

УДК 577+579+550.72

PACS 87.23.–n

АРХЕЙНЫЕ СООБЩЕСТВА МЕРЗЛЫХ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ПОРОД МОРСКОГО ГЕНЕЗИСА НА ПОБЕРЕЖЬЕ о. ЗАПАДНЫЙ ШПИЦБЕРГЕН

© 2021 г. Е.С. Караевская^{1,2*}, Н.Э. Демидов¹, В.С. Казанцев³, И.М. Елизаров⁴,
А.Г. Калошин⁵, А.Л. Петров⁵, Д.С. Карлов⁶, Л. Ширрмайстер⁷, А.А. Белов⁸, С. Веттерих⁷

¹ Государственный научный центр Российской Федерации «Арктический и антарктический научно-исследовательский институт», г. Санкт-Петербург, Россия

² Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН, г. Москва, Россия

³ Институт физики атмосферы имени А.М. Обухова РАН, г. Москва, Россия

⁴ Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН, Институт микробиологии имени С.Н. Виноградского РАН, г. Москва, Россия

⁵ Научно-аналитический центр, Апрелевское отделение Всероссийского научно-исследовательского геологического нефтяного института, Московская обл., г. Апрелевка, Россия

⁶ Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии, г. Санкт-Петербург; г. Пушкин, Россия

⁷ Институт Альфреда Вегенера Центра полярных и морских исследований имени Гельмгольца, отдел исследований вечной мерзлоты, г. Потсдам, Германия

⁸ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, факультет почвоведения, г. Москва, Россия

*e-mail: katya_k_s@mail.ru

Поступила в редакцию 30.09.2020 г.; после доработки 18.07.2021 г.

Принята к публикации 20.07.2021 г.

Аннотация. Исследовано разнообразие домена Archaea образцов вечной мерзлоты, полученных при бурении мерзлых четвертичных отложений морского генезиса на восточном побережье залива Гренфьорд о. Западный Шпицберген. Исследование основано на анализе V4 региона гена 16S рРНК, проведенного с помощью секвенирования нового поколения. Это вторая часть работы по изучению прокариотного состава мерзлоты о. Западный Шпицберген, первая часть посвящена домену Bacteria. Основными обнаруженными филумами домена Archaea были *Euryarchaeota*, *Bathyarchaeota*, *Thaumarchaeota* и *Asgardarchaeota*. В результате филогенетического анализа доминирующих оперативных таксономических единиц были обнаружены представители метаногенных метан- и аммоний-окисляющих архей, а также гетеротрофных архей. Метаногенные археи филума *Euryarchaeota* класса *Methanobacteria* обнаружены в мерзлоте спорного генезиса, тогда как метаноокисляющие археи класса *Methanomicrobia* порядка *Methanosarcinales* были обнаружены в морской мерзлоте м. Финнесет: группа ANME-2a, -2b – в слоях 8.6 и 11.7 м, а группа ANME-2d (*Candidatus Methanoperedens*) – в слое 6.5 м. Аммонийокисляющие археи филума *Thaumarchaeota* присутствовали во всех типах мерзлоты, при этом порядок *Nitrososphaerales* был обнаружен в мерзлоте спорного генезиса, а порядок – *Nitrosopumilales* в морской мерзлоте и в мерзлоте спорного генезиса. Представители филума *Bathyarchaeota* были обнаружены в стратиграфически наиболее древних исследуемых образцах. Суперфилум *Asgardarchaeota* был встречен исключительно в слоях мерзлоты с морским генезисом и представлен филумами *Lokiarchaeota*, *Thorarchaeota* и еще одной, не идентифицированной нами группой, принадлежащей к этому суперфилуму. Присутствие в мерзлоте первой морской террасы м. Финнесет на глубине 11.7 м метана, этилена и этана, а также состав архейного сообщества этой толщи дают основание предполагать, что до замерзания в ней присутствовали микробиологические процессы анаэробного окисления метана, вероятно, поступавшего из третичных пород. Полученные результаты как этой, так и предыдущей нашей работы представляют мерзлоту Шпицбергена как богатый архив генетической информации малоизученных прокариотных групп.

Keywords: о. Западный Шпицберген, вечная мерзлота, морские осадки, домен Archaea, V4 регион гена 16S рРНК, метан.

DOI: <https://doi.org/10.21455/GPB2021.3-2>

Цитирование: Караевская Е.С., Демидов Н.Э., Казанцев В.С., Елизаров И.М., Калошин А.Г., Петров А.Л., Карлов Д.С., Ширрмайстер Л., Белов А.А., Веттерих С. Архейные сообщества мерзлых четвертичных пород морского генезиса на побережье о. Западный Шпицберген // Геофизические процессы и биосфера. 2021. Т. 20, № 3. С. 20–38. <https://doi.org/10.21455/GPB2021.3-2>

ВВЕДЕНИЕ

Архипелаг Шпицберген – уникальный регион Арктики, где фиксируются быстрые процессы, связанные с потеплением климата. Согласно метеорологическим данным по пос. Лонгйира, среднегодовая температура воздуха в течение XX в. повысилась примерно с -9 до -4 °C [Humlum et al., 2003]. Площадь ледников в окрестностях поселений Лонгйир и Баренцбург уменьшилась примерно в 2 раза с 1936 по 2017 г. [Чернов, Муравьев, 2018]. Вечная мерзлота Шпицбергена – наиболее теплая в высоких широтах благодаря отепляющему влиянию течений и воздушных масс, переносимых из Атлантики Западным Шпицбергенским течением. В 2016 г. в рамках создания криосферного полигона Российского научного центра в районе рудника Баренцбург на восточном берегу зал. Гренфьорд были пробурены скважины для изучения структурных особенностей вечной мерзлоты и мониторинга ее температуры [Демидов и др., 2016; Demidov et al., 2019]. Скважинами вскрыты прибрежно-морские мерзлые отложения, замёрзшие в позднем плейстоцене и голоцене после выхода из-под уровня моря.

Данное исследование является продолжением работ по всестороннему изучению вечной мерзлоты в районе рудника Баренцбург в части ее микробиологической характеристики. Сравнительное микробиологическое исследование арктических систем «морская вода – морские отложения» и «наземная мерзлота – подводная мерзлота» показывает различия между доминирующими в них группами прокариот. Для домена Archaea при переходе от морской воды к морским отложениям наблюдалось увеличение доли порядков *Methanomicrobia* и *Methanococci* и уменьшение порядка *Methanobacteria* филума *Euarchoaeota*, а также значительное увеличение доли *Thermoprotei* (*Crenarchaeota*) и появление порядка *Thermoplasmata* (*Euryarchaeota*) [Hamdan et al., 2013].

