

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА МЕТАНА В ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНОМ
СООБЩЕСТВЕ СОДОВОГО ОЗЕРА ГОРЧИНА 1
(КУЛУНДИНСКАЯ СТЕПЬ, АЛТАЙСКИЙ КРАЙ)

© 2023 г. О. С. Самылина^а, *, А. Ю. Меркель^а, Н. В. Пименов^а

^аИнститут микробиологии им. С.Н. Виноградского, ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва, 119071 Россия

*e-mail: olga.samyлина@gmail.com

Поступила в редакцию 16.11.2022 г.

После доработки 19.11.2022 г.

Принята к публикации 20.11.2022 г.

Исследована суточная динамика содержания метана в придонной фототрофной биомассе мелко-водного содового озера Горчина 1 с соленостью в период проведения работ 30 г/л. В сообществе доминировали нитчатые цианобактерии, но формирования слоистого мата не происходило. Выявлено максимальное значение содержания метана до 202.4 нмоль $\text{CH}_4/\text{см}^3$ в утренние часы, что значительно превышало ночные показатели (28.9–42.8 нмоль $\text{CH}_4/\text{см}^3$). Сопоставление данных по содержанию метана с относительной численностью цианобактерий, метаногенных архей и метанотрофных бактерий в течение суток указывает на то, что активные процессы цикла метана в содовых озерах происходят не только в осадках, но и в придонных цианобактериальных сообществах. Содержание метана в биомассе такого сообщества является результатом баланса между процессами его выделения метаногенами, потребления метанотрофными бактериями и естественной дегазацией. Предполагается, что утренний пик содержания метана связан с выделением диазотрофными цианобактериями водорода, который стимулирует развитие и активность гидрогенотрофных метаногенов рода *Methanocalculus*.

Ключевые слова: суточная динамика, метан, содовое озеро, цианобактерии, метаногены, метанотрофы

DOI: 10.31857/S0026365622600778, **EDN:** AVQZZF

Содовые озера южной Сибири уже несколько десятилетий являются классическим объектом изучения микробных сообществ, адаптированных к жизни в полиэкстремофильных условиях — при повышенных значениях pH и высокой минерализации с преобладанием натриевых солей карбоната/бикарбоната (Труды..., 2007; Sorokin et al., 2014, 2015c). Гидрохимический режим озер этого типа в континентальных районах с умеренным климатом крайне нестабилен и напрямую зависит от меняющихся климатических параметров, наблюдаемых в разные сезоны и годы (среднемесячное количество осадков, температурный режим и т.д.). Недавно опубликованы метагеномные и метатранскриптомные исследования таксономического и функционального разнообразия микробных сообществ содовых озер, локализованных на разных континентах (Vavourakis et al., 2018; Zorz et al., 2019; Vanda et al., 2021; Pellegrinetti et al., 2022). Эти работы демонстрируют, с одной стороны, высокое сходство географически далеких галоалкалофильных сообществ, а с другой — значительное влияние солёности на их состав и функционирование.

Терминальная фаза разложения органического вещества в содовых озерах происходит преимущественно при участии сульфатредуцирующих микроорганизмов, активность которых определяется как высокой продуктивностью содовых озер, так и содержанием сульфатов, часто превышающим их концентрацию в морских местобитаниях (Sorokin et al., 2011). Однако повышенное содержание метана, наблюдаемое в осадках многих содовых озер, свидетельствует о протекании также и активных процессов метаногенеза (Sorokin et al., 2015a). В содовых озерах выявлены все четыре известные катаболические пути образования метана: гидрогенотрофный, ацетокластический, метилотрофный и миксотрофный (метил-редуцирующий), причем общая солёность и температура являются ключевыми факторами, определяющими активность метаногенных архей в этих экосистемах (Sorokin et al., 2015a, 2022).

Наряду с метаногенами, в содовых озерах обнаружены алкалофильные метанотрофные бактерии, осуществляющие процесс окисления метана

(Khmelenina et al., 2000; Sorokin et al., 2014, 2015c). Наиболее активен этот процесс в содовых озерах при значениях pH 9–10 и концентрации ионов Na^+ ниже 1.5 М. В аэробном поверхностном слое осадков таких озер обычно доминируют метанотрофы I типа, относящиеся к группе гаммапротеобактерий *Methylomicrobium*–*Methylotuvimicrobium*, способные сохранять метаболическую активность при низком содержании кислорода. В последние годы метанотрофные бактерии I типа детектируются молекулярными методами в восстановленных осадках и бескислородных водах меромиктических водоемов. Предполагается, что в таких условиях для окисления метана метанотрофы могут использовать другие акцепторы электронов, помимо кислорода (нитраты, нитриты), и/или поддерживать активность при тесном взаимодействии с оксигенными фототрофами (см. обзор Каллистова и соавт., 2017 и ссылки в нем).

