

Abundant and Rare Microbial Subcommunities in Soda Lake Nukhe-Nur (Barguzin Depression, Russia)

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Lavrentyeva E.V.^{1,2,*}, Banzaraktsaeva T.G.¹, Dambaev V.B.¹, Buyantueva L.B.², Ivanov V.L.¹, Nikitina E.P.³, Tkachev P.A.¹, Dorzhiev Ts.Z.²

¹Institute of General and Experimental Biology SB RAS, 6, Sakhyanovoi Str., Ulan-Ude, Russia

²Buryat State University, 20a Smolina Str., Ulan-Ude, Russia

³Baikal Institute of Nature Management 6, Sakhyanovoi Str., Ulan-Ude, Russia

ABSTRACT. In this study, we first investigated the composition of microbial communities of abundant, intermediate and rare subcommunities in soda Lake Nukhe-Nur (the Barguzin Basin) using Illumina MiSeq high-throughput sequencing. The results showed that abundant subcommunities mainly consisted of *Pseudomonadota*, *Cyanobacteriota*, *Bacteroidota* и *Bacillota*. In contrast, the rare subcommunities in the microbial mats were mainly composed of *Pseudomonadota*, *Cyanobacteriota*, *Bacillota*, *Deinococcota*, *Gemmatimonadota*, *Bacteroidota*, *Actinobacteriota*, *Kiritimatiellaeota*. In the rare subcommunity of the bottom sediments, *Euryarchaeota*, *Actinobacteriota*, *Pseudomonadota*, *Bacillota*, *Bacteroidota*, *Chloroflexota*, *Gemmatimonadota*, *Verrucomicrobiota*, *Epsilonbacteraeota*, and *Deinococcota* were found. However, the dominant phyla of the abundant subcommunity were also found in the intermediate and rare subcommunities. The predictive analysis of the microbial ecological function has revealed a broad potential diversity of metabolic pathways in the abundant, intermediate, and rare subcommunities of microbial mats and bottom sediments in Lake Nukhe-Nur. In soda lakes, rare subcommunities may play a greater role in the decomposition of organic matter than do abundant subcommunities. Overall, this study provides a better understanding of the microbial community structure and potential ecological functions of abundant and rare subcommunities in soda lakes ecosystems. The identified rare taxa open new opportunities for ecological, taxonomic, and genomic discoveries in Barguzin soda lakes.

Keywords: abundant, intermediate and rare subcommunities, soda lake

For citation: Lavrentyeva E.V., Banzaraktsaeva T.G., Dambaev V.B., Buyantueva L.B., Ivanov V.L., Nikitina E.P., Tkachev P.A., Dorzhiev Ts.Z. Abundant and Rare Microbial Subcommunities in Soda Lake Nukhe-Nur (Barguzin Depression, Russia) // Limnology and Freshwater Biology. 2024. - № 4. - P. 971-985. DOI: 10.31951/2658-3518-2024-A-4-971

1. Introduction

Microbial communities play a key role in the structure and functioning of natural aquatic ecosystems (Simon et al., 2002; Sang et al., 2018; Chen et al., 2019; Zhang et al., 2023). High taxonomic and functional diversity of microbial communities is particularly characteristic of soda lakes (Sorokin et al., 2014). Typically, microbial communities consist of a few abundant dominant taxa and numerous rare taxa. In terms of their contribution to the total microbial community, taxa can be categorized into abundant and rare (relative abundance > 1% and < 0.1%, respectively), with the former making a significant contribution to biomass (but low biodiversity) and the latter making a minor contribution to biomass (but high biodiversity) (Zhang et al.,

2018). Although rare taxa are characterized by very low relative abundance, they play an important ecological role in microbial communities by maintaining microbial diversity (Jia et al., 2022). Additionally, the rare taxa could respond differentially at different environmental changes. Consequently, the presence of rare subcommunities can enhance the resilience of microbial communities to fluctuations in various environmental parameters (Jones and Lennon, 2010). Recent studies employing high-throughput sequencing of the 16S rRNA gene have demonstrated that rare taxa should be regarded as an indispensable component of microbial communities due to their high genetic diversity and a considerable number of metabolically active lineages (Jones and Lennon, 2010; Leininger et al., 2006; Sjöstedt et al., 2011; Sauret et al., 2014; Jiao et al.,

*Corresponding author.

E-mail address: lana_l@mail.ru (E.V. Lavrentyeva)

Received: June 02, 2024; **Accepted:** June 14, 2024;

Available online: August 30, 2024

© Author(s) 2024. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



2017). In the Barguzin depression, several soda lakes have relatively high sodium carbonate content. Recent studies of the taxonomic composition of microbial communities in these saline lakes, using high-throughput 16S rRNA gene sequencing, have focused primarily on abundant taxa (>1%) (Lavrentyeva et al., 2020; Lavrentyeva et al., 2023). In this context, our study is the first comprehensive investigation of the taxonomic diversity and potential ecological functions of abundant, intermediate, and rare subcommunities in Lake Nukhe-Nur (the Barguzin depression).

2. Materials and methods

Lake Nukhe-Nur (53°38'781" N, 109°56'807" E, elevation 479 m above sea level), with an area of about 2-2.5 km², is located in the steppe part of the valley, on the right bank of the Barguzin River. The lake consists of two reservoirs and has the shape of an asymmetrical figure eight, extending from north to south. Bottom sediments are represented by finely dispersed silt that uniformly covers the lake bottom. Sampling was carried out in the northern reservoir of Lake Nukhe-Nur.

Bottom water pH and temperature were measured during the summer season using a portable pH meter pH-200 (HM Digital, South Korea) with a sensor thermometer. Mineralization was determined using a TDS-4 test conductometer (Singapore). For hydrochemical analysis, water was sampled in a sterile plastic bottle. The analysis of macrocomponent composition of water was carried out by hydrochemical methods at the Research Equipment Sharing Center, Geological Institute SB RAS (Russia, Ulan-Ude).

Lake Nukhe-Nur (the northern reservoir) is a carbonate-sodium type lake. The main cations in the water were Na⁺ (105.90-106.62 mg/L) and Ca²⁺ (84.24-85.80 mg/L), while the dominant anions were HCO₃⁻ (472.34-476.17 mg/L) and CO₃²⁻ (75.97-76.43 mg/L). The mean water temperature in mid-July was 16.7 °C, while the pH of the water was alkaline, ranging from 8.54 to 8.62.

For molecular genetic analysis, bottom sediment samples were collected in sterile 15 ml Falcon plastic tubes and fixed with ethanol to a final concentration of 50% (v/v). Samples were shipped to the laboratory within 24 hours and stored at +4 °C until DNA extraction.

DNA was extracted from the bottom sediments using DNeasy PowerSoil Kit (Qiagen, USA) according to the manufacturer's protocol. Qualitative and quantitative evaluation of the obtained DNA preparations was performed using a Nanodrop 1000 spectrophotometer (Thermo Fisher Scientific, USA). The V3-V4 region of the 16S rRNA gene was amplified using primers 343F (5'-CTCCTACGGRRSGCAGCAG-3') and 806R (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3'). Amplification was conducted under conditions previously described (Brouchkov et al., 2017). Sequencing was performed at "Biospark" Center (Moscow) on a MiSeq system (Illumina, USA) using a reagent kit that provided a read length of 300 nucleotides from each end of the amplicon. Demultiplexing was conducted using the

appropriate scripts included in QIIME software version 1.9.0 (Caporaso et al., 2010). Subsequent processing and analysis of the sequences was also performed in QIIME version 1.9.0. Data were filtered with a minimum nucleotide read quality score of 30 and a minimum read length of 350 bp. Chimera checking was performed using the identify_chimeric_seqs.py script with the USEARCH algorithm version 6.1544 (Edgar, 2010) and the Silva 123 16S-rRNA reference database (Quast et al., 2013).

The OTU table was generated using the pick_open_reference_otus.py script. Sequences were clustered into OTUs with a cutoff value of 97% (Schloss and Handelsman, 2006) using the USEARCH algorithm version 6.1544 (Edgar, 2010) and the Silva 123 16S-rRNA reference database (Quast et al., 2013). The NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) and EzBioCloud (<https://www.ezbiocloud.net/>) servers were utilized to identify the closest homologs. To process the data annotated in the SILVA database, the program Tax4Fun was used. The resulting table contained the KO (KEGG ORTHOLOGY) relative abundance values. The KO profiles were used for functional diversity profiling based on the KEGG pathways, modules, or EC categories.

Sampling was performed in different biotopes: microbial mats (m) and bottom sediments (s). The rare and abundant OTUs were arbitrarily defined as follows: 'A - abundant': >1% and 'R - rare': <0.1% (Pedrós-Alió, 2006). Taxa abundant between 0.1 and 1% were defined as 'I - intermediate' subcommunity. Because the cutoff values used to identify rare taxa may affect the main results of this study, we also tested the 1% cutoff (in addition to 0.1%) to ascertain that the observed significance of the results is not an artifact (Wenkai et al., 2017).

3. Results

3.1. Microbial diversity and its composition (abundant, intermediate and rare subcommunities)

A total of 80,031 sequences were obtained from six sediment and microbial mat samples. Rarefaction analysis indicated that the number of sequence reads was sufficient to cover most taxa in each sampling. The observed OTUs, as well as Shannon and Simpson indices in the three subcommunities of the studied lake, are presented in Table.

A total of 18,223 OTUs were obtained from the microbial communities of microbial mats and bottom sediments. Among these, 62, 769, and 17,392 OTUs were identified as abundant, intermediate, and rare, respectively. The Venn diagram (Fig. 1) illustrates the distribution of abundant, intermediate, and rare OTUs. Notably, 27 OTUs were found to be common across the abundant, intermediate, and rare subcommunities in microbial mats. In contrast, only 9 OTUs were common among the abundant, intermediate, and rare subcommunities in bottom sediments. It is characteristic that no OTUs were common between the abundant and

Table. Alpha diversity indices at the 97% OTU level of 16S rRNA gene libraries of the studied soda lake samples

Biotope	Subcommunity	Number of reads	Number of OTUs	Simpson index	Shannon index	Community contribution, %
NN_1m	A	5559	11	0.73	1.8	40
NN_1m	I	4020	120	0.99	4.6	30
NN_1m	R	4035	2038	1.00	7.5	30
NN_2m	A	6132	16	0.88	2.5	50
NN_2m	I	2906	98	0.98	4.4	24
NN_2m	R	3181	1634	1.00	7.3	26
NN_3m	A	6137	16	0.89	2.5	45
NN_3m	I	3338	98	0.98	4.4	24
NN_3m	R	4282	2126	1.00	7.5	31
NN_1s	A	2217	8	0.86	2.0	15
NN_1s	I	5821	157	0.99	4.9	39
NN_1s	R	6848	3514	1.00	8.0	46
NN_2s	A	647	3	0.63	1.1	5
NN_2s	I	5328	163	0.99	4.9	40
NN_2s	R	7379	4347	1.00	8.3	55
NN_3s	A	1564	8	0.84	2.0	13
NN_3s	I	4317	133	0.99	4.7	35
NN_3s	R	6320	3733	1.00	8.2	52

intermediate subcommunities in both microbial mats and bottom sediments.

