

## Микробное сообщество термального озера Умхей (Байкальская рифтовая зона) в зоне разгрузки подземных вод

Е. В. ЛАВРЕНТЬЕВА<sup>1, 2</sup>, Т. Г. БАНЗАРАКЦАЕВА<sup>1</sup>, А. А. РАДНАГУРУЕВА<sup>1</sup>, С. П. БУРЮХАЕВ<sup>1</sup>,  
В. Б. ДАМБАЕВ<sup>1</sup>, О. А. БАТУРИНА<sup>3</sup>, Л. П. КОЗЫРЕВА<sup>1</sup>, Д. Д. БАРХУТОВА<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН  
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6

<sup>2</sup>Бурятский государственный университет  
670000, Улан-Удэ, ул. Смолина, 24  
E-mail: lena\_l@mail.ru

<sup>3</sup>Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН  
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 8

Статья поступила 26.02.2019

После доработки 06.05.2019

Принята к печати 07.05.2019

### АННОТАЦИЯ

Изучены разнообразие и функциональная активность микробного сообщества донных осадков и воды термального щелочного оз. Умхей (Байкальская рифтовая зона), которое образовалось в результате разгрузки подземных термальных вод. Показано, что воды озера являются термальными гидрокарбонатно-сульфатными натриевыми и относятся к культурскому типу минеральных вод. Осадки озера отличались более высокими температурами и большей насыщенностью микроэлементами. Сравнительный анализ видового богатства микробного сообщества воды и донных осадков показал высокие индексы разнообразия (в воде – ниже) во всех слоях осадков. Анализ таксономического разнообразия выявил преобладание в сообществе воды и донных осадков представителей филумов *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes* и *Chloroflexi*. Среди представленных таксонов установлено присутствие бактерий с различными метаболическими путями трансформации вещества и энергии как в продукционных, так и в деструкционных процессах. В нижних слоях осадков обнаружены последовательности, относящиеся к роду *Hydrogenophaga* класса  $\beta$ -*Proteobacteria* филума *Proteobacteria*, который является индикатором глубинных геохимических процессов образования водорода. Для определения функциональной активности изучены скорости микробных процессов фотосинтеза, темновой ассимиляции CO<sub>2</sub>, сульфатредукции и метаногенеза. Установлено, что в воде основная часть продукции органического вещества образуется в результате деятельности хемолитоавтотрофных прокариот. Продукционный компонент микробного сообщества синтезирует органическое вещество, используя вулканогенную углекислоту, обогащенную тяжелым изотопом  $\delta^{13}\text{C}$ . Анализ данных скоростей терминальных процессов деструкции органического вещества показывает, что основным процессом является сульфатредукция.

**Ключевые слова:** зона разгрузки подземных вод, термальное озеро, таксономическое разнообразие микробного сообщества, функциональная активность, Байкальская рифтовая зона.

© Лаврентьева Е. В., Банзаракцаева Т. Г., Раднагуруева А. А., Бурюхаев С. П., Дамбаев В. Б., Батурина О. А., Козырева Л. П., Бархутова Д. Д., 2019

В последнее время активно ведутся работы по исследованию функционального разнообразия микробных сообществ в верхних зонах подземной сферы щелочных минеральных источников [Blazejak, Schippers, 2010; Намсараев и др., 2011; Breuker et al., 2011; Brazelton et al., 2012; Schrenk et al., 2013; Teske et al., 2013; Tiago, Veríssimo, 2013; Слободкин, Слободкина, 2014; Кадников и др., 2017]. Транзитные зоны смешения подземных и поверхностных вод в системе щелочных и слабоминерализованных вод считаются своеобразными “окнами” в подземную гидросферу [Sleep et al., 2004].

Зона разгрузки подземных вод горячих источников представляет собой места аккумуляции воды в рыхлых отложениях и ее движение по порам и трещинам вмещающих пород. Химические вещества, поступающие с высокотемпературными водами, создают благоприятные условия для деятельности микроорганизмов. В нижних слоях зоны разгрузки продукты термического превращения веществ являются субстратами для хемолитотрофных прокариот. Эти специфические условия влияют на разнообразие и функциональную активность микробного сообщества.

Баргузинская котловина является одной из крупнейших впадин в Байкальской рифтовой зоне. Термальное оз. Умхей расположено в северной части Баргузинской котловины. Высокое содержание фтора в воде, достигающее  $14 \text{ мг/дм}^3$ , при невысокой минерализации ( $0,30\text{--}0,75 \text{ г/дм}^3$ ) позволяет отнести воды озера к кульдурскому типу минеральных вод [Намсараев и др., 2007]. По химическому составу вода оз. Умхей относится к сульфатно-гидрокарбонатному натриевому типу. Горячая вода, поднимаясь по тектоническим трещинам в древних кристаллических породах на поверхность, несколько охлаждается благодаря смешиванию в песчано-галечных отложениях с более холодными грунтовыми водами [Там же]. Формирование химического состава и свойств воды связано с геологическими условиями и деятельностью биоты водной толщи и донных отложений термальных источников [Намсараев и др., 2011].

Цель работы – исследование таксономического разнообразия и функциональной активности микробных сообществ в зоне разгрузки

подземных вод термального оз. Умхей (Байкальская рифтовая зона).

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На территории местности оз. Умхей ( $54^{\circ}59'253''$  с. ш. и  $111^{\circ}07'152''$  в. д.) термальные источники выходят на поверхность семью группами. Основной выход терм размещается на острове площадью около  $0,08 \text{ км}^2$ , образованном р. Баргузин на стыке двух горных массивов – Баргузинского и Икатского хребтов, на высоте  $603 \text{ м}$  над ур. м. Очаг разгрузки минеральных вод приурочен к пересечению разнонаправленных разломов, перекрытых четвертичными отложениями. В центральной части острова образуется незамерзающее даже в сильные морозы озеро. Длина озера составляет около  $100 \text{ м}$ , ширина –  $20\text{--}30 \text{ м}$ , глубина до  $1 \text{ м}$ . Дно покрыто микробными обрастаниями [Намсараев и др., 2007].

Отбор проб донных осадков проводили в июне 2016 г. из центральной части термального озера с помощью пробоотборника с вакуумным затвором. Отобрана колонка донного осадка глубиной  $13 \text{ см}$ . Ниже  $13 \text{ см}$  залегали гранитоидные породы.

Для молекулярно-генетических исследований из термального озера отбирали пробу воды (U Water) и из колонки донных отложений слои U01 ( $0\text{--}2 \text{ см}$ ), U02 ( $2\text{--}4 \text{ см}$ ), U03 ( $4\text{--}8 \text{ см}$ ), U04 ( $8\text{--}12 \text{ см}$ ) и U05 ( $12\text{--}13 \text{ см}$ ), которые помещали в стерильные пластиковые пробирки типа “Falkon”. Пробы хранили в холодильнике до выделения ДНК в лаборатории.

Пробы воды и донных осадков для радиоизотопных работ отбирали в стерильные стеклянные флаконы объемом  $50$  и  $15 \text{ мл}$  соответственно, закрывали резиновой пробкой и обжимали алюминиевой крышкой. Для определения скоростей микробных процессов пробы воды и донных осадков готовили сразу после отбора проб, в течение первых  $1\text{--}2 \text{ ч}$ .