Таким образом, по имеющимся на сегодняшний день данным в осадках содовых озер с умеренной соленостью (до 100 г/л) происходят активные процессы круговорота метана, в котором участвуют разнообразные метаногенные археи и метанотрофные бактерии I типа.

В последние годы стали появляться работы, которые связывают образование метана в аэробной водной толще различных озер с прямой конверсией углекислоты в метан оксифототрофами (см. обзор Vizić et al., 2020 и ссылки в нем; Thottathil et al., 2022). Возможность протекания такого процесса в содовых озерах в настоящее время не выявлена. Напротив, для низкоминерализованного (около 8 г/л) меромиктического содового озера Соначи (Восточно-Африканская рифтовая долина, Кения), где в аэробных слоях воды на фоне цианобактериального цветения обнаружена необычайно высокая концентрация биогенного метана (до 156 мкмоль/л), было показано, что его образование связано с развитием гидрогенотрофных и ацетокластических метаногенов во взвешенных частицах (Fazi et al., 2021). Отмечая связь высокой концентрации метана с цветением цианобактерий, авторы этой работы не анализировали суточную динамику содержания метана в воде. Таким образом, вопрос о концентрациях, продуцентах и закономерностях появления метана в воде содовых озер остается практически неизученным.

В этой связи целью нашей работы стало изучение *in situ* суточной динамики метана в цианобактериальных сообществах мелководного содового озера Горчина 1 в Кулундинской степи и поиск корреляций с динамикой численности прокариот, вовлеченных в процессы образования и окисления метана.

Озеро Горчина 1 (51°40'19" N 79°54'20" E) входит в группу из четырех небольших озер, окру-

женных сосновым бором и расположенных в Михайловском районе Алтайского края. Экспериментальную работу проводили в начале июля 2019 г. Соленость определяли портативным рефрактометром ATAGO ATCS/MillE (Япония), значения pH – с помощью полевого потенциометра-кондуктометра “WTW” (Германия). Общую карбонатную щелочность определяли методом титрования 1 М раствором HCl. Интенсивность освещения измеряли с помощью люксметра ТКА-ЛЮКС (НТП “ТКА”, Россия). Объектом исследования служило придонное фототрофное сообщество, развивавшееся на мелководье у уреза воды (рис. 1). Образцы биомассы отбирали в течение суток в 00:00, 04:00, 08:00, 12:00, 16:00 и 20:00. В каждой точке времени биомассу брали непосредственно из озера в одной и той же локации.

Морфологическое разнообразие фототрофных микроорганизмов в природных образцах изучали в нативных препаратах под световым микроскопом Jenaval (“Carl Zeiss”, Германия). Идентификацию доминирующих цианобактерий производили морфологически с учетом генетических данных, полученных нами как ранее (Namsaraev et al., 2018), так и в данном исследовании. Содержание хлорофилла *a* (хлф *a*) в биомассе определяли аналогично предыдущим исследованиям (Namsaraev et al., 2018).

Для измерения содержания метана 1 мл биомассы фототрофного сообщества (в двух повторностях для каждой точки времени) помещали в пенициллиновый флакон объемом 20 мл, сразу фиксировали формалином в конечной концентрации 3.7% и герметично закрывали резиновой пробкой с алюминированным колпачком. Фиксированные образцы транспортировали в лабораторию, где измеряли содержание метана на хроматографе Кристалл-2000-М (ЗАО СКБ “Хроматэк”, Россия) с пламенно-ионизационным детектором. Полученные значения пересчитывали в нмоль $\text{CH}_4/\text{см}^3$ с учетом объема газовой фазы пенициллинового флакона.

Образцы фототрофного сообщества для экстракции ДНК и получения метагеномов отбирали одновременно с остальными. Биомассу помещали во флаконы объемом 60 мл, хранили и транспортировали в лабораторию в охлажденном виде. Выделение тотальной ДНК из природных образцов, а также последующий метагеномный анализ проводили по ранее описанной методике (Yakimov et al., 2022). Долю отдельных представителей прокариот в микробном сообществе вычисляли по соотношению покрытия прочтениями их геномов.

