

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
ЛИМНОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
Сибирского отделения Российской академии наук**

На правах рукописи

БАШЕНХАЕВА
Мария Викторовна

ПОДЛЕДНЫЕ МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА ОЗЕРА БАЙКАЛ

03.02.08. - экология

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Ю.Р. Захарова

Иркутск, 2018

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
1.1. Экологические условия, определяющие развитие микробных сообществ на разделе фаз «лед – вода».....	9
1.1.1. Интенсивность солнечной радиации, толщина льда, заснеженность поверхности льда, температура и гидродинамические процессы.....	10
1.1.2. Биогенные элементы, органическое вещество, рН и кислород.....	15
1.2. Биоразнообразие и структура подледных микробных сообществ.....	17
1.2.1. Сообщества микроводорослей.....	18
1.2.2. Сообщества бактерий.....	20
1.3. Современные методы исследования биоразнообразия и структуры микробных сообществ.....	24
1.4. Развитие подледных микробных сообществ озера Байкал.....	27
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	34
2.1. Объекты исследования.....	34
2.2. Методы исследования.....	37
ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ В ПОДЛЕДНЫХ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЮЖНОГО БАЙКАЛА	48
3.1. Динамика развития микроводорослей в подледных сообществах литоральной зоны.....	52
3.2. Динамика развития микроводорослей в подледных сообществах пелагической зоны.....	60
3.3. Динамика развития микроводорослей в подледных сообществах склоновой (переходной) зоны.....	66
ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ БАКТЕРИЙ В ПОДЛЕДНЫХ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЮЖНОГО БАЙКАЛА	72

4.1. Общая численность бактерий и численность культивируемых гетеротрофов в разных экологических зонах.....	72
4.2. Культивируемые бактерии из подледных микробных сообществ озера Байкал.....	79
ГЛАВА 5. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА, БОГАТСТВО И РАЗНООБРАЗИЕ ПОДЛЕДНЫХ БАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНОГО БАЙКАЛА ПО ДАННЫМ ПИРОСЕКВЕНИРОВАНИЯ ФРАГМЕНТА ГЕНА 16S рРНК.....	91
5.1. Биоразнообразие подледных бактериальных сообществ.....	91
5.2. Таксономическая структура подледных бактериальных сообществ.....	99
ГЛАВА 6. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ ПОДЛЕДНЫХ БАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ.....	115
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	129
ВЫВОДЫ.....	131
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	133
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	176

ВВЕДЕНИЕ

Подо льдом на границе раздела фаз «лед – вода» формируется сложная динамичная среда, условия которой отличаются от условий в водной толще за счет наиболее интенсивного поступления солнечной радиации (Gosselin et al., 1990), повышенной концентрации питательных веществ (Cota et al., 1987) и стабильно низкой температуры (Mock et al., 1997). Непосредственно на нижней поверхности льда и в слое воды, прилегающей ко льду, развивается подледное микробное сообщество, основными компонентами которого являются микроводоросли и бактерии. Микроводоросли, входящие в состав подледных сообществ, составляют основу первичной продукции водоема для последующих сезонов (Hampton et al., 2017). В свою очередь гетеротрофные бактерии играют важную роль в процессах круговорота веществ и энергии подо льдом, участвуя в минерализации органических веществ (Bölter, Dawson, 1982; Delille et al., 1988, 1995; Delille, Rosiers, 1996; Biddanda, Cotner, 2002; Karlsson et al., 2009). Исследования подледных микробных сообществ в морских экосистемах активно проводятся на протяжении последних десятилетий, в особенности в районах Арктики и Антарктики (Gutt, 1995; Gradinger, 1996; Ambrose et al., 2005; Voetius et al., 2013; Poulin et al., 2014). В пресных водоемах исследования микробных сообществ, развивающихся в ледовый период, направлены в основном на изучение фито- и бактериопланктона водной толщи (Watson et al., 2001; Bertilsson et al., 2013; Ривьер, 2016). Развитие микроводорослей на разделе фаз «лед – вода» в пресноводных водоемах показано для реки Амур (Юрьев, Лебедев, 1988) и для озера Ханка (Усольцева и др., 2006).

Исследование структуры подледных микробных сообществ во временной динамике и в разных экологических зонах представляет собой одну из актуальных задач экологии, поскольку ведет к пониманию процессов, происходящих в период начала развития сообщества в водной экосистеме.

Озеро Байкал – самое глубокое пресноводное озеро в мире с длительным периодом ледостава. В феврале – марте для Байкала характерно массовое развитие диатомовых водорослей и динофлагеллят на границе раздела фаз «лед – вода» (Оболкина и др., 2000; Bondarenko et al., 2006; Annenkova et al., 2015). Исследования таксономического состава и численности бактерий в ледовый период проводили для водной толщи с помощью методов микроскопии (Straškrábová et al., 2005) и флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) (Ahn et al., 1999). Однако до настоящего времени бактериальные сообщества, развивающиеся на границе раздела фаз «лед – вода», не были изучены. Исследование с использованием комплекса методов микроскопии, классической микробиологии и высокопроизводительного секвенирования позволит наиболее полно охарактеризовать структуру, динамику и условия развития подледных микробных сообществ озера Байкал.

Цель работы: Изучить биоразнообразие, структуру и динамику развития подледных микробных сообществ в разных экологических зонах озера Байкал.

Задачи:

1. Определить количественные характеристики и видовой состав микроводорослей подледных микробных сообществ озера Байкал с помощью световой и электронной микроскопии, изучить внутрисезонную и межгодовую динамику сообществ литоральной, склоновой и пелагической зон.

2. Определить общую численность бактерий, численность культивируемых гетеротрофных бактерий и их таксономический состав в подледных микробных сообществах озера Байкал.

3. Исследовать таксономическую структуру и биоразнообразие подледных бактериальных сообществ, развивающихся на границе раздела фаз «лед – вода», с помощью высокопроизводительного секвенирования фрагментов гена 16S рРНК.

4. Провести сравнительный анализ бактериальных сообществ границы раздела фаз «лед – вода», подледной воды и фотического слоя в период

открытой воды и выявить взаимосвязь структуры и разнообразия сообществ от условий среды обитания.

Научная новизна работы. Впервые проведено исследование подледных микробных сообществ в разных экологических зонах озера Байкал во временной динамике с использованием комплекса методов световой и сканирующей электронной микроскопии, микробиологии и высокопроизводительного секвенирования. Впервые показано развитие на разделе фаз «лед – вода» сообществ с доминированием диатомей *Fragilaria radians* (Kützing) D.M. Williams & Round (= *Synedra acus* subsp. *radians* (Kützing) Skabitshevsky) и *Ulnaria danica* Compère & Bukhtiyarova (= *Synedra ulna* var. *danica* (Kützing) Grunow), а также сообществ с доминированием зеленых водорослей *Chlorella* sp. С помощью высокопроизводительного секвенирования фрагментов гена 16S рРНК установлено, что структура бактериальных сообществ границы раздела фаз «лед – вода» значительно отличаются от сообществ подледной воды и фотического слоя в период открытой воды. Полученные последовательности фрагментов гена 16S рРНК из подледных сообществ озера Байкал идентичны на 99–100 % с последовательностями некультивируемых бактерий подледных экосистем Арктики и Антарктики. Впервые определена таксономическая принадлежность и ферментативная активность культивируемых психрофильных бактерий из подледных микробных сообществ озера Байкал. Впервые из озера Байкал изолированы бактерии рода *Knoellia*, которые ранее не были обнаружены в водных экосистемах.

Теоретическая и практическая значимость полученных результатов.

Полученные данные расширяют представление о разнообразии подледных микробных сообществ озера Байкал. Культивируемые психрофильные бактерии могут быть использованы для изучения механизмов адаптации к низким температурам. Массивы данных пиросеквенирования, полученные в ходе работы (свыше 116 тыс. нуклеотидных последовательностей), зарегистрированы в базе данных NCBI и могут быть использованы для

сравнительного анализа с последовательностями из других холодноводных сред обитания.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Подледные микробные сообщества, которые развиваются на границе раздела фаз «лед – вода» озера Байкал, обладают высоким разнообразием и формируют несколько типов с доминированием различных видов микроводорослей. Микробные сообщества характеризуются динамичной структурой, изменяются в течение одного ледового сезона, по годам и экологическим зонам.

2. Биоразнообразие, структура и состав доминирующих флотипов подледных микробных сообществ отличаются от сообществ подледной воды и фотического слоя в период открытой воды, что определяется физико-химическими особенностями среды на границе раздела фаз «лед – вода».

Апробация работы. Результаты диссертационной работы представлены и обсуждены на: V-ой Верещагинской Байкальской конференции (Иркутск, 2010); на Байкальском Микробиологическом симпозиуме с международным участием «Микроорганизмы и вирусы в водных экосистемах» (Иркутск, 2011, 2015); на XX-ой Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов 2013» (Москва, 2013); на VI-ом Всероссийском конгрессе молодых ученых-биологов с международным участием «Симбиоз-Россия 2013» (Иркутск, 2013); на IV-ой Международной конференции “Microbial Communication for Young Scientists” (Йена, Германия, 2014); на X-ом Международном конгрессе “Extremophiles 2014” (Санкт-Петербург, 2014); на IX-ом Симпозиуме европейских пресноводных наук (SEFS 9) (Женева, Швейцария, 2015); на XXV-ой конференции Goldschmidt (Прага, Чехия, 2015); на X-ом международном молодежном форуме «Байкал» (Ольхонский район, 2017); на II-ой Всероссийской конференции с международным участием «Высокопроизводительное секвенирование в геномике» (Новосибирск, 2017); на I-ом Российском микробиологическом конгрессе (Пушино, Россия, 2017).

Личный вклад автора. Автор принимал участие в экспедиционных работах, результаты которых вошли в диссертацию. Все результаты за исключением химического анализа воды и проведения секвенирования получены лично автором, либо при его непосредственном участии в ходе коллективных работ. По результатам проведенных работ в соавторстве подготовлены статьи в рецензируемых изданиях. Автор анализировал литературу по теме работы и принимал участие в статистической и биоинформационной обработке данных и обсуждении результатов, полученных в ходе полевых и лабораторных работ.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 14 научных работ, из них 3 статьи в журналах из перечня ВАК, 2 статьи, индексируемых Web of Science, 1 статья в журнале, индексируемом РИНЦ и 11 тезисов конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, заключения, списка литературы и 8 приложений. Работа изложена на 197 страницах, содержит 44 рисунка и 13 таблиц. Список литературы включает 391 источник, из которых 90 отечественных и 301 зарубежный.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю к.б.н. Ю. Р. Захаровой и д.б.н., проф. Е. В. Лихошвай за постановку задач и всестороннюю помощь и поддержку в работе. И. В. Ханаеву, к.б.н. А. Б. Купчинскому, А. Е. Бормотову, Ю. А. Ющуку, Н. А. Волокитиной, к.б.н. С. М. Шишлянникову и к.б.н. И. С. Михайлову за помощь в отборе проб; к.б.н. Д. П. Петровой – в освоении молекулярно-биологических методов, к.б.н. Ю. П. Галачьянцу – за помощь в анализе данных пиросеквенирования, к.б.н. Г. В. Помазкиной, к.б.н. М. В. Усольцевой и Л. А. Титовой – за помощь в анализе проб фитопланктона; к.г.н. В. М. Домышевой и к.г.н. М. В. Сакирко – за возможность использовать полученные материалы по гидрохимии и всем коллегам отдела Ультраструктуры клетки ЛИН СО РАН за практическую помощь и ценные советы на всех этапах работы.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Экологические условия, определяющие развитие микробных сообществ на разделе фаз «лед – вода»

Подледные микробные сообщества в морских и пресноводных экосистемах развиваются на границе раздела фаз «лед – вода» и могут прикрепляться к нижней поверхности льда (рис. 1) (Horner et al., 1992; Bertilsson et al., 2013). Условия подо льдом отличаются от периода открытой воды постоянной низкой температурой, медленным переносом водных масс, ограниченной доступностью света и сниженным обменом веществ с наземной средой. Кроме того, условия обитания подледных микробных сообществ отличаются на протяжении всего ледового периода, неоднородны на разных глубинах (Bertilsson et al., 2013) и при разной удаленности от берега (Gosselin et al., 1986; McConville, Wetherbee, 1983).

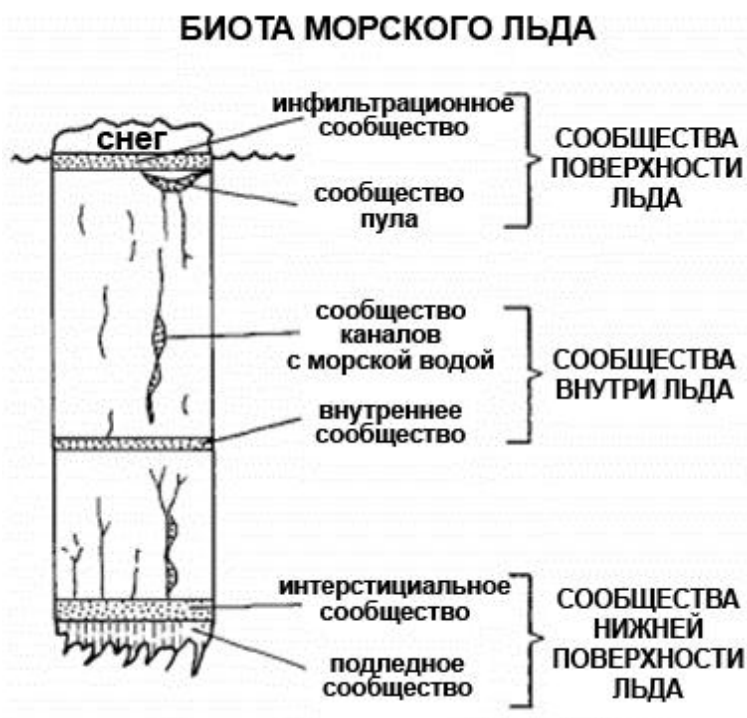


Рисунок 1 – Схематическое изображение типов сообществ, обнаруженных в морском льду (по Horner et al., 1988, изм.).

1.1.1. Интенсивность солнечной радиации, толщина льда, заснеженность поверхности льда, температура и гидродинамические процессы

Солнечная радиация является одним из основных лимитирующих факторов развития подледных микробных сообществ (Smith et al., 1988; Cota, Horne, 1989; Gosselin et al., 1990; Cota et al., 1991; Lavoie et al., 2005). Интенсивность поступления под лед солнечной радиации изменяется в течение всего ледового периода и зависит от толщины льда, толщины снежного покрова, а также от погодных условий (Cota et al., 1991). При недостаточном поступлении света микроводоросли не способны синтезировать органические вещества, которые необходимы для развития всего подледного микробного сообщества. На рост культур антарктических диатомовых водорослей *Nitzschia cylindrus* (Grun) Hasle, *N. kerguelensis* (O'Meara) Hasle, *Corethron criophilum* Castracane, *Stellarima microtrias* Ehrenb., *N. turgiduloides* Hasle, *Chaetoceros deflandrei* Manguin и *Synedra* sp. совместно влияют температура и интенсивность солнечной радиации. Максимальные скорости роста достигаются при значениях интенсивности света $115\text{--}220 \text{ мкмоль} \times \text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, при уменьшении поступления света с 220 до $46 \text{ мкмоль} \times \text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$ скорость роста снижается на 50 % (Fiala, Oriol, 1990). В то же время, избыточное ультрафиолетовое излучение вблизи поверхности льда подавляет рост и фотосинтез микроводорослей (Kirst, Wiencke, 1995). Интенсивность солнечной радиации косвенно влияет на бактерии, входящие в состав подледных микробных сообществ. Показано, что рост бактерий напрямую связан с биомассой микроводорослей (Kottmeier et al., 1987), которая зависит от проникновения света под лед. В сообществах морского льда численность бактерий увеличивается при повышении первичной продукции (Grossi et al., 1984). Однако для некоторых групп бактерий свет является лимитирующим фактором. Для фотосинтезирующих пурпурных серных бактерий из сибирских озер Ши́ра и Шунет максимум развития отмечен в подледный период. Биомасса бактерий значительно варьирует в зависимости от количества света,

проникающего в хемоклин через лед и снежный покров. В отсутствие снега на поверхности льда и высоком хемоклине интенсивность света максимальная, и биомасса пурпурных серных бактерий выше, чем в период после вскрытия озера ото льда (Rogozin et al., 2009).

Толщина льда и снежного покрова являются важными факторами, влияющими на проникновение под лед солнечной радиации достаточной для развития микроводорослей, от них также зависит спектр поглощения света (Palmisano et al., 1987; Granin et al., 2000). Максимальное количество света, проходящее через лед, находится в области 450-550 нм, независимо от условий поверхности льда или его толщины (Maykut, Grenfell, 1975). В данный спектр входят максимумы поглощения света основных пигментов для фотосинтеза – хлорофиллов *a*, *b*, *c* и *d* (Бриттон, 1986). При увеличении толщины льда происходит снижение освещенности подледного слоя (Maykut, Grenfell, 1975). На проникновение под лед света влияет и цвет льда. Голубой, прозрачный лед пропускает в три раза больше света, чем белый лед (Maykut, Grenfell, 1975). В то же время, при заснеженности голубого льда, его пропускающая способность может уменьшаться в 7 раз (Maykut, Grenfell, 1975). Распределение подо льдом основных продуцентов органического вещества – водорослей, может быть неоднородным, это явление называется «пятнистостью» (Gosselin et al., 1986). Толщина льда также влияет на распределение фитопланктона (Granskog et al., 2005), однако главным фактором, определяющим пятнистость, является заснеженность поверхности льда (Rysgaard et al., 2001; Granskog et al., 2005). Даже небольшие различия в толщине снега оказывают значительное влияние на проникновение света в подледный слой (Palmisano et al., 1987; Perovich, 1990, Arrigo et al., 1991; Bolsenga, Vanderploeg, 1992). Увеличение снежного покрова до 10 см приводит к снижению биомассы водорослей, а при последующем очищении поверхности льда от снега интенсивность подледного цветения возобновляется (Grossi et al., 1987).

Температура является также одним из наиболее важных факторов, влияющих на развитие микроорганизмов и их биологические функции. Ранее

считалось, что метаболизм и рост фито-, и бактериопланктона ограничивается низкими температурами (Holm-Hansen et al., 1977; Neori, Holm-Hansen, 1982; Jacques, 1983; Pomeroy, Deibel 1986; Tilzer et al., 1987). Однако, несмотря на низкую температуру подо льдом, многие микроорганизмы адаптированы к таким условиям. Бактерии, развивающиеся при относительно низких температурах, являются психрофильными (Громов, Павленко, 1989). Они подразделяются на облигатные психрофилы, оптимальная температура жизнедеятельности которых 15 °С и ниже, а максимальная – не выше 20 °С, и факультативные психрофилы (или психротрофы), которые растут при 0 °С, но температурный оптимум их развития составляет 25–30 °С, а максимум около 35 °С. Виды антарктических диатомовых водорослей *Nitzschia cylindrus*, *N. kerguelensis*, *N. turgiduloides*, *Corethron criophilum*, *Stellarima microtrias* и *Synedra* sp. являются криофильными, температурный оптимум которых составляет 3–5 °С, температура выше 6–8 °С для них является летальной (Fiala, Oriol, 1990). Интенсивный обмен веществ автотрофными, и гетеротрофными организмами, входящими в состав микробных сообществ раздела фаз «лед – вода» в Антарктике, происходит при температуре минус 1,9 °С (Kottmeier, Sullivan, 1988), при 28 °С доля фиксированного углерода снижается до 3 % (Neori, Holm-Hansen, 1982).

В озерах, покрытых льдом, температура на границе раздела фаз «лед – вода» близка к 0 °С и увеличивается с глубиной до температуры максимальной плотности ($T_{\text{мп}} = 4$ °С для пресноводных озер). В морских экосистемах температура подледной воды варьирует от минус 0,5 до минус 0,7 °С (Mock et al., 1997). В ледовый период биомасса бактерий обычно ниже по сравнению с периодом открытой воды (Wikner, Hagström, 1991; Tulonen et al., 1994; Personnic et al., 2009). В пресноводных озерах Констанц, Мичиган и Вуртсъярв численность и биомасса бактерий имеет наиболее низкие значения в зимние месяцы (Scavia, Laird, 1987; Simon, 1987; Tammert, Kisand, 2004). Однако непосредственно подо льдом, где интенсивно развиваются микроводоросли,

численность бактерий, вероятно, превышает численность в нижних водных слоях.

Гидродинамические процессы подо льдом значительно отличаются от периода открытой воды и влияют на доступность питательных веществ для роста микроорганизмов (Jewson et al., 2010). Ледовый покров на поверхности водоема препятствует поступлению частиц и газа из атмосферы и уменьшает количество солнечного излучения, проникающего под лед. В ледовый период поверхность воды не подвержена воздействию ветра, которое влияет на перемешивание в свободный ото льда период. Это приводит к снижению циркуляции водных масс. Подо льдом гидродинамические процессы обусловлены в основном изменениями плотности воды из-за разницы в температуре и солености (Ellis et al., 1991; Bengtsson et al., 1996), которые зависят от теплового потока от осадков и проникновения солнечного излучения под лед (Kirillin et al., 2012). В мелких озерах летом тепло накапливается в донных осадках, а в начале зимы, за счет понижения температуры верхних слоев передается вверх, что приводит к перемешиванию водных масс (рис. 2а) (Malm et al., 1997; Terzhevik et al., 2009). При перемешивании воды биогенные элементы из глубинных слоев поступают в верхние слои и способствуют формированию физических и химических градиентов. Весной при постепенном увеличении интенсивности солнечной радиации, уменьшается толщина снежного покрова, и тепловые потоки проникают в верхние водные слои. Вода нагревается от солнечного излучения и происходит конвективное перемешивание с нижними слоями (Farmer, 1975; Mironov et al., 2002). Во время конвективного перемешивания подо льдом, увеличивается доступ микроорганизмов к биогенным элементам (Jewson et al., 2010).

В отличие от мелких водоемов, в глубоких озерах, тепло, накопленное в осадках, не влияет на циркуляцию водных масс. Крупные озера обычно сильнее подвержены воздействию ветра, что уменьшает заснеженность поверхности льда (Модель II, рис. 2б). Для таких систем основным фактором, влияющим на

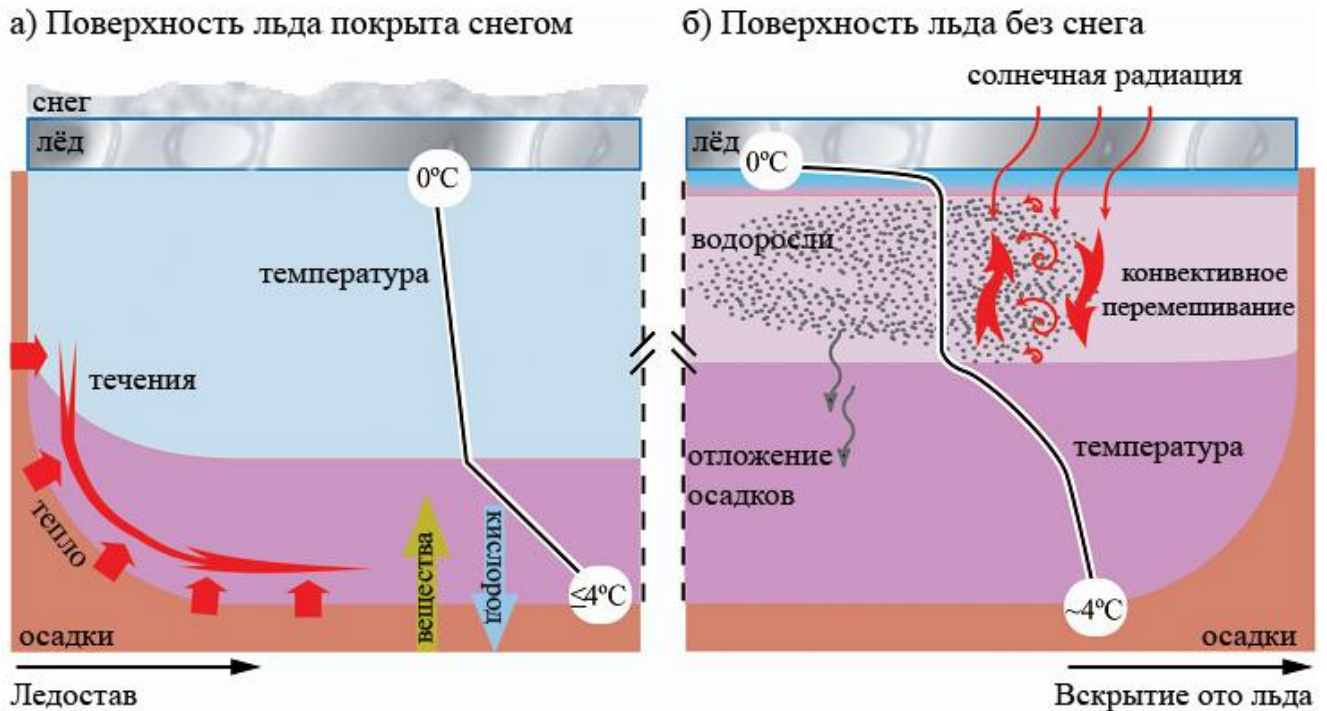


Рисунок 2 – Схема процессов, происходящих в озерах покрытых льдом. Модель I «Поверхность льда покрыта снегом» (а) обычно развивается вскоре после ледостава и превращается в модель II «Поверхность льда без снега» (б) до вскрытия водоема ото льда. Цвета показывают плотность водной толщи, которая является двухслойной в модели I и трехслойной в модели II. Слоистая структура определяется температурой воды, за исключением нижнего слоя, который зависит от растворенных веществ из осадков (Bertilsson et al., 2013).

перемешивание водных масс, является воздействие солнечной радиации (Farmer, 1975; Шимараев, Гранин, 1991). Поступление под лед солнечной радиации повышает температуру в верхних слоях воды. В то время как вода на границе фаз «лед – вода» остается близкой к 0 °C (из-за термодинамического равновесия), поступающая солнечная радиация нагревает воду, расположенную чуть ниже, образуя устойчивый поверхностный слой с относительно высоким градиентом плотности только подо льдом (Chen, Millero, 1986). Более плотная вода находится ниже менее плотной, создавая нестабильность, приводящую к перемешиванию слоев (Farmer, 1975; Deardorff et al., 1980; Wells et al., 1999; Wells et al., 2001). Конвекцию водных масс вызывают также градиенты

солености. При формировании ледового покрова увеличивается концентрация солей в верхнем слое воды, а при таянии льда происходит противоположный эффект «опреснения». Первый может вызвать конвективное перемешивание, которое, как правило, значительно слабее, чем перемешивание, создаваемое солнечным нагревом (Granin et al., 2000), а эффект «опреснения» повышает стабильность верхнего слоя воды (Kirillin, Terzhevnik, 2011).

Таким образом, ледовый покров, заснеженность поверхности льда, температура воды подо льдом, гидродинамические процессы в водной толще и поступление солнечной радиации влияют на состав микроорганизмов, развивающихся на границе раздела фаз «лед – вода».

1.1.2. Биогенные элементы, органическое вещество, рН и кислород

Важным фактором развития подледных микробных сообществ является наличие в воде *биогенных элементов*. При нарастании льда растворенные вещества выходят из него и накапливаются в подледной воде (Meguro et al., 1967; Cota et al., 1987; Granin et al., 2000). На разделе фаз «лед – вода» в морских экосистемах отмечены самые высокие концентрации неорганических веществ по сравнению с толщей льда и каналах во льду (Mock et al., 1997; Werner, 2005; Werner et al., 2007). Увеличение содержания азота и кремния происходит с февраля по март как во льду, так и в воде непосредственно подо льдом, тогда как фосфор увеличивается только в воде (Mock et al., 1997), что способствует интенсивному развитию водорослей на нижней поверхности льда (Maestrini et al., 1986). При увеличении биомассы водорослей концентрация биогенных элементов снижается (Meiners et al., 2002).

В морских экосистемах существует прямая взаимосвязь между *значениями рН* и первичной продукцией подо льдом (Spilling, 2007). От уровня рН в морских экосистемах зависит развитие гетеротрофных протистов (Pedersen, Hansen, 2003a), макрофитов (Menéndez et al., 2001) и фитопланктона (Pedersen, Hansen, 2003b; Lundholm et al., 2004; Havskum, Hansen, 2006;

Møgelhøy et al., 2006). Основным фактором, влияющим на изменение рН среды, является содержание в воде диоксида углерода (CO_2), который при растворении в воде является слабой кислотой. Подо льдом концентрация CO_2 в основном зависит от потребления его водорослями, так как обмен CO_2 с атмосферой из-за ледяного покрова уменьшается. Повышение рН может достигать уровня, ограничивающего рост водорослей (Gleitz et al., 1996), или действовать как фактор, влияющий на сукцессию видов, поскольку уровень рН для оптимального развития микроводорослей является видоспецифичным. Диатомеи *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin успешно развиваются при рН 10 (Goldman et al., 1982), динофлагелляты *Ceratium lineatum* (Ehrenberg) Cleve прекращают расти при рН 8,8; *Gyrodinium dominans* Hulbert – при рН 9,2; *Heterocapsa triquetra* (Ehrenberg) Stein – при рН 9,45, а *Prorocentrum minimum* (Pavillard) J. Schiller – при рН 9,6 (Hansen, 2002; Pedersen, Hansen, 2003a). Существует три варианта, при которых рН может влиять на рост водорослей. Во-первых, при увеличении рН уменьшается количество растворенного CO_2 , что может привести к ограничению потребления углерода (Riebesell et al., 1993). Однако недавно было обнаружено, что динофлагелляты *P. minimum* и *H. triquetra*, которые образуют морское цветение, не ограничены неорганическим углеродом, даже при повышенном рН, из-за способности поглощать HCO_3^- (Rost et al., 2006). Во-вторых, высокий уровень рН может вызывать изменения в процессах трансмембранного транспорта и регуляции внутриклеточного рН, снижающего скорость роста (Smith, Raven, 1979). В-третьих, изменения рН могут воздействовать на аминокислотный состав в клетке, который, влияет на темпы роста (Taraldsvik, Myklestad, 2000).

В период открытой воды молекулярный кислород поступает в воду в результате фотосинтеза или диффузии из атмосферы. Зимой озера, покрытые льдом, изолированы от атмосферы и в них отсутствует интенсивное вертикальное перемешивание (Malm et al., 1998), фотосинтез происходит в конце зимы, когда снежный покров уменьшается и солнечная радиация лучше проникает под лед (Matthews, Heaney, 1987). При этом происходит поглощение

кислорода из-за разложения органического вещества в водной толще и в осадках, что может привести к дефициту кислорода и иногда к его полному истощению (Barica, Mathias, 1979; Mathias, Barica, 1980). Потребление кислорода подо льдом в значительной степени контролируется соотношением объема воды с площадью открытых осадков и концентрацией аллохтонных веществ, особенно растворенного органического углерода. Другие факторы, такие как трофическое состояние водоема, скорость перемешивания водных масс и повышение температуры водной толщи за счет тепла, поступающего от осадков, также влияют на поступление и потребление кислорода (Mathias, Barica, 1980; Babin, Prepas, 1985; Golosov et al., 2007; Terzhevik et al., 2009). Часто непосредственно подо льдом происходит увеличение концентрации растворенного кислорода, в то время как водная толща полностью обедняется им (Stefanovic, Stefan, 2002). Концентрация кислорода подо льдом во многом зависит от развития микроводорослей. Во многих озерах в северных и умеренных широтах отмечают пониженную концентрацию растворенного кислорода подо льдом в начале подледного цветения (Whitfield, McNaughton, 1986), однако при развитии подледных водорослей происходит увеличение содержания кислорода свыше 20 мг/л (Phillips, Fawley, 2002). Таким образом, динамика растворенного кислорода является одним из ключевых факторов экологического состояния водоемов в ледовый период.

1.2. Биоразнообразие и структура подледных микробных сообществ

Подледные микробные сообщества морских и пресноводных водоемов формируют различные микроорганизмы: микроводоросли (Meguro et al., 1967; Cota et al., 1991; Gutt, 1995; Gradinger, 1996; Ambrose et al., 2005); бактерии (Ahn et al., 1999) и простейшие (Spilling, 2007; Rózańska et al., 2009). Исследования подледных микробных сообществ берут начало с середины XIX века во льдах Арктики. На нижней поверхности льда, начиная с февраля, наблюдается образование бурых пятен за счет развития микроводорослей. Данное явление

было описано как подледное цветение. Роберт Браун в 1868 г., находясь на борту ледокола в заливе Баффина (Арктика), наблюдал, что разрушенный лед имеет на нижней поверхности коричневые борозды. Исследовав данную окрашенную субстанцию, он обнаружил, что в её состав входят диатомовые водоросли *Melosira arctica* Dickie (Brown, 1868). Норвежским полярным исследователем Ф. Нансеном и его экспедицией в 1894 г. также были обнаружены тяжи водорослей, спускающиеся в водную толщу. В 1906 г. он описал входящих в состав подледного цветения инфузорий, жгутиковых и бактерий, образующих сообщество (Horner, 1996). Одним из первых исследователей подледных микробных сообществ в пресных водоемах был П. И. Усачев. В 1938 году, изучая реку Енисей, он обнаружил в составе сформированного льда диатомовые и зеленые водоросли, а также цианобактерии (Усачев, 1938). В настоящее время исследован состав микроводорослей подледных микробных сообществ в морских (Hegseth, 1992; Gutt, 1995; Booth, Horner, 1997; Ambrose et al., 2005; Boetius et al., 2013; Poulin et al., 2014) и в пресноводных (Wright, 1964; Bolsenga et al., 1988; Vanderploeg et al., 1992; Юрьев, 1996; Митрофанова и др., 2006; Усольцева и др., 2006) экосистемах.

1.2.1. Сообщества микроводорослей

По сравнению с летним периодом, когда свет в достаточном количестве, зимой жизнедеятельность микроводорослей часто ограничивается поступлением под лед солнечного излучения (Lundberg et al., 2007). Тем не менее, микроводоросли могут образовывать цветение подо льдом, особенно в отсутствие снега на поверхности льда. Например, в озере Мичиган формируется подледное цветение диатомовых водорослей *Fragilaria crotonensis* Kitton и криптофитовых *Cryptomonas erosa* Ehrenberg даже при низкой освещенности (Vanderploeg et al., 1992). В озере Эри подо льдом на границе раздела фаз «лед – вода» развиваются диатомеи *Aulacoseira islandica* (Otto

Müller) Simonsen (= *Aulacoseira skvortzowii* M. B. Edlund, Stoermer & C. M. Taylor) (Twiss et al., 2012), у которых содержание хлорофилла *a* может быть сопоставимо с концентрацией хлорофилла при развитии летнего фитопланктона. Некоторые фототрофы, в том числе и цианобактерии, преобладающие подо льдом, адаптируются к условиям низкого освещения (Vincent, Vincent, 1982). Например, цианобактерия *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, развивающаяся подо льдом в озере Стехлин (Германия), приспособлена к низкой температуре и недостаточному освещению в ледовый период (Üveges et al., 2012). На скорость фотосинтеза *Aph. flos-aquae* влияет температура: при высоких уровнях освещенности фотосинтетический оптимум отмечается при температуре выше 20 °C, тогда как при низких уровнях освещенности – от 2 до 5 °C (Üveges et al., 2012). В антарктических озерах изменения в доступности света всего на 3 мкмоль фотонов \times м⁻²с⁻¹ приводят к большим изменениям первичной продуктивности цианобактерий (Fritsen, Priscu, 1998).

Существуют и другие механизмы фототрофной адаптации к подледным условиям. В озере Балатон (Венгрия) в подледный период отмечено высокое содержание в клетках хлорофилла *a* и низкое поступление света, что свидетельствует об адаптации к изменению количества доступного излучения (Somogyi et al., 2009). Состав микроводорослей непосредственно подо льдом и в водной толще может отличаться. Зимой в озере Балатон доминируют пикоэукариоты и другие мелкие водоросли (объемом <100 мкм³), тогда как летом более крупные клетки (>100 мкм³) (Somogyi et al., 2009). Подо льдом в толще воды широко распространены водоросли с высоким соотношением поверхности к объему, например, *Monoraphidium* sp. или мелкие и средние сферические или яйцевидные жгутиковые, такие как *Cryptomonas* sp. и *Rhodomonas minuta* Skuja. Активное передвижение и высокое соотношение поверхности к объему являются важными физиологическими признаками, которые позволяют клеткам держаться в пределах фотического слоя даже при уменьшении вертикального перемешивания водной массы. Поэтому подо льдом

в отсутствии ветрового перемешивания в сообществах микроводорослей доминируют жгутиковые водоросли и другие подвижные микроорганизмы, которые способны регулировать свое положение в толще воды (Henshaw, Laybourn-Parry, 2002). На разделе фаз «лед – вода» наиболее распространенной группой являются холодолюбивые диатомовые водоросли (Burckle et al., 1988; Kirst, Wiencke, 1995; Boyd, 2002; Arrigo et al., 2012). Их клетки могут прикрепляться к нижней поверхности льда, где наиболее интенсивное освещение, и иногда образуют длинные нити, опускающиеся в толщу воды (McConville et al., 1983; Hegseth, 1992; Gutt, 1995; Poulin et al., 2014). Подо льдом также массово развиваются динофитовые водоросли (динофлагелляты) (Hegseth, 1992; Phillips, Fawley, 2002; Spilling, 2007). Существует несколько гипотез о приспособлении видов динофлагеллят к подледным условиям. Их относят к видам, для которых необходимо меньшее количество света для жизнедеятельности (Rosen, 1981). Плоская, листовидная форма динофлагеллят рода *Peridinium* наиболее эффективна для фотосинтеза подо льдом. Кроме того предполагается, что эти микроорганизмы имеют миксотрофный тип питания, позволяющий им выживать в условиях низкой освещенности, когда лед покрыт снегом (Rodhe, 1955).

Таким образом, физические условия в покрытых льдом водоемах могут создавать ниши для определенных групп фототрофных микроорганизмов (Wright, 1964), формируя уникальные сообщества, характерные для ледового периода (Vörös et al., 2009).

1.2.2. Сообщества бактерий

Бактерии вносят значительный вклад в цикл углерода и энергии и также как и микроводоросли развиваются подо льдом в морских и пресноводных водоемах (Bölter, Dawson, 1982; Sullivan, Palmisano, 1984; Delille et al., 1988; Delille et al., 1995). Показано, что бактерии усваивают растворимые органические вещества, недоступные большинству других организмов, и

являются основными объектами питания для гетеротрофных нанофлагеллят и других протистов (Ducklow, 1983; Azam et al., 1990). В водной толще основную биомассу бактерий составляют свободноживущие клетки, хотя в некоторых случаях и агрегированные достигают высоких значений (Azam et al., 1983, 1990). Более 50 % первичной продукции Южного океана минерализовано микроорганизмами (Rönnner et al., 1983; Koike et al., 1986). Таким образом, бактериальные сообщества являются ключевыми элементами в антарктической пищевой сети.

В зимний период происходит формирование подледного сообщества бактерий, обусловленного уникальными условиями среды и отличающегося от сообществ летнего периода (Delille, 1993). Подо льдом обитают психрофильные бактерии, адаптированные к низким температурам. Транскриптомный анализ подтверждает, что воздействие холодных температур вызывает ускоренную регуляцию генов, отвечающих за биосинтез жирных кислот, липополисахаридов, пептидогликана, гликозилтрансферазы и белков наружной мембраны (Gao et al., 2006; Lauro et al., 2008; Frank et al., 2011). Считается, что бактериальный рост должен быть ниже подо льдом по сравнению с периодом открытой воды, как результат низкой продукции органических субстратов (Morris, Lewis, 1992). Однако общая численность бактерий непосредственно подо льдом может варьировать от $0,04 \times 10^6$ до 55×10^6 кл./мл (табл. 1), и может превышать численность бактерий в водной толще в подледный период (Meiners et al., 2002). Бактерии не только активно развиваются подо льдом, но характеризуются высокой биохимической активностью (Delille, 1996; Bowman et al., 1997). При изучении бактериальных сообществ подледной морской воды континентального шельфа “Terre Adélie” показано, что подо льдом численность сапрофитных бактерий выше, чем в летний период и составляет около 5×10^4 колониеобразующих единиц (КОЕ) на 1 миллилитр (Delille, Rosiers, 1996). В подледных сообществах в основном доминируют палочковидные клетки, но также встречаются и клетки кокковидной формы (Mock et al., 1997).

Таблица 1 – Общая численность бактерий (ОЧБ) и объем клеток бактерий из подледных сообществ разных регионов

ОЧБ, $\times 10^6$ кл./мл	Объем клетки, мкм^3	Место отбора	Ссылка
0,05–0,5	-	Антарктический шельф	Delille, Rosier, 1996,
0,27	0,11	Арктика	Bunch, Harland, 1990
0,04–0,2	<0,39	Антарктика	Helmke, Weyland, 1995
0,1	0,09	Антарктика, прибрежная зона	Grossmann, 1994
0,57–5,51	0,03–0,13	Балтийское море	Mock et al., 1997
2,4–55	Размер клеток 0,2–2 мкм	Озеро Эри	Twiss et al., 2012

Это небольшие клетки, средние объемы которых варьируют от 0,17 до 0,35 мкм^3 (Helmke, Weyland, 1995; Mock et al., 1997).

В настоящее время работы по изучению гетеротрофных бактерий, изолированных из озер в ледовый период, являются единичными. В неглубоких озерах в подледный период бактерии способны преобразовывать летучие метаболиты из бескислородных донных вод или отложений, гуминовые вещества или аллохтонные органические вещества из водораздела (Biddanda, Cotner, 2002; Karlsson et al., 2009). Углеводородные источники энергии из отложений включают такие газы, как метан (CH_4). В нескольких исследованиях показано, что CH_4 -окисляющие бактерии очень активны в озерной воде, покрытой льдом, в сравнении со свободным ото льда периодом (Sundh et al., 2005; Wand et al., 2006). Однако основным фактором, влияющим на рост бактерий подо льдом, является доступность органического субстрата, продуцируемого микроводорослями (Vörös et al., 1996; Straškrabova et al., 2005; Vörös et al., 2009). Различные популяции бактерий в процессе развития конкурируют за питательные вещества, продуцируемые микроводорослями. На изменение структуры микробных сообществ влияет состав потребляемых ими питательных веществ.

Исследование свободноживущих и прикрепленных к частицам бактериальных сообществ в сезонно покрытом льдом озере Тифварен (Германия) указывает на то, что состав сообществ бактерий, связанных с частицами, более изменчив в течение сезонов в отличие от свободноживущих бактерий (Rösel et al., 2012). Эти данные свидетельствуют о том, что зимний период и, особенно подледные условия, существенно влияют на доступность и качество органического вещества и на изменение состава бактериальных сообществ. Численность и состав микробных сообществ изменяются и в течение всего периода ледостава. В постоянно покрытых льдом антарктических озерах сдвиги в составе сообществ бактерий зависят от стратификации водной толщи и доступности питательных веществ (Bielewicz et al., 2012). Аналогично в озере Тулик в Арктической Аляске показаны сезонные изменения в составе сообществ бактерий, связанных с изменением источника органического вещества (Stump et al., 2003). Авторы предполагают, что бактерии подо льдом подразделяются на постоянные и временные сообщества, причем последние появляются в результате поступления талой воды в верхние слои или из-за развития сообщества фитопланктона, с которым связана продукция органических субстратов (Stump et al., 2003).

Массовое развитие гетеротрофных бактерий подо льдом Рыбинского водохранилища на границе раздела фаз «лед – вода» связано с накоплением детрита диатомовой водоросли *A. islandica* (указан как *Melosira islandica*) (Korylov et al., 2010). В олиготрофном озере Стехлин на северо-востоке Германии массовое подледное развитие цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae* (Üveges et al., 2012) вызывает увеличение численности гетеротрофных бактерий до 3×10^6 кл./мл. С февраля по март увеличивается количество гетеротрофных бактерий, которые колонизируют *Aph. flos-aquae*, несмотря на низкие температуры (<4 °C). Большинство клеток бактерий прикреплено к *Aph. flos-aquae*, следовательно, они потребляют вещества, продуцируемые клетками цианобактерий. Кроме того, анализ данных секвенирования гена 16S рРНК показывает, что состав бактериальных сообществ изменяется. На поздних

стадиях цианобактериального цветения появляются бактериальные таксоны, которые не обнаружены в начале подледного цветения, указывая на то, что только специфические сообщества бактерий могут колонизировать цианобактерии на завершающих стадиях цветения (Vižić-Ionescu et al., 2014).

Таким образом, гетеротрофные бактерии успешно развиваются подо льдом. Процессы, происходящие в ледовый период, влияют на структуру подледных микробных сообществ, которые являются основой экосистемы для последующих сезонов (Hampton et al., 2017).

1.3. Современные методы исследования биоразнообразия и структуры микробных сообществ

Существует много определений термина «биоразнообразие», в данной работе под ним подразумевается показатель сложности биологической системы, разнокачественности её компонентов, включающее в себя разнообразие на генетическом, видовом и экосистемном уровнях (Лебедева, Криволицкий, 2002). Р. Уиттекером была предложена организация уровней разнообразия, которая выделяет: альфа-разнообразие, оценивающее разнообразие внутри одного сообщества; бета-разнообразие, характеризующее отношения между несколькими сообществами и гамма-разнообразие – показатель биоразнообразия на территориальном уровне, объединяющий значения альфа- и бета-разнообразия (Whittaker, 1970).

Технологии высокопроизводительного секвенирования, или секвенирования нового поколения (Next-Generation Sequencing (NGS)) способствовали значительному развитию исследований биоразнообразия микробных сообществ. Данные, полученные с помощью NGS, дают возможность получить информацию об альфа-, и о бета-разнообразии. Для бактерий показано, что если они на 97 % идентичны по гену 16S рРНК, то они относятся к одной группе (Stackebrandt, Goebel, 1994). В микробиологии используют термин флотип, который имеет нейтральный ранг, так что

филотипы могут быть описаны на разных уровнях, таких как вид, род, класс. Также используют термин операционная таксономическая единица (ОТЕ). При оценке альфа-разнообразия учитывают количество разных ОТЕ в сообществе, а также используют кривые накопления видов и индексы биоразнообразия. Кривые накопления видов графически представляют количество видов/ОТЕ, найденных в определенном биотопе, как функции от количества полученных последовательностей, таким образом, показывая глубину секвенирования. Индексы биоразнообразия рассчитываются в зависимости от видового богатства, то есть общего числа видов/ОТЕ в сообществе, и выравненности – равномерности распределения видов/ОТЕ по их обилию в сообществе (McIntosh, 1967; Whittaker, 1977). В анализе данных NGS применяют множество индексов биоразнообразия, как широко распространенные в экологии для анализа сообществ – индексы Шеннона и Симпсона, так и предложенные относительно недавно непараметрические индексы Chao1 и ACE (abundance-based coverage estimator). Большинство непараметрических индексов видового богатства основаны на оценке числа редких видов/ОТЕ, а не обильных (Chao, Chiu, 2016). Индексы Chao1 и ACE были разработаны специально для оценки очень разнообразных микробных сообществ. Индекс Chao1 использует для оценки видового богатства количество единичных и двоичных ОТЕ, в то время как ACE использует ОТЕ с 1 до 10 последовательностей (Chao, Chiu, 2016). Индекс разнообразия Шеннона учитывает число представленных видов/ОТЕ и равномерность их распределения. Значение его возрастает, как при увеличении числа видов в сообществе, так и при увеличении равенства между ними по числу последовательностей (Shannon, Weaver, 1949). Данный индекс чувствителен к размеру выборки, при его увеличении возрастает и точность результатов. Индекс Симпсона основан на определении степени доминирования каждого из представленных в биотопе видов/ОТЕ (Simpson, 1949). Индекс Симпсона широко используется экологами благодаря своей слабой зависимости от видового богатства, при этом он чувствителен к присутствию в выборке обильно встречаемых видов. Его значения обратно

пропорциональны показателям биологического разнообразия. Индекс Симпсона принимает значения от 0 (доминирование отсутствует, все виды представлены одинаковым числом особей) до 1 (доминирование абсолютное, все найденные образцы относятся к одному виду). Из-за небольших значений при расчете индекса Симпсона чаще всего используют показатель обратный ему – обратный индекс Симпсона. При максимальных значениях выравненности обилие всех видов в сообществе распределено равномерно. Высокая выравненность эквивалентна высокому разнообразию сообщества.

Бета-разнообразие показывает степень сходства или различий местообитаний с точки зрения их видового состава, а иногда и обилия видов (Whittaker, 1970). Одним из подходов оценки бета-разнообразия является сравнение видового состава различных сообществ, чем меньше общих видов в сообществах, тем выше бета-разнообразие. Оценку бета-разнообразия сообществ проводят с помощью диаграмм Венна, показывающих наличие общих и уникальных видов/ОТЕ, кроме того производят расчет коэффициентов сходства или индексов общности между сравниваемыми сообществами (Лебедева, Криволуцкий, 2002). В биологических работах чаще всего используют индексы Жаккара (Real, Vargas, 1996), Брея-Кёртиса (Bloom, 1981) и метрику UniFrac, которая является общепринятой для вычисления различий между микробными сообществами на основе филогенетической информации (Lozupone, Knight, 2005).

Высокопроизводительное секвенирование позволяет получить данные о десятках тысячах последовательностей из одной пробы и дает информацию о некультивируемых бактериях. За последние 10 лет использование NGS позволило систематически исследовать разнообразные сообщества бактериопланктона, которые населяют озера (Newton et al., 2011). Небольшое количество исследований было нацелено на изучение микробных сообществ холодных мест обитания. Исследования таксономической структуры с помощью NGS фрагментов гена 16S рРНК были проведены для сообществ ледников (Simon et al., 2009), вечной мерзлоты (Yergeau et al., 2010; Yang et al.,

2012), снега (Hell et al., 2013; Møller et al., 2013), льда (Bowman et al., 2012), пресноводного озера на северо-востоке Гренландии в период ледостава (Møller et al., 2013), арктических (Bell et al., 2011) и антарктических почв (Horn et al., 2013), Чукотского моря, залива Франклина и моря Бофорта (Kirchman et al., 2010).

Таким образом, исследование подледных микробных сообществ озера Байкал с использованием высокопроизводительного секвенирования позволит получить новую информацию о биоразнообразии и структуре микробных сообществ холодных мест обитания.

1.4. Развитие подледных микробных сообществ озера Байкал

Озеро Байкал – самое древнее (около 25 млн лет) и глубокое (1637 м) пресноводное озеро в мире, в котором сосредоточено 20 % всех мировых запасов пресной воды (Атлас..., 1993). В озере Байкал выделяют литоральную зону, где свет достигает дна озера, и пелагическую зону, где свет не достигает дна озера, которая делится на зону свала с крутым углом понижения дна и фотический слой – область, куда проникает солнечный свет (Зилов, 2009). Литоральная зона – это прибрежная часть водоема от уреза воды до нижней границы распространения высшей водной растительности, включая как дно водоема, так и водную массу, расположенную над ним. В Байкале литоральная зона простирается до глубин 15–20 м, за которыми далее следует крутой свал (Кожов, 1962). Литораль испытывает сильное динамическое воздействие водных масс по сравнению с другими зонами озера и характеризуется особыми температурными условиями (Россолимо, 1957), динамикой концентраций биогенных элементов и растворенных газов (Вотинцев, 1961; Сакирко, 2012). Данная зона не испытывает недостатка в солнечном излучении и отличается более высокими количественными характеристиками фитопланктона (Вотинцев и др., 1975; Бондаренко, Гусельникова, 1989). Пелагическая зона – это непосредственно не связанная с берегом зона открытого озера, на её долю

приходится основная часть акватории (Зилов, 2009). По гидрохимическим показателям большая часть вод пелагиали однородна, однако биогенные элементы и компоненты газов подвержены сезонным колебаниям (Вотинцев, 1961; Тарасова, Мещерякова, 1992). В зимний период становление льда в пелагической зоне происходит позже, чем в литорали, из-за медленного охлаждения большой водной массы. Вследствие наиболее сильного ветрового воздействия на поверхность льда глубоководной зоны уменьшается его заснеженность по сравнению с прибрежной зоной (Атлас..., 1993). Развитие фитопланктона в пелагиали Южного Байкала начинается подо льдом в поверхностных слоях воды (Поповская, 1991). Склоновая зона – это переходная зона между литоралью и пелагиалью озера Байкал, расположенная над крутым свалом (Кожов, 1962). Условия отличаются от литорали тем, что уже нет влияния дна, так как глубина составляет от 70 до 300 м. Вследствие этого отсутствует перемешивание водных масс за счет поступления тепла от осадков.

В отличие от других крупных озер России, таких как Ладожское, Онежское и Телецкое, Байкал ежегодно полностью покрывается льдом. Период ледостава обычно начинается с конца октября и заканчивается в середине января. Вскрытие озера ото льда начинается в конце апреля (Атлас..., 1993). Ледяной покров и заснеженность льда оказывают огромное влияние на первичную продуктивность и подледное цветение диатомовых водорослей (Moore et al., 2009). Отношения между основными группами фитопланктона очень чувствительны к изменениям ледовых условий (Semovski et al., 2000). По данным моделирования годовой изменчивости фитопланктона показано, что при массовом подледном развитии диатомовых водорослей в Южном Байкале интенсивность цветения летнего пикопланктона низкая. В Северном Байкале из-за сильной заснеженности льда зимой и более длительного ледового периода цветение диатомей происходит позже, и его интенсивность ниже. Биомасса же летнего пикопланктона увеличивается и составляет бóльшую часть общей годовой продукции (Semovski et al., 2000). Толщина ледового покрова достигает максимальных значений в конце марта – начале апреля, варьируя от

года к году в пределах 50–110 см (Shimaraev et al., 1994) в зависимости от температуры воздуха (Livingston, 1999; Magnuson, 2000; Todd, Mackay, 2003; Kouraev et al., 2007). Однако, несмотря на свою толщину, байкальский лед очень прозрачный. При полностью чистой от снега поверхности, его отражающая способность составляет 29–49 % (Верболов, 1965), а пропускающая способность не более 40 % (Шерстянкин, 1975), соответственно в воду проникает около 10–30 % солнечной радиации. При наличии снежного покрова толщиной 2,5 см это значение уменьшается примерно в 10 раз (Granin et al., 2000; Jewson et al., 2009). В январе – феврале свежий снег отражает до 70 % солнечной энергии, в апреле отражающая способность снега понижается. Соответственно, зимой через прозрачный лед озера в зависимости от его заснеженности проходит от 1 до 30 % солнечной радиации (Шерстянкин, 1975). Толщина снежного покрова по всей поверхности льда озера Байкал неоднородна. Наибольшие значения снежного покрова приблизительно 20–30 см отмечены на прибрежных участках в южной котловине озера, вдоль юго-восточного побережья (Волошин, 2009). Разная заснеженность ледового покрова способствует неравномерному прогреву воды на границе «лед – вода», за счет чего под влиянием геострофической циркуляции усиливаются подледные течения в верхних слоях воды (Жданов и др., 2002). На разделе фаз «лед – вода» температура воды озера Байкал близка к 0 °С и обычно не выше 0,1–0,2 °С (Галазий, 2004). Увеличение температуры происходит с глубиной. Показано, что на глубинах 0–20 м средняя температура изменяется с января по апрель от 0,04 до 0,66 °С (Гранин и др., 1999).

Важную роль в развитии подледных сообществ озера Байкал, в частности микроводорослей, играет конвекция, поддерживающая клетки в фотической зоне (Reynolds, 1984; Granin et al., 2000; Jewson et al., 2010). Описано два механизма генерации конвекции: за счет повышения минерализации воды на разделе фаз «лед – вода» в феврале – марте и за счет повышения температуры подледного слоя воды в марте – апреле (Гранин и др., 1999). Минерализация льда Байкала составляет 10–20 % от минерализации воды (Аверин и др., 1990).

В процессе нарастания льда происходит его высаливание, растворенные вещества поступают в подледную воду, за счет чего происходит увеличение её плотности, создается градиент концентраций и перемешивание водной массы (Granin et al., 2000). Позднее, когда температура подледной воды повышается из-за увеличения инсоляции, образуется температурный градиент, который приводит к повторному перемешиванию (Гранин и др., 1999).

В подледный период в озере Байкал содержание CO_2 максимально в январе – феврале (Вотинцев, 1961; Мизандронцев, Мизандронцева, 1995). Снижение концентрации углекислого газа происходит к концу ледового периода в апреле (Домышева и др., 2016). Сезонные изменения рН обратно пропорциональны изменению содержания CO_2 (Мизандронцев и др., 2003). Значение рН в поверхностном слое озера изменяется от 7,7 до 8,3, а во время интенсивной вегетации микроводорослей может повышаться до 8,7 (Вотинцев, 1961; Вотинцев и др., 1975). Содержание O_2 в подледный период тесно связано с развитием фитопланктона. Концентрация O_2 в подледный период в поверхностном слое может возрастать до 13–14 мг/л, что составляет зимний кислородный максимум, в сравнении летний максимум значительно ниже – не более 12 мг/л (Вотинцев, 1961; Голобокова и др., 2009). Во время массового цветения диатомей может происходить перенасыщение воды O_2 в поверхностном слое. Снижение концентрации O_2 в верхних слоях происходит в непродуктивные годы в марте – начале апреля и продолжается до конца мая – начала июня, создавая весенний минимум. Содержание фосфатов и нитратов зависит от развития фитопланктона и от перемешивания водных масс. Максимальные концентрации фосфатов (приблизительно 0,027 мг/л) в зимний период отмечены в январе – феврале (Вотинцев, 1961; Голобокова и др., 2009; Домышева и др., 2016). В марте – апреле, в период цветения микроводорослей, происходит снижение содержания фосфатов, а к концу апреля концентрация фосфатов минимальна. В распределение подо льдом нитратов в целом соблюдаются такие же закономерности, как для фосфатов, однако есть некоторые различия. Вследствие того, что процесс нитрификации происходит

медленнее, чем минерализация органических форм фосфора, весенний максимум нитратов устанавливается на месяц позже в марте (Голобокова и др., 2009). Содержание в воде нитритного и аммиачного азота подо льдом можно отметить только в конце цветения, когда происходит массовое отмирание микроводорослей и происходит заметный рост органического вещества (Вотинцев, 1961). Максимальные концентрации другого биогенного элемента – кремния, отмечены в декабре – январе, а в феврале – марте, с началом вегетации весенних форм диатомовых водорослей, начинается снижение концентрации кремния до весеннего минимума в апреле (Вотинцев, 1961).

Подледное цветение в озере Байкал было впервые описано в работах А. П. Скабичевского и В. Н. Яснитского (Скабичевский, 1929; Яснитский, 1930). Начало развития подледных сообществ происходит с конца февраля – начала марта и продолжается до вскрытия озера ото льда в апреле – мае (Кожов, 1955). В подледный период на разделе фаз «лед – вода» показано развитие диатомовых водорослей *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen (Bondarenko et al., 2006), которые прикрепляются к нижней поверхности льда и формируют длинные тяжи. Динофлагелляты рода *Gymnodinium* развиваются как в кавернах во льду, так и на нижней поверхности льда (Оболкина и др., 2000) и способны достигать такого же уровня биомассы, как и диатомовые водоросли (Kozhova, Izmet'eva, 1998). К обитанию во льду Байкала приспособлены также другие динофлагелляты – холодолюбивый байкальский эндемик *Peridinium baicalense* Kiss. et Zwetkow (Бондаренко и др., 2004). Увеличение развития подледного сообщества происходит в период распада льда, так как водоросли начинают интенсивно развиваться только при появлении воды в межкристаллических порах (Оболкина и др., 2000). В начале мая лед в южной котловине озера начинает распадаться, что приводит к освобождению водорослей ото льда и выходу их в водную толщу (Поповская, 1983). Эти макроагрегаты способны свободно находиться в водной толще некоторое время, постепенно опускаясь ко дну, где становятся основным пищевым ресурсом для зоопланктона (Bondarenko et al., 2006; Melnik et al.,

2008). По данным филогенетического анализа динофлагелляты *Gymnodinium baicalense* N. L. Antipova имеют близких родственников в Северном Ледовитом океане (Annenkova, 2013). Арктические динофлагелляты, как и байкальские, развиваются в воде подо льдом. Интересно, что *G. baicalense* образует одну кладу с *G. aureolum*, а не с *G. fuscum* из олиготрофных пресных вод (Annenkova, 2013). Вид *G. aureolum* распространен в умеренных и субарктических морских экосистемах и вызывает цветение воды (Nielsen, Tønseth, 1991). В фотическом слое в подледный период показана вегетация различных микроводорослей: диатомовых (Скабичевский, 1929; Яснитский, 1930; Измestьева и др., 2006; Jewson et al., 2008; Jewson et al., 2009; Shimaraeva et al., 2010; Jewson et al., 2010), динофитовых (Помазкина и др., 2010), хризофитовых (Straškrábová et al., 2005), криптофитовых (Straškrábová et al., 2005) и зеленых (Измestьева и др., 2006).

Весеннее увеличение биомассы фитопланктона подо льдом в озере Байкал приводит к увеличению биомассы бактерий. Гетеротрофные бактерии потребляют примерно 20–40 % от ежедневной первичной продукции в верхних слоях воды (Straškrabova et al., 2005). Бактериальные сообщества, развивающиеся на нижней границе раздела фаз «лед – вода», ранее не изучались. Однако в нескольких работах проведены исследования бактериальных сообществ ледовых кернов и водной толщи в период ледостава озера. Э. А. Максимовой и В. Н. Максимовым в 1969 г. показано, что апреле образуется первый годовой максимум численности микроорганизмов (768 тыс. кл./мл) в слое 0–50 м (Максимова, Максимов, 1972). В подледный период общая численность бактерий в водной толще в слоях с высокой первичной продукцией (0–50 м) выше, чем в более глубоких слоях (Ahn et al., 1999; Straškrábová et al., 2005), и может составлять от $0,5 \times 10^6$ до $1,5 \times 10^6$ кл./мл (Straškrábová et al., 2005). ОЧБ в толще льда изменяется от $0,1 \times 10^5$ до $2,2 \times 10^5$ кл./мл (Bondarenko et al., 2012). В сообществах водной толщи и во льду преобладают небольшие короткие палочки, объемы которых варьируют от 0,034 до 0,104 мкм³. В сообществах байкальского льда обнаружены

свободноживущие бактерии и агрегированные в длинные нити и бесформенные колонии (Bondarenko et al., 2012). Численность культивируемых органотрофных бактерий подо льдом на глубинах до 200 м изменяется от 10 до 100 КОЕ/мл (Straškrábová et al., 2005). Подо льдом на глубинах 1 м и 400 м в таксономическом составе бактериальных сообществ методом флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) выявлены *Gamma*proteobacteria (27 %), *Alpha*proteobacteria (17 %), *Beta*proteobacteria и *Cytophaga-Flavobacterium* (по 2 %), однако доминирующими таксонами являются неидентифицированные эубактерии (30 %) (Ahn et al., 1999).