Физико-химические параметры воды и донных осадков определяли в момент отбора проб с использованием портативных приборов: Ph-200 HM Digital (Южная Корея) – температуру и pH; ORP-169V Kelilong (Китай) – окислительно-восстановительный потенциал (Eh); тест-кондуктометра TDS-4 (Сингапур) – минерализацию воды. Макрокомпонентный ионный состав воды определяли гидрохимиче-

скими методами в лаборатории гидрогеологии и геоэкологии ГИН СО РАН (г. Улан-Удэ), микроэлементный состав – методом масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой на масс-спектрометре ICP-MS Element XR (Thermo Scientific Fisher, США) в ЦКП ГИН СО РАН (г. Улан-Удэ). Микроэлементный состав донных осадков определен методом ICP-MS на приборе высокого разрешения ELEMENT 2 (Finnigan MAT, США) в ЦКП ИГХ СО РАН (г. Иркутск).

ДНК выделяли с помощью набора “Genomic DNA from soil” (Macherey-Nagel, Германия). Качественную и количественную оценку полученных препаратов ДНК проводили с помощью спектрофотометра DropSense-96® (Trinean, Бельгия), ПЦР – согласно стандартному протоколу. Для амплификации фрагментов гена *16S* рРНК использовали праймеры 343F и 806R [Dubovskiy et al., 2016]. Секвенирование библиотеки на платформе MiSeq проводилось по протоколу производителя с использованием набора MiSeq Reagent Kit 300 Cycles (Illumina, США), позволяющего читать библиотеки с обеих сторон (Paired End) в ЦКП “Геномика” (ИХБФМ СО РАН, г. Новосибирск). Полученные парно-концевые сиквенсы 2 × 300 нт. проходили биоинформатическую обработку. Первоначально с помощью CLC GW 7.0 парные риды “сливались” в одну последовательность и фильтровались по качеству (QV > 25) и отсутствию вырожденных позиций. Далее с использованием Usearch 7.0 находили химеры, которые удалялись. Классификация на уровне филумов, классов, семейств и родов осуществлялась с помощью программы RDP Classifier.

Скорость фотосинтеза (ФС), темновой ассимиляции углекислоты (ТАУ) и гидрогенотрофного метаногенеза (МГ) определяли

в изолированных пробах с радиоактивным  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ , сульфатредукцию (СР) – с использованием меченного  $\text{Na}_2^{35}\text{SO}_4$  [Кузнецов, Дубинина, 1989; Пименов и др., 2003; Горленко и др., 2010]. Темновые склянки перед введением радиоизотопа обворачивали фольгой. Для ингибирования оксигенного ФС и ТАУ в пробы перед введением метки добавляли диурон (3-(3,4-дихлорфенил)-1,1-диметилмочевина) и азид натрия ( $\text{NaN}_3$ ) соответственно [Саралов и др., 1984; Намсараев и др., 2003]. Радиомеченные вещества в количестве 0,1–0,2 мл, активностью 5 мкКю в пробы вводили с помощью микрошприца. Пробы экспонировали в течение 24 ч в световых и температурных условиях *in situ*. После завершения инкубации пробы фиксировали формалином до конечной концентрации 3–4 %. Радиоактивность введенных субстратов и образованных продуктов анализировали с помощью сцинтилляционного счетчика RackBeta (Швеция).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Гидрологическая характеристика.** В момент отбора проб температура воды в озере была + 40,6 °С, в донных осадках к нижнему слою температура повышалась до + 47,3 °С (табл. 1). Исследуемое озеро характеризуется восстановленными условиями, окислительно-восстановительный потенциал в пределах –50 ... –400 мВ. рН в воде и поровых водах отложений щелочной 10,0–10,1, минерализация 156 мг/дм<sup>3</sup> в воде и 322 мг/дм<sup>3</sup> в поровых водах.

В воде термального озера определен следующий макроэлементный состав: основной катион  $\text{Na}^+$  – 148,6 мг/дм<sup>3</sup>, содержание  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$  значительно ниже – 1,76 мг/дм<sup>3</sup>, 2,68 мг/дм<sup>3</sup> и 0,064 мг/дм<sup>3</sup> соответственно.

Т а б л и ц а 1  
Физико-химические параметры в термальном оз. Умхей

Наименование пробы	Глубина, см	Температура, °С	М, мг/дм <sup>3</sup>	рН	Eh, мВ
U Water	–	40,6	156	10,0	–50
U01	0–2	43			
U02	2–4	–			
U03	4–8	45,8	322*	10,1*	–400*
U04	8–12	47,3			
U05	12–13	47,3			

П р и м е ч а н и е. М – минерализация; \* – результаты измерений в поровой воде.

Т а б л и ц а 2  
Микроэлементный состав воды

Элемент	Количество, мг/дм <sup>3</sup>
Al	59,87
B	134,32
Ba	1,757
Cs	1,060
Ga	5,934
Ge	8,018
Fe	35,28
Li	124,72
Mn	2,278
P	98,20
Rb	14,53
Sr	136,28
Ti	1,585
W	8,641
As, Cd, Ce, Co, Cr, Dy, Er, Eu, Gd, Hf, Ho, La, Lu, Mo, Nb, Nd, Ni, Pb, Pr, Sb, Sm, Sn, Ta, Tb, Th, Tm, U, V, Y, Yb, Zr	0,7–0,0008
Ag, Be, Bi, Cu, Sc, Se, Tl	<ПО

П р и м е ч а н и е. ПО – предел обнаружения.

Среди анионов в водах термального оз. Умхей преобладали  $\text{HCO}_3^-$  (97,63 мг/дм<sup>3</sup>) и  $\text{SO}_4^{2-}$  (64,8 мг/дм<sup>3</sup>). Содержание  $\text{Cl}^-$  не превышало 18,79 мг/дм<sup>3</sup>,  $\text{CO}_3^{2-}$  – 3 мг/дм<sup>3</sup>.

В воде и донных осадках термального озера содержится 52 и 45 микроэлементов соответственно. В микроэлементном составе выявлены представители щелочных металлов – Li, Rb, Cs; щелочноземельных – Be, Ba, Sr; большое количество переходных металлов, среди которых присутствовали и редкоземельные. В воде термального озера обнаружены достаточно высокие концентрации (мг/дм<sup>3</sup>) Rb (14,53), Li (124,72), B (134,32), P (98,2) (табл. 2).

Сравнительный анализ распространения микроэлементов в донных осадках пока-

зал в основном равномерное распределение по слоям с тенденцией увеличения их концентрации к нижним слоям. В нижнем слое наблюдалось превышение содержания относительно кларка для земной коры (по А. П. Виноградову) следующих элементов (мг/кг): S (824), Ga (20,4), Mo (25,6), Cs (7,8), Tm (0,85). Во всей толще осадков выше кларковых значений были отмечены Sr (690–940 мг/кг), Ba (714–938 мг/кг), Yb (1,09–1,79 мг/кг) и Hf (3,1–4,33 мг/кг).

**Таксономическое разнообразие микробных сообществ воды и донных осадков.** В результате секвенирования из всех проб получено 339724 валидных последовательности гена 16S рРНК, наибольшее их количество – из проб воды и верхнего слоя донных отложений (табл. 3). Сообщество воды было представлено доменом *Bacteria*. Из проб донных осадков получено 265759 валидных последовательностей гена 16S рРНК. На долю бактерий приходилось 97,4 %, оставшиеся 2,6 % составляли домен *Archaea*.