Статистический анализ данных (средние значения \pm стандартные отклонения, коэффициенты корреляции Спирмена (ρ)) проводили с использо-

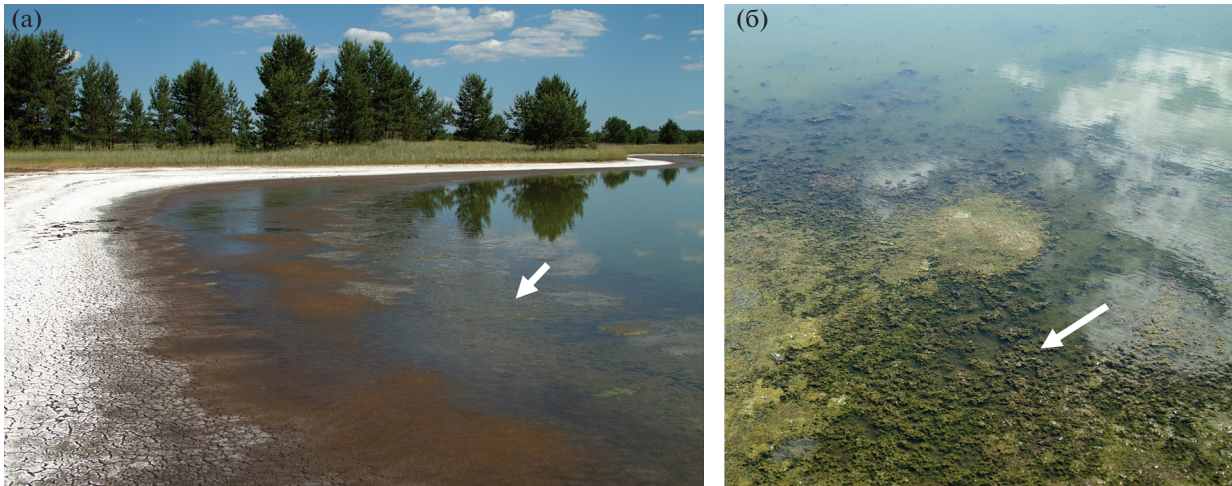


Рис. 1. Содовое озеро Горчина 1 в июле 2019 г.: (а) – общий вид; (б) – рыхлое придонное фототрофное сообщество. Стрелками отмечена исследованная фототрофная биомасса: локализация относительно береговой линии (а); общий вид биомассы, использованной для измерений (б).

ванием он-лайн калькулятора: <https://ncalculators.com/statistics/>.

Общая соленость воды озера в момент проведения исследования составила 30 г/л, общая щелочность – 0.4 моль-экв/л, значение рН – 10.52. По данным многолетних наблюдений (2005–2022 гг.) для озера Горчина 1 характерен широкий диапазон изменений общей солености (30–400 г/л) и общей щелочности (0.4–5.9 моль-экв/л). До 2018 г. рапа озера соответствовала статусу гиперсоленого водоема с общим содержанием солей более 85 г/л (Namsaraev et al., 2018). Но в 2018 г. мы наблюдали сильное распреснение, когда общая соленость снизилась до 30 г/л, что повлекло за собой значительные изменения в составе фототрофных сообществ (Горленко и соавт., 2020). В 2019 г. общая соленость не изменилась, и озеро второй год наблюдений находилось в стадии минимальной минерализации за весь многолетний период мониторинга.

В день проведения измерений стояла малооблачная погода, и интенсивность солнечного освещения в течение суток изменялась от 0 до 96.3 клк (рис. 2). В первой половине дня (в 08:00 и 12:00) в точке сбора образцов в планктоне озера наблюдали цветение цианобактерий с доминированием *Limnospira (Arthrospira) fusiformis* и *Anabaenopsis isatchenkoi*, которое исчезло во второй половине дня (16:00 и 20:00) и отсутствовало ночью и ранним утром (0:00, 4:00). На дне вдоль береговой линии наблюдали скопление толстого слоя рыхлой фототрофной биомассы с преобладанием бентосных цианобактерий (рис. 1) и доминированием негетероцистных нитчатых *Nodosilinea* sp., *Sodalinema* (ранее *Geitlerinema*) sp. и гетероцистных cf. *Trichormus* sp. Метагеномный анализ показал, что доля цианобактерий в анализировавшихся мик-

робных сообществах в течение суток варьировала от 17.32 до 32.11% (табл. 1), при этом преобладали геномные последовательности, принадлежащие *Nodosilinea* sp. (от 14.93 до 21.48%). Относительная численность цианобактерий в образцах, собранных в разное время суток, значимо коррелировала с интенсивностью солнечного света ($\rho = 0.7263$), что может говорить об активной поведенческой адаптации этих кислородных фототрофов к изменениям физико-химических условий в течение дня. Интересно, что в образцах не выявлено значимой линейной корреляции между численностью цианобактерий и содержанием хлф *a* ($\rho = -0.3553$), что может быть объяснено как вкладом эукариот (в образцах обнаружены эвгленовые водоросли), так и присутствием неактивного (“мертвого”) хлорофилла или его производных.

