U. M. E., Cadieux S. B., Hemmerich C., Pratt L. M., White J. R. Unanticipated geochemical and microbial community structure under seasonal ice cover in a dilute, dimictic arctic lake // *Front. Microbiol.* 2016. Vol. 7. P. 1–5.
- Sharma A. K., Sommerfeld K., Bullerjahn G. S., Matteson A. R., Wilhelm S. W., Jezbera J., Brandt U., Doolittle W. F., Hahn M. W. Actinorhodopsin genes discovered in diverse freshwater habitats and among cultivated freshwater *Actinobacteria* // *ISME J.* 2009. Vol. 3, N 6. P. 726–737.
- Sharma A. K., Zhaxybayeva O., Papke R. T., Doolittle W. F. Actinorhodopsins: proteorhodopsin-like gene sequences found predominantly in non-marine environments // *Environ. Microbiol.* 2008. Vol. 10, N 4. P. 1039–1056.
- Shaw A. K., Halpern A. L., Beeson K., Tran B., Venter J. C., Martiny J. B. H. It's all relative: ranking the diversity of aquatic bacterial communities // *Environ. Microbiol.* 2008. Vol. 10, N 9. P. 2200–2210.
- Šimek K., Kasalický V., Jezbera J., Horňák K., Nedoma J., Hahn M. W., Bass D., Jost S., Boenigk J. Differential freshwater flagellate community response to bacterial food quality with a focus on *Limnohabitans* bacteria // *ISME J.* 2013. Vol. 7, N 8. P. 1519–1530.
- Šimek K., Nedoma J., Znachor P., Kasalický V., Jezbera J., Hornak K., Sed'a J. A finely tuned symphony of factors modulates the microbial food web of a freshwater reservoir in spring // *Limnol. Oceanogr.* 2014. Vol. 59, N 5. P. 1477–1492.

- Sjostedt J., Koch-Schmidt P., Pontarp M., Canback B., Tunlid A., Lundberg P., Hagstrom A., Riemann L. Recruitment of members from the rare biosphere of marine bacterioplankton communities after an environmental disturbance // *Appl. Environ. Microbiol.* 2012. Vol. 78, N 5. P. 1361–1369.
- Song Y., Wang Y., Mao G., Gao G., Wang Y. Impact of planktonic low nucleic acid-content bacteria to bacterial community structure and associated ecological functions in a shallow lake // *Sci. Total. Environ.* 2019. Vol. 658. P. 868–878.
- Stocker R. Marine microbes see a sea of gradients // *Science.* 2012. Vol. 338. P. 628–633.
- Taipale S., Jones R. I., Tirola M. Vertical diversity of bacteria in an oxygen-stratified humic lake, evaluated using DNA and phospholipid analyses // *Aquat. Microb. Ecol.* 2009. Vol. 55. P. 1–16.
- Tarao M., Jezbera J., Hahn M. W. Involvement of cell surface structures in size-independent grazing resistance of freshwater *Actinobacteria* // *Appl. Environ. Microbiol.* 2009. Vol. 75, N 14. P. 4720–4726.
- Urbach E., Vergin K. L., Young L. Morse A. Unusual bacterioplankton community structure in ultra-oligotrophic Crater Lake // *Limnol. Oceanogr.* 2001. Vol. 46, N 3. P. 557–572.
- van den Wyngaert S., Salcher M. M., Pernthaler J., Zedler M., Posch T. Quantitative dominance of seasonally persistent filamentous cyanobacteria (*Planktothrix rubescens*) in the microbial assemblages of a temperate lake // *Limnol. Oceanogr.* 2011. Vol. 56, N 1. P. 97–109.
- van der Gucht K., Vandekerckhove T., Vloemans N., Cousin S., Muylaert K., Sabbe K., Gillis M., Declerk S., de Meester L., Vyverman W. Characterization of bacterial communities in four freshwater lakes differing in nutrient load and food web structure // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2005. Vol. 53, N 2. P. 205–220.
- Ventura M., Canchaya C., Tauch A., Chandra G., Fitzgerald G. F., Chater K. F., van Sinderen D. Genomics of *Actinobacteria*: tracing the evolutionary history of an ancient phylum // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2007. Vol. 71, N 3. P. 495–548.
- Warnecke F., Amann R., Pernthaler J. Actinobacterial 16S rRNA genes from freshwater habitats cluster in four distinct lineages // *Environ. Microbiol.* 2004. Vol. 6, N 3. P. 242–253.
- Warnecke F., Sommaruga R., Sekar R., Hofer J. S., Pernthaler J. Abundances, identity, and growth state of *Actinobacteria* in mountain lakes of different UV transparency // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. Vol. 71, N. 9. P. 5551–5555.
- Wu Q. L., Zwart G., Wu J., Kamst-van Agterveld M. P., Liu S., Hahn M. W. Submersed macrophytes play a key role in structuring bacterioplankton community composition in the large, shallow, subtropical Taihu Lake, China // *Environ. Microbiol.* 2007. Vol. 9, N 11. P. 2765–2774.
- Yang T., Lyons S., Aguilar C., Cuhel R., Teske A. Microbial communities and chemosynthesis in Yellowstone Lake sublacustrine hydrothermal vent waters // *Front. Microbiol.* 2011. Vol. 2. P. 1–17.
- Zhang R., Wu Q., Piceno Y. M., Desantis T. Z., Saunders F. M., Andersen G. L., Liu W. T. Diversity of bacterioplankton in contrasting Tibetan lakes revealed by high-density microarray and clone library analysis // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2013. Vol. 86, N 2. P. 277–287.
- Zeng J., Bian Y., Xing P., Wu Q. L. Macrophyte species drive the variation of bacterioplankton community composition in a shallow freshwater lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 2012. Vol. 78, N 1. P. 177–184.
- Zeng J., Deng L. J., Lou K., Zhang T., Yang H. M., Shi Y. W., Lin Q. Molecular characterization of the planktonic microorganisms in water of two mountain brackish lakes // *J. Basic. Microbiol.* 2014. Vol. 54, N 6. P. 509–520.
- Zwart G., Crump B. C., Agterveld M. P., Hagen F., Han S. K. Typical freshwater bacteria: an analysis of available 16S rRNA gene sequences from plankton of lakes and rivers // *Aquat. Microb. Ecol.* 2002. Vol. 28. P. 141–155.

Environmental features of freshwater planktonic actinobacteria

I. A. LIPKO, O. I. BELYKH

Limnological Institute of SB RAS
64033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya str., 3
E-mail: irinalipko@yandex.ru

The overview deals with freshwater actinobacteria – one of the dominant groups of the heterotrophic bacterioplankton, with their biology and ecology, with their role in the cycling of some main biogenic elements and in the transformation of recalcitrant organic compounds in freshwater reservoirs. Distinguishing features of the most abundant groups of planktonic freshwater actinobacteria, methods of isolation, of obtaining pure cultures and of further cultivation are considered. General and individual ecophysiological, phenotypic, genotypic and metabolic characteristics are given.

Key words: freshwater actinobacteria, environment, isolation methods.