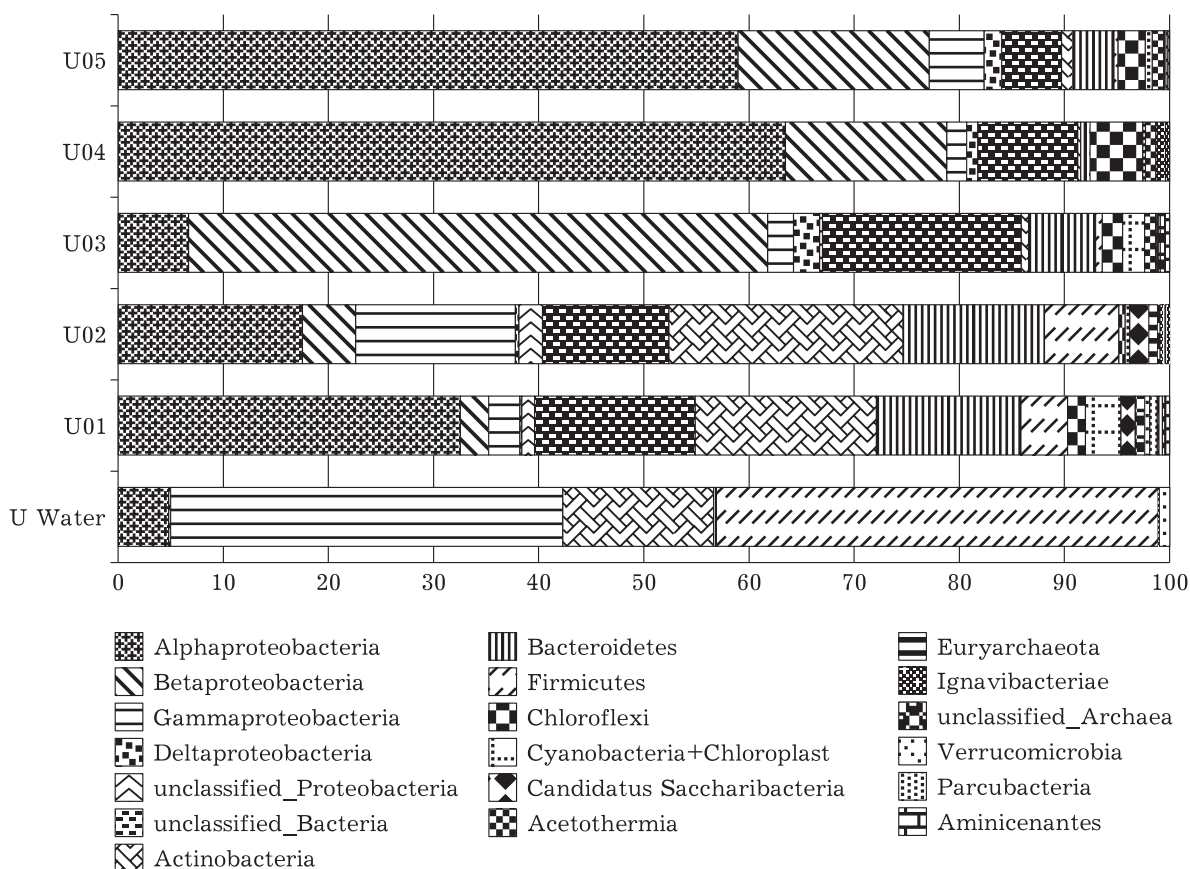
В микробных сообществах воды и всех исследуемых слоев донных осадков доминировали последовательности генов 16S рРНК, отнесенных к филуму *Proteobacteria* и представленных классами  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\delta$ - и  $\sigma$ -*Proteobacteria*, а также филумами *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes* и *Chloroflexi* (рисунок).

Бактериальное сообщество воды оказалось относительно простым по таксономическому составу. Более 98 % последовательностей составили бактерии трех филумов – *Proteobacteria* (42,2 %), *Firmicutes* (41,95 %) и *Actinobacteria* (14,3 %).

Среди *Proteobacteria* самую многочисленную группу занимали представители класса  $\delta$ -*Proteobacteria* (37,3 %). 98 % последовательностей были представлены родом *Acinetobacter*, принадлежащим семейству *Moraxellaceae* из порядка *Pseudomonadales*. *Acinetobacter*

Т а б л и ц а 3  
Индексы разнообразия в микробных сообществах воды и донных осадках термального оз. Умхей

Вид пробы	Количество последовательностей гена 16S рРНК	Количество ОТЕ	Индекс разнообразия	
			Chao1	Shannon (H)
U Water	73965	209	209,5	1,82
U01	70123	718	1050	6,5
U02	55417	478	1350	6,4
U03	38971	306	750	4,6
U04	56830	221	380	4,0
U05	44418	326	890	5,4



Таксономическое разнообразие прокариот в зоне разгрузки подземных вод термального оз. Умхей

являются хемоорганотрофами с окислительным метаболизмом, широко распространенным в природных средах (почве, воде, сточных водах, сырых овощах и др.) [Определитель..., 1997]. Тем не менее разные виды обычно ассоциируются с различными местами обитания. Так, *Acinetobacter* обладают высокой приспособляемостью к неблагоприятным условиям окружающей среды, включая температуру до +75 °С, хотя оптимальной для роста большинства видов является температура + 32–35 °С [Doughari et al., 2011]. Доминирование *Acinetobacter* также установлено ранее в термальных источниках Перу [Paul et al., 2016].

Филум *Firmicutes* в сообществе представлен классом *Bacilli* (99,9 %). При этом 92 % принадлежали роду *Exiguobacterium* порядка *Bacillales\_Incertae Sedis* XII. Большинство последовательностей рода объединены в одну операционную таксономическую единицу (ОТЕ), близкородственную с *E. mexicanum*, утилизирующим широкий круг органиче-

ских полимеров, включая  $\alpha$ - и  $\beta$ -декстрины, гликоген, целлобиозу. *Exiguobacterium* обнаружены в широком диапазоне сред обитания с температурным интервалом от -12 до +55 °С. Большинство *Exiguobacterium* являются слабоалкалофильными видами; некоторые (*E. oxidotolerans*) способны выдерживать высокие pH, вплоть до 10,0 [López-Cortés et al., 2006]. Хемоорганотрофные бактерии рода *Exiguobacterium* обладают уникальной гидролитической активностью и представляют интерес для применения в биотехнологии, биоремедиации, промышленности и сельском хозяйстве [Kumar et al., 2006; Vishnivetska-ya et al., 2009].

Филум *Actinobacteria* по сравнению с *Proteobacteria* и *Firmicutes* характеризуется большим разнообразием родов, доля которых в сообществе составляла от 1,1 до 9,57 % (*Microbacterium*, *Kocuria*, *Arthrobacter*) и менее 1 % (*Nocardioides*, *Salinibacterium*, *Dietzia*, *Knoellia*). Наиболее многочисленным являлся род *Microbacterium* (66,75 % от филума), пред-



ставители которого известны как активные деструкторы органического вещества, включая полимерные соединения и макромолекулы.

Минорные компоненты микробного сообщества воды составляют бактерии филумов *Deinococcus-Thermus* (1,03 %), *Chloroflexi* (0,08 %), *Cyanobacteria* (0,05 %) и *Bacteroidetes* (0,02 %). На долю неклассифицированных бактерий приходится 0,05 % последовательностей.