Важно отметить, что, несмотря на доминирование нитчатых цианобактерий, в озере не происходило образования слоистых цианобактериальных матов, аналогичных галофильным. Биомасса исследуемого цианобактериального сообщества была рыхлой и достаточно однородной, то есть не имела резких физико-химических градиентов, которые обусловлены слоистостью бентосных микробных матов. Кроме того, развитие этого рыхлого сообщества происходило на мелководье недалеко от уреза воды (рис. 1). Глубина озера здесь составляла всего несколько сантиметров, что позволяет предположить в целом аэробные условия в дневное время. Визуальных изменений в придонной фототрофной биомассе в течение дня не наблюдали. Содержание хлф *a* в образцах не коррелировало с интенсивностью солнечного света ($\rho = 0.0475$), что позволило нам использовать этот критерий для количественных оценок биомассы. Ее плотность в собранных образцах имела сопоставимые

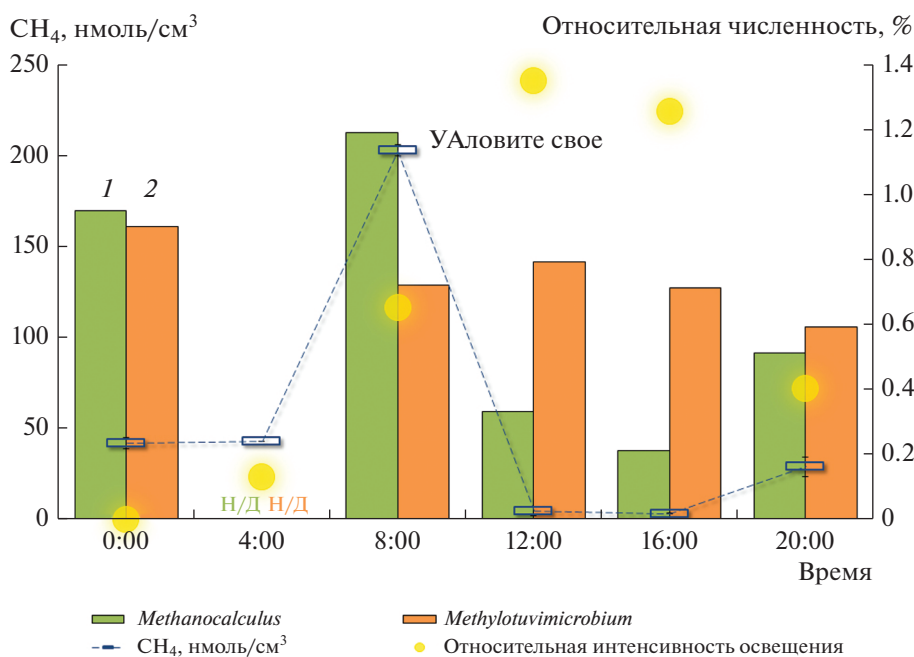


Рис. 2. Содержание метана и относительная численность метаногенных архей (1) и метанотрофных бактерий (2) в придонной фототрофной биомассе озера Горчина 1 в течение суток (июль 2019 г.). В точке 04:00 метагеномный анализ не проводили (н/д – нет данных). Относительная интенсивность освещения приведена вне осей ординат и отражает изменение интенсивности солнечного освещения в течение суток, где минимальное значение соответствует 0 клк (00:00, полночь), а максимальное – 96.3 клк (12:00, полдень) (подробнее см. в табл. 1).

значения (табл. 1) и составляла в среднем 46.8 ± 11.8 мкг хлф a/cm^3 .

Содержание метана в образцах придонной фототрофной биомассы изменялось в течение дня (рис. 2, табл. 1). Ночью и ранним утром оно составляло в среднем 42.2 ± 2.5 нмоль CH_4/cm^3 . Утром в 8:00 был зафиксирован пик (202.4 ± 3.1 нмоль CH_4/cm^3), после чего произошло резкое снижение содержания метана в придонной биомассе, которое в 12:00 и 16:00 составило в среднем 3.8 ± 2.3 нмоль CH_4/cm^3 . Вечером в 20:00 содержание метана снова увеличилось (28.9 ± 5.4 нмоль CH_4/cm^3), хотя еще не достигло ночных и раннеутренних значений. Содержание метана и хлф a в образцах линейно не коррелировало ($r = 0.03358$), т.е. изменения в содержании метана нельзя напрямую связать с разной плотностью образцов (разной биомассой сообщества в 1 мл образца). Отметим, что содержание метана имело умеренную отрицательную корреляцию с численностью цианобактерий ($r = -0.6484$), то есть наши данные не позволяют линейно связать выделение метана в данном эксперименте с прямой фотосинтетической активностью цианобактерий, как это предполагается для некоторых других экосистем (Bižić et al., 2020; Thottathil et al., 2022).