Доминирующими группами домена Archaea в вечной мерзлоте в районе м. Мамонтов Клык (западная часть моря Лаптевых) возрастом около 2500 лет являются анаэробные метаногенные аммонийокисляющие и метанокисляющие археи [Mitzscherling et al., 2019]. В вечной мерзлоте бух. Буор-Хая (юг моря Лаптевых) преобладают группы метаногенных и метанокисляющих архей [Winkel et al., 2018]. В Западной Субантарктике, в южной части Атлантического океана, исследование состава архей мерзлоты о. Кинг-Джордж возрастом около 7500 лет, богатой микробным метаном, с использованием областей v3–v5 и v1–v5 гена 16S рРНК показало преобладание метаногенных и аммонийокисляющих архей [Караевская и др., 2014]. При исследовании двухметровой толщи морских осадков северо-западного шельфа арх. Шпицберген с неперпендикулярной эмиссией метана были обнаружены представители *Crenarchaeota* – Miscellaneous Crenarchaeotal Group (в верхней части исследуемой толщи), а также *Euarchoaeota* – группы ANME-1, анаэробно окисляющих метан архей (в нижней части толщи) [Treude et al., 2020]. В биопленках из скважин, пробуренных в морских газогидратных пинго примерно в 50 км к юг–юго-западу от о. Южного Мыса арх. Шпицберген, были обнаружены метанокисляющие археи класса *Methanomicrobia* групп ANME-1a и -b филума *Euryarchaeota*, представители недавно открытого порядка *C. Methanofastidiosales*, осуществляющие

метилотрофный метаногенез [Vanwonterghem et al., 2016], представители филума *Bathyarchaeota*, предположительно способные к метаногенезу [Evans et al., 2015], и представители филумов *Thermoplasmata* и *Woesearchaeota* [Gründer et al., 2019]. Исследования разнообразия архей древних морских мерзлых пород на арх. Шпицберген с использованием метода секвенирования нового поколения, согласно литературным источникам, до настоящего времени не проводилось.

Целью нашей работы было охарактеризовать многолетнемерзлые прибрежные морские отложения, охватывающие весь высотный и возрастной диапазон лестницы морских террас в районе Баренцбурга, с помощью методов анализа V4 региона гена 16S рРНК для получения представления о структуре архейных сообществ и о микробиологических процессах, происходивших в морских осадках до их замерзания на длительное время. Данная работа представляет собой вторую часть исследования, посвященную домену Archaea, первая была посвящена домену Bacteria (см. публикацию [Караевская и др., 2021]).

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследовании использовались керны вечной мерзлоты из скв. 1 (78.02289° с.ш., 14.29845° в.д., 2 м над ур. моря), пробуренной в устье р. Грен, скв. 2 (78.09504° с.ш., 14.24096° в.д., 75.5 м. над ур. моря) и скв. 5 (78.09856° с.ш., 14.23299° в.д., 43 м над ур. моря), пробуренных на южном берегу залива Исфьорд, а также скв. 7 (78.04703° с.ш., 14.21962° в.д., 8 м над ур. моря), пробуренной на м. Финнесет (рис. 1). Отложения представлены песками, супесями, суглинками и глинами прибрежно-морского генезиса (рис. 2), которые накапливались под уровнем моря в позднем плейстоцене и голоцене, а затем, при резком падении относительно уровня моря, выходили на поверхность, промерзали и покрывались маломощным покровом континентальных отложений различного генезиса [Svendsen, Mangerud, 1997; Forman et al., 2004].

Среднегодовая температура скв. 2 (25.09.2018 г. – 25.08.2019 г.) на глубине 5.5 м составила -2.17 °C, а однократное измерение (12.09.2016 г.) температуры скв. 7 на глубине 12.5 м показало температуру -0.87 °C [Демидов и др., 2020]. Несмотря на то что в современную эпоху эти отложения являются мерзлыми, образцы с глубин менее 3 м могли оттаять во время голоценового потепления, когда глубина сезонного протаивания превышала современную. В случае скв. 1 кратковременное повышение уровня моря могло вызвать временное оттаивание отложений, которые в настоящее время являются мерзлотой [Salvigsen, Høgvard, 2005; Соловьева и др., 2018]. Образцы, взятые для исследования мерзлоты с помощью метода секвенирования нового поколения, были обозначены номерами согласно номерам скважин и глубинам отбора (S1-1, S2-4, S5-3, S7-7, S7-9 и S7-12).

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Отбор проб. Бурение проводилось в августе–сентябре 2016 г. буровой установкой УКБ 12/25 (завод бурового оборудования им. В.В. Воровского, г. Екатеринбург, Россия) без промывки и добавления

химических реагентов. Использовались тонкостенные колонковые трубы с внешним диаметром от 76 до 112 мм. После очистки поверхности мерзлых сегментов керна стерильным скальпелем образцы помещали в стерильные пакеты (Whirl-Pak®, Nasko, США) и хранили при температуре от -4 до -10 °С. 28 октября 2016 г. образцы были доставлены в лабораторию ЛИКОС (ГНЦ РФ «Арктический и антарктический научно-исследовательский институт»), где хранились в морозильной камере при температуре -18 °С до анализа (октябрь 2016 г. – февраль 2020 г.).

Анализ концентрации монооксида углерода, диоксида углерода, метана и этилена. Для анализа газов нами была выбрана скв. 7, поскольку она является наиболее глубокой (12 м) и обильной по образцам для газоотбора из мерзлоты. Газовую фазу образцов мерзлоты отбирали с помощью дегазации методом head-space в шприцах объемом 150 мл [Alperin, Reeburgh, 1985]. Анализ концентрации оксида углерода, диоксида углерода, метана, этилена и этана проводили на хроматографе «Хроматэк-Кристалл 5000» с насадочной и капиллярной колонками при температуре в термостате колонки по изотерме 80 °С (НИЦ «Курчатовский институт» – ИРЕА (Научно-исследовательский институт химических реактивов и особо чистых химических веществ), г. Москва, Россия).

Использовались три детектора: ПИД-1 (для оксидов углерода и метана) и ПИД-2 (для углеводородов C₂–C₄), температура обоих составляла 200 °С; РТА – для определения азота, кислорода и водорода (температура – 160 °С). Расход газа сравнения (гелий) составил 15 мл/мин. Газ-носитель – гелий (99.9999 %), давление – 25 кПа. Расход водорода – 25 мл/мин, расход воздуха – 500 мл/мин. Используемые газовые смеси: O₂/CO/CO₂/CH₄/N₂/He с мольной долей компонентов (ppm) 2.2/2.2/2.3/2.3/2.6/остаток и 7.8/ 7.7/7.6/7.7/7.6/остаток соответственно, C₂H₄, C₂H₂, C₂H₆, C₃H₆, C₃H₈,

i-C₄H₁₀/*n*-C₄H₁₀, N₂ с мольной долей компонентов (%) 0.00105/0.00097/0.00108/0.00104/0.00105/0.00111/0.00107/остаток соответственно.

Выделение ДНК, подготовка и секвенирование библиотек ампликонов. ДНК из образцов выделяли с помощью набора Fast DNA Spin Kit for Soil согласно методике производителя (MP Biomedicals, США). Концентрацию измеряли на флуориметре Qubit 2.0 с набором реагентов dsDNA HS reagent KIT (Invitrogen™, США). Библиотеки ампликонов были созданы с помощью ПЦР (полимеразная цепная реакция) с универсальными праймерами для области V4 в соответствии с ранее описанной методологией [Fadrosh et al., 2014] в Институте микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН. Праймеры были выбраны для наиболее объективного соотношения доменов бактерий и архей: 515F (5'-GTGBCAGCMGCCGCGGTAA-3') [Hugert et al., 2014] и Pro-mod-805R (5'-GACTACNVGGGTMTCTAATCC-3') [Меркель и др., 2019].