В термальном оз. Умхей микробные сообщества донных осадков (U01, U02, U03, U04 и U05) в целом сходны по наличию представителей основных филумов бактерий: *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes*, *Chloroflexi* и *Cyanobacteria*, но количественный состав этих таксонов в сообществах различен. Доля неклассифицированных бактерий с неясным таксономическим положением, относящихся к домену *Bacteria*, составляла от 5,7 до 18,9 %. В микробном сообществе донных осадков присутствуют минорные компоненты (<1 %), относящиеся к филумам *Armatimonadetes*, *Acetothermia*, *Deinococcus-Thermus*, *Verrucomicrobia* и *Cloacimonetes*, *Euryarchaeota*, *Crenarchaeota*, candidate division WPS-1, *Omnitrophica* и *Acidobacteria*.

В составе бактериального сообщества поверхностных слоев U01 и U02 доминировали последовательности генов 16S рРНК представителей филумов *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes*.

К филуму *Proteobacteria* отнесены бактерии рода *Brevundimonas* класса  $\alpha$ -*Proteobacteria*. Аэробные гетеротрофные бактерии рода *Brevundimonas* являлись доминирующей группой (от 0,9 до 48 %) в микробных сообществах всех слоев донных осадков. Впервые бактерии рода *Brevundimonas* выделены и культивированы из горячих источников Чумасанг, Индия [Kumar et al., 2014]. Бесцветные нитчатые серобактерии *Thiothrix* класса  $\gamma$ -*Proteobacteria* обнаружены лишь в поверхностных слоях донных осадков U01 (13,4 %) и U02 (1,5 %). Хемолитоавтотрофные бактерии рода *Thiothrix* окисляют сероводород, являющийся энергетическим субстратом, до серы, тиосульфата и сульфата.

В сообществе поверхностных слоев U01 и U02 обнаруживались *Actinobacteria* рода *Dietzia* (11,4 и 13,8 % соответственно). Считается, что бактерии данного рода являются патогенами человека и их обнаружение в верх-

них слоях донных осадков, возможно, связано с высокой антропогенной нагрузкой на озеро.

Филум *Bacteroidetes* в поверхностных слоях донных осадков U01 (13,4 %) и U02 (13,7 %) представлен тремя классами – *Flavobacteriia*, *Cytophagia* и *Sphingobacteria*. Отмечено, что большая доля последовательностей, принадлежащая этим классам, отнесена к неклассифицированным бактериям на уровне рода.

В слоях донных осадков U03, U04 и U05 более половины определенных последовательностей отнесены к филуму *Proteobacteria*, представленному преимущественно классами  $\alpha$ -*Proteobacteria* (58,9 % в U05; 63,5 % в U04) и  $\beta$ -*Proteobacteria* (55 % в U03).

Более 40 % последовательностей в слое U03 представлены родом *Hydrogenophaga* класса  $\beta$ -*Proteobacteria* филума *Proteobacteria*. Род *Hydrogenophaga* объединяет хемоорганотрофные и хемолитоавтотрофные бактерии, использующие окисление водорода для получения энергии. Известно, что виды рода *Hydrogenophaga* являются аэробными или факультативно анаэробными бактериями, способными окислять водород только в случае недоступности органического углерода, т.е. они относятся к факультативным автотрофам. Современные данные позволяют определить важную роль этого рода как индикатора глубинных геохимических процессов образования водорода в транзитных зонах, где обогащенные водородом ультраосновные подземные воды смешиваются с кислородсодержащими поверхностными водами [Зайцева и др., 2014].

В сообществах донных осадков U04 и U05 доминировали бактерии рода *Brevundimonas*. Представители *Hydrogenophaga* также обнаружены в составе донных осадков U05 (4,3 %).

Представители филума *Chloroflexi* составили 5 % в слое U04. Большая доля последовательностей этого филума имела наибольшее сходство с неклассифицированными бактериями. Ранее сообщалось, что классы *Anaerolineae* и *Caldilineae* филума *Chloroflexi* широко распространены в морских отложениях и могут играть доминирующую роль в условиях подземной биосферы [Blazejak et al., 2010].

**Оценка разнообразия.** Полученный объем секвенирования в донных осадках удовлетворителен для характеристики разнообразия, полученные кривые накопления видов практически вышли на плато.

Индексы разнообразия микробного сообщества Chao1 и Shannon были максимальными для верхних слоев донных осадков термального оз. Умхей (см. табл. 3).

Для воды эти индексы были значительно ниже, что свидетельствует о низком видовом богатстве и разнообразии.

**Скорость микробных процессов в зоне разгрузки подземных вод.** Одним из показателей активности микробного сообщества является скорость темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  [Кузнецов, Дубинина, 1989], которая в воде составила 12 мкг С/л в сутки. При этом большая часть углерода  $\text{CO}_2$  фиксировалась за счет хемосинтеза – 10,3 мкг С/л в сутки (83 %). Вклад гетеротрофных микроорганизмов в ассимиляцию углекислоты составил 17 %.

Скорость фотосинтеза в поверхностных осадках термального озера была равна 2,4 мг С/дм<sup>3</sup> в сутки. При этом доля аноксигенного фотосинтеза составила 90 % (2,15 мг С/дм<sup>3</sup> в сутки). Интегральную активность микробного сообщества определяли на глубинах 0–2, 4–8 и 8–13 см. Максимальная скорость темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  – 2,39 мг С/дм<sup>3</sup> в сутки выявлена в поверхностном горизонте.

Скорость терминального процесса – сульфатредукции, в термальном оз. Умхей составила 0,7 мг S/дм<sup>3</sup> в сутки. Скорость другого терминального процесса, конкурентного сульфатвосстановлению, – метаногенеза, составила 24,5 мкл  $\text{CH}_4$ /дм<sup>3</sup> в сутки. Балансовый расчет по углероду показал, что в процессе сульфатредукции и метаногенеза потреблялось 0,525 и 0,052 мг С/дм<sup>3</sup> в сутки соответственно.

**Определение изотопного состава углерода в донных осадках оз. Умхей.** Значение изотопно-тяжелой формы углерода органического вещества ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ ) в донных осадках термального оз. Умхей варьировало от –20,72 ‰ до –18,98 ‰ (табл. 4). Содержание изотопно-тяжелой формы углерода карбонатов

в донных осадках ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{карб}}$ ) находилось в пределах от +0,03 до +1,46 ‰. Донные осадки отличались высокими значениями фракционирования изотопов углерода. Фактор фракционирования для них соответственно составил +20,75 и +21,05 ‰.

Результаты изотопного анализа показывают, что продуценты микробного сообщества донных осадков термального оз. Умхей фиксируют вулканогенную углекислоту, трансформируя ее в органическое вещество, обогащенное  $\delta^{13}\text{C}$ .