Таким образом, граница раздела фаз «лед – вода» в озере Байкал представляет собой особый биотоп, характеризующийся физико-химическими условиями, которые отличаются от водной толщи в ледовый период и в период открытой воды. На нижней поверхности льда развиваются подледные микробные сообщества, основными компонентами которых являются бактерии и микроводоросли. Поэтому представляется актуальным комплексное исследование структуры, динамики и условий развития подледных микробных сообществ озера Байкал с использованием методов микроскопии, микробиологии и молекулярной биологии.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объекты исследования

Материалами для исследования были пробы подледных микробных сообществ, отобранные в южной котловине озера Байкал (полуразрез Варначка–Танхой в районе поселка Большие Коты) в литоральной, склоновой и пелагической зонах (рис. 3; табл. 2). Исследования были проведены с 2010 по 2015 гг. в период ледостава с февраля по апрель и в период вскрытия озера ото льда в мае 2013, 2015 гг. (см. табл. 2). Периодичность и время отбора подледных проб зависели от ледовой обстановки, времени ледостава и вскрытия озера ото льда. Образование станowych трещин и торосов также создавало трудности выезда на лед. В связи с этим период отбора проб в разные годы варьировал, а в 2014 из-за сложной ледовой обстановки подледные пробы отобраны не были.

Отбор проб проводили совместно с сотрудниками группы водолазных исследований ЛИН СО РАН под руководством с.н.с. И. В. Ханаева. Пробы воды пограничного слоя раздела фаз «лед – вода» отбирали с поверхности льда вокруг майны при помощи шприцов объемом 150 мл путем скольжения шприца по поверхности льда, радиус отбора составлял 20 м. Пробы подледной воды с глубины 10 м отбирали при помощи батометра Нискина. Материал объемом 3 л отбирали в стерильные флаконы. В период после вскрытия озера ото льда пробы были отобраны с борта научно-исследовательского судна «Академик В. А. Коптюг» с помощью системы батометров карусель SBE 32 (Carousel Water Sampler, “Sea Bird Electronics, Inc.”, США). Пробы отбирали из фотического слоя воды с глубин 0, 5, 10, 15, 20, 25 м, затем объединяли в один образец (см. табл. 2).

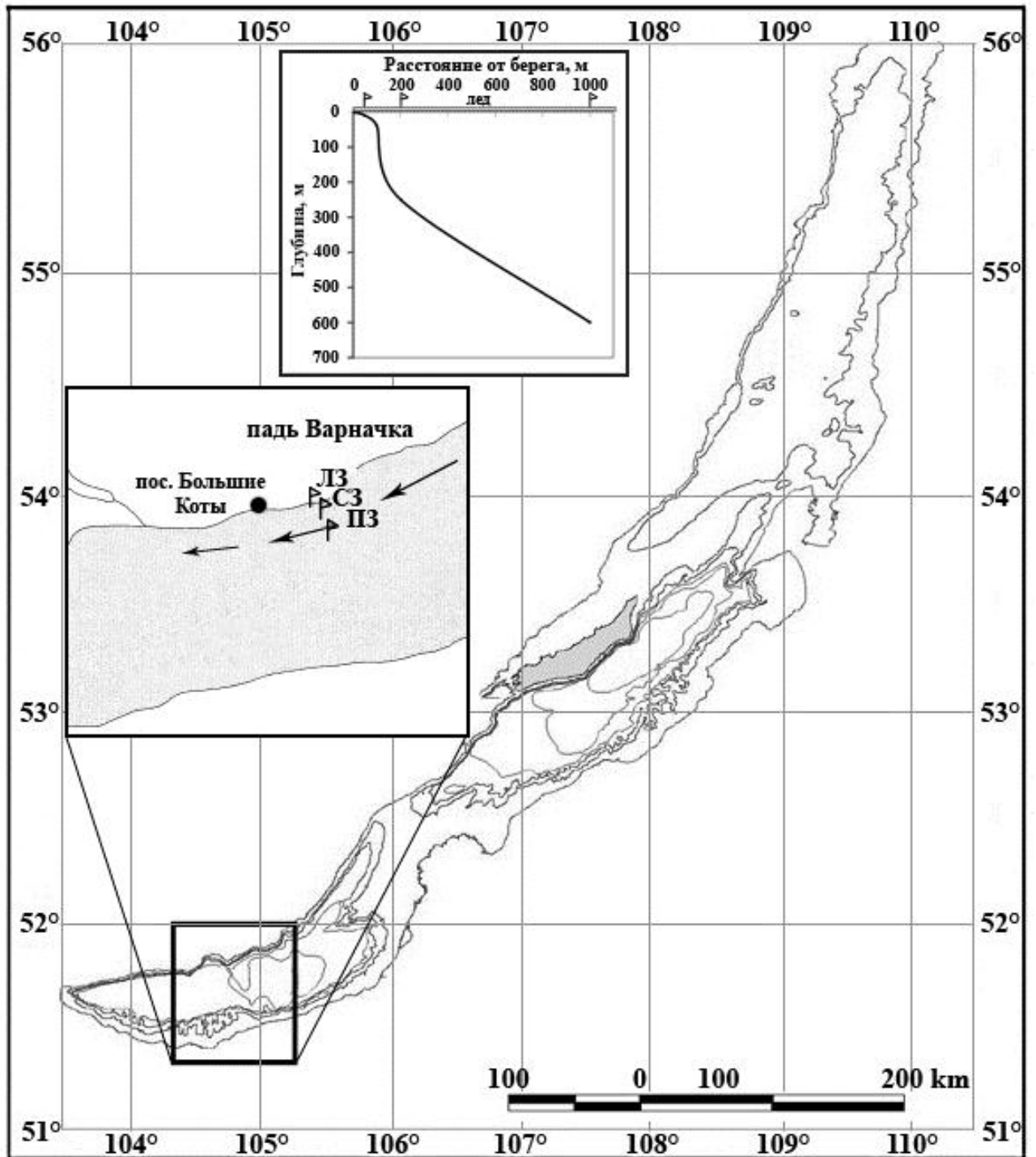


Рисунок 3 – Карта-схема станций отбора проб в озере Байкал (южная котловина) и профиль глубины в местах отбора проб. ЛЗ – литоральная зона, СЗ – склоновая зона и ПЗ – пелагическая зона. Стрелками указано направление подледных течений (по Сокольникову, 1964).

Таблица 2 – Характеристика мест отбора проб подледных микробных сообществ

Зона	Расстояние от берега, (широта; долгота)	Глубина озера в месте отбора	Дата отбора подледных проб	Дата отбора проб после вскрытия ото льда
Литоральная	80 м (51°54'08.0''; 105°06'10.8'')	5–40 м	24.04.10 03.03.11 18.03.11 01.04.11 14.03.12 28.03.12 08.04.12 26.02.13 13.03.13 28.03.13 10.04.13 25.03.15	28.05.13
Склоновая	200 м (51°54'00.9''; 105°06'06.0'')	250 м	24.04.10 03.03.11 18.03.11 01.04.11 14.03.12 28.03.12 08.04.12 26.02.13 13.03.13 28.03.13 10.04.13 25.03.15	28.05.13
Пелагическая	1000 м (51°54'37.1''; 105°05'45.5'')	600 м	03.03.11 18.03.11 01.04.11 14.03.12 28.03.12 08.04.12 26.02.13 13.03.13 28.03.13 10.04.13 25.03.15	28.05.13 29.05.15

2.2. Методы исследования

Для подсчета общей численности и биомассы микроводорослей отбирали 100 мл пробы, фиксировали раствором Люголя (конечная концентрация KI – 0,66 %, I₂ – 0,33 %) (Utermöl, 1958; Гусева, 1959). Концентрирование проб проводили методом отстаивания и последующего сифонирования до объема 30 мл. Подсчет микроводорослей проводили на световом микроскопе AxioStar Plus (“Zeiss”, Германия) при увеличении в ×200 и в ×400 в двух повторностях. Численность рассчитывали по методике Г. В. Кузьмина (Кузьмин, 1975). Биомассу рассчитывали по методу «истинного объема» клеток (Макарова, Пичкилы, 1970; Белых и др., 2011), объем клетки каждого вида водорослей устанавливали по средним размерам, измеренным по микрофотографиям (программа Axiovision, “Carl Zeiss”, Германия).

Для определения видового состава диатомовых водорослей пробы обрабатывали 30 % раствором перекиси водорода при 80 °С в термостате в течение 2 ч, после чего оставляли на ночь во выключенном термостате, осадок пятикратно промывали дистиллированной водой с последующим центрифугированием при 13200 об./мин (Eppendorf MiniSpin, Rotor F-45-12-11, “Eppendorf”, Германия). Материал наносили на столик для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) и напыляли золотом в вакуумной установке SDC 004 (“Balzers”, Лихтенштейн). Препараты анализировали на сканирующем электронном микроскопе FEI Company Quanta 200 (“FEI Company”, США). Определение видового состава проводили по атласам-определителям (Белых и др., 2011; Поповская и др., 2011).

Для определения общей численности бактерий (ОЧБ) пробы фиксировали раствором глутарового альдегида (конечная концентрация 2,5 %), по 1 мл пробы окрашивали флуорохромным красителем ДАФИ (4,6-диамино-2-фенилиндол) (“Sigma-Aldrich”, США) (конечная концентрация 1 мкг/мл), выдерживали в течение 2–3 мин (Porter, Feig, 1980; Nagata, 1994). Пробы фильтровали через поликарбонатные фильтры с диаметром пор 0,2 мкм

(“Whatman”, США), окрашенные суданом черным, при помощи фильтровальной установки (“Sartorius”, Германия). Фильтры промывали стерильной водой, помещали на предметное стекло в каплю иммерсионного нефлуоресцирующего масла («МиниМед», Россия), выдерживали в темноте 20 мин. Анализ полученных препаратов проводили с помощью инвертированного эпифлуоресцентного микроскопа Axiovert 200 (“Zeiss”, Германия) с ультрафиолетовой лампой HBO 50W/AC ASRAM при спектре возбуждения 365 нм. Для подсчета бактериальных клеток просматривали не менее 20 полей зрения на образец, вычисление ОЧБ проводили по формуле:

$$X = \frac{a \times 10^6 \times b}{c \times d \times e} ,$$

где a – площадь фильтра (мм^2); b – число подсчитанных бактерий; c – площадь микрометра (мкм^2); d – объем наносимого препарата (мл); e – число просчитанных полей зрения (Gerhardt, 1981).

Результаты статистически обработаны в программе Microsoft Excel 2007. Микрофотографии получали камерой Penguin 600CL (Pixera, США) с программным обеспечением Carl Zeiss AxioSet (<http://carl-zeiss-axioSet.software.informer.com/>).

Для культивирования органотрофных бактерий использовали рыбопептонный агар, разбавленный в 10 раз (РПА:10) (г/л: сухой питательный агар – 5; агар бактериологический – 13,5) (Горбенко, Дзюбан, 1992). Для культивирования олиготрофных бактерий, использовали диатомовый агар (ДА) – оригинальную среду, где в качестве источника органического вещества был гидролизат диатомовых водорослей, по методике, предложенной Ю. Р. Захаровой с соавт. (Захарова и др., 2010). Посевы выполняли глубинным способом в 3-х повторностях и культивировали при 4 и 25 °С. Учет численности колоний и выделение чистых культур бактерий проводили согласно общепринятым методикам (Практикум..., 2005). Чистые культуры

получали в серии пересевов методом истощающего штриха до отдельных колоний.

Определение морфологических свойств бактерий проводили путем микроскопирования мазков, окрашенных по методу Грама (Практикум..., 2005) с помощью светового микроскопа Axiostar Plus (“Carl Zeiss”, Германия) при увеличении $\times 1000$ с иммерсионным маслом. Размеры объектов измеряли с помощью программного обеспечения Axiovision Real time.

Определение ферментативных активностей. Для определения *амилолитической активности* использовали крахмальный агар со следующим составом (г/л): K_2HPO_4 – 0,5; KH_2PO_4 – 0,5; $MgSO_4 \times 7H_2O$ – 0,2; $(NH_4)_2SO_4$ – 0,2; растворимый крахмал – 10; агар – 15; pH среды 6,8–7 (Практикум..., 2005). Гидролиз крахмала оценивали после обработки среды раствором Люголя. Зона гидролиза крахмала оставалась бесцветной или приобретала красно-бурую окраску. Для проверки на *протеолитическую активность* использовали в качестве субстрата желатин и молочный агар (Практикум..., 2005). Гидролиз желатина отмечали визуально, интенсивность измеряли в миллиметрах от края колонии до границы зоны гидролиза. Гидролиз казеина определяли по зоне просветления среды вокруг штриха. *Фосфолипазную активность* тестировали с использованием среды с яичным желтком. Наличие фосфолипазы определяли по зоне просветления среды вокруг колонии. *Для определения каталазной активности* непосредственно на бактериальные колонии наносили капли перекиси водорода. О наличии каталазы свидетельствует образование пузырьков газа («вскипание») на штрихе.

Для выделения ДНК из природных проб и чистых культур использовали модифицированный метод фенол-хлороформной экстракции (Marmur, 1961; Zakharova et al., 2013a). Для этого природные пробы (объемом 1,5 л) осаждали на 0,2 мкм поликарбонатные фильтры диаметром 47 мм (“Whatman”, США) при помощи фильтровальной установки («Владисарт», Россия). Материалы с фильтров смывали 5 мл TE-буфера (10 мМ Трис–HCl, pH 7,5; 1 мМ ЭДТА) в стерильные флаконы и хранили при минус 70 °С. Оттаивание проб проводили

на льду, затем центрифугировали 30 мин при 4 °С и 16100 g (Eppendorf 5415R, Германия), супернатант сливали, к полученному осадку добавляли 400 мкл ТЕ-буфера и лизоцим (конечная концентрация 1 мг/мл). Для выделения ДНК из чистых культур бактерий биомассу суточной культуры собирали со скошенного агара в 1 мл ТЕ-буфера, центрифугировали 30 мин при 4 °С и 16100 g, сливали супернатант, к осадку добавляли 400 мкл ТЕ-буфера и лизоцим (конечная концентрация 1 мг/мл). Лизировали образцы в течение 1 часа при температуре 37 °С, затем 10 мин с добавлением 10 % ДДС-Na (конечная концентрация 1 %). Однократно замораживали при минус 20 °С и оттаивали при 56 °С. Очистку лизата проводили, добавляя равный объем фенола, насыщенного ТЕ-буфером (рН 8,0), центрифугировали 10 мин при 4 °С и 16100 g, отбирали верхнюю фазу, затем добавляли равный объем смеси фенол : хлороформ : изоамиловый спирт (25:24:1), центрифугировали 10 мин при тех же условиях, отбирали верхнюю фазу и обрабатывали равным объемом смеси хлороформ : изоамиловый спирт (24:1), центрифугировали 10 мин при тех же условиях, отбирали верхнюю фазу. Нуклеиновые кислоты осаждали 1/10 объема 3 М ацетата натрия (рН 5,2) и двумя объемами 96 % этилового спирта, выдерживали ночь при минус 20 °С, затем центрифугировали 30 мин при 4 °С и 16100 g, дважды промывали 70 % этиловым спиртом и высушивали на воздухе, осадок нуклеиновых кислот растворяли в 100 мкл ТЕ-буфера. Список образцов ДНК, выделенных из подледных микробных сообществ, указан в таблице 3.

Амплификацию гена 16S rPHK чистых культур проводили с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с универсальными эубактериальными праймерами 27F и 1350R (табл. 4). Для проведения ПЦР использовали набор для амплификации «АмплиСенс®» (“Amplisens”, Россия). Реакционная смесь (20 мкл) содержала: ПЦР-смесь-2-red (1×ПЦР-буфер; 0,1 ед./мкл *Taq*-ДНК полимеразы; 2,2 mM Mg²⁺; крезол красный) – 8 мкл; dNTP-mix – 0,4 мкл; по 0,4 мкл соответствующих праймеров; H₂O стерильную – 8,8 мкл и ДНК чистой культуры в качестве матрицы. Для контроля чистоты реактивов каждая ПЦР сопровождалась отрицательным контролем, не содержащим ДНК матрицы.

Таблица 3 – Характеристика образцов ДНК, выделенных из подледных микробных сообществ

Идентификатор образца	Место отбора пробы	Зона отбора пробы	Дата отбора пробы	Концентрация ДНК, мкг/мл	Секвенированный фрагмент 16S рРНК и праймеры
1	2	3	4	5	6
ПС-ЛЗ-030311	раздел фаз «лед – вода»	литоральная	03.03.11	13,77	V3 (U341F / U515R)
ПС-СЗ-030311	раздел фаз «лед – вода»	склоновая	03.03.11	854,12	V3 (U341F / U515R)
ПС-ПЗ-030311	раздел фаз «лед – вода»	пелагическая	03.03.11	207,35	V3 (U341F / U515R)
ПС-ЛЗ-180311	раздел фаз «лед – вода»	литоральная	18.03.11	558,5	V3 (U341F / U515R)
ПС-СЗ-180311	раздел фаз «лед – вода»	склоновая	18.03.11	667,5	V3 (U341F / U515R)
ПС-ПЗ-180311	раздел фаз «лед – вода»	пелагическая	18.03.11	524	V3 (U341F / U515R)
ПС-ЛЗ-010411	раздел фаз «лед – вода»	литоральная	01.04.11	242,85	V3 (U341F / U515R)
ПС-СЗ-010411	раздел фаз «лед – вода»	склоновая	01.04.11	371,5	V3 (U341F / U515R)
ПС-ПЗ-010411	раздел фаз «лед – вода»	пелагическая	01.04.11	11,57	V3 (U341F / U515R)
ПС-ЛЗ-260213	раздел фаз «лед – вода»	литоральная	26.02.13	47,952	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-СЗ-260213	раздел фаз «лед – вода»	склоновая	26.02.13	70,248	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-ПЗ-260213	раздел фаз «лед – вода»	пелагическая	26.02.13	91,136	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-ЛЗ-130313	раздел фаз «лед – вода»	литоральная	13.03.13	298	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-СЗ-130313	раздел фаз «лед – вода»	склоновая	13.03.13	132,87	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-ПЗ-130313	раздел фаз «лед – вода»	пелагическая	13.03.13	94,98	V3–V4 (U341F / U785R)

1	2	3	4	5	6
ПС-ЛЗ-280313	раздел фаз «лед – вода»	литоральная	28.03.13	292,405	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-СЗ-280313	раздел фаз «лед – вода»	склоновая	28.03.13	10,7925	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-ПЗ-280313	раздел фаз «лед – вода»	пелагическая	28.03.13	9,579	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-ЛЗ-100413	раздел фаз «лед – вода»	литоральная	10.04.13	555,3625	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-СЗ-100413	раздел фаз «лед – вода»	склоновая	10.04.13	105,295	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-ПЗ-100413	раздел фаз «лед – вода»	пелагическая	10.04.13	66,2025	V3–V4 (U341F / U785R)
ФС-ЛЗ-280513	фотический слой	литоральная	28.05.13	4,567	V3–V4 (U341F / U785R)
ФС-СЗ-280513	фотический слой	склоновая	28.05.13	5,412	V3–V4 (U341F / U785R)
ФС-ПЗ-280513	фотический слой	пелагическая	28.05.13	6,145	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-ЛЗ-250315	раздел фаз «лед – вода»	литоральная	25.03.15	1219,57	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-СЗ-250315	раздел фаз «лед – вода»	склоновая	25.03.15	473,795	V3–V4 (U341F / U785R)
ПС-ПЗ-250315	раздел фаз «лед – вода»	пелагическая	25.03.15	404,53	V3–V4 (U341F / U785R)
ПВ-ЛЗ-250315	подледная вода	литоральная	25.03.15	44,695	V3–V4 (U341F / U785R)
ПВ-СЗ-250315	подледная вода	склоновая	25.03.15	54,55	V3–V4 (U341F / U785R)
ПВ-ПЗ-250315	подледная вода	пелагическая	25.03.15	21,106	V3–V4 (U341F / U785R)
ФС-ПЗ-250315	фотический слой	пелагическая	29.05.15	21,685	V3–V4 (U341F / U785R)

Аmplификацию проводили в автоматическом амплификаторе «БИС» М-111 («БИС-Н», Новосибирск) в следующем режиме: 94 °С – 2'; 94 °С – 30", 55 °С – 40", 72 °С – 50" – 25 циклов; 72 °С – 2'. Полученные продукты амплификации анализировали с помощью электрофореза в 1 % агарозном геле в 1×ТАЕ-буфере (40 мМ Трис-ацетат; 1 мМ ЭДТА; рН 7,6), окрашенном бромистым этидием (конечная концентрация 2 мкг/мл), и визуализировали в ультрафиолетовом свете. Размеры полученных ПЦР продуктов определяли, сравнивая скорость их миграции в геле с маркерной ДНК известного размера (GeneRuler™ 1 kb DNA Ladder Plus, "Fermentas", США). Очистку ДНК и определение первичной структуры полученных фрагментов проводили в ЦКП «Геномика» (г. Новосибирск). Секвенирование по Сенгеру проводили с помощью набора BigDye Terminator Ready Reaction Cycle Sequencing Kit ("Applied Biosystems", США) с праймерами 27F и 500L (табл. 4). Полученные продукты реакции анализировали на приборе ABI 3130 XL Genetic Analyser.

Таблица 4 – Универсальные эубактериальные праймеры на участки гена 16S рРНК, используемые в работе

Название	Последовательность 5' – 3'	Источник
27F	AGA GTT TGA TCM TGG CTC AG	Lane et al., 1985; Denisova et al., 1999
500L	CGT GCC AGC AGC CGC GGT AA	
1350R	GAC GGG CGG TGT GTA CAA G	
U341F	CCT ACG GGR SGC AGC AG	Wang, Qian, 2009
U515R	TTA CCG CGG CKG CTG VCA C	Gumerov et al., 2011
U785R	GGA CTA CCV GGG TAT CTA AKC C	Gao et al., 2010

Аmplификация фрагментов гена 16S рРНК для пиросеквенирования. Для образцов ДНК, выделенных из проб подледных микробных сообществ 2011 г., амплификацию фрагмента гена 16S рРНК, содержащего один варибельный район V3, проводили с использованием эубактериальных праймеров U341F и U515R (см. табл. 3, 4). Для образцов ДНК, выделенных из проб подледных микробных сообществ, сообществ подледной воды и фотического слоя 2013 и

2015 г. амплификацию фрагмента гена 16S рРНК, содержащего два переменных района V3–V4, проводили с использованием эубактериальных праймеров U341F и U785R (см. табл. 3, 4). К праймеру U341F был присоединен индивидуальный баркод, уникальный для каждого образца. Для проведения ПЦР использовали набор для амплификации «АмплиСенс®», реакционная смесь имела тот же состав, как и при амплификации гена 16S рРНК чистых культур и была приготовлена в четырех повторностях. Для контроля чистоты реактивов каждая ПЦР сопровождалась отрицательным контролем. Реакцию проводили в автоматическом амплификаторе Agilent SureCycler 8800 (“Agilent Technologies”, США) в следующем режиме: 96 °С – 2’; 96 °С – 30”, 58 °С – 45”, 72 °С – 40” – 25 циклов; 72 °С – 10’. Полученные продукты амплификации анализировали с помощью электрофореза в 0,8 % агарозном геле в 1×ТАЕ-буфере, окрашенном бромистым этидием (конечная концентрация 2 мкг/мл), и визуализировали в ультрафиолетовом свете. Размеры полученных фрагментов ДНК определяли, сравнивая с маркерной ДНК известного размера (GeneRuler™ 100 bp DNA Ladder Plus, “Fermentas”, США). Полосы, соответствующие по размерам анализируемым фрагментам гена, вырезали из геля, четыре повторности объединяли в один образец для пиросеквенирования. Пиросеквенирование полученных фрагментов проводили на платформе GS FLX 454 (“Roche”, США) в Лимнологическом институте СО РАН (г. Иркутск) с использованием реагентов серии Titanium по протоколу “GS FLX Titanium Sequencing Method Manual” в соответствии с рекомендациями производителя.

Филогенетический анализ фрагментов гена 16S рРНК чистых культур.

Полученные нуклеотидные последовательности с праймеров 27F и 500L были объединены в контиги со средней длиной 1300 п.н. Филогенетический анализ проводили путем поиска гомологичных последовательностей в международном банке данных (GenBank), с помощью программы BLASTN (Altschul et al., 1997) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast>); выравнивание проводили с использованием алгоритма программы CLUSTAL W (<http://www.genebee.msu.su/clustal>). Филогенетическое дерево было построено с использованием метода объединения

ближайших соседей (neighbor-joining) (Saitou, Nei, 1987) на основе «двухпараметрической дистанции Кимуры» (англ. Kimura 2-parameter distance, K2P) (Kimura, 1980) в программе MEGA версия 6 (Tamura et al., 2013). Показатель достоверности порядка ветвления определяли на основании “bootstrap”-анализа 100 альтернативных деревьев.

Для анализа данных пиросеквенирования использовали пакет программного обеспечения Mothur v1.35.1 (Schloss et al., 2009). Полученные последовательности анализировали по алгоритму Pyronoise (Quince et al., 2011), для устранения ошибок отбирали последовательности протяженностью более 150 п.н. Полученные последовательности выравнивали на бактериальные гены 16S рРНК из базы данных Silva (http://www.mothur.org/wiki/Silva_reference_files). Пре-кластеризацию осуществляли для упрощения набора данных путем группировки последовательностей, отличающихся на два нуклеотида. Выявление химерных последовательностей проводили по алгоритму UCHIME (Edgar et al., 2011). Для таксономического анализа классификацию полученных чтений проводили по таксономии базы данных Silva release 123 (Pruesse et al., 2007) при доверительном пороге 80 %. Полученные последовательности группировали в операционные таксономические единицы (ОТЕ) с генетической дистанцией 0,03. Анализ альфа- и бета-разнообразия выполняли в программе Mothur. Были построены кривые накопления видов, диаграммы Венна на основе выявленных ОТЕ, рассчитаны индексы видового богатства (Chao1 и ACE) и разнообразия (обратный индекс Симпсона и индекс Шеннона).

Таксономическую идентификацию наиболее обильных ОТЕ, к которым относится не менее 300 последовательностей, проводили в результате их сравнения с нуклеотидными последовательностями 16S рРНК из базы данных GenBank с помощью программы BLASTN, отбирали последовательность с идентичностью не менее 97 %. Выравнивание нуклеотидных последовательностей проводили с помощью алгоритма CLUSTAL W. Филогенетические деревья были построены с использованием метода объединения ближайших соседей на основе «двухпараметрической дистанции Кимуры» в программе MEGA версия 6.

Показатель достоверности порядка ветвления определяли на основании “bootstrap”-анализа 100 альтернативных деревьев.

Для характеристики бета-разнообразия сообществ применяли программу Mothur v.1.35.1 и пакеты языка программирования R 2.4-3. Phyloseq (McMurdie, Holmes, 2013) и Vegan (Oksanen et al., 2017). Встречаемость ОТЕ была нормализована относительно глубины секвенирования каждого образца. ОТЕ были отфильтрованы по следующим критериям: доля образцов, в которых встречаются ОТЕ $\geq 0,3$; коэффициент вариации (CV) встречаемости ОТЕ ≥ 1 ; размер ОТЕ ≥ 5 последовательностям. Был проведен анализ образцов методом PCoA (Principal Coordinates Analysis) и кластерным анализом на основе представленности ОТЕ и генетических дистанций между ними в образцах, используя индекс сходства Брея–Кёртиса и weighted UniFrac, рассчитанные в Mothur. Результаты представлены в виде PCoA плотов и UPGMA дендрограмм.

Данные запусков были депонированы в архив GenBank, секцию (SRA) под следующими номерами доступа: SRR1793418 и SRR3999046.

Характеристика физических показателей. В ледовый период температуру на границе раздела фаз «лед – вода» измеряли при помощи специального портативного термодатчика, разработанного в лаборатории Гидрологии и гидрофизики ЛИН СО РАН главным специалистом по электронике К. М. Кучером. Температуру подледной воды измеряли с использованием электронного термометра с выносным датчиком. Толщину льда и толщину снежного покрова измеряли при помощи рулетки. Заснеженность поверхности льда в районах проведения исследований определяли визуально отношением площади покрытых снегом участков льда к площади ледяного покрова.

Определение химических компонентов (фосфата, азота, кремния и органического вещества) в пробах воды проводили сотрудники лаборатории Гидрохимии и химии атмосферы ЛИН СО РАН к.г.н. В. М. Домышева, к.г.н. М. В. Сакирко и гл. спец. Н. В. Башенхаева. Для определения концентрации фосфатов использовали спектрофотометрический метод с образованием фосфорномолибденовой гетерополикислоты с последующим восстановлением её

хлористым оловом (погрешность метода 5 %) (Практическое руководство..., 1980). Содержание нитратов определяли с сульфифеноловым раствором (погрешность метода 5 %) (Практическое руководство..., 1980). Для определения содержания кремния использован метод, основанный на измерении интенсивности окраски жёлтой кремнемолибденовой гетерополикислоты (погрешность метода 5 %) (Руководство..., 2009). Общее содержание органического вещества определяли по бихроматной окисляемости (Руководство..., 1977). Значения pH определяли с помощью pH-метра «Эксперт-001» («Эконик-эксперт», Москва).

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ В ПОДЛЕДНЫХ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЮЖНОГО БАЙКАЛА

В подледный период на разделе фаз «лед – вода» создаются благоприятные условия для развития микроводорослей, формирующих подледное цветение. Известно, что в Байкале микроводоросли начинают развиваться практически сразу после замерзания озера в конце января – начале февраля, однако пик их развития происходит в марте (Вотинцев и др., 1975).

В результате проведенных исследований показано, что в 2010–2015 гг. в Южном Байкале (полуразрез Варначка – Танхой) на границе раздела фаз «лед – вода» развивались сообщества с доминированием разных видов микроводорослей: диатомей *Aulacoseira baicalensis*; *A. islandica*; динофлагеллят *Gymnodinium baicalense*; динофлагеллят *Peridinium euryceps* Rengefors & В. Meyer и зеленой микроводоросли *Chlorella* sp. Помимо развития абсолютных доминантов, формировались сообщества с комплексом доминирующих видов: диатомей *A. baicalensis* и *A. islandica*; *Fragilaria radians* и *Ulnaria danica*; *G. baicalense* и *F. radians*.

Сообщества с доминированием диатомовых водорослей *A. baicalensis* (рис. 7а, б) и *A. islandica* (рис. 7г, д) в начале марта представляли собой бледно-коричневые пятна (рис. 7в), а по мере развития образовывали нити, свисающие в подледную воду (рис. 7е). На Байкале формирование нитей подо льдом впервые было описано для вида *A. islandica* А. П. Скабичевским (Скабичевский, 1960). Н. А. Бондаренко с соавторами было показано образование более крупных нитей, отходящих от нижней поверхности льда, длиной до десятков сантиметров, у другого родственного вида *A. baicalensis* (Bondarenko et al., 2006).

Сообщества с доминированием динофлагеллят *G. baicalense* (рис. 8а) имели буровато-коричневую окраску и образовывали борозды на нижней поверхности льда (рис. 8б). В период массового развития данного вида к началу апреля вода

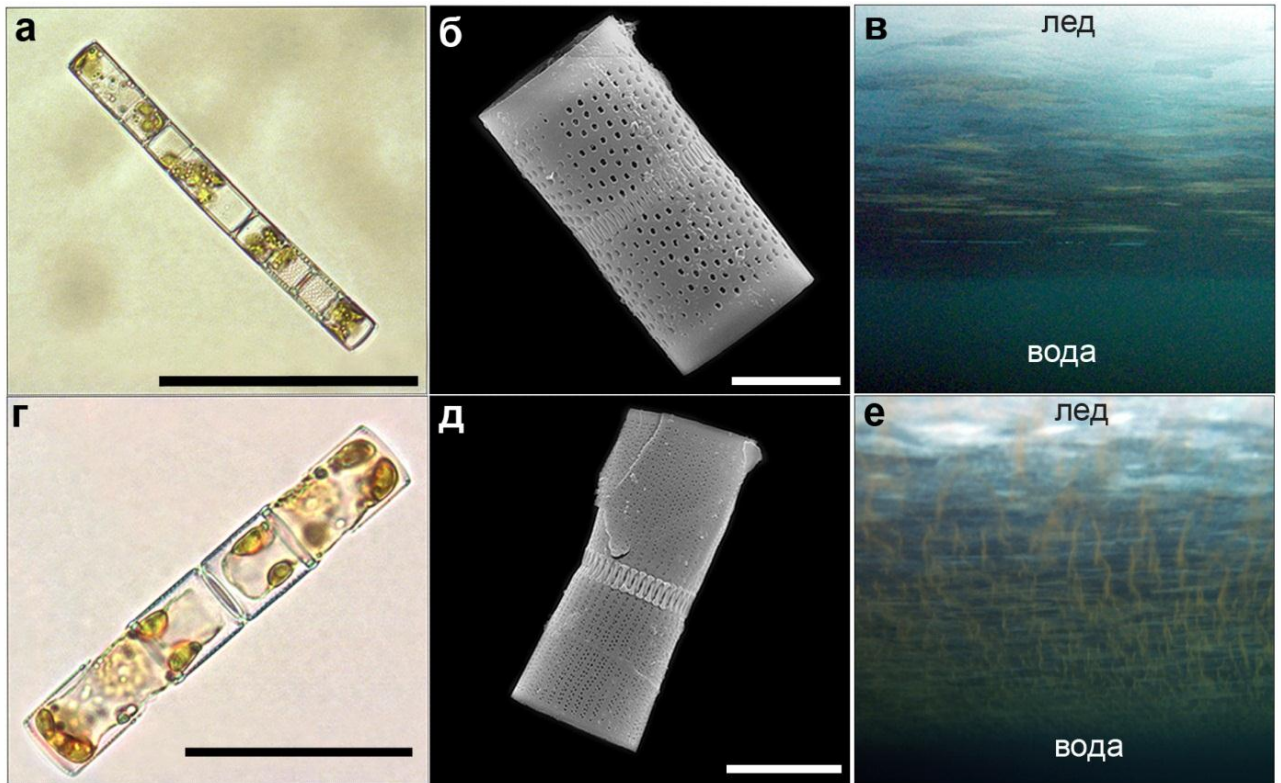


Рисунок 7 – Микроводоросли из подледных микробных сообществ озера Байкал: диатомеи *A. baicalensis* (а, б); *A. islandica* (г, д); подледная фотосъемка сообществ с доминированием *A. islandica* и *A. baicalensis* (фото И. В. Ханаева), начало марта (в), середина марта (е); световая микроскопия (а, г); СЭМ (б, д). Масштаб: а – 100 мкм; б, д – 10 мкм; г – 50 мкм.

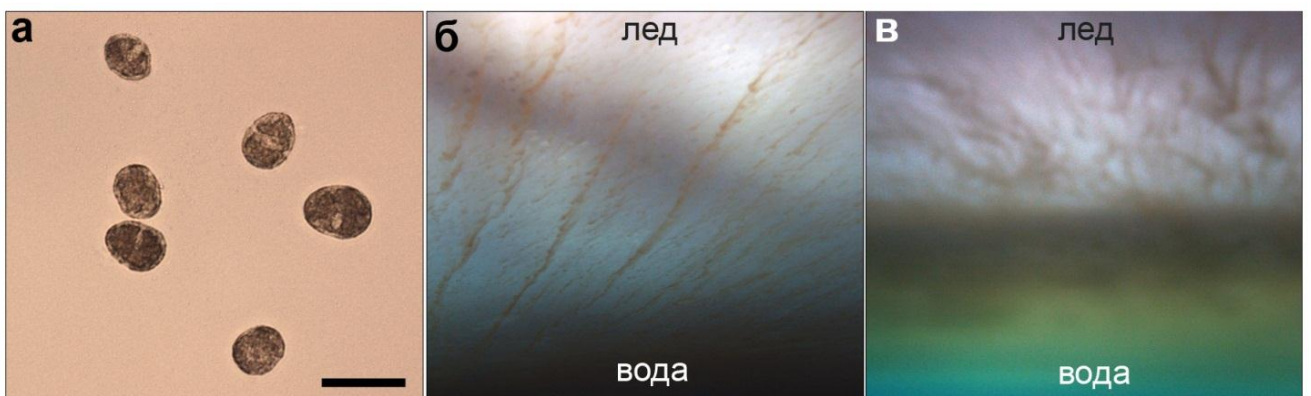


Рисунок 8 – Микроводоросли из подледных микробных сообществ озера Байкал: динофлагелляты *G. baicalense*, световая микроскопия, масштаб 50 мкм (а); подледная фотосъемка сообществ с доминированием *G. baicalense* (фото И. В. Ханаева), начало марта (б), начало апреля (в).

(около метра от нижней границы льда) была окрашена в оранжево-бурый цвет (рис. 8в). Ранее для озера Байкал было показано, что развитие динофлагеллят происходит под незаснеженным льдом (Бондаренко, 1995), а также в прорубях, трещинах (Антипова, 1955) и в толще льда (Оболкина и др., 2000).

Сообщество с доминированием динофлагеллят *P. euryseps* представляло собой бледные рыхлые скопления, практически сливающиеся со льдом (рис. 9). О развитии данного вида подо льдом озера Байкал было описано в работе Анненковой с соавторами (Annenkova et al., 2015). Ранее *P. euryseps* встречались только в озерах Эркен и Маларен, Швеция (Rengefors, Meyer, 1998).

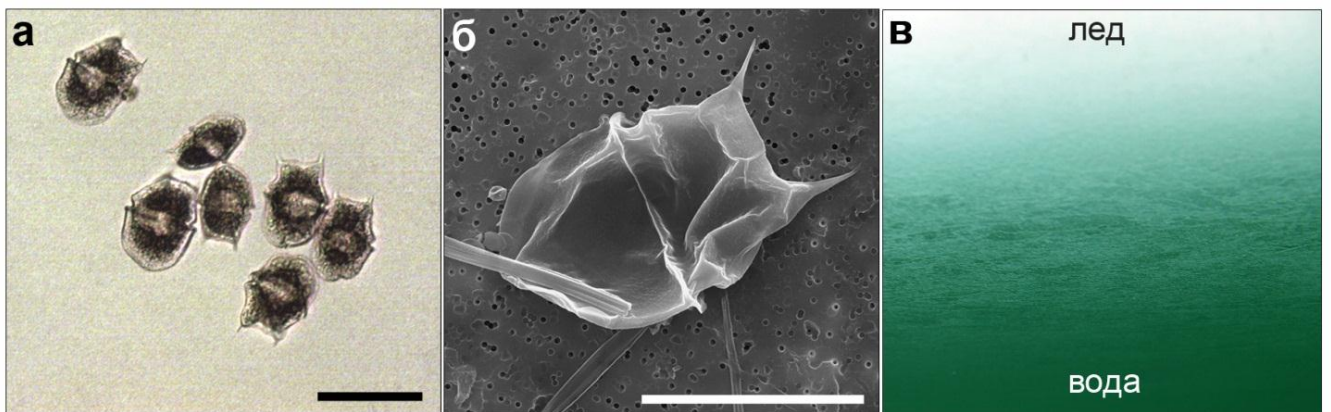


Рисунок 9 – Микроводоросли из подледных микробных сообществ озера Байкал: динофлагелляты *P. euryseps*, световая микроскопия (а), СЭМ (б); подледная фотосъемка сообщества с доминированием *P. euryseps* (фото И. В. Ханаева) (в).

Масштаб: а – 50 мкм; б – 30 мкм.

Сообщества зеленой микроводоросли, морфологически соответствующей диагнозу *Chlorella* sp., представляли собой скопления зеленого цвета на нижней поверхности льда (рис. 10б, в). Формирование сообществ с доминированием *Chlorella* sp. на границе раздела фаз «лед – вода» было отмечено впервые. Ранее развитие представителей рода *Chlorella* в озере Байкал было показано для водной толщи в подледный период (Загоренко, 1972), а также в составе весеннего фитопланктона (Кожова, Кобанова, 1998).

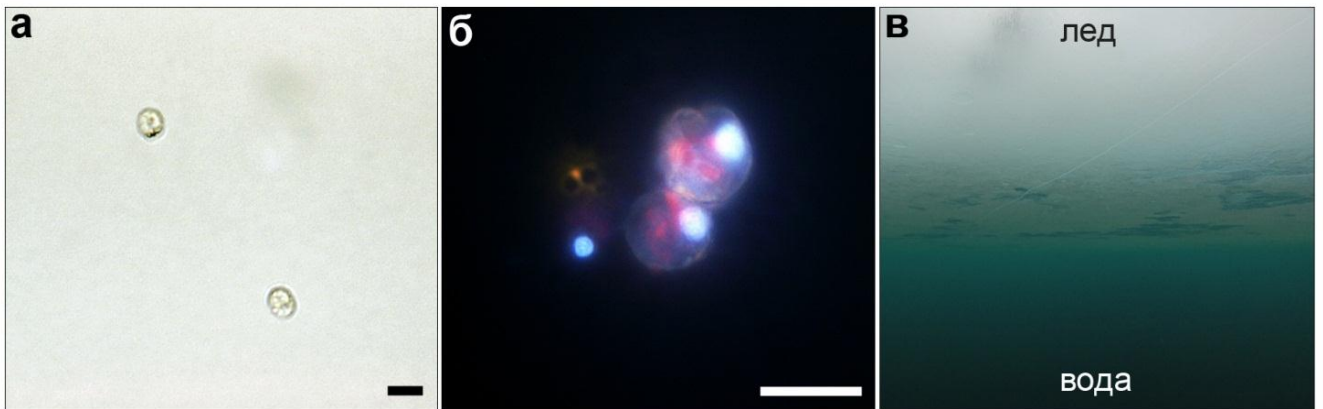


Рисунок 10 – Микроводоросли из подледных микробных сообществ озера Байкал: зеленая микроводоросль *Chlorella* sp., световая микроскопия (а), эпифлуоресцентная микроскопия (б), подледная фотосъемка сообщества с доминированием *Chlorella* sp. (фотография И. В. Ханаева). Масштаб – 10 мкм.

Сообщества с доминирующим комплексом диатомей *F. radians* и *U. danica* образовывали скопления в виде коротких бледно-белых нитей, прикрепленных к нижней поверхности льда (рис. 11). Подо льдом в составе фитопланктона данные виды ранее встречались только в фотическом слое воды (Popovskaya, 2000; Straškrábová et al., 2005; Izmešt`eva et al., 2006), развитие этих видов на границе раздела фаз «лед – вода» было выявлено впервые.

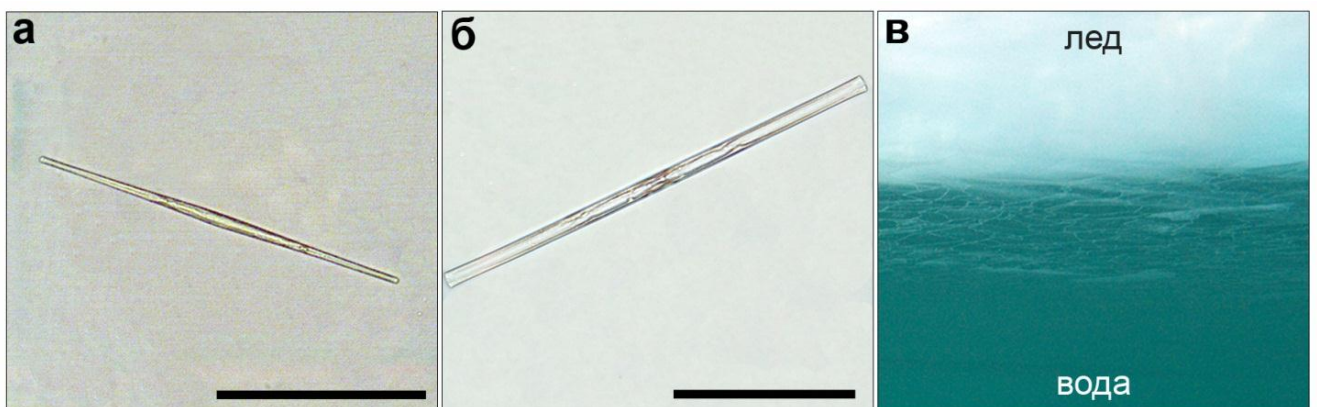


Рисунок 11 – Микроводоросли из подледных микробных сообществ озера Байкал: диатомей *F. radians* (а) и *U. danica* (б), световая микроскопия; подледная фотосъемка сообществ с доминированием *F. radians* и *U. danica* (фото И. В. Ханаева) (в). Масштаб: а, б – 100 мкм

Таким образом, на разделе фаз «лед – вода» озера Байкал формировались сообщества с доминированием разных видов микроводорослей. Впервые в подледных сообществах озера Байкал было показано развитие комплекса диатомовых водорослей *F. radians* и *U. danica*, а также зеленой водоросли *Chlorella* sp.

3.1. Динамика развития микроводорослей в подледных сообществах литоральной зоны

В литоральной зоне в конце апреля 2010 г., поверхность льда была практически чистая от снега, заснеженность составляла около 20 % (табл. 5), толщина снежного покрова была равна 1 см. Известно, что низкая заснеженность и толщина снега <10 см создают наиболее благоприятные условия для развития подо льдом диатомовых водорослей (Granin et al., 2000; Jewson et al., 2009). В сообществе в этот период доминировали диатомеи *A. Islandica* (рис. 12).

Таблица 5 – Гидрофизические характеристики места отбора подледных проб в литоральной зоне

Дата отбора проб	T _{атм} , °С	T воды на разделе фаз «лед – вода», °С	Заснеженность, %	Толщина снежного покрова, см	Толщина льда, м
24.04.2010	3	0–1	20	1	0,71
03.03.2011	-9	0–1	100	3–5	0,65
18.03.2011	-7	0–1	100	5	0,7
01.04.2011	1	0–1	100	5	0,72
14.03.2012	-6	0–1	100	5	0,77
28.03.2012	0,2	0–1	100	5	0,79
08.04.2012	7	0–1	60	2	0,81
27.02.2013	-20	0,1	80	н.д.	н.д.
13.03.2013	-13	0,1	80	н.д.	н.д.
28.03.2013	н.д.	0,1	80	н.д.	н.д.
10.04.2013	н.д.	0,1	100	н.д.	н.д.
25.03.2015	10	0,1	60	1–2	0,58

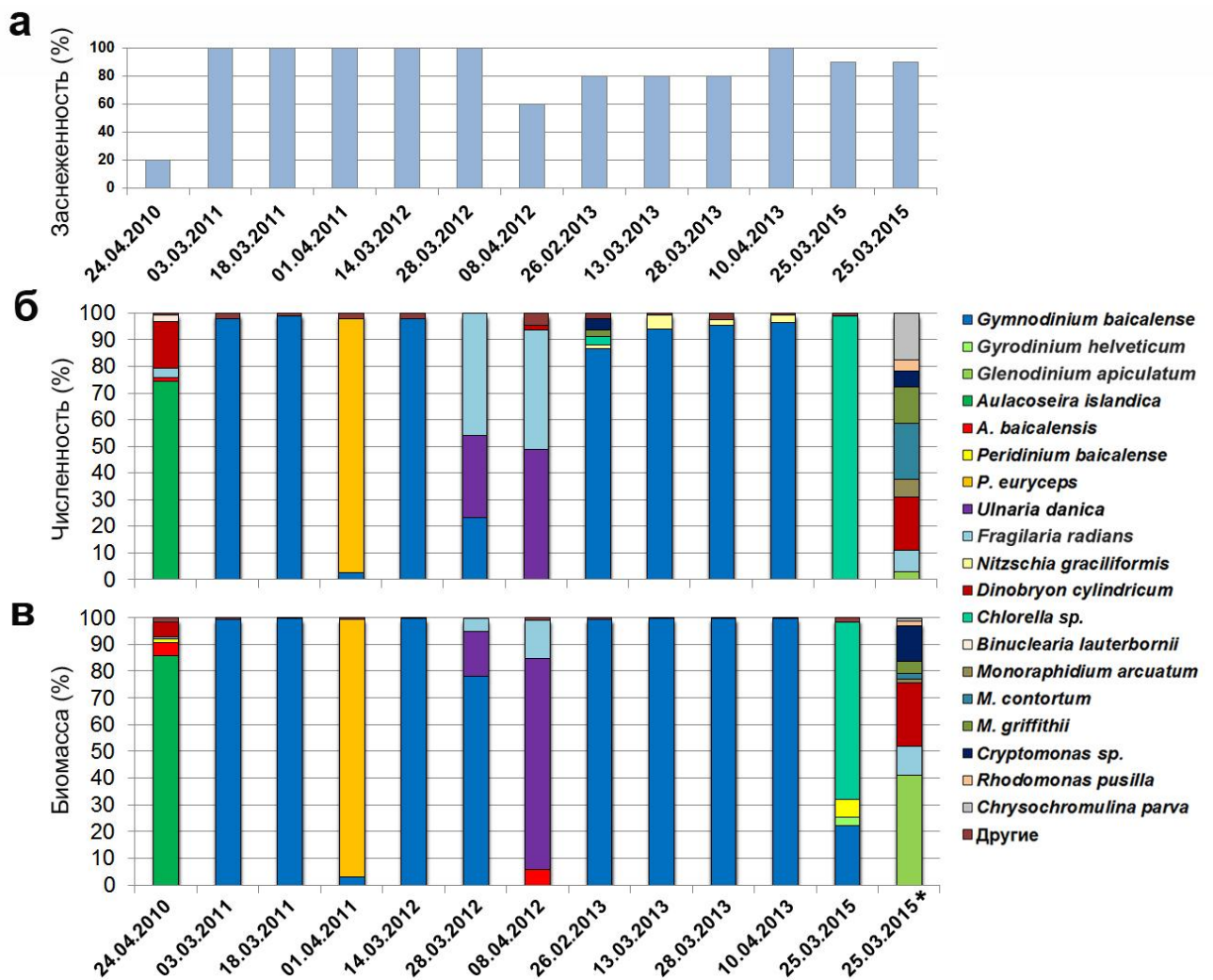


Рисунок 12 – Количественные характеристики видов микроводорослей в подледных микробных сообществах литоральной зоны. Заснеженность поверхности льда в период исследований (а), соотношение численности (б) и биомассы (в). Примечание - * отмечено сообщество подледной воды.

Данный вид относится к холодолюбивому комплексу, цветение которого начинается подо льдом, а в конце мая – начале июня происходит образование спор (Вотинцев и др., 1975). Весной 2010 г., после вскрытия озера ото льда, в планктоне литорали также в массе развивались диатомовые водоросли *A. islandica*, *A. baicalensis* и *F. radians* (Бондаренко и др., 2012).

В 2011 г. в марте была 100 %-ая заснеженность поверхности льда в исследуемом районе, толщина снежного покрова составляла 3–5 см (см. табл. 5). В подледных сообществах доминантом являлся вид *G. baicalense*, на основании

данных по численности, диатомеи *A. islandica*, *A. baicalensis*, *F. radians* и *U. danica* встречались только единично (рис. 12; приложение А). Цветение беспанцирных динофлагеллят *G. baicalense* характерно для литоральной зоны в марте – начале апреля (Антипова, 1974; Вотинцев и др., 1975; Kobanova, 2009; Оболкина и др., 2009). Клетки концентрируются в верхнем слое воды, а также заполняют трещины во льду (Оболкина и др., 2000). По мере роста численности вид может распространяться дальше от берега до 2,5 км (Kobanova, 2009). В апреле заснеженность составляла также 100 %, толщина снега была 5 см (см. табл. 5). *G. baicalense* сменил другой вид динофлагеллят *P. euryceps* (см. рис. 12), который Ренгефорс и Мейер описали как криофильный и стенотермный (Rengefors, Meyer, 1998). Для динофлагеллят *P. euryceps* характерно подледное развитие в наиболее поздний период, преимущественно при таянии льда. Они относятся к видам, для которых необходимо меньшее количество света для жизнедеятельности (Rosen, 1981) за счет своей плоской, листовидной формы, наиболее эффективной для фотосинтеза, что позволяет им развиваться и при высокой заснеженности.

В начале марта 2012 г. при 100 %-ной заснеженности ледового покрова и толщине снега 5 см (см. табл. 5) в подледном микробном сообществе абсолютным доминантом являлся вид *G. baicalense* (см. рис. 12). К концу марта доля в сообществе *G. baicalense* уменьшилась, и по численности доминировали диатомеи *F. radians* и *U. danica*, которые в начале марта являлись минорными компонентами (приложение А). Однако по биомассе *G. baicalense* всё также преобладал в сообществе за счет наибольшего объема клеток по сравнению с диатомеями. В апреле уменьшилась толщина снежного покрова до 2 см, заснеженность составляла 60 % поверхности (см. табл. 5). С уменьшением снежного покрова увеличилась доля солнечной радиации, поступающей под лед, что должно было способствовать активному развитию микроводорослей. В подледном микробном сообществе были обнаружены скопления микроводорослей, погруженные в слизистый полисахаридный матрикс. Доминировал комплекс видов *F. radians* и *U. danica*. В единичных случаях

встречались бентосные формы диатомей *Cocconeise placentula*, *Gomphonema angustatum*, *Navicula* sp. и *Achnanthes* sp., а также цисты хризофитовых водорослей (приложение А). В Байкале *F. radians* и *U. danica* чаще встречаются одновременно, обычно с преобладанием *F. radians*. В некоторые годы ранее был отмечен максимум развития их в подледный период (Калюжная, Антипова, 1974). Присутствие в сообществе литорали бентосных микроводорослей показано для периода открытой воды (Бондаренко и др., 2012), что вероятно связано с заносом бентоса со дна.

В 2013 г. с конца февраля по начало апреля в подледных микробных сообществах абсолютным доминантом являлся *G. baicalense* (см. рис. 12). Известно, что представители рода *Gymnodinium* в Байкале являются светолюбивыми и в течение массового развития водорослей концентрируются непосредственно подо льдом (Вотинцев и др., 1975; Kobanova, 2009). Однако, несмотря на высокую заснеженность (от 80 до 100 %) в районе исследования в этот период, *G. baicalense* активно развивался на разделе фаз «лед – вода».

В 2015 г. в конце марта поверхность льда заснежена на 60 %, толщина снега составляла 1–2 см (см. табл. 5). В подледном микробном сообществе доминировала зеленая микроводоросль *Chlorella* sp. Зеленые микроводоросли рода *Chlorella*, а именно *Ch. vulgaris*, могут обитать в холодноводных пресноводных водоемах и в Антарктике и адаптированы к низким температурам (Natano et al., 1976; Sadakane et al., 1980; Joh et al., 1993; Hu et al., 2008). В Байкале развитие хлореллы в подледный период в фотическом слое ранее показано Г. Ф. Загоренко (Загоренко, 1972), однако массового развития данной микроводоросли зарегистрировано не было. Н. А. Бондаренко и Н. Ф. Логачевой показано, что подо льдом в 2015 г. в прибрежной зоне Южного Байкала развивались зеленые микроводоросли рода *Chlamydomonas* (Бондаренко, Логачева, 2016). Отличительной особенностью хламидомонады является наличие двух жгутиков и глазка (стигмы). Данных признаков у исследованных нами объектов отмечено не было. Клетки шаровидные и эллипсоидные, размером от 8 мкм до 11 мкм (см. рис. 10) и были определены нами как *Chlorella* sp. В

подледной воде сообщество было разнообразней, в его состав входили зеленые микроводоросли *Monoraphidium. arcuatum*, *M. contortum*, *M. griffithii*; хризофитовые *D. cylindricum*; гаптофитовые *Chrysochromulina parva*; криптофитовые *Rhodomonas pusilla*, *Cryptomonas* sp.; диатомовые *F. radians* и динофлагелляты *Glenodinium apiculatum* (см. рис. 12). *Chlorella* sp., доминирующая непосредственно подо льдом, в сообществе подледной воды отмечена не была. Как известно, комплекс видов, входящих в состав сообщества подледной воды, обычно развивается в фотическом слое, как в ледовый период (Помазкина и др., 2010), так и после вскрытия озера ото льда (Бондаренко, Логачева, 2009; Бондаренко, Логачева, 2016).

Микроводоросли на границе раздела фаз «лед – вода» развивались с межгодовыми колебаниями численности и биомассы, а также изменения происходили в течение одного ледового периода. По численности водоросли подразделяют на три группы: массовые – свыше 100 тыс. кл./л; малочисленные – от 10 до 100 тыс. кл./л и единичные – менее 10 тыс. кл./л (Вотинцев и др., 1975). Для характеристики продуктивности подледного фитопланктона в слое 0–25 м Г. И. Поповской была предложена классификация по биомассе, по которой выделяют: малопродуктивные годы, когда биомасса микроводорослей, не превышает 0,02–0,06 г/м³; среднепродуктивные годы с биомассой, не превышающей 0,5–0,8 г/м³, и высокопродуктивные годы, когда биомасса более 1 г/м³ (Поповская, 1983). Однако применять данную классификацию к подледным сообществам не корректно, т. к. значения биомассы могут быть на порядки выше, чем в фотическом слое.

В 2010 г. общая численность микроводорослей в подледном микробном сообществе литоральной зоны составляла 6 млн кл./л, биомасса – 35 г/м³ (рис. 13), в сообществе доминировала диатомея *A. islandica*. Год можно отнести к урожайным «мелозирным» годам, после вскрытия озера ото льда в весеннем планктоне литорали в массе также развивались диатомовые водоросли *A. islandica*, *A. baicalensis* и *F. radians* (Бондаренко и др., 2012). По общей численности подледный период 2011 г. был менее продуктивный по сравнению с

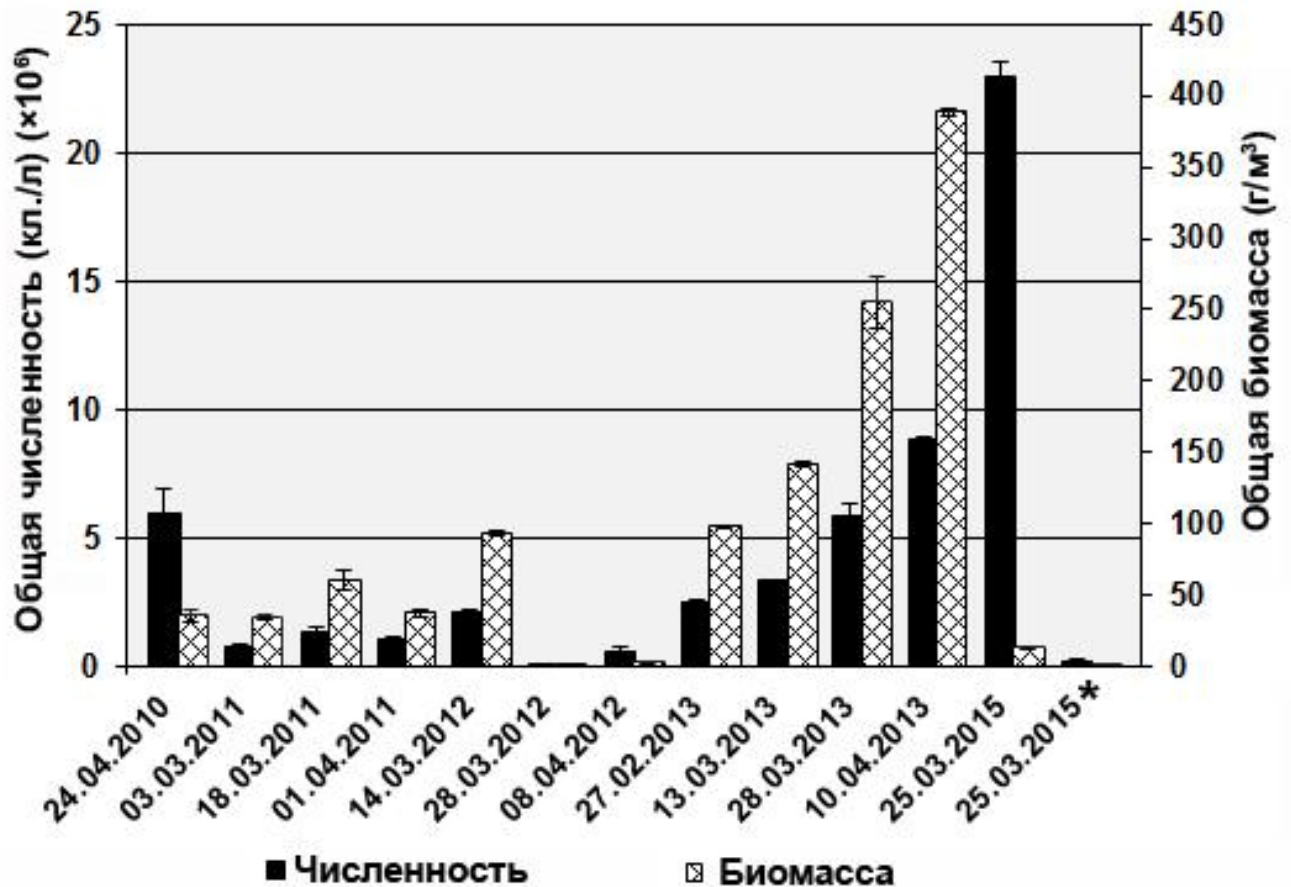


Рисунок 13 – Общая численность и биомасса микроводорослей в подледных микробных сообществах литоральной зоны.