In microbial mats, 85 OTUs were common to the intermediate and rare subcommunities and 2 OTUs were common to the abundant and rare subcommunities. In the microbial communities of bottom sediments, 173 OTUs were common to the intermediate and rare subcommunities and 3 OTUs were common to the abundant and rare subcommunities. The identified abundant, intermediate, and rare OTUs covered 5-50%, 24-40%, and 26-55% of the total sequences obtained, respectively.

Furthermore, 493 and 815 OTUs were identified as unique in the rare microbial mat and bottom sediment subcommunities, respectively.

In the abundant subcommunity (>1%) of microbial mats, the major phyla were *Pseudomonadota*, *Cyanobacteriota*, *Bacteroidota*, *Bacillota*, *Thermodesulfobacteriota*, *Actinobacteriota*, *Epsilonbacteraeota*, *Deinococcota*, and *Planctomycetota*. At the family level, the most prevalent OTUs (>1%) were assigned to *Rhodocyclaceae*, *Trueperaceae*, *Ectothiorhodospiraceae*, *Trueperaceae*, *Rhodobacteraceae*, *Sulfurospirillaceae*, *Peptostreptococcaceae*, *Nitrincolaceae*, *Cyanobiaceae*, and *Ectothiorhodospiraceae*.

The abundant subcommunity (>1%) of bottom sediments was dominated by the phyla *Pseudomonadota*, *Chloroflexota*, *Bacteroidota*, *Cyanobacteriota*, and *Bacillota*. At the family level, the most prevalent OTUs were assigned to ML635J-40 aquatic

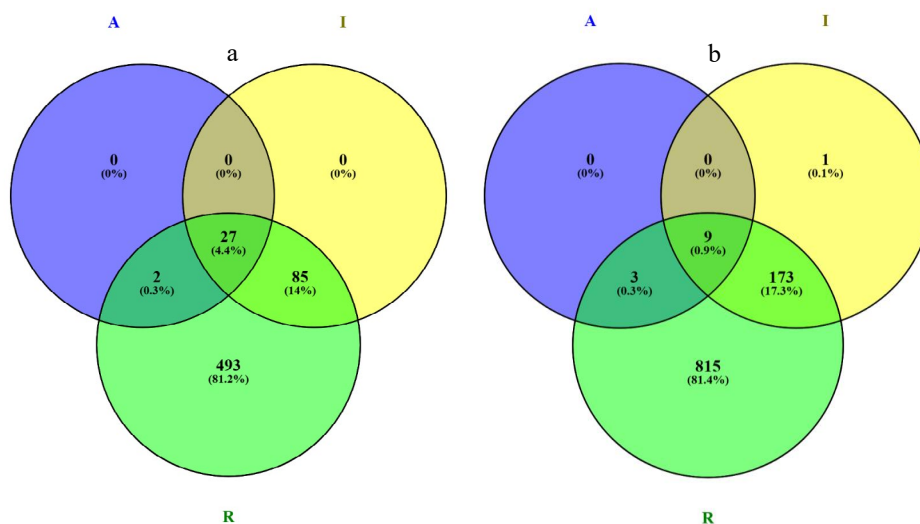


Fig.1. Common and unique OTUs in different subcommunities (A – abundant, I – intermediate, and R – rare) in the samples of microbial mats (a) and bottom sediments (b) of Lake Nukhe-Nur.

group, *Anaerolineaceae*, *Bacteroidetes vadinHA17*, *Hydrogenophilaceae*, *Rhodocyclaceae*, and *Woeseiaceae*.

Analysis of phylogenetic composition revealed that the intermediate subcommunity (0.1-1%) was slightly different from the more abundant subcommunity, but was more diverse. Specifically, the top dominant phyla in the intermediate subcommunity of microbial mat were as follows: *Pseudomonadota*, *Cyanobacteriota*, *Bacteroidota*, *Bacillota*, *Thermodesulfobacteriota*, *Actinobacteriota*, *Epsilonbacteraeota*, *Deinococcota*, *Planctomycetota*, *Acidobacteriota*, and *Spirochaetota*. At the family level (0.1-1%), the most prevalent OTUs were assigned to *Chromatiaceae*, *Rhodobacteraceae*, *Ectothiorhodospiraceae*, *Desulfobacteraceae*, *Rhodocyclaceae*, *Nitrincolaceae*, *Ectothiorhodospiraceae*, *Peptostreptococcaceae*. The composition of the intermediate subcommunity of bottom sediments was dominated by *Pseudomonadota*, *Planctomycetes*, *Spirochaetota*, *Bacillota*, *Bacteroidota*. The predominant OTUs at the family level were assigned to *Bacteroidetes vadinHA17*, *Rhodocyclaceae*, *Clostridiaceae 2*, *Spirochaetaceae*, *Chromatiaceae*, *Cryomorphaeae*, *Trueperaceae*.

In contrast, the rare subcommunity (<0.1%) exhibited a phylogenetic composition that was clearly distinct from that of the abundant and intermediate subcommunities. The top dominant phyla in the microbial mat included *Pseudomonadota*, *Cyanobacteriota*, *Bacillota*, *Deinococcota*, *Gemmatimonadota*, *Bacteroidota*, *Actinobacteriota*, and *Kiritimatiellaota*. At the family level (<0.1%), the most prevalent OTUs were assigned to *Pseudomonadaceae*, *Rhodobacteraceae*, *Syntrophomonadaceae*, *Phycisphaeraceae*, *Woeseiaceae*, *Rhodocyclaceae*, *Phycisphaeraceae*, *Burkholderiaceae*, *Ectothiorhodospiraceae*, and *Desulfobacteraceae*.

In the bottom sediments, the top 10 dominant phyla in the rare subcommunity (<0.1%) were represented by *Euryarchaeota*, *Actinobacteriota*, *Pseudomonadota*, *Bacillota*, *Bacteroidota*, *Chloroflexota*, *Gemmatimonadetes*, *Verrucomicrobiota*, *Epsilonbacteraeota*, and *Deinococcota*. At the family level (<0.1%), the most prevalent OTUs were assigned to

Methanocorpusculaceae, *Chromatiaceae*, *Rikenellaceae*, *Ruminococcaceae*, *Marinilabiliaceae*, *Bacteroidetes vadinHA17*, *Peptococcaceae*, *Desulfobacteraceae*, and *Syntrophomonadaceae*.

It should be noted that the phyla dominant in the abundant subcommunity were also found in the intermediate and rare subcommunities.

Thus, the abundant, intermediate, and rare subcommunities of microbial mats and bottom sediments serve as important reservoirs of microbial diversity. Notable differences were observed in the community diversity and taxonomic composition of the abundant, intermediate, and rare taxa of each biotope.

3.2. Characterization of microbial communities using LefSe analysis

In accordance with established biomarker screening criteria (LDA > 4), we employed LefSe to identify the microbial lineages that best characterize each subcommunity type (Fig. 2).

The biomarker of the abundant subcommunity for the microbial mat was not identified, whereas for the bottom sediments it was represented by the family *Peptostreptococcaceae*.

The indicator taxa for the intermediate subcommunity of microbial mats were *Rhodobacteraceae*, *Spirochaetaceae*, *Clostridiaceae 2*, *Desulfobacteraceae*, *Peptococcaceae*, and *Nitriliruptoraceae*. In contrast, *Syntrophomonadaceae* and *Phycisphaeraceae* were the indicator taxa for the rare subcommunity of microbial mat.

Representatives of the families *Chromatiaceae*, *Trueperaceae*, *Cyclobacteriaceae*, *Bacteroidetes BD2-2*, and SRB2 were significantly more abundant within the intermediate subcommunity of bottom sediments. Additionally, taxonomic lineages of *Pirellulaceae* and *Prolixibacteraceae* were identified in the rare subcommunity.

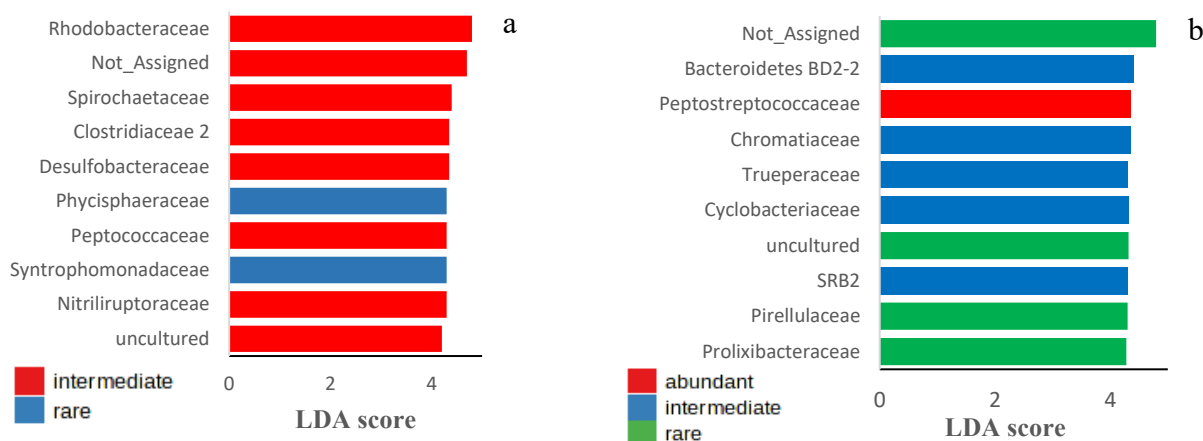


Fig.2. Biomarkers of different subcommunities (A – abundant, I – intermediate, and R – rare) identified in samples from microbial mats (a) and bottom sediments (b) of Lake Nukhe-Nur (prokaryotic taxa that best characterize each subcommunity type using LDA scores).

3.3. Functional prediction

A heatmap of functional prediction of microbial subcommunities in microbial mats and bottom sediments was generated based on the genes annotated in the KEGG database (Fig. 3). The analysis revealed the presence of 10 enriched pathways in the intermediate and rare subcommunities of microbial mats, as well as 14 enriched pathways in the abundant and rare subcommunities of bottom sediments. Genes related to methane, sulfur, fatty acid metabolism, carbon fixation, synthesis and degradation of valine, leucine and isoleucine, as well as ubiquinone synthesis and pyruvate metabolism were predicted in the subcommunities of microbial mats.