## ОБСУЖДЕНИЕ

Воды и донные осадки исследуемого оз. Умхей относятся к термальным, что обусловлено повышенным кондуктивным тепловым потоком из глубоких горизонтов земной коры [Лысак, 1982]. По данным М. К. Чернявского с соавторами [Чернявский и др., 2016], глубина формирования вод озера составляет 3–4 км и температура воды на данной глубине достигает 80–100 °С. Большая глубина заложения тектонических нарушений создает благоприятные условия для проникновения инфильтрационных вод в глубокие горизонты земной коры, где они подвергаются метаморфизации. Основными факторами, влияющими на химический состав вод, являются температура и время взаимодействия воды с горными породами. В случае термального оз. Умхей определяющим фактором трансформации воды является ее длительное взаимодействие с горными породами [Плюснин и др., 2013]. По результатам анализа гидрохимического состава воды термального озера относятся к сульфатно-гидрокарбонатному натриевому типу с высоким содержанием фтора и низкой минерализацией (культурский тип термальных вод). Источником фтора, по мнению большинства исследователей, являются вмещающие породы [Шварцев, 1998; Плюснин и др., 2008; Seelig, Bucher, 2010]. Низкая минерализация, менее 0,6 г/дм<sup>3</sup>, характерна для сульфатно-гидрокарбонатных натриевых термальных вод, природа данного явления пока еще не раскрыта, но, вероятно, связана с влиянием ультрапресных вод [Плюснин и др., 2013].

Микроэлементный состав воды и донных осадков представлен широким спектром микроэлементов, среди которых присутствуют

Т а б л и ц а 4  
Изотопный состав углерода органического вещества  $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$  и карбонатов  $\delta^{13}\text{C}_{\text{карб}}$  в донных осадках термального оз. Умхей

Глубина, см	$\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$ , ‰	$\delta^{13}\text{C}_{\text{карб}}$ , ‰	$\Delta$ , ‰
0–2	–20,72	+0,03	20,75
2–4	–19,49	+0,77	20,26
4–6	–18,98	+1,46	20,44

щелочные, щелочноземельные и переходные металлы. Обогащенность микроэлементами, возможно, обусловлена замедленным водообменом, т. е. более длительным контактом воды с горными породами по сравнению с другими выходами термальных вод Баргузинской котловины, характеризующимися быстрым подъемом нагретой воды и не успевающими насытиться многими микроэлементами [Плюсин и др., 2008].

Абиотические факторы, в частности химический состав среды, имеют большое влияние на распространение и активность микроорганизмов. Показано, что геохимические условия среды обитания определяют состав микробных сообществ [Wang et al., 2013, 2017; Hazard et al., 2014; Oloo et al., 2016]. Значимость влияния концентраций макроэлементов Na, S, P и Ca на разнообразие микробных сообществ подтверждена исследованиями, проведенными в воде и осадках соленых озер, засоленных почвах и хвостохранилищах [Valentín-Vargas et al., 2014; Zhong et al., 2016; Liu et al., 2018]. Макроэлементы ответственны за множественные микробные процессы, такие как синтез биологических макромолекул, трансдукция сигнала и осмотический баланс [Dominguez, 2004; Madigan et al., 2009; Edbeib et al., 2016], и, в связи с этим, играют важную роль в формировании прокариотного сообщества. В ряде исследований установлено влияние микроэлементов Al, Ba, Co, Cr, Ga, Hg, Mn, Ni и Ti на видовое богатство бактерий в почвах, морских отложениях и отложениях соленых озер [Faoro et al., 2010; Liu et al., 2014; Pereira et al., 2014; Quero et al., 2015; Zhang et al., 2015; Liu et al., 2018]. Известно, что некоторые микроэлементы, например, Co, Cr, Hg и Mn, токсичны для жизни, но в определенных концентрациях служат донорами или акцепторами электронов и ферментативными активаторами бактериальных клеток [Stolz et al., 2006; Huang et al., 2015; Wintsche et al., 2016]. Более того, различные прокариоты толерантны к определенным металлам, и микробные комплексы значительно более устойчивы к тяжелым металлам, чем чистые культуры [Oregaard, Sørensen, 2007; Mejias Carpio et al., 2018]. Таким образом, микроэлементы могут быть ключевыми агентами, регулирующими разнообразие микробных сообществ в различных местообитаниях.

Геохимические условия горячих выходов подземных вод, связанные с процессом гидратации горных пород под воздействием термальных водных растворов, могут генерировать обильные количества доноров и акцепторов электронов, которые обеспечивают энергией и питательными веществами микробные сообщества гидротермальных систем [Sahl et al., 2008].

Тем не менее зона разгрузки подземных вод характеризуется необычными и биологически сложными условиями среды (высокие значения pH и температуры, недоступные неорганические источники углерода), которые могут ограничивать генетическое и метаболическое разнообразие микробного сообщества.

В изученных микробных сообществах воды и донных осадков показано, что доминирующей группой являлись известные группы гетеротрофов из филумов *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes* и *Firmicutes*, что может указывать на богатую органическим веществом зону разгрузки подземных вод термального оз. Умхей. Особенностью филогенетического разнообразия микробного сообщества транзитной зоны по данным секвенирования являлось преобладание филума *Proteobacteria*, который включал хемолитоавтотрофные бактерии классов  $\beta$ - и  $\delta$ -*Proteobacteria*. Показано доминирование и разнообразие последовательностей бактерий, участвующих в образовании и окислении водорода. Преобладающие в сообществе бактерии рода *Hydrogenophaga* являются индикаторами для глубинных процессов образования водорода и поступления его в транзитные зоны смешения подземных и поверхностных вод.

Характерно, что минорные компоненты микробных сообществ воды и донных осадков *Acetothermia*, *Armatimonadetes*, *Aminicenantetes*, *Euryarchaeota*, *Crenarchaeota* в большинстве представлены "некультивируемыми" микроорганизмами и по прогнозам являются одной из наиболее ранних эволюционных ветвей доменов *Bacteria* и *Archaea*, которые способны использовать доступную энергию и питательные вещества для функционирования в термальных водах.

Определение скоростей микробных процессов показало, что микробные сообщества активно функционируют в зоне разгрузки подземных вод исследованного озера.



Продуктивность микробного сообщества термального оз. Умхей выше по сравнению с другими щелочными гидротермами Байкальской рифтовой зоны [Намсараев и др., 2003, 2011; Цыренова и др., 2018]. В продукции органического вещества в поверхностных слоях донных осадков значительную роль играют аноксигенные фотосинтетики – до 90 % общего фотосинтеза. Соотношение оксигенного и аноксигенного фотосинтеза может варьировать в зависимости от температуры среды. С ее повышением доля аноксигенного фотосинтеза преобладает над оксигенным [Doemel, Brock, 1977].

Основная часть продукции органического вещества в воде образуется в результате деятельности хемолитоавтотрофных прокариот. Вероятно, высокий вклад в продукцию органического вещества вносят доминирующие в сообществе бактерии рода *Hydrogenophaga*. Определенную роль в хемосинтезе играют прокариоты цикла серы, такие как обнаруженные в озере бактерии *Thiothrix*, используемые в качестве энергетического субстрата сероводород.

Анализ данных скорости терминальных процессов деструкции органического вещества показывает, что основным процессом является сульфатредукция. Высокое содержание в среде сульфатов обуславливает преобладание бактериального восстановления сульфатов над метанообразованием. Проведенные ранее работы по определению изотопного состава серы в гидротермах Байкальской рифтовой зоны показали биогенное происхождение сероводорода в изученном термальном озере: сульфидная сера существенно обеднена тяжелым изотопом по сравнению с сульфатной [Замана и др., 2010].

Ранее показано, что в продукционных процессах микроорганизмы донных осадков гидротерм используют углекислоту, различающуюся по изотопному составу углерода [Намсараев и др., 2011]. Продуценты гидротерм фиксируют атмосферную и вулканогенную  $\text{CO}_2$ , которая более обогащена изотопом  $\delta^{13}\text{C}$ . Диапазон варьирования  $\delta^{13}\text{C}$  органического вещества указывает на то, что донные осадки наследуют изотопный состав первичных продуцентов органического вещества. Выявлена зависимость фракционирования изотопов углерода  $\delta^{13}\text{C}_{\text{орг}}$  донных осадков тер-

мального оз. Умхей. Увеличение значений  $\Delta\delta$  сопровождается накоплением изотопно-легкого углерода  $^{12}\text{C}$ .