Примечание - * отмечено сообщество из подледной воды.

2010 г., численность изменялась от 775 тыс. кл./л до 1,4 млн кл./л (см. рис. 13). Однако значения биомассы были сходны с биомассой 2010 г., а в середине марта превышали их. Такое различие возникло вследствие того, что основной вклад в биомассу подледных сообществ марта 2011 г. вносили крупноклеточные динофлагелляты *G. baicalense*. В 2012 г. в середине марта общая численность составляла 2,1 млн кл./л, биомасса – 93,463 г/м³. Доминировали в сообществе *G. baicalense*, а диатомеи *F. radians* и *U. danica* вносили незначительный вклад (0,01 тыс. кл./л и 0,13 тыс. кл./л соответственно) (приложение А). В конце марта в состав сообщества входили *G. baicalense*, *F. radians* и *U. danica*, все виды являлись малочисленными. Общая численность была равна 19,5 тыс. кл./л; биомасса – 0,26 г/м³ (см. рис. 13). В начале апреля увеличилась численность

F. radians и *U. danica* (228 тыс. кл./л, 249 тыс. кл./л) (приложение А). В составе сообщества были отмечены бентосные диатомовые водоросли, которые вносили небольшой вклад в численность и биомассу.

В 2013 г. в конце февраля в литоральной зоне в сообществе доминировали динофлагелляты *G. baicalense*, численность которых составляла 2,16 млн кл./л, а биомасса 98 г/м³ (приложение А). На протяжении подледного цветения численность динофлагеллят увеличивалась и в начале апреля достигла максимальных значений 8,55 млн кл./л. Ранее было показано, что в поверхностном слое воды литоральной зоны максимальная численность *G. baicalense* была отмечена также в апреле и составляла 1,75 млн кл./л (Анненкова и др., 2009). В результате настоящего исследования показано, что в 2013 г. численность динофлагеллят на границе раздела фаз «лед – вода» в 5 раз превышала максимальное значение, полученное ранее. Общая биомасса в апреле 2013 г. являлась наибольшей для литорали за весь период исследования – 388,45 г/м³, эти данные позволяют считать 2013 г. урожайным.

В 2015 г. общая численность микроводорослей являлась максимальной за весь период исследования – 22,93 млн кл./л (см. рис. 13), за счет массового развития зеленых водорослей *Chlorella* sp. Биомасса же низкая из-за небольшого объема клеток водоросли и составляла 13,33 г/м³. В подледной воде общая численность была равна 151,5 тыс. кл./л, а биомасса – 0,16 г/м³ (см. рис. 13). Интересно, что значения рН среды на разделе фаз «лед – вода» ниже, чем в подледной воде, однако во время подледной вегетации фитопланктона рН поверхностного слоя воды может немного сдвигаться в щелочную область, достигая значений 8,0–8,08, за счет активного потребления микроводорослями углекислоты (Вотинцев, 1961). Концентрации фосфатов, нитратов и кремния на границе раздела фаз «лед – вода» были ниже, чем в подледной воде, в то время как содержание органического вещества было в несколько раз выше непосредственно подо льдом (табл. 6). По мнению авторов, такие показатели могут свидетельствовать об активном развитии микроводорослей в подледном сообществе (Вотинцев, 1961; Голобокова и др., 2009; Домышева и др. 2016).

Таблица 6 – Концентрация биогенных элементов, органического вещества и pH среды на разделе фаз «лед – вода» и в подледной воде литоральной зоны в 2015 г.

Место отбора	pH	Si	PO ₄ ³⁻	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	Органическое вещество
	ед.	мг/л					мг С/л
нижняя поверхность льда	7,54	0,23	0,009	0,06	0,004	0,32	5,36
водная толща	7,98	0,53	0,021	0,03	0,001	0,33	1,43

Содержание ионов аммония и нитритов было выше на разделе фаз «лед – вода» (см. табл. 6), что может являться следствием процессов деструкции планктонных организмов (Голобокова и др., 2009).

Таким образом, в литоральной зоне, несмотря на высокую заснеженность поверхности льда в течение всего периода исследования, в конце февраля – марте в подледных микробных сообществах доминировали динофлагелляты *G. baicalense*. Диатомовые и зеленые водоросли преобладали в конце марта – начале апреля. Отмечены межгодовые колебания общей численности и биомассы микроводорослей в подледных сообществах. Согласно количественным показателям 2011 и 2012 гг. – менее урожайные по сравнению с 2010, 2013 и 2015 гг. В 2013 г. отмечено массовое развитие *G. baicalense*, максимальное значение численности динофлагеллят в 5 раз превышало ранее показанные значения для подледной воды. Выявлены различия в составе сообществ, развивающихся на разделе фаз «лед – вода» и в подледной воде. В сообществах подледной воды развивалось несколько видов микроводорослей по численности и биомассе представленных равномерно, в то время как в подледном сообществе чаще присутствовал либо абсолютный доминант, либо два-три доминирующих вида. Значения численности и биомассы микроводорослей непосредственно под льдом было на несколько порядков выше, чем в подледной воде. Концентрации биогенных элементов на границе раздела фаз «лед – вода» ниже, чем в подледной воде, а органического вещества в несколько раз выше, что свидетельствует о высокой продуктивности микроводорослей в подледном сообществе.

3.2. Динамика развития микроводорослей в подледных сообществах пелагической зоны

В пелагической зоне в 2011 г. заснеженность поверхности льда составляла 80–90 %, толщина снега изменялась от 1 до 5 см (табл. 7). В марте в сообществе доминировали диатомеи *A. baicalensis* и *A. islandica*, в начале месяца по численности преобладала *A. islandica*, а по биомассе – наиболее крупноклеточная *A. baicalensis* (рис. 14). Динофлагелляты *G. baicalense*, доминирующие в литоральной зоне, в начале марта встречались единично, а в середине марта их доля в сообществе увеличивалась до 15 % (рис. 14; приложение А). Диатомеи *A. baicalensis* и *A. islandica*, несмотря на заснеженность озера в этот период, успешно развивались подо льдом. В. Н. Яснитский и А. П. Скабичевский предполагали, что диатомеи, входящие в весенний комплекс, способны развиваться в большом количестве даже при недостаточном освещении (Яснитский, Скабичевский, 1957). Согласно гипотезе П. Килхэма с соавторами, потребность микроводорослей рода *Aulacoseira* в свете находится в прямой зависимости от величины ареол на поверхности створок (Kilham et al., 1986).

Таблица 7 – Гидрофизические характеристики места отбора подледных проб в пелагической зоне

Дата отбора проб	T _{атм.} , °С	T воды на разделе фаз «лед – вода», °С	Заснеженность, %	Толщина снежного покрова, см	Толщина льда, м
03.03.2011	-9	0–1	90	1–5	0,82
18.03.2011	-7	0–1	90	3–5	0,84
01.04.2011	1	0–1	80	3–5	0,86
14.03.2012	-6	0–1	60	3	0,84
28.03.2012	0,2	0–1	50	3	0,86
08.04.2012	7	0–1	40	1	0,88
27.02.2013	-20	0,1	30	н.д.	н.д.
13.03.2013	-13	0,1	50	н.д.	н.д.
28.03.2013	н.д.	0,1	50	н.д.	н.д.
10.04.2013	н.д.	0,1	50	н.д.	н.д.
25.03.2015	10	0,1	50	1	0,62

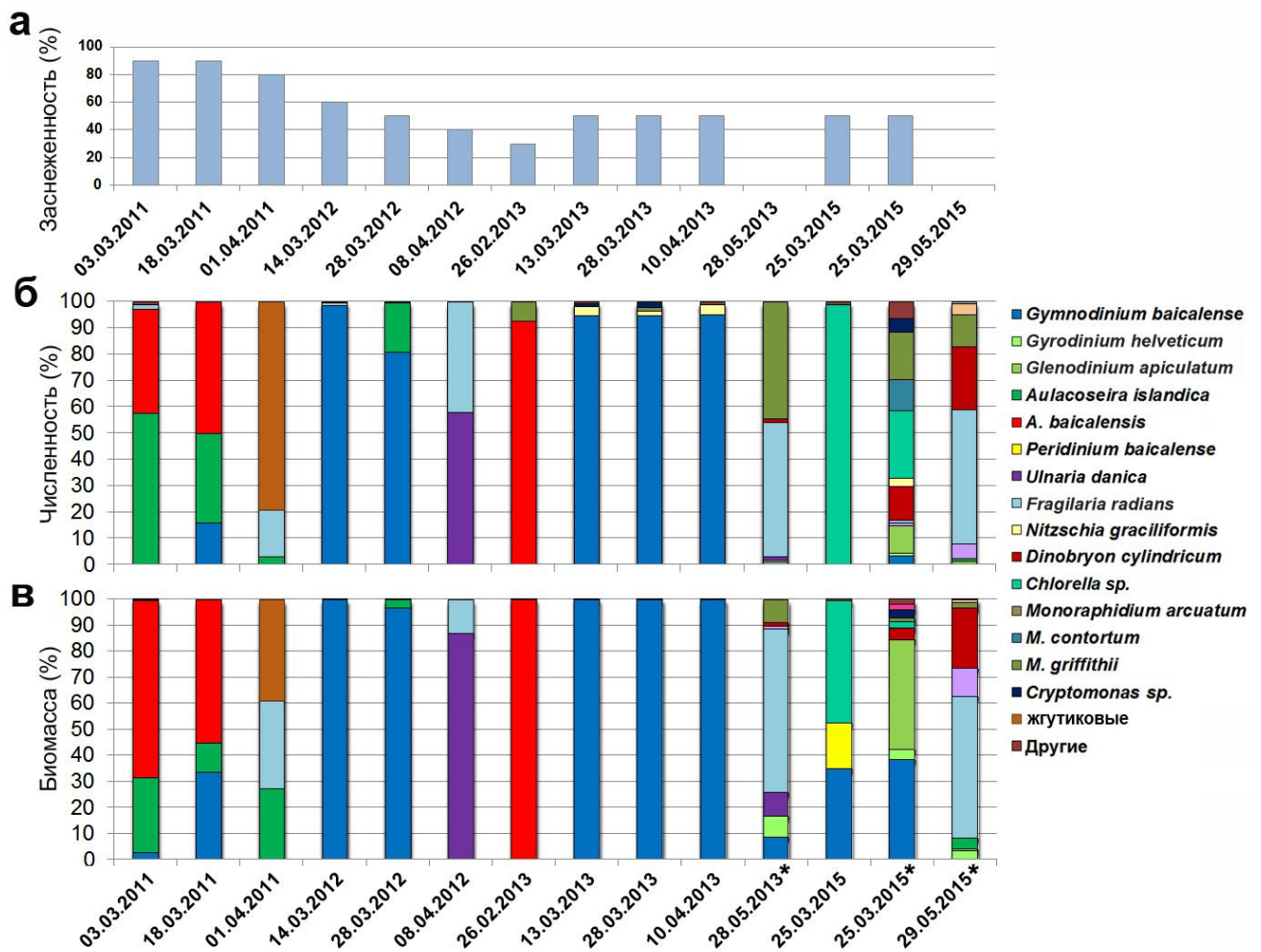


Рисунок 14 – Количественные характеристики видов микроводорослей в подледных микробных сообществах пелагической зоны. Заснеженность поверхности льда в период исследований (а), соотношение численности (б) и биомассы (в). Примечание - * отмечены сообщества подледной воды (25.03.2015) и фотического слоя.

Из этого следует, что *A. baicalensis*, у которой наиболее крупные ареолы по сравнению с *A. islandica*, должна обладать более низкой потребностью в солнечном излучении. Действительно, для начала развития *A. baicalensis* бывает достаточно небольшого количества света, которое проникает под лед в феврале (Shimaraeva et al., 2009). «Мелкопоровая» *A. islandica*, имеющая бóльшую потребность в свете, начинает развиваться позже с увеличением освещенности. В начале апреля подо льдом преобладали мелкие жгутиковые водоросли, доля диатомей по численности снижалась до 20 % (см. рис. 14). Г. И. Поповской с

соавторами показано, что в весеннем фитопланктоне Южного Байкала в мае 2011 г. доминировали диатомеи *F. radians*, а преобладающие в начале подледного цветения диатомеи *A. baicalensis* и *A. islandica* составляли не более 20 % (Поповская и др., 2015). Известно, что для подледного периода в пелагиали характерно развитие комплекса видов, вегетирующих только в течение весны: *A. baicalensis*, *A. islandica*, *G. baicalense*, *P. baicalense*, *Mallomonas* sp., *Chrysophaerella baicalensis* и *Epichrysis melosiriae*. Некоторые виды, например *G. baicalense* и *P. baicalense*, вегетируют только в подледный период, а после вскрытия озера ото льда встречаются в планктоне непродолжительный период (Вотинцев и др., 1975).

В марте 2012 г. заснеженность озера составляла 50–60 %, толщина снежного покрова была 3 см (см. табл. 7). В подледных сообществах доминировал *G. baicalense*, в конце марта небольшую долю от сообщества составляла *A. islandica*, единично были представлены *F. radians*, *U. danica* и *P. baicalense* (см. рис. 14; приложение А). В начале апреля в состав сообщества входили только диатомеи *F. radians* и *U. danica*, которые позже, после вскрытия озера ото льда, развивались в составе фитопланктона, а *F. radians* являлась доминирующим видом (Михайлов и др., 2015). В 2013 г. поверхность льда была заснежена на 30–50 %. Подо льдом в конце февраля абсолютным доминантом являлась *A. baicalensis*, однако в начале марта диатомея уже не входила в состав сообщества, а доминирующим видом являлся *G. baicalense*, который развивался подо льдом до начала апреля (см. рис. 14). После вскрытия озера ото льда в фотическом слое *G. baicalense* встречался единично, доминировали по численности диатомеи *F. radians* и зеленые водоросли *M. griffithii* (см. рис. 14).

В 2015 г. в подледном сообществе абсолютным доминантом по численности была *Chlorella* sp., но из-за небольших размеров её вклад в биомассу составлял чуть меньше 50 %, сопутствующими с ней видами являлись динофлагелляты *G. baicalense* и *P. baicalense*. Сообщество подледной воды было разнообразней, в его состав входили динофлагелляты *G. baicalense*, *Gyrodinium helveticum*, *Gl. apiculatum*; зеленые водоросли *Chlorella* sp., *M. griffithii*, *M. arcuatum*,

M. contortum; диатомовые *F. radians*, *Nitzschia graciliformis*, *C. minuta*; хризофитовые *D. cylindricum*; криптофитовые *Cryptomonas* sp. (см. рис. 14; приложение А). После вскрытия озера ото льда состав микроводорослей отличался от подледного сообщества. Доминирующим видом был *F. radians*, который преобладал в весеннем фитопланктоне в последние несколько лет (Михайлов и др., 2015; Поповская и др., 2015). Помимо этого вида в состав сообщества входили *A. islandica*, *C. minuta*, *M. griffithii*, *D. cylindricum*, *R. pusilla*, *Ch. parva*, *Gyr. helveticum* и *Gl. apiculatum*.

В 2011 г. подледный период наименее продуктивный по сравнению с остальными годами, общая численность и биомасса варьировали от 102 тыс. кл./л до 729 тыс. кл./л и 0,08 г/м³ до 10 г/м³ (рис. 15; приложение А). В период после вскрытия озера ото льда также отмечалось снижение численности и биомассы фитопланктона по сравнению с предыдущими годами, год охарактеризован как малопродуктивный (Поповская и др., 2015), в отличие от 2010 г. Известно, что резкий спад численности после высокопродуктивного года – это обычное явление для байкальского фитопланктона, что позволяет экосистеме восстановиться после массового развития микроводорослей (Вотинцев и др., 1975; Антипова, 1974; Калюжная, 1974; Поповская, 1977; Поповская, 1991; Поповская и др., 2015). В марте 2012 г. общая численность и биомасса были выше, чем в 2011 г. Наибольшие значения количественных показателей отмечены в конце марта 2,6 млн кл./л и 100 г/м³ (см. рис. 15; приложение А), в сообществе доминировал *G. baicalense*. К началу апреля происходил резкий спад численности и биомассы до 28,5 тыс. кл./л и 0,14 г/м³ с выпадением из сообщества *G. baicalense*.

В 2013 г. в конце февраля общая численность и биомасса составляли 328,5 тыс. кл./л и 7,18 г/м³, на протяжении подледного периода эти показатели увеличивались и в начале апреля составляли 6,6 млн кл./мл и 284,1 г/м³. В пелагиали массово развивался *G. baicalense*, как и в литоральной зоне. Известно, что в годы, когда динофлагелляты массово развивались в подледный период, их продукция могла достигать 50 % от годовой первичной продукции (Поповская, Вотинцев, 1967). После вскрытия озера ото льда численность и биомасса

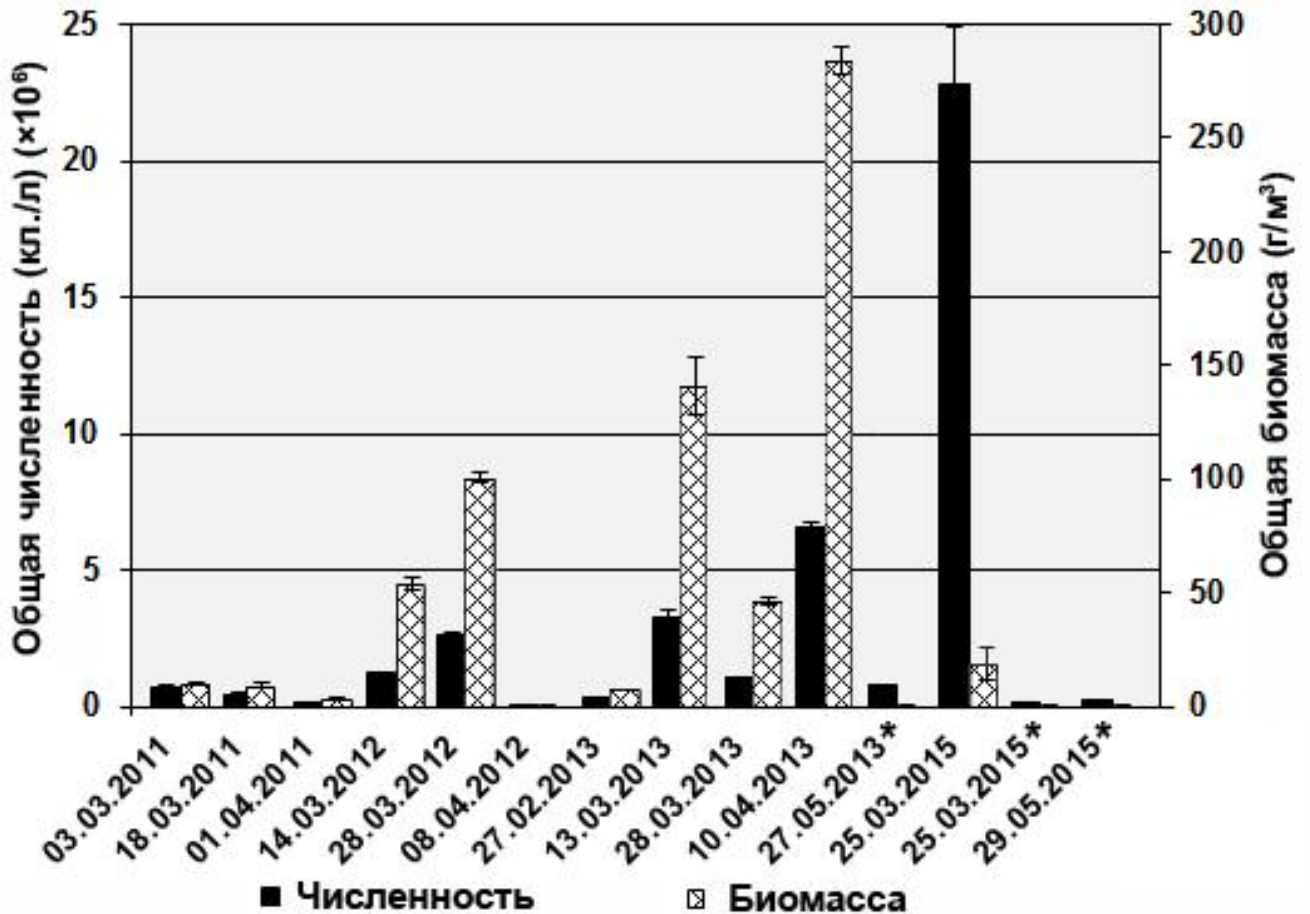


Рисунок 15 – Общая численность и биомасса микроводорослей в подледных микробных сообществах пелагической зоны.

Примечание - * отмечены сообщества подледной воды (25.03.2015) и фотического слоя.

фитопланктона в фотическом слое составляли 770 тыс. кл./л и 0,92 г/м³ (см. рис. 15; приложение А). *G. baicalense*, доминирующий в подледном сообществе, в фотическом слое встречался единично. Ранее показано, что количество *Gymnodinium* в мае по сравнению с мартом и апрелем чаще незначительно (Поповская, 1977).

В 2015 г. в подледном сообществе численность микроводорослей составляла 22,8 млн кл./л, а биомасса 18,76 г/м³, что на несколько порядков превышало численность и биомассу микроводорослей подледной воды (141 тыс. кл./л; 0,53 г/м³) и фотического слоя после вскрытия озера ото льда (210,7 тыс. кл./л; 0,29 г/м³) (см. рис. 15; приложение А). Интересно, что концентрации

фосфора и кремния несколько выше на границе раздела фаз «лед – вода» по сравнению с подледной водой (табл. 8), хотя развитие микроводорослей непосредственно подо льдом происходило обильнее, чем в воде. Можно предположить, что увеличение содержания кремния и фосфора на разделе фаз «лед–вода» происходит за счет процессов минерализации органического вещества (Вотинцев и др., 1975; Голобокова и др., 2009), концентрация которого выше, чем в подледной воде и в литоральной зоне (см. табл. 8).

Таблица 8 – Концентрация биогенных элементов, органического вещества и pH, на разделе фаз «лед – вода» и в подледной воде в пелагической зоне в 2015 г.

Место отбора	pH	Si	PO ₄ ³⁻	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	Органическое вещество
	ед.	мг/л					мг С/л
нижняя поверхность льда	7,37	0,53	0,054	0,19	0,002	0,34	5,55
водная толща	7,88	0,51	0,020	0,04	0	0,35	1,50

Таким образом, показано, что в пелагической зоне заснеженность поверхности льда была ниже, чем в литоральной. Отличался состав микроводорослей, обитающих непосредственно подо льдом и в подледной воде. Диатомеи *A. baicalensis* и *A. islandica* доминировали в начале развития подледных сообществ, а *F. radians* и *U. danica* ближе к вскрытию озера ото льда. Динофлагелляты *G. baicalense* массово развивались в сообществах в марте 2012 и 2013 гг. Численность и биомасса микроводорослей изменялись по годам и на протяжении одного подледного периода. Показано, что 2011 г. был менее урожайный по сравнению с остальными годами. Подледные микробные сообщества отличались по составу микроводорослей от сообществ подледной воды и сообществ фотического слоя в весенний период. Значения численности и биомассы микроводорослей непосредственно подо льдом на несколько порядков превышали значения, как в подледной воде, так и в фотическом слое. По химическому составу на разделе фаз «лед – вода» в пелагической зоне концентрации фосфора выше, чем в подледной воде, в отличие от литоральной

зоны, что может свидетельствовать о начале процессов минерализации органического вещества непосредственно подо льдом.

3.3. Динамика развития микроводорослей в подледных сообществах склоновой (переходной) зоны

В конце апреля 2010 г. в склоновой зоне заснеженность составляла около 20 % (табл. 9), толщина снежного покрова 1 см. В сообществе доминировали диатомеи *A. islandica* (рис. 16), как и в литоральной зоне. В 2011 г. в склоновой зоне на протяжении всего периода исследований заснеженность поверхности льда составляла 100 % (см. табл. 9). В начале марта в подледном сообществе доминировал *G. baicalense*, сопутствующими видами были диатомеи *A. islandica*, *A. baicalensis*, *F. radians* и *U. danica* (см. рис. 16). К середине марта динофлагелляты являлись абсолютными доминантами в сообществе, а к началу апреля увеличивалась численность диатомей *F. radians*, но по биомассе преобладал *G. baicalense*.

Таблица 9 – Гидрофизические характеристики места отбора подледных проб в склоновой зоне

Дата отбора проб	T _{атм} , °C	T воды на разделе фаз «лед – вода», °C	Заснеженность, %	Толщина снежного покрова, см	Толщина льда, м
24.04.2010	3	0–1	20	1	0,74
03.03.2011	-9	0–1	100	3–5	0,75
18.03.2011	-7	0–1	100	5	0,78
01.04.2011	1	0–1	100	5	0,79
14.03.2012	-6	0–1	80	3–5	0,81
28.03.2012	0,2	0–1	50	3–5	0,83
08.04.2012	7	0–1	60	2	0,84
27.02.2013	-20	0,1	80	н.д.	н.д.
13.03.2013	-13	0,1	80	н.д.	н.д.
28.03.2013	н.д.	0,1	80	н.д.	н.д.
10.04.2013	н.д.	0,1	100	н.д.	н.д.
25.03.2015	10	0,1	60	1	0,61

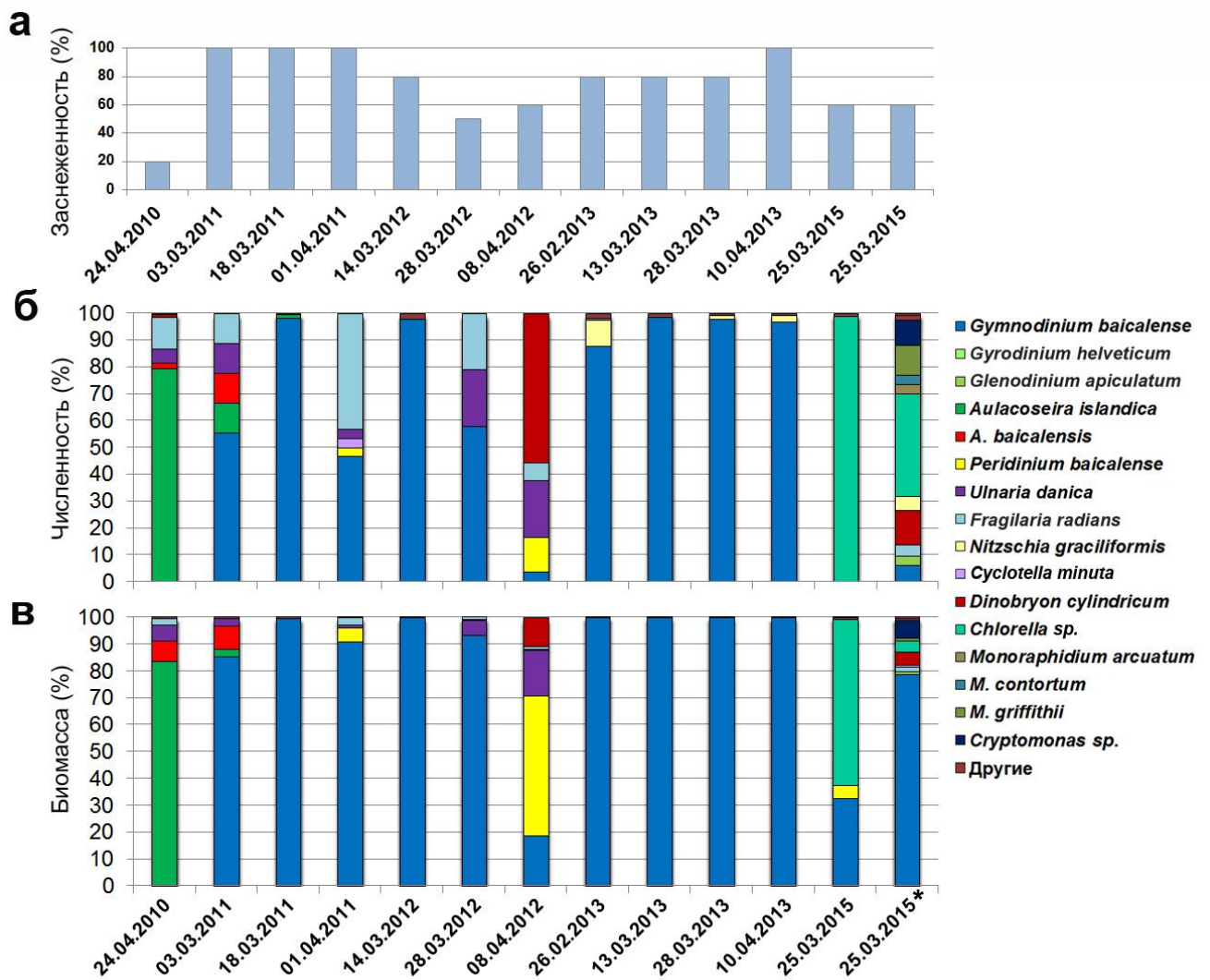


Рисунок 16 – Количественные характеристики видов микроводорослей в подледных микробных сообществах склоновой зоны. Заснеженность поверхности льда в период исследований (а), соотношение численности (б) и биомассы (в).

Примечание - * отмечено сообщество подледной воды.

В 2012 г. заснеженность поверхности льда составляла 80 %, толщина снежного покрова 3–5 см (см. табл. 9), в подледном сообществе доминировал *G. baicalense*. Как и в предыдущий год к концу марта начинали развиваться диатомеи *F. radians* и *U. danica* и в апреле *G. baicalense* составлял менее 5 % от сообщества по численности. В сообществе начала апреля доминировала хризифитовая *D. cylindricum*, ее доля более 70 % от общей численности, однако биомасса составляла около 10 % из-за небольшого объема клетки этого вида. По биомассе доминировали динофлагелляты *P. baicalense*.

В 2013 г. с конца февраля по начало апреля, как и в литоральной зоне, абсолютным доминантом был *G. baicalense*, а сопутствующими видами – диатомея *N. graciliformis*, зеленые микроводоросли рода *Monoraphidium* и криптофитовая *Cryptomonas* sp. В 2015 г. заснеженность составляла 60 %, толщина снежного покрова была равна 1 см (см. табл. 9). В подледном микробном сообществе доминировала зеленая микроводоросль *Chlorella* sp., по биомассе сопутствующими видами являлись динофлагелляты *G. baicalense* и *P. baicalense*. Состав сообщества подледной воды был разнообразнее, по численности доминировала *Chlorella* sp., в небольших количествах присутствовали динофлагелляты *G. baicalense*, *Gl. apiculatum*, зеленые микроводоросли рода *Monoraphidium*, диатомеи *N. graciliformis*, *F. radians*, *C. minuta*; хризофитовые *D. cylindricum* и криптофитовые *Cryptomonas* sp. По биомассе доминировали *G. baicalense*.

В склоновой зоне в конце апреля 2010 г. общая численность микроводорослей составляла 5,22 млн кл./л, а биомасса 33,8 г/м³ (рис. 17; приложение А). Наибольший вклад в численность и в биомассу сообщества вносила *A. islandica* (см. рис. 16). В начале марта 2011 г. подледное сообщество только начало формироваться, численность и биомасса были низкие – 27 тыс. кл./л и 0,8 г/м³ (см. рис. 17). К середине марта количественные показатели увеличились до 1,7 млн кл./л и 76,14 г/м³, доминирующим видом в сообществе был *G. baicalense* (см. рис. 16). К началу апреля общая численность и биомасса снова снижались до 90 тыс. кл./л и 2,1 г/м³. В 2012 г. в начале марта общая численность составляла 553 тыс. кл./л, биомасса – 23,33 г/м³, в сообществе доминировал *G. baicalense*. К концу марта 2012 г. количество динофлагеллят в сообществе снизилось, и уменьшились общая численность и биомасса до 28,5 тыс. кл./л и 0,8 г/м³ (см. рис. 17; приложение А). В апреле общая численность увеличилась до 199,5 тыс. кл./л, однако биомасса увеличилась только в 2 раза из-за преобладания в сообществе мелкоклеточных видов. В 2013 г. отмечалось массовое развитие динофлагеллят *G. baicalense*, общая численность которых уже в конце февраля составляла 3,15 млн кл./л, а биомасса 125,3 г/м³.

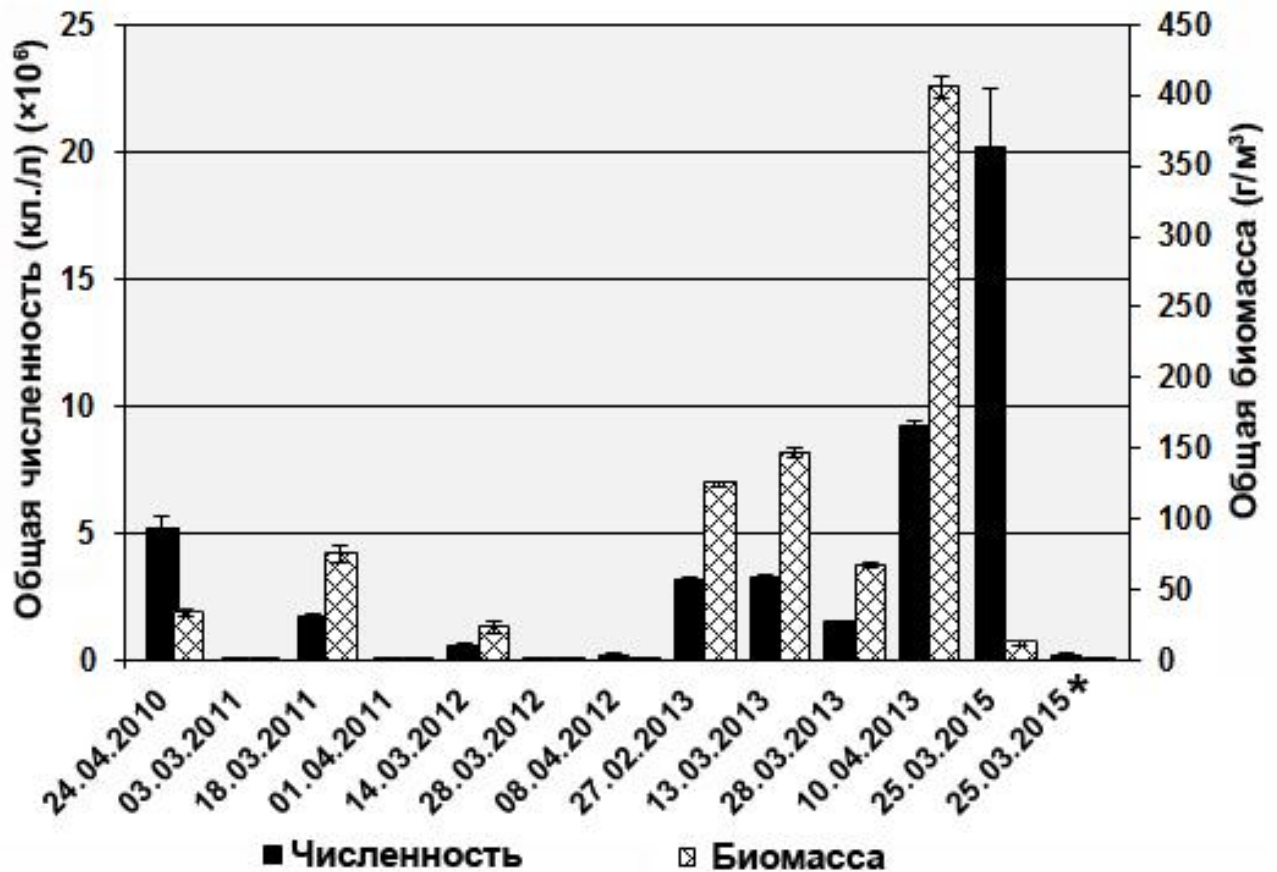


Рисунок 17 – Общая численность и биомасса микроводорослей в подледных микробных сообществах склоновой зоны.

Примечание - * отмечено сообщество из подледной воды.

К началу апреля количественные показатели увеличились в два раза и составили 9,2 млн кл./л и 405,61 г/м³ соответственно, что являлось наибольшей биомассой за весь период исследования. В 2015 г. общая численность составляла 20,15 млн кл./л, общая биомасса была невысокая 12,58 г/м³ (см. рис. 17; приложение А) из-за преобладания в составе сообществ мелкоклеточных видов. В сообществе подледной воды общая численность и биомасса были небольшие – 175,5 тыс. кл./л и 0,61 г/м³. Содержание фосфатов, нитратов и кремния было выше в подледной воде по сравнению с разделом фаз «лед – вода», что говорит об активной вегетации микроводорослей непосредственно подо льдом, о чем также свидетельствуют высокие концентрации органического вещества (табл. 10).

Таблица 10 – Концентрация биогенных элементов, органического вещества и pH, на разделе фаз «лед – вода» и в подледной воде в склоновой зоне в 2015 г.

Место отбора	pH	Si	PO ₄ ³⁻	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	Органическое вещество
	ед.	мг/л					мг С/л
нижняя поверхность льда	7,42	0,23	0,008	0,07	0,002	0,35	4,95
водная толща	7,94	0,54	0,020	0,05	0	0,34	1,61

Показано, что в состав подледных микробных сообществ склоновой зоны входят виды, которые доминировали в сообществах литоральной и пелагической зон. Можно предположить, что развитие подледных сообществ началось в прибрежной зоне и продвигалось в пелагическую, о чем также свидетельствовали наибольшие значения численности и биомассы в литорали. Значения общей численности и биомассы в склоновой зоне сильно варьировало на протяжении одного сезона и в разные годы. Также были показаны различия в составе сообществ, развивающихся на разделе фаз «лед – вода» и в подледной воде, как в литорали и пелагиали. Численность и биомасса микроводорослей непосредственно подо льдом на несколько порядков превышали значения в подледной воде. Концентрации биогенных элементов на границе раздела фаз «лед – вода» были ниже, чем в подледной воде, а органического вещества в несколько раз выше, что свидетельствует о высокой продуктивности микроводорослей непосредственно подо льдом.

Таким образом, было показано, что на границе раздела фаз «лед – вода» формировались сообщества с различным составом доминирующих видов микроводорослей, а именно диатомей *Aulacoseira baicalensis*, *A. islandica*, *Fragilaria radians* и *Ulnaria danica*, динофлагеллят *Gymnodinium baicalense*, *Peridinium euruseps* и зеленых микроводорослей *Chlorella* sp. По структуре подледные микробные сообщества отличались от сообществ подледной воды и фотического слоя в период открытой воды. Развитие микроводорослей в подледных микробных сообществах исследуемого района Южного Байкала происходило неравномерно в зависимости от зоны развития и периода вегетации.

За весь период исследования были выявлены межгодовые и пространственные изменения численности и биомассы микроводорослей, а также изменения в течение одного подледного периода. Показано преимущественное доминирование в подледных микробных сообществах светлюбивых динофлагеллят *G. baicalense*, несмотря на высокую заснеженность поверхности льда. Впервые было показано развитие на разделе фаз «лед – вода» сообществ с доминированием комплекса диатомей *F. radians* и *U. danica*, а также сообществ с абсолютным доминированием зеленых микроводорослей *Chlorella* sp.

ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ БАКТЕРИЙ В ПОДЛЕДНЫХ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЮЖНОГО БАЙКАЛА

4.1. Общая численность бактерий и численность культивируемых гетеротрофов в разных экологических зонах

Гетеротрофные бактерии, минерализующие автохтонные и аллохтонные органические вещества в водных экосистемах, являются ключевым компонентом микробных планктонных трофических сетей. Бактерии вносят значительный вклад в формирование суммарной биомассы, они участвуют в круговороте веществ и энергии в водных экосистемах. Иногда трофические сети водоемов функционируют только благодаря универсальности и пластичности бактериальных сообществ, способных потреблять органическое вещество из разных источников и быстро переключать свой метаболизм в ответ на появление новых источников. Кроме того, развитие микроводорослей всегда сопровождается присутствием гетеротрофных бактерий, которые могут служить посредниками в аллелопатических взаимодействиях между двумя видами водорослей или выделять собственные ингибирующие вещества (Cole, 1982).

В литоральной и склоновой зонах в апреле 2010 г. общая численность бактерий (ОЧБ) в подледном микробном сообществе составляла 71×10^6 кл./мл и $9,8 \times 10^6$ кл./мл соответственно (рис. 18; приложение Б). ОЧБ литорали в несколько раз превышала ОЧБ склоновой зоны, и была на порядок выше ранее полученных данных по фотическому слою (0–50 м) в весенний период, где ОЧБ составляла $0,5\text{--}2 \times 10^6$ кл./мл (Парфенова и др., 2000). В 2010 г. в сообществах доминировала диатомовая водоросль *A. islandica*. Как известно, микроводоросли рода *Aulacoseira* способны выделять внеклеточные полисахариды, которые могут служить дополнительным источником органического вещества для бактерий (Vieira et al., 2006). В литоральной зоне в апреле 2010 г. ОЧБ была максимальная

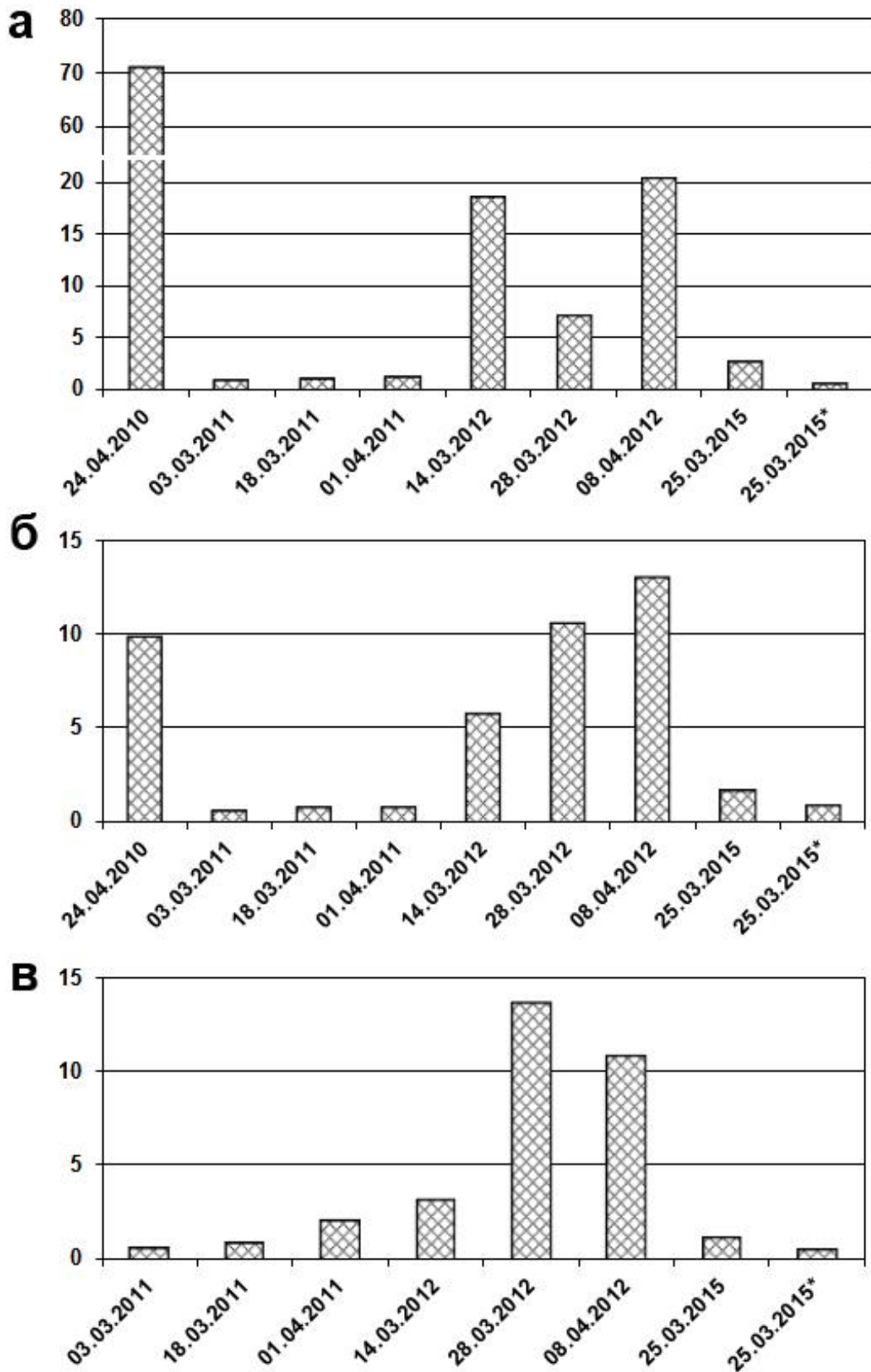


Рисунок 18 – Общая численность бактерий ($\times 10^6$ кл./мл) в подледных микробных сообществах литоральной (а), склоновой (б) и пелагической (в) зон.

Примечание - * отмечены сообщества подледной воды.

за весь период исследования. Ранее было показано, что в апреле начинаются процессы отмирания микроводорослей, и повышается содержание органических веществ (Тарасова, 1975), что и способствует активному бактериальному росту. В ходе данного исследования в сообществах встречаются бактерии, ассоциированные с клетками диатомовых водорослей (рис. 19а-в), преимущественно с *A. islandica*. Ассоциация бактерий с клетками *A. islandica* может быть связана с особенностью жизненного цикла данной диатомеи в озере Байкал. Известно, что в апреле при повышении температуры микроводоросли начинают образовывать покоящиеся споры (Jewson et al., 2008), а остатки вегетативных клеток являются источником органического вещества и интенсивно колонизируются бактериями.

В 2011 г. ОЧБ была ниже, чем в 2010 г. и изменялась в литорали от 1×10^6 до $1,3 \times 10^6$ кл./мл; в склоновой зоне от $0,6 \times 10^6$ до $0,8 \times 10^6$ кл./мл и в пелагиали от $0,7 \times 10^6$ до $2,1 \times 10^6$ кл./мл (см. рис. 18; приложение Б). ОЧБ на разделе фаз «лед – вода» превышала значения ОЧБ в фотическом слое после вскрытия озера ото льда, которая варьировала в Южном Байкале от $0,6 \times 10^6$ до $1,2 \times 10^6$ кл./мл (Михайлов, 2015). В сообществах пелагической зоны в марте при доминировании диатомей *A. baicalensis* и *A. islandica*, встречались бактерии, ассоциированные с ними (рис. 19д, е), однако менее интенсивно, чем в апреле 2010 г. (рис. 19а, б). В 2012 г. ОЧБ в подледных микробных сообществах была выше по сравнению с 2011 г. В литоральной зоне ОЧБ изменялась от $7,1 \times 10^6$ до $20,4 \times 10^6$ кл./мл; в склоновой – от $5,7 \times 10^6$ до 13×10^6 кл./мл, а в пелагиали – от $3,2 \times 10^6$ до $13,6 \times 10^6$ кл./мл (см. рис. 18; приложение Б). ОЧБ в подледных сообществах в несколько раз превышала ОЧБ фотического слоя в весенний период в 2012 г., которая, по данным И. С. Михайлова с соавторами (Михайлов и др., 2015) изменялась от $0,4 \times 10^6$ до $1,5 \times 10^6$ кл./мл. Как видно из рисунка 18, в конце марта 2015 г. ОЧБ в подледных микробных сообществах в литорали составляла $2,8 \times 10^6$ кл./мл; в склоновой зоне – $1,7 \times 10^6$ кл./мл и в пелагиали – $1,2 \times 10^6$ кл./мл. В подледной воде значения ОЧБ были ниже, чем непосредственно подо льдом, и в литоральной зоне составляли $0,65 \times 10^6$ кл./мл; в склоновой – $0,89 \times 10^6$ кл./мл и в пелагической зоне – $0,57 \times 10^6$ кл./мл (см. рис. 18; приложение Б).

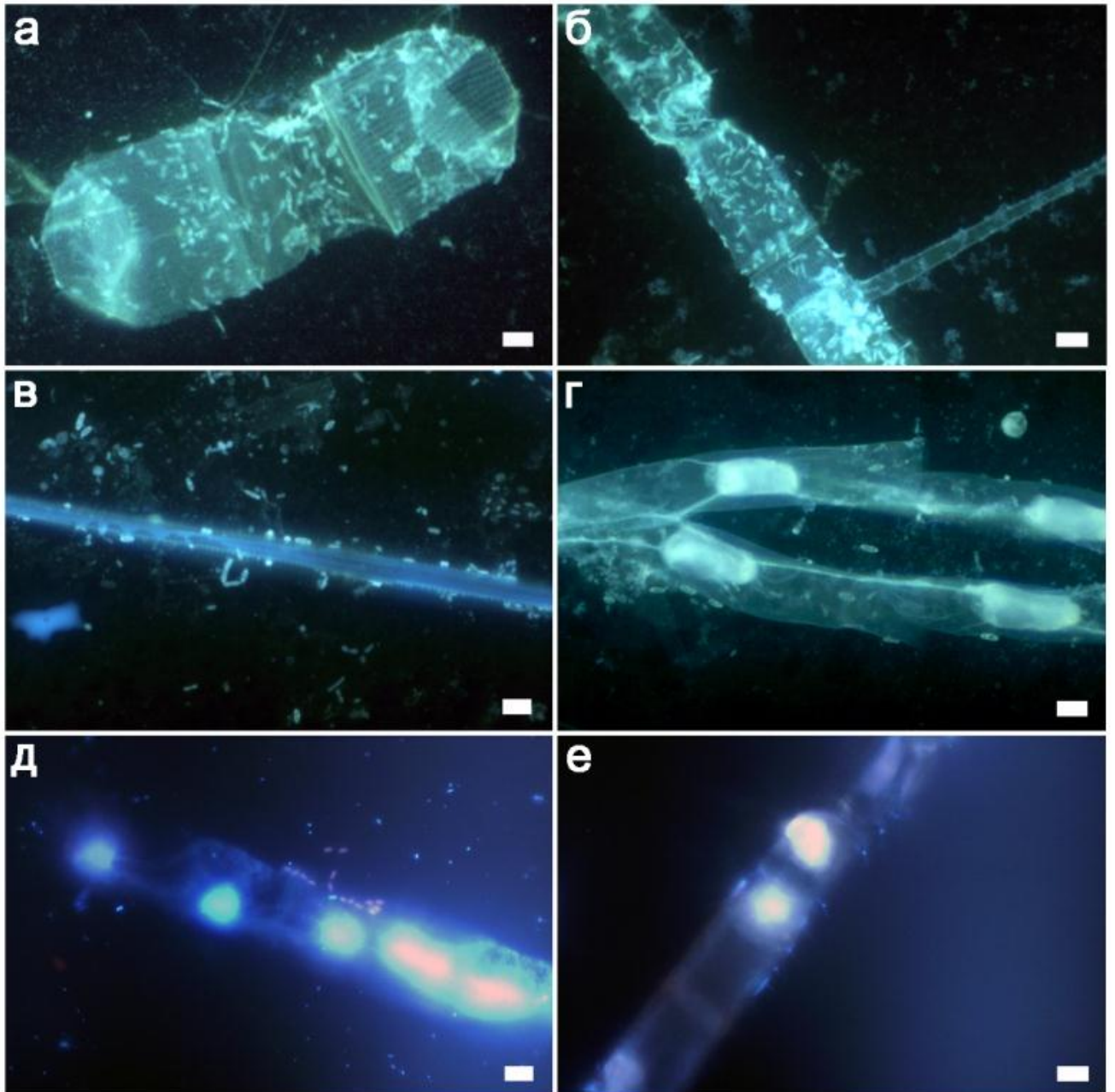


Рисунок 19 – Бактерии, ассоциированные с диатомеями *A. islandica* (а, б, д, е), *F. radians* (в) и с хризифитовыми водорослями *D. cylindricum* (г) в подледных микробных сообществах оз. Байкал в конце апреля 2010 г. (а–г), в начале марта 2011 г. (д, е), эпифлуоресцентная микроскопия, окраска ДАФИ. Масштаб – 5 мкм.

Ранее было показано, что численность бактерий в ледовый период в пресноводных озерах невысокая по сравнению с периодом открытой воды (Tulonen et al., 1994; Tammert, Kisand, 2004; Personnic et al., 2009). В озере Байкал ОЧБ в подледный период в воде на глубине 1 м, по данным Т. Ана с соавторами (Ahn et al., 1999), составляла $5,1 \times 10^5$ кл./мл, по данным Страшкрабовой с

соавторами (Straškrábova et al., 2005), в сообществах верхнего слоя водной толщи (0–50 м) ОЧБ варьировала от $0,5 \times 10^6$ до $1,5 \times 10^6$ кл./мл. Из полученных в результате настоящего исследования данных видно, что максимальные значения ОЧБ на разделе фаз «лед – вода» в несколько раз превышали ОЧБ в водной толще подо льдом, а также в фотическом слое в весенний период. ОЧБ в подледных сообществах 2011 г. была ниже по сравнению с 2012 г., что может быть связано с низкой биомассой микроводорослей в 2011 г. (см. рис. 13, 15, 17). ОЧБ в подледных микробных сообществах литоральной зоны превышала ОЧБ в сообществах склоновой и пелагической зон (см. рис. 18). Ранее показано, что ОЧБ зависит от биомассы микроводорослей, которые являются основным источником органического вещества, как в подледный период (Straškrábová et al., 2005), так и в период открытой воды (Teeling et al., 2012; Arrigo, 2014; Михайлов и др., 2015). Кроме того, показано, что значения ОЧБ в водной толще изменяются в зависимости от удаленности от берега, в литоральной зоне численность выше по сравнению с пелагической (Парфенова и др., 1999; Панасюк и др., 2002).

Байкальский лед очень прозрачный и весной через него в воду проникает 20–28 % солнечного света (Шерстянкин, 1975). Пигмент, присутствующий в клетках бактерий, защищает их от ультрафиолетового излучения, которое способствует повреждению ДНК клетки (Garrity et al., 2005). Гетеротрофные бактерии культивировали на двух средах РПА:10 и ДА (рис. 20). Полученные колонии были разнообразны по форме и имели различную окраску: белую, жёлтую, оранжевую, розовую и фиолетовую. На среде ДА, где единственным источником питательных веществ являлся гидролизат диатомовых водорослей, преобладали мелкие колонии, по сравнению с более богатой средой РПА:10 (см. рис. 20).

Численность культивируемых гетеротрофных бактерий (ЧКГБ) была минимальная в начале марта и увеличивалась к концу марта – началу апреля при культивировании на обеих средах, за исключением сообществ склоновой зоны 2011 г., когда наибольших значений ЧКГБ достигала в начале марта (рис. 21). При температуре культивирования 4 °С на РПА:10 максимальное значение ЧКГБ

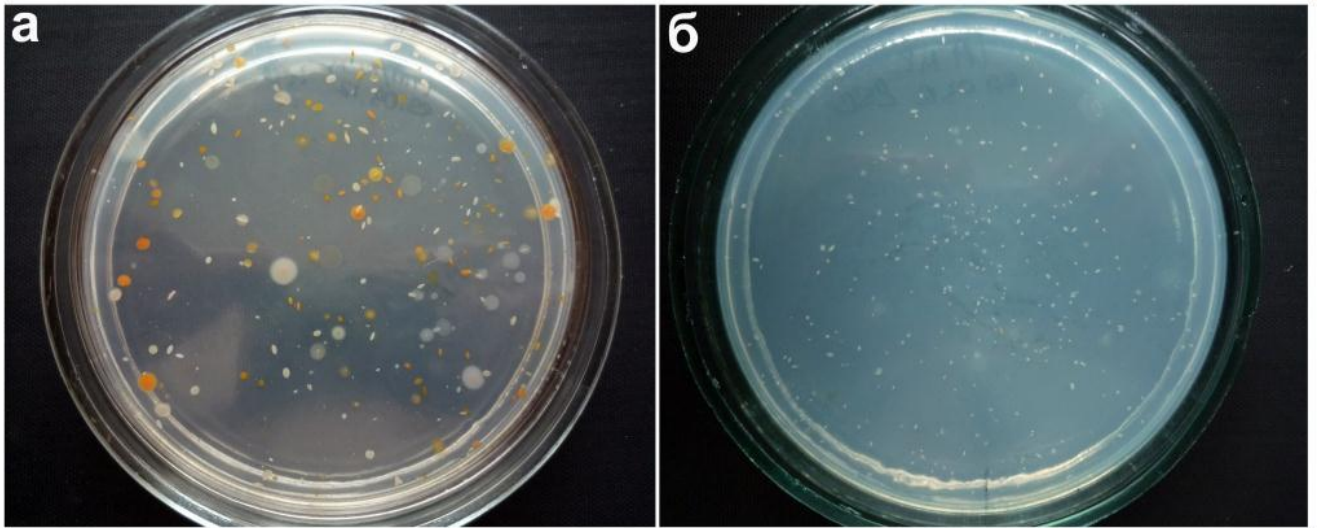


Рисунок 20 – Колонии, культивируемые на рыбо-пептонном агаре, разведенном в 10 раз (РПА:10), из сообщества пелагической зоны (28.03.12) при 4 °С (а) и на диатомовом агаре (ДА) из сообщества склоновой зоны (28.03.12) при 25 °С (б).

отмечалось в сообществе склоновой зоны – 60160 КОЕ/мл, а на среде ДА в сообществе литоральной зоны – 20424 КОЕ/мл. При температуре культивирования 25 °С, как на РПА:10, так и на ДА максимальные значения ЧКГБ наблюдали в сообществах литоральной зоны – 18880 и 15240 КОЕ/мл соответственно (см. рис. 21; приложение Б). ЧКГБ в подледных сообществах была на два порядка выше, чем значения ЧКГБ, отмеченные ранее в летний период в литоральной зоне Южного Байкала ($114,6 \pm 4,8$ КОЕ/мл) (Белых и др., 2013). М. П. Белых с соавторами (Белых и др., 2013) показано, что для культивирования гетеротрофного микробного сообщества литоральной зоны летнего периода наиболее благоприятными являются среды, содержащие невысокие концентрации органических и минеральных веществ, что говорит об адаптации данных микроорганизмов к специфичным условиям олиготрофного, холодноводного водоёма. На границе раздела фаз «лед – вода» концентрация органического вещества намного выше, чем в водной толще (табл. 6, 8, 10), что скорее всего способствует развитию в подледных микробных сообществах большого количества бактерий, активно минерализующих органическое вещество и выросших на среде РПА:10.

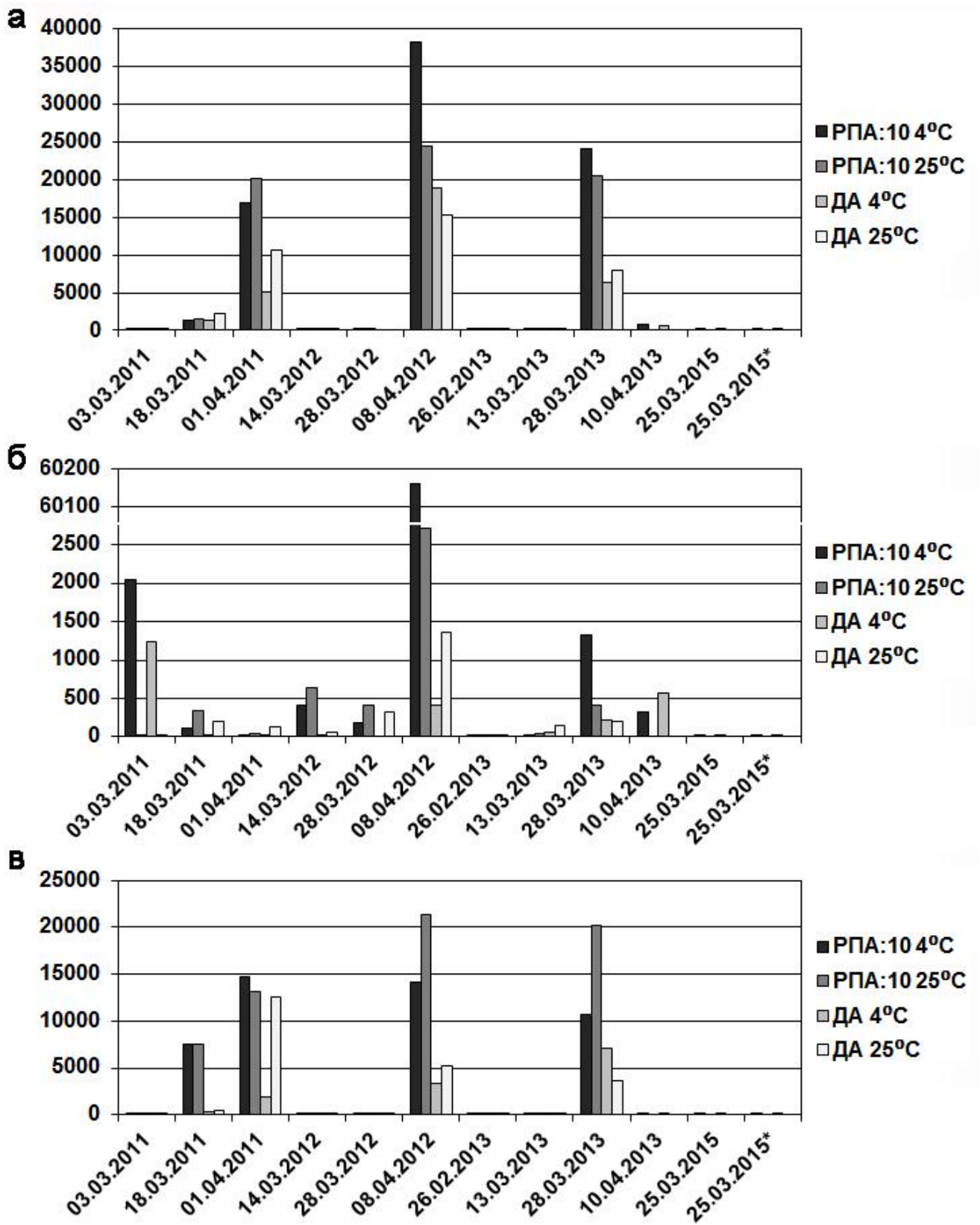


Рисунок 21 – Численность органотрофных бактерий, изолированных из подледных микробных сообществ литоральной (а), склоновой (б) и пелагической (в) зон озера Байкал в 2011–2015 гг.