Секвенирование проводили на системе MiSeq (Illumina, США) в лаборатории «Biospark» (г. Москва; г. Троицк, Россия) с использованием реакции Miseq Reagent Micro KITv2, считывающей 150 нуклеотидов с каждого конца. Каждый образец был прочитан в двух повторностях, включая контрольные образцы реагентов и лабораторного воздуха, используемые для вычитания загрязняющих последовательностей из исследуемого образца. Всего получено 164 843 последовательности.

Биоинформатический и статистический анализ. Демультимплексирование, а также последующую обработку и анализ последовательностей проводили с использованием соответствующих алгоритмов в программе QIIME 2 ver 2019.1 [Bolyen et al., 2019]. Оперативные таксономические единицы (OTE) идентифицировали с помощью программ SILVAngs 1.4 pipeline (<https://ngs>).

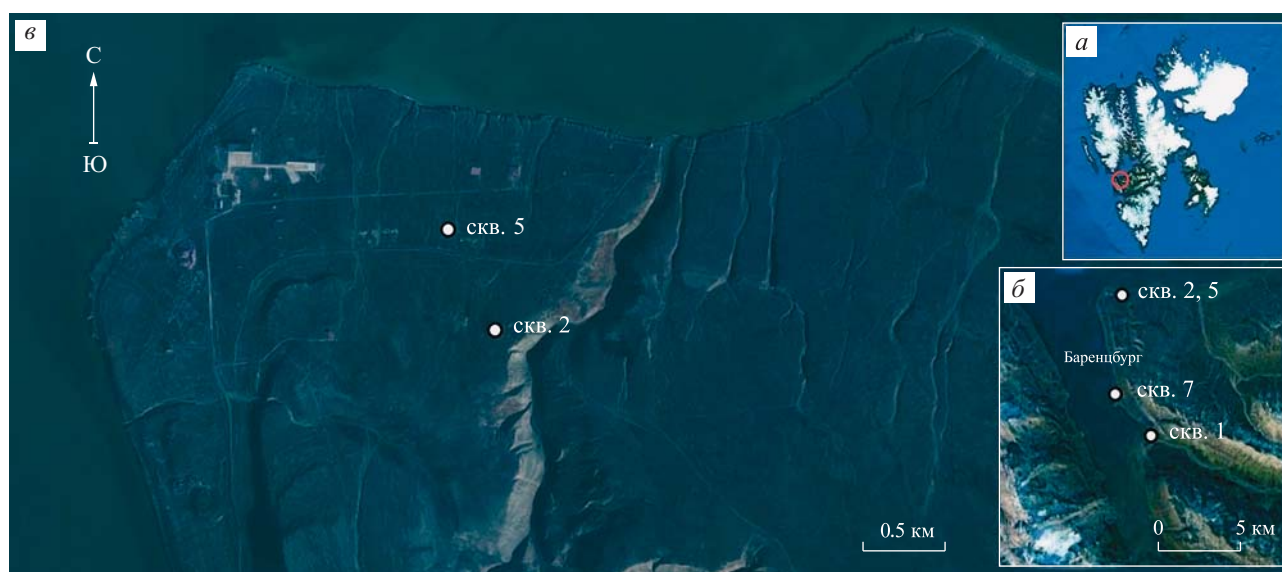


Рис. 1. Местоположение изучаемой территории на арх. Шпицберген (а), спутниковый снимок криосферного полигона в Баренцбурге и расположение на нем скважин 1, 2, 5 и 7 (б) и точное расположение скв. 2 и 5 (в) (по [Караевская и др., 2021])

Использованы карты, выложенные на сайтах <https://google.ru/maps> и <https://toposvalbard.npolar.no>

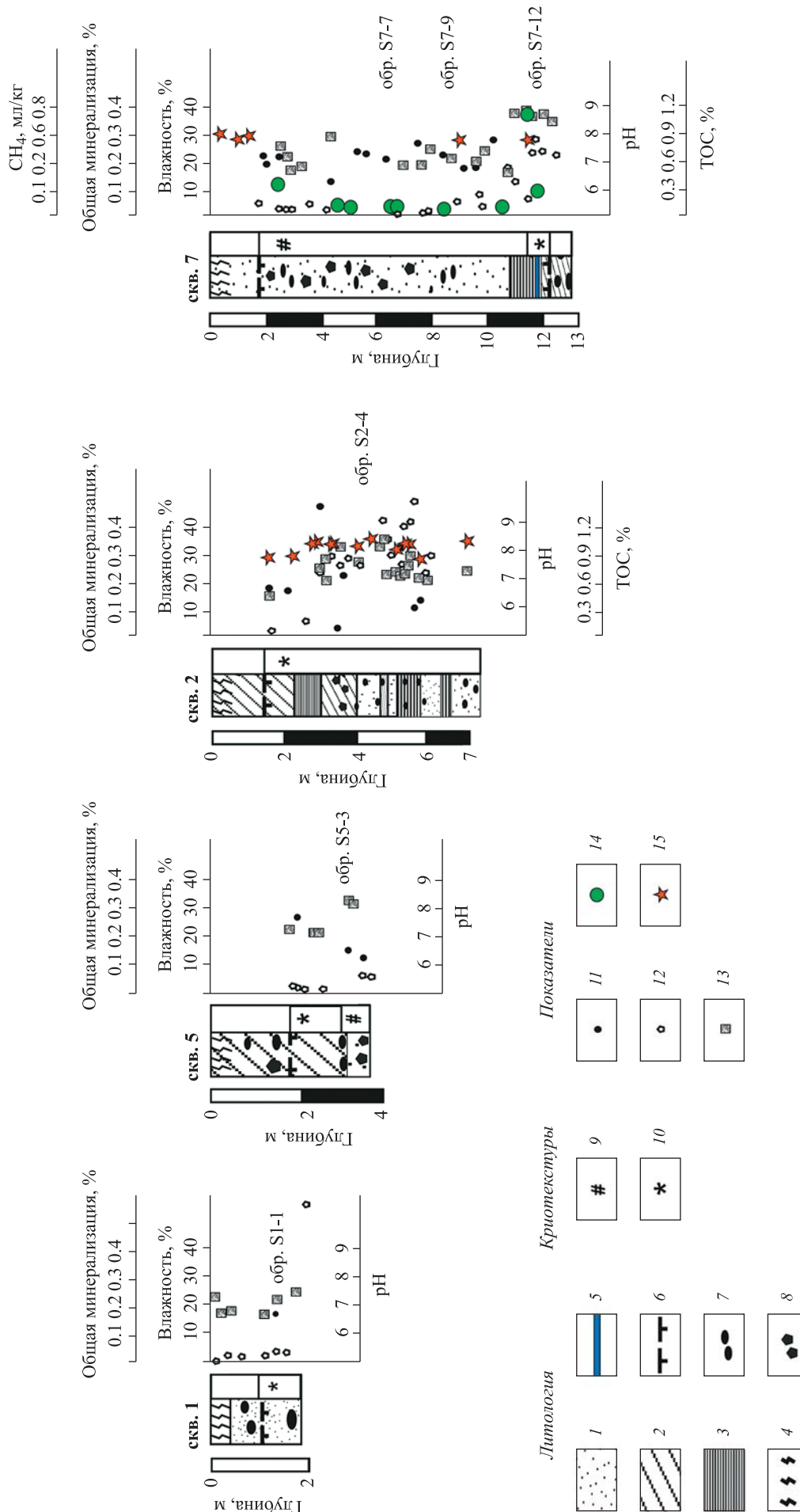


Рис. 2. Криолитологические колонки скважин и некоторые биогеохимические параметры изученных образцов (по [Демидов и др., 2016; Караевская и др., 2021])
 1 – песок и супесь; 2 – суглинок; 3 – глина; 4 – почва; 5 – лед; 6 – граница вечной мерзлоты; 7 – включения гальки и дресвы; 8 – включения гравия; 9 – массивная криотекстура; 10 – шпиревая криотекстура; 11 – влажность; 12 – общая минерализация; 13 – pH; 14 – CH_4 ; 15 – TOS

arb-silva.de/silvangs/) и BLAST (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Все индексы рассчитывались для ненормированных данных.