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, впервые изучены таксономическое разнообразие и функциональная активность микробных сообществ в зоне разгрузки подземных вод в термальном оз. Умхей (Баргузинская котловина, Байкальская рифтовая зона). Зона разгрузки подземных вод в термальном озере характеризуется специфическими условиями: высокими значениями температуры и pH, низкой минерализацией, отрицательным окислительно-восстановительным потенциалом, широким спектром макро- и микроэлементов, что, вероятно, благоприятствует развитию специфического микробного сообщества. В результате использования современных молекулярно-биологических методов установлена структура микробных сообществ воды и донных осадков (до 13 см). Интегральная активность микробного сообщества повышается от нижних слоев осадков к верхним. По результатам исследований установлено, что в термальном озере активным является хемолитоавтотрофное сообщество. Результаты изотопного анализа показывают, что продукционный компонент микробного сообщества фиксирует вулканогенную углекислоту, трансформируя ее в органическое вещество, обогащенное  $\delta^{13}\text{C}$ .

Работа выполнена в рамках темы госзадания, номер государственной регистрации АААА-А17-117011810034-9, а также при финансовой поддержке гранта Министерства образования и науки РФ № 6.9754.2017/БЧ и РФФИ № 15-04-01275.

## ЛИТЕРАТУРА

- Горленко В. М., Бурюхаев С. П., Матюгина Е. Б., Борзенко С. В., Намсараев З. Б., Брянцева И. А., Болдарева Е. Н., Сорокин Д. Ю., Намсараев Б. Б. Микробные сообщества стратифицированного озера Доронинское (Забайкалье) // Микробиология. 2010. Т. 79, № 3. С. 410–421 [Gorlenko V. M., Buryukhaev S. P., Matyugina E. B., Borzenko S. V., Namsaraev Z. B., Bryantseva I. A., Boldareva E. N., Sorokin D. Yu., Namsaraev B. B. Microbial communities of the stratified soda Lake Doroninskoe (Transbaikal region) // Microbiology. 2010. Vol. 79, N 3. P. 390–401].
- Зайцева С. В., Абидуева Е. Ю., Намсараев Б. Б., Ванг Л., Ву Л. Микробное сообщество донных осадков солончатого щелочного озера Белое (Забайкалье) // Ми-

- кробиология. 2014. Т. 83, № 6. С. 722–729 [Zaytseva S. V., Abidueva E. Yu., Namsaraev B. B., Wang L., Wu L. Microbial community of the bottom sediments of the brackish Lake Beloe (Transbaikal region) // *Microbiology*. 2014. Vol. 83, N 6. P. 861–868].
- Замана Л. В., Аскарлов Ш. А., Борзенко С. В., Чудаев О. В., Брагин И. В. Изотопы сульфидной и сульфатной серы в азотных термах Баунтовской группы (Байкальская рифтовая зона) // Докл. АН. 2010. Т. 435, № 3. С. 369–371.
- Кадников В. В., Франк Ю. А., Марданов А. В., Белецкий А. В., Ивасенко Д. А., Пименов Н. В., Карначук О. В., Равин Н. В. Вариабельность состава микробного сообщества резервуара подземных термальных вод в Западной Сибири // *Микробиология*. 2017. Т. 86, № 6. С. 739–747 [Kadnikov V. V., Frank Yu. A., Ravin N. V., Mardanov A. V., Beletskiy A. V., Ivasenko D. A., Pimenov N. V., Karnachuk O. V., Variability of the composition of the microbial community of the deep subsurface thermal aquifer in Western Siberia // *Microbiology*. 2017. Vol. 86, N 6. P. 765–772].
- Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с.
- Лысак С. В. Разломы, тепловые потоки и термальные источники северо-восточной части Байкальского рифта // Разломы и эндогенное оруденение Байкало-Амурского региона: сб. статей. М.: Наука, 1982. С. 151–165.
- Намсараев Б. Б., Бархутова Д. Д., Данилова Э. В., Брянская А. В., Бурюхаев С. П., Гармаев Е. Ж., Горленко В. М., Дагурова О. П., Дамбаев В. Б., Зайцева С. В., Замана Л. В., Зякун А. М., Лаврентьева Е. В., Намсараев З. Б., Плюснин А. М., Татаринцев А. В., Турунхаев А. В., Хахинов В. В., Цыренова Д. Д., Ялович Л. И. Геохимическая деятельность микроорганизмов гидротерм Байкальской рифтовой зоны. Новосибирск: Изд-во “Гео”, 2011. 302 с.
- Намсараев Б. Б., Хахинов В. В., Гармаев Е. Ж., Бархутова Д. Д., Намсараев З. Б., Плюснин А. М. Водные системы Баргузинской котловины. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2007. 154 с.
- Намсараев З. Б., Горленко В. М., Намсараев Б. Б., Бурюхаев С. П., Юрков В. В. Структура и биогеохимическая активность фототрофных сообществ шельфового термального Большерецкого источника // *Микробиология*. 2003. Т. 72, № 2. С. 228–238 [Namsaraev Z. B., Gorlenko V. M., Namsaraev B. B., Buryukhaev S. P., Yurkov V. V. The structure and biogeochemical activity of the phototrophic communities from the Bol'sherechenskii alkaline hot spring // *Microbiology*. 2003. Vol. 72, N 2. P. 193–202].
- Определитель бактерий Берджи / Дж. Хоулт. М.: Мир, 1997. Т. 2. 800 с.
- Пименов Н. В., Русанов И. И., Карначук О. В., Рогозин Д. Ю., Брянцева И. А., Лунина О. Н., Юсупов С. К., Парначев В. П., Иванов М. В. Микробные процессы циклов углерода и серы в озере Шира (Хакасия) // *Микробиология*. 2003. Т. 72, № 2. С. 259–267 [Pimenov N. V., Rusanov I. I., Karnachuk O. V., Rogozin D. Yu., Bryantseva I. A., Lunina O. N., Yusupov S. K., Parnachev V. P., Ivanov M. V. Microbial processes of the carbon and sulfur cycles in Lake Shira (Khakasia) // *Microbiology*. 2003. Vol. 72, N 2. P. 221–229].
- 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, № 5. 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 // *Rus. Geol. and Geophys.* 2013. Vol. 54, N 5. P. 495–508].
- Плюснин А. М., Чернявский М. К., Посохов В. Ф. Условия формирования гидротерм Баргузинского Прибайкалья по данным микроэлементного и изотопного состава // Геохимия. 2008. № 10. С. 1063–1072 [Plyusnin A. M., Chernyavskii M. K., Posokhov V. F. Formation conditions of thermal springs in the Barguzin-Baikal area: Evidence from trace element and isotopic composition // *Geochem. Intern.* 2008. Vol. 46, N 10. P. 996–1004].
- Саралов А. И., Крылова И. Н., Кузнецов С. И. Модификация Сорочкина для раздельного определения интенсивности бактериального хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции углекислоты в водоемах // *Микробиология*. 1984. Т. 53, № 6. С. 989–996.
- Слободкин А. И., Слободкина Г. Б. Термофильные прокариоты из глубинных подземных местобитаний // *Микробиология*. 2014. Т. 83, № 3. С. 255–270 [Slobodkin A. I., Slobodkina G. B. Thermophilic prokaryotes from deep subterranean habitats // *Microbiology*. 2014. Vol. 83, N 3. P. 169–183].
- Цыренова Д. Д., Бархутова Д. Д., Бурюхаев С. П., Лазарева Е. В., Брянская А. В., Замана Л. В. Разнообразие цианобактерий и их участие в образовании минералов в гидротермах Баунтовской группы (Байкальская рифтовая зона) // *Микробиология*. 2018. Т. 87, № 4. С. 373–386 [Tsyrenova D. D., Barkhutova D. D., Buryukhaev S. P., Lazareva E. V., Bryanskaya A. V., Zamana L. V. Cyanobacterial Diversity and the Role of Cyanobacteria in Formation of Minerals in the Baunt Group Hydrotherms (Baikal Rift Zone) // *Microbiology*. 2018. Vol. 87, N 4. P. 373–386].
- Чернявский М. К., Дорошкевич С. Г., Плюснин А. М. Геоэкологические и гидрогеохимические особенности Умхэйских термальных источников // Вестн. БГУ. 2016. № 2. С. 63–66.
- Шварцев С. Л. Гидрогеохимия зоны гипергенеза. 2-е изд., исправл. и доп. М.: Недра, 1998. 366 с.
- Blazejak A., Schippers A. High abundance of JS-1- and *Chloroflexi*-related Bacteria in deeply buried marine sediments revealed by quantitative, real-time PCR // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2010. Vol. 72, Issue 2. P. 198–207. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2010.00838.x
- Brazelton W. J., Nelson B., Schrenk M. O. Metagenomic evidence for H<sub>2</sub> oxidation and H<sub>2</sub> production by serpentinite-hosted subsurface microbial communities // *Front. Microbiol.* 2012. Vol. 2. P. 268. DOI: 10.3389/fmicb.2011.00268.
- Breuker A., Köweker G., Blazejak A., Schippers A. The deep biosphere in terrestrial sediments in the Chesapeake bay area, virginia, USA // *Front. Microbiol.* 2011. Vol. 2. P. 156. DOI: 10.3389/fmicb.2011.00156.
- Doemel W. N., Brock T. D. Structure, growth and decomposition of laminated algal-bacterial mats in alkaline hot springs // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. Vol. 34, N 4. P. 433–452.
- Dominguez D. C. Calcium signalling in bacteria // *Mol. Microbiol.* 2004. Vol. 54. P. 291–297. DOI: 10.1111/j.1365-2958.2004.04276.x.