Примечание - * отмечены сообщества подледной воды.

Из полученных данных видно, что бактерии активно росли как при 25 °С, так и при 4 °С, а в литоральной зоне ЧКГБ выше при 4 °С по сравнению с 25 °С. Соответственно, по ранее предложенной классификации (Громов, Павленко, 1989) исследуемые культивируемые гетеротрофные бактерии из подледных микробных сообществ можно отнести к факультативным психрофилам. Наименьшая ЧКГБ была отмечена в начале марта, а к апрелю происходит увеличение численности бактерий, когда увеличивается биомасса микроводорослей. Известно, что численность бактерий зависит от численности микроводорослей, которые являются основным источником органического вещества (Straškrábová et al., 2005; Teeling et al., 2012; Arrigo, 2014; Михайлов и др., 2015).

Таким образом, в подледных микробных сообществах ОЧБ и ЧКГБ была на несколько порядков выше, чем таковые в сообществах подледной воды и фотического слоя в весенний период. Наибольшая ОЧБ выявлена в подледных микробных сообществах литоральной зоны в конце апреля с доминированием диатомей *A. islandica*. Также в литоральной зоне отмечена наибольшая ЧКГБ. В динамике развития выявлено увеличение ОЧБ и ЧКГБ к концу марта – началу апреля, при увеличении биомассы микроводорослей, кроме того, увеличивалось количество бактерий, ассоциированных с клетками диатомовых водорослей по сравнению с началом марта.

4.2. Культивируемые бактерии из подледных микробных сообществ озера Байкал

Культивирование байкальских бактерий на питательных средах позволяет выявить определенные физиологические группы бактерий, исследовать их метаболический потенциал и роль в экологических процессах (Парфенова и др., 2006). В результате данной работы из подледных сообществ была получена коллекция чистых культур, состоящая из 150 штаммов (приложение В). Морфологически бактериальные клетки различались, доля различных

морфотипов от общего количества культур составляла: палочки – 79 %, кокки – 15 %, клетки овоидной формы – 4 %, дрожжеподобные клетки – 1 % и вибрионы – 1 %. Большинство (57 % от общего числа) изолятов было грамотрицательными. Для таксономической идентификации было выбрано 11 штаммов, отличающихся по морфологическим и биохимическим признакам (табл. 11, рис. 22). Все штаммы изолированы из разных экологических зон и культивированы на среде РПА:10 при температуре 4 °С, за исключением штаммов SI_98 и SI_99, культивированных на среде ДА. Штаммы были идентифицированы на основании анализа гена 16S рРНК. Установлено, что процент идентичности полученных последовательностей с ближайшими родственниками составлял не менее 99 %, за исключением штамма SI_38 (97 % идентичности), что позволило определить родовую и видовую принадлежность большинства культур.

Клетки штамма SI_38 овоидной формы (1,5×0,5 мкм) (рис. 22а), грамотрицательные, колонии имели розовый пигмент. Из всех исследуемых ферментативных активностей штамм проявлял только каталазную активность (табл. 11). Штамм выделен из подледного сообщества литоральной зоны. По данным анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК штамм SI_38 имел идентичность 97 % со штаммом *Bacterium* ZSGR24 (KC577574) и штаммом неопределенной видовой принадлежности рода *Roseomonas* (JQ977350), выделенными из снега с ледника (рис. 23; табл. 12). Представители рода *Roseomonas* относятся к классу *Alphaproteobacteria*, и известно, что они характеризуются типичной розовой пигментацией (Rihs et al., 1993). Ранее из осадочных пород озера Байкал был выделен новый вид *Roseomonas baikalica* sp. nov. (Андреева и др., 2007). Полученный нами штамм отличался от *R. baikalica* отсутствием казеиназной активности. Представители рода *Roseomonas* широко распространены в природе. Они изолированы из пресноводных осадков (Jiang et al., 2006), из биопленок (Furuhata et al., 2007), образцов почвы (Yoon et al., 2007) и были обнаружены в пресноводных бактериальных сообществах в период цианобактериального цветения в четырех шведских озерах (Эколн, Эркин, Лиммарен и Валлентунасьон) (Eiler, Bertilsson, 2004).

Таблица 11 – Морфо-физиологические признаки бактериальных штаммов, выделенных из подледных микробных сообществ озера Байкал, отобранных для секвенирования по Сенгеру

		Зона	Среда, Т°	Окраска колонии	Форма клеток, размеры (мкм)	Грам статус	Казеи- наза	Жела- тиназа	Ами- лаза	Фосфо- липаза	Ката- лаза
1	SI_38	литораль	РПА:10, 4 °С	розовая	овоидные 1,5×0,5	-	-	-	-	-	+
2	SI_42	литораль	РПА:10, 4 °С	оранжевая	палочки 2×0,5	+	+	+	+	-	+
3	SI_43	литораль	РПА:10, 4 °С	розовая	овоидные 2×0,9	-	-	-	-	-	+
4	SI_44	литораль	РПА:10, 4 °С	бледно- желтая	палочки (1-2)×0,5	-	+	+	+	+	+
5	SI_45	литораль	РПА:10, 4 °С	бледно- желтая	палочки (1,5-2)×0,5	+	+	+	-	-	+
6	SI_85	склоновая	РПА:10, 4 °С	оранжевая	палочки (1,2-1,9)×0,5	-	+	+	+	-	+
7	SI_97	пелагиаль	ДА, 4 °С	кремово- белая	палочки 2×0,5	-	+	+	+	+	+
8	SI_98	пелагиаль	ДА, 25 °С	жёлтая	палочки 2×(0,2-0,5)	-	-	+	-	-	+
9	SI_104	пелагиаль	РПА:10, 4 °С	кремово- белая	палочки (1,5-2)×0,5	-	+	+	-	+	+
10	SI_105	пелагиаль	РПА:10, 4 °С	кремово- белая	палочки (1,5-2)×0,5	-	+	+	-	+	+
11	SI_142	пелагиаль	ДА, 4 °С	желтая	вибрионы (1,3-2,3)×(0,3- 0,5)	-	+	+	+	+	+

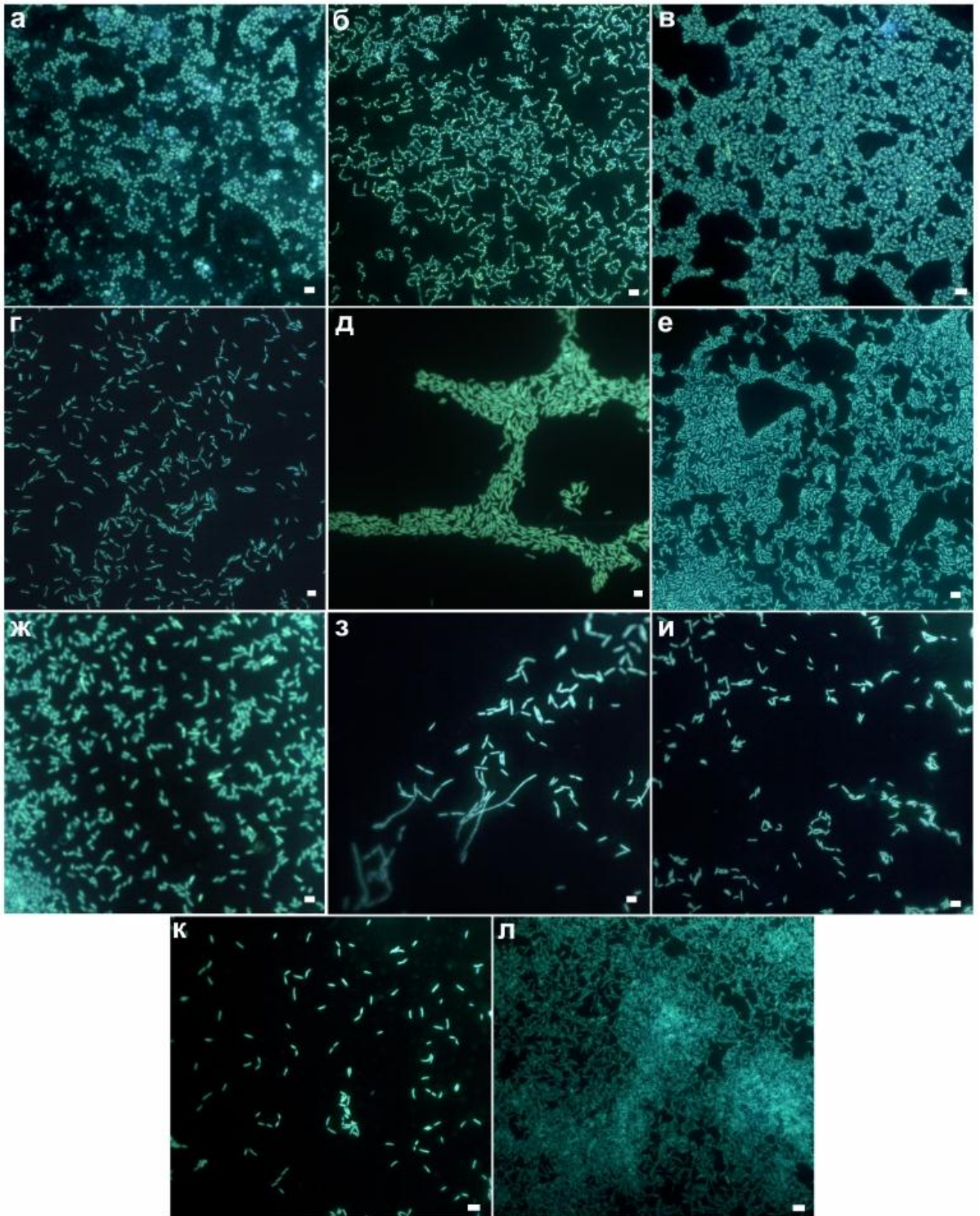


Рисунок 22 – Морфология культивируемых бактерий, выделенных из подледных микробных сообществ озера Байкал: SI_38 (а), SI_42 (б), SI_43 (в), SI_44 (г), SI_45 (д), SI_85 (е), SI_97 (ж), SI_98 (з), SI_104 (и), SI_105 (к), SI_142 (л); эпифлуоресцентная микроскопия, окраска ДАФИ. Масштаб – 1 мкм.

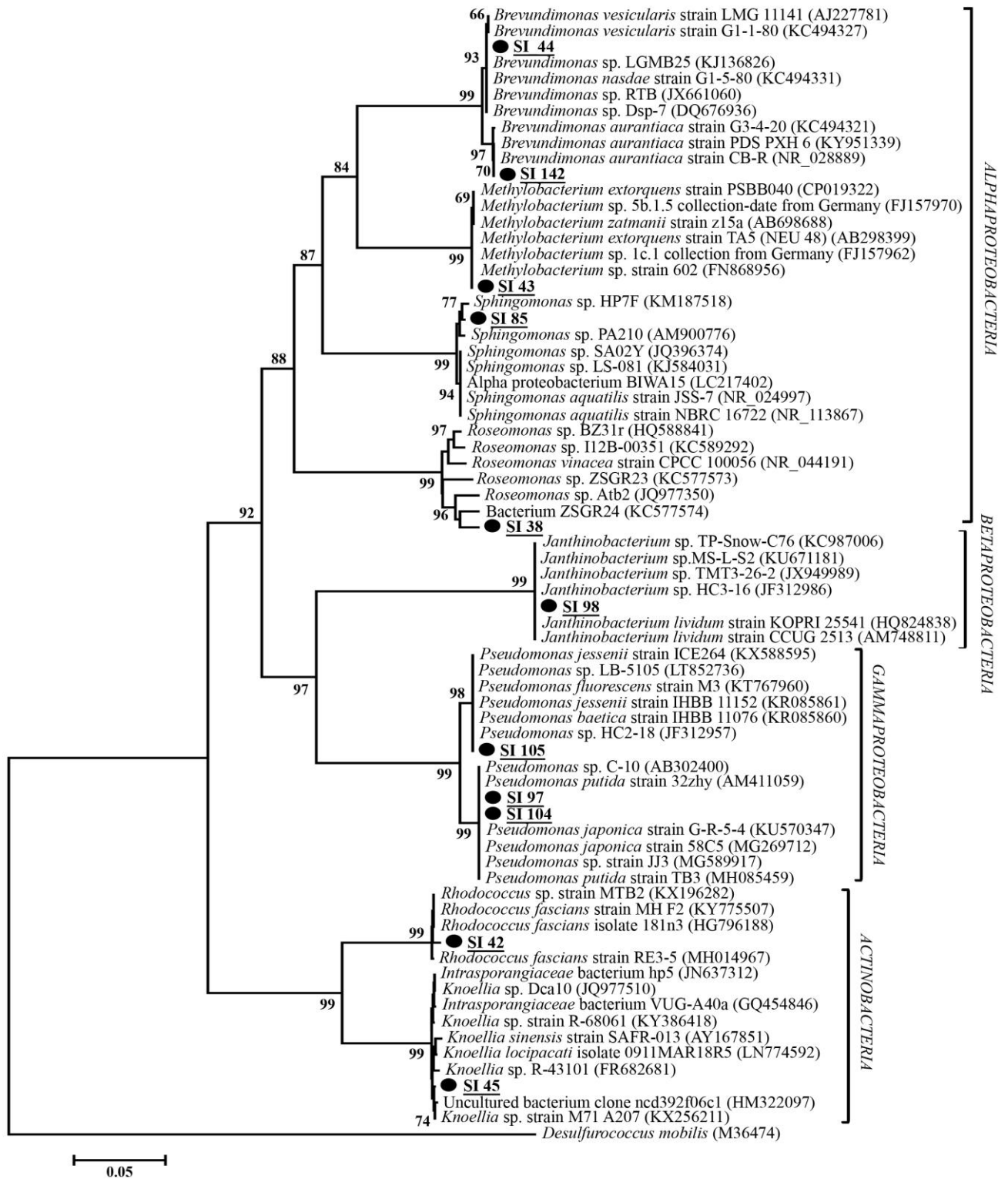


Рисунок 23 – Филогенетическое дерево на основе нуклеотидных последовательностей гена 16S рНК бактериальных штаммов из подледных микробных сообществ озера Байкал. В узлах дерева указана “bootstrap” поддержка. Последовательности полученных штаммов выделены и подчеркнуты.

Таблица 12 – Близкородственные гомологи штаммов, изолированных из подледных микробных сообществ озера Байкал

Штамм	Ближайший гомолог	Идентичность, %	Источник выделения
SI_38	<i>Bacterium</i> ZSGR24 (KC577574)	97	Снег с ледника Зангзер Кангри (Китай) (Yan et al., 2016)
	<i>Roseomonas</i> sp. ZSGR23 (KC577573)	97	
SI_42	<i>Rhodococcus fascians</i> штамм МН F2 (KY775507)	99	Макрофиты Антарктики
SI_43	<i>Methylobacterium extorquens</i> штамм PSBB040 (CP019322)	99	Пресноводный пруд в Миннеаполисе (США)
SI_44	<i>Brevundimonas nasdae</i> штамм G1-5-80 (KC494331)	99	Антарктическая почва
SI_45	<i>Knoellia</i> sp. R-43101 (FR682681)	99	Антарктическая почва (Peeters et al., 2011)
	<i>Intrasporangiaceae</i> bacterium VUG-A40a (GQ454846)	99	Ледник Виктория, Антарктида
SI_85	Alpha proteobacterium BIWA15 (LC217402)	99	Поверхностная вода из озера Бива (Япония)
	<i>Sphingomonas aquatilis</i> штамм JSS-7 (NR_024997)	99	Природная минеральная вода из города Тэджон, Корея
SI_97	<i>Pseudomonas putida</i> штамм 32zhy (AM411059)	99	Морская вода
SI_98	<i>Janthinobacterium</i> sp. HC3-16 (JF312986)	99	Арктический цианобактериальный мат
	<i>Janthinobacterium lividum</i> штамм KOPRI 25541 (HQ824838)	99	Криоконит (Австрия) (Lee et al., 2011)
SI_104	<i>Pseudomonas putida</i> штамм 32zhy (AM411059)	99	Морская вода
SI_105	<i>Pseudomonas jessenii</i> штамм ICE264 (KX588595)	99	Кубики пищевого льда
	<i>Pseudomonas</i> sp. LB-5105 (LT852736)	99	Вода из озера Байкал
	<i>Pseudomonas baetica</i> штамм IHBB 11076 (KR085860)	99	Вода из озера Чандра Тал (Индия)
SI_142	<i>Brevundimonas aurantiaca</i> штамм PDS PXH 6 (KY951339)	99	Вода из озера Пингсиху (Китай)
	<i>Brevundimonas aurantiaca</i> штамм G3-4-20 (KC494321)	99	Антарктическая почва

Клетки штамма SI_42 палочковидной формы (2×0,5 мкм) (рис. 22б), грамположительные, колонии имели оранжевый пигмент. Штамм проявлял казеназную, желатиназную, амилолитическую и каталазную активности (см. табл. 11). Изолирован штамм из подледного сообщества литоральной зоны. По результатам филогенетического анализа гена 16S рРНК штамм SI_42 отнесен к филуму *Actinobacteria* и имеет идентичность 99 % с *Rhodococcus fascians*, изолированного из макрофитов Антарктики (KY775507) (рис. 23), но отличался от него по ферментативной активности. Ранее в озере Байкал бактерии рода *Rhodococcus* были изолированы из донных осадков и водной толщи в районах нефтепроявлений (Павлова и др., 2008; Ломакина и др., 2009). Штаммы, относящиеся к виду *Rhodococcus erythropolis*, ранее получены из неактивной битумной постройки (Лихошвай, 2011). Кроме того, представители рода *Rhodococcus* были изолированы из культуры диатомовой водоросли *Fragilaria radians* (= *Synedra acus* subsp. *radians*) (Захарова и др., 2010). Родококки выделены из многих природных источников, включая почву, грунтовые воды и морские осадки (Bell et al., 1998). Некоторые штаммы *Rhodococcus* являются психротрофными и могут быть важны для биоремедиации в холодном климате (Yagafarova, Skvortsova, 1996). Антарктические психротрофные бактерии рода *Rhodococcus*, изолированные из морской воды, могут обладать антимикробной активностью против наземных микроорганизмов (Lo Giudice et al., 2007).

Клетки штамма SI_43 овоидной формы (2×0,9 мкм) (рис. 22в), грамотрицательные, колонии имели розовый пигмент, проявляли каталазную активность (см. табл. 11). Штамм SI_43 изолирован из подледного сообщества литоральной зоны. Штамм SI_43 имел идентичность 99 % с представителями класса *Alphaproteobacteria* *Methylobacterium extorquens*, изолированными из пресноводного пруда в районе Миннеаполиса (США) (см. табл. 12). На филогенетическом дереве последовательность штамма SI_43 образовывала кладу с представителями *Methylobacterium* (рис. 23). Большинство штаммов рода *Methylobacterium* не гидролизуют казеин, крахмал и желатин, как и выделенный нами штамм SI_43. Представители рода *Methylobacterium* широко распространены

в природе, они встречаются в почве, пресной воде, озерных осадках, воздухе, а также на поверхности растений (Green, 2006). В озере Байкал представители рода *Methylobacterium* ранее были изолированы из придонных слоев литоральной зоны в районе мыса Березовый в Южном Байкале (Белых и др., 2013), с поверхности субстратов горных пород, находящихся в воде в районе мыса Березовый (Парфенова и др., 2008), из проб воды и донных осадков в районах естественных нефтепроявлений (Ломакина и др., 2009). Показано, что бактерии *Methylobacterium adhaesivum*, выделенные из сообществ донных осадков озера Байкал, обладали альгицидным эффектом и были способны деградировать кремнистые панцири диатомовых водорослей (Zakharova et al., 2013b).

Клетки штамма SI_44 палочковидной формы (1–2×0,5 мкм) (рис. 22г), грамотрицательные, колонии имели бледно-желтый пигмент. Штамм обладал казеиназной, желатиназной, амилолитической, фосфолипазной и каталазной активностями (см. табл. 11). В результате филогенетического анализа гена 16S рРНК штамм SI_44 был отнесен к классу *Alphaproteobacteria* и образовывал кладу с *Brevundimonas nasdae*, изолированным из антарктической почвы (KC494331) (см. рис. 23; см. табл. 12). Известно, что бактерии рода *Brevundimonas* являются типичными водными бактериями (Abraham et al., 1999), также они были изолированы из ледовых кернов Тибетского плато (Christner et al., 2000; Zhang et al., 2008). В озере Байкал бактерии рода *Brevundimonas* ранее были изолированы из образцов воды (Лаптева и др., 2007), нейстонных сообществ (Галачьянц и др., 2016), донных осадков и придонной воды (Zakharova et al., 2013b). Из микробного сообщества, ассоциированного с культурой диатомовой водоросли *F. radians* из озера Байкал, были выделены штаммы, идентифицированные как *Brevundimonas vesicularis* (Захарова и др., 2010).

Клетки штамма SI_45 палочковидные (1,5–2×0,5 мкм) (рис. 22д), грамположительные и обладали казеиназной, желатиназной и каталазной активностями (табл. 11). Колонии имели бледно-желтый пигмент. Штамм выделен из подледного сообщества литоральной зоны. По данным анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК штамм SI_45 имел

идентичность 99 % с представителем филума *Actinobacteria Knoellia* sp., выделенным из антарктической почвы (FR682681) (см. рис. 23; см. табл. 12). В настоящее время род *Knoellia* вмещает пять видов, выделенных из образцов почвы (Groth et al., 2002; Shin et al., 2012), воздуха (Weon et al., 2007) и продуктов жизнедеятельности свиней (Yu et al., 2012). Из воды бактерии рода *Knoellia* ранее изолированы не были.

Клетки штамма SI_85 палочковидной формы (1,2–1,9×0,5 мкм) (рис. 22е), грамотрицательные, проявляющие казеиназную, желатиназную, амилолитическую и каталазную активности. Колонии имели оранжевый пигмент (см. табл. 11). Штамм был выделен из подледного сообщества склоновой зоны. На филогенетическом дереве SI_85 группировался со штаммами неопределенной видовой принадлежности рода *Sphingomonas* (см. рис. 23). Ближайшие гомологи (идентичность 99 %) были выделены из поверхностной воды озера Бива (LC217402) и природной минеральной воды из города Тэджон, Южная Корея (NR_024997) (см. табл. 12). Бактерии рода *Sphingomonas* широко встречаются в природе, в том числе и в холодных местах обитания, например, штамм *Sphingomonas* Ant 17 выделен из антарктической почвы (Baraniecki et al., 2002). Ранее представители рода *Sphingomonas* были изолированы из водной толщи озера Байкал (Белькова и др., 2003; Парфенова и др., 2006), из сообществ нейстона (Галачьянц и др., 2016), из верхнего слоя осадков и придонной воды (Zakharova et al., 2013b; Белых и др., 2013). Кроме того, бактерии рода *Sphingomonas* были идентифицированы в сообществе, ассоциированном с пресноводной диатомовой водорослью *F. radians* при ее культивировании (Захарова и др., 2010).

Штаммы SI_97, SI_104 и SI_105 палочковидной формы (рис. 22ж, и, к соответственно), грамотрицательные, обладали казеиназной, желатиназной, амилолитической, фосфолипазной и каталазной активностями (см. табл. 11). Штаммы были выделены из подледного сообщества пелагической зоны. По результату филогенетического анализа штаммы отнесены к классу *Gammaproteobacteria* (см. рис. 23). Последовательности штаммов SI_97 и SI_104

формировали общую кладу с последовательностями бактерий *Pseudomonas putida* и *P. japonica* (рис. 23). Бактерии *P. putida* неспособны к разжижению желатина (Garrity, 2005), а штаммы SI_97 и SI_104 обладали желатиназной активностью и отнесены к *P. japonica*. На филогенетическом дереве штамм SI_105 был расположен в одной кладе с *P. baetica*, изолированным из озерной воды (KR085860), *P. jessenii*, изолированным из льда (KX588595) и *P. fluorescence* из сырого молока (KT767960) (см. рис. 23). По тестированным нами морфо-биохимическим признакам штамм SI_105 отнесен к *P. baetica*. Псевдомонады ранее выделены из почвы, морских и пресноводных водоемов, а также из холодных мест обитания (Garrity, 2005). В озере Байкал бактерии рода *Pseudomonas* изолированы из сообществ водной толщи (Парфенова и др., 2006), с поверхности раздела фаз «вода – горные породы» (Парфенова и др., 2008; Мальник, 2010), из осадков и придонной воды в районах естественных нефтепроявлений (Павлова и др., 2008; Ломакина и др., 2009) и из сообществ нейстона (Галачьянц и др., 2016). Показано, что виды *P. fluorescence*, *P. putida*, *P. alcaligenes*, *P. stutzeri* и *P. mendocina* обитают по всей акватории озера (Павлова и др., 2003). Из неаксеничных культур диатомовых водорослей *F. radians* изолированы штаммы *P. fluorescens* (Захарова и др., 2010), также представители рода *Pseudomonas* изолированы из культуры диатомеи *Asterionella formosa* (Михайлов, 2015). В данной работе штаммы SI_97, SI_104 и SI_105 изолированы из сообщества с доминированием диатомовых водорослей *Aulacoseira baicalensis* и *A. islandica*. Для представителей рода *Pseudomonas* ранее показано тесное взаимодействие с диатомовыми водорослями как в природных условиях, на примере ассоциации с клетками *A. islandica* в подледный период и на озере Эри (D'souza et al., 2013), так и в лабораторных – при культивировании с морской диатомеей *Asterionella glacialis* (Riquelm et al., 1988).

Клетки штамма SI_98 палочковидной формы ($2 \times 0,2-0,5$ мкм) (рис. 22з), грамотрицательные, обладающие каталазной активностью и способностью расщеплять желатин (табл. 11). Колонии имели желтый пигмент (табл. 11). Штамм выделен из подледного сообщества пелагической зоны. По результату

анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК штамм SI_98 имели идентичность 99 % с представителями класса *Betaproteobacteria* штаммом *Janthinobacterium* sp., выделенным из арктического цианобактериального мата (JF312986) и *J. lividum* – из криоконита (HQ824838) (см. рис. 23; см. табл. 12). Некоторые штаммы *Janthinobacterium* относятся к психрофильным и были ранее изолированы из образцов ледниковых отложений, ледника, расплавленного льда и ризосферы *Deschampsia antarctica* из Ледника Коллинз в Антарктиде (García-Echauri et al., 2011) и обладают механизмами, способствующими росту при пониженных температурах, например, синтезируют протеазы, адаптированные к холоду (Kim et al., 2017). Штаммы *Janthinobacterium* ранее были выделены из сообществ нейстона озера Байкал (Галачьянц и др., 2016) и из культуры диатомовых водорослей *Fragilaria crotonensis* (Михайлов, 2015).

Клетки штамма SI_142 вибриоидной формы (1,3–2,3×0,3–0,5 мкм) (рис. 22л), грамотрицательные, колонии имели желтый пигмент. Штамм обладал казеиназной, желатиназной, амилолитической, фосфолипазной и каталазной активностями (см. табл. 11). В результате анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК штамм SI_142 отнесен к классу *Alphaproteobacteria* и образовывал кладу с *Brevundimonas aurantiaca* PDS PXH 6, изолированного из воды озера Пингсиху (Китай) (KY951339) (см. рис. 23; см. табл. 12). Штамм SI_142 выделен из подледного сообщества пелагической зоны, где доминировала зеленая микроводоросль рода *Chlorella*. Ранее также было показано, что типовой штамм *B. aurantiaca* изолирован из лабораторной культуры зеленой микроводоросли рода *Chlorella* (Abraham et al., 1999). Бактерии *Brevundimonas vesicularis* изолированы из лабораторной культурой диатомовой водоросли *F. radians* из озера Байкал (Захарова и др., 2010), что может свидетельствовать о том, что представители рода *Brevundimonas* является ассоциантами микроводорослей при их цветении.

В результате проведенных исследований показано, что бактериальные штаммы, изолированные из подледных микробных сообществ, обладали множественной ферментативной активностью (см. табл. 11) – казеиназной,

желатиназной, амилолитической, фосфолипазной и каталазной, что может способствовать выживанию бактерий при ограничении или смене доступного питательного ресурса. С помощью секвенирования гена 16S рРНК и последующего филогенетического анализа установлено, что выделенные штаммы относились к *Brevundimonas aurantiaca*, *B. nasdae*, *Pseudomonas japonica*, *P. baetica*, *Janthinobacterium lividum*, *Rhodococcus fascians*, *Knoellia* sp., *Methylobacterium extorquens*, *Sphingomonas* sp. и *Roseomonas* sp. Многие из ближайших гомологов (идентичность не менее 97 %) были ранее изолированы из холодных сред обитания.

Таким образом, выявлено, что в подледных микробных сообществах общая численность бактерий, а также численность культивируемых гетеротрофов на порядок выше, чем в сообществах подледной воды и фотического слоя в период открытой воды. Показано, что численность бактерий увеличивалась на протяжении подледного периода и была выше в литоральной зоне по сравнению с пелагиалью. Изолированные из подледных микробных сообществ штаммы обладали различными морфологическими признаками и множественными ферментативными активностями. Выделенные в культуры байкальские психротолерантные бактерии могут служить объектами для исследования механизмов адаптации к экстремальным условиям окружающей среды, а также в качестве источника новых ферментов, работающих при низких температурах.

ГЛАВА 5. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА, БОГАТСТВО И РАЗНООБРАЗИЕ ПОДЛЕДНЫХ БАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНОГО БАЙКАЛА ПО ДАННЫМ ПИРОСЕКВЕНИРОВАНИЯ ФРАГМЕНТА ГЕНА 16S рРНК

Известно, что культивируемые бактерии составляют небольшую долю от их общего разнообразия в природе, а более чем 99 % относятся к некультивируемым представителям, которые можно идентифицировать только с помощью молекулярно-генетических методов (Amann et al., 1995).

Для изучения биоразнообразия и таксономического состава подледных бактериальных сообществ озера Байкал проведено пиросеквенирование фрагментов гена 16S рРНК. В результате первичной обработки данных 24 образцов из подледных сообществ, 3 образцов из сообществ подледной воды и 4 образцов из фотического слоя в весенний период в общем было получено 183424 последовательности, относящиеся к домену *Bacteria*. Количество последовательностей варьировало от 1171 до 27099 на образец (табл. 13). Образцы ПС-СЗ-280313, ПС-СЗ-100413 и ПС-ПЗ-100413 не использованы в последующем анализе из-за низкого количества последовательностей (867, 175 и 34 соответственно).

5.1. Биоразнообразие подледных бактериальных сообществ

В сообществах 2011 г. выявлено 6831 ОТЕ с генетической дистанцией 0,03, количество ОТЕ на образец варьировало от 466 до 2611 (см. табл. 13). Полученные кривые накопления видов показывали недостаточный объем секвенирования, чтобы охватить все разнообразие данных сообществ, поскольку кривые не выходили на плато с увеличением размера выборки (рис. 24). Кривые накопления показывали, что разнообразие наиболее высокое в сообществах начала марта во всех трех зонах и в литоральной зоне в середине марта.

Таблица 13 – Богатство и разнообразие подледных бактериальных сообществ

Образец	Количество последовательностей	Количество ОТЕ _{0.03}	Индекс Chao1	Индекс ACE	Индекс Шеннона	Обратный индекс Симпсона	Покры- тие, %
1	2	3	4	5	6	7	8
ПС-ЛЗ-030311	4436	1153	2772	4162	5,8	104,61	85,25
ПС-СЗ-030311	9720	2651	6404	10721	6,45	122,63	84,3
ПС-ПЗ-030311	4958	1521	3699	6337	6,27	193,56	82,24
ПС-ЛЗ-180311	3461	1444	3620	6064	6,34	151,60	77,1
ПС-СЗ-180311	2552	743	1817	3288	4,57	10,27	82,5
ПС-ПЗ-180311	1912	467	1097	1733	3,45	4,85	84,68
ПС-ЛЗ-010411	1152	533	1259	2328	5,19	28,08	74,35
ПС-СЗ-010411	914	353	1381	2618	5,74	160,72	66,3
ПС-ПЗ-010411	2675	731	1669	2546	5,2	45,87	86,8
ПС-ЛЗ-260213	6827	177	285	272	2,69	5,37	98,9
ПС-СЗ-260213	9824	112	203	294	1,68	2,48	99,6
ПС-ПЗ-260213	11199	173	329	372	2,84	8,87	99,4
ПС-ЛЗ-130313	1950	114	151	177	3,29	11,01	98
ПС-СЗ-130313	1353	90	141	132	3,21	14,71	97,5
ПС-ПЗ-130313	3073	86	160	197	2,02	3,36	98,9
ПС-ЛЗ-280313	6285	148	234	283	2,95	7,32	99,2
ПС-ПЗ-280313	2005	104	155	194	2,78	4,89	98,2
ПС-ЛЗ-100413	7186	148	262	310	2,86	8,8	99,2
ФС-ЛЗ-280513*	4989	205	391	506	3,26	13,02	98,1
ФС-СЗ-280513*	8363	243	339	353	3,31	13,27	98,9
ФС-ПЗ-280513*	19648	289	553	644	3,42	15,29	99,4
ПС-ЛЗ-250315	5011	191	386	524	3,35	16,19	98,5
ПС-СЗ-250315	1970	105	205	214	3,02	11,26	98
ПС-ПЗ-250315	6597	259	409	448	3,83	18,16	98,6
ПВ-ЛЗ-250315*	6900	257	412	488	3,77	20,19	98,5
ПВ-СЗ-250315*	4927	217	395	440	3,53	13,49	98,2
ПВ-ГЗ-250315*	4756	184	315	362	3,41	13,76	98,5
ФС-ГЗ-290515*	27099	440	827	972	3,52	14,55	99,3

Примечание – обозначения, как в таблице 3; * отмечены сообщества подледной воды и фотического слоя

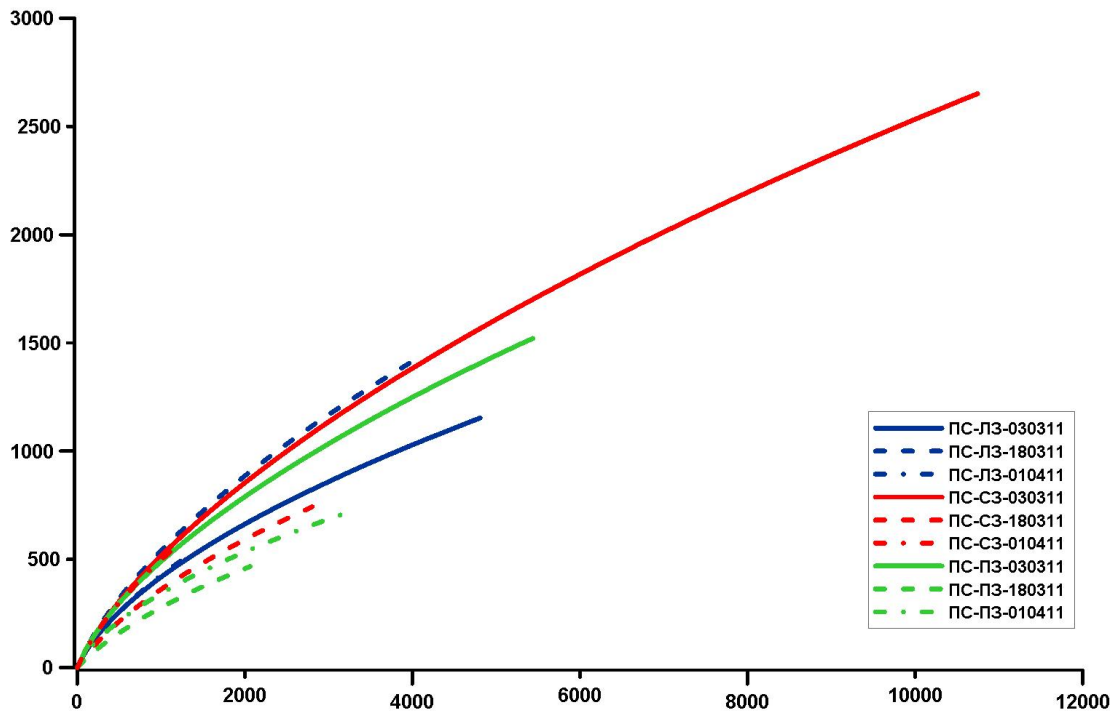


Рисунок 24 – Кривые накопления видов (генетическая дистанция 0,03) для образцов подледных микробных сообществ 2011 года. Обозначения, как в таблице 3; синий – сообщества литорали; красный – сообщества склоновой зоны; зеленый – сообщества пелагиали.

По данным индексов Chao1 и ACE биоразнообразие сообществ снижалось от марта к апрелю. Индексы Chao1 и ACE также подтверждали наибольшее разнообразие у сообществ, развивающихся в начале марта во всех зонах, и в середине марта в литорали и варьировали от 2772 до 6404 и от 4162 до 10721 соответственно (рис. 25). Значения индекса Шеннона и обратного индекса Симпсона для сообществ начала марта также были высокие от 5,8 до 6,45 и от 104,61 до 193,56 соответственно, что говорит о равномерном распределении ОТЕ. По данным индексов Chao1, ACE и Шеннона сообщества начала апреля были менее разнообразны по сравнению с сообществами начала марта, значения индексов изменялись от 1259 до 1669; от 2328 до 2618 и от 5,19 до 5,74 соответственно. Однако обратный индекс Симпсона достигал высокого значения (160,72) в сообществе склоновой зоны в начале апреля, из чего следует, что ОТЕ распределены равномерно и, несмотря на невысокие индексы богатства, сообщество было разнообразно (см. рис. 25).

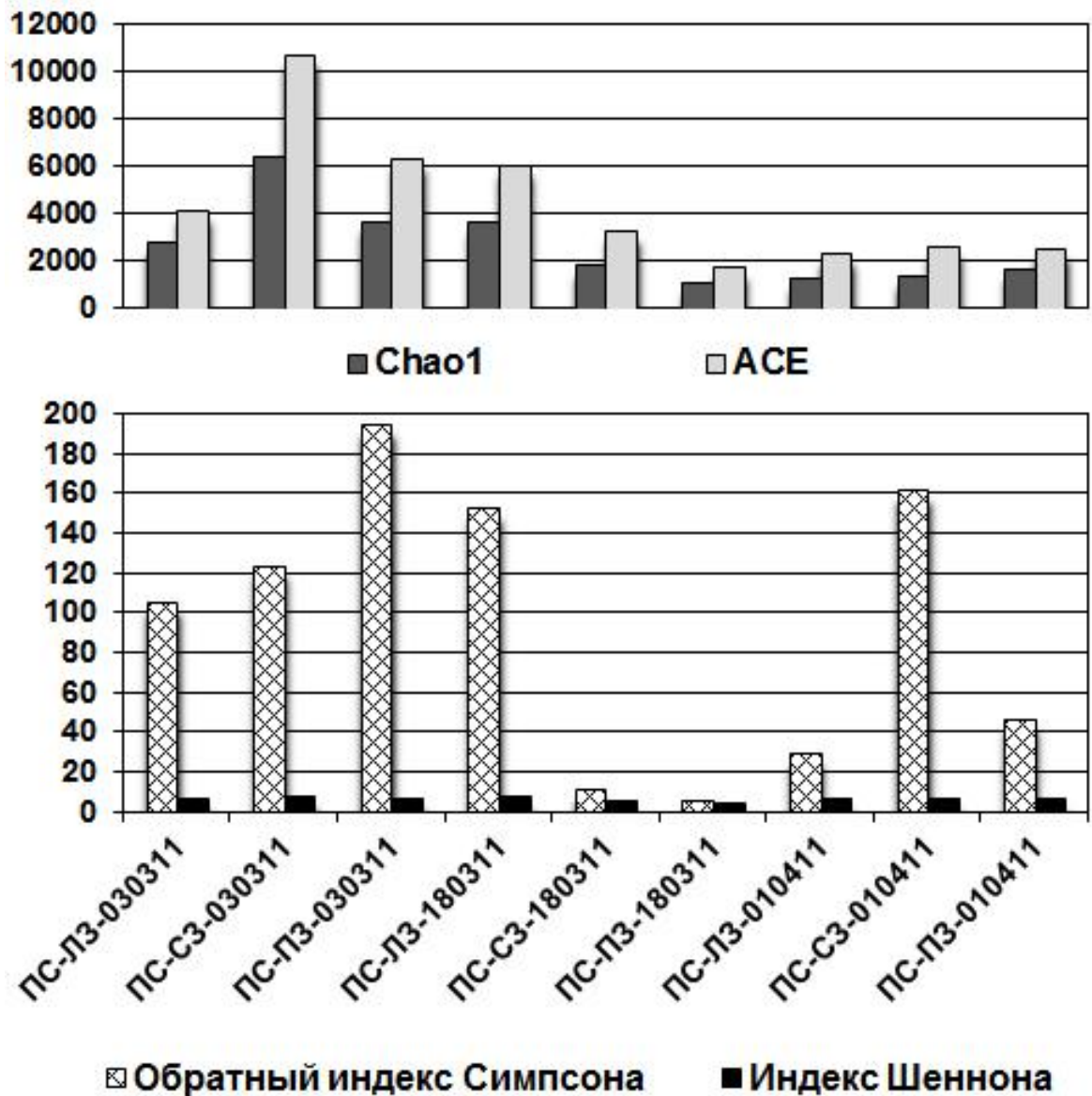


Рисунок 25 – Индексы биоразнообразия (генетическая дистанция 0,03) для образцов подледных микробных сообществ 2011 г. Обозначения, как в таблице 3.

В сообществах 2013 г. выявлено 515 ОТЕ с генетической дистанцией 0,03, количество ОТЕ на образец варьировало от 86 до 289. Высокие значения покрытия от 97,5 до 99,6 % (см. табл. 13) во всех сообществах свидетельствовали о достаточно полной оценке таксономического разнообразия, что подтверждали кривые накопления видов (рис. 26). По данным индексов Chao1 и ACE наибольшее разнообразие в сообществах, развивающихся в конце февраля во всех зонах, к середине марта разнообразие снижалось, а к концу марта снова увеличивалось, и в мае достигало максимальных значений (рис. 27).

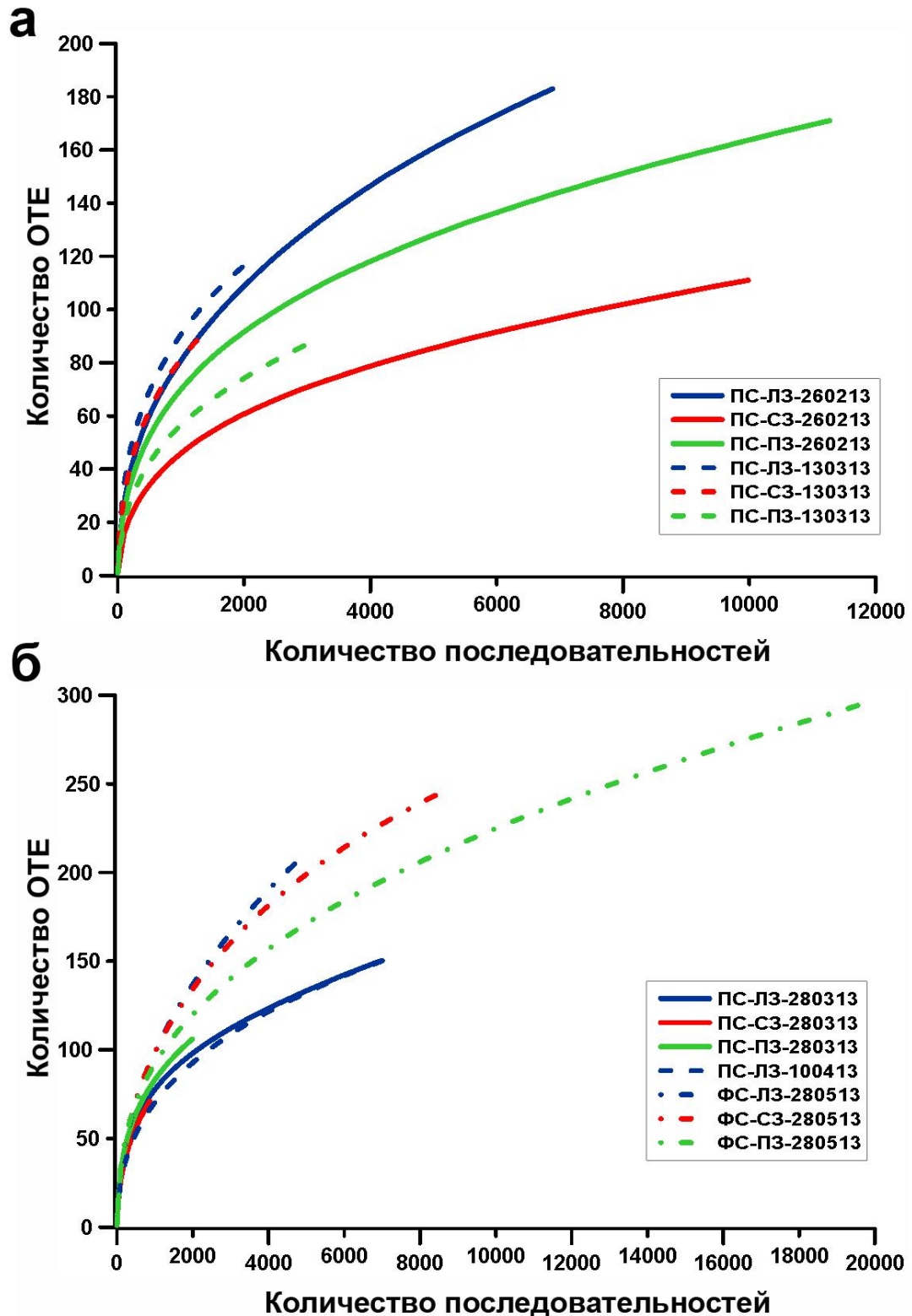


Рисунок 26 – Кривые накопления видов (генетическая дистанция 0,03) для образцов подледных микробных сообществ 2013 г. Обозначения, как в таблице 3; синий – сообщества литорали; красный – сообщества склоновой зоны; зеленый – сообщества пелагиали.

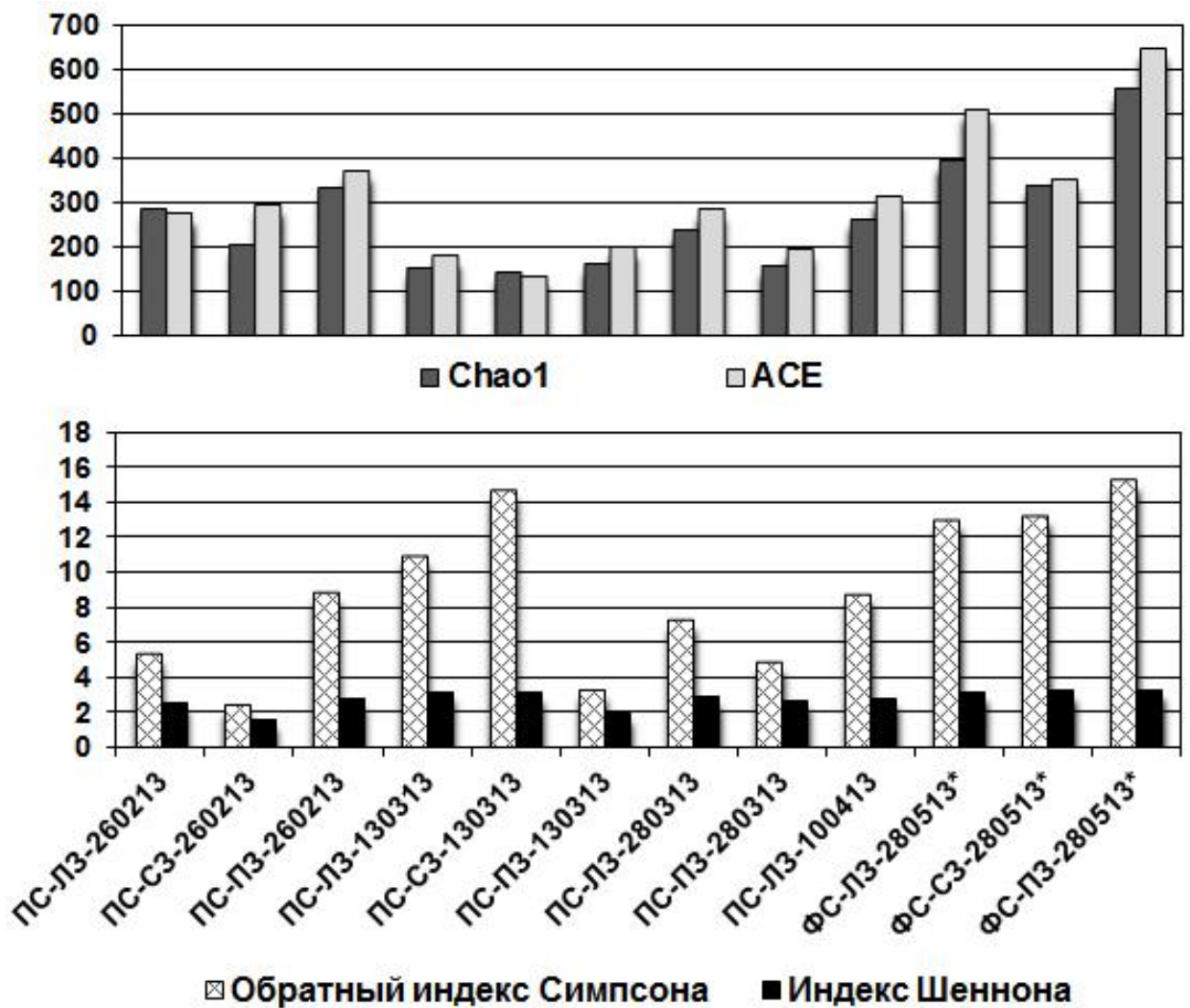


Рисунок 27 – Индексы биоразнообразия (генетическая дистанция 0,03) для образцов подледных микробных сообществ и сообществ фотического слоя (*) в весенний период 2013 г. Обозначения, как в таблице 3.

Значения индексов Шеннона и обратного Симпсона наоборот было выше в середине марта в подледных сообществах литоральной и склоновой зонах, а также в фотическом слое в весенний период (см. рис. 27; см. табл. 13), что говорит о равномерном распределении ОТЕ в этих сообществах.

В сообществах 2015 г. выявлено 489 ОТЕ_{0,03}, количество ОТЕ на образец варьирует от 105 до 440. Полученные кривые накопления видов (рис. 28), а также значения покрытия от 98 до 99,3 % (см. табл. 13), свидетельствовали о том, что на уровне рода достигнутый объем секвенирования был удовлетворителен для полной характеристики разнообразия сообществ.

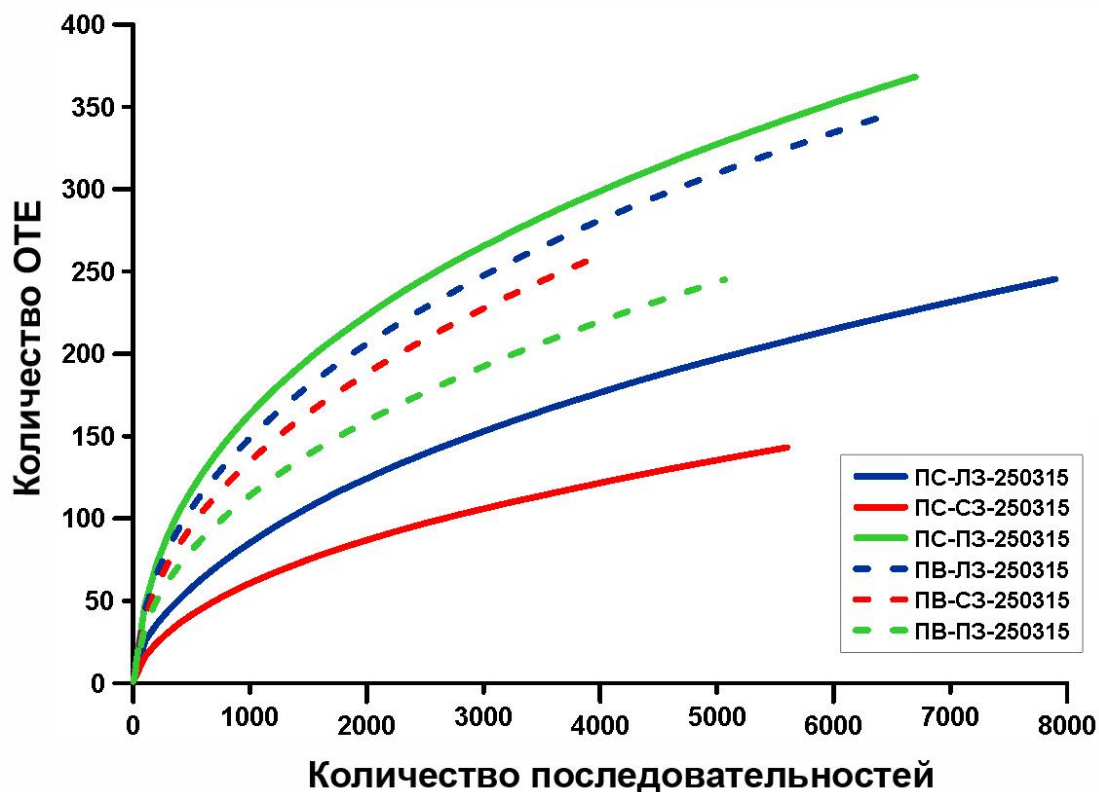


Рисунок 28 – Кривые накопления видов (генетическая дистанция 0,03) для образцов подледных микробных сообществ и сообществ подледной воды 2015 г.

Обозначения, как в таблице 3; синий – сообщества литорали; красный – сообщества склоновой зоны; зеленый – сообщества пелагиали.

Кривые накопления показывали, что разнообразие было наиболее высоким в подледном сообществе пелагической зоны. Индексы Chao1, ACE, Шеннона и обратный Симпсона были выше по сравнению с концом марта 2013 г. Все сообщества имели высокое разнообразие и равномерное распределение ОТЕ (рис. 29). Наибольшие значения индексов богатства Chao1 и ACE были отмечены в сообществе фотического слоя в весенний период, а индексы Шеннона и обратный Симпсона такие же, как и в сообществах подледной воды склоновой и пелагической зоны (рис. 29).

Сезонные различия в биоразнообразии бактериальных сообществ холодных экосистем ранее показаны для прибрежных районов Антарктики (Murray et al., 1998; Ghiglione, Murray, 2012) и для сообществ Английского канала (Gilbert et al., 2009; Gilbert et al., 2010), причем в зимнее время биоразнообразие увеличивалось,

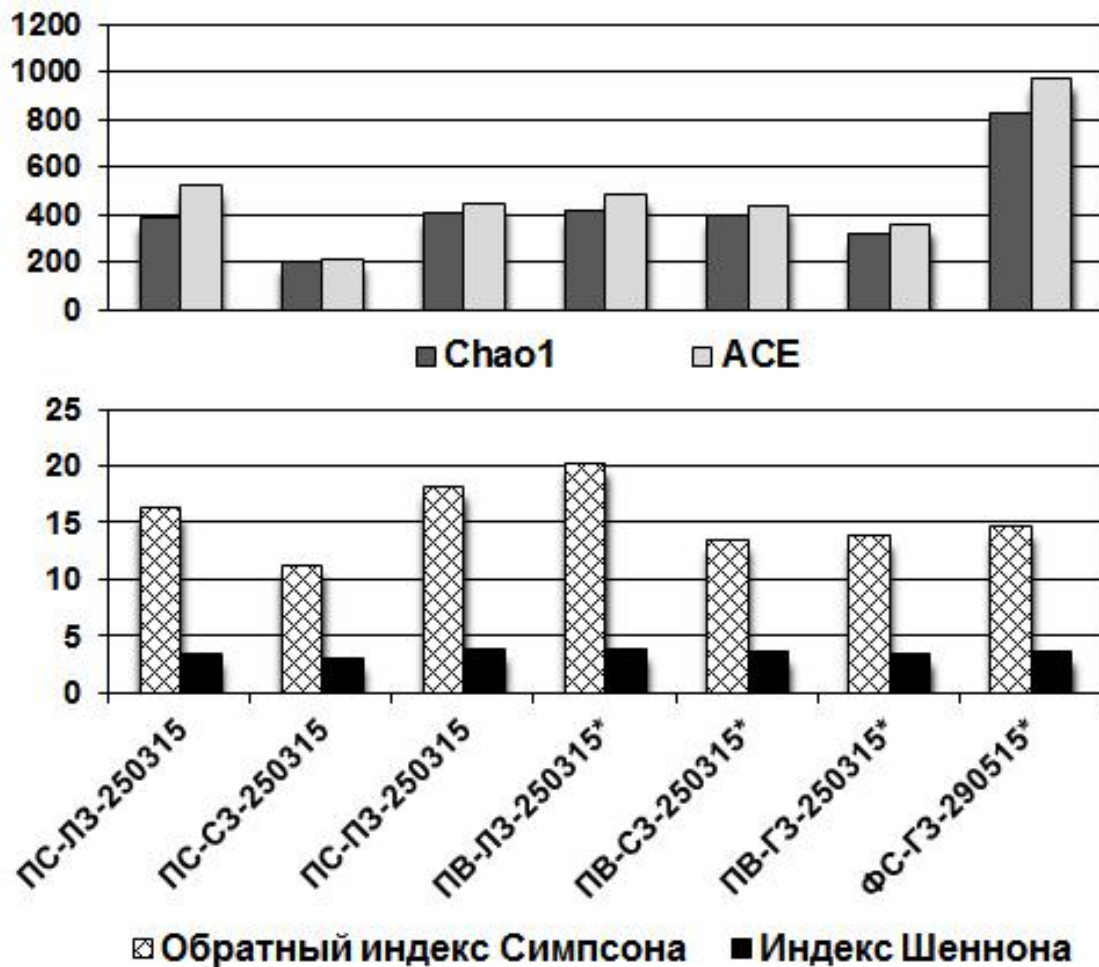


Рисунок 29 – Индексы биоразнообразия (генетическая дистанция 0,03) для образцов подледных микробных сообществ, сообществ подледной воды (*) и сообщества фотического слоя (*) в весенний период 2015 года. Обозначения, как в таблице 3.

по сравнению с летом. В нашей работе показано, что значения индексов богатства Chao1 и ACE в подледных сообществах было ниже, чем в сообществах периода открытой воды. Однако значения индекса Шеннона и обратного индекса Симпсона подо льдом такие же высокие, как и в свободный ото льда период. Ранее показано, что в бактериальных сообществах фотического слоя южной котловины озера Байкал в весенний период, индексы Chao1 и ACE варьировали от 95 до 243 и от 148 до 351 соответственно (Михайлов, 2015), что ниже значений, полученных для подледных сообществ.

Таким образом, показано, что по данным индексов Chao1, ACE, Шеннона и обратного индекса Симпсона биоразнообразие подледных сообществ было высокое и может быть выше, чем в сообществах фотического слоя в период открытой воды. Выявлена межгодовая и межсезонная динамика биоразнообразия подледных микробных сообществ. Наибольшие значения индексов отмечены в конце февраля – начале марта на ранних стадиях формирования подледных сообществ по сравнению с серединой марта. Биоразнообразие сообществ конца марта 2015 г. было выше по сравнению с сообществами 2013 г.

5.2. Таксономическая структура подледных бактериальных сообществ

Исследования таксономической структуры сообществ микроорганизмов важно для понимания процессов минерализации органического вещества и круговорота веществ в водных экосистемах. Молекулярно-генетические методы позволяют более детально изучить структуру бактериальных сообществ и получить информацию о некультивируемых таксонах (Margulies et al., 2005).

В подледных бактериальных сообществах озера Байкал преобладали представители пяти филумов *Proteobacteria* (26,8 % от общего количества последовательностей во всех образцах), *Bacteroidetes* (17,9 %), *Cyanobacteria* (17,7 %), *Actinobacteria* (14 %) и *Verrucomicrobia* (12,7 %). Основной вклад в состав бактериальных сообществ подледной воды вносили три филума *Actinobacteria* (36,9 %), *Proteobacteria* (24 %) и *Verrucomicrobia* (20,5 %), а в сообществах фотического слоя в весенний период – филумы *Actinobacteria* (55,7 %) и *Verrucomicrobia* (20,7 %).

Из 9 подледных бактериальных сообществ 2011 г. получено 31780 последовательностей, которые были отнесены к 18 филумам. В подледных сообществах доминировал филум *Proteobacteria* (36 % от общего количества последовательностей во всех образцах 2011 г.). Значительные доли в сообществах составляли филумы: *Actinobacteria* (15,8 %), *Verrucomicrobia* (11,4 %), *Cyanobacteria* (9 %), *Bacteroidetes* (8 %), *Acidobacteria* (6,9 %), *Chloroflexi* (6,4 %)

и *Nitrospira* (2,3 %). К минорным таксонам, доля которых в сообществах составляла менее 2 %, относились *Chlorobi*, *Elusimicrobia*, *Firmicutes*, *Gemmatimonadetes*, *Gracilibacteria*, *Latescibacteria*, *Planctomycetes*, *Saccharibacteria*, *Spirochaetes* и ТМ6.

Таксономическая структура сообществ в литоральной, склоновой и пелагической зонах изменялась относительно быстро на протяжении исследуемого подледного периода. В литоральной зоне в начале марта доминировал филум *Proteobacteria* (41,5 %), представленный преимущественно классами *Alpha*- и *Gamma**proteobacteria* (рис. 30). В начале апреля доля *Proteobacteria* уменьшилась до 25,4 %. Филум *Actinobacteria* в начале марта составлял 24,2 %, к началу апреля его доля снизилась до 11,8 %. Вклад в сообщество филума *Cyanobacteria* в начале подледного развития был небольшой – 4,6 %, а к началу апреля он составлял равную долю с доминирующим филумом *Proteobacteria* (25,4 %) (см. рис. 30). В склоновой зоне, как и в литорали, в начале марта доминировал филум *Proteobacteria* (36,4 %), доля которого начинала уменьшаться и к апрелю составила 32,9 %. В начале марта филум *Actinobacteria* составил 16,7 % от сообщества, к началу апреля его доля уменьшилась до 10,7 % (см. рис. 30). Филум *Verrucomicrobia*, доля которого в начале марта составляла 10,3 %, в середине марта доминировал в сообществе – 35,2 %, а к началу апреля его доля уменьшилась до 4,1 %. В пелагической зоне в начале марта доминировал филум *Proteobacteria* (48,5 %), класс *Gamma**proteobacteria* (31 %) (см. рис. 30). К концу развития сообщества доля *Proteobacteria* снизилась до 14,9 %. Значительный вклад в структуру сообщества в начале марта вносил филум *Actinobacteria* (23,7 %). На протяжении развития сообществ доля *Actinobacteria* снижалась и к началу апреля составила 15,2 %. Филум *Verrucomicrobia* в начале марта составлял 2,5 %, в середине марта, как и в склоновой зоне, доминировал в сообществе (49,1 %), а в начале апреля его доля уменьшилась до 1,1 %. Филум *Bacteroidetes* в начале марта составлял 12,7 % к началу апреля его доля увеличилась до 16,6 % (см. рис. 30).