Индекс покрытия ампликоновых библиотек рассчитывался по формуле

$$C = 1 - n/N_i,$$

где n – количество ОТЕ, представленных одним ампликоном; N – общее количество ампликонов [Good, 1953].

Индекс Чао1 [Chao, 1984] рассчитывался по формуле

$$\text{Чао1} = S_{\text{obs}} + (a^2/2b),$$

где S_{obs} – идентифицированное количество фило типов (ОТЕ); a – количество фило типов (ОТЕ), представленных одним ампликоном; b – количество фило типов, представленных двумя ампликонами.

Индекс Шэннона–Уивера [Мэггаран, 1992] вычислялся по формуле

$$H' = -\sum_i p_i \ln p_i,$$

где p_i – относительная численность i -го фило типа (ОТЕ).

Относительное обилие двух технических повторностей было объединено для анализа архейного сообщества методом пузырьковых диаграмм (рис. 3). Анализ основных компонентов и кластерный анализ выполняли с помощью статистического пакета Past3 [Hammer et al., 2001] с использованием алгоритма невзвешенных

парных групп со средним арифметическим (UPGMA) и индекса евклидова расстояния.

Размещение нуклеотидных последовательностей в GenBank. Последовательности V4 региона гена 16S рРНК были помещены в базу данных (Gen Bank) Национального центра биотехнологической информации (National Center for Biotechnological Information, NCBI), г. Бересд, США, как bioproject PRJNA625477.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Метан и другие углеродсодержащие газы в скважинах в районе м. Финнесет. Содержание метана в скважинах составляло от 0.09029 до 0.48315 мл/кг (табл. 1), а концентрация диоксида углерода была примерно в 58–98 раз выше концентрации метана и в 2.2–5.8 раза выше концентрации монооксида углерода. В обр. S7-12 были обнаружены этилен и этан в концентрациях, сопоставимых с содержанием метана (см. табл. 1).

Профилирование области V4 16S рРНК. Геномную ДНК удалось выделить из всех образцов: в концентрациях от 0.1 до 0.8 нг/мкл для образцов скважин 1 и 7 и около 0.02 нг/мкл – для образцов скважин 2 и 5. Содержание архейной ДНК в общей прокариотной ДНК не превышало 1 % (табл. 2). Всего выявлено 44 ОТЕ домена Archaea (все они являлись доминирующими, $\geq 1\%$): 7, 5, 7, 8, 1 и 16 для образцов S1-1, S2-4, S5-3, S7-7, S7-9 и S7-12 соответственно (табл. 3).

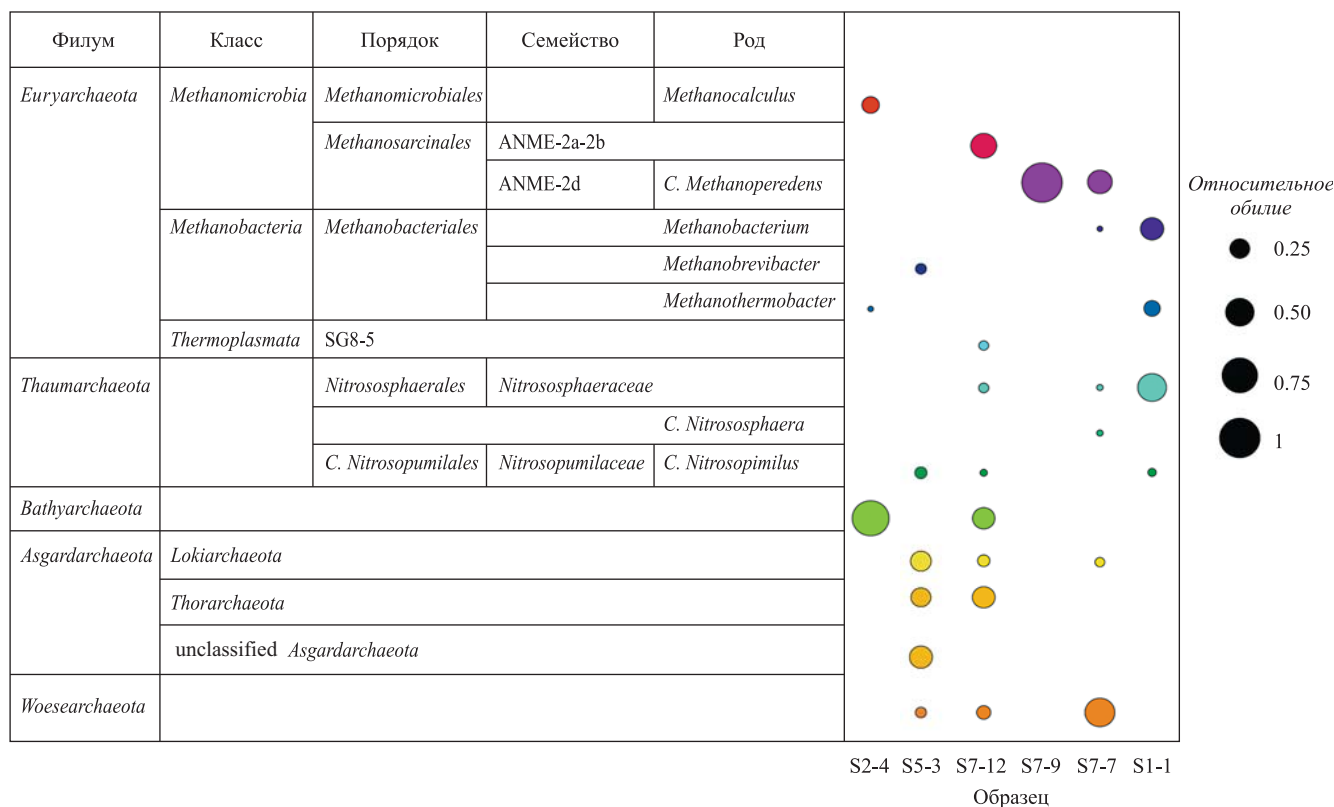


Рис. 3. Относительное обилие таксонов внутри домена Archaea (в долях от общего содержания архей в изученных образцах)

Кружки – среднее значение относительной численности таксономических групп по двум техническим повторностям

Таблица 1. Концентрации углеродсодержащих газов в кернах скв. 7, измеренные на хроматографе «Хроматэк-Кристалл 5000»

Глубина, м	Образец	Концентрация, мл/кг				
		CO	CO ₂	CH ₄	C ₂ H ₄	C ₂ H ₆
4.5		5.76202	13.46128	0.14902	н.ч.п.*	н.ч.п
6.5	S7-7	1.94538	8.84039	0.09029	н.ч.п	н.ч.п
11.7	S7-12	4.85901	28.13825	0.48315	0.29511	0.74120

* н.ч.п – ниже чувствительности прибора.