- Doughari H. J., Ndakidemi P. A., Human I. S., Benade S. The ecology, biology and pathogenesis of *Acinetobacter* spp.: an overview // *Microbes and Environments*. 2011. Vol. 26, N 2. P. 101–112.
- Dubovskiy I. M., Grizanova E. V., Whitten M. A. A., Mukherjee K., Greig C., Alikina T. Y., Kabilov M. R., Vilcinskas A., Glupov V. V., Butt T. M. Immuno-physiological adaptations confer wax moth *Galleria mellonella* resistance to *Bacillus thuringiensis* // *Virulence*. 2016. Vol. 7, N 8. P. 860–870. DOI: 10.1080/21505594.2016.1164367.
- Edbeib M. F., Wahab R. A., Huyop F. Halophiles: biology, adaptation, and their role in decontamination of hypersaline environments // *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2016. Vol. 32. P. 135. DOI: 10.1007/s11274-016-2081-9.
- Faoro H., Alves A. C., Souza E. M., Rigo L. U., Cruz L. M., Al-Janabi S. M., Monteiro R. A., Baura V. A., Pedrosa F. O. Influence of soil characteristics on the diversity of bacteria in the Southern Brazilian Atlantic forest // *Appl. Environ. Microbiol.* 2010. Vol. 76. P. 4744–4749. DOI: 10.1128/AEM.03025-09.
- Hazard C., Gosling P., Mitchell D. T., Doohan F. M., Bending G. D. Diversity of fungi associated with hair roots of ericaceous plants is affected by land use // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2014. Vol. 87. P. 586–600. DOI: 10.1111/1574-6941.12247.
- Huang L., Wang Q., Jiang L., Zhou P., Quan X., Logan B. E. Adaptively evolving bacterial communities for complete and selective reduction of Cr(VI), Cu(II), and Cd(II) in biocathode bioelectrochemical systems // *Environ. Sci. Technol.* 2015. Vol. 49. P. 9914–9924. DOI: 10.1021/acs.est.5b00191.
- Kumar A., Singh V., Kumar R. Characterization of an alkaliphile, *Exiguobacterium* sp. and its application in bioremediation / *Proc. of the Int. Conf. on Extremophiles*. Brest; France, 2006. 115 c.
- Kumar M., Nath Yadav A., Tiwari R., Prasanna R., Saxena A. K. Evaluating the Diversity of Culturable Thermotolerant Bacteria from Four Hot Springs of India // *J. Biodivers., Bioprospect. and Develop.* 2014. Vol. 1, N 3. P. 127. DOI: 10.4172/2376-0214.1000127.
- Liu K., Ding X., Tang X., Wang J., Li W., Yan Q., Liu Z. Macro and Microelements Drive Diversity and Composition of Prokaryotic and Fungal Communities in Hypersaline Sediments and Saline-Alkaline Soils // *Front. Microbiol.* 2018. Vol. 9. 352. DOI: 10.3389/fmicb.2018.00352.
- Liu Y. R., Wang J. J., Zheng Y. M., Zhang L. M., He J. Z. Patterns of bacterial diversity along a long-term mercury-contaminated gradient in the paddy soils // *Microb. Ecol.* 2014. Vol. 68. P. 575–583. DOI: 10.1007/s00248-014-0430-5.
- López-Cortés A., Schumann P., Pukall R., Stackebrandt E. *Exiguobacterium mexicanum* sp. nov. and *Exiguobacterium artemiae* sp. nov., isolated from the brine shrimp *Artemia franciscana* // *Syst. and Appl. Microbiol.* 2006. Vol. 29. P. 183–190.
- Madigan M. T., Martinko J. M., Dunlap P. V., Clark D. P. “Nutrition and cultures of microorganisms”, in *Brock Biology of Microorganisms*. 12th Edn. San Francisco, CA: Benjamin-Cummings Publishing Company, 2009. P. 108–140.
- Mejias Carpio I. E., Ansari A., Rodrigues D. F. Relationship of biodiversity with heavy metal tolerance and sorption capacity: a meta-analysis approach // *Environ. Sci. Technol.* 2018. Vol. 52. P. 184–194. DOI: 10.1021/acsc.7b04131.
- Oloo F., Valverde A., Quiroga M. V., Vikram S., Cowan D., Mataloni G. Habitat heterogeneity and connectivity shape microbial communities in South American peatlands // *Sci. Rep.* 2016. Vol. 6. 25712. DOI: 10.1038/srep25712.
- Oregaard G., Sørensen S. J. High diversity of bacterial mercuric reductase genes from surface and sub-surface floodplain soil (Oak Ridge, USA) // *ISME J.* 2007. Vol. 1. P. 1453–467. DOI: 10.1038/ismej.2007.56.
- Paul S., Cortez Y., Vera N., Villena G. K., Gutierrez-Correa M. Metagenomic analysis of microbial community of an Amazonian geothermal spring in Peru // *Genom. Data.* 2016. Vol. 9. P. 63–66. DOI: 10.1016/j.gdata.2016.06.013.
- Pereira L. B., Vicentini R., Ottoboni L. M. Changes in the bacterial community of soil from a neutral mine drainage channel // *PLoS One.* 2014. Vol. 9, N 5. DOI: e96605. 10.1371/journal.pone.0096605.
- Quero G. M., Cassin D., Botter M., Perini L., Luna G. M. Patterns of benthic bacterial diversity in coastal areas contaminated by heavy metals, polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) and polychlorinated biphenyls (PCBs) // *Front. Microbiol.* 2015. Vol. 6. 1053. DOI: 10.3389/fmicb.2015.01053.
- Sahl J. W., Schmidt R., Swanner E. D., Mandernack K. W., Templeton A. S., Kieft T. L., Smith R. L., Sanford W. E., Callaghan R. L., Mitton J. B., Spear J. R. Subsurface microbial diversity in deep-granitic-fracture water in Colorado // *Appl. Environ. Microbiol.* 2008. Vol. 74, N 1. P. 143–152. DOI: 10.1128/AEM.01133-07.
- Schrenk M. O., Brazelton W. J., Lang S. Q. Serpentinization, carbon and deep life // *Rev. Mineral. Geochem.* 2013. Vol. 75. P. 575–608.
- Seelig U., Bucher K. Halogens in water from the crystalline basement of the Gotthard rail base tunnel (Central Alps) // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 2010. Vol. 74, N 9. P. 2581–2595. DOI: 10.1016/j.gca.2010.01.030.
- Sleep N. H., Meibom A., Fridriksson T., Coleman R. G., Bird D. K. H<sub>2</sub>-rich fluids from serpentinization: geochemical and biotic implications // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2004. Vol. 101. P. 12818–12823.
- Stolz J. F., Basu P., Santini J. M., Oremland R. S. Arsenic and selenium in microbial metabolism // *Ann Rev. Microbiol.* 2006. Vol. 60. P. 107–130. DOI: 10.1146/annurev.micro.60.080805.142053.
- Teske A., Biddle J. F., Edgcomb V. P., Schippers A. Deep subsurface microbiology: a guide to the research topic papers // *Front. Microbiol.* 2013. Vol. 4. 122. DOI: 10.3389/fmicb.2013.00122.
- Tiago I., Veríssimo A. Microbial and functional diversity of a subterrestrial high pH groundwater associated to serpentinization // *Environ. Microbiol.* 2013. Vol. 15, N 6. P. 1687–1706. DOI: 10.1111/1462-2920.12034.
- Valentin-Vargas A., Root R. A., Neilson J. W., Chorover J., Maier R. M. Environmental factors influencing the structural dynamics of soil microbial communities during assisted phytostabilization of acid-generating mine tailings: a mesocosm experiment // *Sci. Total Environ.* 2014. Vol. 500–501. P. 314–324. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2014.08.107.
- Vishnivetskaya T. A., Kathariou S., Tiedje J. M. The *Exiguobacterium* genus: Biodiversity and biogeography // *Extremophiles*. 2009. Vol. 13, N 3. P. 541–555.
- Wang J., Shen J., Wu Y., Tu C., Soininen J., Stegen J. C., He J., Liu X., Zhang L., Zhang E. Phylogenetic beta