Метагеномный анализ выявил в изучаемых образцах геномные последовательности, относящиеся к гидрогенотрофным метаногенным археям

рода *Methanocalculus* и метанотрофным бактериям рода *Methylo-tuvimicrobium*. Из полученных данных удалось лишь частично восстановить геном *Methanocalculus* – 22.8% полноты сборки по оценке CheckM (Parks et al., 2015) и 0% контаминации. Полученные фрагменты генома, однако, содержали как частичную последовательность гена 16S рРНК (1040 п.о., 99.9% сходства с *Methanocalculus alkaliphilus* AMF2^T (Sorokin et al., 2015b); рис. 3), так и частичную последовательность гена *mcrA* (425 п.о., 98.82% сходства с *Methanocalculus alkaliphilus* AMF2^T). Более того, полученные фрагменты генома имеют уровень ANI с геномом *Methanocalculus alkaliphilus* AMF2^T 99.11%, т.е. можно с уверенностью говорить, что выявленный нами организм является штаммом именно этого вида.

Геном представителя *Methylo-tuvimicrobium* удалось собрать более полно (70% полноты сборки; 2.5% контаминации). Фрагментов гена 16S рРНК в нем обнаружить не удалось, однако с помощью программного обеспечения для геномной классификации GTDB-Tk v2 (Chaumeil et al., 2022) он был однозначно классифицирован как представитель рода *Methylo-tuvimicrobium*. Этот же вывод подтверждается анализом гена *pmoA*: 97.54% сходства к “*Methylo-tuvimicrobium buryatense*” 5GB1С по фрагменту длиной 448 п.о. Эти два генома имеют уровень ANI 90%, то есть, вероятно, относятся к разным, хотя и близкородственным видам. Стоит

Таблица 1. Некоторые параметры, измеренные в ходе эксперимента, и их взаимосвязь

Время	Интенсивность естественного освещения, клк	Хлф a , мкг/см ³ (среднее \pm ст. откл.)	CH ₄ , нмоль/см ³ (среднее \pm ст. откл.)	Относительная численность, %		
				цианобактерии (суммарно)	<i>Methanocalculus</i>	<i>Methylo-tuvimicrobium</i>
00:00	0	42.5 \pm 1.7	41.6 \pm 3.0	19.74	0.95	0.90
04:00	9.4	32.5 \pm 12.0	42.8 \pm 0.1	Н/д	Н/д	Н/д
08:00	46.5	49.4 \pm 2.3	202.4 \pm 3.1	17.32	1.19	0.72
12:00	96.3	41.7 \pm 10.3	4.5 \pm 2.6	32.11	0.33	0.79
16:00	89.7	47.0 \pm 3.9	3.1 \pm 0.3	23.65	0.21	0.71
20:00	28.7	67.7 \pm 11.8	28.9 \pm 5.4	20.99	0.51	0.59
Коэффициент корреляции	X_1	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	Y_5
Спирмена (ρ)		$\rho = 0.0475$	$\rho = -0.2131$	$\rho = 0.7263$	$\rho = -0.6762$	$\rho = -0.1955$
между наборами данных X_n и Y_n *	X_2		Y_2	Y_3	Y_4	Y_5
			$\rho = 0.03358$	$\rho = -0.3553$	$\rho = -0.0621$	$\rho = -0.8646$
			X_3	Y_3	Y_4	Y_5
				$\rho = -0.6484$	$\rho = 0.8497$	$\rho = -0.0567$
				X_4	Y_4	Y_5
					$\rho = -0.7333$	$\rho = 0.1278$

* Значения ρ (по модулю) соответствуют степени линейной корреляции: до 0.2 – очень слабой, 0.2–0.5 – слабой, 0.5–0.7 – средней, 0.7–0.9 – высокой, свыше 0.9 – очень высокой.

отметить, что ближайшие родственники обнаруженных нами метаногенного и метанотрофного микроорганизмов ранее были выделены также из содовых озер (Kaluzhnaya et al., 2001; Sorokin et al., 2015b).