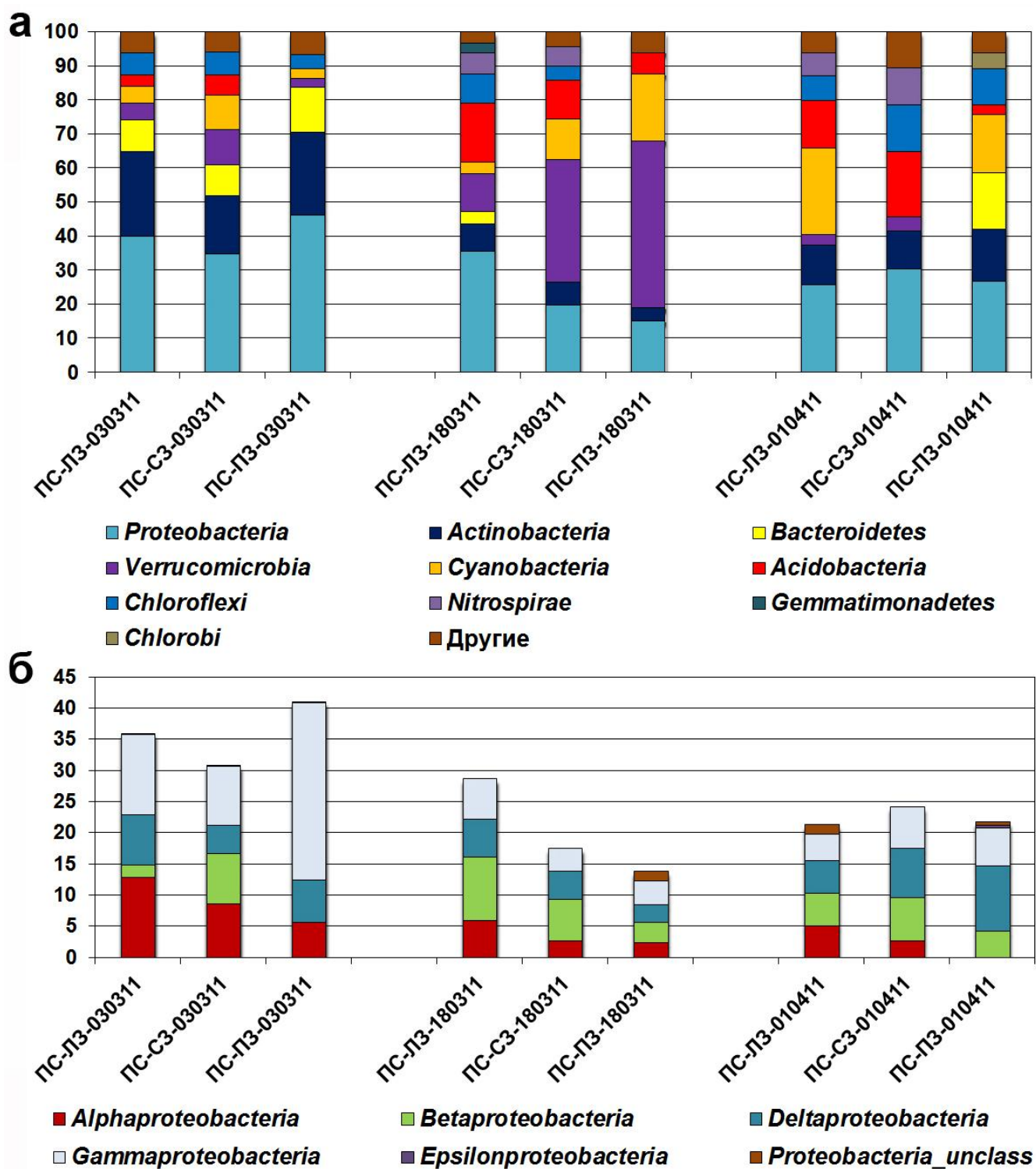


Рисунок 30 – Таксономический состав подледных бактериальных сообществ 2011 г. на уровне: филумов, доля в сообществе которых выше 2 % (а); классов *Proteobacteria* (б). Обозначения, как в таблице 3.

Из 9 образцов подледных бактериальных сообществ и 3 образцов фотического слоя в весенний период 2013 г. было получено 82702

последовательности, которые отнесены к 14 филумам. В общем, в подледных сообществах преобладали пять филумов: *Cyanobacteria* (26,2 %), *Bacteroidetes* (23,2 %), *Proteobacteria* (18,8 %), *Verrucomicrobia* (13,9 %) и *Actinobacteria* (13,3 %). Соотношение филумов в образцах изменялось. Филум *Deinococcus-Thermus* составлял 2,4 %, доля остальных филумов: *Saccharibacteria*, *Acidobacteria*, *Armatimonadetes*, *Chloroflexi*, *Chlorobi*, *Firmicutes*, *Gemmatimonadetes* и *Planctomycetes* – менее 2 %. В сообществах фотического слоя доминировал филум *Actinobacteria* (56,8 %), значительную долю составлял *Verrucomicrobia* (22 %).

В литоральной зоне в конце февраля 2013 г. доминировал филум *Cyanobacteria* (38,8 %), доля которого в начале марта уменьшилась до 9,4 %, к концу марта составлял 4,6 %, а в начале апреля – 0,1 % (рис. 31). Филум *Bacteroidetes* вносил значительный вклад в состав сообщества конца февраля (23,8 %), его доля увеличивалась и к апрелю составляла 25,4 %. *Verrucomicrobia* на раннем этапе развития сообщества (конец февраля) составляли 19,7 %, к середине марта их доля увеличивалась до 31,3 %. К началу апреля доля

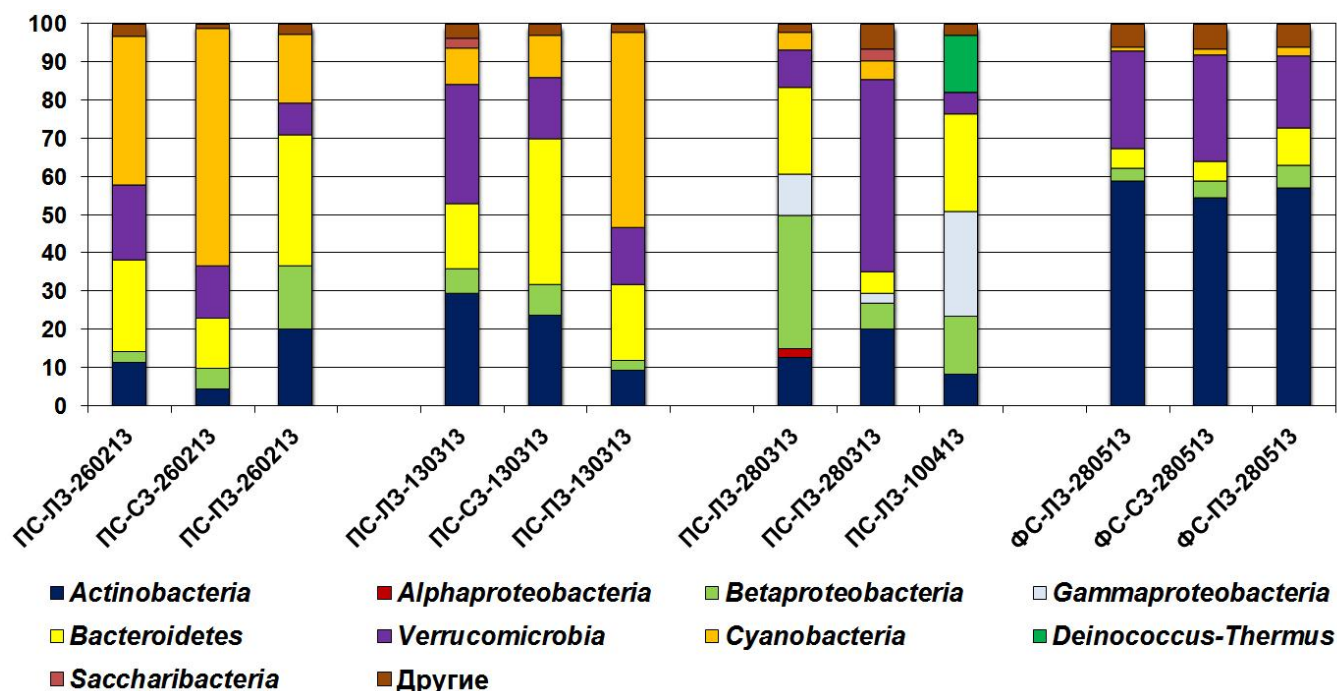


Рисунок 31 – Таксономический состав подледных бактериальных сообществ и сообществ фотического слоя в весенний период в 2013 г. на уровне филумов, доля в сообществе которых выше 2 %. Обозначения, как в таблице 3.

Verrucomicrobia составляла 5,6 %, а после вскрытия озера ото льда в весенний период их доля увеличилась до 25,5 % (см. рис. 31). Филум *Actinobacteria* в конце февраля составлял 11,7 %, к середине марта доля *Actinobacteria* увеличивалась до 29,7 %, но к началу апреля снова уменьшилась до 8,7 %. В сообществе фотического слоя воды в весенний период более половины от состава относились к представителям филума *Actinobacteria* (58,9 %).

В склоновой зоне в конце февраля 2013 г. в подледном сообществе доминировал филум *Cyanobacteria* (62 %), доля которого, как и в литоральной зоне к концу марта снижалась до 4,9 % (см. рис. 31). Филум *Bacteroidetes* составлял в конце февраля 13,1 % от бактериального сообщества, к середине марта его доля увеличилась до 38,1 %, а в фотическом слое в весенний период его доля составляла 5,1 %. Филум *Verrucomicrobia* составлял 13,6 % в конце февраля, его доля в сообществе начинала увеличиваться к середине марта до 15,9 %, а в мае составила 27,8 %. Вклад филума *Actinobacteria* в подледном сообществе конца февраля составлял 20,4 %, к середине марта он уменьшился до 9,5 %, к концу марта увеличился до 24,1 %, а в мае филум *Actinobacteria* являлся доминирующим (54,5 %).

В подледном сообществе пелагической зоны в конце февраля 2013 г. доминировал филум *Bacteroidetes* (34,1 %), его доля к середине марта уменьшилась до 19,9 %, к концу марта до 5,7 %, в весеннем сообществе *Bacteroidetes* составлял 10 % (см. рис. 31). Филум *Cyanobacteria* в конце февраля составлял 18 %, к середине марта его доля достигала 51 %, а концу марта снизилась до 4,9 %. В майском бактериальном сообществе *Cyanobacteria* составляли 2,2 %. Вклад филума *Verrucomicrobia* в конце февраля был небольшой и составлял 8 %. Доля *Verrucomicrobia* увеличивалась и к концу марта данный филум доминировал в сообществе (50 %), весной его доля составляла 18,8 %. Доля филума *Actinobacteria* в конце февраля была равна 20,4 %, к концу мая возрасла до 57,2 %.

Из 3 образцов подледных бактериальных сообществ, 3 образцов сообществ подледной воды и 1 образца фотического слоя в весенний период 2015 г.

получено 57414 последовательностей, которые отнесены к 15 филумам. В подледных сообществах преобладали *Proteobacteria* (35,5 %) и *Bacteroidetes* (21,4 %). Значительные доли в сообществах составляли филумы *Actinobacteria* (12,1 %), *Verrucomicrobia* (11,1 %), *Deinococcus-Thermus* (8,6 %) и *Cyanobacteria* (7,3 %). Филумы *Acidobacteria*, *Armatimonadetes*, *Chloroflexi*, *Chlorobi*, *Firmicutes*, *Gemmatimonadetes*, *Planctomycetes*, *Saccharibacteria* и WCHB1-60 составляли каждый менее 2 % (рис. 32). В сообществах подледной воды доминировали представители филума *Actinobacteria* (36,9 %). Филум *Proteobacteria* составлял 24 %, *Verrucomicrobia* – 20,5 %, *Cyanobacteria* и *Bacteroidetes* – по 7 %, доля филумов *Acidobacteria*, *Armatimonadetes*, *Chloroflexi*, *Chlorobi*, *Deinococcus-Thermus*, *Firmicutes*, *Gemmatimonadetes*, *Planctomycetes*, *Saccharibacteria* и WCHB1-60

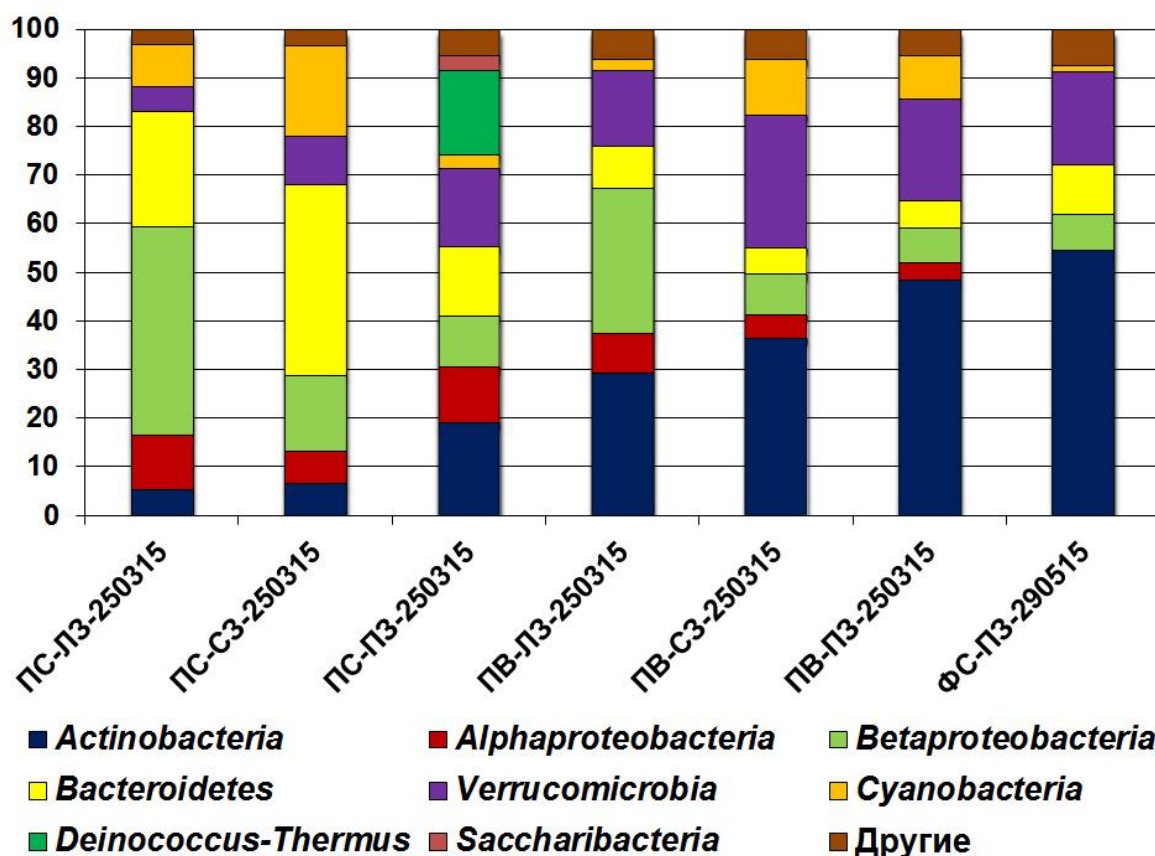


Рисунок 32 – Таксономический состав подледных бактериальных сообществ, сообществ подледной воды и фотического слоя в весенний период в 2015 г. на уровне филумов, доля в сообществе которых была выше 2 %. Обозначения, как в таблице 3.

составляла для каждого менее 2 %. В сообществе фотического слоя доминировал филум *Actinobacteria* (54,5 %), *Verrucomicrobia* составляли 19,1 %, *Proteobacteria* – 10,4 %, *Bacteroidetes* – 10,4 %. На каждый филум *Acidobacteria*, *Armatimonadetes*, *Chloroflexi*, *Chlorobi*, *Cyanobacteria*, *Deinococcus-Thermus*, *Firmicutes*, *Gemmatimonadetes*, *Planctomycetes*, *Saccharibacteria* и WCHB1-60 приходилось менее 2 % от состава сообщества (см. рис. 32).

В литоральной зоне в подледном сообществе 2015 г. доминировал филум *Proteobacteria*, классы *Betaproteobacteria* (42,7 %) и *Alphaproteobacteria* (11,1 %) (см. рис. 32). Значительную долю составлял филум *Bacteroidetes* – 23,8 %; другие филумы вносили меньший вклад в структуру сообщества: *Cyanobacteria* – 8,7 %; *Actinobacteria* – 5,4 %, *Verrucomicrobia* – 5,1 %. В сообществе подледной воды наибольшая доля последовательностей относилась к филуму *Proteobacteria* (39,2 %), из которых 30 % составлял класс *Betaproteobacteria*, 8 % – *Alphaproteobacteria*, 1 % – *Gamma**proteobacteria* и 0,2 % – неклассифицированные *Proteobacteria*. Филум *Actinobacteria* составлял 29,3 %, *Verrucomicrobia* – 15,6 %, *Bacteroidetes* – 8,7 %, *Cyanobacteria* – 2,2 %. В склоновой зоне в подледном сообществе доминировали представители *Bacteroidetes* (39,2 %) (см. рис. 32); значительный вклад составлял филум *Cyanobacteria* (18,5 %); к *Betaproteobacteria* относилось 15,5 %, к *Verrucomicrobia* – 9,9 %, к *Alphaproteobacteria* и *Actinobacteria* – по 6,7 % и 6,5 % соответственно. В сообществе подледной воды 2015 г. наибольшая доля последовательностей принадлежала к филуму *Actinobacteria* (36,3 %). Значительная доля последовательностей относилась к филуму *Verrucomicrobia* (27,2 %). В подледном сообществе пелагической зоны наибольшую долю составляли представители филума *Proteobacteria* (24,1 %), а именно *Alphaproteobacteria* (11,6 %) и *Betaproteobacteria* (10,5 %). К *Actinobacteria* относилось 19 %, к *Deinococcus-Thermus* – 17,3 %, к *Verrucomicrobia* – 16,2 %, к *Bacteroidetes* – 14,1 %. В сообществе подледной воды, а также в сообществе фотического слоя доминировали *Actinobacteria* 48,5 % и 54,5 % соответственно. Представители *Verrucomicrobia* составляли 20,7 % – в подледной воде; 19,1 % – в фотическом слое.

Филум *Proteobacteria* представлен в подледных сообществах ОТЕ, принадлежащими к классам *Alpha-*, *Beta-* и *Gamma**proteobacteria*. По результату BLAST-анализа ОТЕ014 и ОТЕ017, относящиеся к классу *Alphaproteobacteria*, имели 100 % идентичность с представителями рода *Novosphingobium*, обитающими в олиготрофном водоеме (KP717095), и с культивируемыми бактериями рода *Brevundimonas*, выделенными из Антарктического криоконита (KY302112), снега и ледника (KR263073), а также из нейстонных сообществ озера Байкал (KY454495) (рис. 33). Известно, что *Brevundimonas* являются типичными обитателями водных экосистем (Abraham et al., 2010), представители *Novosphingobium* чаще встречаются в почве или пресноводных осадках (Takeuchi et al., 2001). Бактерии рода *Brevundimonas* (*B. aurantiaca*, *B. nasdae*) были выделены нами в чистую культуру из подледных сообществ литоральной и пелагической зон оз. Байкал.

Доминирующими филотипами, относящимися к классу *Betaproteobacteria* являлись рода *Massilia*, *Limnohabitans*, *Albidiferax* и *Rhodoferax*. Показано, что представители данных таксонов часто обитают в холодных экотопах (Zhang et al., 2014; Li et al., 2015), а по нашим данным, и в озере Байкал в подледный период (Bashenkhaeva et al., 2015; Башенхаева и др., 2017). Последовательности ОТЕ004 (рис. 34), ОТЕ003, ОТЕ011 и ОТЕ013 (см. рис. 33) имели 100 %-ную идентичность с представителями рода *Massilia* из ледового керна (KF295189, NR_109596), поверхностной воды (KU991559) и почвы (JX566582). Известно, что представители рода *Massilia* относятся к факультативным психрофилами и обитают в холодных экосистемах (Shen et al., 2015). ОТЕ023 из подледных сообществ (см. рис. 34) и ОТЕ008 из сообществ фотического слоя (приложение И) имели 100 %-ную идентичность к штамму *Limnohabitans* sp. (LT717416), изолированному из пресного олиго-мезотрофного озера Цюрих (Швейцария) (приложение Д). Ранее показано, что бактерии рода *Limnohabitans* являются одними их самых широко распространенных представителей *Betaproteobacteria* в пресноводных экосистемах (Simek et al., 2011; Newton et al., 2011; Jezbera et al., 2012), в том числе и в озере Байкал в весенний период (Михайлов и др., 2015;

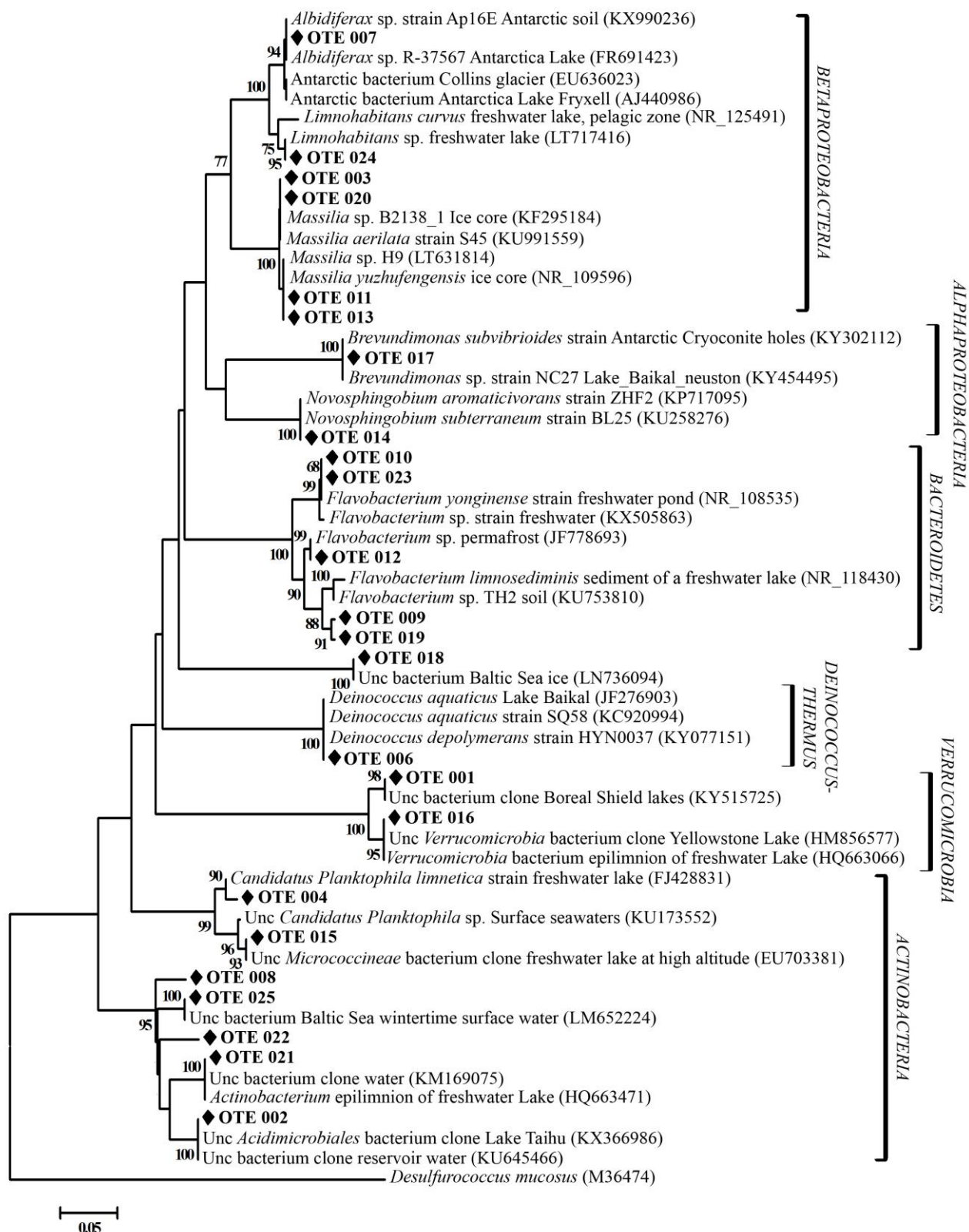


Рисунок 33 – Филогенетическое дерево нуклеотидных последовательностей наиболее обильных ОТЕ с генетической дистанцией 0,03 из подледных сообществ озера Байкал 2015 г. Цифрами показана достоверность ветвления, установленная с помощью “bootstrap” анализа 100 альтернативных деревьев.

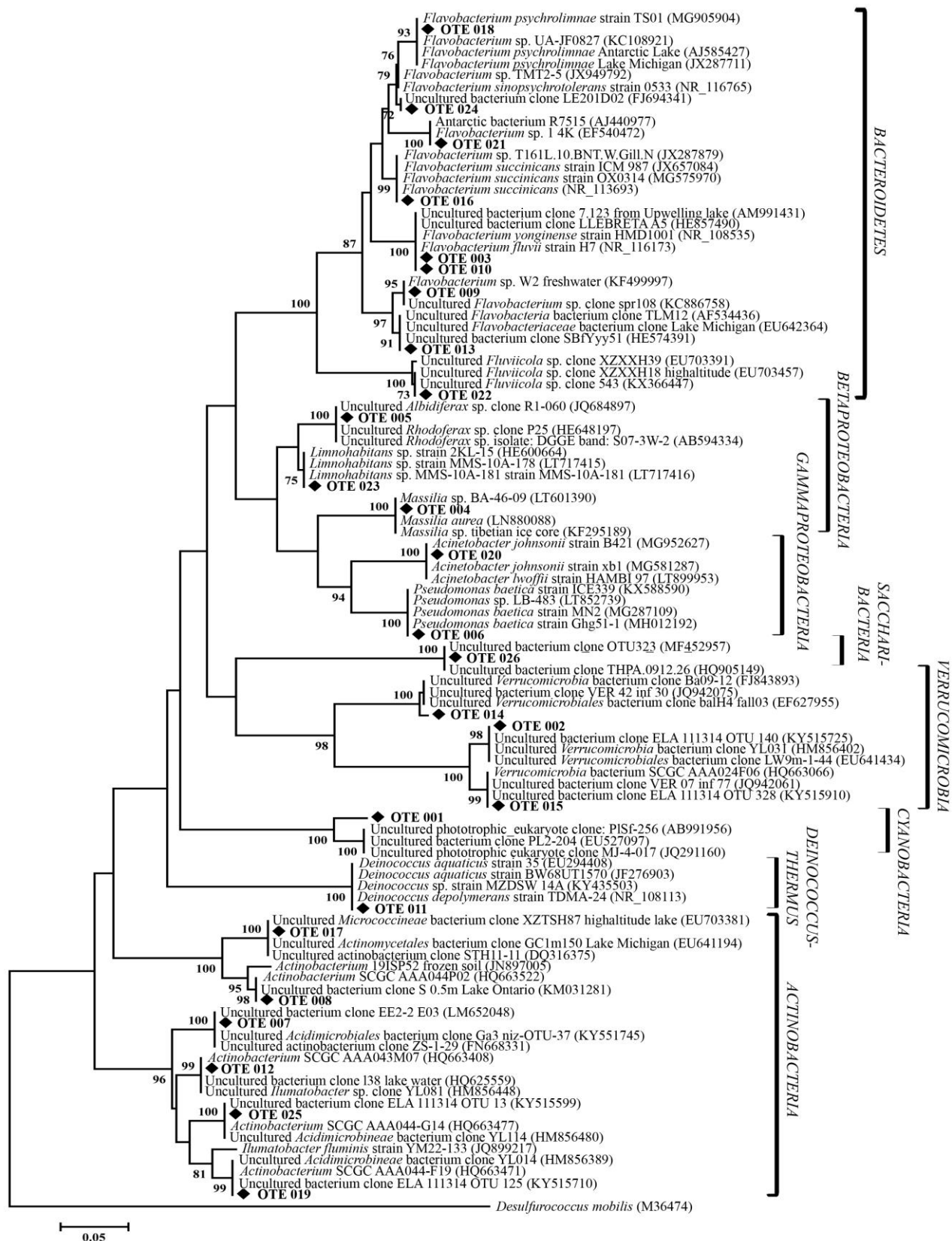


Рисунок 34 – Филогенетическое дерево нуклеотидных последовательностей наиболее обильных ОТЕ с генетической дистанцией 0,03 из подледных сообществ озера Байкал 2013 г. Цифрами показана достоверность ветвления, установленная с помощью “bootstrap” анализа 100 альтернативных деревьев.

Галачьянц и др., 2017). По результату BLAST-анализа ОТЕ007 (см. рис. 33) имела 100 %-ную идентичность к штамму *Albidiferax* sp., выделенному из антарктической почвы, и к антарктической бактерии из ледника Коллинз (приложение Е). ОТЕ005 (см. рис. 34) на филогенетическом дереве располагалась в одной кладе с некультивируемыми представителями *Rhodoferax* и *Albidiferax*, ближайший гомолог ОТЕ005 штамм *Rhodoferax* sp. выделен из воды озера Бива (приложение Д).

Из наиболее обильных ОТЕ (не менее 300 последовательностей) в подледных сообществах оз. Байкал к классу *Gamma*proteobacteria принадлежали четыре ОТЕ (рис. 35). ОТЕ1177 и ОТЕ030 имели 100 % идентичность с некультивируемыми бактериями из олиготрофных озер Тайху и Андского (KX366309, KY690573), а также из антарктических осадков (GU292268, JX948602) (см. рис. 33; приложение Г). ОТЕ006 образовывала кладу с бактерией *Pseudomonas baetica* (KX588590), выделенной изо льда, а ОТЕ020 с *Acinetobacter lwoffii* (LT899953) и *Acinetobacter johnsonii* (MG952627; MG581287). Бактерии рода *Pseudomonas* (*P. baetica* и *P. japonica*) выделены нами в чистую культуру из подледных сообществ пелагической зоны. Некоторые представители рода *Pseudomonas* являются психрофилами, обладают механизмами для выживания в экстремальных условиях (Muryoi et al., 2004) и часто встречаются в холодных местах обитания, например, во льдах Великих Лаврентьевских озер в сообществах с доминирование диатомовых водорослей *A. islandica* (D'souza et al., 2013).

К филуму *Bacteroidetes* относилось наибольшее количество обильных ОТЕ – 13 ОТЕ. Филум представлен в основном семейством *Flavobacteriaceae*. Ближайшими гомологами ОТЕ018 являлись *Flavobacterium psychrolimnae* из озера Мичиган (JX287711) и *F. psychrolimnae* из антарктического озера (AJ585427) (см. рис. 34). ОТЕ016 имела 100 %-ную идентичность со штаммом *F. succinicans*, ОТЕ021 – с антарктической бактерией из озера Фриксел (AJ440977) (см. рис. 34; приложение Д); ОТЕ012 – со штаммом *F. glaciei* (KY825219), выделенным из замершей почвы (см. рис. 33; приложение Е). Остальные ОТЕ имели ближайших

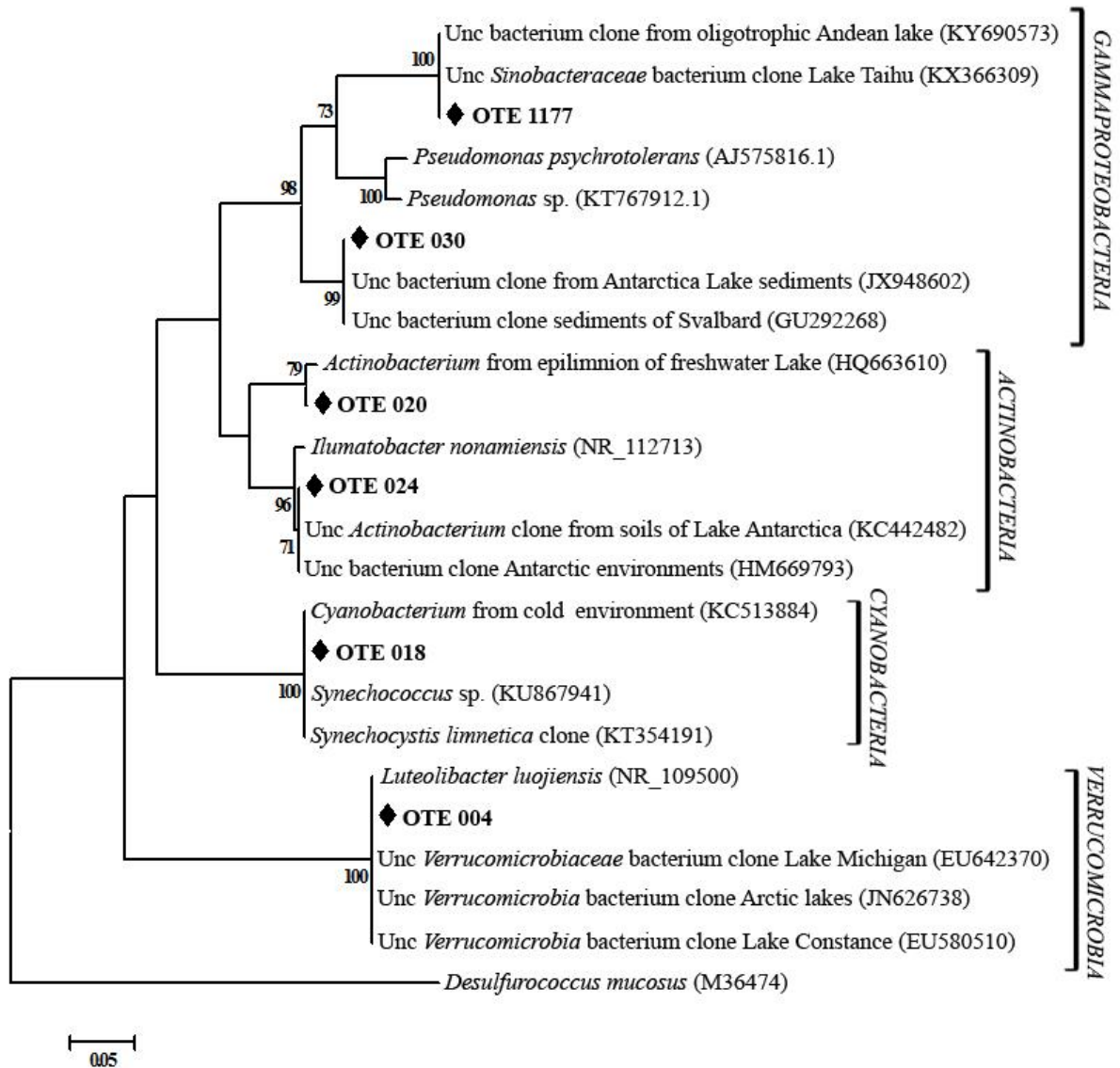


Рисунок 35 – Филогенетическое дерево нуклеотидных последовательностей наиболее обильных ОТЕ с генетической дистанцией 0,03 из подледных сообществ озера Байкал 2011 г. Цифрами показана достоверность ветвления, установленная с помощью “bootstrap” анализа 100 альтернативных деревьев.

гомологов из холодных мест обитания (AM991431), речных осадков (NR_116173) и пресноводных озер (KF499997; HE574391; EU703457). К семейству *Cryomorphaeae* относилась ОТЕ022 и имела 100 %-ную идентичность с некультивируемой *Fluviicola* sp. из высокогорного озера Тибетского нагорья (EU703457) (см. рис. 34; приложение Д). Известно, что представители филума *Bacteroidetes* являются одними из доминирующих таксонов в сообществах холодноводных морей (Zhang et al., 2014; Li et al., 2015), а также в озере Байкал в

период ледостава (Ahn et al., 1999). В 2013 г. подо льдом в озере Байкал нами показано необычно массовое цветение динофлагеллят *G. baicalense*, и ОТЕ, принадлежащие к филуму *Bacteroidetes*, были наиболее обильными. Ранее показано, что бактерии филума *Bacteroidetes* являются одними из распространенных таксонов, связанных с цветением морских динофлагеллят (Garcés et al., 2007; Green et al., 2010). В исследуемых нами сообществах большинство *Bacteroidetes* принадлежало к семейству *Flavobacteriaceae*. Представители данного семейства широко распространены в различных экотопах, они изолированы из почвы, пресноводных водоемов, из арктических регионов (Li et al., 2015), а также, как известно, доминируют в планктоне литоральной зоны Байкала (Парфенова и др., 2013). Кроме того, ряд таксонов *Flavobacteriaceae* является психрофилами, у которых пигменты и высокое содержание жирных кислот позволяют обитать в холодных экотопах (по Garrity, 2005). Семейство *Cryomorphaceae*, к которому также относились обильные ОТЕ, широко распространено в водных экосистемах, кроме того, большинство культивируемых видов изолированы из холодных мест обитания (Bowman et al., 2003).

Филум *Cyanobacteria* в подледных сообществах представлен неклассифицированными *Cyanobacteria*, которые имели идентичность 100 % с представителями рода *Synechocystis*, *Synechococcus*, *Cyanobium* и с некультивируемыми бактериальными клонами из различных водных экосистем (приложение Г–Е). Представители *Cyanobacteria* являлись одними из многочисленных в подледных сообществах, в отличие от сообществ подледной воды. Некоторые *Cyanobacteria* являются эпилитными видами, которые прикрепляются к различным субстратам (Aigner et al., 2018). Ранее показано, что данный филум является доминирующим в составе ассоциированной с частицами фракции пресноводных озер Германии (Allgaier, Grossart, 2006), а также в сообществах биопленок озера Байкал (Парфенова и др., 2013). Возможно, наибольшая представленность данного филума в подледных сообществах по сравнению с сообществами подледной воды связана с тем, что нижняя поверхность льда является благоприятной экологической нишей для их развития.

Филум *Actinobacteria* в подледных сообществах представлен десятию обильными ОТЕ. ОТЕ007 имели 100 %-ную идентичность с некультивируемой бактерией, выделенной из подледной воды Балтийского моря (LM652048) (см. рис. 34; приложение Д), ОТЕ012 – с некультивируемой бактерией из грунтовых вод в зоне вечной мерзлоты (HQ625559). На филогенетическом дереве ОТЕ024 располагалась в одной кладе с *Plumatobacter nonamiensis* (см. рис. 35) и имела 100 %-ную идентичность с некультивируемой актинобактерией, изолированной из антарктического озера Веллман (приложение Г). ОТЕ020 (приложение Г), ОТЕ008, ОТЕ017, ОТЕ019, ОТЕ025 (приложение Д) и ОТЕ002 (приложение Е) имели 100 %-ную идентичность с бактериями из пресноводных озер Мичиган, Стехлин, Тайху и др. В составе сообществ подледной воды и фотического слоя в весенний период представители *Actinobacteria* были наиболее многочисленными по сравнению с подледными сообществами (приложение Ж, И). Интересно, что ОТЕ, доминирующие в период открытой воды, представлены и в подледных сообществах, однако составляли меньшую долю. Известно, что бактерии филума *Actinobacteria* встречаются повсеместно, широко распространены в почвах, морских экосистемах и зачастую доминируют в эпилимнионе пресных водоемов (Newton et al., 2011), в том числе олиготрофных (Humbert et al., 2009). Бактерии этой группы являются активными деструкторами органических веществ (по Garrity, 2005), их развитие совпадает с пиками развития фитопланктона (Salcher et al., 2010). В Байкале *Actinobacteria* являются доминирующим филумом в сообществах эпилимниона в весенний период (Михайлов и др., 2015) и в бактерионейстонных сообществах в весенне-летний период (Галачьянц и др., 2017).

Среди наиболее обильных ОТЕ к *Verrucomicrobia* относилось пять ОТЕ, представленных в основном *Candidatus Methylophilum* и родом *Luteolibacter*. Ближайшим гомологом ОТЕ004 (идентичность 100 %) был *Luteolibacter luojiensis* из почвы Арктической тундры (NR_109500) (приложение Г), с которым ОТЕ004 располагалась в одной кладе на филогенетическом дереве (см. рис. 35). Остальные ОТЕ имели высокую идентичность (99–100%) с некультивируемыми бактериями

из пресноводных озер Онтарио, Келик и Северных Канадских озер (KY515725, FJ843893, KY515910) (см. рис. 33–35; приложение Г–Е). Филум *Verrucomicrobia* наиболее обильно представлен в сообществах подледной воды и фотического слоя в весенний период (приложение Ж, И). Представители *Verrucomicrobia* имели широкий ареал обитания и распространены в сообществах арктических почв, морских и пресноводных водоемах (Zhang et al., 2014). Ранее показано, что *Verrucomicrobia* составляют значительную долю в сообществах в периоды развития фитопланктона в озере Крейтер (Орегон, США) (Urbach et al., 2001) и в озере Байкал (Михайлов и др., 2015).

Филум *Deinococcus-Thermus* представлен ОТЕ011 (см. рис. 34) и ОТЕ006 (см. рис. 33), которые имели идентичность 100 % с *Deinococcus aquaticus* BW68UT1570 (JF276903) из озера Байкал (приложение Д, Е). Увеличение доли в сообществах представителей семейства *Deinococcaceae* происходит в начале апреля. Возможно, это связано с большим поступлением под лед солнечной радиации, а бактерии данного филума способны выживать в экстремальных условиях при воздействии высоких доз УФ и γ -радиации (Callegan et al., 2008; Галачьянц и др., 2016).

Таким образом, с помощью пиросеквенирования фрагментов гена 16S рРНК изучены особенности таксономической структуры подледных бактериальных сообществ озера Байкал в 2011, 2013 и 2015 гг. Показано, что в сообществах доминировали пять бактериальных филумов: *Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Cyanobacteria*, *Actinobacteria* и *Verrucomicrobia*. Соотношение филумов варьировало на протяжении одного ледового сезона, имело межгодовую динамику и изменялось в разных экологических зонах. Наиболее обильные ОТЕ относились к родам *Flavobacterium*, *Massilia*, *Rhodoferrax*, *Pseudomonas*, *Candidatus Methylocidiphilum* и неклассифицированным *Cyanobacteria*. Гомологи (с идентичностью 98–100 %) наиболее обильных ОТЕ изолированы из различных биотопов, в том числе из холодных мест обитания, таких как вечная мерзлота, снег, лед, антарктическая почва. Большое количество гомологов относилось к некультивируемым бактериям. Показаны различия в структуре подледных

сообществ, сообществ подледной воды и фотического слоя в весенний период, характеризующиеся различным соотношением доминирующих таксонов в исследуемых сообществах.

ГЛАВА 6. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ ПОДЛЕДНЫХ БАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Анализ бета-разнообразия подледных бактериальных сообществ проводили с помощью индексов Брея–Кёртиса и Jaccard, учитывающих количество различных ОТЕ, а также с помощью метрики weighted UniFrac, результаты визуализировали с помощью многомерного шкалирования (PCoA), неметрического многомерного шкалирования (NMDS) и кластерного анализа (UPGMA). Для корректного сравнения образцы 2011 г. с длиной последовательностей 170 п.н. были проанализированы отдельно от образцов 2013 и 2015 гг. с длиной последовательностей – 268 п.н. и 253 п.н. соответственно.

При помощи диаграмм Венна проведено сравнение подледных бактериальных сообществ по составу общих и уникальных ОТЕ. Группировку сообществ проводили по периоду развития и экологической зоне. В сообществах 2011 г. количество уникальных ОТЕ во всех образцах было выше, чем общих (рис. 36), однако уникальные ОТЕ представлены небольшим количеством последовательностей – по 1-3 на одну ОТЕ. Предположительно наибольшее количество уникальных ОТЕ может быть связано с доминированием в сообществах разных видов микроводорослей, сменяющих друг друга на протяжении ледового периода. Однако в литоральной зоне при смене одного вида динофлагеллят на другой – *G. baicalense* (ПС-ЛЗ-180311) на *P. euryceps* (ПС-ЛЗ-010411) в бактериальной составляющей сообщества сохранялось большое количество общих ОТЕ. В склоновой зоне в сообществах ПС-СЗ-030311 и ПС-СЗ-180311, где доминировал *G. baicalense* доля общих ОТЕ составляла 5,7 %, уникальных ОТЕ больше, они составляли 68,8 % и 12,9 % соответственно (см. рис. 36). Можно отметить, что уникальных ОТЕ больше в сообществах начала марта во всех зонах.

При сравнении сообществ 2013 г. выявлено наибольшее количество общих ОТЕ, чем уникальных (рис. 37). В 2013 г. во всех сообществах развивались

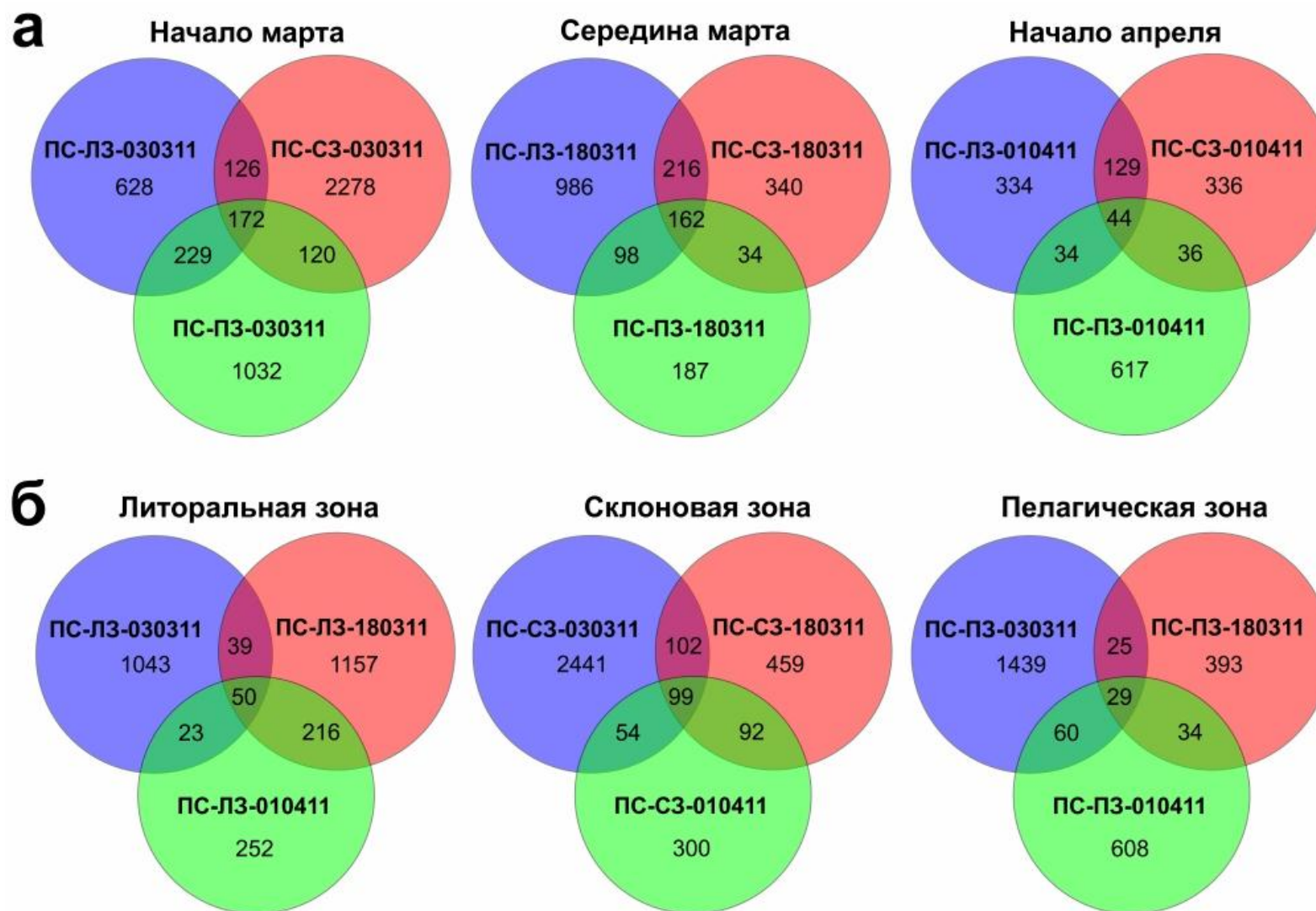


Рисунок 36 – Диаграммы Венна, построенные для $OTE_{0,03}$ из подледных бактериальных сообществ 2011 г. Сравнение сообществ по периоду развития (а) и зоне развития (б), цифрами обозначено количество ОТЕ.

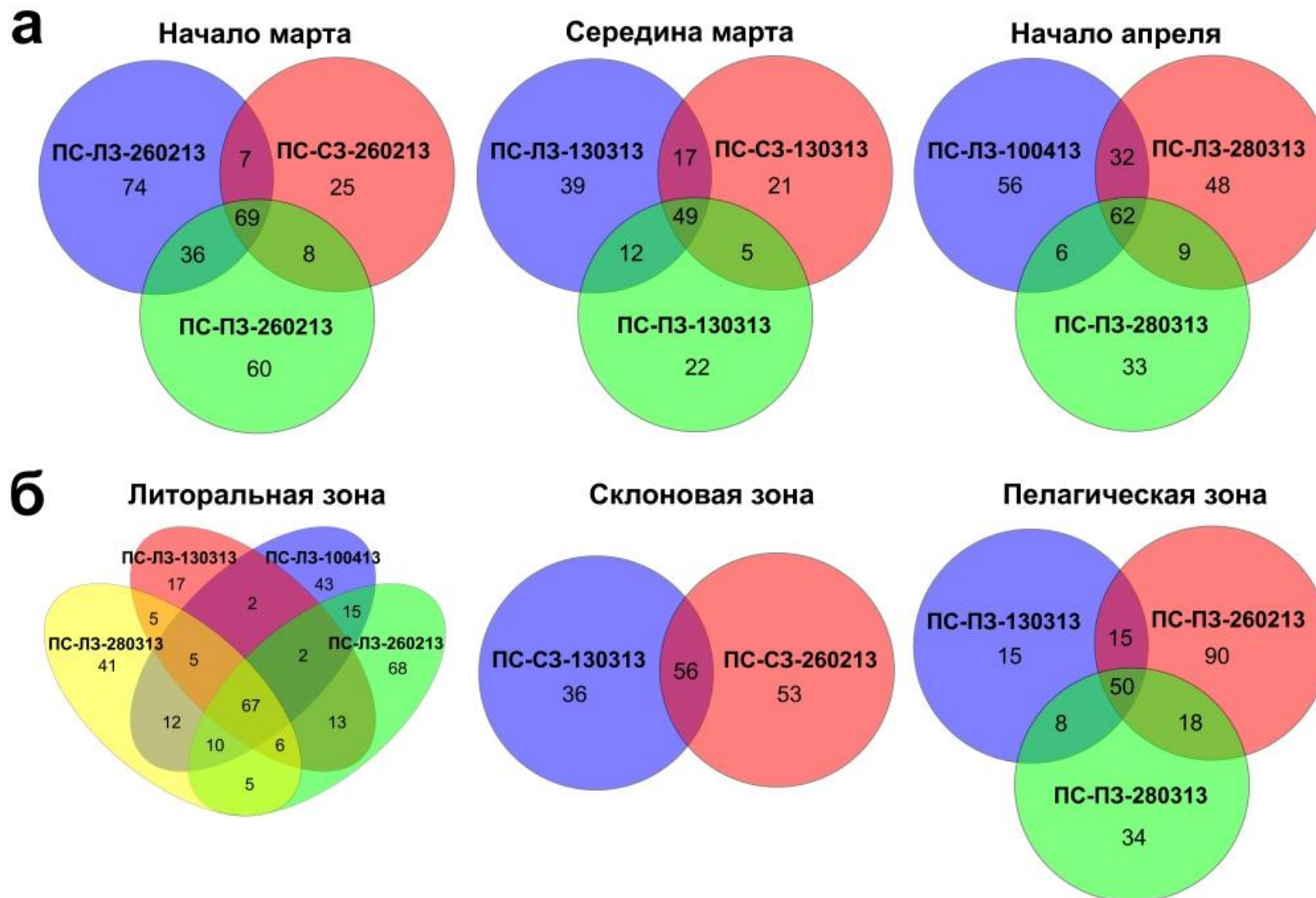


Рисунок 37 – Диаграммы Венна, построенные для $OTE_{0,03}$ из подледных бактериальных сообществ 2013 г. Сравнение сообществ по периоду развития (а) и зоне развития (б), цифрами обозначено количество ОТЕ.

динофлагелляты *G. baicalense*, кроме ПС-ПЗ-260213, где доминировали диатомеи *A. baicalensis*. При сравнении сообществ конца февраля, развивающихся в разных зонах, выявлена высокая доля (37,6 %) общих ОТЕ между сообществами ПС-ЛЗ-260213 и ПС-ПЗ-260213, где доминировали *G. baicalense* и *A. baicalensis* соответственно. Доля общих ОТЕ между сообществами с доминированием динофлагеллят ПС-ЛЗ-260213 и ПС-СЗ-260213 меньше и составляла 27,2 %. Возможно, общие ОТЕ составляли группу типичных для водной среды таксонов, а уникальные ОТЕ свидетельствовали о присутствии специализированных таксонов в данном экотопе.

Сравнение сообществ с помощью метода РСоА показало, что при использовании индекса Брея–Кёртиса (рис. 38) на плоте образцы формировали две группы. Первую группу образовывали три образца из сообществ начала марта (ПС-ЛЗ-030311, ПС-СЗ-030311, ПС-ПЗ-030311), они сдвинуты вправо по оси 1 (см. рис. 38а). Вторую группу формировали пять образцов из сообществ середины марта и начала апреля (ПС-ЛЗ-180311, ПС-СЗ-180311, ПС-ПЗ-180311,

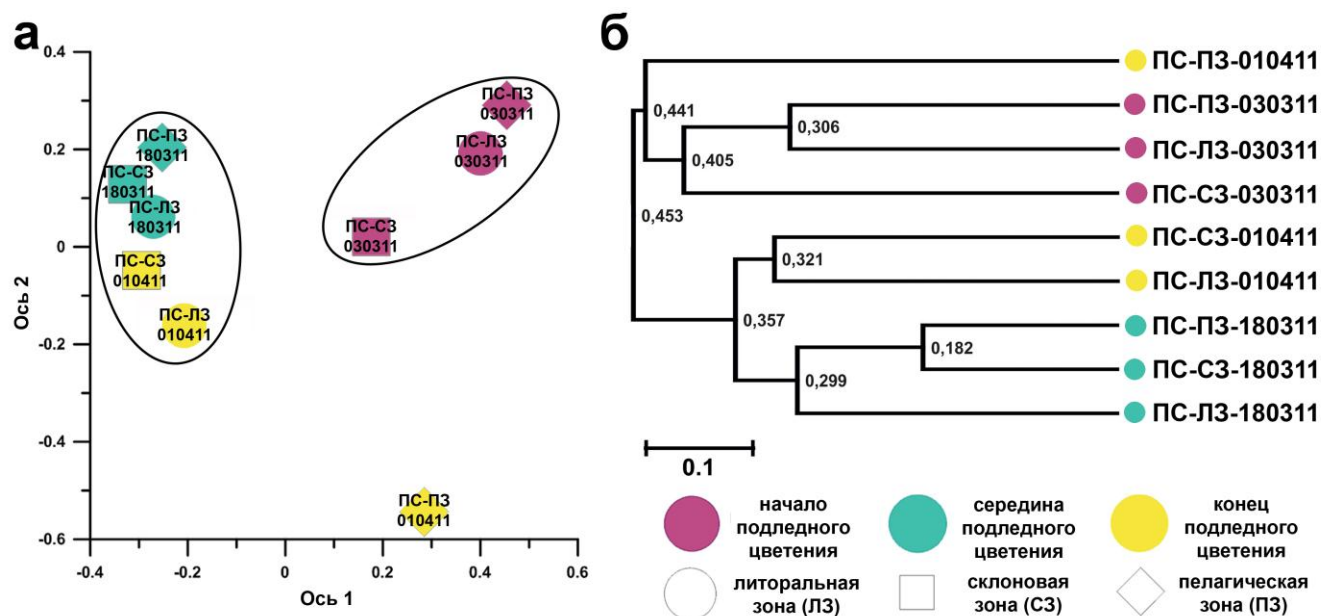


Рисунок 38 – Сравнительный анализ подледных бактериальных сообществ 2011 г. РСоА плот и UPGMA-дендрограмма построены на основе представленности ОТЕ с генетической дистанцией 0,03 с использованием индекса сходства Брея–Кёртиса.

ПС-ЛЗ-010411, ПС-СЗ-010411), они сдвинуты влево по оси 1. Образец ПС-ПЗ-010411 удален от обеих групп и сдвинут вниз по оси 2. На UPGMA-дендрограмме образцы образовывали три клады (см. рис. 38б). В первую кладу входили образцы из сообществ начала марта, во вторую – из сообществ середины марта и начала апреля. Образец ПС-ПЗ-010411 расположен отдельно от других образцов, как и на RCoA плоте, образуя на дереве отдельную ветвь. При сравнении сообществ с использованием метрики weighted UniFrac (рис. 39) образцы образовывали три группы. Первую группу формировали три образца из сообществ начала марта, как и при индексе Брея–Кёртиса, они сдвинуты вправо по оси 1 (см. рис. 39а).

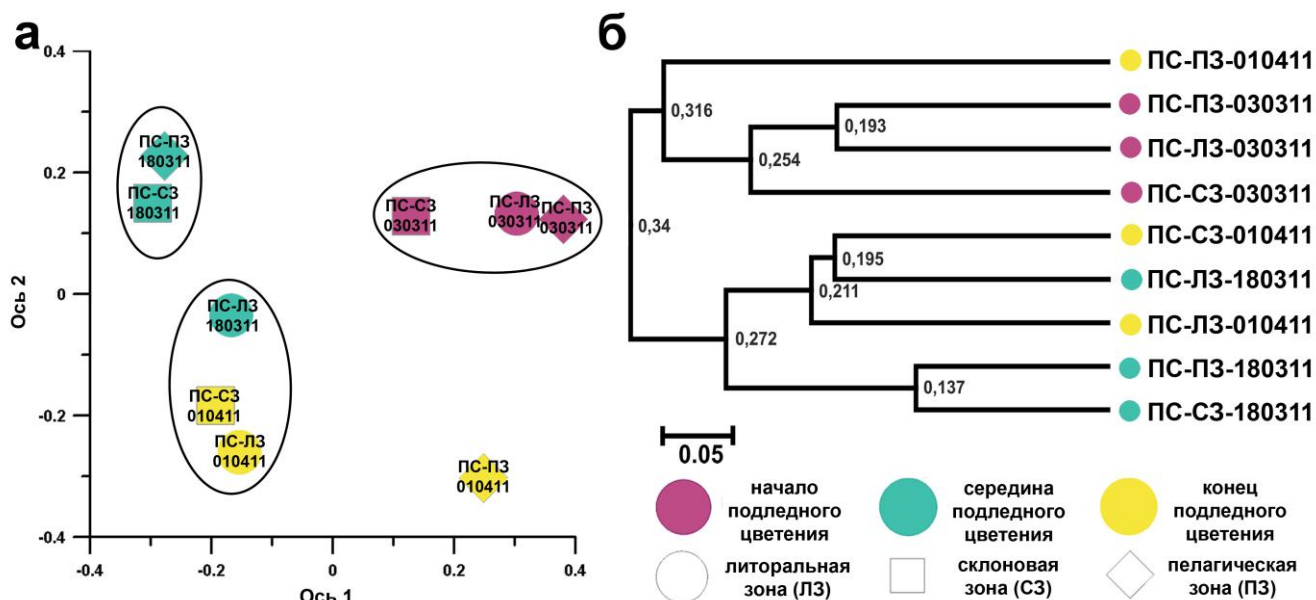


Рисунок 39 – Сравнительный анализ подледных бактериальных сообществ 2011 г. RCoA плот и UPGMA-дендрограмма построены на основе представленности ОТЕ с генетической дистанцией 0,03 с использованием метрики weighted UniFrac.

Вторую группу формировали два образца из сообществ середины марта (ПС-СЗ-180311, ПС-ПЗ-180311), они сдвинуты влево по оси 1 и вверх по оси 2. Третью группу образовывали образцы ПС-ЛЗ-180311, ПС-ЛЗ-010411, ПС-СЗ-010411, они сдвинуты влево по оси 1 и вниз по оси 2. Образец ПС-ПЗ-010411 удален от обеих групп и сдвинут вниз по оси 2. На UPGMA-дендрограмме образцы сформировали такие же группы, как и на RCoA плоте (см. рис. 39б).