- diversity in bacterial assemblages across ecosystems: deterministic versus stochastic processes // *ISME J.* 2013. Vol. 7. P. 1310–1321. DOI: 10.1038/ismej.2013.30.
- Wang X.-B., Lü X.-T., Yao J., Wang Z.-W., Deng Y., Cheng W.-X., Zhou J.-Z., Han X.-G. Habitat-specific patterns and drivers of bacterial  $\beta$ -diversity in China's drylands // *ISME J.* 2017. Vol. 11. P. 1345–1358. DOI: 10.1038/ismej.2017.11.
- Wintsche B., Glaser K., Sträuber H., Centler F., Liebert J., Harms H., Kleinstuber S. Trace elements induce predominance among methanogenic activity in anaerobic digestion // *Front. Microbiol.* 2016. Vol. 7. 2034. DOI: 10.3389/fmicb.2016.02034.
- Zhang D. C., Liu Y. X., Li X. Z. Characterization of bacterial diversity associated with deep sea ferromanganese nodules from the South China Sea // *J. Microbiol.* 2015. Vol. 53. P. 598–605. DOI: 10.1007/s12275-015-5217-y.
- Zhong Z. P., Liu Y., Miao L. L., Wang F., Chu L. M., Wang J. L., Liu Z. P. Prokaryotic community structure driven by salinity and ionic concentrations in Plateau Lakes of the Tibetan Plateau // *Appl. Environ. Microbiol.* 2016. Vol. 82, N 6. P. 1846–1858. DOI: 10.1128/AEM.03332-15.

## Microbial communities of thermal lake Umkhei (Baikal rift zone) in the zone of discharge of groundwater

E. V. LAVRENTYEVA<sup>1, 2</sup>, T. G. BANZARAKTSAEVA<sup>1</sup>, A. A. RADNAGURUEVA<sup>1</sup>, S. P. BURYUKHAEV<sup>1</sup>, V. B. DAMBAEV<sup>1</sup>, O. A. BATURINA<sup>3</sup>, L. P. KOZYREVA<sup>1</sup>, D. D. BARKHUTOVA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of General and Experimental Biology of SB RAS  
670047, Ulan-Ude, Sakhyanova str., 6  
E-mail: lena\_l@mail.ru*

<sup>2</sup>*Buryat State University  
670000, Ulan-Ude, Smolin str., 24*

<sup>3</sup>*Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine of SB RAS  
630090, Novosibirsk, Academician Lavrentiev av., 8*

The diversity and functional activity of the microbial community in the zone of discharge of groundwater of the thermal lake Umkhei (Barguzinskaya depression, Baikal rift zone) was examined. It is shown that the lake waters are thermal hydrocarbonate-sulphate-sodium type and belong to the Kuldur type of mineral waters. Lake sediments were distinguished by higher temperatures and greater microelements saturation. A comparative analysis of the species richness of the microbial community of water and bottom sediments showed high indices of diversity in all layers of sediments, the diversity in water was lower. Analysis of taxonomic diversity revealed the domination of representatives of *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes* and *Chloroflexi* in the community of water and bottom sediments. The presence of bacteria with various metabolic pathways of substance and energy transformation, both in production and in destruction processes, was established. Sequences belonging to the genus *Hydrogenophaga* of the  $\beta$ -Proteobacteria class, which is an indicator of the deep geochemical processes of hydrogen formation, were found in the lower layers of sediments. The functional activity was studied and the rates of microbial processes of photosynthesis, dark assimilation of CO<sub>2</sub>, sulfate reduction and methanogenesis were determined. It is established that the main part of the organic matter production in water occurs as a result of the activity of chemolithoautotroph prokaryotes. The producers of the microbial community synthesize organic matter by using volcanogenic carbon dioxide enriched in the  $\delta^{13}\text{C}$  heavy isotope. Analysis of the terminal processes rates shows that the main process is sulfate reduction.

**Key words:** zone of discharge of groundwater, thermal lake, taxonomic diversity of the microbial community, functional activity, Baikal rift zone.