In all subcommunities of bottom sediments, enriched pathways were represented by nucleotide metabolism, amino acid, nitrogen, and biotin metabolism, as well as oxidative phosphorylation, photosynthesis, and the pentose phosphate pathway for glucose oxidation. The intermediate subcommunity of bottom sediments exhibited specific characteristics, with predicted 11 metabolic pathways, including sulfur metabolism, which had previously been predicted for microbial mats.

4. Discussion

Jousset et al., 2017 reported that between 1.5% and 28% of all microbes are “conditionally rare taxa”, which are typically rare in most conditions, but in cer-

tain instances are dominant. Often overlooked, these taxa may hold the key to understanding the formation and functioning of microbial communities (Jousset et al., 2017). In contemporary research, rare species are increasingly recognized as drivers of key functions in terrestrial and aquatic ecosystems. This is primarily due to the fact that species that are considered functionally insignificant under certain environmental conditions can become important under changing conditions, providing new interspecific interactions for community functioning (Shade et al., 2014; Fetzer et al., 2015). To date, numerous taxa belonging to the abundant subcommunity (representing more than 1% of the total number of all sequences) have formed the basis of contemporary understanding of microbial diversity in the lakes of the Barguzin depression (Lavrentyeva et al., 2020; Lavrentyeva et al., 2023). This study provides new insights into the structure and composition of microbial communities in the ecosystem of soda Lake Nukhe-Nur. The differentiation of the microbial community into abundant, intermediate, and rare subcommunities has expanded our understanding of the composition and structure of the microbial community in soda Lake Nukhe-Nur. The diversity indices have demonstrated that the rare subcommunity made the greatest contribution to the composition of microbial mats and bottom sediments of Lake Nukhe-Nur. Overall, the rare and intermediate subcommunities contributed to the community’s diversity and provided a genetic resource pool for Lake Nukhe-Nur, which can be activated under changing environmental conditions

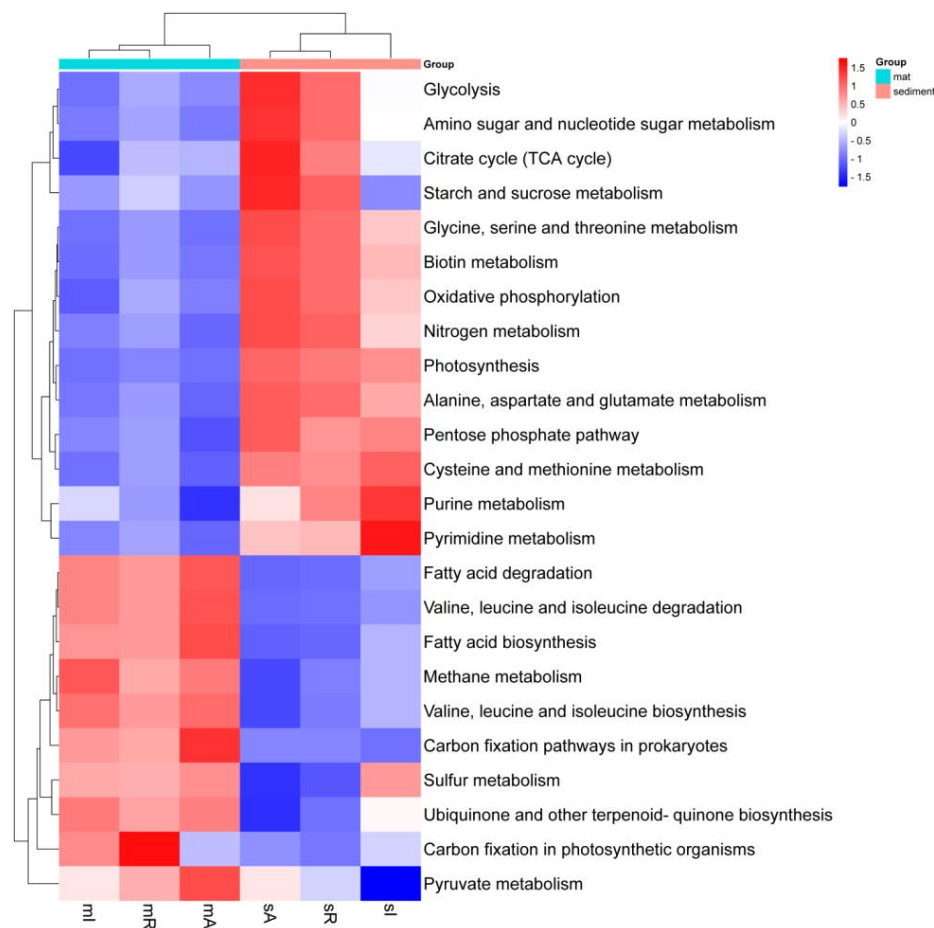


Fig.3. The potential microbial ecological functions identified from prediction and their relative abundance in the abundant, intermediate, and rare subcommunities of the studied soda lake Nukhe-Nur.

(seasonal temperature changes, fluctuations in salinity, pH, etc.).

With regard to taxonomic diversity, our findings were in line with those of previous studies, which indicated that the dominant taxa observed in the abundant subcommunity (>1%) (*Pseudomonadota* and CFB bacteria) were commonly present in microbial mats and bottom sediments of other soda lakes (Jiang et al., 2006; Szabó et al., 2017). A high abundance of these bacteria has been previously reported in various alkaline lakes (Humayoun et al., 2003; Vavourakis et al., 2016; Zhao et al., 2020). The presence of unclassified and unculturable prokaryotes in Lake Nukhe-Nur, in addition to the dominant taxa, suggests that these groups may play a significant role in the ecosystem of this lake.

Using established biomarker screening criteria (LDA score >4), we assessed the significance of differences between subcommunities at the family level. It was found that *Peptostreptococcaceae* can serve as a biomarker for an abundant subcommunity of bottom sediments. Bacteria of the family *Peptostreptococcaceae* were abundant in the bottom sediments of the lake studied and their share was more than 1%. Previously, He et al., 2022 showed that members of the family *Peptostreptococcaceae* were widely distributed in saline lakes (salinity >35g/L) of the Tibetan Plateau.

Bacteria enriched in the intermediate subcommunity (0,1-1%) of microbial mats and bottom sediments were assigned to *Rhodobacteraceae*, *Spirochaetaceae*, *Clostridiaceae* 2, *Desulfobacteraceae*, *Peptococcaceae*, *Nitiliruptoraceae*, *Chromatiaceae*, *Trueperaceae*, *Cyclobacteriaceae*, and SRB2, which have previously been found in soda lakes in Kenya, the Kulunda Steppe, and Mongolia Sorokin et al., 2004; Rees et al., 2004; Sorokin and Kuenen, 2005; Grant and Jones, 2016; Tandon et al., 2020). Representatives of the rare subcommunity of microbial mats (<0,1%), specifically *Syntrophomonadaceae* of the phylum *Bacillota*, has the capacity to convert fatty acids produced by fermenting bacteria into acetate, formate, or hydrogen, which can then be utilized by methanogens (Dworkin et al., 2006). Typically, syntrophic bacteria can be found in environments containing decomposing organic matter in the absence of inorganic electron acceptors.

The aerobic organoheterotrophic *Phycisphaerae* of the phylum *Planctomycetota* are also a biomarker of a rare subcommunity (<0.1%) of microbial mats. Metabolic analysis of *Phycisphaerae* revealed that they are capable of utilizing complex sugars (Robbins et al., 2016). Currently, little is known about the family *Phycisphaerae* isolated from salt lakes. However, it has been reported that an isolate of the bacterium *Phycisphaerales* PLM2.Bin57, derived from a microbial mat of a Canadian soda lake, has undergone whole-genome shotgun sequencing and been registered in NCBI (BioSample: SAMN10237425).

The family *Pirellulaceae* of the phylum *Planctomycetota* is a representative of a rare subcommunity (<0.1%) of the bottom sediments of Lake Nukhe-Nur. Espín et al., 2021 reported that representatives of the *Pirellulaceae* family were involved in the anammox processes in the bottom sediments of stratified saline

lakes in Spain. Members of the family *Prolixibacteraceae* (phylum *Bacteroidota*) are also biomarkers of a rare subcommunity in bottom sediments and include Gram-negative bacteria that specialize in the degradation of high molecular weight compounds in the marine environment (Fernandez-Gomez et al., 2013).

A functional prediction of microbial communities in microbial mats and bottom sediments of Lake Nukhe-Nur showed a wide potential diversity of metabolic pathways. In addition, its rare subcommunities exhibited a comparable diversity of predicted functions to the abundant subcommunities. This likely confirms the important role of rare taxa in ecosystem stability in response to environmental changes (Ashley et al., 2012; Lynch and Neufeld, 2015).

The conducted studies demonstrated that the microbial communities of Lake Nukhe-Nur exhibit high taxonomic and functional diversity. A relatively small number of abundant taxa coexist with a significant proportion of rare taxa. Assessing microbial communities by considering abundant, intermediate, and rare subcommunities is important for understanding the heterogeneous and rapidly changing nature of soda lake ecosystems in a cryoarid climate.

Acknowledgements

The study was supported by a grant from the Russian Science Foundation 24-24-20050, <https://rscf.ru/en/project/24-24-20050/>.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Ashley S., Hannes P., Allison S.D. et al. 2012. Fundamentals of microbial community resistance and resilience. *Frontiers in Microbiology* 3:416. DOI: [10.3389/fmicb.2012.00417](https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00417)
- Brouckov A., Kabilov M., Filippova S. et al. 2017. Bacterial community in ancient permafrost alluvium at the Mammoth Mountain (Eastern Siberia). *Gene* 636: 48–53. DOI: [10.1016/j.gene.2017.09.021](https://doi.org/10.1016/j.gene.2017.09.021)
- Caporaso J.G., Kuczynski J., Stombaugh J. et al. 2010. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature Methods* 7: 335–336. DOI: [10.1038/nmeth.f.303](https://doi.org/10.1038/nmeth.f.303)
- Chen L., Hu B.X., Dai H. 2019. Characterizing microbial diversity and community composition of groundwater in a salt-freshwater transition zone. *Science of the Total Environment* 678: 574–584. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2019.05.017](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.017)
- Dworkin M., Falkow S., Rosenberg E. et al. 2006. *The Prokaryotes*: Vol. 4: Bacteria: Firmicutes, Cyanobacteria. New York: Springer Science and Business Media.
- Edgar R.C. 2010. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics* 26(19): 2460–2461. DOI: [10.1093/bioinformatics/btq461](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461)
- Espín Y., Menchén A., Moreno J.L. et al. 2021. Water and sediment bacterial communities in a small Mediterranean, oxygen-stratified, saline lake (Lake Alboraj, SE Spain). *Applied Sciences* 11: 6309. DOI: [10.3390/app11146309](https://doi.org/10.3390/app11146309)
- Fernandez-Gomez B., Richter M., Schuler M. et al. 2013. Ecology of marine Bacteroidetes: a comparative genomics

approach. *ISME Journal* 7(5): 1026–1037. DOI: [10.1038/ismej.2012.169](https://doi.org/10.1038/ismej.2012.169)

Fetzer I., Johst K., Schaewe R. et al. 2015. The extent of functional redundancy changes as species roles shift in different environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 112: 14888–14893.