Сообщества бактерий, развивающиеся в один период времени, независимо от экологической зоны и от состава микроводорослей в сообществах сходны между собой. Например, в начале марта в сообществах литоральной (ПС-ЛЗ-030311) и склоновой (ПС-СЗ-030311) зон доминировали динофлагелляты *G. baicalense*, а в сообществе пелагической зоны (ПС-ПЗ-030311) диатомеи *A. baicalensis* и *A. islandica*, однако на РСoA плотках и UPGMA- дендрограммах все три образца группировались вместе. Наши исследования согласуются с данными, полученными с помощью высокопроизводительного секвенирования бактериальных сообществ в период цветения различных групп фитопланктона (диатомей и динофлагеллят) в морских мезокосмах. Показано, что изменения в составе фитопланктона не влияют на изменения структуры бактериальных сообществ (Pearman et al., 2015). Независимость состава бактерий от фитопланктона была показана и для сообществ эпилимниона озера Байкал (Михайлов, 2015), где в образцах, различающихся по составу фитопланктона, к общим OTE принадлежит большее количество последовательностей, чем к уникальным, что свидетельствует о сходстве бактериальных сообществ, несмотря на различия в составе фитопланктона.

Однако для морских сообществ ранее показано, что бактериальные таксоны связаны с развитием определенных видов микроводорослей (Grossart et al., 2005). Лабораторные эксперименты с культивированием различных видов диатомей *Chaetoceros socialis* и *Pseudonitzschia* sp., а также динофлагеллят *Protoperidinium bipes* показали развитие в разных сообществах микроводорослей разных фило типов бактерий (Pinhassi et al., 2004). Показано, что сообщества с высокой долей динофлагеллят характеризовались четырьмя фило типами филума *Bacteroidetes*: два из семейства *Cryomorphaceae* и два из семейства *Flavobacteriaceae*. Два других фило типа *Flavobacteriaceae*, а также фило тип *Alphaproteobacteria* (*Roseobacter*) и *Gammaproteobacteria* (*Methylophaga*) были характерны для диатомового сообщества. Эти результаты свидетельствуют о том, что бактериальное сообщество возможно реагирует на доминирование разных групп фитопланктона, однако такая взаимосвязь не выявлена в нашей работе.

При сравнении подледных сообществ 2013 и 2015 гг. с сообществами подледной воды 2015 г. и фотического слоя в 2013 и 2015 гг. методом РСоА и кластерным анализом с помощью индекса Брея–Кёртиса выявлено значительное отличие в сообществах ледового периода и периода открытой воды (рис. 40). Как и в сообществах 2011 г. на РСоА плоте образцы подледных сообществ 2013 и 2015 гг. формировали две группы: сообщества, развивающиеся в начале цветения (ПС-ЛЗ-260213, ПС-СЗ-260213, ПС-ПЗ-260213, ПС-ЛЗ-130313, ПС-СЗ-130313, ПС-ПЗ-130313), они располагались слева по оси 1 и снизу по оси 2. Вторую группу образовывали сообщества середины и конца подледного цветения (ПС-ЛЗ-280313, ПС-ПЗ-280313, ПС-ЛЗ-100413, ПС-ЛЗ-250315, ПС-СЗ-250315,

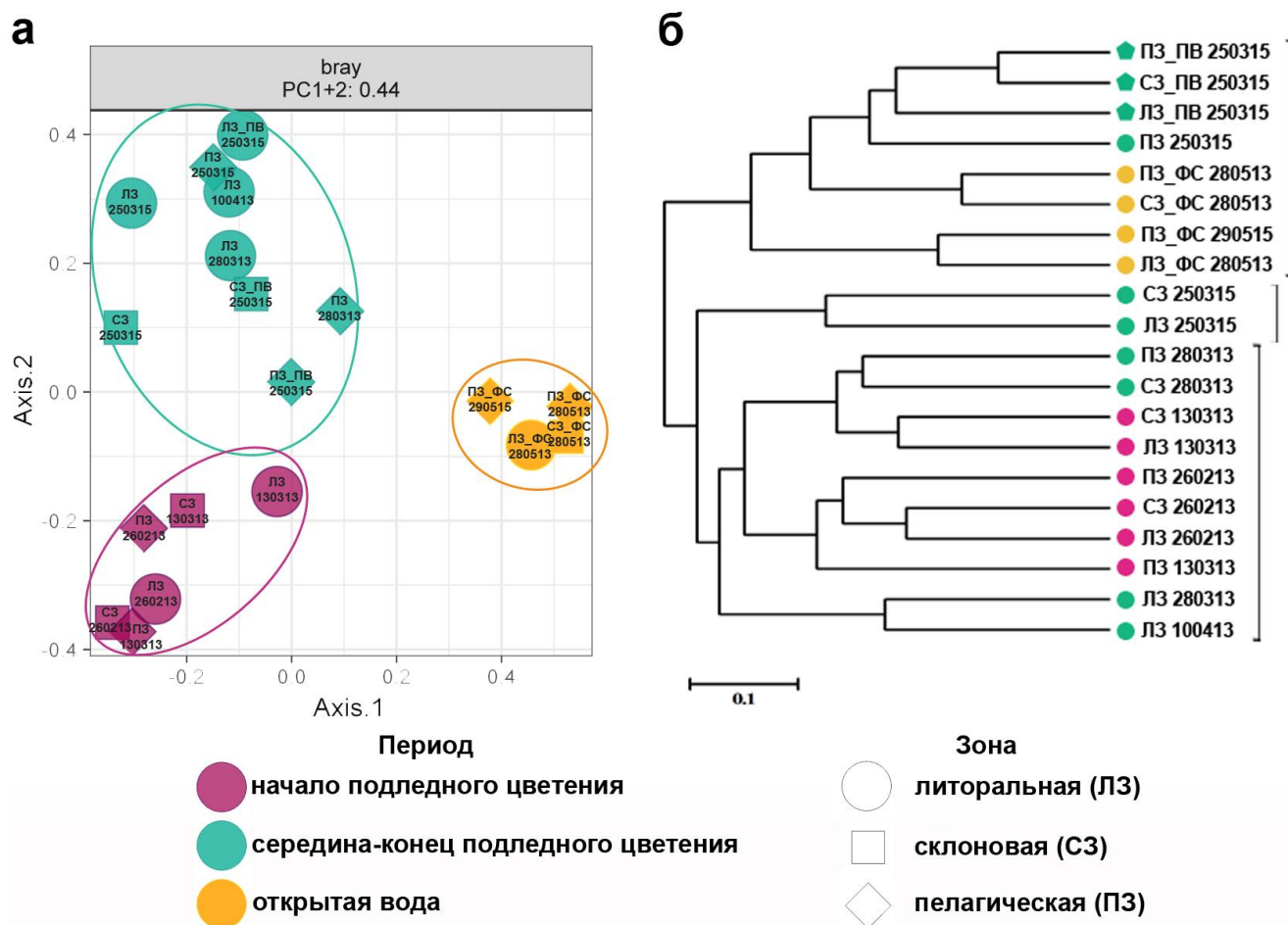


Рисунок 40 – Сравнительный анализ подледных бактериальных сообществ, сообществ подледной воды (ПВ) и фотического слоя (ФС) в весенний период методом РСоА и кластерным анализом на основе представленности ОТЕ с генетической дистанцией 0,03 с использованием индекса сходства Брея–Кёртиса.

ПС-ПЗ-250315, ПВ-ЛЗ-250315, ПВ-СЗ-250315, ПВ-ПЗ-250315), они сдвинуты влево по оси 1 и вверх по оси 2 (рис. 40а). Третью группу формировали образцы фотического слоя весеннего периода (ФС-ЛЗ-280513, ФС-СЗ-280513, ФС-ПЗ-280513, ФС-ПЗ-290515), они располагались справа по оси 1. На дендрограмме формировалось два кластера (рис. 40б). В первый кластер вошли сообщества подледной воды, фотического слоя и один образец подледных сообществ ПС-ПЗ-250315. Во второй вошли образцы из подледных сообществ. Таким образом, на изменение структуры бактериальных сообществ влияет период развития, при этом в ледовый период изменения происходят в короткий промежуток времени (в среднем две недели). Такая закономерность согласуется с ранее полученными результатами по исследованию сезонных отличий в речных бактериальных сообществах, где было обнаружено, что бактериальная структура изменяется в зависимости от сезона, а существенных сдвигов в пространственном распределении не происходит (Gilbert et al., 2012; Zhang et al., 2012; Kaevska et al., 2016).

Для подтверждения данной гипотезы проведен статистический анализ методом NMDS с дистанцией Брея-Кёртиса между структурой бактериальных сообществ, типом сообществ (ПС, ПВ, ФС), периодом развития (начало подледного цветения, середина-конец, период открытой воды), зоной (ЛЗ, СЗ, ПЗ) и развивающимися в сообществе типами микроводорослей (Bacillariophyta, Dynophyta, Chlorophyta, Chrysophyta и Cryptophyta) (рис. 41). К наиболее значимым параметрам (с высоким коэффициентом детерминации (r^2) и значением p -value $\leq 0,001$) относятся период развития сообществ ($r^2 = 0,5613$) и тип микроводорослей ($r^2 = 0,6710$) (табл. 13), что свидетельствует об их взаимосвязи со структурой бактериальных сообществ. В отличие от сообществ 2011 г., где влияния на структуру бактериальных сообществ состава микроводорослей не выявлено, в сообществах 2013 и 2015 гг. по данным статистического анализа тип микроводорослей является значимым параметром.

Bray-Curtis dissimilarity, NMDS stress=0.15

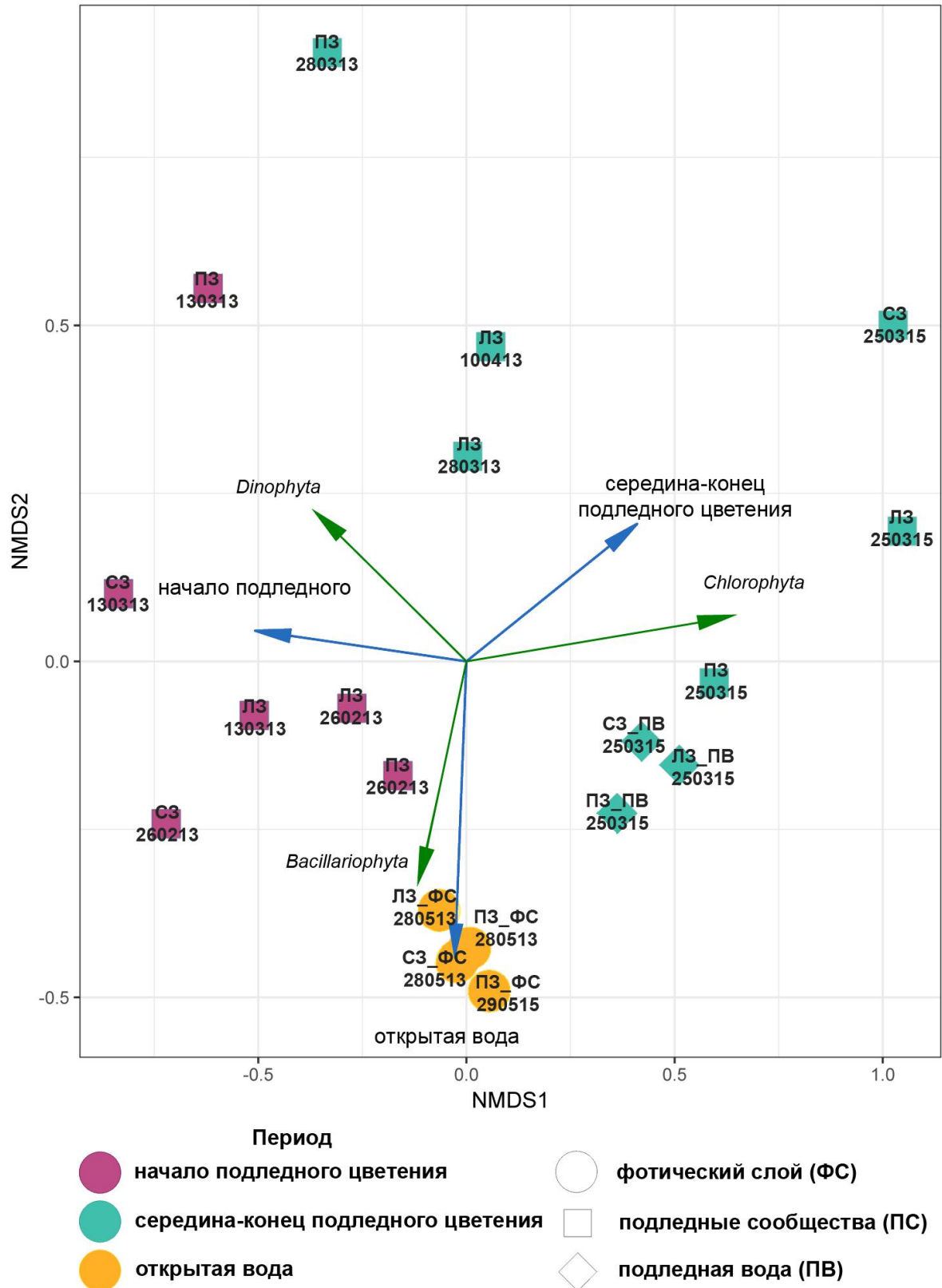


Рисунок 41 – NMDS плот, показывающий взаимосвязь между структурой бактериальных сообществ, периодом развития сообществ и доминирующей группой микроводорослей по данным 2013 и 2015 гг.

Таблица 13 – Влияние факторов окружающей среды (типа сообществ, периода, зоны и доминирующих микроводорослей) на состав бактериальных сообществ

Анализируемый параметр	r ²	Pr(>r)	p-value
Тип сообщества (ПС, ПВ, ФС, как в таблице 3)	0,2692	0,022	0,05
Период развития (начало подледного развития, середина-конец подледного развития, период открытой воды)	0,5613	0,001	0,001
Зона (ЛЗ, СЗ, ПЗ, как в таблице 3)	0,0334	0,975	1
Тип микроводорослей	0,6710	0,001	0,001

Для выявления того, какие флототипы были общими для подледных сообществ, сообществ подледной воды и фотического слоя, а какие встречались только в определенный период, построены диаграммы представленности таксонов на уровне семейства. Флототипы *Caulobacteriaceae* (класс *Alphaproteobacteria*), *Oxalobacteraceae* (класс *Betaproteobacteria*), *Deinococcaceae* (филум *Deinococcus-Thermus*), Family_XII (филум *Cyanobacteria*), *Micrococcaceae* (филум *Actinobacteria*) и неклассифицированные *Alphaproteobacteria* представлены только в подледных сообществах (рис. 42). Кроме того в наибольшей доле отмечены неклассифицированные *Cyanobacteria*, *Pseudomonadaceae* (класс *Gamma**proteobacteria*), LD29 (класс *Spartobacteria*, филум *Verrucomicrobia*), *Sphingomonadaceae* (класс *Alphaproteobacteria*) и *Sphingobacteriaceae* (филум *Bacteroidetes*). Известно, что к представителям данных таксонов относятся бактерии, способные к выживанию в экстремальных условиях. Например, бактерии семейства *Deinococcaceae* успешно развиваются при высоких значениях УФ-излучения (Diaz, Schulze-Makuch, 2006), а некоторые представители *Pseudomonadaceae* имеют механизмы адаптации к низким температурам (Muryoi et al., 2004).

В сообществах подледной воды и фотического слоя периода открытой воды в отличие от подледных сообществ обнаружено больше представителей семейства *Planctomycetaceae* (филум *Planctomycetes*) и пресноводных групп FukuN18 (класс *Spartobacteria*, филум *Verrucomicrobia*) и LD12 (порядок *Pelagibacterales*, класс

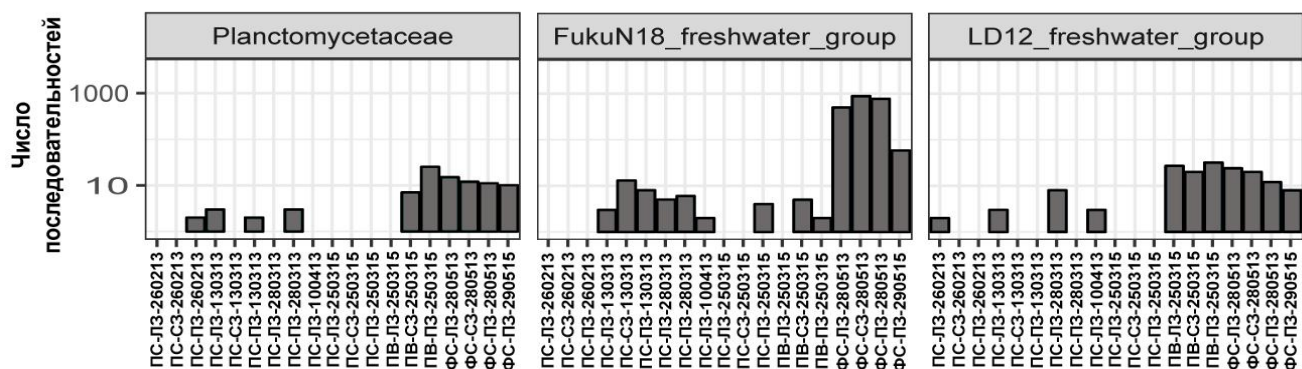


Рисунок 43 – Представленность таксонов на уровне семейства, преобладающих в сообществах подледной воды и фотического слоя в период открытой воды в озере Байкал. Представлены таксоны с количеством последовательностей > 100.

принадлежали к семействам *Acidimicrobiaceae*, *Sporichthyaceae* и неклассифицированные *Actinobacteria* (филум *Actinobacteria*); *Comamonadaceae* и *Burkholderiaceae* (класс *Betaproteobacteria*), *Flavobacteriaceae* и *Chitinophagaceae* (филум *Bacteroidetes*), *Unknown_Family*, *OPB35_soil_group* (филум *Verrucomicrobia*), неклассифицированные *Saccharibacteria* (филум *Saccharibacteria*); *SL56_marine_group* (филум *Chloroflexi*) и *Subgroup_6* (филум *Acidobacteria*). Филум *Actinobacteria* широко распространен в пресных озерах (Humbert et al., 2009; Newton et al., 2011), в том числе и в озере Байкал (Парфенова и др., 2013; Михайлов и др., 2015; Kurilkina et al., 2016). Методом FISH установлено, что представители клады hgI (семейство *Sporichthyaceae*) являются широко распространенными, типичными представителями пресноводных водоемов и в озере Байкал составляют 18 % от численности бактерий в летний период (Glöckner et al., 2000). Ранее показано, что бактерии из семейств *Acidimicrobiaceae*, *Comamonadaceae*, *Flavobacteriaceae*, *Burkholderiaceae* и филума *Verrucomicrobia* являются преобладающими таксонами в сообществах водной толщи и фотического слоя озера Байкал (Парфенова и др., 2006; Парфенова и др., 2013; Михайлов и др., 2015). Данные таксоны обильно встречаются и в подледных сообществах (см. рис. 43), образуя группу из типичных для озера Байкал представителей, которые развиваются как подо льдом, так и в период открытой воды.

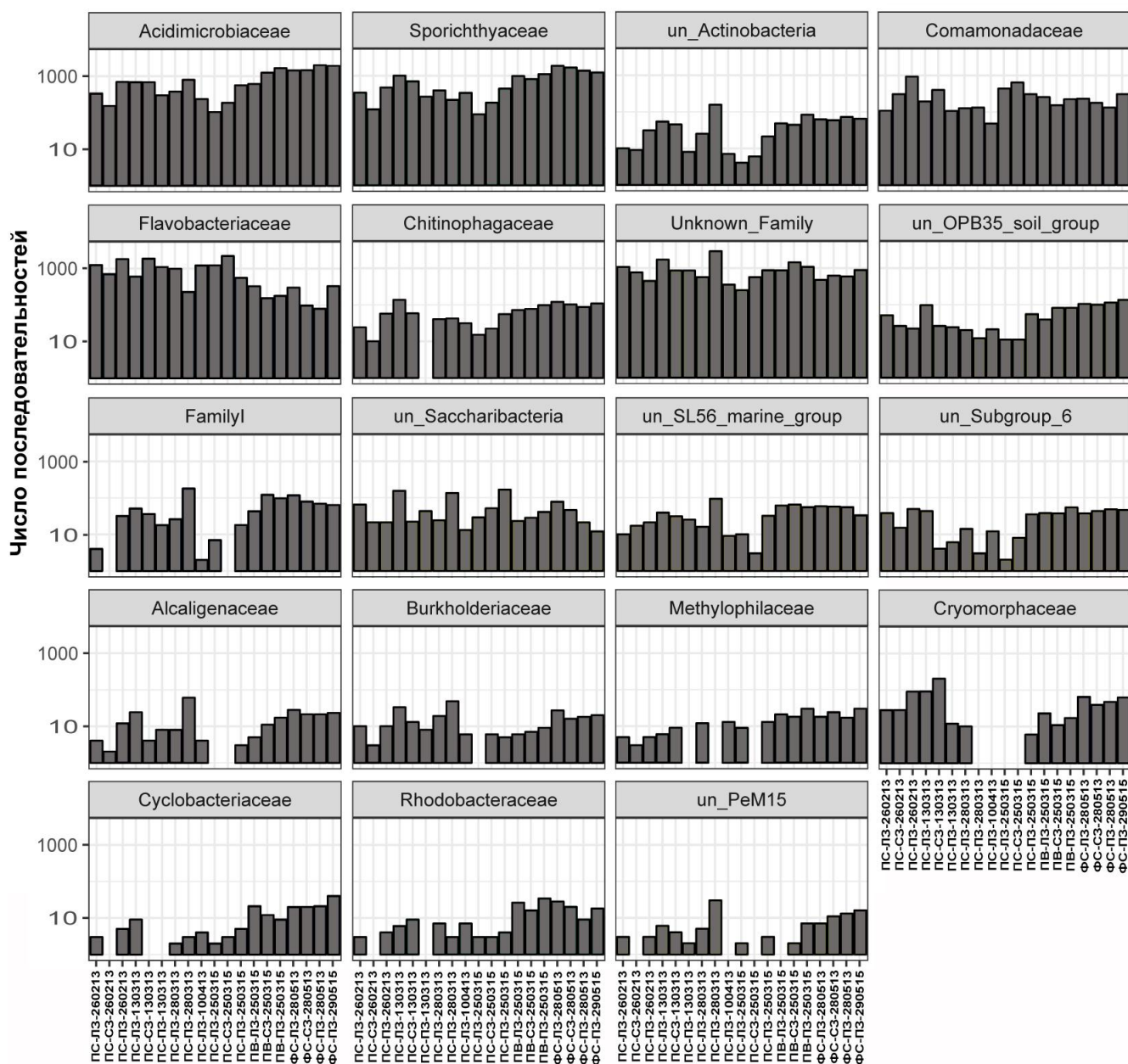


Рисунок 44 – Представленность таксонов на уровне семейства в поделдных сообществах, сообществах подледной воды и фотического слоя в период открытой воды в озере Байкал. Представлены таксоны с количеством последовательностей > 100.

Таким образом, с помощью сравнительного анализа подледных бактериальных сообществ, сообществ подледной воды и фотического слоя в весенний период показано, что состав бактериальных сообществ связан с определенными этапами их развития и с доминирующими таксонами микроводорослей. Филотипы *Caulobacteriaceae*, *Oxalobacteraceae*,

Deinococcaceae, *Micrococcaceae*, Family_XII и неклассифицированные *Alphaproteobacteria* представлены только в подледных сообществах. При сравнении с сообществами подледной воды и фотического слоя в период открытой воды можно выделить группу таксонов, присутствующих в составе всех сообществ, которые отнесены к *Acidimicrobiaceae*, *Sporichthyaceae*, *Comamonadaceae*, *Burkholderiaceae*, *Flavobacteriaceae*, *Chitinophagaceae*, OPB35_soil_group, неклассифицированными *Saccharibacteria*, SL56_marine_group и Subgroup_6.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ледовый период в водных экосистемах формируется динамичная среда, которая отличается от периода открытой воды. На границе раздела фаз «лед – вода» развиваются микробные сообщества, в состав которых входят микроводоросли и бактерии. Подледные микробные сообщества играют важную роль в круговороте биогенных элементов и органического вещества, они составляют основу для дальнейшего развития организмов в свободный ото льда период. Таким образом, исследование структуры подледных микробных сообществ является актуальным для понимания процессов их развития и дальнейшего формирования структуры и биоразнообразия фито- и бактериопланктона.

Подледные микробные сообщества озера Байкал были исследованы в разных экологических зонах в течение пяти лет с использованием комплекса методов микроскопии, классической микробиологии и молекулярно-генетических методов. На разделе фаз «лед – вода» в озере Байкал формировались разнообразные сообщества микроводорослей и бактерий, количественные показатели которых были на несколько порядков выше, чем в сообществах фотического слоя в период открытой воды. В составе подледных микробных сообществ доминировали различные виды микроводорослей, а именно диатомеи *Aulacoseira baicalensis*, *A. islandica*, *Fragilaria radians* и *Ulnaria danica*, динофлагелляты *Gymnodinium baicalense*, *Peridinium euryceps* и зеленая микроводоросль *Chlorella* sp. По структуре подледные микробные сообщества отличались от сообществ подледной воды и открытой воды. За весь период исследования выявлены межгодовые и пространственные изменения численности и биомассы микроводорослей и общей численности бактерий, а также изменения в течение одного подледного периода. Бактериальные штаммы, изолированные из подледных микробных сообществ, обладали множественной ферментативной активностью – казеиназной, желатиназной, амилолитической, фосфолипазной и каталазной. Полученные штаммы отнесены к *Brevundimonas aurantiaca*, *B. nasdae*, *Pseudomonas japonica*, *P. baetica*, *Janthinobacterium lividum*, *Rhodococcus fascians*,

Knoellia sp., *Methylobacterium extorquens*, *Sphingomonas* sp. и *Roseomonas* sp. Штаммы, родственные полученным нами штаммам, встречаются в местах обитания с низкими температурами.

Показано, что в подледных бактериальных сообществах доминировали филумы *Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Cyanobacteria*, *Actinobacteria* и *Verrucomicrobia*. Структура подледных бактериальных сообществ динамична, её изменения происходили на протяжении одного ледового сезона, а также подвержены межгодовой динамике и варьировали по экологическим зонам (литоральная, пелагическая и склоновая зоны). Наиболее обильные операционные таксономические единицы относились к родам *Flavobacterium*, *Massilia*, *Rhodofera*, *Pseudomonas*, *Candidatus Methylococcus* и неклассифицированным *Cyanobacteria*. Их гомологи получены из различных мест обитания, в том числе из холодных экотопов, таких как вечная мерзлота, снег, лед, антарктическая почва. Подледные сообщества имели общие филотипы с сообществами фотического слоя периода открытой воды, а также уникальные, которые представлены только в сообществах раздела фаз «лед – вода», такие как *Caulobacteriaceae*, *Oxalobacteraceae*, *Deinococcaceae*, *Micrococcaceae*, Family_XII и неклассифицированные *Alphaproteobacteria*. Выявлено, что структура подледных сообществ связана с периодом их развития, который можно разделить на начальный этап и середину-конец подледного цветения.

Дальнейшие исследования структуры подледных микробных сообществ могут быть направлены на более детальное описание жизненного цикла микроорганизмов, входящих в их состав, а также механизмов их адаптации к условиям среды.

ВЫВОДЫ

1. Впервые проведено исследование микробных сообществ, развивающихся на границе раздела фаз «лед – вода» в озере Байкал, с применением комплекса микроскопических, микробиологических и молекулярно-генетических методов. Показано, что видовой состав микроводорослей, их численность и биомасса изменяются в течение одного ледового сезона, различаются по годам и по экологическим зонам (литоральная, пелагическая и склоновая зоны). Формируется несколько типов сообществ, характеризующихся различным составом доминирующих видов микроводорослей: диатомей *Aulacoseira baicalensis*, *A. islandica*, *Fragilaria radians*, *Ulnaria danica*; динофлагеллят *Gymnodinium baicalense*, *Peridinium eurycaps* и зеленой микроводоросли *Chlorella* sp. Выявлено, что состав доминирующих таксонов микроводорослей подледных микробных сообществ отличается от сообществ подледной воды и фотического слоя в период открытой воды.
2. В подледных микробных сообществах озера Байкал общая численность бактерий и численность культивируемых органотрофов увеличиваются на протяжении ледового периода и на порядок выше, чем в сообществах подледной воды и сообществах фотического слоя в период открытой воды. Максимальная численность бактерий выявлена в подледных микробных сообществах с доминированием диатомей *Aulacoseira islandica*.
3. Культивируемые бактерии из подледных микробных сообществ представлены психротолерантными гетеротрофами и отнесены на основе анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК к *Brevundimonas nasdae*, *B. aurantiaca*, *Rhodococcus fascians*, *Methylobacterium extorquens*, *Pseudomonas jessenii*, *P. japonica*, *Janthinobacterium lividum*, *Roseomonas* sp., *Knoellia* sp. и *Sphingomonas* sp.
4. Выявлено высокое биоразнообразие подледных бактериальных сообществ с максимальными значениями индексов богатства и разнообразия в начале подледного развития. Показаны межгодовые и внутрисезонные изменения в биоразнообразии и структуре подледных бактериальных сообществ.

5. В составе подледных бактериальных сообществ выявлен 21 филум с доминированием *Proteobacteria* (26,8 % от общего количества последовательностей), *Bacteroidetes* (17,9 %), *Cyanobacteria* (17,7 %), *Actinobacteria* (14 %) и *Verrucomicrobia* (12,7 %), доля которых в разных сообществах варьирует по экологическим зонам и времени развития.

6. Таксономический состав различен в подледных бактериальных сообществах, сообществах подледной воды и периода открытой воды. Выявлены филотипы, представленные только в подледных сообществах, которые отнесены к *Caulobacteriaceae*, *Oxalobacteraceae*, *Deinococcaceae*, *Micrococcaceae*, Family_XII и un_Alphaproteobacteria. Филотипы, представленные во всех исследуемых сообществах, образуют ядро сообществ, отнесены к *Acidimicrobiaceae*, *Sporichthyaceae*, *Comamonadaceae*, *Burkholderiaceae*, *Flavobacteriaceae*, *Chitinophagaceae*, OPB35_soil_group, un_Saccharibacteria, SL56_marine_group и Subgroup_6.

7. Динамические условия среды на границе раздела фаз «лед – вода» влияют на структуру подледных бактериальных сообществ, которая изменяется в короткий промежуток времени. Состав подледных микробных сообществ, сообществ подледной воды и фотического слоя в весенний период связан с периодом развития и с доминирующими таксонами микроводорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверин А. И. Зависимости между удельной электропроводностью и концентрацией ионов вод для оз. Байкал / А. И. Аверин, Л. А. Горбунова, Н. Г. Гранин // Вод. ресурсы. – 1990. – № 4. – С. 23–29.
2. Андреева И. С. *Roseomonas baikalica* SP. NOV. – новый вид эубактерий, выделенный из проб керна глубокого бурения дна озера Байкал / И. С. Андреева, Н. И. Печуркина, О. В. Морозова, Е. И. Рябчикова, С. И. Беликов, Л. И. Пучкова, Е. К. Емельянова, Т. Торок, В. Е. Репин // Микробиология. – 2007. – Т. 76, № 4. – С. 552–559.
3. Анненкова Н. В. Идентификация представителей динофлагеллят озера Байкал на основе молекулярно-генетических данных / Н. В. Анненкова, О. И. Белых, Н. Н. Деникина, С. И. Беликов // ДАН. – 2009. – Т. 426, № 4. – С. 559–562.
4. Антипова Н. Л. Новые виды рода *Gymnodinium* (*Gymnodiniaceae*) Stein, из озера Байкал // ДАН. – 1955. – Т. 103. – С. 325–328.
5. Антипова Н. Л. Межгодовые изменения в фитопланктоне Байкала в районе Больших Котов за период 1960–1970 гг. / Н. Л. Антипова // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. – Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1974. – С. 75–84.
6. Атлас Байкала; под ред. Г. И. Галазия. – Омск: Роскартография, 1993. – 160 с.
7. Башенхаева М. В. Сообщества бактерий в период массового подледного развития динофлагеллят в озере Байкал / М. В. Башенхаева, Ю. Р. Захарова, Ю. П. Галачьянц, И. В. Ханаев, Е. В. Лихошвай // Микробиология. – 2017. – Т. 86, № 4. – С. 510–519.
8. Белых О. И. Руководство по определению биомассы видов фитопланктона пелагиали озера Байкал / О. И. Белых, А. Ю. Бессудова, А. С. Гладких, А. Е. Кузьмина, Г. В. Помазкина, Г. И. Поповская, Е. Г. Сороковикова, И. В. Тихонова, М. В. Усольцева, А. Д. Фирсова, Е. В. Лихошвай – Иркутск: Издательство ИГУ, 2011. – 51 с.

9. Белых М. П. Особенности культивируемых гетеротрофных микроорганизмов литоральной зоны озера Байкал / М. П. Белых, Е. В. Суханова, Н. Л. Белькова // Известия ИГУ. Серия «Биология. Экология». – 2013. – Т. 6, № 3.1. – С. 20–26.
10. Белькова Н. Л. Характеристика биоразнообразия микробного сообщества водной толщи озера Байкал / Н. Л. Белькова, В. В. Парфенова, Т. Я. Косторнова, Л. Я. Денисова, Е. Ф. Зайчиков // Микробиология. – 2003. – Т. 72, № 2. – С. 239–249.
11. Бондаренко Н. А. Продукция фитопланктона Южного Байкала / Н. А. Бондаренко, Н. Е. Гусельникова // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. науки. – 1989. – № 1. – С. 77–80.
12. Бондаренко Н. А. Список планктонных водорослей / Н. А. Бондаренко // Атлас и определитель пелагобионтов Байкала с краткими очерками по их экологии. – Новосибирск: Наука, 1995. – С. 621–630.
13. Бондаренко Н. А. Лед-хранитель жизни / Н. А. Бондаренко, Л. А. Оболкина, О.А. Тимошкин // Наука из первых рук. – 2004. – № 1. – С. 76–83.
14. Бондаренко Н. А. Фитопланктон открытого побережья озера Байкал / Н. А. Бондаренко, Н. Ф. Логачева // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. – Новосибирск: Наука, 2009. – Т. 2. – С. 785–798.
15. Бондаренко Н. А. Микроводоросли прибрежной зоны озера Байкал / Н. А. Бондаренко, О. И. Белых, Н. Ф. Логачёва, И. В. Тихонова, Е. А. Волкова // Известия ИГУ. Серия «Биология. Экология». – 2012. – Т. 5, № 3. – С. 88–102.
16. Бондаренко Н. А. Структурные изменения в фитопланктоне прибрежной зоны озера Байкал / Н. А. Бондаренко, Н. Ф. Логачева // Гидробиологический журнал. – 2016. – Т. 52, № 6. – С. 17–26.
17. Бриттон Г. Биохимия природных пигментов / Г. Бриттон. – Москва: Мир, 1986. – 422 с.
18. Верболов В.И. Гидрометеорологический режим и тепловой баланс озера Байкал / В. И. Верболов, В. М. Сокольников, М. Н. Шимараев. – Москва: Наука, 1965. – 373 с.

19. Волошин А. Л. Климатические особенности / А. Л. Волошин, С. Г. Андреев, В. Н. Пронин // Байкал. Природа и люди. Под ред. А.К. Тулохонова. – Улан-Удэ: ЭКОС, Изд-во БНЦ СО РАН, 2009. – 600 с.
20. Вотинцев К. К. Гидрохимия озера Байкал / К. К. Вотинцев. – Москва: Изд-во АН СССР, 1961. – 311 с.
21. Вотинцев К. К. Круговорот органического вещества в озере Байкал / К. К. Вотинцев, А. И. Мещерякова, Г. И. Поповская // Новосибирск: Наука, 1975. – 189 с.
22. Галазий Г. И. Байкал в вопросах и ответах. – 4-е изд., испр. и доп. – Иркутск, изд-во «Облмашинформ», 2004. – 304 с.
23. Галачьянц А. Д. Разнообразие и физиолого-биохимические свойства гетеротрофных бактерий, выделенных из нейстона озера Байкал / А. Д. Галачьянц, Н. Л. Белькова, Е. В. Суханова, В. А. Романовская, Г. В. Гладка, Е. Д. Бедошвили, В. В. Парфенова // Микробиология. – 2016. – Т. 85, № 5. – С. 568–579.
24. Галачьянц А. Д. Особенности таксономического состава бактерионейстонных сообществ озера Байкал / А. Д. Галачьянц, Н. Л. Белькова, Е. В. Суханова, Ю. П. Галачьянц, А. А. Морозов, В. В. Парфенова // Микробиология. – 2017. – Т. 86, № 2. – С. 229–238.
25. Голобокова Л. П. Часть VI. Глава 4. Гидрохимическая характеристика вод литорали северо-западного участка Южного Байкала / Л. П. Голобокова, М. В. Сакирко, Н. А. Онищук, Т. В. Погодаева, Н. П. Сезько, И. Н. Доля // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. – Новосибирск: Наука, 2009. – Т. 2. – С. 760–784.
26. Горбенко А. Ю. О возможности количественного учета олигокарбофильного (олиготрофного) бактериопланктона на богатой питательной среде / А. Ю. Горбенко, А. Н. Дзюбан // Микробиология. – 1992. – Т. 61, № 3. – С. 531–532.

27. Гранин Н. Г. Конвекция и перемешивание подо льдом озера Байкал / Н. Г. Гранин, Р. Ю. Гнатовский, А. А. Жданов, В. В. Цехановский, Л. А. Горбунова // Сиб. Экол. журн. – 1999, № 6. – С. 597–600.
28. Громов Б. В. Экология бактерий: Уч. пособие / Б. В. Громов, Г. В. Павленко // Ленинград: Изд-во Ленинградского университета, 1989. – 248 с.
29. Гусева К. А. К методике учета фитопланктона / К. А. Гусева // Труды Института биологии водохранилищ. – 1959. – Т. 5. – С. 44–51.
30. Домышева В. М. Углекислый газ, кислород и биогенные элементы в подледной воде литорали Южного Байкала (2004-2016 гг.) / В. М. Домышева, Д. А. Пестунов, М. В. Сакирко, А. М. Шамрин, М. В. Панченко // Оптика атмосферы и океана. – 2016. – Т. 29, № 12. – С. 1073–1079.
31. Жданов А. А. Подледные течения Байкала (на основе новых экспериментальных данных) / А. А. Жданов, Н. Г. Гранин, М. Н. Шимараев // ГИПР. – 2002. – № 1. – С. 79–83.
32. Загоренко Г. Ф. Некоторые новые данные об альгологии оз. Хубсугул / Г. Ф. Загоренко // Природные условия и ресурсы Прихубсугулья. – 1972. – № 1. – С. 129–131.
33. Захарова Ю. Р. Таксономическая характеристика микроорганизмов, ассоциированных с культивируемой диатомеей *Synedra acus* из озера Байкал / Ю. Р. Захарова, Р. В. Адельшин, В. В. Парфенова, Е. Д. Бедошвили, Е. В. Лихошвай // Микробиология. – 2010. – Т. 79, № 5. – С. 688–695.
34. Зилов Е. А. Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем): учеб. пособие // Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та., 2009. – 147 с.
35. Измestьева Л. Р. Сезонная динамика массовых родов фитопланктона в озере Байкал / Л. Р. Измestьева, М. В. Мур, С. Э. Хэмптон, Е. А. Зилов // Известия Самарского НЦ РАН. – 2006. – Т. 8, № 3. – С. 191–196.
36. Калюжная Л. И. К вопросу об однородности результатов исследования фитопланктона на разрезе Большие Коты – Танхой / Л. И. Калюжная //

- Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. – Иркутск, 1974. – С. 94–106.
37. Калюжная Л. И. О роли синедры в фитопланктоне оз. Байкал / Л. И. Калюжная, Н. Л. Антипова // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. – Иркутск, 1974. – С. 85–94.
 38. Кожов М. М. Сезонные и годовые изменения в планктоне озера Байкал / М. М. Кожов // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. – 1955. – Т. 6. – С. 133–157.
 39. Кожов М. М. Биология озера Байкал / М. М. Кожов. – Москва: Изд-во АН СССР, 1962. – 315 с.
 40. Кожова О. М. Новые данные о составе планктонной флоры / О. М. Кожова, Г. И. Кобанова // Сиб. экол. журн. – 1998. – Т. 5, № 2. – С. 131–135.
 41. Кузьмин Г. В. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Г. В. Кузьмин // Москва: Наука, 1975.
 42. Лаптева Н. А. Пространственное распределение и видовой состав простекобактерий в озере Байкал / Н. А. Лаптева, Н. Л. Белькова, В. В. Парфенова // Микробиология. – 2007. – Т. 76, № 4. – С. 545–551.
 43. Лебедева Н. В. Биологическое разнообразие и методы его оценки / Н. В. Лебедева, Д. А. Криволицкий // География и мониторинг – Москва: Изд-во НУМЦ, 2002. – С. 9–75.
 44. Лихошвай А. В. Экология бактерий рода *Rhodococcus* из глубоководных битумных построек озера Байкал: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Иркутск, 2011. – 18 с.
 45. Ломакина А. В. Разнообразие культивируемых аэробных микроорганизмов в районах естественных выходов нефти на озере Байкал / А. В. Ломакина, О. Н. Павлова, О. В. Шубенкова, Т. И. Земская // Известия ИГУ. Серия «Биология. Экология». – 2009. – № 5. – С. 515–522.
 46. Макарова И. В. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона / И. В. Макарова, Л. О. Пичкилы // Ботанический журнал. – 1970. – Т. 55, № 10. – С. 1488–1494.

47. Максимова Э. А. Вертикальное распределение микробного планктона в течение 1969 г. в Южном Байкале / Э. А. Максимова, В. Н. Максимов // Микробиология. – 1972. – Т. 41, № 5. – С. 896–902.
48. Мальник В. В. Микробное сообщество биопленок на поверхности раздела фаз «вода–твердое тело» литоральной зоны оз. Байкал: Автореферат дис. канд. биол. наук. – Улан-Удэ, 2010. – 22 с.
49. Мизандронцев И. Б. Газообмен между водной средой и атмосферой (на примере Байкала) / И. Б. Мизандронцев, К. Н. Мизандронцева // Вод. ресурсы. – 1995. – Т. 22, № 4. – С. 439.
50. Мизандронцев И. Б. О короткопериодной динамике состояния карбонатной системы трофогенного слоя Байкала / И. Б. Мизандронцев, В. М. Домышева, К. Н. Мизандронцева // География и природные ресурсы. – 2003. – № 3. – С. 78–85.
51. Митрофанова Е. Ю. Подледный фитопланктон глубокого олиготрофного озера / Е. Ю. Митрофанова, В. В. Кириллов, А. В. Котовщиков // Ползуновский вестник. – 2006. – № 2-1. – С. 327–333.
52. Михайлов И. С. Альго-бактериальные сообщества эпилимниона озера Байкал: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Иркутск, 2015. – 20 с.
53. Михайлов И. С. Об однородности таксономического состава бактериальных сообществ фотического слоя трех котловин озера Байкал, различающихся по составу и обилию весеннего фитопланктона / И. С. Михайлов, Ю. Р. Захарова, Ю. П. Галачьянц, М. В. Усольцева, Д. П. Петрова, М. В. Сакирко, Е. В. Лихошвай, М. А. Грачев // ДАН. – 2015. – Т. 465, № 5. – С. 620–626.
54. Оболкина Л. А. О находке криофильного сообщества в озере Байкал / Л. А. Оболкина, Н. А. Бондаренко, Л. Ф. Дорощенко, Л. А. Горбунова, О. А. Моложавая // ДАН. – 2000. – Т. 371, № 6. – С. 815–817.
55. Оболкина Л. А. Часть VI. Глава 6. Подледный планктон над открытой литоралью озера Байкал / Л. А. Оболкина, Н. А. Бондаренко, Н. Г. Мельник, О. И. Белых, Н. Ф. Логачева, М. И. Лазарев, Т. Я. Косторнова, Л. П. Голобокова, А. С. Коваadlo, М. М. Пензина, Н. В. Потапская, М. В. Сакирко, В. Г. Иванов,

- П. П. Шерстянкин, О. А. Тимошкин // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. – Новосибирск: Наука, 2009. – Т. 2. – С. 799–814.
56. Павлова О. Н. Особенности распространения бактерий рода *Pseudomonas* в озере Байкал / О. Н. Павлова, В. В. Дрюккер, Т. Я. Косторнова, И. Г. Никулина // Сиб. экол. журн. – 2003. – Т. 10, № 3. – С. 267–272.
57. Павлова О. Н. Исследование микробного сообщества озера Байкал в районе естественных нефтепроявлений / О. Н. Павлова, Т. И. Земская, А. Г. Горшков, В. В. Парфенова, М. Ю. Сулова, О. М. Хлыстов // ПБМ. – 2008. – Т. 44, № 3. – С. 319–323.
58. Панасюк Е. Ю. Биоразнообразие и распределение бактерий семейства *Enterobacteriaceae* и неферментирующей группы в озере Байкал / Е. Ю. Панасюк, В. В. Дрюккер, В. В. Парфенова, Т. Я. Косторнова // Сиб. экол. журн. – 2002. – № 4. – С. 485–490.
59. Парфенова В. В. Присклоновые процессы и распределение микроорганизмов в озере Байкал / В. В. Парфенова, М. Н. Шимараев, Т. Я. Косторнова, Л. А. Левин, В. В. Дрюккер, А. А. Жданов, Р. Ю. Гнатовский, В. В. Цехановский // Сиб. экол. журн. – 1999. – № 6. – С. 613–618.
60. Парфенова В. В. О вертикальном распределении микроорганизмов в озере Байкал в период весеннего обновления глубинных вод / В. В. Парфенова, М. Н. Шимараев, Т. Я. Косторнова, В. М. Домышева, Л. А. Левин, В. В. Дрюккер, А. А. Жданов, Р. Ю. Гнатовский, В. В. Цехановский, Н. Ф. Логачева // Микробиология. – 2000. – Т. 69, № 3. – С. 433–440.
61. Парфенова В. В. Изучение видового состава культивируемых гетеротрофных микроорганизмов оз. Байкал / В. В. Парфенова, Н. Л. Белькова, Л. Я. Денисова, Е. Ф. Зайчиков, С. Ю. Максименко, Ю. Р. Захарова, Н. Ю. Поддубняк, О. А. Моложавая, И. Г. Никулина // Биология внутренних вод. – 2006. – № 1. – С. 8–15.
62. Парфенова В. В. Сообщества гидробионтов, развивающиеся на поверхности раздела фаз вода-горные породы оз. Байкал / В. В. Парфенова, В. В. Мальник,

- С. М. Бойко, Н. Г. Шевелева, Н. Ф. Логачева, Т. Д. Евстигнеева, А. Н. Сутурин, О. А. Тимошкин // Экология. – 2008. – № 3. – С. 211–216.
63. Парфенова В. В. Сравнительный анализ биоразнообразия бактериальных сообществ планктона и биопленки в озере Байкал / В. В. Парфенова, А. С. Гладких, О. И. Белых // Микробиология. – 2013. – Т. 82, № 1. – С. 94–105.
64. Помазкина Г. В. Структура и динамика фитопланктона в южном Байкале (Россия) / Г. В. Помазкина, О. И. Белых, В. М. Домышева, М. В. Сакирко, Р. Ю. Гнатовский // Альгология. – 2010. – Т. 20, № 1. – С. 56–72.
65. Поповская Г. И. Продукция байкальских перидиней / Г. И. Поповская, К. К. Вотинцев // ДАН СССР. – 1967. – Т. 173, № 5. – С. 1193–1196.
66. Поповская Г. И. Динамика фитопланктона пелагиали Байкала (1964–1974 гг.) / Г. И. Поповская // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 5–39.
67. Поповская Г. И. Фитопланктон. Экология Южного Байкала / Г. И. Поповская // Иркутск: АН СССР. СО. Лимнол. ин-т. ред. Галазий Г. И., 1983. – С. 104–114.
68. Поповская Г. И. Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения (1958–1990 гг.): Автореф. дис. д-ра биол. наук. – Новосибирск, 1991. – 32 с.
69. Поповская Г. И. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: атлас-определитель / Г. И. Поповская, С. И. Генкал, Е. В. Лихошвай. – 2-е изд., перераб. и доп. – Новосибирск: Наука, 2011. – 192 с.
70. Поповская Г. И., Усольцева М. В., Домышева В. М., Сакирко М. В., Блинов В. В., Ходжер Т. В. Весенний фитопланктон Байкала по данным кругобайкальских экспедиций 2007–2011 гг. / Поповская Г. И., Усольцева М. В., Домышева В. М., Сакирко М. В., Блинов В. В., Ходжер Т. В. // ГПР. – 2015. – № 3. – С. 74–84.
71. Практикум по микробиологии: учеб. пособие для студ. вузов / Под ред. А. И. Нетрусова. – Москва: Академия, 2005. – 608 с.
72. Практическое руководство по гидрохимии / Н. С. Строганов, Н. С. Бузинова. – Москва: Изд-во Московского ун-та, 1980. – 196 с.

73. Ривьер И. К. Особенности планктоценозов озер в разные экологические периоды (подледный и открытой воды) / И. К. Ривьер // Труды Института биологии внутренних вод РАН. – 2016. – № 74 (77). – С. 59–76.
74. Россолимо Л. Л. Температурный режим озера Байкал // Труды Байкальской Лимнологической станции п. Листвянка. – Москва: АН СССР Сиб. отд-ние., 1957. – Т. 16. – 552 с.
75. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши / А. Д. Семенов. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1977. – 542 с.
76. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Ч. 1 / под ред. Л. В. Боевой. – Ростов-на-Дону: НОК, 2009. – 1044 с.
77. Сакирко М. В. Динамика содержания растворенных газов и биогенных элементов в воде открытой литорали озера Байкал: Автореф. дис. канд. геогр. наук. – Санкт-Петербург, 2012. – 24 с.
78. Скабичевский А. П. К биологии *Melosira baicalensis* / А. П. Скабичевский // Русский гидробиол. журн. – 1929. – Т. 8. – С. 93–114.
79. Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР / А. П. Скабичевский – Москва: Изд-во МГУ, 1960. – 350 с.
80. Сокольников В. М. Течения и водообмен в Байкале / В. М. Сокольников // Тр. ЛИНа СО АН СССР. – 1964. – Т. 5, № 25. – С. 5–21.
81. Тарасова Е. Н. Современное состояние гидрохимического режима озера Байкал / Е. Н. Тарасова, А. И. Мещерякова – Новосибирск: Наука, 1992. 143 с.
82. Тарасова Е. Н. Органическое вещество вод Южного Байкала / Е. Н. Тарасова // АН СССР. СО. Лимнол.ин-т. – Новосибирск: Наука. – 1975. – 148 с.
83. Усачев П. И. Биологический анализ льдов / П. И. Усачев // Докл. АН СССР. – 1938. – Т. 19, № 8. – С. 643–346.
84. Усольцева М. В. К изучению развития и морфологических особенностей *Aulacoseira islandica* (O. Muller) Simonsen (Bacillariophyta) / М. В. Усольцева, Т. В. Никулина, Д. Н. Юрьев, Е. В. Лихошвай // Альгология. – 2006. – Т. 16, № 2. – С. 145–155.

85. Шерстянкин П. П. Экспериментальные исследования подледного светового поля озера Байкал / П. П. Шерстянкин // АН СССР СО Лимнологический ин-т. – Москва: Наука. – 1975. – 91 с.
86. Шимараев М. Н. К вопросу о стратификации и механизме конвекции в Байкале / М. Н. Шимараев, Н. Г. Гранин // ДАН СССР. – 1991. – Т. 321, № 2. – С. 381–385.
87. Юрьев Д. Н. Развитие ледового перифитона р. Амур в связи со световым фактором / Д. Н. Юрьев, Ю. М. Лебедев // Бот. журн. – 1988. – Т. 73, № 11. – С. 1546–1551.
88. Юрьев Д. Н. Речной лед как субстрат для развития планктонных водорослей / Д. Н. Юрьев // Эколого-биогеохимические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток: Дальнаука. – 1996. – № 1. – С. 79–96.
89. Яснитский В. Н. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе Биологической станции за 1926–1928 гг. / В. Н. Яснитский // Изв. Биол.-геогр. ин-та при Иркутск. ун-те. – 1930. – Т. 4, № 3-4. – С. 191–234.
90. Яснитский В. Н. Фитопланктон Байкала / В. Н. Яснитский, А. П. Скабичевский // Тр. Байкал. лимнол. ст. – 1957. – Т. 15. – С. 212–262.
91. Abraham W. Phylogeny and polyphasic taxonomy of *Caulobacter* species. Proposal of *Maricaulis* gen. nov. with *Maricaulis maris* (Poindexter) comb. nov. as the type species, and emended description of the genera *Brevundimonas* and *Caulobacter* / W. Abraham, C. Strömpl, H. Meyer, S. Lindholm, E. R. B. Moore, R. Christ, M. Vancanneyt, B. J. Tindall, A. Bennasar, J. Smit, M. Tesar // Int. J. Syst. Bacteriol. – 1999. – V. 49. – P. 1053–1073.
92. Abraham W. R. *Brevundimonas halotolerans* sp. nov., *Brevundimonas poindexteriae* sp. nov. and *Brevundimonas staleyi* sp. nov., prosthecate bacteria from aquatic habitats / W. R. Abraham, A. B. Estrela, D. I. Nikitin, J. Smit, M. Vancanneyt // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2010. – V. 60, № 8. – P. 1837–1843.
93. Ahn T. The bacterial community of Southern Lake Baikal in winter / T. Ahn, S. Hong, D. Kim, J. Suck, V. V. Drucker // J. Microbiol. – 1999. – V. 37, № 1. – P. 10–13.

94. Aigner S. Epilithic Chamaesiphon (*Synechococcales*, *Cyanobacteria*) species in mountain streams of the Alps—interspecific differences in photo-physiological traits / S. Aigner, K. Herburger, A. Holzinger, U. Karsten // *J. Appl. Phycol.* – 2018. – V. 30, № 2. – P. 1125–1134.
95. Aislabie J. M. Bacterial composition of soils of the Lake Wellman area, Darwin Mountains, Antarctica / J. M. Aislabie, A. Lau, M. Dsouza, C. Shepherd, P. Rhodes, S. J. Turner // *Extremophiles.* – 2013. – V. 17, № 5. – P. 775–786.
96. Allgaier M. Diversity and seasonal dynamics of *Actinobacteria* populations in four lakes in northeastern Germany / M. Allgaier, H. P. Grossart // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2006. – V. 72, № 5. – P. 3489–3497.
97. Altschul S. F. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs / S. F. Altschul, T. L. Madden, A. A. Schaffer, J. Zhang, Z. Zhang, W. Miller, D. J. Lipman // *Nucl. Acids Res.* – 1997. – V. 5, № 17. – P. 3389–3402.
98. Amann R. I. Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation / R. I. Amann, W. Ludwig, K.-H. Schleifer // *Microbiol. Rev.* – 1995. – V. 59. – P. 143–169.
99. Ambrose W. G. The sub-ice algal community in the Chukchi sea: large- and small-scale patterns of abundance based on images from a remotely operated vehicle / W. G. Ambrose, C. Quillfeldt, L. M. Clough, P. V. R. Tilney, T. Tucker // *Polar Biol.* – 2005. – V. 28. – P. 784–795.
100. Annenkova N. V. Recent radiation in a marine and freshwater dinoflagellate species flock // N. V. Annenkova, G. Hansen, Ø. Moestrup, K. Rengefors / *ISME J.* – 2015. – V. 9, № 8. – P. 1821–1834.
101. Annenkova N. V. Phylogenetic relations of the dinoflagellate *Gymnodinium baicalense* from Lake Baikal / N. V. Annenkova // *Cent. Eur. J. Biol.* – 2013. – V. 8, № 4. – P. 366–373.
102. Arrigo K. R. A bio-optical model of Antarctic sea ice / K. R. Arrigo, C. W. Sullivan, J. N. Kremer // *J. Geophys. Res.* – 1991. – V. 96, № C6. – P. 10581–10592.

103. Arrigo K. R. Massive phytoplankton blooms under Arctic sea ice / K. R. Arrigo, D. K. Perovich, R. S. Pickart, Z. W. Brown, G. L. Van Dijken, K. E. Lowry, M. M. Mills, M. A. Palmer, W. M. Balch, F. Bahr, N. R. Bates, C. Benitez-Nelson, B. Bowler, E. Brownlee, J. K. Ehn, K. E. Frey, R. Garley, S. R. Laney, L. Lubelczyk, J. Mathis, A. Matsuoka, B. G. Mitchell, G. W. K. Moore, E. Ortega-Retuerta, S. Pal, C. M. Polashenski, R. A. Reynolds, B. Schieber, H. M. Sosik, M. Stephens, J. H. Swift // *Science*. – 2012. – V. 336, № 6087. – P. 1408–1408.
104. Arrigo K. R. Sea ice ecosystems / K. R. Arrigo // *Annu. Rev. Mar. Sci.* – 2014. – V. 6. – P. 439–467.
105. Azam F. Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems / F. Azam, B. C. Cho, D. C. Smith, M. Simon // *Large Lakes*. – Berlin, Heidelberg: Springer, 1990. – P. 477–488.
106. Azam F. The ecological role of water-column microbes in the sea / F. Azam, T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil, F. Thingstad // *Estuaries*. – 1983. – V. 50, № 2. – P. 257–263.
107. Babin J. Modelling winter oxygen depletion rates in ice-covered temperate zone lakes in Canada / J. Babin, E. E. Prepas // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1985. – V. 42, № 2. – P. 239–249.
108. Baraniecki C. A. Characterization of *Sphingomonas* sp. Ant 17, an aromatic hydrocarbon-degrading bacterium isolated from Antarctic soil / C. A. Baraniecki, J. Aislabie, J. M. Foght // *Microb. Ecol.* – 2002. – V. 43, № 1. – P. 44–54.
109. Barica J. Oxygen depletion and winterkill risk in small prairie lakes under extended ice cover / J. Barica, J. A. Mathias // *J. Fish. Res. Board. Can.* – 1979. – V. 36, № 8. – P. 980–986.
110. Bashenkaeva M. V. Sub-ice microalgal and bacterial communities in freshwater Lake Baikal, Russia / M. V. Bashenkaeva, Y. R. Zakharova, D. P. Petrova, I. V. Khanaev, Y. P. Galachyants, Y. V. Likhoshway // *Microb. Ecol.* – 2015. – V. 70, № 3. – P. 751–765.
111. Bell K. S. The genus *Rhodococcus* / K. S. Bell, J. C. Philp, D. W. J. Aw, N. Christofi // *J. Appl. Microbiol.* – 1998. – V. 85, № 2. – P. 195–210.

112. Bell T. H. Identification of nitrogen-incorporating bacteria in petroleum-contaminated arctic soils by using [¹⁵N] DNA-based stable isotope probing and pyrosequencing / T. H. Bell, E. Yergeau, C. Martineau, D. Juck, L. G. Whyte, C. W. Greer // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2011. – V. 77, № 12. – P. 4163–4171.
113. Bengtsson L. Mixing in ice-covered lakes / L. Bengtsson // *The First International Lake Ladoga Symposium.* – Netherlands: Springer, 1996. – P. 91–97.
114. Bertilsson S. The under-ice microbiome of seasonally frozen lakes / S. Bertilsson, A. Burgin, C. C. Carey, S. B. Fey, H. Grossart, L. M. Grubisic, I. D. Jones, G. Kirillin, J. T. Lennon, A. Shade, R. L. Smyth // *Limnol. Oceanogr.* – 2013. – V. 58, № 6. – P. 1998–2012.
115. Biddanda B. A. Love handles in aquatic ecosystems: the role of dissolved organic carbon drawdown, resuspended sediments, and terrigenous inputs in the carbon balance of Lake Michigan / B. A. Biddanda, J. B. Cotner // *Ecosystems.* – 2002. – V. 5, № 5. – P. 431–445.
116. Bielewicz S. Protist diversity in a permanently ice-covered Antarctic lake during the polar night transition / S. Bielewicz, E. Bell, W. Kong, I. Friedberg, J. C. Priscu, R. M. Morgan-Kiss // *ISME J.* – 2011. – V. 5, № 9. – P. 1559–1564.
117. Bižić-Ionescu M. Massive regime shifts and high activity of heterotrophic bacteria in an ice-covered lake / M. Bižić-Ionescu, R. Amann, H. P. Grossart // *PloS ONE.* – 2014. – V. 9, № 11. – P. e113611.
118. Bloom S. A. Similarity indices in community studies: potential pitfalls / S. A. Bloom // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1981. – V. 5, № 2. – P. 125–128.
119. Boetius A. Export of algal biomass from the melting Arctic Sea Ice / A. Boetius, S. Albrecht, K. Bakker, C. Bienhold, J. Felden, M. Fernández-Méndez, S. Hendricks, C. Katlein, C. Lalande, T. Krumpen, M. Nicolaus, I. Peeken, B. Rabe, A. Rogacheva, E. Rybakova, R. Somavilla, F. Wenzhöfer // *Science.* – 2013. – V. 339. – P. 1430–1432.
120. Bolsenga S. J. Nearshore Great Lakes ice cover / S. J. Bolsenga // *Cold Reg. Sci. Technol.* – 1988. – V. 15, № 2. – P. 99–105.