На основе оценки покрытия прочтениями генома представителя рода *Methylo-tuvimicrobium* было показано, что в течение суток его доля в микробном сообществе изменялась незначительно (табл. 1) и в среднем составила $0.74 \pm 0.11\%$. Линейная корреляция численности *Methylo-tuvimicrobium* с содержанием метана, численностью цианобактерий и интенсивностью солнечного света не выявлена (табл. 1). Доля *Methanocalculus* в микробном сообществе в течение суток изменялась более выражено (рис. 2, табл. 1), положительно коррелировала с содержанием метана ($\rho = 0.8497$)

и отрицательно – с относительной численностью цианобактерий ($\rho = -0.7333$). Таким образом, можно предположить, что метан, который содержится в биомассе придонных фототрофных сообществ, не поступает из анаэробных осадков, а производится метаногенными археями, развивающимися непосредственно в составе фототрофного сообщества с доминированием оксифототрофов, в первую очередь цианобактерий.

Полученные нами данные показывают, что активные процессы цикла метана, обусловленные жизнедеятельностью метаногенных архей и метанотрофных бактерий, происходят не только в осадках содовых озер, но и в цианобактериальных сообществах, развивающихся в аэробной воде на мелководье. Причем относительная численность микроорганизмов, участвующих в этих процессах, различна в

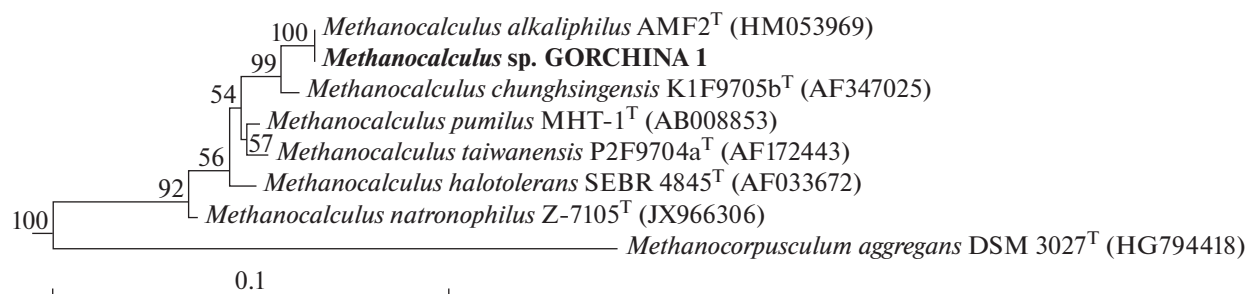


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное на основании сравнительного анализа последовательностей гена 16S рРНК с использованием алгоритма maximum likelihood и bootstrap анализа (1000 повторов, значения ниже 50% не показаны).

разное время суток. Ночью в отсутствие фотосинтетической активности в цианобактериальном сообществе складываются микроаэробные—анаэробные условия, и происходит постепенное увеличение численности метаногенов. По нашим наблюдениям этот процесс начинается после 16:00 и длится до рассвета, при этом в сообществе поддерживается относительно стабильная концентрация метана. Содержание метана в биомассе является результатом баланса процессов его выделения метаногенами, потребления метанотрофами и естественной дегазации в атмосферу. Наши данные не позволяют оценить скорости этих процессов и их вклад в результирующую концентрацию метана. Особо следует отметить пик содержания метана в 8:00, пятикратно превышающий ночные и раннеутренние значения. Причиной его появления может служить выделение диазотрофными цианобактериями водорода, который стимулирует развитие и активность гидрогенотрофных метаногенов рода *Methanocalculus*. Известно, что сообщества цианобактерий *Nodosilinea* sp., *Sodalinema* sp. и cf. *Trichormus* sp., преобладавших в исследованных образцах, способны к светозависимой азотфиксации (Namsaraev et al., 2018). Физико-химические условия, сложившиеся в утреннее время должны быть благоприятны для такого рода взаимодействия: интенсивность солнечного света постепенно увеличивается и активирует светозависимую фиксацию азота цианобактериальным сообществом, но, вместе с тем, еще не происходит насыщения воды фотосинтетическим кислородом в той степени, которая способна ингибировать активность метаногенов, развивающихся, преимущественно, в анаэробных микронишах. Такое ингибирование, по-видимому, могло наступить к полудню, когда интенсивность солнечного света достигла пика, а относительная численность цианобактерий в сообществе увеличилась. Одновременно с этим произошло снижение концентрации метана в биомассе фототрофного сообщества вследствие аэробного окисления метана метанотрофами рода *Methylotheobacterium*.