Grant W.D., Jones B.E. 2016. Bacteria, archaea and viruses of soda lakes. In: Schagerl M. (Ed.), *Soda lakes of East Africa*. Springer International Publishing Switzerland, pp. 97–148.

He Y., He L., Wang Z. et al. 2022. Salinity shapes the microbial communities in surface sediments of salt lakes on the Tibetan plateau, China. *Water* 14(24): 4043. DOI: [10.3390/w14244043](https://doi.org/10.3390/w14244043)

Humayoun S.B., Bano N., Hollibaugh J.T. et al. 2003. Depth distribution of microbial diversity in Mono Lake, a meromictic soda lake in California. *Applied and Environmental Microbiology* 69(2): 1030–42. DOI: [10.1128/AEM.69.2.1030-1042](https://doi.org/10.1128/AEM.69.2.1030-1042)

Jia Y., Zhao S., Guo W. et al. 2022. Sequencing introduced false positive rare taxa lead to biased microbial community diversity, assembly, and interaction interpretation in amplicon studies. *Environmental Microbiome* 17: 43. DOI: [10.1186/s40793-022-00436-y](https://doi.org/10.1186/s40793-022-00436-y)

Jiang H.C., Dong H.L., Zhang G.X. et al. 2006. Microbial diversity in water and sediment of Lake Chaka, an athalassohaline lake in northwestern China. *Applied and Environmental Microbiology* 72(6): 3832–3845. DOI: [10.1128/AEM.02869-05](https://doi.org/10.1128/AEM.02869-05)

Jiao S., Luo Y., Lu M. et al. 2017. Distinct succession patterns of abundant and rare bacteria in temporal microcosms with pollutants. *Environmental Pollution* 225: 497–505. DOI: [10.1016/j.envpol.2017.03.015](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.03.015)

Jones S.E., Lennon J.T. 2010. Dormancy contributes to the maintenance of microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 107(13): 5881–5886. DOI: [10.1073/pnas.0912765107](https://doi.org/10.1073/pnas.0912765107)

Jousset A., Bienhold C., Chatzinotas A. 2017. Where less may be more: how the rare biosphere pulls ecosystems strings. *ISME Journal* 11(4): 853–862. DOI: [10.1038/ismej.2016.174](https://doi.org/10.1038/ismej.2016.174)

Lavrentyeva E.V., Erdyneeva E.B., Banzaraksava T.G. et al. 2020. Prokaryotic diversity in the biotopes of the Gudzhirganskoe salinellake (Barguzin valley, Russia). *Microbiology* 89: 359–368. DOI: [10.1134/S0026261720030157](https://doi.org/10.1134/S0026261720030157)

Lavrentyeva E., Banzaraksava T., Dambaev V. et al. 2023. Taxonomic diversity and functional potential of microbial communities in salt lakes Gudzhirganskoe and Nukhe-Nur (Barguzin depression, Baikal Rift Zone). *Biological Communications* 68(2): 86–96. DOI: [10.21638/spbu03.2023.203](https://doi.org/10.21638/spbu03.2023.203)

Leininger S., Urich T., Schloter M. et al. 2006. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. *Nature* 442: 806–809. DOI: [10.1038/nature04983](https://doi.org/10.1038/nature04983)

Lynch Michael D.J., Neufeld J.D. 2015. Ecology and exploration of the rare biosphere. *Nature Reviews Microbiology* 13(4): 217–29. DOI: [10.1038/nrmicro3400](https://doi.org/10.1038/nrmicro3400)

Pedros-Alió C. 2006. Marine microbial diversity: can it be determined? *Trends in Microbiology* 14: 257–263. DOI: [10.1016/j.tim.2006.04.007](https://doi.org/10.1016/j.tim.2006.04.007)

Quast C., Pruesse E., Yilmaz P. et al. 2013. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research* 41 (D1): D590–D596. DOI: [10.1093/nar/gks1219](https://doi.org/10.1093/nar/gks1219)

Rees H.C., Grant W.D., Jones B.E. et al. 2004. Diversity of Kenyan soda lake alkaliphiles assessed by molecular methods. *Extremophiles* 8: 63–71. DOI: [10.1007/s00792-003-0361-4](https://doi.org/10.1007/s00792-003-0361-4)

Robbins S.J., Evans P.N., Parks D.H. et al. 2016. Genome-centric analysis of microbial populations enriched by hydro-

lic fracture fluid additives in a coal bed methane production well. *Frontiers in Microbiology* 7: 731. DOI: [10.3389/fmicb.2016.00731](https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00731)

Sang S.L., Zhang X.Y., Dai H. et al. 2018. Diversity and predictive metabolic pathways of the prokaryotic microbial community along a groundwater salinity gradient of the Pearl River Delta, China. *Scientific Reports* 8: 1–11. DOI: [10.1038/s41598-018-35350-2](https://doi.org/10.1038/s41598-018-35350-2)

Sauret C., Séverin T., Vétion G. et al. 2014. Rare biosphere bacteria as key phenanthrene degraders in coastal seawaters. *Environmental Pollution* 194: 246–253. DOI: [10.1016/j.envpol.2014.07.024](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.07.024)

Schloss P.D., Handelsman J. 2006. Introducing SONS, a tool for operational taxonomic unit-based comparisons of microbial community memberships and structures. *Applied and Environmental Microbiology* 72(10): 6773–6779. DOI: [10.1128/AEM00474-06](https://doi.org/10.1128/AEM00474-06)

Shade A., Jones S.E., Caporaso J.G. et al. 2014. Conditionally rare taxa disproportionately contribute to temporal changes in microbial diversity. *Mbio* 5: e01371–01314.

Simon M., Grossart H.P., Schweitzer B. et al. 2002. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology* 28: 175–211. DOI: [10.3354/ame028175](https://doi.org/10.3354/ame028175)

Sjöstedt J., Koch-Schmidt P., Pontarp M. et al. 2011. Recruitment of members from the rare biosphere of marine bacterioplankton communities after an environmental disturbance. *Applied and Environmental Microbiology* 78: 1361–1369. DOI: [10.1128/AEM.05542-11](https://doi.org/10.1128/AEM.05542-11)

Sorokin D., Gorlenko V., Namsaraev B. et al. 2004. Prokaryotic communities of the north-eastern Mongolian soda lakes. *Hydrobiologia* 522: 235–248. DOI: [10.1023/B:HYDR.0000029989.73279.e4](https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000029989.73279.e4)

Sorokin D.Y., Kuenen J.G. 2005. Chemolithotrophic haloalkaliphiles from soda lakes. *FEMS Microbiology Ecology* 52(3): 287–295. DOI: [10.1016/j.femsec.2005.02.012](https://doi.org/10.1016/j.femsec.2005.02.012)

Sorokin D.Y., Berben T., Denise E. et al. 2014. Microbial diversity and biogeochemical cycling in soda lakes. *Extremophiles* 8(5). DOI: [10.1007/s00792-014-0670-9](https://doi.org/10.1007/s00792-014-0670-9)

Szabó A., Korponai K., Kerepesi C. et al. 2017. Soda pans of the Pannonian steppe harbor unique bacterial communities adapted to multiple extreme conditions. *Extremophiles* 21(3):639–649. DOI: [10.1007/s00792-017-0932-4](https://doi.org/10.1007/s00792-017-0932-4)

Tandon K., Baatar B., Chiang P.W. et al. 2020. A large-scale survey of the bacterial communities in lakes of western Mongolia with varying salinity regimes. *Microorganisms* 4: 8(11): 1729. DOI: [10.3390/microorganisms8111729](https://doi.org/10.3390/microorganisms8111729)

Vavourakis C.D., Ghai R., Rodriguez-Valera F. et al. 2016. Metagenomic insights into the uncultured diversity and physiology of microbes in four hypersaline soda lake brines. *Frontiers in Microbiology* 7: 211. DOI: [10.3389/fmicb.2016.00211](https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00211)

Wenkai Y., Hongmei M., Guitao S. et al. 2017. Independent shifts of abundant and rare bacterial populations across East Antarctica glacial foreland. *Frontiers in Microbiology* 8: 1534. DOI: [10.3389/fmicb.2017.01534](https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01534)

Zhang H., Xing D., Wu Y. et al. 2023. Editorial: Microbial ecology and function of the aquatic systems. *Frontiers in Microbiology*. 15(13): 1109221. DOI: [10.3389/fmicb.2022.1109221](https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1109221)

Zhang Y., Wu G., Jiang H. et al. 2018. Abundant and rare microbial biospheres respond differently to environmental and spatial factors in Tibetan hot springs. *Frontiers in Microbiology* 9: 2096. DOI: [10.3389/fmicb.2018.02096](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02096)

Zhao D., Zhang S., Xue Q. et al. 2020. Abundant taxa and favorable pathways in the microbiome of soda-saline lakes in inner Mongolia. *Frontiers in Microbiology* 24(11): 1740. DOI: [10.3389/fmicb.2020.01740](https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01740)

Обильное и редкое субсообщество в содовом озере Нухэ-Нур (Баргузинская котловина, Россия)



Лаврентьева Е.В.^{1,2*}, Банзаракцаева Т.Г.¹, Дамбаев В.Б.¹, Буянтуева Л.Б.², Иванов В.Л.¹, Никитина Е.П.³, Ткачев П.А.¹, Доржиев Ц.З.²

¹ Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, ул. Сахьяновой 6, Улан-Удэ, 670047, Россия

² Бурятский государственный университет имени Доржи Банзарова, ул. Смолина 20а, Улан-Удэ, 670000, Россия

³ Байкальский институт природопользования СО РАН, ул. Сахьяновой 6, Улан-Удэ, 670047, Россия

АННОТАЦИЯ. В данной работе мы впервые исследовали состав микробных сообществ обильных, промежуточных и редких субсообществ в содовом озере Нухэ-Нур (Баргузинская котловина) с использованием высокопроизводительного секвенирования Illumina MiSeq. Результаты показали, что обильные субсообщества в основном состояли из *Pseudomonadota*, *Cyanobacteriota*, *Bacteroidota* и *Bacillota*. В отличие от них, редкие субсообщества в микробных матах в основном состояли из *Pseudomonadota*, *Cyanobacteriota*, *Bacillota*, *Deinococcota*, *Gemmatimonadota*, *Bacteroidota*, *Actinobacteriota*, *Kiritimatiellaeota*. В редком субсообществе донных осадков обнаружены *Euryarchaeota*, *Actinobacteriota*, *Pseudomonadota*, *Bacillota*, *Bacteroidota*, *Chloroflexota*, *Gemmatimonadota*, *Verrucomicrobiota*, *Epsilonbacteraeota*, *Deinococcota*. Тем не менее, доминирующие филумы обильного субсообщества были обнаружены в промежуточном и редком субсообществах. Прогнозирование микробной экологической функции показало широкое потенциальное разнообразие метаболических путей в обильных, промежуточных и редких субсообществах микробных матов и донных осадков в содовом озере Нухэ-Нур. Редкие субсообщества могут играть более важную роль в разложении органического вещества, чем обильные субсообщества в содовых озерах. В совокупности это исследование обеспечивает лучшее понимание структуры микробного сообщества и потенциальных экологических функций обильных и редких субсообществ в экосистемах содовых озер. Выявленные редкие таксоны открывают новые возможности для экологических, таксономических и геномных открытий в содовых озерах Баргузинской котловины.