121. Bolsenga S. J. Estimating photosynthetically available radiation into open and ice-covered freshwater lakes from surface characteristics; a high transmittance case study / S. J. Bolsenga, H. A. Vanderploeg // *Hydrobiologia*. – 1992. – V. 243, № 1. – P. 95–104.
122. Bölter M. Heterotrophic utilisation of biochemical compounds in Antarctic waters / M. Bölter, R. Dawson // *NETH. J. SEA*. – 1982. – V. 16. – P. 315–332.
123. Bondarenko N. A. Stratified distribution of nutrients and extremophile biota within freshwater ice covering the surface of Lake Baikal / N. A. Bondarenko, O. I. Belykh, L. P. Golobokova, O. V. Artemyeva, N. F. Logacheva, I. V. Tikhonova, I. A. Lipko, T. Ya. Kostornova, V. V. Parfenova, T. V. Khodzher, T-S. Ahn, Y-G. Zo // *J. Microbiol.* – 2012. – V. 50, № 1. – P. 8–16.
124. Bondarenko N. A. The under-ice and bottom periods in the life of *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Simonsen, a principal Lake Baikal alga / N. A. Bondarenko, O. A. Timoshkin, P. Röpstorff, N. G. Melnik // *Hydrobiologia*. – 2006. – V. 568. – P. 107–109.
125. Booth B. C. Microalgae on the Arctic Ocean Section, 1994: species abundance and biomass / B. C. Booth, R. A. Horner // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. – 1997. – V. 44, № 8. – P. 1607–1622.
126. Bowman J. P. Diversity and association of psychrophilic bacteria in Antarctic sea ice / J. P. Bowman, S. A. McCammon, M. V. Brown, D. S. Nichols, T. A. McMeekin // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1997. – V. 63, № 8. – P. 3068–3078.
127. Bowman J. P. *Algoriphagus ratkowskyi* gen. nov., sp. nov., *Brumimicrobium glaciale* gen. nov., sp. nov., *Cryomorpha ignava* gen. nov., sp. nov. and *Crocinitomix catalasitica* gen. nov., sp. nov., novel flavobacteria isolated from various polar habitats / J. P. Bowman, C. M. Nichols, J. A. E. Gibson // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2003. – V. 53, № 5. – P. 1343–1355.
128. Bowman J. S. Microbial community structure of Arctic multilayer sea ice and surface seawater by 454 sequencing of the 16S RNA gene / J. S. Bowman, S. Rasmussen, N. Blom, J. W. Deming, S. Rysgaard, T. Sicheritz-Ponten // *ISME J.* – 2012. – V. 6. – P. 11–20.

129. Boyd P. W. Environmental factors controlling phytoplankton processes in the Southern Ocean / P. W. Boyd // *J. Phycol.* – 2002. – V. 38, № 5. – P. 844–861.
130. Brown R. I. On the Nature of the Discoloration of the Arctic Seas / R. I. Brown // *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh.* – Taylor & Francis Group, 1868. – V. 9, № 1-4. – P. 243–252.
131. Bunch J. N. Bacterial production in the bottom surface of sea Canadian Subarctic / J. N. Bunch, R. C. Harland // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1990. – V. 47, № 10. – P. 1986–1995.
132. Burckle L. H. Diatoms in Antarctic ice cores: some implications for the glacial history of Antarctica / L. H. Burckle, R. I. Gayley, M. Ram, J. R. Petit // *Geology.* – 1988 – V. 16, № 4. – P. 326–329.
133. Callegan R. P. Description of four novel psychrophilic, ionizing radiation-sensitive *Deinococcus* species from alpine environments / R. P. Callegan, M. F. Nobre, P. M. McTernan, J. R. Battista, R. Navarro-Gonzalez, C. P. McKay, M. S. da Costa, F. A. Rainey // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2008. – V. 58, № 5. – P. 1252–1258.
134. Chao A. Species richness: estimation and comparison / A. Chao, C. H. Chiu // *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online.* – 2014. – P. 1–26.
135. Chen C. T. A. Thermodynamic properties for natural waters covering only the limnological range / C. T. A. Chen, F. J. Millero // *Limnol. Oceanogr.* – 1986. – V. 31, № 3. – P. 657–662.
136. Christner B. C. Recovery and identification of viable bacteria immured in glacial ice / B. C. Christner, E. Mosley-Thompson, L. G. Thompson, V. Zagorodnov, K. Sandman, J. N. Reeve // *Icarus.* – 2000. – V. 144. – P. 479–485.
137. Clingenpeel S. Yellowstone Lake: high-energy geochemistry and rich bacterial diversity / S. Clingenpeel, R. E. Macur, J. Kan, W. P. Inskeep, D. Loyalvo, J. Varley, E. Mathur, K. Nealson, Y. Gorby, H. Jiang, T. LaFracois, T. R. McDermott // *Environmental microbiology.* – 2011. – V. 13, № 8. – P. 2172–2185.
138. Cole J. J. Interactions between bacteria and algae in aquatic ecosystems / J. J. Cole // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* – 1982. – V. 13, № 1. – P. 291–314.

139. Cota G. F. Ecology of bottom ice algae: I. Environmental controls and variability / G. F. Cota, L. Legendre, M. Gosselin, R. G. Ingram // *J. Marine Syst.* – 1991. – V. 2, № 3-4. – P. 257–277.
140. Cota G. F. Nutrient fluxes during extended blooms of Arctic ice algae / G. F. Cota, S. J. Prinsenberg, E. B. Bennett, J. W. Loder, M. R. Lewis, J. L. Anning, N. H. F. Watson, L. R. Harris // *J. Geophys. Res.* – 1987. – V. 92, № C2. – P. 1951–196.
141. Cota G. F. Physical control of arctic ice algal production / G. F. Cota, E. P. W. Horne // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1989. – V. 52. – P. 111–121.
142. Crump B. C. Bacterioplankton community shifts in an arctic lake correlate with seasonal changes in organic matter source / B. C. Crump, G. W. Kling, M. Bahr, J. E. Hobbie // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2003. – V. 69, № 4. – P. 2253–2268.
143. Crump B. C. Circumpolar synchrony in big river bacterioplankton / B. C. Crump, B. J. Peterson, P. A. Raymond, R. M. Amon, A. Rinehart, J. W. McClelland, R. M. Holmes // *PNAS.* – 2009. – V. 106, № 50. – P. 21208–21212.
144. D'souza N. A. Diatom assemblages promote ice formation in large lakes / N. A. D'souza, Y. Kawarasaki, J. D. Gantz, Jr. R. E. Lee, B. F. N. Beall, Y. M. Shtarkman, Z. A. Koçer, S. O. Rogers, H. Wildschutte, G. S. Bullerjahn, R. M. L. McKay // *ISME J.* – 2013. – V. 7, № 8. – P. 1632–1640.
145. Deardorff J. W. Laboratory studies of the entrainment zone of a convectively mixed layer / J. W. Deardorff, G. E. Willis, B. H. Stockton // *J. Fluid. Mech.* – 1980. – V. 100, № 1. – P. 41–64.
146. Delille D. Biodiversity and function of bacteria in the Southern Ocean / D. Delille // *Biodivers. Conserv.* – 1996. – V. 5, № 11. – P. 1505–1523.
147. Delille D. Seasonal changes in phytoplankton and bacterioplankton distribution at the ice-water interface in the Antarctic neritic area / D. Delille, M. Fiala, C. Rosiers // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1995. – V. 123. – P. 225–233.
148. Delille D. Seasonal changes in the abundance and composition of marine heterotrophic bacterial communities in an Antarctic coastal area / D. Delille // *Polar Biol.* – 1993 – V. 13, № 7. – P. 463–470.

149. Delille D. Seasonal changes of Antarctic marine bacterioplankton and sea ice bacterial assemblages / D. Delille, C. Rosiers // *Polar Biol.* – 1996. – V. 16, № 1. – P. 27–34.
150. Delille D. Short-term variations of bacterioplankton in Antarctic zone: Terre Adelie area / D. Delille, M. Bouvy, G. Cahet // *Microb. ecol.* – 1988. – V. 15, № 3. – P. 293–309.
151. Denisova L. Y. Bacterial diversity at various depths in the southern part of Lake Baikal as revealed by 16S rDNA sequencing / L. Y. Denisova, N. L. Bel'kova, I. I. Tulokhonov, E. F. Zaichikov // *Microbiology.* – 1999. – V. 68, № 4. – P. 475–483.
152. Diaz B. Microbial survival rates of *Escherichia coli* and *Deinococcus radiodurans* under low temperature, low pressure, and UV-irradiation conditions, and their relevance to possible martian life / B. Diaz, D. Schulze-Makuch // *Astrobiology.* – 2006. – V. 6, № 2. – P. 332–347.
153. Ducklow H. W. Production and fate of bacteria in the oceans / H. W. Ducklow // *BioScience.* – 1983. – V. 33, № 8. – P. 494–499.
154. Eckert E. M. Rapid successions affect microbial N-acetyl-glucosamine uptake patterns during a lacustrine spring phytoplankton bloom / E. M. Eckert, M. M. Salcher, T. Posch, B. Eugster, J. Pernthaler // *Environ. Microbiol.* – 2012. – V. 14, № 3. – P. 794–806.
155. Edgar R. C. UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection / R. C. Edgar, B. J. Haas, J. C. Clemente, C. Quince, R. Knight // *Bioinformatics.* – 2011. – V. 27, № 16. – P. 2194–2200.
156. Eiler A. Composition of freshwater bacterial communities associated with cyanobacterial blooms in four Swedish lakes / A. Eiler, S. Bertilsson // *Environ. Microbiol.* – 2004. – V. 6, № 12. – P. 1228–1243.
157. Ellis C. R. Water temperature dynamics and heat transfer beneath the ice cover of a lake / C. R. Ellis, H. G. Stefan, R. Gu // *Limnol. Oceanogr.* – 1991. – V. 36, № 2. – P. 324–334.
158. Elser J. J. Community structure and biogeochemical impacts of microbial life on floating pumice / J. J. Elser, M. B. Navarro, J. R. Corman, H. Emick, M. Kellom, C.

- Laspoumaderes, Z. M. Leea, A. T. Poret-Petersonc, E. Balseiro, B. Modenutti // Appl. Environ. Microbiol. – 2015. – V. 81, № 5. – P. 1542–1549.
159. Eronen-Rasimus E. Ice formation and growth shape bacterial community structure in Baltic Sea drift ice / E. Eronen-Rasimus, C. Lyra, J. M. Rintala, K. Jürgens, V. Ikonen, H. Kaartokallio // FEMS Microb. Ecol. – 2015. – V. 91, № 2. – P. 1–13.
160. Farmer D. M. Penetrative convection in the absence of mean shear / D. M. Farmer // Q. J. Roy. Meteorol. Soc. – 1975. – V. 101, № 430. – P. 869–891.
161. Fiala M. Light-temperature interactions on the growth of Antarctic diatoms / M. Fiala, L. Oriol // Polar Biol. – 1990. – V. 10, № 8. – P. 629–636.
162. Frank S. Functional genomics of the initial phase of cold adaptation of *Pseudomonas putida* KT2440 / S. Frank, F. Schmidt, J. Klockgether, C. F. Davenport, M. Gesell Salazar, U. Völker, B. Tümmler // FEMS Microbiol. Lett. – 2011. – V. 318, № 1. – P. 47–54.
163. Fritsen C. H. Cyanobacterial assemblages in permanent ice covers on Antarctic lakes: distribution, growth rate, and temperature response of photosynthesis / C. H. Fritsen, J. C. Priscu // J. Phycol. – 1998. – V. 34, № 4. – P. 587–597.
164. Furuhashi K. *Roseomonas stagni* sp. nov., isolated from pond water in Japan / K. Furuhashi, H. Miyamoto, K. Goto, Y. Kato, M. Hara, M. Fukuyama // J. Gen. Appl. Microbiol. – 2008. – V. 54, № 3. – P. 167–171.
165. Gao H. Global transcriptome analysis of the cold shock response of *Shewanella oneidensis* MR-1 and mutational analysis of its classical cold shock proteins / H. Gao, Z. K. Yang, L. Wu, D. K. Thompson, J. Zhou // J. Bacteriol. – 2006. – V. 188, № 12. – P. 4560 – 4569.
166. Gao Z. Quantitation of major human cutaneous bacterial and fungal populations / Z. Gao, G. I. Perez-Perez, Y. Chen, M. J. Blaser // J. Clin. Microbiol. – 2010 – V. 48, № 10. – P. 3575–3581.
167. Garcés E. Natural bacterioplankton assemblage composition during blooms of *Alexandrium* spp. (Dinophyceae) in NW Mediterranean coastal waters / E. Garcés,

- M. Vila, A. Reñé, L. Alonso-Sáez, S. Anglès, A. Lugliè, M. Masó, J. M. Gasol // *Aquat. Microb. Ecol.* – 2007. – V. 46. – P. 55–70.
168. García-Echauri S. A. Isolation and phylogenetic classification of culturable psychrophilic prokaryotes from the Collins glacier in the Antarctica / S. A. García-Echauri, M. Gidekel, A. Gutiérrez-Moraga, L. Santos, A. De León-Rodríguez // *Folia Microbiol.* – 2011. – V. 56, № 3. – P. 209–214.
169. Bergey's manual of systematic bacteriology. Volume Two Proteobacteria. Part B The Gammaproteobacteria / [ed. G. M. Garrity] – New York: Springer Verlag, 2005. – 1106 pp.
170. Bergey's manual of systematic bacteriology. Volume Two Proteobacteria. Part C The Alpha-, Beta-, Delta-, and Epsilonproteobacteria / [ed. G. M. Garrity] – New York: Springer Verlag, 2005. – 1388 pp.
171. Gerhardt P. Manual of methods for general bacteriology / P. Gerhardt, R. N. Costilow, N. R. Krieg, R. G. E. Murray, E. W. Nester, G. B. Phillips, W. A. Wood // Washington: Amer. Soc. Microbiol., 1981. – 524 pp.
172. Ghiglione J. F. Pronounced summer to winter differences and higher wintertime richness in coastal Antarctic marine bacterioplankton / J. F. Ghiglione, A. E. Murray // *Environ. Microbiol.* – 2012. – V. 14, № 3. – P. 617–629.
173. Gilbert J. A. The seasonal structure of microbial communities in the Western English Channel / J. A. Gilbert, D. Field, P. Swift, L. Newbold, A. Oliver, T. Smyth, P. J. Somerfield, S. Huse, I. Joint // *Environ. Microbiol.* – 2009. – V. 11, № – P. 3132–3139.
174. Gilbert J. A. The taxonomic and functional diversity of microbes at a temperate coastal site: a 'multi-omic' study of seasonal and diel temporal variation / J. A. Gilbert, D. Field, P. Swift, S. Thomas, D. Cummings, B. Temperton, K. Weynberg, S. Huse, M. Hughes, I. Joint, P. J. Somerfield, M. Mühlhling // *PLoS ONE.* – 2010. – V. 5. – P. e15545.
175. Gilbert J. A. Defining seasonal marine microbial community dynamics / J. A. Gilbert, J. A. Steele, J. G. Caporaso, L. Steinbrück, J. Reeder, B. Temperton, S.

- Huse, A. C. McHardy, R. Knight, I. Joint, P. Somerfield, J. A. Fuhrman, D. Field // ISME J. – 2012. – V. 6, № 2. – P. 298–308.
176. Gleitz M. Carbon acquisition and growth of Antarctic sea ice diatoms in closed bottle incubations / M. Gleitz, H. Kukert, U. Riebesell, G. S. Dieckmann // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1996. – V. 135. – P. 169–177.
177. Glöckner F. O. Comparative 16S rRNA analysis of lake bacterioplankton reveals globally distributed phylogenetic clusters including an abundant group of *Actinobacteria* / F. O. Glöckner, E. Zaichikov, N. Belkova, L. Denissova, J. Pernthaler, A. Pernthaler, R. Amann // Appl. Environ. Microbiol. – 2000. – V. 66, № 11. – P. 5053–5065.
178. Goldman J. C. The effect of pH in intensive microalgal cultures. II. Species competition / J. C. Goldman, C. B. Riley, M. R. Dennett // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1982. – V. 57, № 1. – P. 15–24.
179. Golosov S. Physical background of the development of oxygen depletion in ice-covered lakes / S. Golosov, O. A. Maher, E. Schipunova, A. Terzhevnik, G. Zdrovennova, G. Kirillin // Oecologia. – 2007. – V. 151, № 2. – P. 331–340.
180. Gosselin M. Light and nutrient limitation of sea-ice microalgae (Hudson bay, Canadian Arctic) / M. Gosselin, L. Legendre, J. Therriault, S. Demers // J. Phycol. – 1990. – V. 26. – P. 232–239.
181. Gosselin M. Physical control of the horizontal patchiness of sea-ice microalgae / M. Gosselin, L. Legendre, J. C. Therriault, S. Demers, M. Rochet // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1986. – V. 29. – P. 289–298.
182. Gou C. Inoculation with a psychrotrophic-thermophilic complex microbial agent accelerates onset and promotes maturity of dairy manure-rice straw composting under cold climate conditions / C. Gou, Y. Wang, X. Zhang, Y. Lou, Y. Gao // Bioresour. Technol. – 2017. – V. 243. – P. 339–346.
183. Gradinger R. Occurrence of an algal bloom under Arctic pack ice / R. Gradinger // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1996. – V. 131. – P. 301–305.
184. Granin N. G. Turbulent mixing under ice and the growth of diatoms in Lake Baikal / N. G. Granin, D. H. Jewson, R. Yu. Gnatovsky, L. A. Levin, A. A. Zhdanov,

- L. A. Gorbunova, V. V. Tsekhanovsky, L. M. Doroschenko, N. Yu. Mogilev // Verh. Internat. Verein. Limnol. – 2000. – V. 27, № 5. – P. 2812–2814.
185. Granskog M. A. Scales of horizontal patchiness in chlorophyll *a*, chemical and physical properties of landfast sea ice in the Gulf of Finland (Baltic Sea) / M. A. Granskog, H. Kaartokallio, H. Kuosa, D. Thomas, J. Ehn, E. Sonninen // Polar Biol. – 2005. – V. 28, № 4. – P. 276–283.
186. Green D. H. Bacterial diversity of *Gymnodinium catenatum* and its relationship to dinoflagellate toxicity / D. H. Green, M. C. Hart, S. I. Blackburn, C. J. S. Bolch // Aquat. Microb. Ecol. – 2010. – V. 61. – P. 73–87.
187. Green P. N. *Methylobacterium* // The prokaryotes. – New York: Springer, 2006. – P. 257–265.
188. Grossart H.-P. Marine diatom species harbour distinct bacterial communities / H.-P. Grossart, F. Levold, M. Allgaier, M. Simon, T. Brinkhoff // Environ. Microbiol. – 2005. – V. 7, № 6. – P. 860–873.
189. Grossi S. M. G. Sea ice microbial communities. III. Seasonal abundance of microalgae and associated bacteria, McMurdo Sound, Antarctica / S. M. G. Grossi, S. T. Kottmeier, C. W. Sullivan // Microb. Ecol. – 1984. – V. 10, № 3. – P. 231–242.
190. Grossi S. M. G. Sea ice microbial communities. VI. Growth and primary production in bottom ice under graded snow cover / S. M. Grossi, S. T. Kottmeier, R. L. Moe, G. T. Taylor, C. W. Sullivan // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1987. – V. 35, № ½. – P. 153–164.
191. Grossmann S. Bacterial activity in sea ice and open water of the Weddell Sea, Antarctica: a microautoradiographic study / S. Grossmann // Microb. Ecol. – 1994. – V. 28, № 1. – P. 1–18.
192. Groth I. *Knoellia* / Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria. – 2012.
193. Gumerov V. M. Molecular analysis of microbial diversity in the Zavarzin Spring, Uzon Caldera, Kamchatka / V. M. Gumerov, A. V. Mardanov, A. V. Beletsky, E. A. Bonch-Osmolovskaya, N. V. Ravin // Microbiology. – 2011. – V. 80, № 2. – P. 244–251.

194. Gutt J. The occurrence of sub-ice algal aggregations off northeast Greenland / J. Gutt // *Polar Biol.* – 1995. – V. 15. – P. 247–252.
195. Hampton S. E. Ecology under lake ice / S. E. Hampton, A. W. Galloway, S. M. Powers, T. Ozersky, K. H. Woo, R. D. Batt et al. // *Ecol. lett.* – 2017. – V. 20, № 1. – P. 98–111.
196. Hansen P. J. Effect of high pH on the growth and survival of marine phytoplankton: implications for species succession / P. J. Hansen // *Aquat. Microb. Ecol.* – 2002. – V. 28, № 3. – P. 279–288.
197. Hatano S. Studies on frost hardiness in *Chlorella ellipsoidea* I. Development of frost hardiness of *Chlorella ellipsoidea* in synchronous culture / S. Hatano, H. Sadakane, M. Tutumi, T. Watanabe // *Plant Cell Physiol.* – 1976. – V. 17, № 3. – P. 451–458.
198. Havskum H. Net growth of the bloomforming dinoflagellate *Heterocapsa triquetra* and pH: why turbulence matters / H. Havskum, P. J. Hansen // *Aquat. Microb. Ecol.* – 2006. – V. 42, № 1. – P. 55–62.
199. Hegseth E. N. Sub-ice algal assemblages of the Barents Sea: species composition, chemical composition, and growth rates / E. N. Hegseth // *Polar Biol.* – 1992. – V. 12, № 5. – P. 485–496.
200. Hell K. The dynamic bacterial communities of a melting High Arctic glacier snowpack / K. Hell, A. Edwards, J. Zarsky, S. M. Podmirseg, S. Girdwood, J. A. Pachebat, H. Insam, B. Sattler // *ISME J.* – 2013. – V. 7, № 9. – P. 1814–1826.
201. Helmke E. Bacteria in sea ice and underlying water of the eastern Weddell Sea in midwinter / E. Helmke, H. Weyland // *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf.* – 1995. – V. 117, № 1. – P. 269–287.
202. Henshaw T. The annual patterns of photosynthesis in two large, freshwater, ultra-oligotrophic Antarctic lakes / T. Henshaw, J. Laybourn-Parry // *Polar Biol.* – 2002. – V. 25, № 10. – P. 744–752.
203. Holm-Hansen O. Primary production and the factors controlling phytoplankton growth in the Southern Ocean / O. Holm-Hansen, S. Z. El-Sayed, G. A.

- Franceschini, R. L. Cuhel // Adaptations within Antarctic ecosystems. – Washington: Smithsonian Institution, 1977. – P. 11–50.
204. Horner R. A. Ice algal investigations: historical perspective (17th Symposium on Polar Biology) / R. A. Horner // Proc. NIPR Symp. Polar Biol. – 1996. – V. 9. – P. 1–12.
205. Horner R. A. Proposed terminology and reporting units for sea ice algal assemblages / R. A. Horner, E. E. Syvertsen, D. P. Thomas, C. Lange // Polar Biol. – 1988. – V. 8. – P. 249–253.
206. Horner R. Ecology of sea ice biota / R. Horner, S. F. Ackley, G. S. Dieckmann, B. Gulliksen, T. Hoshiai, L. Legendre, I. A. Melnikov, W. S. Reeburgha, M. Spindler, C. W. Sullivan // Polar Biol. – 1992. – V. 12, № 3. – P. 417–427.
207. Hu H. Alternative cold response modes in *Chlorella* (Chlorophyta, *Trebouxiophyceae*) from Antarctica / H. Hu, H. Li, X. Xu // Phycologia. – 2008. – V. 47, № 1. – P. 28–34.
208. Huang J. Depth-related changes in community structure of culturable mineral weathering bacteria and in weathering patterns caused by them along two contrasting soil profiles / J. Huang, X. F. Sheng, J. Xi, L. Y. He, Z. Huang, Q. Wang, Z. Zhang D. // Appl. Environ. Microbiol. – 2014. – V. 80, № 1. – P. 29–42.
209. Huang Y. Novel *acsF* gene primers revealed a diverse phototrophic bacterial population, including *Gemmatimonadetes*, in Lake Taihu (China) / Y. Huang, Y. Zeng, H. Lu, H. Feng, Y. Zeng, M. Koblížek // Appl. Environ. Microbiol. – 2016. – V. 82, № 18. – P. 5587–5594.
210. Humbert J. F. Comparison of the structure and composition of bacterial communities from temperate and tropical freshwater ecosystems / J. F. Humbert, U. Dorigo, P. Cecchi, B. Le Berre, D. Debroas, M. Bouvy // Environ. Microbiol. – 2009. – V. 11, № 9. – P. 2339–2350.
211. Jacques G. Some ecophysiological aspects of the Antarctic phytoplankton / G. Jacques // Polar Biol. – 1983. – V. 2, № 1. – P. 27–33.

212. Jewson D. H. Effect of snow depth on under-ice irradiance and growth of *Aulacoseira baicalensis* in Lake Baikal / D. H. Jewson, N. G. Granin, A. A. Zhdanov, R. Yu. Gnatovsky // *Aquat. Ecol.* – 2009. – V. 43, № 3. – P. 673–679.
213. Jewson D. H. Resting stages and ecology of the planktonic diatom *Aulacoseira skvortzowii* in Lake Baikal / D. H. Jewson, N. G. Granin, A. A. Zhdarnov, L. A. Gorbunova, N. A. Bondarenko, R. Yu. Gnatovsky // *Limnol. Oceanog.* – 2008. – V. 53, № 3. – P. 1125–1136.
214. Jewson D. H. Vertical mixing, size changes and resting stage formation of the planktonic diatom *Aulacosira baicalensis* / D. H. Jewson, N. G. Granin, A. A. Zhdarnov, L. A. Gorbunova, R. Y. Gnatosvsky // *Eur. J. Phycol.* – 2010. – V. 45, № 4. – P. 354–364.
215. Jezbera J. Contrasting trends in distribution of four major planktonic betaproteobacterial groups along a pH gradient of epilimnia of 72 freshwater habitats / J. Jezbera, J. Jezberova, U. Koll, K. Horňak, K. Šimek, M. W. Hahn // *FEMS Microbiol Ecol.* – 2012. – V. 81. – P. 467–479.
216. Jezbera J. ‘*Candidatus Planktophila limnetica*’, an actinobacterium representing one of the most numerically important taxa in freshwater bacterioplankton / J. Jezbera, A. K. Sharma, U. Brandt, W. F. Doolittle, M. W. Hahn // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2009. – V. 59, № 11. – P. 2864–2869.
217. Jiang C. Y. *Roseomonas lacus* sp. nov., isolated from freshwater lake sediment / C. Y. iang, X. Dai, B. J. Wang, Y. G. Zhou, S. J. Liu // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2006. – V. 56, № 1. – P. 25–28.
218. Jiang F. *Luteolibacter luojiensis* sp. nov., isolated from Arctic tundra soil, and emended description of the genus *Luteolibacter* / F. Jiang, W. Li, M. Xiao, J. Dai, W. Kan, L. Chen, W. Li, C. Fang, F. Peng // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2012. – V. 62, № 9. – P. 2259–2263.
219. Joh T. Composition and positional distribution of fatty acids in polar lipids from *Chlorella ellipsoidea* differing in chilling susceptibility and frost hardiness / T. Joh, T. Yoshida, M. Yoshimoto, T. Miyamoto, S. Hatano // *Physiol. Plant.* – 1993. – V. 89, № 2. – P. 285–290.

220. Jones S. E., Newton R. J., McMahon K. D. Evidence for structuring of bacterial community composition by organic carbon source in temperate lakes / S. E. Jones, R. J. Newton, K. D. McMahon // *Environ. Microbiol.* – 2009. – V. 11, № 9. – P. 2463–2472.
221. Kaevska M. Seasonal changes in microbial community composition in river water studied using 454-pyrosequencing / M. Kaevska, P. Videnska, K. Sedlar, I. Slana // *SpringerPlus.* – 2016. – V. 5, № 1. – P. 409.
222. Kang I. The first complete genome sequences of the acI lineage, the most abundant freshwater *Actinobacteria*, obtained by whole-genome-amplification of dilution-to-extinction cultures / I. Kang, S. Kim, M. R. Islam, J. C. Cho // *Sci. Rep.* – 2017. – V. 7. – P. 42252.
223. Karlsson J. Benthic algae support zooplankton growth during winter in a clear-water lake / J. Karlsson, C. Säwström // *Oikos.* – 2009. – V. 118, № 4. – P. 539–544.
224. Kilham P. Hypothesized resource relationships among African planktonic diatoms / P. Kilham, S. S. Kilham, R. E. Hecky // *Limnol. Oceanogr.* – 1986. – V. 31, № 6. – P. 1169–1181.
225. Kim H. D. Purification, characterization, and cloning of a cold-adapted protease from Antarctic *Janthinobacterium lividum* / H. D. Kim, S. M. Kim, J. I. Choi // *J. Microbiol. Biotechnol.* – 2018. – V. 28, № 3. – P. 448–453.
226. Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences / M. Kimura // *J. Mol. Evol.* – 1980. – V. 16, № 2. – P. 111–120.
227. Kirchman D. L. The structure of bacterial communities in the western Arctic Ocean as revealed by pyrosequencing of 16S rRNA genes / D. L. Kirchman, M. T. Cottrell, C. Lovejoy // *Environ. Microbiol.* – 2010. – V. 12, № 5. – P. 1132–1143.
228. Kirillin G. Physics of seasonally ice-covered lakes: a review / G. Kirillin, M. Leppäranta, A. Terzhevik, N. Granin, J. Bernhardt, C. Engelhardt, T. Efremova, S. Golosov, N. Palshin, P. Sherstyankin, G. Zdorovenova, R. Zdorovenov // *Aquat. Sci.* – 2012. – V. 74. – P. 659–682.

229. Kirillin G. Thermal instability in freshwater lakes under ice: Effect of salt gradients or solar radiation? / G. Kirillin, A. Terzhevik // *Cold Reg. Sci. Technol.* – 2011. – V. 65, № 2. – P. 184–190.
230. Kirst G. O. Ecophysiology of polar algae / G. O. Kirst, C. Wiencke // *J. Phycol.* – 1995. – V. 31, № 2. – P. 181–199.
231. Kobanova G. I. Morphology and life cycle of *Gymnodinium baicalense* Ant. (Dinophyceae) from Lake Baikal // *Contemp. Probl. Ecol.* – 2009. – V. 2, № 6. – P. 581–585.
232. Koike I. Inorganic nitrogen metabolism by Antarctic phytoplankton with special reference to ammonium cycling / I. Koike, O. Holm-Hansen, D. C. Biggs // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1986. – V. 30. – P. 105–116.
233. Kopylov A. I. Winter bacterio- and virioplankton of a mesotrophic reservoir / A. I. Kopylov, D. B. Kosolapov, A. V. Romanenko, E. A. Zobotkina // *20th IAHR International Symposium on Ice.* – 2010.
234. Kottmeier S. T. Sea ice microbial communities. VIII. Bacterial production in annual sea ice of McMurdo Sound, Antarctica / S. T. Kottmeier, S. M. G. Grossi, C. W. Sullivan // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1987. – V. 35. – P. 175–186.
235. Kottmeier S. T. Sea ice microbial communities (SIMCO) / S. T. Kottmeier, C. W. Sullivan // *Polar Biol.* – 1988. – V. 8, № 4. – P. 293–304.
236. Kouraev A. V. The ice regime of Lake Baikal from historical and satellite data: Relationship to air temperature, dynamical, and other factors / A. V. Kouraev, S. V. Semovski, M. N. Shimaraev, N. M. Mognard, B. Legrésy, F. Rémy // *Limnol. Oceanog.* – 2007. – V. 52, № 3. – P. 1268–1286.
237. Kozhova O. M. Lake Baikal: evolution and biodiversity / O. M. Kozhova, L. R. Izmet'eva – Leiden: Backhuys Publ., 1998. – 447 pp.
238. Kurilkina M. I. Bacterial community composition in the water column of the deepest freshwater Lake Baikal as determined by next-generation sequencing / M. I. Kurilkina, Y. R. Zakharova, Y. P. Galachyants, D. P. Petrova, Y. S. Bukin, V. M. Domysheva, V. V. Blinov, Y. V. Likhoshway // *FEMS microbiology ecology.* – 2016. – V. 92, № 7. – P. 1–13.

239. Lane D. J. Rapid determination of 16S ribosomal RNA sequences for phylogenetic analyses / D. J. Lane, B. Pace, G. J. Olsen, D. A. Stahl, M. L. Sogin, N. R. Pace // P. Natl. Acad. Sci. USA. – 1985. – V. 82, № 20. – P. 6955–6959.
240. Lauro F. M. Large-scale transposon mutagenesis of *Photobacterium profundum* SS9 reveals new genetic loci important for growth at low temperature and high pressure / F. M. Lauro, K. Tran, A. Vezzi, N. Vitulo, G. Valle, D. H. Bartlett // J. Bacteriol. – 2008. – V. 190, № 5. – P. 1699–1709.
241. Lavoie D. Modeling ice algal growth and decline in a seasonally ice-covered region of the Arctic (Resolute Passage, Canadian Archipelago) / D. Lavoie, K. Denman, C. Michel // J. Geophys. Res. – 2005. – V. 110, № C11. – P. 1–17.
242. Lee K. *Flavobacterium limnosediminis* sp. nov., isolated from sediment of a freshwater lake / K. Lee, S. C. Park, H. Yi, J. Chun // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2013. – V. 63, № 12. – P. 4784–4789.
243. Lee S. H. *Flavobacterium fluvii* sp. nov., isolated from stream sediment / S. H. Lee, J. M. Kim, J. R. Lee, W. Park, C. O. Jeon // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2010. – V. 60, № 2. – P. 353–357.
244. Lee Y. M. Cultured bacterial diversity and human impact on alpine glacier cryoconite / Y. M. Lee, S. Y. Kim, J. Jung, E. H. Kim, K. H. Cho, F. Schinner, R. Margesin, S. G. Hong, H. K. Lee // J. Microbiol. – 2011. – V. 49, № 3. – P. 355–362.
245. Li Y. Bacterial and archaeal community structures in the Arctic deep-sea sediment / Y. Li, Q. Liu, C. Li, Y. Dong, W. Zhang, W. Zhang, T. Xiao // Acta Oceanol. Sinica. – 2015. – V. 34, № 2. – P. 93–113.
246. Liu Y. Bacterial diversity in the snow over Tibetan Plateau Glaciers / Y. Liu, T. Yao, N. Jiao, S. Kang, B. Xu, Y. Zeng, S. Huang, X. Liu // Extremophiles. – 2009. – V. 13, № 3. – P. 411–423.
247. Livingston D. W. Ice break-up on southern Lake Baikal and its relationship to local and regional air temperatures in Siberia and to the North Atlantic Oscillation / D. W. Livingston // Limnol. Oceanogr. – 1999. – V. 44, № 6. – P. 1486–1497.

248. Lo Giudice A. Characterization of Antarctic psychrotrophic bacteria with antibacterial activities against terrestrial microorganisms / A. Lo Giudice, V. Bruni, L. Michaud // *J. Basic Microbiol.* – 2007. – V. 47, № 6. – P. 496–505.
249. Lozupone C. UniFrac: a new phylogenetic method for comparing microbial communities / C. Lozupone, R. Knight // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2005. – V. 71, № 12. – P. 8228–8235.
250. Lundberg J. Light tracking through ice and water—Scattering and absorption in heterogeneous media with PHOTONICS / J. Lundberg, P. Miočinović, K. Woschnagg, T. Burgess, J. Adams, S. Hundertmark, P. Desiati, P. Niessen // *Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. A.* – 2007. – V. 581, № 3. – P. 619–631.
251. Lundholm N. Effect of pH on growth and domoic acid production by potentially toxic diatoms of the genera *Pseudo-nitzschia* and *Nitzschia* / N. Lundholm, P. J. Hansen, Y. Kotaki // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2004. – V. 273. – P. 1–15.
252. Lympelopoulou D. S. Variability of prokaryotic community structure in a drinking water reservoir (Marathonas, Greece) / D. S. Lympelopoulou, K. A. Kormas, A. D. Karagouni // *Microbes Environ.* – 2012. – V. 27, № 1. – P. 1–8.
253. McIntosh R. P. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity // *Ecology.* – 1967. – V. 48, № 3. – P. 392–404.
254. Maestrini S. Y. Nutrient limitation of the bottom-ice microalgal biomass (southeastern Hudson Bay, Canadian Arctic) / S. Y. Maestrini, M. Rochet, L. Legendre, S. Demers // *Limnol. Oceanogr.* – 1986. – V. 31, № 5. P. 969–982.
255. Magnuson J. J. Historical trends in lake and river ice cover in the northern hemisphere / J. J. Magnuson, D. M. Robertson, B. J. Benson, R. H. Wynne, D. M. Livingstone, T. Arai, R. A. Assel, R. G. Barry, V. Card, E. Kuusisto, N. G. Granin, T. D. Prowse, K. M. Stewart, V. S. Vuglinski // *Science.* – 2000. – V. 289, № 5485. – P. 1743–1747.
256. Maki T. Seasonal dynamics of dimethylarsenic acid degrading bacteria dominated in Lake Kibagata / T. Maki, H. Watarai, T. Kakimoto, M. Takahashi, H. Hasegawa, K. Ueda // *Geomicrobiol. J.* – 2006. – V. 23, № 5. – P. 311–318.

257. Malm J. Field study on currents in a shallow, ice-covered lake / J. Malm, L. Bengtsson, A. Terzhevik, P. Boyarinov, A. Glinsky, N. Palshin, M. Petrov // *Limnol. Oceanogr.* – 1998. – V. 43, № 7. – P. 1669–1679.
258. Malm J. Temperature and salt content regimes in three shallow ice-covered lakes / J. Malm, A. Terzhevik, L. Bengtsson, P. Boyarinov, G. Glinsky, N. Palshin, M. Petrov // *Nord. Hydrol.* – 1997. – V. 28, № 2. – P. 129–152.
259. Margulies M. Genome sequencing in microfabricated high-density picolitre reactors / M. Margulies, M. Egholm, W. E. Altman, S. Attiya, J. S. Bader, L. A. Bemben et al. // *Nature.* – 2005. – V. 437, № 7057. – P. 376–380.
260. Marmur J. A procedure for the isolation of deoxyribonucleic acid from microorganisms / J. Marmur // *J. Mol. Biol.* – 1961. – V. 3, № 2. – P. 208–218.
261. Martinez-Garcia M. High-throughput single-cell sequencing identifies photoheterotrophs and chemoautotrophs in freshwater bacterioplankton / M. Martinez-Garcia, B. K. Swan, N. J. Poulton, M. L. Gomez, D. Masland, M. E. Sieracki, R. Stepanauskas // *ISME J.* – 2012. – V. 6, № 1. – P. 113–123.
262. Mathias J. A. Factors controlling oxygen depletion in ice-covered lakes / J. A. Mathias, J. Barica // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1980. – V. 37, № 2. – P. 185–194.
263. Matthews P. C. Solar heating and its influence on mixing in ice-covered lakes / P. C. Matthews, S. I. Heaney // *Freshwater Biol.* – 1987. – V. 18, № 1. – P. 135–149.
264. Maykut G. A. The spectral distribution of light beneath first-year sea ice in the Arctic Ocean / G. A. Maykut, T. C. Grenfell // *Limnol. Oceanogr.* – 1975. – V. 20, № 4. – P. 554–563.
265. McConville M. J. The bottom-ice microalgal community from annual ice in the inshore waters of East Antarctica / M. J. McConville, R. Wetherbee // *J. Phycol.* – 1983. – V. 19. – P. 431–439.
266. McMurdie P. J. Phyloseq: an R package for reproducible interactive analysis and graphics of microbiome census data / P. J. McMurdie, S. Holmes // *PLoS ONE.* – 2013. – V. 8, № 4. – P. 1–11.

267. Meguro H. Ice flora (bottom type): A mechanism of primary production in polar seas and the growth of diatoms in sea ice / H. Meguro, K. Ito, H. Fukushima // *Arctic*. – 1967. – V. 20, № 2. – P. 114–133.
268. Meiners K. Abundance, biomass and composition of biota in Baltic sea ice and underlying water (March 2000) / K. Meiners, J. Fehling, M. A. Granskog, M. Spindler // *Polar Biol.* – 2002. – V. 25, № 10. – P. 761–770.
269. Melnik N. G. The cryophilic habitat of micrometazoans under the lake-ice in Lake Baikal / N.G. Melnik, M. I. Lazarev, G. I. Pomazkova, N. A. Bondarenko, L. A. Obolkina, M. M. Penzina, O. A. Timoshkin // *Fund. Appl. Limnol.* – 2008. – V. 170, № 4. – P. 315–323.
270. Menéndez M. A comparative study of the effect of pH and inorganic carbon resources on the photosynthesis of three floating macroalgae species of a Mediterranean coastal lagoon / M. Menéndez, M. Martinez, F. A. Comin // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 2001. – V. 256, № 1. – P. 123–136.
271. Mironov D. Radiatively driven convection in ice-covered lakes: Observations, scaling, and a mixed layer model / D. Mironov, A. Terzhevik, G. Kirillin, T. Jonas, J. Malm, D. Farmer // *J. Geophys. Res. Oceans.* – 2002. – V. 107, № C4. – P. 1–16.
272. Mock T. Bacteria in sea ice and underlying brackish water at 54° 26'50" N (Baltic Sea, Kiel Bight) / T. Mock, K. M. Meiners, H. C. Giesenhagen // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1997. – V. 158. – P. 23–40.
273. Møgelhøy M. K. High pH and not allelopathy may be responsible for negative effects of *Nodularia spumigena* on other algae / M. K. Møgelhøy, P. J. Hansen, P. Henriksen, N. Lundholm // *Aquat. Microb. Ecol.* – 2006. – V. 43, № 1. – P. 43–54.
274. Møller A. K. Bacterial community structure in High-Arctic snow and freshwater as revealed by pyrosequencing of 16S rRNA genes and cultivation / A. K. Møller, D. A. Søborg, W. Abu Al-Soud, S. J. Sørensen, N. Kroer // *Polar Res.* – 2013. – V. 32, № 1. – P. 17390.
275. Moore M. V. Climate change and the world's “sacred sea”—Lake Baikal, Siberia / M. V. Moore, S. E. Hampton, Izmet'eva L. R., E. A. Silow, E. V. Peshkova, B. K. Pavlov // *BioScience.* – 2009. – V. 59, № 5. – P. 405–417.

276. Morris D. P. Nutrient limitation of bacterioplankton growth in Lake Dillon, Colorado / D. P. Morris, W. M. Lewis // *Limnol. Oceanogr.* – 1992. – V. 37, № 6. – P. 1179–1192.
277. Mueller-Spitz S. R. Temporal and spatial variability in nearshore bacterioplankton communities of Lake Michigan / S. R. Mueller-Spitz, G. W. Goetz, McLellan S. L. // *FEMS Microbiology Ecology.* – 2009. – V. 67, № 3. – P. 511–522.
278. Murray A. E. Seasonal and spatial variability of bacterial and archaeal assemblages in coastal waters near Anvers Island, Antarctica / A. E. Murray, C. M. Preston, R. Massana, L. T. Taylor, A. Blakis, K. Wu, E. F. DeLong // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1998. – V. 64. – P. 2585–2595.
279. Muryoi N. Cloning and expression of *afpA*, a gene encoding an antifreeze protein from the Arctic plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas putida* GR12-2 / N. Muryoi, M. Sato, S. Kaneko, H. Kawahara, H. Obata, M. W. F. Yaish, M. Griffith, B. R. Glick // *J. Bacteriol.* – 2004. – V. 186, № 17. – P. 5661–5671.
280. Nagata T. Autotrophic picoplankton in southern Lake Baikal: abundance, growth and grazing mortality during summer / T. Nagata, K. Takai, K. Kawanobe, D. S. Kim, R. Nakazato, N. Guseynikova, N. Bondarenko, O. Mologawaya, T. Kostrova, V. Drucker, Y. Satoh, Y. Watanabe // *J. Plankton Res.* – 1994. – V. 16, № 8. – P. 945–959.
281. Neori A. Effect of temperature on rate of photosynthesis in Antarctic phytoplankton / A. Neori, O. Holm-Hansen // *Polar Biol.* – 1982. – V. 1, № 1. – P. 33–38.
282. Neuenschwander S. M. Microdiversification in genome-streamlined ubiquitous freshwater *Actinobacteria* / S. M. Neuenschwander, R. Ghai, J. Pernthaler, M. M. Salcher // *ISME J.* – 2017. – V. 12, № 1. – P. 185–198.
283. Newton R. J. A guide to the natural history of freshwater lake bacteria / R. J. Newton, S. E. Jones, A. Eiler, K. D. McMahon, S. Bertilsson // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* – 2011. – V. 75, № 1. – P. 14–49.

284. Nielsen M. V. Temperature and salinity effect on growth and chemical composition of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in culture / M. V. Nielsen, C. P. Tønseth // J. Plankton. Res. – 1991. – V. 13. – P. 389–398.
285. Oksanen J. Package “vegan” / J. Oksanen, F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O’hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, E. Szoecs, H. Wagner, M. J. Oksanen // Community ecology package, version –2013. – V. 2, № 9. – P. 1–295.
286. Palmisano A. C. Sea ice microbial communities.VII. Changes in under-ice spectral irradiance during the development of Antarctic sea ice microalgal communities / A. C. Palmisano, J. B. SooHoo, R. L. Moe, C. W. Sullivan // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1987. – V. 35. – P. 165–173.
287. Park S. J. Influence of deglaciation on microbial communities in marine sediments off the coast of Svalbard, Arctic Circle / S. J. Park, B. J. Park, M. Y. Jung, S. J. Kim, J. C. Chae, Y. Roh, M. Forwick, H.-I. Yoon, S. K. Rhee // Microb. Ecol. – 2011. – V. 62, № 3. – P. 537–548.
288. Pearman J. K. Bacterial and protist community changes during a phytoplankton bloom / J. K. Pearman, L. Casas, T. Merle, C. Michell, X. Irigoien // Limnol. Oceanogr. – 2016. – V. 61, № 1. – P. 198–213.
289. Pedersen M. F. Effects of high pH on the growth and survival of six marine heterotrophic protists / M. F. Pedersen, P. J. Hansen // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2003a. – V. 260. – P. 33–41.
290. Pedersen M. F. Effects of high pH on a natural marine planktonic community / M. F. Pedersen, P. J. Hansen // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2003b. – V. 260. – P. 19–31.
291. Peeters K. Culturable bacterial diversity at the Princess Elisabeth Station (Utsteinen, Sør Rondane Mountains, East Antarctica) harbours many new taxa / K. Peeters, D. Ertz, A. Willems // Syst. Appl. Microbiol. – 2011. – V. 34, № 5. – P. 360–367.
292. Perovich D. K. Theoretical estimates of light reflection and transmission by spatially complex and temporally varying sea ice covers / D. K. Perovich // J. Geophys. Res. – 1990. – V. 95, № C6. – P. 9557–9567.

293. Personnic S. Seasonal and spatial variability of virio-, bacterio-, and picophytoplanktonic abundances in three peri-alpine lakes / S. Personnic, I. Domaizon, U. Dorigo, L. Berdjeb, S. Jacquet // *Hydrobiologia*. – 2009. – V. 627, № 1. – P. 99–116.
294. Phillips K. A. Winter phytoplankton blooms under ice associated with elevated oxygen levels / K.A. Phillips, M. W. Fawley // *J. Phycol.* – 2002. – V. 38, № 6. – P. 1068–1073.
295. Piiparinen J. Fast-and drift-ice communities in the Bothnian Bay and the impact of UVA radiation on the Baltic Sea ice ecology: doctoral dissertation. – Helsinki, 2011. – 57 pp.
296. Pinhassi J. Changes in Bacterioplankton Composition under Different Phytoplankton Regimens / J. Pinhassi, M. M. Sala, H. Havskum, F. Peters, O. Guadayol, A. Malits, C. Marrase // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2004. – V. 70, № 11. – P. 6753–6766.
297. Pomeroy L. R. Temperature regulation of bacterial activity during the spring bloom in Newfoundland coastal waters / L. R. Pomeroy, D. Deibel // *Science*. – 1986. – V. 233, № 4761. – P. 359–361.
298. Popovskaya G. I. Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal / G. I. Popovskaya // *Aquat. Ecosyst. Health. Manag.* – 2000. – V. 3, № 2. – P. 215–225.
299. Porter K. G. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora / K.G. Porter, Y. S. Feig // *Limnol. Oceanogr.* – 1980. – V. 25, № 5. – P. 943–948.
300. Poulin M. Sub-ice colonial *Melosira arctica* in Arctic first-year ice / M. Poulin, G.J.C. Underwood, C. Michel // *Diatom Res.* – 2014 – V. 29, № 2. – P. 213–221.
301. Pruesse E. SILVA: a comprehensive online resource for quality checked and aligned ribosomal RNA sequence data compatible with ARB / E. Pruesse, C. Quast, K. Knittel, B. M. Fuchs, W. Ludwig, J. Peplies, F. O. Glöckner // *Nucleic Acids Res.* – 2007. – V. 35, № 21. – P. 7188–7196.
302. Quince C. Removing noise from pyrosequenced amplicons / C. Quince, A. Lanzen, R. J. Davenport, P. J. Turnbaugh // *BMC Bioinf.* – 2011. – V. 12, № 38. – P. 1–18.

303. Real R. The probabilistic basis of Jaccard's index of similarity / R. Real, J. M. Vargas // *Syst. Biol.* – 1996. – V. 45, № 3. – P. 380–385.
304. Rengefors K. *Peridinium euryceps* sp. nov. (*Peridiniales, Dinophyceae*), a cryophilic dinoflagellate from Lake Erken, Sweden / K. Rengefors, B. Meyer // *Phycologia.* – 1998. – V. 37, № 4. – P. 284–291.
305. Reynolds C. S. The ecology of freshwater phytoplankton / C. S. Reynolds. – Cambridge: Cambridge University Press, 1984. – 384 pp.
306. Riebesell U. Carbon dioxide limitation of marine phytoplankton growth rates / U. Riebesell, D. A. Wolf-Gladrow, V. Smetacek // *Nature.* – 1993. – V. 361, № 6409. – P. 249–251.
307. Riquelm C. E. Effects of Bacteria on the growth of diatom, *Asterionella gracialis* / C. E. Riquelm, K. Fukami, Y. Ishida // *Microbes Environ.* – 1988. – V. 3, № 1. – P. 29–34.
308. Rihs J. D. *Roseomonas*, a new genus associated with bacteremia and other human infections / J. D. Rihs, D. J. Brenner, R. E. Weaver, A. G. Steigerwdt, D. G. Hollis, V. L. Yu // *J. Clin. Microbiol.* – 1993. – V. 31. – P. 3275–3283.
309. Rodhe W. Productivity: Can plankton production proceed during winter darkness in subarctic lakes? / W. Rodhe // *Proceedings of the International Association of Limnology.* – 1955. – V. 12, № 1. – P. 117–122.
310. Rogozin D. Y. Effect of winter conditions on distributions of anoxic phototrophic bacteria in two meromictic lakes in Siberia, Russia / D. Y. Rogozin, V. V. Zykov, M. Y. Chernetsky, A. G. Degermendzhy, R. D. Gulati // *Aquatic. ecol.* – 2009. – V. 43, № 3. – P. 661–672.
311. Rönner U. Nitrogen assimilation by phytoplankton in the Scotia Sea / U. Rönner, F. Sörensson, O. Holm-Hansen // *Polar Biol.* – 1983. – V. 2, № 3. – P. 137–147.
312. Rösel S. Long-term characterization of free-living and particle-associated bacterial communities in Lake Tiefwaren reveals distinct seasonal patterns / S. Rösel, M. Allgaier, H. P. Grossart // *Microb. Ecol.* – 2012. – V. 64, № 3. – P. 571–583.

313. Rosen G. Tusen Sjöar - Växtp planktons Miljökrav / G. Rosen – Stockholm: Norstedts Tryckeri, 1981. – 120 pp.
314. Rost B. Inorganic carbon acquisition in red tide dinoflagellates / B. Rost, K.-U. Richter, U. L. F. Riebesell, P. J. Hansen // *Plant. Cell. Environ.* – 2006. – V. 29, № 5. – P. 810–822.
315. Rózańska M. Influence of environmental factors on the development of bottom ice protist communities during the winter–spring transition / M. Rózańska, M. Gosselin, M. Poulin, J. M. Wiktor, C. Michel // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2009. – V. 386. – P. 43–59.
316. Rysgaard S. Biomass, production and horizontal patchiness of sea ice algae in a high-Arctic fjord (Young Sound, NE Greenland) / S. Rysgaard, M. Kuhl, R. N. Glud, J. W. Hansen // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2001. – V. 223. – P. 15–26.
317. Sadakane H. Studies on frost hardiness in *Chlorella ellipsoidea*. V. The role of glucose and related compounds / H. Sadakane, K. Kabata, K. Ishibashi, T. Watanabe, S. Hatano // *Environ. Exp. Bot.* – 1980. – V. 20, № 3. – P. 297–305.
318. Saitou N. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees / N. Saitou, M. Nei // *Mol. Biol. Evol.* – 1987. – V. 4, № 4. – P. 406–425.
319. Salcher M. M. Spatiotemporal distribution and activity patterns of bacteria from three phylogenetic groups in an oligomesotrophic lake / M. M. Salcher, J. Pernthaler, T. Posch // *Limnol. Oceanogr.* – 2010. – V. 55, № 2. – P. 846–856.
320. Scavia D. Bacterioplankton in Lake Michigan: dynamics, controls, and significance to carbon flux / D. Scavia, G. A. Laird // *Limnol. Oceanogr.* – 1987. – V. 32, № 5. – P. 1017–1033.
321. Schiff S. L. Millions of Boreal shield lakes can be used to probe archaean ocean biogeochemistry / S. L. Schiff, J. M. Tsuji, L. Wu, J. J. Venkiteswaran, L. A. Molot, R. J. Elgood, M. J. Paterson, J. D. Neufeld // *Sci. Rep.* – 2017. – V. 7. – P. 1–11.
322. Schloss P. D. Introducing MOTHUR: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities / P. D. Schloss, S. L. Westcott, T. Ryabin, J. R. Hall, M. Hartmann, E. B. Hollister,

- R. A. Lesniewski, B. B. Oakley, D. H. Parks, C. J. Robinson, J. W. Sahl, B. Stres, G. G. Thallinger, D. J. Van Horn, C. F. Weber // *AEM*. –2009. – V. 75, № 23. – P. 7537–7541.
323. Semovski S. V. Lake Baikal ice: analysis of AVHRR imagery and simulation of under-ice phytoplankton bloom / S. V. Semovski, N. Y. Mogilev, P. P. Sherstyankin // *J. Mar. Syst.* – 2000. – V. 27, № 1. – P. 117–130.
324. Shabarova T. Distribution and ecological preferences of the freshwater lineage LimA (genus *Limnohabitans*) revealed by a new double hybridization approach / T. Shabarova, V. Kasalický, K. Šimek, J. Nedoma, P. Znachor, T. Posch, J. Pernthaler, M. M. Salcher // *Environ. Microbiol.* – 2017. – V. 19, № 3. – P. 1296–1309.
325. Shannon C. E. The mathematical theory of communication / C. E. Shannon, W. Weaver // Urbana: University Illinois Press, 1949. – 117 pp.
326. Shen L. *Massilia yuzhufengensis* sp. nov., isolated from an ice core / L. Shen, Y. Liu, N. Wang, T. Yao, N. Jiao, H. Liu, Y. Zhou, B. Xu, X. Liu // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2013. – V. 63, № 4. – P. 1285–1290.
327. Shen L. *Massilia eurypsychrophila* sp. nov. a facultatively psychrophilic bacteria isolated from ice core / L. Shen, Y. Liu, Z. Gu, B. Xu, N. Wang, N. Jiao, H. Liu, Y. Zhou // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2015. – V. 65, № 7. – P. 2124–2129.
328. Shimaraev M. N. Physical Limnology of Lake Baikal: A review / M. N. Shimaraev, V. I. Verbolov, N. G. Granin, P. P. Sherstyankin // BICER Publishers, 1994. – 81 pp.
329. Shimaraeva S. Long-term dynamics of under-ice community of Baikal phytoplankton and climate change / S. Shimaraeva, L. Izmestyeva, E. Silow // 13th World Lake Conference: materials of scientific conference. – ILEC, Shiga, 2010. – P. 1–4.
330. Shin N. R. *Knoellia locipacati* sp. nov., from soil of the Demilitarized Zone in South Korea / N. R. Shin, S. W. Roh, M. S. Kim, M. J. Jung, T. W. Whon, J. W. Bae // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2012. – V. 62, № 2. – P. 342–346.
331. Šimek K. Alga-derived substrates select for distinct betaproteobacterial lineages and contribute to niche separation in *Limnohabitans* strains / K. Šimek, V.

- Kasalicky, E. Zapomělova, K. Horňák // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2011. – V. 77, № 20. – P. 7307–7315.
332. Simon M. Biomass and production of small and large free-living and attached bacteria in Lake Constance / M. Simon // *Limnol. Oceanogr.* – 1987. – V. 32, № 3. – P. 591–607.
333. Simon C. Phylogenetic diversity and metabolic potential revealed in a glacier ice metagenome / C. Simon, A. Wiezer, A. W. Strittmatter, R. Daniel // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2009. – V. 75, № 23. – P. 7519–7526.
334. Simpson E H Measurement of diversity / E. H. Simpson // *Nature.* – 1949. – V. 163. – P. 688.
335. Smith F. Intracellular pH and its regulation / F. Smith, J. A. Raven // *Ann. Rev. Plant Physiol.* – 1979. – V. 30, № 1. – P. 289–311.
336. Smith R. E. H. Abundance and production of ice algae in resolute passage, Canadian Arctic / R. E. H. Smith, J. Anning, P. Clement, G. Cota // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1988. – V. 48. – P. 251–263.
337. Somogyi B. Winter bloom of picoeukaryotes in Hungarian shallow turbid soda pans and the role of light and temperature // B. Somogyi, T. Felföldi, J. Vanyovszki, Á. Ágyi, K. Márialigeti, L. Vörös // *Aquat. Ecol.* – 2009. – V. 43, № 3. – P. 735–744.
338. Spilling K. Dense sub-ice bloom of dinoflagellates in the Baltic Sea, potentially limited by high pH / K. Spilling // *J. Plankton Res.* – 2007. – V. 29, № 10. – P. 895–901.
339. Stefanovic D. L. Two-dimensional temperature and dissolved oxygen dynamics in the littoral region of an ice-covered lake / D. L. Stefanovic, H. G. Stefan // *Cold Reg. Sci. Technol.* – 2002. – V. 34, № 3. – P. 159–178.
340. Stackebrandt E. Taxonomic note: a place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology / E. Stackebrandt, B. M. Goebel // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 1994. – V. 44, № 4. – P. 846–849.
341. Straškrábová V. Primary production and microbial activity in the euphotic zone of Lake Baikal (Southern Basin) during late winter / V. Straškrábová, L. R.

- Izmest'yeva, E. A. Maksimova, S. Fietz, J. Nedoma, J. Borovec, G. I. Kobanova, E. V. Shchetinina, E. V. Pislegina // *Glob. Planet Change.* – 2005. – V. 46. – P. 57–73.
342. Sullivan C. W. Sea ice microbial communities: distribution, abundance, and diversity of ice bacteria in McMurdo Sound, Antarctica, in 1980 / C. W. Sullivan, A. C. Palmisano // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1984. – V. 47, № 4. – P. 788–795.
343. Sundh I. Abundance, activity, and community structure of pelagic methane-oxidizing bacteria in temperate lakes / I. Sundh, D. Bastviken, L. J. Tranvik // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2005. – V. 71, № 11. – P. 6746–6752.
344. Takeuchi M. Proposal of the genus *Sphingomonas* sensu stricto and three new genera, *Sphingobium*, *Novosphingobium* and *Sphingopyxis*, on the basis of phylogenetic and chemotaxonomic analyses / M. Takeuchi, K. Hamana, A. Hiraishi // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2001. – V. 51, № 4. – P. 1405–1417.
345. Tammert H. Bacterioplankton / H. Tammert, V. Kisand. // In J. Haberman, E. Pihu, A. Raukas [eds.], *Lake Vortsjaärv*. Estonian Encyclopedia Publishers. – 2004.
346. Tamura K. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 / K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski, S. Kumar // *Mol. Biol. Evol.* – 2013. – V. 30, № 12. – P. 2725–2729.
347. Taraldsvik M. The effect of pH on growth rate, biochemical composition and extracellular carbohydrate production of the marine diatom *Skeletonema costatum* / M. Taraldsvik, S. Mykkestad // *Eur. J. Phycol.* – 2000. – V. 35, № 2. – P. 189–194.
348. Teeling H. Substrate-controlled succession of marine bacterioplankton populations induced by a phytoplankton bloom / H. Teeling, B. M. Fuchs, D. Becher, C. Klockow, A. Gardebrecht, C. M. Bennke, M. Kassabgy, S. Huang, A. J. Mann, J. Waldmann, M. Weber, A. Klindworth, A. Otto, J. Lange, J. Bernhardt, C. Reinsch, M. Hecker, J. Peplies, F. D. Bockelmann, U. Callies, G. Gerds, A. Wichels, K. H. Wiltshire, F. O. Glöckner, T. Schweder, R. Amann // *Science.* – 2012. – V. 336. – P. 608–611.
349. Terzhevik A. Some features of the thermal and dissolved oxygen structure in boreal, shallow ice-covered Lake Vendyurskoe, Russia / A. Terzhevik, S. Golosov,

- N. Palshin, A. Mitrokhov, R. Zdorovenov, G. Zdorovenova, G. Kirillin, E. Shipunova, I. Zverev // *Aquat. Ecol.* – 2009. – V. 43, № 3. – P. 617–627.
350. Tilzer M. M. Effects of temperature and day length on the mass balance of Antarctic phytoplankton / M. M. Tilzer, Z. Dubinsky // *Polar Biol.* – 1987. – V. 7, № 1. – P. 35–42.
351. Todd M. C. Large-scale climatic controls on Lake Baikal ice cover / M. C. Todd, A. W. Mackay // *J. Clim.* – 2003. – V. 19, № 16. – P. 3186–3199.
352. Tsuchiya Y. Seasonal change of bacterial community structure in a biofilm formed on the surface of the aquatic macrophyte *Phragmites australis* / Y. Tsuchiya, A. Hiraki, C. Kiriya, T. Arakawa, R. Kusakabe, H. Morisaki // *Microbes Environ.* – 2011. – V. 26, № 2. – P. 113–119.
353. Tulonen T. Factors controlling production of phytoplankton and bacteria under ice in a humic, boreal lake / T. Tulonen, P. Kankaala, A. Ojala, L. Arvola // *J. Plankton Res.* – 1994. – V. 16, № 10. – P. 1411–1432.
354. Twiss M. R. Diatoms abound in ice-covered Lake Erie: An investigation of offshore winter limnology in Lake Erie over the period 2007 to 2010 // M. R. Twiss, R. M. L. McKay, R. A. Bourbonniere, G. S. Bullerjahn, H. J. Carrick, R. E. H. Smith, J. G. Winter, N. A. D'souza, P. C. Furey, A. R. Lashaway, M. A. Saxton, S. W. Wilhelm // *J. Great Lakes Res.* – 2012. – V. 38, № 1. – P. 18–30.
355. Urbach E. Unusual bacterioplankton community structure in ultraoligotrophic Crater Lake / E. Urbach, K. L. Vergin, L. Young, A. Morse, G. L. Larson, S. J. Giovannoni // *Limnol. Oceanogr.* – 2001. – V. 46, № 3. – P. 557–572.
356. Utermöl H. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik: Mit 1 Tabelle und 15 abbildungen im Text und auf 1 Tafel / H. Utermöl // *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen.* – 1958. – V. 9, № 1. – P. 1–38.
357. Üveges V. Photosynthetic characteristics and physiological plasticity of an *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanobacteria, Nostocaceae) winter bloom in a deep oligo-mesotrophic lake (Lake Stechlin, Germany) / V. Üveges, K. Tapolczai, L. Krienitz, J. Padisák // *Hydrobiologia.* – 2012. – V. 698, № 1. – P. 263–272.