Представленные в данной работе результаты и объяснения натуральных наблюдений носят предварительный характер и, безусловно, в дальнейшем требуют получения подтверждений. Кроме того, представляют интерес вопросы, связанные с особенностями суточной динамики микробных процессов при различной солености, которая, как было сказано выше, существенно влияет на состав и функционирование микробных сообществ содовых озер. Работы по изучению суточной динамики микробных процессов в цианобактериальных сообществах содовых озер предполагается продолжить с использованием хроматографических, радиоизотопных и геномных методов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Ш.А. Бегматову (ФИЦ Биотехнологии РАН) и М.А. Синетовой (ИФР РАН) за помощь при получении первичных данных в полевых условиях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Обработка и анализ данных выполнен при поддержке проекта РНФ № 22-14-00038 и госзадания ФИЦ Биотехнологии РАН.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит результатов исследований, в которых в качестве объектов использовали люди или животные.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горленко В.М., Брянцева И.А., Самылина О.С., Ашихмин А.А., Синетова М.А., Кострикина Н.А., Козьяева В.В. Аноксигенные нитчатые фототрофные бактерии в микробных сообществах содовых озер Кулундинской степи (Алтайский край) // Микробиология. 2020. Т. 89. С. 688–699.
- Gorlenko V.M., Bryantseva I.A., Samylyna O.S., Ashikhmin A.A., Sinetova M.A., Kostrikina N.A., Kozyaeva V.V. Filamentous anoxygenic phototrophic bacteria in microbial communities of the Kulunda Steppe soda lakes (Altai Krai, Russia) // Microbiology (Moscow). 2020. V. 89. P. 697–707.
- Каллистова А.Ю., Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Пименов Н.В. Образование и окисление метана прокариотами // Микробиология. 2017. Т. 86. С. 661–683.
- Kallistova A.Y., Merkel A.Y., Tarnovetskii I.Y., Pimenov N.V. Methane formation and oxidation by prokaryotes // Microbiology (Moscow). 2017. V. 86. P. 671–691.
- Труды Института микробиологии им. С.Н. Виноградского. Вып. 14. Алкалофильные микробные сообщества / Под ред. В.Ф. Гальченко. М.: Наука, 2007. 398 с. Proceedings of Winogradsky Institute of Microbiology. V. 14. Alkaliphilic microbial communities / Ed. by Galchenko V.F. M.: Nauka, 2007. 398 p.
- Хмеленина В.Н., Ешинимаяев Б.Ц., Калюжная М.Г., Троценко Ю.А. Потенциальная активность окисления метана и аммония метанотрофными сообществами содовых озер Южного Забайкалья // Микробиология. 2000. Т. 69. С. 553–558.
- Khmelenina V.N., Eshinimaev B.T., Kalyuzhnaya M.G., Trotsenko Y.A. Potential activity of methane and ammonium oxidation by methanotrophic communities from the soda lakes of Southern Transbaikalia // Microbiology (Moscow). 2000. T. 69. P. 460–465.
- Banda J.F., Zhang Q., Ma L., Pei L., Du Z., Hao C., Dong H. Both pH and salinity shape the microbial communities of the lakes in Badain Jaran Desert, NW China // Sci. Total Environ. 2021. V. 791. Art. 148108.