Ключевые слова: многочисленное, промежуточное, редкое субсообщество, содовое озеро

Для цитирования: Лаврентьева Е.В., Банзаракцаева Т.Г., Дамбаев В.Б., Буянтуева Л.Б., Иванов В.Л., Никитина Е.П., Ткачев П.А., Доржиев Ц.З. Обильное и редкое субсообщество в содовом озере Нухэ-Нур (Баргузинская котловина, Россия) // Limnology and Freshwater Biology. 2024. - № 4. - С. 971-985. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-4-971](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-4-971)

1. Введение

Микробные сообщества играют ключевую роль в структурировании и функционировании природных водных экосистем (Simon et al., 2002; Sang et al., 2018; Chen et al., 2019; Zhang et al., 2023). Микробные сообщества характеризуются высоким таксономическим и функциональным разнообразием в содовых озерах (Sorokin et al., 2014). Микробные сообщества обычно состоят из обильных микробов с несколькими доминирующими таксонами и многочисленных редких таксонов. По вкладу таксонов в микробное сообщество можно

разделить на многочисленные и редкие (относительная численность > 1 и $< 0,1\%$ соответственно) таксоны, причем первые вносят значительный вклад в биомассу, но незначительное биоразнообразие, а вторые вносят незначительный вклад в биомассу, но большое биоразнообразие (Zhang et al., 2018). Редкие таксоны хотя и существуют в очень низкой относительной численности, но играют важную экологическую роль в микробных сообществах, что делает их ключевыми участниками микробного разнообразия (Jia et al., 2022). Кроме того, редкие субсообщества могут дифференцированно реагировать

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: lana.l@mail.ru

Поступила: 02 июня 2024; Принята: 14 июня 2024;

Опубликована online: 30 августа 2024

© Автор(ы) 2024. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



при различных изменениях окружающей среды. Таким образом, редкие субсообщества могут повысить устойчивость микробного сообщества к изменениям параметров окружающей среды (Jones and Lennon, 2010). Недавние исследования на основе высокопроизводительного секвенирования гена 16S рРНК показали, что редкие таксоны следует рассматривать в качестве незаменимого компонента микробных сообществ из-за их большого генетического разнообразия и значительного количества метаболически активных линий (Jones and Lennon, 2010; Leininger et al., 2006; Sjöstedt et al., 2011; Sauret et al., 2014; Jiao et al., 2017).

В Баргузинской котловине есть ряд содовых озер, которые представляют собой особый тип солевых озер за счет относительно большого количества карбоната натрия. Все недавние исследования по изучению таксономического состава микробных сообществ солевых озёр Баргузинской котловины с использованием высокопроизводительного секвенирования на основе гена 16S рРНК рассматривали лишь многочисленные таксоны (>1%) (Lavrentyeva et al., 2020; Lavrentyeva et al., 2023). В связи с этим, в данной работе нами впервые было проведено целостное исследование таксономического разнообразия и потенциальных экологических функций многочисленных, промежуточных и редких субсообществ в содовом озере Нухэ-Нур (Баргузинская котловина).

2. Материалы и методы

Озеро Нухэ-Нур (53°38'781" с.ш. 109°56'807" в.д., высота 479 м над уровнем моря), площадью около 2-2.5 км² располагается в надпойменном понижении на степном участке долины, по правому берегу реки Баргузин. Озеро состоит из двух водоемов, и имеет форму асимметричной восьмерки, вытянутой с севера на юг. Донные отложения представлены мелкодисперсным илом, равномерно покрывающим дно озера. Отбор образцов проводили в северном озере Нухэ-Нур.

В придонной воде (летом) были измерены pH и температура с помощью портативного pH метра pH-200 HM Digital (Южная Корея) с сенсорным термометром. Минерализацию определяли при помощи тест-кондуктометра TDS-4 (Сингапур). Для гидрохимического анализа воду отбирали в стерильную пластиковую бутылку. Макрокомпонентный состав воды определяли с помощью гидрохимических методов в ЦКП ГИН СО РАН (г. Улан-Удэ).

Нухэ-Нур северный - озеро карбонатно-натриевого типа. Основными катионами воды в нем были Na⁺ (105,90–106,62 мг/л) и Ca²⁺ (84,24–85,80 мг/л), доминирующими анионами были HCO₃⁻ (472,34–476,17 мг/л) и CO₃²⁻ (75,97–76,43 мг/л). Средняя температура воды в середине июля составляла 16,7 °С, в то время как pH воды был щелочным и колебался в пределах от 8,54 до 8,62.

Для молекулярно-генетического анализа пробы донных осадков отбирали в стерильные пластиковые 15 мл пробирки типа Falcon и фиксиро-

вали этанолом до конечной концентрации 50% (об./об.). Пробы были доставлены в лабораторию в течение суток и до выделения ДНК находились в холодильнике при + 4°C.

Выделение ДНК из осадков проводили с помощью набора DNeasy PowerSoil Kit (Qiagen, США) по протоколу производителя. Качественную и количественную оценку полученных препаратов ДНК проводили с помощью спектрофотометра Nanodrop 1000 (Thermo Fisher Scientific, США). Регион V3-V4 гена 16S рРНК был амплифицирован с помощью праймеров 343F (5'-CTCCTACGGRRSGCAGCAG-3') и 806R (5'-GGACTACNVTGGGTWTCTAAT-3'). Амплификацию проводили в условиях описанных ранее (Brouchkov et al., 2017). Секвенирование проводили в ЦКП "Биоспарк" (г. Москва) на системе MiSeq ("Illumina", США) с использованием набора реагентов, обеспечивающего длину прочтения 300 нуклеотидов с каждого конца ампликона. Демультимплексирование проводили при помощи соответствующих скриптов ПО QIIME версии 1.9.0 (Caporaso et al., 2010). Последующую обработку и анализ последовательностей также проводили в QIIME ver. 1.9.0. Данные были пропущены через фильтр с минимальным качеством прочтения нуклеотида 30 и минимальной длиной прочтения 350 п.о. Проверку прочтений на химерность проводили с помощью скрипта identify_chimeric_seqs.py по алгоритму USEARCH версии 6.1544 (Edgar, 2010) и референсной базой прочтений 16S рРНК Silva 123 (Quast et al., 2013). Формирование таблицы OTE производили с помощью скрипта pick_open_reference_otus.py. Последовательности группировали в OTE с уровнем сходства 97% (Schloss and Handelsman, 2006), используя алгоритм USEARCH версии 6.1544 (Edgar, 2010) и референсную базу прочтений 16S рРНК Silva 123 версии (Quast et al., 2013). Серверы NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) и EzBioCloud (<https://www.ezbiocloud.net/>) были использованы для поиска ближайших гомологов. Программу Tax4Fun использовали для данных, аннотированных в базе данных SILVA. Результатом является таблица, содержащая относительные уровни содержания КО (KEGG ORTHOLOGY). Профили КО использовали для профилирования функционального разнообразия на основе KEGG (пути, модули или категории EC).

Места отбора проб осуществлялись в различных биотопах: микробные маты (m) и донные осадки (s). Редкие и многочисленные OTE были произвольно определены следующим образом: обильные: >1% и редкие: <0,1% (Pedrós-Alió, 2006). Таксоны численностью от 0,1 до 1% были определены как промежуточное субсообщество. Поскольку пороговые значения, используемые для определения редких таксонов, могут повлиять на основные результаты, представленные в этом исследовании, мы проверили пороговое значение 1% помимо 0,1%, чтобы уточнить, что значимость результатов является маловероятным артефактом (Wenkai et al., 2017)

3. Результаты

3.1. Микробное разнообразие и состав общей, многочисленной, промежуточной и редкой биосферы

Из 6 образцов донных осадков и микробных матов было получено в общей сложности 80031 последовательностей. Анализ редкостей указывает на то, что количество прочтений последовательностей было достаточным для охвата большинства таксонов в каждой выборке. Наблюдаемые ОТЕ, индексы Shannon и Simpson в трех субсообществах исследуемого озера представлены в Таблице.

В микробных сообществах микробных матов и донных осадков всего было получено 18223 ОТЕ. Из них 62, 769 и 17392 ОТЕ были идентифицированы как многочисленные, промежуточные и редкие соответственно. На диаграмме Венна (Рис. 1) показано распределение обильных, промежуточных и редких ОТЕ. В общей сложности 27 ОТЕ были общими для многочисленного, промежуточного и редкого субсообществ микробного мата. Для донных осадков 9 ОТЕ были распространенными среди многочисленного, промежуточного и редкого субсообществ. Характерно, что в микробном мате и в донных осадках не обнаружено общих ОТЕ у обильного и промежуточного субсообществ.

В микробном мате было обнаружено 85 общих ОТЕ для промежуточного и редкого субсообществ и 2 общих ОТЕ для обильного и редкого субсообществ.

В микробных сообществах донных осадков 173 ОТЕ были общими для промежуточного и редкого субсообществ и 3 ОТЕ были общими для обильного и редкого субсообщества.

Идентифицированные обильные, промежуточные и редкие ОТЕ охватывали 5-50%, 24-40% и 26-55% от общего числа полученных последовательностей соответственно.

Кроме того, 493 и 815 ОТЕ были уникальными в редком субсообществе микробных матов и донных осадках, соответственно.