Таблица 2. Характеристики ампликоновых библиотек в исследуемых образцах (содержание ДНК архей, общее количество полученных последовательностей и ОТЕ в образцах, индексы покрытия и разнообразия)

Скважина	Глубина образца, м	Образец	Archaea, %	ОТЕ, число	Ампликоны, количество	Индекс Гулда, %	Индекс Шэннона-Уивера, %	Индекс Чао1, %
1	1.3	S1-1	0.04	3338±427	30404±5471	96.3±4.3	5.0±0.1	8540±1156
2	4.2	S2-4	1.00	164±18	6678±604	98.3±1.1	2.5±0.1	857±761
5	3.1	S5-3	0.02	531±56	19829±4061	98.7±0.1	2.8±0.1	1207±387
	6.5	S7-7	0.02	783±60	14899±2308	98.2±0.1	4.7±0.1	1239±142
7	8.6	S7-9	1.00	96±35	164±32	53.6±9.6	4.1±0.6	452±169
	11.7	S7-12	0.14	799±23	10274±549	96.8±0.4	4.3±0.1	1242±83

Домен Archaea был представлен филумами *Euryarchaeota* (5.6–100 %), *Bathyarchaeota* (22.1–81.0 %), *Thaumarchaeota* (5.6–54.0 %), *Asgardarchaea* (6.3–79.2 %) и *Woesearchaeota* (5.6–52.2 %) (рис. 4, 5). Метаногенные археи обнаружены в образцах S1-1, S2-4, S5-3 и S7-7 и представлены четырьмя родами: *Methanocalculus*, *Methanobacterium*, *Methanobrevibacter* и *Methanothermobacter*. Класс *Methanobacteria* филума *Euryarchaeota* оказался наиболее разнообразным в изученных образцах. Его представители обнаружены в образцах из всех скважин.

Так, в обр. S1-1 32.7 % приходилось на род *Methanobacterium* и 15.4 % – на род *Methanothermobacter*. Это единственный из шести образцов, в котором доля метаногенных архей превышала 20 % и составила 46 %. Род *Methanobacterium* обнаружен как единственный представитель метаногенных архей в обр. S7-7. Род *Methanothermobacter* также обнаружен в обр. S2-4. Род *Methanobrevibacter* был единственным представителем метаногенов в обр. S5-3. Класс *Methanomicrobium* представлен в исследованных образцах родом *Methanocalculus* и обнаружен только в обр. S2-4, где он составил 18 % от сообщества архей. Класс *Thermoplasmata* представлен группой SG8-5 и обнаружен только в обр. S7-12 (2.8 %).

В скв. 7 были обнаружены представители порядка *Methanosarcinales*, относящиеся к археям, участвующим в анаэробном окислении метана: группы ANME-2a, -2b (обр. S7-9 – 100 %, обр. S7-12 – 30.3 %) и -2d (*Candidatus Methanoperedens*) (обр. S7-7 – 36.1 %).

Филум *Bathyarchaeota* был обнаружен в образцах S2-4 (80.6%) и S7-12 (17.8 %). Представители аммонийоокисляющих архей филума *Thaumarchaeota* порядка *Nitrososphaerales* присутствовали в образцах S1-1 (50.0 %), S7-7 (3.6 %), S7-12 (5.6 %), а порядка *Nitrosopumilales* – в образцах S1-1 (3.9 %), S5-3 (10.0 %), S7-12 (2.8 %). Внутри *Asgardarchaeota superfila* обнаружены представители филума *Lokiarchaeota* (обр. S5-3 – 22.2 %, обр. S7-7 – 6.8 %, обр. S7-12 – 12.2 %), *Candidatus Thorarchaeota* (обр. S5-3 – 27.7 %, обр. S7-12 – 29.3 %) и неклассифицируемых по гену 16S рРНК *Asgardarchaeota* (обр. S5-3 – 33.3 %).

Представители *Lokiarchaeota* в обр. S5-3, *Candidatus Thorarchaeota*, а также неклассифицируемые *Asgardarchaeota* в образцах S5-3 и S7-12 были идентифицированы в том числе благодаря филогенетическому дереву, на котором они формировали единый кластер с высоким (84–99 %) уровнем поддержки с представителями филума *Lokiarchaeota* из образцов S7-7 и S7-12 (см. рис. 4). Филум *Woesearchaeota* из суперфилума DPANN обнаружен в образцах S5-3 (3.9 %), S7-7 (52.2 %) и S7-12 (9.4 %).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Содержание углеродсодержащих газов в мерзлоте м. Финнесет. Присутствие этилена и этана в обр. S7-12 может объясняться как природным составом газовой фазы, поднимающейся через мерзлоту к поверхности из коренных пород, так и анаэробными процессами расщепления этилена археями до этана

Таблица 3. Идентификация полученных ОТЕ представителей домена Archaea по базе данных NCBI

Номер ОТЕ	% от общего числа ампликонов архей	Филум, семейство	Ближайшие ОТЕ и/или типовые штаммы (% сходства, номер в Генбанке)	Место обнаружения	Источник
AS1-1-1	32.70±24.47	<i>Euryarchaeota</i> , <i>Methanobacteriales</i>	(100 % LN796335) <i>Methanobacterium lacus 17A1</i> ^T (99.6% NR_117917)	Источник природного газа, г. Беркаут, Нидерланды	[Timmers et al., 2016]
AS1-1-2	26.79±2.52	<i>Thaumarchaeota</i> , <i>Nitrososphaeraceae</i>	(99.6–100 % KP905836) <i>Nitrososphaera viennensis</i> EN76 ^T (95.6–96.0 % NR_134097)	Глубоководные отложения пресного озера, Франция	[Zeglin et al., 2016]
AS1-1-3	23.22±2.52	<i>Thaumarchaeota</i> , <i>Nitrososphaeraceae</i>	(99.6–100 % JX099326) <i>Nitrososphaera viennensis</i> EN76 ^T (95.6–96.0 % NR_134097)	Почва на поствулканической пирокластической поверхности, о. Касагочный, Аляска	[Stieglmeier et al., 2014]
AS1-1-4*	15.39±21.76	<i>Euryarchaeota</i> , <i>Methanobacteriales</i>	<i>Methanothermobacter thermautotrophicus</i> Delta H ^T (99.6 % NR_074260)	Минеральная почва, 6000 м над ур. моря, пустыня Атакама, Чили	[Lynch et al., 2012]
AS1-1-5*	3.85±5.44	<i>Thaumarchaeota</i> , <i>Candidatus Nitrosopumilus</i>	(99.6 % JQ224980) <i>Nitrosopumilus oxycлинае</i> HCE1 ^T (98.0 % NR_159207)	Почва, г. Вена, Австрия	[Stieglmeier et al., 2014]
AS2-4-1	80.59±5.54	<i>Candidatus Bathyarchaeota</i>	(99.6–100 % JN876885) archaeon isolate 218F3-36 ^T (97.0–97.5 % MH268269)	Сточные воды, Германия	[Smith et al., 1997]
AS2-4-2	18.01±7.53	<i>Euryarchaeota</i> , <i>Methanomicrobiales</i>	<i>Methanocaldococcus pumilus</i> MHT-1 ^T (99.6–100 % NR_028148)	Океанические воды зал. Саанич, ст. S3, глубина 100 м, о. Ванкувер	[Wright et al., 2013]
AS2-4-3*	5.07±7.17	<i>Euryarchaeota</i> , <i>Methanomicrobiales</i>	<i>Methanothermobacter thermautotrophicus</i> Delta H ^T (100 % NR_074260)	Морская вода, глубина 17 м, Худ-канал, г. Вашингтон, США	[Qin et al., 2017]
AS5-3-1	29.23±13.05	<i>Unclassified Asgardarchaeota</i>	(99.2–100 % MG638772)	Мангровый осадок зал. Гуанабара, Бразилия	[Pires et al., 2012]
				Морской осадок залива, Китай	[Pan et al., 2019]
				Свалка в порту, г. Осака, Япония	[Mori et al., 2000]
				Сточные воды, Германия	[Smith et al., 1997]
				Морская вода, глубина 1–50 см, зал. Орхус, ст. M5, Дания	[Jørgensen et al., 2019]