- Bižić M., Grossart H.-P., Ionescu D.* Methane Paradox // eLS / John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, 2020. P. 1–11. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0028892>
- Chaumeil P.A., Mussig A.J., Hugenholtz P., Parks D.H.* GTDB-Tk v2: memory friendly classification with the Genome Taxonomy Database // Bioinformatics. 2022. Art. btac672. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btac672>
- Fazi S., Amalfitano S., Venturi S., Pacini N., Vazquez E., Olaka L.A., Tassi F., Crognale S., Herzsprung P., Lechtenfeld O.J., Cabassi J., Capecchiacci F., Rossetti S., Yakimov M.M., Vaselli O., Harper D.M., Butturini A.* High concentrations of dissolved biogenic methane associated with cyanobacterial blooms in East African lake surface water // Commun. Biol. 2021. V. 4. Art. 845. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02365-x>
- Kaluzhnaya M., Khmelenina V., Eshinimaev B., Suzina N., Nikitin D., Solonin A., Lin J.L., McDonald I., Murrell C., Trotsenko Y.* Taxonomic characterization of new alkaliphilic and alkalitolerant methanotrophs from soda lakes of the Southeastern Transbaikal region and description of *Methylobacterium buryatense* sp. nov. // Syst. Appl. Microbiol. 2001. V. 24. P. 166–176.
- Namsaraev Z., Samylyna O., Sukhacheva M., Borisenko G., Sorokin D., Tourova T.* Effect of salinity on diazotrophic activity and microbial composition of phototrophic communities from Bitter-1 soda lake (Kulunda Steppe, Russia) // Extremophiles. 2018. V. 22. P. 651–663.
- Parks D.H., Imelfort M., Skennerton C.T., Hugenholtz P., Tyson G.W.* CheckM: assessing the quality of microbial genomes recovered from isolates, single cells, and metagenomes // Genome Res. 2015. V. 25. P. 1043–1055.
- Pellegrinetti T.A., Cotta S.R., Sarmiento H., Costa J.S., Delbaje E., Montes C.R., Camargo P.B., Barbiero L., Rezend-Filho A.T., Fiore M.F.* Bacterial communities along environmental gradients in tropical soda lakes // Microb. Ecol. 2022. <https://doi.org/10.1007/s00248-022-02086-6>
- Sorokin D.Y., Abbas B., Geleijnse M., Pimenov N.V., Sukhacheva M.V., van Loosdrecht M.C.* Methanogenesis at extremely haloalkaline conditions in the soda lakes of Kulunda Steppe (Altai, Russia) // FEMS Microbiol. Ecol. 2015a. V. 91. Art. fiv016.
- Sorokin D.Y., Abbas B., Merkel A.Y., Rijpstra W.I.C., Damsté J.S.S., Sukhacheva M.V., van Loosdrecht M.C.M.* *Methanosalsum natronophilum* sp. nov., and *Methanocalculus alkaliphilus* sp. nov., haloalkaliphilic methanogens from hypersaline soda lakes // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2015b. V. 65. P. 3739–3745.
- Sorokin D.Y., Banciu H.A., Muyzer G.* Functional microbiology of soda lakes // Curr. Opin. Microbiol. 2015c. V. 25. P. 88–96.
- Sorokin D.Y., Berben T., Melton E.D., Overmars L., Vavourakis C.D., Muyzer G.* Microbial diversity and biogeochemical cycling in soda lakes // Extremophiles. 2014. V. 18. P. 791–809.
- Sorokin D.Y., Kuenen J.G., Muyzer G.* The microbial sulfur cycle at extremely haloalkaline conditions of soda lakes // Front. Microbiol. 2011. V. 2. Art. 44.
- Sorokin D.Y., Merkel A.Y., Abbas B.* Ecology of *Methanonaeronarchaeia* // Environ. Microbiol. 2022. Jun 21. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.16108>
- Thottathil S.D., Reis P.C.J., Prairie Y.T.* Magnitude and drivers of oxic methane production in small temperate lakes // Environ. Sci. Technol. 2022. V. 56. P. 11041–11050.
- Vavourakis C.D., Andrei A.-S., Mehrshad M., Ghai R., Sorokin D.Y., Muyzer G.* A metagenomics roadmap to the uncultured genome diversity in hypersaline soda lake sediments // Microbiome. 2018. V. 6. Art. 168. P. 1–18.
- Yakimov M.M., Merkel A.Y., Gaisin V.A., Pilhofer M., Messina E., Hallsworth J.E., Klyukina A.A., Tikhonova E.N., Gorklenko V.M.* Cultivation of a vampire: “*Candidatus Absconditococcus praedator*” // Environ. Microbiol. 2022. V. 24. P. 30–49.
- Zorz J.K., Sharp C., Kleiner M., Gordon P.M.K., Pon R.T., Dong X., Strous M.* A shared core microbiome in soda lakes separated by large distances // Nat. Commun. 2019. V. 10. Art. 4230.

Diurnal Methane Dynamics in the Cyanobacterial Community of Soda Lake Bitter 1 (Kulunda Steppe, Altai Krai)

O. S. Samylyna^{1, *}, A. Yu. Merkel¹, and N. V. Pimenov¹

¹Winogradsky Institute of Microbiology, Research Center of Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: olga.samylyna@gmail.com

Received November 16, 2022; revised November 19, 2022; accepted November 20, 2022

Abstract—The diurnal dynamics of methane content in the near-bottom phototrophic biomass of the shallow soda Lake Bitter 1 (Gorchina 1) with a salinity of 30 g/L during the study period was investigated. The community was dominated by filamentous cyanobacteria, although no layered mat was formed. The maximum value of methane content up to 202.4 nmol CH₄/cm³ was revealed in the morning hours, which significantly exceeded the night values (28.9–42.8 nmol CH₄/cm³). Comparison of data on the content of methane with the relative abundance of cyanobacteria, methanogenic archaea, and methanotrophic bacteria during the twenty-four hours indicated that active processes of the methane cycle in soda lakes occurred not only in the sediments, but also in the near-bottom cyanobacterial communities. Methane content in the biomass of such a community is the result of a balance between the processes of its release by methanogens, consumption by methanotrophic bacteria, and natural degassing. It is assumed that the morning peak of methane content is associated with the release of hydrogen by diazotrophic cyanobacteria, which stimulates the development and activity of hydrogenotrophic methanogens of the genus *Methanocalculus*.

Keywords: diurnal dynamics, methane, soda lake, cyanobacteria, methanogens, methanotrophs