В обильном субсообществе (>1%) микробных матов доминирующими филумами были *Pseudomonadota*, *Cyanobacteriota*, *Bacteroidota*, *Bacillota*, *Thermodesulfobacteriota*, *Actinobacteriota*, *Epsilonbacteraeota*, *Deinococcota* и *Planctomycetota*. На уровне семейства наиболее распространенные ОТЕ (>1%) были отнесены к *Rhodocyclaceae*, *Trueperaceae*, *Ectothiorhodospiraceae*, *Trueperaceae*, *Rhodobacteraceae*, *Sulfurospirillaceae*, *Peptostreptococcaceae*, *Nitrincolaceae*, *Cyanobiaceae*, and *Ectothiorhodospiraceae*. В обильном субсообществе донных осадков (>1%) доминировали филумы *Pseudomonadota*, *Chloroflexota*, *Bacteroidota*, *Cyanobacteriota*, *Bacillota*. На уровне семейств в донных осадках обнаружено наибольшее количество ОТЕ (>1%), отнесенных к ML635J-40 aquatic group, *Anaerolineaceae*, *Bacteroidetes vadinHA17*, *Hydrogenophilaceae*, *Rhodocyclaceae*, *Woeseiaceae*.

При анализе филогенетического состава было показано, что промежуточное субсообщество, незначительно отличалось от многочисленного суб-

Таблица. Индексы альфа-разнообразия на уровне 97% ОТЕ библиотек генов 16S рРНК исследованных образцов содового озера

Биотоп	Субсообщество	Количество прочтений	Количество ОТЕ	Simpson	Shannon	Вклад в сообщество %
NN_1m	A	5559	11	0,73	1,8	40
NN_1m	I	4020	120	0,99	4,6	30
NN_1m	R	4035	2038	1,00	7,5	30
NN_2m	A	6132	16	0,88	2,5	50
NN_2m	I	2906	98	0,98	4,4	24
NN_2m	R	3181	1634	1,00	7,3	26
NN_3m	A	6137	16	0,89	2,5	45
NN_3m	I	3338	98	0,98	4,4	24
NN_3m	R	4282	2126	1,00	7,5	31
NN_1s	A	2217	8	0,86	2,0	15
NN_1s	I	5821	157	0,99	4,9	39
NN_1s	R	6848	3514	1,00	8,0	46
NN_2s	A	647	3	0,63	1,1	5
NN_2s	I	5328	163	0,99	4,9	40
NN_2s	R	7379	4347	1,00	8,3	55
NN_3s	A	1564	8	0,84	2,0	13
NN_3s	I	4317	133	0,99	4,7	35
NN_3s	R	6320	3733	1,00	8,2	52

Примечание: А – обильное субсообщество >1% ОТЕ; I – промежуточное субсообщество 0,1-1% ОТЕ; R – редкое субсообщество <0,1% ОТЕ

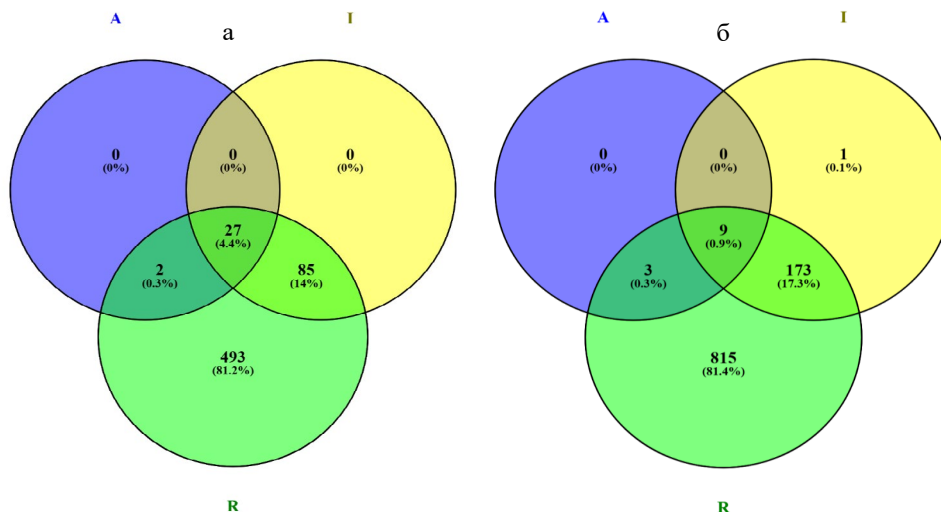


Рис.1. Общие и уникальные ОТЕ в различных субсообществах (многочисленные А, промежуточные I и редкие R) в образцах микробных матов (а) и донных осадков (б) озера Нухэ-Нур

сообщества, но было более разнообразным. В частности, в топ доминирующих филумов в промежуточном сообществе (0,1-1%) микробных матов вошли *Pseudomonadota*, *Cyanobacteriota*, *Bacteroidota*, *Bacillota*, *Thermodesulfobacteriota*, *Actinobacteriota*, *Epsilonbacteraeota*, *Deinococcota*, *Planctomycetota*, *Acidobacteriota*, *Spirochaetota*. На уровне семейств наиболее распространенные ОТЕ (0,1-1%) были отнесены к *Chromatiaceae*, *Rhodobacteraceae*, *Ectothiorhodospiraceae*, *Desulfobacteraceae*, *Rhodocyclaceae*, *Nitrincolaceae*, *Ectothiorhodospiraceae*, *Peptostreptococcaceae*. В составе промежуточного сообщества (0,1-1%) донных осадков доминировали *Pseudomonadota*, *Planctomycetes*, *Spirochaetota*, *Bacillota*, *Bacteroidota*. Наибольшее ОТЕ (0,1-1%) на уровне семейств отнесено к *Bacteroidetes vadinHA17*, *Rhodocyclaceae*, *Clostridiaceae 2*, *Spirochaetaceae*, *Chromatiaceae*, *Cryomorphaceae*, *Trueperaceae*.

Напротив, редкое сообщество продемонстрировало филогенетический состав, явно отличающийся от обильного и промежуточного сообществ. В топ доминирующих филумов (<0,1%) в микробном мате вошли *Pseudomonadota*, *Cyanobacteriota*, *Bacillota*, *Deinococcota*, *Gemmatimonadota*, *Bacteroidota*, *Actinobacteriota*, and *Kiritimatiellaeota*. На уровне семейства наиболее многочисленные ОТЕ (<0,1%) отнесены к *Pseudomonadaceae*, *Rhodobacteraceae*, *Syntrophomonadaceae*, *Phycisphaeraceae*, *Woeseiaceae*, *Rhodocyclaceae*, *Phycisphaeraceae*, *Burkholderiaceae*, *Ectothiorhodospiraceae*, *Desulfobacteraceae*.

В топ-10 наиболее доминирующих филумов редкого сообщества (<0,1%) в донных осадках отнесены *Euryarchaeota*, *Actinobacteriota*, *Pseudomonadota*, *Bacillota*, *Bacteroidota*, *Chloroflexota*, *Gemmatimonadetes*, *Verrucomicrobiota*, *Epsilonbacteraeota*, *Deinococcota*. На уровне семейства наиболее распространённые ОТЕ (<0,1%) отнесены к *Methanocorpusculaceae*, *Chromatiaceae*, *Rikenellaceae*, *Ruminococcaceae*, *Marinilabiliaceae*, *Bacteroidetes vadinHA17*, *Peptococcaceae*, *Desulfobacteraceae*, and *Syntrophomonadaceae*.

Следует отметить, что доминирующие

филумы обильного сообщества были обнаружены в промежуточном и редком сообществах.

Таким образом, обильные, редкие и промежуточные сообщества служат огромными хранилищами микробного разнообразия в микробных матах и донных осадках, а разнообразие сообществ и таксономический состав многочисленных, промежуточных и редких таксонов каждого биотопа заметно отличались.

3.2. Характеристика микробных сообществ с помощью LEfSe анализа

В соответствии с установленными критериями скрининга биомаркеров (оценка LDA > 4) мы использовали LEfSe для идентификации специализированных линий микроорганизмов, которые лучше всего характеризуют каждый тип сообщества (Рис. 2).

Характерно, что для микробного мата не обнаружен биомаркер обильного сообщества. Тогда как в донных осадках обильное сообщество представлено семейством *Peptostreptococcaceae*.

Семейства *Rhodobacteraceae*, *Spirochaetaceae*, *Clostridiaceae 2*, *Desulfobacteraceae*, *Peptococcaceae*, *Nitriliruptoraceae* были индикаторными таксонами для промежуточного сообщества микробного мата, *Syntrophomonadaceae* и *Phycisphaeraceae* являлись маркерными таксонами для редкого сообщества микробного мата.

Представители семейства *Chromatiaceae*, *Trueperaceae*, *Cyclobacteriaceae*, *Bacteroidetes BD2-2*, *SRB2* были значительно более многочисленны в промежуточном сообществе донных осадков. В редком сообществе выявлены таксономические линии *Pirellulaceae* и *Prolixibacteraceae*.

3.3. Функциональный прогноз

Сгенерированная тепловая карта функционального прогнозирования микробных сообществ мата и донных осадков на основе аннотиро-

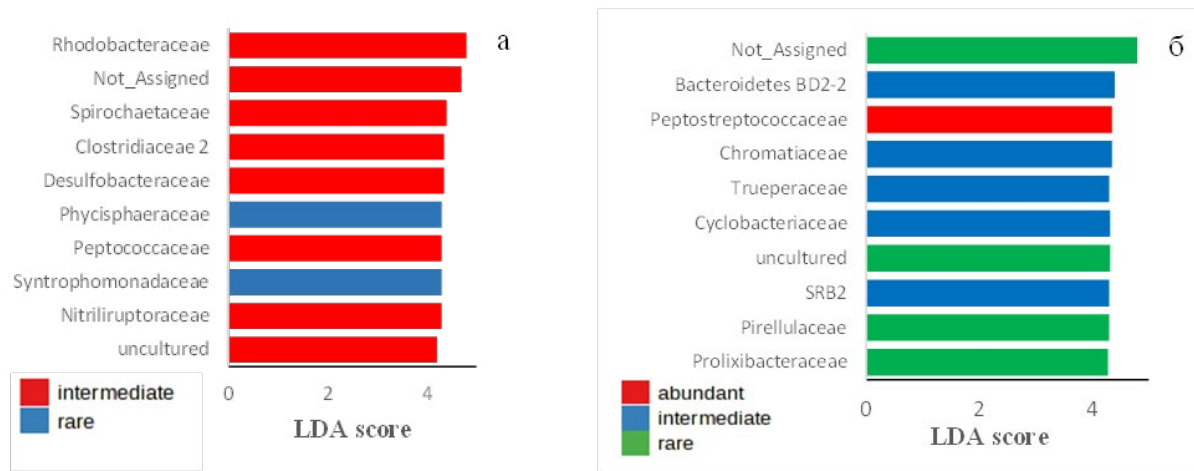


Рис.2. Биомаркеры различных субсообществ (многочисленные А, промежуточные I и редкие R) определенные в образцах микробных матов (а) и донных осадков (б) озера Нухэ-Нур (прокариотические таксоны, которые лучше всего характеризуют каждый тип субсообщества с помощью баллов LDA).