				Морская вода, глубина 1–50 см, зал. Орхус, ст. М5, Дания	[Jørgensen et al., 2019]
	<i>Asgardarchaeota</i> , <i>Candidatus</i>			Морской глубоководный осадок залива, Китай	[Pan et al., 2019]
AS5-3-2	<i>Thorarchaeota</i> , <i>Asgardarchaeota</i> , <i>Lokiarchaeota</i>	27.7±17.40; 25.39±7.62	(100 % МК120404)	Морской осадок, бассейн Уллеунг, Японское море	[Cho et al., 2017]
			<i>Candidatus Prometheoarchaeum syntrophicum</i> МК-D1 [†] (90.8 % CP042905)	Морской осадок, Нанкайская впадина, Япония	[Imachi et al., 2020]
AS5-3-3	<i>Asgardarchaeota</i> , <i>Lokiarchaeota</i>	25.39±7.62	(100 % МК120404)	Морской осадок, бассейн Уллеунг, Японское море	[Cho et al., 2017]
			<i>Candidatus Prometheoarchaeum syntrophicum</i> МК-D1 [†] (90.8 % CP042905)	Морской осадок, Нанкайская впадина, Япония	[Imachi et al., 2020]
AS5-3-4*	<i>Thaumarchaeota</i> , <i>Candidatus</i> <i>Nitrosopumilus</i>	10.0±14.14	(100 % KJ509703)	Морская вода, порт Яншань, Китай	[Xie et al., 2017]
AS5-3-5*	<i>Euryarchaeota</i> , <i>Methanobacteriales</i>	3.85±5.44	<i>Nitrosopumilus cobalaminigenes</i> HCA1 [†] (96.8 % NR_159206)	Устье р. Пьюджет-Саунд, нижняя эвфотическая зона прибрежных вод, США	[Qin et al., 2017]
AS5-3-6*		3.85±5.44	<i>Methanobrevibacter smithii</i> ATCC 35061 [†] (100 % NR_115169)	Кишечник человека и жвачных животных	[Miller et al., 1982; Joblin et al., 1990; Jarvis et al., 2000]
AS7-7-1	<i>Woesearchaeota</i>	46.23±10.38	(95.7 % FJ351287)	Вода оз. Пончартрейн, штат Луизиана, США	[Amaral-Zettler et al., 2008]
AS7-7-2	<i>Euryarchaeota</i> , <i>AMNE-2d</i> , <i>Candidatus</i> <i>Methanoperedens</i>	36.11±15.71	(97.6 % LN776022)	Пресноводное озеро в Пиренеях, Испания	[Ortiz-Alvarez et al., 2020]
AS7-7-3	<i>Asgardarchaeota</i> , <i>Lokiarchaeota</i>	6.75±5.61	(99.6–100 % JN397646)	Источник Тайбэя, р. Цзинмэй, Китай	[Lai et al., 2010]
			(100 % AB328777)		[Okita et al., 2019]
AS7-7-4*		3.18±0.56	<i>Candidatus Prometheoarchaeum syntrophicum</i> МК-D1 [†] (90.4 % CP042905)	Глубоководный морской осадок, Нанкайская впадина, Япония	[Imachi et al., 2020]
AS7-7-5*	<i>Woesearchaeota</i>	2.78±3.93	(99.2 % AY531733)	Осадок оз. Стечлин, Германия	[Conrad et al., 2007]
			(99.6 % KJ566494)	Холодный пресноводный источник, Южная Германия	[Probst et al., 2015]

Таблица 3 (окончение)

Номер ОТЕ	% от общего числа ампликонов архей	Филум, семейство	Ближайшие ОТЕ и/или типовые штаммы (% сходства, номер в Генбанке)	Место обнаружения	Источник
AS7-7-6*	1.79±2.52	<i>Thaumarchaeota</i> , <i>Nitrososphaeraceae</i>	(100 % LC296534) <i>Nitrososphaera viennensis</i> EN76 [†] (96.0 % NR_134097)	Почва, префектура Ниигага, Япония	[Oshiki et al., 2018]
AS7-7-7*	1.79±2.52		(99.2 % MK724236) <i>Nitrososphaera viennensis</i> EN76 [†] (98.4 % NR_134097)	Почва, штат Колорадо, США	[Bueno de Mesquita et al., 2019]
AS7-7-8*	1.39±1.97	<i>Euryarchaeota</i> , <i>Methanobacteriales</i>	(99.6 % LC240735) <i>Methanobacterium lacus 17A1</i> [†] (8.8 % NR_117917)	Бытовые сточные воды анаэробного реактора UASB, префектура Ниигага, Япония	[Oshiki et al., 2018]
AS7-9	50.00±70.81		(100 % AJ937679)	Донный осадок, оз. Павин, Франция	[Borrel et al., 2012]
AS7-12-1	30.34±11.48	<i>Euryarchaeota</i> , ANME-2a-2b	(99.6–100 % AM942126) <i>Methanobacterium zinderi</i> SD1 [†] (90.7–91.1 % NR_044558)	Образец из выбросов грязевого вулкана, Карпаты, Румыния	[Alain et al., 2006]
AS7-12-2	19.88±4.53	<i>Asgardarchaeota</i> , <i>Candidatus</i> <i>Thorarchaeota</i>	(97.2–98.4 % KC471282) (92.6–93.1 % MH268358) (100 % MG637467)	Морской осадок, бассейн Маренн-Олерон, департамент Приморская Шаранта, Франция	[Roussel et al., 2009]
AS7-12-3	9.40±2.42		(94.3 % MH268358) (100 % MK120404)	Глубокий подземный угольный пласт, штат Луизиана, США	[Doerfert et al., 2009]
				Морской осадок с поверхности подводного холма Йонагуни, Окинавский желоб, Восточно-Китайское море	[Hoshino, Inagaki, 2013]
				Морской осадок со дна залива, Китай	[Pan et al., 2019]
				Морская вода, глубина 1–50 см, зал. Орхус, ст. М5, Дания	[Jørgensen et al., 2019]
				Морской осадок со дна залива, Китай	[Pan et al., 2019]
				Морской осадок, бассейн Уллынг (Цусимский), Японское море	[Cho et al., 2017]
AS7-12-4	8.34±11.79	<i>Asgardarchaeota</i> , <i>Lokiarchaeota</i>	<i>Candidatus Prometheoarchaeum syntrophicum</i> MK-D1 [†] (90.4 % CP042905)	Глубоководный морской осадок, Нанкайская впадина, юго-восточное побережье Японии	[Imachi et al., 2020]