358. Van Horn D. J. Factors controlling soil microbial biomass and bacterial diversity and community composition in a cold desert ecosystem: role of geographic scale / D. J. Van Horn, M. L. Van Horn, J. E. Barrett, M. N. Gooseff, A. E. Altrichter, K. M. Geyer, L. H. Zeglin, C. D. Takacs-Vesbach // PLoS One. – 2013. – V. 8, № 6. – P. e66103.
359. Van Trappen S. Diversity of 746 heterotrophic bacteria isolated from microbial mats from ten Antarctic lakes / S. Van Trappen, J. Mergaert, S. Van Eygen, P. Dawyndt, M. C. Cnockaert, J. Swings // Syst. Appl. Microbiol. – 2002. – V. 25, № 4. – P. 603–610.
360. Van Trappen S. *Flavobacterium fryxellicola* sp. nov. and *Flavobacterium psychrolimnae* sp. nov., novel psychrophilic bacteria isolated from microbial mats in Antarctic lakes / S. Van Trappen, I. Vandecandelaere, J. Mergaert, J. Swings // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2005. – V. 55, № 2. – P. 769–772.
361. Vanderploeg H. A. Plankton ecology in an ice covered bay of Lake Michigan: Utilization of a winter phytoplankton bloom by reproducing copepods / H. A. Vanderploeg, S. J. Bolsenga, G. L. Fahnenstiel, J. R. Liebig, W. S. Gardner // Hydrobiologia. – 1992. – V. 243, № 1. – P. 175–183.
362. Vieira A. A. H. Aggregate formation in axenic and microbial co-inoculated batch cultures of *Aulacoseira granulata* (Bacillariophyceae) / A. A. H. Vieira, D. Giroldo, P. I. C. Ortolan // Acta Limnol. Bras. – 2006. – V. 18, № 1. – P. 1–7.
363. Vincent W. F. Factors controlling phytoplankton production in Lake Vanda (77 S) / W. F. Vincent, C. L. Vincent // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1982. – V. 39, № 12. – P. 1602–1609.
364. Vörös L. A five-year study of autotrophic winter picoplankton in Lake Balaton, Hungary / L. Vörös, A. Mózes, B. Somogyi // Aquat. Ecol. – 2009. – V. 43, № 3. – P. 727–734.
365. Vörös L. Microbial food web in a large shallow lake (Lake Balaton, Hungary) / L. Vörös, K. V. Balogh, S. Herodek // Hydrobiologia. – 1996. – V. 339, № 1-3. – P. 57–65.

366. Wand U. Biogeochemistry of methane in the permanently ice-covered Lake Untersee, central Dronning Maud Land, East Antarctica // U. Wand, V. A. Samarkin, H. M. Nitzsche, H. W. Hubberten / *Limnol. Oceanogr.* – 2006. – V. 51, № 2. – P. 1180–1194.
367. Wang J. Do patterns of bacterial diversity along salinity gradients differ from those observed for macroorganisms? / J. Wang, D. Yang, Y. Zhang, J. Shen, C. Van Der Gast, M. W. Hahn, Q. Wu // *PLoS One.* – 2011. – V. 6, № 11. – P. e27597.
368. Wang Y. Conservative fragments in bacterial 16S rRNA genes and primer design for 16S ribosomal DNA amplicons in metagenomic studies / Y. Wang, P. Y. Qian // *PloS One.* – 2009. – V. 4, № 10. – P. e7401.
369. Watson S. B. Under-ice blooms and source-water odour in a nutrient-poor reservoir: biological, ecological and applied perspectives / S. B. Watson, T. Satchwill, E. Dixon, E. McCauley // *Freshwater Biol.* – 2001. – V. 46, № 11. – P. 1553–1567.
370. Wells M. G. Competition between distributed and localized buoyancy fluxes in a confined volume / M. G. Wells, R. W. Griffiths, J. S. Turner // *J. Fluid Mech.* – 1999. – V. 391. – P. 319–336.
371. Wells M. G. Stratification produced by surface cooling in lakes with significant shallow regions / M. G. Wells, B. Sherman // *Limnol. Oceanogr.* – 2001. – V. 46. – № 7. – P. 1747–1759.
372. Weon H. Y. *Knoellia aerolata* sp. nov., isolated from an air sample in Korea / H. Y. Weon, B. Y. Kim, P. Schumann, R. M. Kroppenstedt, H. J. Noh, C. W. Park, S. W. Kwon // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2007. – V. 57, № 12. – P. 2861–2864.
373. Werner I. Living conditions, abundance and biomass of under-ice fauna in the Storfjord area (western Barents Sea, Arctic) in late winter (March 2003) / I. Werner // *Polar Biol.* – 2005. – V. 28, № 4. – P. 311–318.
374. Werner I. Sea-ice algae in Arctic pack ice during late winter / I. Werner, J. Ikävalko, H. Schünemann // *Polar Biol.* – 2007. – V. 30, № 11. – P. 1493–1504.

375. Whitfield P. H. Dissolved-oxygen depressions under ice cover in two Yukon rivers / P. H. Whitfield, B. McNaughton // *Water Resour. Res.* – 1986. – V. 22, № 12. – P. 1675–1679.
376. Whittaker R. H. *Communities and ecosystems* – London: Macmillan Company, 1970 – 158 pp.
377. Whittaker R. H. Evolution of species diversity in land communities [Birds and vascular plants] / In: M. K. Hecht, W. C. Steere, B. Wallace // *Evolutionary Biology* – 1977. – V. 10. – P. 1–67.
378. Wikner J. Annual study of bacterioplankton community dynamics / J. Wikner, A. Hagström // *Limnol. Oceanogr.* – 1991. – V. 36, № 7. – P. 1313–1324.
379. Wright R. T. Dynamics of a phytoplankton community in an ice-covered lake / R. T. Wright // *Limnol. Oceanogr.* – 1964. – V. 9, № 2. – P. 163–178.
380. Xing P. Low taxon richness of bacterioplankton in high-altitude lakes of the eastern tibetan plateau, with a predominance of *Bacteroidetes* and *Synechococcus* spp. / P. Xing, M. W. Hahn, Q. L. Wu // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2009. – V. 75, № 22. – P. 7017–7025.
381. Yagafarova G. G. A new oil-oxidizing strain of *Rhodococcus erythropolis* / G. G. Yagafarova, I. N. Skvortsova // *Appl. Biochem. Microbiol.* – 1996. – V. 32. – P. 207–209.
382. Yan P. Diversity of snow bacteria from the Zangser Kangri glacier in the Tibetan Plateau environment / P. Yan, S. Hou, J. Qu, T. Chen, Y. Wang, S. Zhang // *Geomicrobiol. J.* – 2017. – V. 34, № 1. – P. 37–44.
383. Yang S. Pyrosequencing investigation into the bacterial community in permafrost soils along the China-Russia Crude Oil Pipeline (CRCOP) / S. Yang, X. Wen, H. Jin, Q. Wu // *PLoS One.* – 2012. – V. 7, № 12. – P. e52730.
384. Yergeau E. The functional potential of high Arctic permafrost revealed by metagenomic sequencing, qPCR and microarray analyses / E. Yergeau, H. Hogues, L. G. Whyte, C. W. Greer // *ISME J.* – 2010. – V. 4, № 9. – P. 1206–1214.
385. Yu X. *Knoellia flava* sp. nov., isolated from pig manure / X. Yu, Y. Du, G. Wang // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2012. – V. 62, № 2. – P. 384–389.

386. Yoon J. H. *Roseomonas terrae* sp. nov / J. H. Yoon, S. J. Kang, H. W. Oh, T. K. Oh // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* – 2007. – V. 57, № 11. – P. 2485–2488.
387. Zakharova Y. R. The structure of microbial community and degradation of diatoms in the deep near-bottom layer of Lake Baikal / Y. R. Zakharova, Y. P. Galachyants, M. I. Kurilkina, A. V. Likhoshvay, D. P. Petrova, S. M. Shishlyannikov, N. V. Ravin, A. V. Mardanov, A. V. Beletsky, Ye. V. Likhoshway // *PLoS ONE.* – 2013a. – V. 8, № 4. – P. e59977.
388. Zakharova Y. R. Effect of bacteria from the bottom water layer of lake Baikal on degradation of diatoms / Y. R. Zakharova, M. I. Kurilkina, A. V. Likhoshvay, S. M. Shishlyannikov, O. V. Kalyuzhnaya, D. P. Petrova, E. V. Likhoshway // *Paleontol. J.* – 2013b. – V. 47, № 9. – P. 1030–1034.
389. Zhang J. Bacterioplankton communities in a high-altitude freshwater wetland / J. Zhang, X. Zhang, Y. Liu, S. Xie, Y. Liu // *Ann. Microbiol.* – 2014. – V. 64, № 3. – P. 1405–1411.
390. Zhang X. F. Phylogenetic and physiological diversity of bacteria isolated from Puruogangri ice core / X. F. Zhang, T. D. Yao, L. D. Tian, S. J. Xu, L. Z. An // *Microb. Ecol.* – 2008. – V. 55, № 3. – P. 476–488.
391. Zhang M. Structure and seasonal dynamics of bacterial communities in three urban rivers in China / M. Zhang, N. Yu, L. Chen, C. Jiang, Y. Tao, T. Zhang, J. Chen, D. Xue // *Aquat. Sci.* – 2012. – V. 74, № 1. – P. 113–120.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Видовой состав, численность, биомасса микроводорослей в подледных микробных сообществах озера Байкал в период наблюдений.

Зона	Дата	Виды	Средняя численность (кл./л) ($\times 10^3$)	Средняя биомасса (г/м ³)
1	2	3	4	5
Литоральная зона	24.04.2010	<i>Gymnodinium baicalense</i>	6	0,272
		<i>Peridinium baicalense</i>	15	0,55
		<i>Aulacoseira islandica</i>	4431	30,291
		<i>A. baicalensis</i>	72	1,70
		<i>Cocceneise placentula</i>	9	0,0084
		<i>Fragilaria capucina</i>	9	0,0131
		<i>F. radians</i>	213	0,31
		<i>U. danica</i>	20	0,142
		<i>Dinobryon cylindricum</i>	1056	1,94
		<i>Binuclearia lauterbornii</i>	129	0,09
		Общая	5959,5	35,32
	03.03.2011	<i>G. baicalense</i>	757,5	34,39
		<i>A. islandica</i>	6	0,041
		<i>A. baicalensis</i>	3	0,07
		<i>F. radians</i>	6	0,009
		<i>U. danica</i>	3	0,022
		Общая	775,5	34,53
	18.03.2011	<i>G. baicalense</i>	1338	60,74
		<i>A. islandica</i>	6	0,041
		<i>A. baicalensis</i>	3	0,07
		<i>F. radians</i>	3	0,0044
		<i>U. danica</i>	6	0,044
		Общая	1356	60,898
	01.04.2011	<i>G. baicalense</i>	27	1,23
		<i>P. euryceps</i>	987	36,28
		<i>A. islandica</i>	12	0,08
		<i>A. baicalensis</i>	6	0,141
		<i>F. radians</i>	3	0,0044
		<i>U. danica</i>	3	0,022
		Общая	1038	37,754
	14.03.2012	<i>G. baicalense</i>	2055	93,29
		<i>F. radians</i>	9	0,013
		<i>U. danica</i>	18	0,131
		<i>D. cylindricum</i>	18	0,033
		Общая	2100	93,463
	28.03.2012	<i>G. baicalense</i>	4,5	0,204
		<i>F. radians</i>	9	0,013
		<i>U. danica</i>	6	0,044
		Общая	19,5	0,26

1	2	3	4	5	
Литоральная зона	08.04.2012	<i>Achnanthes sp.</i>	3	0,00020	
		<i>A. baicalensis</i>	6	0,141	
		<i>C. placentula</i>	6	0,006	
		<i>Gomphonema angustatum</i>	3	0,00030	
			<i>Navicula sp.</i>	6	0,00066
			<i>F. radians</i>	228	0,33
			<i>U. danica</i>	249	1,817
			<i>D. cylindricum</i>	9	0,017
			Общая	510,0	2,316
	27.02.2013		<i>G.baicalense</i>	2160,0	98,052
			<i>Gyrodinium helveticum</i>	9,0	0,117
			<i>P.baicalense</i>	1,5	0,075
			<i>Nitzschia graciliformis</i>	34,5	0,009
			<i>Monoraphidium griffithii</i>	66,0	0,016
			<i>Cryptomonas sp.</i>	105,0	0,254
			жгутиконосцы	120,0	0,145
			Общая	2496,0	98,667
	13.03.2013		<i>G. baicalense</i>	3117,0	141,494
			<i>N. graciliformis</i>	183,0	0,046
			<i>F. radians</i>	9,0	0,013
			жгутиконосцы	16,5	0,020
			Общая	3325,5	141,574
	28.03.2013		<i>G. baicalense</i>	5635,5	255,820
			<i>N. graciliformis</i>	133,5	0,034
			<i>F. radians</i>	10,5	0,015
			<i>M. arcuatum</i>	27,0	0,005
			<i>M. griffithii</i>	40,5	0,010
			<i>M. contortum</i>	42,0	0,008
			<i>Cryptomonas sp.</i>	21,0	0,051
			<i>D. cylindricum</i>	4,5	0,006
	Общая	5910,0	255,949		
	10.04.2013		<i>G. baicalense</i>	8554,5	388,327
			<i>N. graciliformis</i>	268,5	0,068
			<i>M. contortum</i>	22,5	0,005
			<i>Cryptomonas sp.</i>	16,5	0,040
			<i>D. cylindricum</i>	4,5	0,006
			жгутиконосцы	19,5	0,024
			Общая	8862,0	388,445
	25.03.2015		<i>Chlorella sp.</i>	22620	8,835
			<i>G. baicalense</i>	66	2,996
			<i>G. helveticum</i>	30	0,390
			<i>P. baicalense</i>	18	0,900
			<i>P. euryceps</i>	6	0,047
			<i>M. arcuatum</i>	24	0,005
			<i>M. contortum</i>	18	0,004
			<i>M. griffithii</i>	48	0,011
			<i>Cryptomonas sp.</i>	30	0,073
			<i>N. graciliformis</i>	12	0,003
			<i>D. cylindricum</i>	12	0,016

1	2	3	4	5
Литоральная зона	25.03.2015	жгутиконосоцы	42	0,051
		Общая	22926	13,329
	25.03.2015*	<i>Glenodinium apiculatum</i>	4,5	0,068
		<i>M. arcuatum</i>	10,5	0,002
		<i>M. contortum</i>	21,0	0,004
		<i>M. griffithii</i>	31,5	0,007
		<i>D. cylindricum</i>	30,0	0,039
		<i>Cryptomonas</i> sp.	9,0	0,022
		<i>F. radians</i>	12,0	0,018
		<i>Chrysochromulina parva</i>	27,0	0,002
		<i>Rhodomonas pusilla</i>	6,0	0,003
		Общая	151,5	0,164
Склоновая зона	24.04.2010	<i>A. islandica</i>	4135,5	28,27
		<i>A. baicalensis</i>	106,5	2,51
		<i>C. placentula</i>	16,5	0,015
		<i>F. radians</i>	621	0,91
		<i>U. danica</i>	273	2,0
		<i>D. cylindricum</i>	66	0,12
		Общая	5219	33,8
	03.03.2011	<i>G. baicalense</i>	15	0,68
		<i>A. islandica</i>	3	0,021
		<i>A. baicalensis</i>	3	0,07
		<i>F. radians</i>	3	0,0044
		<i>U. danica</i>	3	0,022
		Общая	27	0,80
	18.03.2011	<i>G. baicalense</i>	1671	75,85
		<i>A. islandica</i>	21	0,144
		<i>A. baicalensis</i>	6	0,141
		<i>F. radians</i>	3	0,0044
		Общая	1701	76,14
	01.04.2011	<i>G. baicalense</i>	42	1,91
		<i>P. baicalense</i>	3	0,11
		<i>C. minuta</i>	3	0,0059
		<i>F. radians</i>	39	0,057
		<i>U. danica</i>	3	0,022
		Общая	90	2,102
	14.03.2012	<i>G. baicalense</i>	2055	93,29
		<i>P. baicalense</i>	18	0,131
		<i>F. radians</i>	18	0,033
		<i>U. danica</i>	9	0,013
		Общая	552	23,33
	28.03.2012	<i>G. baicalense</i>	16,5	0,749
		<i>F. radians</i>	6	0,009
		<i>U. danica</i>	6	0,044
		Общая	28,5	0,802
08.04.2012	<i>G. baicalense</i>	7,5	0,340	
	<i>P. baicalense</i>	25,5	0,94	
	<i>F. radians</i>	13,5	0,020	
	<i>U. danica</i>	42	0,307	

1	2	3	4	5
Склоновая зона	08.04.2012	<i>D. cylindricum</i>	111	0,20
		Общая	199,5	1,808
	27.02.2013	<i>G. baicalense</i>	2755,5	125,084
		<i>G. helveticum</i>	1,5	0,020
		<i>P. baicalense</i>	1,5	0,075
		<i>N. graciliformis</i>	306,0	0,077
		<i>F. radians</i>	3,0	0,004
		<i>M. arcuatum</i>	15,0	0,003
		<i>M. contortum</i>	21,0	0,004
		<i>M. griffithii</i>	31,5	0,007
		<i>Cryptomonas</i> sp.	12,0	0,029
		Общая	3147,0	125,304
	13.03.2013	<i>G. baicalense</i>	3225,0	146,397
		<i>N. graciliformis</i>	30,0	0,008
		<i>Cryptomonas</i> sp.	16,5	0,040
		Общая	3271,5	146,445
	28.03.2013	<i>G. baicalense</i>	1488,0	67,547
		<i>N. graciliformis</i>	21,0	0,005
		<i>Cryptomonas</i> sp.	13,5	0,033
		Общая	1509,0	67,585
	10.04.2013	<i>G. baicalense</i>	8922,0	405,009
		<i>G. helveticum</i>	40,5	0,527
		<i>N. graciliformis</i>	214,5	0,054
		<i>M. contortum</i>	21,0	0,004
		<i>D. cylindricum</i>	12,0	0,016
		Общая	9198,0	405,610
	25.03.2015	<i>Chlorella</i> sp.	19896,0	7,771
		<i>G. baicalense</i>	90,0	4,085
		<i>P. baicalense</i>	12,0	0,600
		<i>M. contortum</i>	12,0	0,002
		<i>M. griffithii</i>	42,0	0,010
		<i>N. graciliformis</i>	12,0	0,003
		жгутиконосцы	90,0	0,109
		Общая	20154,0	12,581
	25.03.2015*	<i>Chlorella</i> sp.	67,5	0,026
		<i>G. baicalense</i>	10,5	0,477
		<i>M. arcuatum</i>	6,0	0,001
<i>M. contortum</i>		6,0	0,001	
<i>M. griffithii</i>		19,5	0,005	
<i>N. graciliformis</i>		9,0	0,002	
<i>Cryptomonas</i> sp.		16,5	0,040	
<i>F. radians</i>		7,5	0,011	
<i>D. cylindricum</i>		22,5	0,029	
<i>Gl. apiculatum</i>		6,0	0,006	
<i>C. minuta</i>		1,5	0,004	
жгутиконосцы		3,0	0,004	
Общая		175,5	0,606	

1	2	3	4	5
Пелагическая зона	03.03.2011	<i>G. baicalense</i>	6	0,272
		<i>A. islandica</i>	420	2,87
		<i>A. baicalensis</i>	288	6,79
		<i>F. radians</i>	12	0,018
		<i>U. danica</i>	3	0,022
		Общая	729	10,0
	18.03.2011	<i>G. baicalense</i>	69	3,13
		<i>A. islandica</i>	150	1,03
		<i>A. baicalensis</i>	219	5,16
		Общая	438	9,3
		<i>A. islandica</i>	3	0,021
		<i>F. radians</i>	18	0,026
		жгутиконосоцы	81	0,03
		Общая	102	0,079
	14.03.2012	<i>G. baicalense</i>	1182	53,7
		<i>P. baicalense</i>	3	0,11
		<i>F. radians</i>	12	0,018
		<i>U. danica</i>	3	0,022
		Общая	1200	53,8
	28.03.2012	<i>G. baicalense</i>	2133	96,83
		<i>P. baicalense</i>	3	0,11
		<i>A. islandica</i>	489	3,34
		<i>F. radians</i>	9	0,013
		<i>U. danica</i>	3	0,022
		Общая	2637	100,315
	08.04.2012	<i>F. radians</i>	12	0,018
		<i>U. danica</i>	16,5	0,120
		Общая	28,5	0,138
	27.02.2013	<i>A. baicalensis</i>	304,5	7,175
		<i>M. griffithii</i>	24,0	0,006
		Общая	328,5	7,180
	13.03.2013	<i>G. baicalense</i>	3111,0	141,222
		<i>A. islandica</i>	7,5	0,051
<i>C. minuta</i>		1,5	0,004	
<i>N. graciliformis</i>		115,5	0,029	
<i>M. griffithii</i>		21,0	0,005	
<i>Cryptomonas</i> sp.		33,0	0,080	
Общая		3256,5	141,391	
28.03.2013	<i>G. baicalense</i>	1012,5	45,962	
	<i>N. graciliformis</i>	16,5	0,004	
	<i>M. griffithii</i>	16,5	0,004	
	<i>Cryptomonas</i> sp.	24,0	0,058	
	Общая	1045,5	46,028	
10.04.2013	<i>G. baicalense</i>	6247,5	283,602	
	<i>P. baicalense</i>	7,5	0,375	
	<i>N. graciliformis</i>	252,0	0,064	
	<i>M. arcuatum</i>	12,0	0,002	
	<i>M. contortum</i>	28,5	0,006	
	<i>Cryptomonas</i> sp.	16,5	0,040	

1	2	3	4	5
Пелагическая зона	10.04.2013	жгутиковые	10,5	0,013
		Общая	6574,5	284,101
	28.05.2013*	<i>G. baicalense</i>	1,8	0,080
		<i>G. helveticum</i>	5,7	0,074
		<i>F. radians</i>	392,4	0,575
		<i>U. danica</i>	11,3	0,083
		<i>D. cylindricum</i>	11,0	0,014
		<i>M. griffithii</i>	344,3	0,082
		<i>C. minuta</i>	3,9	0,010
		Общая	770,3	0,918
		25.03.2015	<i>Chlorella</i> sp.	22548
	<i>G. baicalense</i>		144	6,537
	<i>G. baicalense</i> (цисты)		24	0,000
	<i>P. baicalense</i>		66	3,300
	<i>P. euryceps</i>		12	0,093
	<i>F. radians</i>		12	0,018
	<i>M. contortum</i>		12	0,002
	<i>N. graciliformis</i>		6	0,002
	Общая		22824	18,758
	25.03.2015*	<i>Chlorella</i> sp.	36	0,014
		<i>G. baicalense</i>	4,5	0,204
		<i>G. helveticum</i>	1,5	0,020
		<i>Gl. apiculatum</i>	15	0,225
		<i>M. contortum</i>	16,5	0,003
		<i>M. griffithii</i>	25,5	0,006
		<i>F. radians</i>	1,5	0,002
		<i>D. cylindricum</i>	18	0,023
		<i>N. graciliformis</i>	4,5	0,001
		<i>Cryptomonas</i> sp.	7,5	0,018
		<i>C. minuta</i>	1,5	0,004
		жгутиконосцы	9	0,011
		Общая	141	0,532
	29.05.2015*	<i>G. helveticum</i>	0,7	0,009
		<i>Gl. apiculatum</i>	2,1	0,003
		<i>A. islandica</i>	1,8	0,012
		<i>F. radians</i>	107,1	0,157
		<i>C. minuta</i>	12,0	0,031
		<i>M. griffithii</i>	25,5	0,006
		<i>D. cylindricum</i>	50,9	0,066
		<i>Ch. parva</i>	1,8	0,0001
		<i>R. pusilla</i>	8,8	0,004
	Общая	210,7	0,288	

Примечание - * отмечены сообщества подледной воды.

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Общая численность бактерий и численность культивируемых гетеротрофных бактерий в подледных сообществах озера Байкал в 2010–2015 гг.

Место отбора	Дата отбора	ОЧБ, ×10 ⁶ кл./мл	Численность культивируемых органотрофов, КОЕ/мл.			
			РПА:10 4°С	РПА:10 25°С	ДА 4°С	ДА 25°С
Литоральная зона	24.04.2010	71	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	03.03.2011	1	3	20	2	65
	18.03.2011	1,1	1418	1432	1306	2224
	01.04.2011	1,3	16876	20176	5148	10588
	14.03.2012	18,7	34	20	6	43
	28.03.2012	7,1	26	10	0	0
	08.04.2012	20,4	38160	24400	18880	15240
	26.02.2013	н.д.	8	5	1	17
	13.03.2013	н.д.	12	16	97,5	156
	28.03.2013	н.д.	24122	20424	6304	7984
	10.04.2013	н.д.	740	н.д.	617	н.д.
	25.03.2015	2,8	14	н.д.	48	н.д.
	25.03.2015*	0,65	5	н.д.	7	н.д.
Склоновая зона	24.04.2010	9,8	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
	03.03.2011	0,6	2054	2	1245	2
	18.03.2011	0,8	110	342	10	196
	01.04.2011	0,8	33	49	4	124
	14.03.2012	5,7	411	646	20	63
	28.03.2012	10,5	182	411	0	325
	08.04.2012	13	60160	2710	419	1360
	26.02.2013	н.д.	2	9	1	10,5
	13.03.2013	н.д.	16	48	69,5	145
	28.03.2013	н.д.	1320	421	211	198
	10.04.2013	н.д.	325	н.д.	573	н.д.
	25.03.2015	1,7	9	н.д.	7	н.д.
	25.03.2015*	0,89	4	н.д.	1	н.д.
Пелагическая зона	03.03.2011	0,7	1	5	7	14
	18.03.2011	0,9	7506	7576	280	415
	01.04.2011	2,1	14760	13136	1974	12584
	14.03.2012	3,2	92	17	34	4
	28.03.2012	13,6	156	154	1	43
	08.04.2012	10,8	14120	21360	3350	5288
	26.02.2013	н.д.	6	13	4	9
	13.03.2013	н.д.	13	2	4	7
	28.03.2013	н.д.	10768	20184	7026	3683
	10.04.2013	н.д.	196	н.д.	24	н.д.
	25.03.2015	1,2	11	н.д.	3	н.д.
25.03.2015*	0,57	3	н.д.	2	н.д.	

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Культивируемые бактерии из подледных микробных сообществ озера Байкал

	ID	среда	T, °C	Зона	Форма клеток	Размеры	Грам
1	2	3	4	5	6	7	8
1	SI_1	РПА:10	4 °C	литораль	палочки	2×0,2-0,5	-
2	SI_2	РПА:10	4 °C	литораль	палочки	1-2×0,5	-
3	SI_3	ДА	25 °C	литораль	палочки	1×0,5	-
4	SI_4	ДА	25 °C	литораль	палочки	1×0,2	-
5	SI_5	ДА	25 °C	литораль	палочки	2×0,2	-
6	SI_6	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1-2×0,2-0,5	-
7	SI_7	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1-1,5×0,7	-
8	SI_8	ДА	25 °C	литораль	кокки	0,5	-
9	SI_9	ДА	25 °C	литораль	кокки	0,5	-
10	SI_10	ДА	25 °C	литораль	палочки	1-1,5×0,5	-
11	SI_11	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1-2×0,2-0,5	-
12	SI_12	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1-1,5×0,2-0,5	-
13	SI_13	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1-1,5×0,5	-
14	SI_14	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1×0,2	-
15	SI_15	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1,5-2×0,2-0,5	-
16	SI_16	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1,5-2×0,5	-
17	SI_17	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1,5-2×0,2	-
18	SI_18	ДА	25 °C	литораль	кокки	0,5	-
19	SI_19	ДА	25 °C	литораль	кокки	0,5	-
20	SI_20	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1×0,5	-
21	SI_21	РПА:10	25 °C	литораль	дрожжеподобные клетки	4/2	+
22	SI_22	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1-1,5×0,2	-
23	SI_23	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1-1,5×0,2	+
24	SI_24	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1-1,5×0,2	+
25	SI_25	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1-2×0,5	+
26	SI_26	РПА:10	25 °C	литораль	палочки	1-2×0,5	+
27	SI_27	РПА:10	25 °C	литораль	кокки	0,5	+
28	SI_28	РПА:10	4 °C	литораль	палочки	1×0,2-0,5	-
29	SI_29	РПА:10	4 °C	литораль	палочки	2×0,2-0,5	-
30	SI_30	РПА:10	4 °C	литораль	палочки	2,5×0,2	-
31	SI_31	ДА	4 °C	литораль	палочки	1,5-2×0,2-0,5	-
32	SI_32	ДА	4 °C	литораль	палочки	1,5-2×0,2-0,5	-
33	SI_33	ДА	4 °C	литораль	палочки	2-2,5×0,2-0,5	+
34	SI_34	ДА	4 °C	литораль	палочки	1,5-2×0,2-0,5	+
35	SI_35	ДА	4 °C	литораль	палочки	2×0,2	-
36	SI_36	РПА:10	25 °C	литораль	кокки	0,5	-
37	SI_37	ДА	25 °C	литораль	палочки	2-2,5×0,2	-
38	SI_38	РПА:10	4 °C	литораль	овоидные	1,5×0,5	-
39	SI_39	РПА:10	4 °C	литораль	овоидные	1,5-2,5×0,6-0,9	н.д.
40	SI_40	РПА:10	4 °C	литораль	палочки	1-2,5×0,5-0,7	н.д.
41	SI_41	РПА:10	4 °C	литораль	палочки	1,5-2×0,6	н.д.

1	2	3	4	5	6	7	8
42	SI_42	РПА:10	4 °С	литораль	палочки	2×0,5	+
43	SI_43	РПА:10	4 °С	литораль	овоидные	2×0,9	-
44	SI_44	РПА:10	4 °С	литораль	палочки	1-2×0,5	-
45	SI_45	РПА:10	4 °С	литораль	палочки	1,5-2×0,5	н.д.
46	SI_46	РПА:10	4 °С	литораль	палочки	1-1,5×0,3	н.д.
47	SI_47	РПА:10	4 °С	литораль	палочки	1-1,5×0,3	н.д.
48	SI_48	РПА:10	4 °С	литораль	палочки	2×0,3	н.д.
49	SI_49	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	2×0,5	-
50	SI_50	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	1×0,5	-
51	SI_51	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	1-1,7×0,3	-
52	SI_52	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	1-2×0,5	-
53	SI_53	ДА	4 °С	склоновая	палочки	2,5×0,5	-
54	SI_54	ДА	4 °С	склоновая	палочки	2×0,5	-
55	SI_55	ДА	4 °С	склоновая	палочки	1×0,5	-
56	SI_56	ДА	25 °С	склоновая	палочки	1-2×0,2	-
57	SI_57	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	1-2×0,5	-
58	SI_58	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	1-2×0,5	-
59	SI_59	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	2-2,5×0,5	+
60	SI_60	ДА	25 °С	склоновая	палочки	1×0,5	+
61	SI_61	ДА	25 °С	склоновая	кокки	0,5	+
62	SI_62	РПА:10	25 °С	склоновая	кокки	0,5	-
63	SI_63	РПА:10	25 °С	склоновая	кокки	0,5	+
64	SI_64	РПА:10	25 °С	склоновая	кокки	0,2	+
65	SI_65	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	1-1,5×0,5	-
66	SI_66	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	2×0,5	-
67	SI_67	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	2×0,2-0,5	-
68	SI_68	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	1-2×0,2-0,5	-
69	SI_69	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	2×0,2-0,5	-
70	SI_70	ДА	4 °С	склоновая	палочки	1,5-2×0,2-0,5	+
71	SI_71	ДА	25 °С	склоновая	палочки	1-1,5×0,2	-
72	SI_72	ДА	25 °С	склоновая	палочки	1-2×0,2	+
73	SI_73	РПА:10	25 °С	склоновая	кокки	0,5	+
74	SI_74	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	1,5×0,2	-
75	SI_75	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	1-1,5×0,2	+
76	SI_76	РПА:10	25 °С	склоновая	кокки	0,5×1	-
77	SI_77	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	1×0,2	+
78	SI_78	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	1×0,2	+
79	SI_79	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	1×0,2	+
80	SI_80	РПА:10	25 °С	склоновая	кокки	0,5	-
81	SI_81	РПА:10	25 °С	склоновая	кокки	0,7	-
82	SI_82	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	2×0,3	-
83	SI_83	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	1,5×0,3	-
84	SI_84	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	2,5×0,3-0,5	-
85	SI_85	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	1,2-1,9×0,5	-
86	SI_86	РПА:10	4 °С	склоновая	овоидные	0,8-1,2×0,6-0,8	н.д.
87	SI_87	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	1-1,6×0,3-0,5	н.д.
88	SI_88	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	1-1,6×0,3-0,5	н.д.

1	2	3	4	5	6	7	8
89	SI_89	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	1,5-2,7×0,5-0,6	н.д.
90	SI_90	РПА:10	4 °С	склоновая	палочки	1,3-2,3×0,7-1	н.д.
91	SI_91	РПА:10	4 °С	склоновая	вибрионы	1-1,5×0,3	н.д.
92	SI_92	РПА:10	25 °С	склоновая	овоидные	2,5-3×0,7	н.д.
93	SI_93	РПА:10	25 °С	склоновая	палочки	1,5-2×0,3	н.д.
94	SI_94	ДА	25 °С	пелагиаль	кокки	1	н.д.
95	SI_95	ДА	25 °С	пелагиаль	палочки	1-2×0,5	н.д.
96	SI_96	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	2×0,5	-
97	SI_97	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	2×0,5	-
98	SI_98	ДА	25 °С	пелагиаль	палочки	2×0,2-0,5	-
99	SI_99	ДА	25 °С	пелагиаль	палочки	1-1,5×0,2	-
100	SI_100	ДА	25 °С	пелагиаль	палочки	1×0,2	-
101	SI_101	ДА	25 °С	пелагиаль	палочки	1×0,5	-
102	SI_102	ДА	25 °С	пелагиаль	палочки	1,5×0,2-0,5	+
103	SI_103	ДА	25 °С	пелагиаль	палочки	1×0,5	-
104	SI_104	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1,5-2×0,5	-
105	SI_105	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1,5-2×0,5	-
106	SI_106	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1-2,5×0,2-0,5	-
107	SI_107	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1-2,5×0,5	-
108	SI_108	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1-5×0,7	-
109	SI_109	РПА:10	4 °С	пелагиаль	кокки	0,5	-
110	SI_110	ДА	25 °С	пелагиаль	палочки	1×0,5	-
111	SI_111	ДА	25 °С	пелагиаль	кокки	0,5	-
112	SI_112	РПА:10	25 °С	пелагиаль	палочки	1-2×0,5	+
113	SI_113	РПА:10	25 °С	пелагиаль	кокки	0,5	+
114	SI_114	ДА	25 °С	пелагиаль	кокки	0,5	+
115	SI_115	ДА	25 °С	пелагиаль	кокки	0,5	+
116	SI_116	ДА	25 °С	пелагиаль	кокки	0,5	+
117	SI_117	ДА	25 °С	пелагиаль	кокки	0,5	+
118	SI_118	РПА:10	25 °С	пелагиаль	палочки	1-1,5×0,5	-
119	SI_119	РПА:10	25 °С	пелагиаль	палочки	1×0,2	-
120	SI_120	РПА:10	25 °С	пелагиаль	палочки	1-1,5×0,2	-
121	SI_121	РПА:10	25 °С	пелагиаль	палочки	0,7-1×0,2	-
122	SI_122	РПА:10	25 °С	пелагиаль	кокки	0,5	-
123	SI_123	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	0,5-1,5×0,3	-
124	SI_124	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	0,5-1×0,3	+
125	SI_125	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	0,7-1,5×0,3	-
126	SI_126	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	0,7-1,5×0,3-0,5	+
127	SI_127	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	0,7-1×0,3	+
128	SI_128	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	0,7-1×0,4	+
129	SI_129	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1,5-2,5×0,7	-
130	SI_130	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1×0,2	-
131	SI_131	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1,5×0,2-0,5	-
132	SI_132	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1,5×0,2	+
133	SI_133	РПА:10	25 °С	пелагиаль	овоидные	1,5-2×1	+
134	SI_134	РПА:10	25 °С	пелагиаль	палочки	1,5×0,2	+
135	SI_135	РПА:10	25 °С	пелагиаль	палочки	1-1,5×0,2	+

1	2	3	4	5	6	7	8
136	SI_136	РПА:10	25 °С	пелагиаль	палочки	1×0,2	+
137	SI_137	РПА:10	25 °С	пелагиаль	палочки	1,2×0,2	-
138	SI_138	РПА:10	25 °С	пелагиаль	палочки	1-1,5×0,2	-
139	SI_139	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	1,4-2×0,2-0,4	н.д.
140	SI_140	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	1-1,7×0,5-0,65	н.д.
141	SI_141	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	0,9-1,9×0,3-0,5	н.д.
142	SI_142	ДА	4 °С	пелагиаль	вибрионы	1,3-2,3×0,3-0,5	-
143	SI_143	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	1,1-1,6×0,3-0,5	н.д.
144	SI_144	ДА	4 °С	пелагиаль	палочки	1-2,1×0,4-0,7	н.д.
145	SI_145	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1,3-2×0,25-0,5	н.д.
146	SI_146	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1,5-2,6×0,4-0,6	н.д.
147	SI_147	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1-1,6×0,3-0,45	н.д.
148	SI_148	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1,3×0,5	н.д.
149	SI_149	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1-1,5×0,3	н.д.
150	SI_150	РПА:10	4 °С	пелагиаль	палочки	1-5×0,5	н.д.

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Близкородственные гомологи наиболее многочисленных операционных таксономических единиц (ОТЕ) с генетической дистанцией 0,03, идентифицированных в подледных микробных сообществах озера Байкал 2011 г.

Номер ОТЕ	Количество последовательностей	Репрезентативная последовательность (Ac. No)	Филум, класс, род (база данных с валидированной таксономией бактерий)	Идентичность с ближайшим гомологом, %	Источник выделения бактерии
4	2795	<i>Luteolibacter luojiensis</i> (NR_109500)	<i>Verrucomicrobia</i> ; <i>Verrucomicrobiae</i> ; <i>Luteolibacter</i> (SILVA, RDP)	100	Почва Арктической тундры (Jiang et al., 2012)
18	1292	<i>Synechococcus</i> sp. MV1218D (KU867941)	<i>Cyanobacteria</i> (SILVA, RDP)	100	Поверхностная вода
20	491	Actinobacterium SCGC AAA278-P23 (HQ663610)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Acidimicrobiia</i> , CL500-29 marine group (SILVA) <i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> (RDP)	98	Эпилимнион пресноводного озера (Martinez-Garcia et al., 2012)
24	301	Uncultured <i>Actinobacterium</i> clone 3F1 (KC442482)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Ilumatobacter</i> (SILVA, RDP)	100	Почва озера Веллман (Антарктика) (Aislabie et al., 2013)
30	350	Uncultured bacterium clone B188-193 (GU292268)	<i>Proteobacteria</i> , <i>Gammaproteobacteria</i> (SILVA, RDP)	100	Морские осадки у побережья Свальбарда (Арктика) (Park et al., 2011)
1177	482	Uncultured <i>Sinobacteraceae</i> bacterium clone 405 (KX366309)	<i>Proteobacteria</i> , <i>Gammaproteobacteria</i> (SILVA, RDP)	100	Озеро Тайху (Huang et al., 2016)

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Близкородственные гомологи наиболее многочисленных операционных таксономических единиц (ОТЕ) с генетической дистанцией 0,03, идентифицированных в подледных микробных сообществах озера Байкал 2013 г.

Номер ОТЕ	Количество последовательностей	Репрезентативная последовательность (Ac. No)	Филум, класс, род (база данных с валидированной таксономией бактерий)	Идентичность с ближайшим гомологом, %	Источник выделения бактерии
1	2	3	4	5	6
1	13014	Uncultured bacterium clone PL2-204 (EU527097)	<i>Cyanobacteria</i> ; <i>Cyanobacteria_unclassified</i> (SILVA); <i>Cyanobacteria</i> / Chloroplast; unclassified Chloroplast (RDP)	96	Снег с поверхности ледника (Liu et al., 2009)
2	7000	Uncultured bacterium clone ELA_111314_OTU_140 (KY515725)	<i>Verrucomicrobia</i> ; <i>Verrucomicrobia_Incertae_Sedis</i> ; <i>Candidatus_Methylacidiphilum</i> (SILVA) <i>Verrucomicrobia</i> ; unclassified <i>Verrucomicrobia</i> (RDP)	100	Вода Северных озер (Канада) (Schiff et al., 2017)
3	3618	Uncultured bacterium clone 7.123 from Upwelling lake (AM991431)	<i>Bacteroidetes</i> , <i>Flavobacteriia</i> , <i>Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	99	Арктическое озеро
4	3020	<i>Massilia</i> sp. B2172_1 (KF295189)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Betaproteobacteria</i> ; <i>Massilia</i> (SILVA; RDP)	100	Ледовый керн (Тибет)
5	2144	Uncultured <i>Rhodofera</i> sp. Isolate: DGGE band: S07-3W-2 (AB594334)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Betaproteobacteria</i> ; <i>Rhodofera</i> (SILVA, RDP)	99	Вода из озера Бива (Япония) (Tsuchiya et al., 2011)
6	2093	<i>Pseudomonas baetica</i> strain ICE339 (KX588590)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Gammaproteobacteria</i> ; <i>Pseudomonas</i> (SILVA, RDP)	100	Кубики льда
7	1795	Uncultured bacterium clone EE2-2_E03 (LM652048)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Acidimicrobiia</i> , CL500-29 marine group (SILVA) <i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> (RDP)	100	Подледная вода Балтийского моря (Eronen-Rasimus et al., 2015)

1	2	3	4	5	6
8	1650	<i>Actinobacterium</i> SCGC AAA044-P02 (HQ663522)	<i>Actinobacteria; Acidimicrobiia</i> , CL500-29 marine group (SILVA) <i>Actinobacteria; Actinobacteria</i> (RDP)	100	Эпилимнион пресноводного озера (Martinez-Garcia et al., 2012)
9	1418	<i>Flavobacterium</i> sp. W2 (KF499997)	<i>Bacteroidetes, Flavobacteriia, Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Пресная вода
10	1267	<i>Flavobacterium fluvii</i> strain H7 (NR_116173)	<i>Bacteroidetes, Flavobacteriia, Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Речные осадки (Lee et al., 2010)
11	1211	<i>Deinococcus aquaticus</i> strain BW68UT1570 (JF276903)	<i>Deinococcus-Thermus; Deinococci; Deinococcus</i> (SILVA, RDP)	100	Озеро Байкал
12	1145	Uncultured bacterium clone I38 (HQ625559)	<i>Actinobacteria; Acidimicrobiia</i> , CL500-29 marine group (SILVA) <i>Actinobacteria; Actinobacteria</i> (RDP)	100	Грунтовые воды из озера в зоне вечной мерзлоты (Швеция)
13	1062	Uncultured bacterium clone SBfYyy51 (HE574391)	<i>Bacteroidetes, Flavobacteriia, Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Цюрихское озеро во время весеннего цветения фитопланктона (Швейцария) (Eckert et al., 2012)
14	963	Uncultured <i>Verrucomicrobia</i> bacterium clone Ba09-12 (FJ843893)	<i>Verrucomicrobia; Spartobacteria</i> (SILVA, RDP)	99	Высокогорное озеро Келик (Тибет) (Wang et al., 2011)
15	881	Uncultured bacterium clone ELA_111314_OTU_328 (KY515910)	<i>Verrucomicrobia; Verrucomicrobia_Incertae_Sedis; Candidatus_Methylacidiphilum</i> (SILVA) <i>Verrucomicrobia; unclassified Verrucomicrobia</i> (RDP)	100	Вода из озера Онтарио (Канада) (Schiff et al., 2017)
16	834	<i>Flavobacterium succinicans</i> strain OX0314 (MG575970)	<i>Bacteroidetes, Flavobacteriia, Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Исландия
17	787	Uncultured actinobacterium clone STH11-11 (DQ316375)	<i>Actinobacteria; Actinobacteria; hgcI_clade</i> (SILVA); unclassified <i>Micrococcineae</i> (RDP)	100	Озеро Стехлин (Германия) (Allgaier, Grossart, 2006)

1	2	3	4	5	6
18	700	<i>Flavobacterium psychrolimnae</i> strain LMG 22020 (AJ585427)	<i>Bacteroidetes, Flavobacteriia, Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Микробный мат из озера Фрикселл (Антарктика) (Van Trappen et al., 2005)
19	681	Uncultured bacterium clone ELA_111314_OTU_125 (KY515710)	<i>Actinobacteria; Actinobacteria</i> (SILVA; RDP)	100	Вода Северных озер (Канада) (Schiff et al., 2017)
20	522	<i>Acinetobacter johnsonii</i> strain B421 (MG952627)	<i>Proteobacteria; Gammaproteobacteria; Acinetobacter</i> (SILVA, RDP)	100	Поверхностная вода (Венгрия)
21	491	Antarctic bacterium R-7515 (AJ440977)	<i>Bacteroidetes, Flavobacteriia, Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Микробный мат озера Фриксел (Антарктика) (Van Trappen et al., 2002)
22	450	Uncultured <i>Fluviicola</i> sp. clone XZXXH18 (EU703457)	<i>Bacteroidetes; Flavobacteriia; Fluviicola</i> (SILVA);	100	Пресноводное озеро на высоте 4219 м.н.у.м. (Xing et al., 2009)
23	436	<i>Limnohabitans</i> sp. MMS-10A-181 (LT717416)	<i>Proteobacteria; Betaproteobacteria; Limnohabitans</i> (SILVA, RDP)	100	Пресное озеро (Shabarova et al., 2017)
24	397	Uncultured bacterium clone LE201D02 (FJ694341)	<i>Bacteroidetes, Flavobacteriia, Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Пресная вода, устье реки Лена (Crump et al., 2009)
25	353	<i>Actinobacterium</i> SCGC AAA044-G14 (HQ663477)	<i>Actinobacteria; Acidimicrobiia; CL500-29_marine_group</i> (SILVA); <i>Actinobacteria; Actinobacteria; Ilumatobacter</i> (RDP)	100	Эпилимнион пресноводного озера (Martinez-Garcia et al., 2012)
26	353	Uncultured bacterium clone THPA.0912.26 (HQ905149)	<i>Saccharibacteria; Saccharibacteria_unclassified</i> (SILVA, RDP)	99	Сообщества бактерий, прикрепленных к частицам, озеро Тайху (Китай)

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Близкородственные гомологи наиболее многочисленных операционных таксономических единиц (ОТЕ) с генетической дистанцией 0,03, идентифицированных в подледных микробных сообществах озера Байкал 2015 г.

Номер ОТЕ	Количество последовательностей	Репрезентативная последовательность (Ac. No)	Филум, класс, род (база данных с валидированной таксономией бактерий)	Идентичность с ближайшим гомологом, %	Источник выделения бактерии
1	2	3	4	5	6
1	1251	Uncultured bacterium clone ELA_111314_OTU_140 (KY515725)	<i>Verrucomicrobia</i> ; <i>Verrucomicrobia_Incertae_Sedis</i> ; <i>Candidatus_Methylacidiphilum</i> (SILVA) <i>Verrucomicrobia</i> ; unclassified <i>Verrucomicrobia</i> (RDP)	99	Вода Северных озер (Канада) (Schiff et al., 2017)
6	1104	<i>Deinococcus aquaticus</i> strain BW68UT1570 (JF276903)	<i>Deinococcus-Thermus</i> ; <i>Deinococci</i> ; <i>Deinococcus</i> (SILVA, RDP)	99	Озеро Байкал
3	904	<i>Massilia aerilata</i> strain S45 (KU991559)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Betaproteobacteria</i> ; <i>Massilia</i> (SILVA; RDP)	100	Поверхностная вода (Сингапур)
7	744	<i>Albidiferax</i> sp. strain Ap16E (KX990236)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Betaproteobacteria</i> ; <i>Albidiferax</i> (SILVA), <i>Rhodiferax</i> (RDP)	100	Почва (Антарктика)
		Antarctic bacterium CA1 (EU636023)		100	Ледник Коллинз (Антарктика) (García-Echauri et al., 2011)
10	677	<i>Flavobacterium</i> sp. strain IMCC25901 (KX505863)	<i>Bacteroidetes</i> , <i>Flavobacteriia</i> , <i>Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	99	Пресная вода
9	675	<i>Flavobacterium</i> sp. W2 (KF499997)	<i>Bacteroidetes</i> , <i>Flavobacteriia</i> , <i>Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Пресная вода
12	626	<i>Flavobacterium glaciei</i> (KY825219)	<i>Bacteroidetes</i> , <i>Flavobacteriia</i> , <i>Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Замершая почва (Китай) (Gou et al., 2017)

1	2	3	4	5	6
18	414	Uncultured bacterium partial clone JP13-001_F09 (LN736094)	<i>Cyanobacteria</i> ; <i>Cyanobacteria_unclassified</i> (SILVA); unclassified Chloroplast (RDP)	98	Ледовые сообщества Балтийского моря (Piiparinen et al., 2011)
11	376	<i>Massilia yuzhufengensis</i> strain Y1243-1 (NR_109596)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Betaproteobacteria</i> ; <i>Massilia</i> (SILVA; RDP)	100	Ледовый керн (Shen et al., 2013)
14	358	<i>Novosphingobium aromaticivorans</i> strain ZHF2 (KP717095)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Alphaproteobacteria</i> ; <i>Novosphingobium</i> (SILVA; RDP)	100	Олиготрофный водоем
17	358	<i>Brevundimonas subvibrioides</i> strain LCR6ae.1 (KY302112)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Alphaproteobacteria</i> ; <i>Brevundimonas</i> (SILVA; RDP)	100	Криоконитные отверстия (Антарктика)
13	345	<i>Massilia</i> sp. 3015 (JX566582)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Betaproteobacteria</i> ; <i>Massilia</i> (SILVA; RDP)	100	Почва (Китай) (Huang et al., 2014)
2	317	Uncultured Acidimicrobiales bacterium clone 1082 (KX366986)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Acidimicrobiia</i> ; CL500-29_marine_group (SILVA)	100	Озеро Тайху (Китай) (Huang et al., 2016)
4	311	Candidatus <i>Planktophila limnetica</i> strain MWH-EgelM2-3.acI (FJ428831)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> (SILVA; RDP)	98	Пресноводное озеро (Австрия) (Jezbera et al., 2009)
19	300	<i>Flavobacterium limnosediminis</i> strain JC2902 (NR_118430)	<i>Bacteroidetes</i> , <i>Flavobacteriia</i> , <i>Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	98	Осадки пресноводного озера (Lee et al., 2013)

ПРИЛОЖЕНИЕ Ж

Близкородственные гомологи наиболее многочисленных операционных таксономических единиц (ОТЕ) с генетической дистанцией 0,03, идентифицированных в сообществах подледной воды озера Байкал 2015 г.

Номер ОТЕ	Количество последовательностей	Репрезентативная последовательность (Ac. No)	Филум, класс, род (база данных с валидированной таксономией бактерий)	Идентичность с ближайшим гомологом, %	Источник выделения бактерии
1	2	3	4	5	6
1	2718	Uncultured Verrucomicrobiales bacterium clone LW9m-1-44 (EU641434)	<i>Verrucomicrobia</i> ; <i>Verrucomicrobia_Incertae_Sedis</i> ; <i>Candidatus_Methylacidiphilum</i> (SILVA) <i>Verrucomicrobia</i> ; unclassified <i>Verrucomicrobia</i> (RDP)	99	Прибрежные бактериопланктонные сообщества озера Мичиган (Mueller-Spitz et al., 2009)
2	1446	Uncultured Acidimicrobiales bacterium clone 1082 (KX366986)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Acidimicrobiia</i> ; CL500-29_marine_group (SILVA)	100	Озеро Тайху (Китай) (Huang et al., 2016)
4	1376	<i>Actinobacterium</i> SCGC AAA044-P02 (HQ663522)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> (SILVA; RDP)	100	Эпилимнион пресноводного озера (Martinez-Garcia et al., 2012)
3	791	<i>Massilia aerilata</i> strain S45 (KU991559)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Betaproteobacteria</i> ; <i>Massilia</i> (SILVA; RDP)	100	Поверхностная вода (Сингапур)
8	626	Uncultured bacterium clone ELA_111314_OTU_12 (KY515598)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> (SILVA; RDP)	100	Вода Северных озер (Канада) (Schiff et al., 2017)
15	458	Uncultured <i>Micrococcineae</i> bacterium clone XZTSH87 (EU703381)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> ; hgcI_clade (SILVA); unclassified <i>Micrococcineae</i> (RDP)	100	Пресноводное озеро на высоте 4298 м.н.у.м. (Xing et al., 2009)
11	370	Uncultured bacterium clone VE07-78-BAC (GQ340239)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Betaproteobacteria</i> ; <i>Massilia</i> (SILVA; RDP)	100	Питьевая вода (Греция) (Lymperopoulou et al., 2012)

1	2	3	4	5	6
13	352	<i>Massilia</i> sp. 3015 (JX566582)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Betaproteobacteria</i> ; <i>Massilia</i> (SILVA; RDP)	100	Почва (Китай) (Huang et al., 2014)
16	346	<i>Verrucomicrobia</i> bacterium SCGC AAA024-F06 (HQ663066)	<i>Verrucomicrobia</i> ; <i>Verrucomicrobia_Incertae_Sedis</i> ; <i>Candidatus_Methylacidiphilum</i> (SILVA); <i>Verrucomicrobia</i> ; unclassified <i>Verrucomicrobia</i> (RDP)	99	Эпилимнион пресноводного озера (Martinez-Garcia et al., 2012)
14	317	<i>Novosphingobium aromaticivorans</i> strain ZHF2 (KP717095)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Alphaproteobacteria</i> ; <i>Novosphingobium</i> (SILVA; RDP)	100	Олиготрофный водоем

ПРИЛОЖЕНИЕ И

Близкородственные гомологи наиболее многочисленных операционных таксономических единиц (ОТЕ) с генетической дистанцией 0,03, идентифицированных в сообществах фотического слоя озера Байкал в весенний период в 2013 и 2015 гг.

Номер ОТЕ	Количество последовательностей	Репрезентативная последовательность (Ac. No)	Филум, класс, род (база данных с валидированной таксономией бактерий)	Идентичность с ближайшим гомологом, %	Источник выделения бактерии
1	2	3	4	5	6
1	8624	Uncultured <i>Acidimicrobinae</i> bacterium clone YL005 (HM856380)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Acidimicrobiia</i> ; CL500-29_marine_group (SILVA); <i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> ; (RDP)	100	Озеро Йеллоустон (США) (Clingenpeel et al., 2011)
2	7412	Uncultured bacterium clone Espejo_1_17_12_Water.16748 2 (KM182658)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> hgcI_clade (SILVA) <i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> (RDP)	100	Вода из озера Эспехо (Аргентина) (Elser et al., 2015)
3	6383	Uncultured bacterium clone ELA_111314_OTU_140 (KY515725)	<i>Verrucomicrobia</i> ; <i>Verrucomicrobia</i> <i>Incertae Sedis</i> ; <i>Candidatus</i> <i>Methylacidiphilum</i> (SILVA) <i>Verrucomicrobia</i> ; unclassified <i>Verrucomicrobia</i> (RDP)	99	Вода Северных озер (Канада) (Schiff et al., 2017)
6	4263	Uncultured bacterium clone ELA_111314_OTU_12 (KY515598)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Acidimicrobiia</i> ; CL500-29_marine_group (SILVA); <i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> ; (RDP)	100	Вода Северных озер (Канада) (Schiff et al., 2017)
4	3829	Uncultured <i>Verrucomicrobia</i> bacterium clone TR1F11 (FJ916721)	<i>Verrucomicrobia</i> ; <i>Spartobacteria</i> FukuN18_freshwater_group (SILVA) <i>Verrucomicrobia</i> ; <i>Spartobacteria</i> (RDP)	100	Эпилимнион озера Траут (США) (Jones et al., 2009)
5	3678	<i>Candidatus</i> <i>Nanopelagicus abundans</i> isolate MMS-ИВ-91 (CP016779)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> hgcI_clade (SILVA) <i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> (RDP)	100	Озеро Цюрих, глубина 5 м (Швейцария) (Neuenschwander et al., 2017)

1	2	3	4	5	6
7	1679	<i>Actinobacterium</i> SCGC AAA044-G14 (HQ663477)	<i>Actinobacteria; Acidimicrobiia; CL500-29_marine_group</i> (SILVA); <i>Actinobacteria; Actinobacteria; Ilumatobacter</i> (RDP)	100	Эпилимнион пресноводного озера (Martinez-Garcia et al., 2012)
8	1407	<i>Limnohabitans</i> sp. MMS-10A-181 (LT717416)	<i>Proteobacteria; Betaproteobacteria; Limnohabitans</i> (SILVA, RDP)	100	Пресное озеро (Shabarova et al., 2017)
9	1318	<i>Actinobacterium</i> SCGC AAA044-F19 (HQ663471)	<i>Actinobacteria; Actinobacteria</i> (SILVA; RDP)	100	Эпилимнион пресноводного озера (Martinez-Garcia et al., 2012)
11	1084	Uncultured bacterium clone Espejo_9_20_11_Water.190156 (KM167083)	<i>Actinobacteria; Actinobacteria hgcI_clade</i> (SILVA) <i>Actinobacteria; Actinobacteria</i> (RDP)	100	Вода из озера Эспехо (Аргентина) (Elser et al., 2015)
14	1046	Uncultured bacterium clone PodoII_H1 (HE858013)	<i>Bacteroidetes, Flavobacteriia, Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Высотные Пиренейские озера (Испания)
10	1020	Uncultured bacterium clone ELA_111314_OTU_68 (KY515653)	<i>Actinobacteria; Actinobacteria; hgcI_clade</i> (SILVA); unclassified <i>Micrococcineae</i> (RDP)	100	Вода Северных озер (Канада) (Schiff et al., 2017)
13	1008	Uncultured bacterium clone EE5-002_H10 (LM652224)	<i>Actinobacteria; Acidimicrobiia; CL500-29_marine_group</i> (SILVA); <i>Actinobacteria; Actinobacteria; Ilumatobacter</i> (RDP)	100	Морская вода в зимнее время (Балтийское море) (Eronen-Rasimus et al., 2015)
12	896	<i>Actinobacteria</i> bacterium IMCC26103 (CP015604)	<i>Actinobacteria; Actinobacteria hgcI_clade</i> (SILVA) <i>Actinobacteria; Actinobacteria</i> (RDP)	100	Пресноводное озеро Соянг (Южная Корея) (Kang et al., 2017)
15	858	Uncultured <i>Sediminibacterium</i> sp. (KX010401)	<i>Bacteroidetes, Sphingobacteriia, Sediminibacterium</i> (SILVA, RDP)	99	Речная вода
18	716	Uncultured <i>Verrucomicrobiales</i> bacterium clone LW1m-4-15 (EU640276)	<i>Verrucomicrobia; OPB35_soil_group</i> (SILVA) Subdivision3 (RDP)	100	Прибрежные бактериопланктонные сообщества озера Мичиган (Mueller-Spitz et al., 2009)

1	2	3	4	5	6
16	683	<i>Flavobacterium fluvii</i> strain H7 (NR_116173)	<i>Bacteroidetes</i> , <i>Flavobacteriia</i> , <i>Flavobacterium</i> (SILVA, RDP)	100	Речные осадки (Lee et al., 2010)
17	668	<i>Candidatus Planktophilia</i> <i>versatilis</i> isolate MMS-IIB-142 (CP016781)	<i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> hgcI_clade (SILVA) <i>Actinobacteria</i> ; <i>Actinobacteria</i> (RDP)	100	Озеро Цюрих, глубина 5 м (Швейцария) (Neuenschwander et al., 2017)
20	645	<i>Verrucomicrobia</i> bacterium SCGC AAA024-F06 (HQ663066)	<i>Verrucomicrobia</i> ; <i>Verrucomicrobia_Incertae_Sedis</i> ; <i>Candidatus_Methylacidiphilum</i> (SILVA); <i>Verrucomicrobia</i> ; unclassified <i>Verrucomicrobia</i> (RDP)	100	Эпилимнион пресноводного озера (Martinez-Garcia et al., 2012)
21	599	<i>Rhodoferrax</i> sp. 7M1 (AB206450)	<i>Proteobacteria</i> ; <i>Betaproteobacteria</i> ; <i>Rhodoferrax</i> (SILVA)	99	Вода из озера Кибэгата (Maki et al., 2006)
19	591	<i>Cyanobacterium</i> SCGC AAA024-C14 (HQ663047)	<i>Cyanobacteria</i> ; <i>Cyanobacteria</i> ; <i>Synechococcus</i> (SILVA) GpIIa (RDP)	100	Эпилимнион пресноводного озера (Martinez-Garcia et al., 2012)
22	475	Uncultured bacterium clone ELA_111314_OTU_137 (KY515722)	<i>Chloroflexi</i> ; SL56_marine_group (SILVA)	100	Вода Северных озер (Канада) (Schiff et al., 2017)
23	400	Uncultured bacterium clone THPA.0912.26 (HQ905149)	<i>Saccharibacteria</i> ; <i>Saccharibacteria_unclassified</i> (SILVA, RDP)	99	Сообщества бактерий, прикрепленных к частицам, озеро Тайху (Китай)