ванных генов КЕГГ, показала 10 более обогащенных путей в промежуточном и редком субсообществах микробных матов и 14 более обогащенных путей в обильном и редком субсообществах донных осадков (Рис. 3). В субсообществах микробного мата были спрогнозированы гены, связанные с метаболизмом метана, серы, жирных кислот, фиксацией углерода, синтезом и разрушением валина, лейцина и изолейцина, синтезом убихинона и метаболизмом пирувата.

Пути, обогащенные во всех субсообществах донных осадков, были представлены нуклеотидным метаболизмом, метаболизмом аминокислот, азота, биотина, окислительным фосфорилированием, фотосинтезом и пентозофосфатным путем окисления глюкозы. Промежуточное субсообщество донных осадков имело свои особенности. В данном субсообществе было предсказано 11 метаболических путей, в том числе метаболизм серы, который ранее был спрогнозирован в микробном мате.

4. Обсуждение

В статье Jousset et al., 2017 сообщается, что от 1,5 до 28% всех микробов являются «условно редкими таксонами», которые редки в большинстве случаев, но иногда становятся доминирующими. Эти таксоны, которые часто упускаются из виду, могут быть ключом к пониманию формирования и функционирования сообществ (Jousset et al., 2017). В современных исследованиях редкие виды все чаще признаются движущей силой ключевых функций в наземных и водных экосистемах. В первую очередь это связано с тем, что в естественных условиях окружающей среды, редкие виды могут стать важными компонентами в изменяющихся условиях, обеспечивая новые межвидовые взаимодействия для функционирования сообщества (Shade et al., 2014; Fetzer et al., 2015).

До сегодняшнего дня, многочисленные таксоны обильного субсообщества (>1% от общего числа всех последовательностей) составляли основу большей части наших современных представлений

о микробном разнообразии озер Баргузинской котловины (Lavrentyeva et al., 2020; Lavrentyeva et al., 2023). Это исследование дает новое представление о структуре и составе микробных сообществ в экосистеме содового озера Нухэ-Нур. Проведенная дифференциация микробного сообщества на обильные, промежуточные и редкие субсообщества расширили наше понимание состава и структуры исследуемого содового озера Нухэ-Нур. Индексы разнообразия показали наибольший вклад редкого субсообщества в состав микробных матов и донных осадков озера Нухэ-Нур. В целом редкие и промежуточные субсообщества вносят вклад в разнообразие сообщества и обеспечивают пул генетических ресурсов озера Нухэ-Нур, которые могут быть активированы при изменении условий окружающей среды (сезонные изменения температуры, колебания минерализации, pH и другие).

По таксономическому разнообразию наши результаты согласуются с предыдущими исследованиями, показывающими, что доминирующие таксоны обильного субсообщества (>1%) (*Pseudomonadota* и бактерии филогенетической группы CFB) обычно наблюдаются в микробных матах и донных отложениях других содовых озер (Jiang et al., 2006; Szabó et al., 2017). Ранее сообщалось о большом количестве таких бактерий в различных щелочных озерах (Humayoun et al., 2003; Vavourakis et al., 2016; Zhao et al., 2020). Наряду с доминирующими таксонами, присутствие неклассифицированных и некультивируемых прокариот в озере Нухэ-Нур, может указывать на значительную роль этих групп в экосистеме этого озера.

Сравнение значимости различий между субсообществами на уровне семейства в соответствии с установленными критериями скрининга биомаркеров (оценка LDA >4) мы обнаружили *Peptostreptococcaceae* как биомаркер обильного субсообщества для донных осадков. Бактерии семейства *Peptostreptococcaceae* распространены в донных осадках исследуемого нами озера и их доля составила более 1%. Ранее, в работе He et al., 2022 было показано, что представители семейства

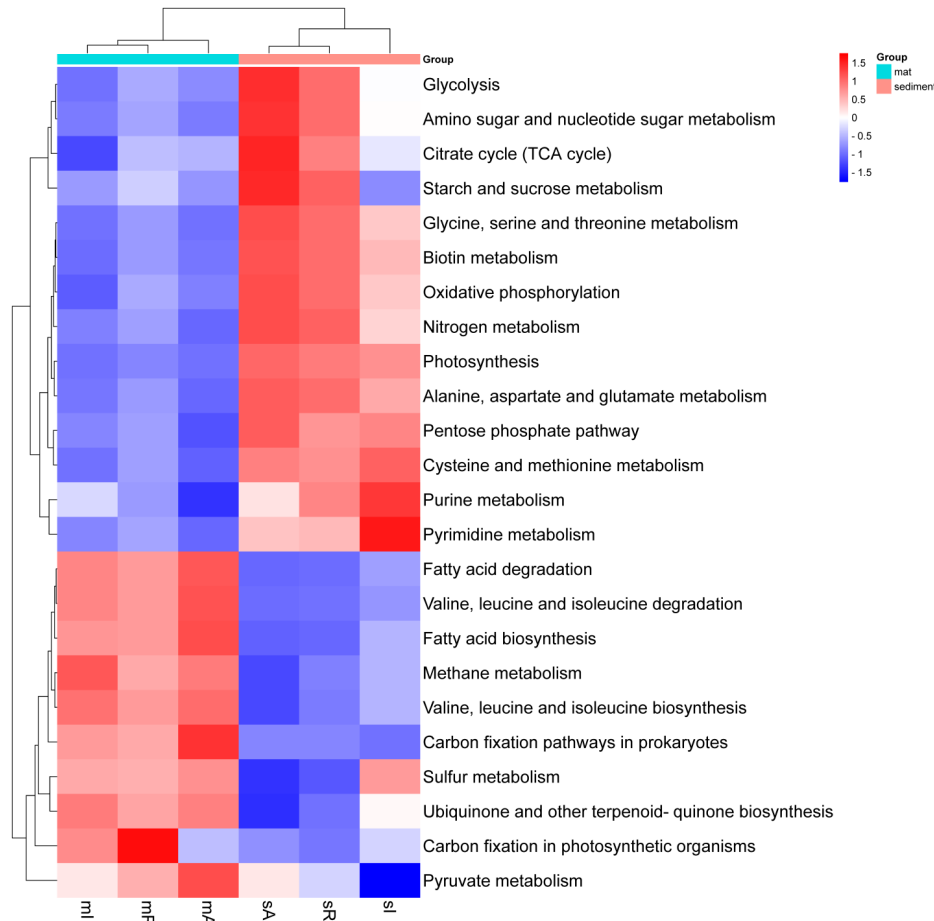


Рис.3. Прогнозируемые потенциальные экологические функции и их относительное обилие в обильном, промежуточном и редком субсообществах содового озера Нухэ-Нур.

Peptostreptococcaceae широко распространены в соленых озерах (соленость > 35г/л) Тибетского плато.

Бактерии, обогащенные в промежуточном субсообществе (0,1-1%) микробного мата и донных осадков были отнесены к *Rhodobacteraceae*, *Spirochaetaceae*, *Clostridiaceae* 2, *Desulfobacteraceae*, *Peptococcaceae*, *Nitiliruptoraceae*, *Chromatiaceae*, *Trueperaceae*, *Cyclobacteriaceae*, SRB2, которые ранее обнаруживались в содовых озерах Кении, Кулундинской степи, Монголии (Sorokin et al., 2004; Rees et al., 2004; Sorokin and Kuenen, 2005; Grant and Jones, 2016; Tandon et al., 2020). Представители редкого субсообщества микробного мата (<0,1%) *Syntrophomonadaceae* филума *Bacillota* могут преобразовывать жирные кислоты, вырабатываемые ферментирующими бактериями, в ацетат, формиат или водород, которые затем могут потребляться метаногенами (Dworkin et al., 2006). Как правило, синтрофные бактерии обнаруживаются при разложении органического вещества и отсутствии неорганических акцепторов электронов.

Аэробные органогетеротрофные *Phycisphaerae* филума *Planctomycetota* также являются биомаркером редкого субсообщества микробного мата (<0,1%). Метаболический анализ *Phycisphaerae* показал, что они способны использовать сложные сахара (Robbins et al., 2016). В настоящее время мало что известно о семействе *Phycisphaerae*, выделенных из соленых озер. Известно, что благодаря полногеномному shotgun sequence выделен изолят

бактерии *Phycisphaerales* PLM2.Bin57 из микробного мата содового озера Канады и зарегистрирован в NCBI (BioSample: SAMN10237425).

Семейство *Pirellulaceae* филума *Planctomycetota* является представителем редкого субсообщества донных осадков (<0,1%) озера Нухэ-Нур. В работе Espín et al., 2021 отмечено, что в донных отложениях стратифицированного соленого озера Испании представители семейства *Pirellulaceae* участвуют в анаммокс-процессах. Представители семейства *Prolixibacteraceae* филума *Bacteroidota* также являются биомаркерами редкого субсообщества в донных осадках и включают грамотрицательные бактерии, которые специализируются на разложении высокомолекулярных соединений в морской среде (Fernandez-Gomez et al., 2013).

Функциональное прогнозирование в микробных сообществах микробных матов и донных осадков озера Нухэ-Нур показало широкое потенциальное разнообразие метаболических путей. Причем редкие субсообщества микробных матов и донных осадков не уступали по разнообразию прогнозируемых функций от обильных субсообществ, что вероятно подтверждает важную роль редких таксонов в стабильности экосистемы в ответ на изменения окружающей среды (Ashley et al., 2012; Lynch and Neufeld, 2015).

Таким образом, проведенные исследования показали, что микробные сообщества озера Нухэ-Нур отличаются высоким таксономическим и

функциональным разнообразием и при этом относительно небольшое количество распространенных таксонов сосуществует со значительной долей редких таксонов. Оценка микробных сообществ с учетом многочисленных, промежуточных и редких субсообществ имеет решающее значение для понимания неоднородной и быстро меняющейся природы экосистем содовых озер в криоаридном климате.