AS7-12-5	8.34±11.79		(100 % HE978814)	Осадок приливной зоны, южная часть Северного моря	[Seidel et al., 2012]
AS7-12-6*	5.56±7.86	<i>Candidatus Bathyarchaeota</i>	(100 % JF931639)	Микрокосм морского осадка, г. Брест (побережье Атлантического океана), Франция	[Stauffert et al., 2014]
AS7-12-7*	3.85±5.44		(100 % FR695320)	Зона перехода сульфат-метан в морском осадке, зал. Орхус, Дания	[Webster et al., 2011]
AS7-12-8*	3.85±5.44	<i>Asgardarchaeota, Lokiarchaeota</i>	(99.6 % MK120380)	Морской осадок, бассейн Уллинг (Цусимский), Японское море	[Cho et al., 2017]
AS7-12-9*	3.85±5.44	<i>Woesearchaeota</i>	(91.7 % LN776086)	Глубоководный морской осадок, Нанкайская впадина, юго-восточное побережье Японии	[Imachi et al., 2020]
AS7-12-10*	2.78±3.93	<i>Thermoplasmata, SG8-5</i>	Archaeon GW2011_AR15 ^T (90.0 % CP010425)	Пресноводное озеро, Пиренеи, Испания	[Ortiz-Alvarez et al., 2020]
AS7-12-11*	2.78±3.93	<i>Woesearchaeota</i>	(99.6 % AB858774)	Подземные воды, р. Колорадо, США	[Castelle et al., 2015]
AS7-12-12*	2.78±3.93		Archaeon LL37A29 ^T (90.0 % AJ745146)	Подводное сульфидное месторождение, южная часть Марианской впадины	[Kato et al., 2015]
AS7-12-13*	2.78±3.93		(100 % KU539639)	Почва, Нидерланды	[Kemnitz et al., 2005]
AS7-12-14*	2.78±3.93	<i>Thaumarchaeota</i>	(100 % LN776037)	Подводный гидротермальный источник, о. Такетоми, арх. Яэяма, Япония	[Ninoura et al., 2013]
AS7-12-15*	2.78±3.93		(92.0 % AB825844)	Морской осадок, желоб Окинава, арх. Рюкю, о. Ихея, Япония	[Yanagawa et al., 2013]
			(100 % KF558836)	Кактусы <i>Mutillocactus geometrizans</i> и <i>Opuntia robusta</i> из семейства Cactaceae, Мексика	[Fonseca-Garcia et al., 2016]
			(95.6 % NR_134097)	Почва, г. Вена, Австрия	[Stieglmeier et al., 2014]
			(97.2 % NR_134097)	Пресноводное озеро, Пиренеи, Испания	[Ortiz-Alvarez et al., 2020]
			(100 % KF558836)	Почва, г. Вена, Австрия	[Stieglmeier et al., 2014]
			(98.8 % NR_159207)	Морская вода, Земля Эндерби, Восточная Антарктида	[Hernandez et al., 2015]
				Нижняя эвфотическая зона прибрежных вод устья р. Пьюджет-Саунд, США	[Qin et al., 2017]

Примечание. «Звездочкой» отмечены ОТЕ, составляющие не менее 5 % (уровень погрешности метода) от всех архейных ампликонов.

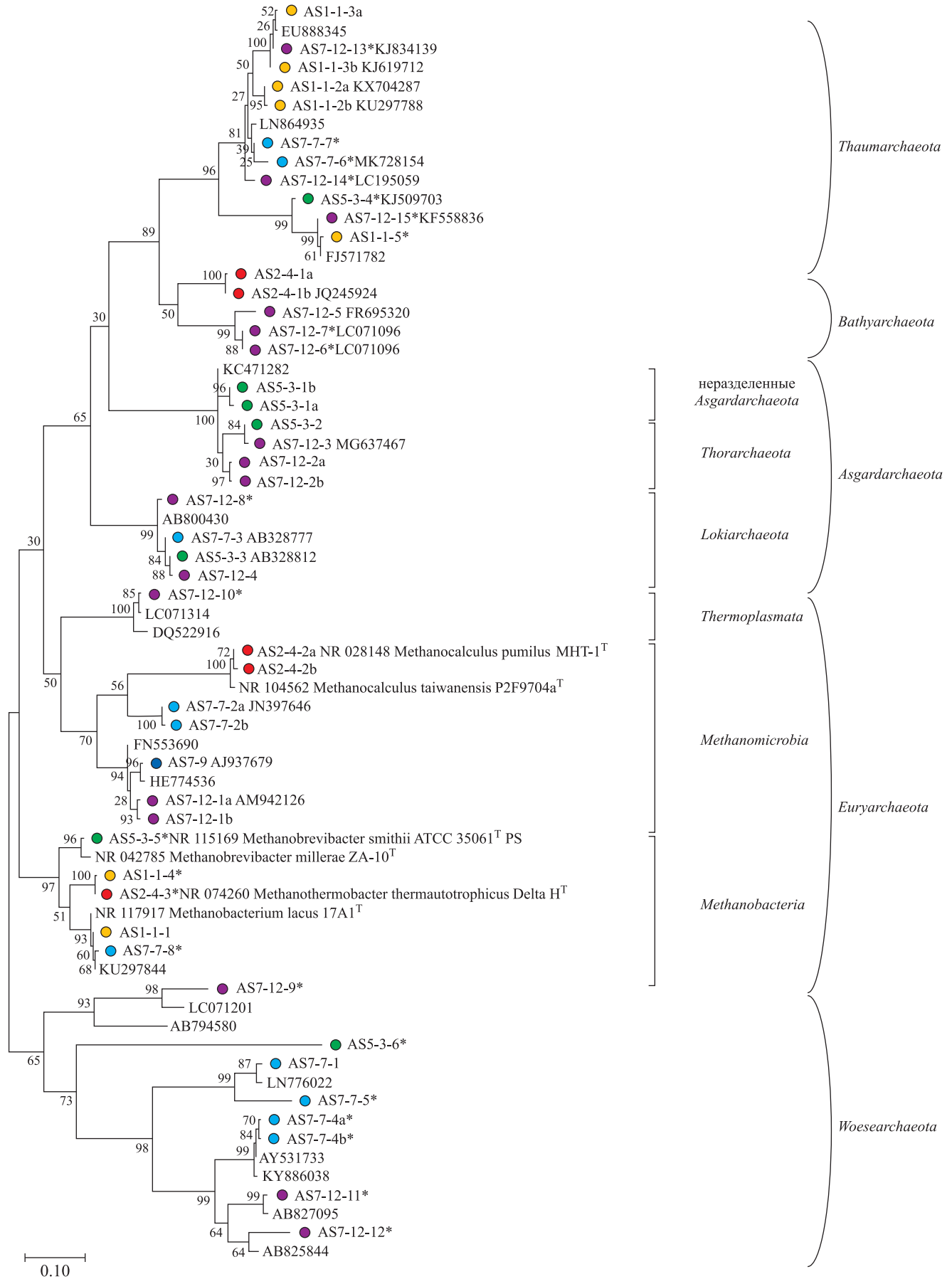


Рис. 4. Филогенетическое положение полученных ОТЕ домена Archaea (см. табл. 3) относительно ближайших последовательностей клонов и типовых штаммов из базы данных NCBI (модель Тамуры и Нея, метод bootstrap для 500 выборок)