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-24-20050, <https://rscf.ru/project/24-24-20050/>

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Ashley S., Hannes P., Allison S.D. et al. 2012. Fundamentals of microbial community resistance and resilience. *Frontiers in Microbiology* 3:416. DOI: [10.3389/fmicb.2012.00417](https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00417)
- Brouchkov A., Kabilov M., Filippova S. et al. 2017. Bacterial community in ancient permafrost alluvium at the Mammoth Mountain (Eastern Siberia). *Gene* 636: 48–53. DOI: [10.1016/j.gene.2017.09.021](https://doi.org/10.1016/j.gene.2017.09.021)
- Caporaso J.G., Kuczynski J., Stombaugh J. et al. 2010. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data. *Nature Methods* 7: 335–336. DOI: [10.1038/nmeth.f.303](https://doi.org/10.1038/nmeth.f.303)
- Chen L., Hu B.X., Dai H. 2019. Characterizing microbial diversity and community composition of groundwater in a salt-freshwater transition zone. *Science of the Total Environment* 678: 574–584. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2019.05.017](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.017)
- Dworkin M., Falkow S., Rosenberg E. et al. 2006. *The Prokaryotes: Vol. 4: Bacteria: Firmicutes, Cyanobacteria*. New York: Springer Science and Business Media.
- Edgar R.C. 2010. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics* 26(19): 2460–2461. DOI: [10.1093/bioinformatics/btq461](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461)
- Espín Y., Menchén A., Moreno J.L. et al. 2021. Water and sediment bacterial communities in a small Mediterranean, oxygen-stratified, saline lake (Lake Alboraj, SE Spain). *Applied Sciences* 11: 6309. DOI: [10.3390/app11146309](https://doi.org/10.3390/app11146309)
- Fernandez-Gomez B., Richter M., Schuler M. et al. 2013. Ecology of marine Bacteroidetes: a comparative genomics approach. *ISME Journal* 7(5): 1026–1037. DOI: [10.1038/ismej.2012.169](https://doi.org/10.1038/ismej.2012.169)
- Fetzer I., Johst K., Schaewe R. et al. 2015. The extent of functional redundancy changes as species roles shift in different environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 112: 14888–14893.
- Grant W.D., Jones B.E. 2016. Bacteria, archaea and viruses of soda lakes. In: Schagerl M. (Ed.), *Soda lakes of East Africa*. Springer International Publishing Switzerland, pp. 97–148.
- He Y., He L., Wang Z. et al. 2022. Salinity shapes the microbial communities in surface sediments of salt lakes on the Tibetan plateau, China. *Water* 14(24): 4043. DOI: [10.3390/w14244043](https://doi.org/10.3390/w14244043)
- Humayoun S.B., Bano N., Hollibaugh J.T. et al. 2003. Depth distribution of microbial diversity in Mono Lake, a meromictic soda lake in California. *Applied and Environmental Microbiology* 69(2): 1030–42. DOI: [10.1128/AEM.69.2.1030-1042](https://doi.org/10.1128/AEM.69.2.1030-1042)
- Jia Y., Zhao S., Guo W. et al. 2022. Sequencing introduced false positive rare taxa lead to biased microbial community diversity, assembly, and interaction interpretation in amplicon studies. *Environmental Microbiome* 17: 43. DOI: [10.1186/s40793-022-00436-y](https://doi.org/10.1186/s40793-022-00436-y)
- Jiang H.C., Dong H.L., Zhang G.X. et al. 2006. Microbial diversity in water and sediment of Lake Chaka, an athalassohaline lake in northwestern China. *Applied and Environmental Microbiology* 72(6): 3832–3845. DOI: [10.1128/AEM.02869-05](https://doi.org/10.1128/AEM.02869-05)
- Jiao S., Luo Y., Lu M. et al. 2017. Distinct succession patterns of abundant and rare bacteria in temporal microcosms with pollutants. *Environmental Pollution* 225: 497–505. DOI: [10.1016/j.envpol.2017.03.015](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.03.015)
- Jones S.E., Lennon J.T. 2010. Dormancy contributes to the maintenance of microbial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 107(13): 5881–5886. DOI: [10.1073/pnas.0912765107](https://doi.org/10.1073/pnas.0912765107)
- Jousset A., Bienhold C., Chatzinotas A. 2017. Where less may be more: how the rare biosphere pulls ecosystems strings. *ISME Journal* 11(4): 853–862. DOI: [10.1038/ismej.2016.174](https://doi.org/10.1038/ismej.2016.174)
- Lavrentyeva E.V., Erdyneeva E.B., Banzaraktsaeva T.G. et al. 2020. Prokaryotic diversity in the biotopes of the Gudzhirganskoe salinellake (Barguzin valley, Russia). *Microbiology* 89: 359–368. DOI: [10.1134/S0026261720030157](https://doi.org/10.1134/S0026261720030157)
- Lavrentyeva E., Banzaraktsaeva T., Dambaev V. et al. 2023. Taxonomic diversity and functional potential of microbial communities in salt lakes Gudzhirganskoe and Nukhe-Nur (Barguzin depression, Baikal Rift Zone). *Biological Communications* 68(2): 86–96. DOI: [10.21638/spbu03.2023.203](https://doi.org/10.21638/spbu03.2023.203)
- Leininger S., Urich T., Schloter M. et al. 2006. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. *Nature* 442: 806–809. DOI: [10.1038/nature04983](https://doi.org/10.1038/nature04983)
- Lynch Michael D.J., Neufeld J.D. 2015. Ecology and exploration of the rare biosphere. *Nature Reviews Microbiology* 13(4): 217–29. DOI: [10.1038/nrmicro3400](https://doi.org/10.1038/nrmicro3400)
- Pedros-Alió C. 2006. Marine microbial diversity: can it be determined? *Trends in Microbiology* 14: 257–263. DOI: [10.1016/j.tim.2006.04.007](https://doi.org/10.1016/j.tim.2006.04.007)
- Quast C., Pruesse E., Yilmaz P. et al. 2013. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research* 41 (D1): D590–D596. DOI: [10.1093/nar/gks1219](https://doi.org/10.1093/nar/gks1219)
- Rees H.C., Grant W.D., Jones B.E. et al. 2004. Diversity of Kenyan soda lake alkaliphiles assessed by molecular methods. *Extremophiles* 8: 63–71. DOI: [10.1007/s00792-003-0361-4](https://doi.org/10.1007/s00792-003-0361-4)
- Robbins S.J., Evans P.N., Parks D.H. et al. 2016. Genome-centric analysis of microbial populations enriched by hydraulic fracture fluid additives in a coal bed methane production well. *Frontiers in Microbiology* 7: 731. DOI: [10.3389/fmicb.2016.00731](https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00731)
- Sang S.L., Zhang X.Y., Dai H. et al. 2018. Diversity and predictive metabolic pathways of the prokaryotic microbial community along a groundwater salinity gradient of the Pearl River Delta, China. *Scientific Reports* 8: 1–11. DOI: [10.1038/s41598-018-35350-2](https://doi.org/10.1038/s41598-018-35350-2)
- Sauret C., Séverin T., Vétion G. et al. 2014. Rare biosphere bacteria as key phenanthrene degraders in coastal seawaters. *Environmental Pollution* 194: 246–253. DOI: [10.1016/j.envpol.2014.07.024](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.07.024)
- Schloss P.D., Handelsman J. 2006. Introducing SONS, a tool for operational taxonomic unit-based comparisons of microbial community memberships and structures. *Applied and Environmental Microbiology* 72(10): 6773–6779. DOI: [10.1128/AEM00474-06](https://doi.org/10.1128/AEM00474-06)

- Shade A., Jones S.E., Caporaso J.G. et al. 2014. Conditionally rare taxa disproportionately contribute to temporal changes in microbial diversity. *Mbio* 5: e01371–01314.
- Simon M., Grossart H.P., Schweitzer B. et al. 2002. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology* 28: 175–211. DOI: [10.3354/ame028175](https://doi.org/10.3354/ame028175)
- Sjöstedt J., Koch-Schmidt P., Pontarp M. et al. 2011. Recruitment of members from the rare biosphere of marine bacterioplankton communities after an environmental disturbance. *Applied and Environmental Microbiology* 78: 1361–1369. DOI: [10.1128/AEM.05542-11](https://doi.org/10.1128/AEM.05542-11)
- Sorokin D., Gorlenko V., Namsaraev B. et al. 2004. Prokaryotic communities of the north-eastern Mongolian soda lakes. *Hydrobiologia* 522: 235–248. DOI: [10.1023/B:HYDR.0000029989.73279.e4](https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000029989.73279.e4)
- Sorokin D.Y., Kuenen J.G. 2005. Chemolithotrophic haloalkaliphiles from soda lakes. *FEMS Microbiology Ecology* 52(3): 287–295. DOI: [10.1016/j.femsec.2005.02.012](https://doi.org/10.1016/j.femsec.2005.02.012)
- Sorokin D.Y., Berben T., Denise E. et al. 2014. Microbial diversity and biogeochemical cycling in soda lakes. *Extremophiles* 8(5). DOI: [10.1007/s00792-014-0670-9](https://doi.org/10.1007/s00792-014-0670-9)
- Szabó A., Korponai K., Kerepesi C. et al. 2017. Soda pans of the Pannonian steppe harbor unique bacterial communities adapted to multiple extreme conditions. *Extremophiles* 21(3):639–649. DOI: [10.1007/s00792-017-0932-4](https://doi.org/10.1007/s00792-017-0932-4)
- Tandon K., Baatar B., Chiang P.W. et al. 2020. A large-scale survey of the bacterial communities in lakes of western Mongolia with varying salinity regimes. *Microorganisms* 4: 8(11): 1729. DOI: [10.3390/microorganisms8111729](https://doi.org/10.3390/microorganisms8111729)
- Vavourakis C.D., Ghai R., Rodriguez-Valera F. et al. 2016. Metagenomic insights into the uncultured diversity and physiology of microbes in four hypersaline soda lake brines. *Frontiers in Microbiology* 7: 211. DOI: [10.3389/fmicb.2016.00211](https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00211)
- Wenkai Y., Hongmei M., Guitao S. et al. 2017. Independent shifts of abundant and rare bacterial populations across East Antarctica glacial foreland. *Frontiers in Microbiology* 8: 1534. DOI: [10.3389/fmicb.2017.01534](https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01534)
- Zhang H., Xing D., Wu Y. et al. 2023. Editorial: Microbial ecology and function of the aquatic systems. *Frontiers in Microbiology*. 15(13): 1109221. DOI: [10.3389/fmicb.2022.1109221](https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1109221)
- Zhang Y., Wu G., Jiang H. et al. 2018. Abundant and rare microbial biospheres respond differently to environmental and spatial factors in Tibetan hot springs. *Frontiers in Microbiology* 9: 2096. DOI: [10.3389/fmicb.2018.02096](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02096)
- Zhao D., Zhang S., Xue Q. et al. 2020. Abundant taxa and favorable pathways in the microbiome of soda-saline lakes in inner Mongolia. *Frontiers in Microbiology* 24(11): 1740. DOI: [10.3389/fmicb.2020.01740](https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01740)