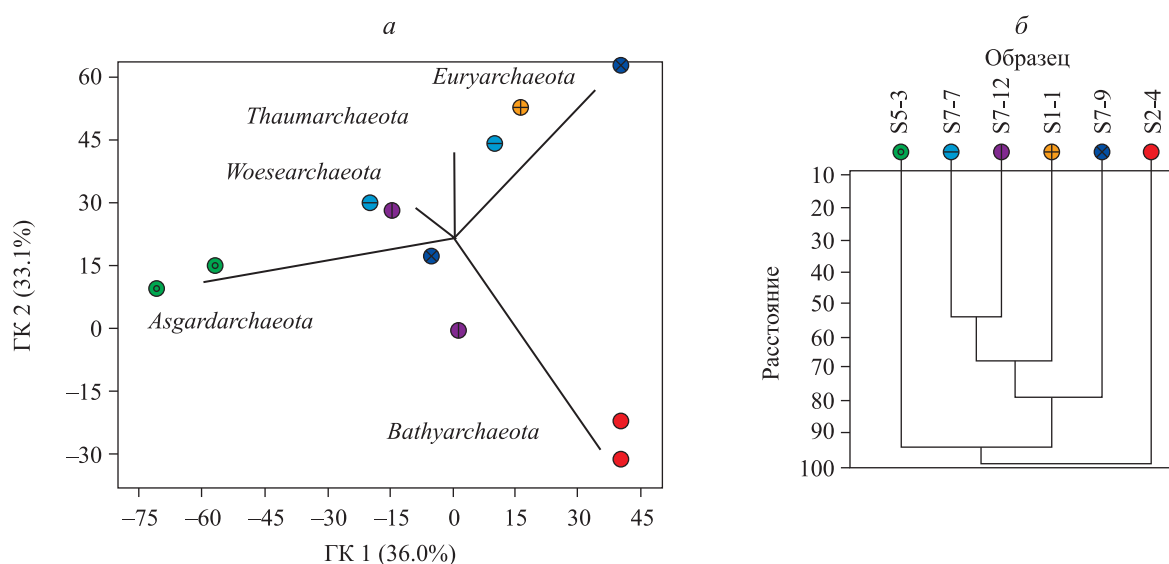


Рис. 5. Результаты анализа методом главных компонент относительного обилия филумов домена Archaea для двух технических повторностей (а) и дендрограмма кластерного анализа (б)

а. Векторы показывают преобладающие таксономические факторы, которые в основном ответственны за расхождения между выборками.

б. В качестве индекса сходства для кластерного анализа использовано евклидово расстояние

и метана, описанными ранее [Koene-Cottaar, Schraa, 1997; Xie et al., 2017]. Известно, что этилен и ацетилен ингибируют метаногенез в морских отложениях [Oremland, Taylor, 1975].

Характеристика ампликоновых библиотек (характеристика также приведена в статье, посвященной домену Bacteria [Караевская и др., 2021]). Наибольшим разнообразием характеризовался обр. S1-1, его индекс Шэннона–Уивера составил 5.0 ± 0.1 , индекс Чао 1 – 8540 ± 1156 , а индекс покрытия библиотеки – 96.3 ± 4.3 % (см. табл. 1). Образцы скв. 7 обладали меньшим прокариотным разнообразием: индекс Шэннона–Уивера составлял от 4.1 ± 0.6 до 4.7 ± 0.1 , а Чао1 – от 452 ± 169 до 1242 ± 83 . Обр. S7-9 с самыми низкими индексами разнообразия и низким индексом покрытия библиотеки (53.6 ± 9.6 %) выделяется по сравнению с двумя другими образцами – S7-7 и S7-12 (96.8 ± 0.4 и 98.2 ± 0.1 % соответственно). Это может быть объяснено менее благоприятными условиями для сохранения ДНК в месте отбора обр. S7-9, а также высоким содержанием в нем растительных остатков по сравнению с другими образцами.

Образцы S2-4 (2.5 ± 0.1) и S5-3 (2.8 ± 0.1) характеризовались наименьшим разнообразием по индексу Шэннона–Уивера, тогда как покрытие библиотеки в них было довольно высоким – 98.3 ± 1.1 и 98.7 ± 0.1 соответственно. Это можно объяснить очень низкими выходными концентрациями ДНК, что, в свою очередь, может быть связано с более древним возрастом пород в скв. 2 по сравнению с образцами из нижних морских террас, вскрытых скважинами 1 и 7.

Таксономия ОТЕ домена Archaea. Здесь мы рассмотрим таксономию ОТЕ домена Archaea (рис. 3, 4, см. табл. 3), исключая составляющие менее 5 % от всех архейных ампликонов, что ниже уровня погрешности метода. В табл. 3 эти ОТЕ помечены «звездочкой».

Выявленные в образцах S1-1 и S7-7 ОТЕ филума *Euryarchaeota* рода *Methanobacterium* оказались родственными типовому штамму гидрогенотрофных пресноводных метаногенных архей *M. lacus* 17A1^T [Borrel et al., 2012]. Род *Methanocalculus* объединяет галотолерантные виды и представлен в обр. S2-4 ОТЕ, родственными типовому штамму гидрогенотрофных архей *M. pumilus* МНТ-1^T [Mori et al., 2000], который устойчив к высоким концентрациям некоторых тяжелых металлов, например в таких соединениях, как CdCl_2 и CuSO_4 [Fardeau et al., 2019].

ОТЕ морских анаэробно окисляющих метан архей ANME-2a-2b [Beuling et al., 2019] были обнаружены в образцах S7-9 и S7-12, а пресноводных – ANME-2d [Kurth et al., 2019] – в обр. S7-7.

Филум *Bathyarchaeota*, обнаруженный в образцах S2-4 и S7-12, представляет собой археи, которые встречаются среди прочих в Na^+ -засоленных местообитаниях в симбиозе с классом *Methanomicrobia*. В метагеноме *Bathyarchaeota* были обнаружены гены, кодирующие комплекс метил-коэнзим М-редуктазы (МКР) [Evans et al., 2015; Каллистова и др., 2017] и участвующие в метаногенезе и анаэробном окислении метана [Thauer, 1998; Shima, Thauer, 2005].

Семейство *Nitrososphaeraceae* (образцы S1-1, S7-7, S7-12) и семейство *Nitrosopumilaceae* (род *Candidatus Nitrosopumilus*) (образцы S1-1, S5-3, S7-12) филума *Thaumarchaeota* представляют собой анаэробные аммонийокисляющие археи. Первые присутствуют как в почвенных, так и в пресноводных и морских экосистемах, а вторые – в глубоководных морских экосистемах [Park et al., 2012].

Археи суперфилума *Asgardarchaeota* присутствуют только в скважинах 5 и 7. Предполагается, что археи этого суперфилума являются облигатными анаэробами, могут иметь автотрофный, гетеротрофный и

фототрофный типы питания, а также участвуют в восстановлении железа и марганца в присутствии метаногенных архей и сульфатредуцирующих бактерий [Jørgensen et al., 2013]. Филум *Lokiarchaeota*, выявленный в образцах S5-3, S7-7 и S7-12, был обнаружен в гидротермальных источниках в Японии [Takai, Horikoshi, 1999], донных морских отложениях Атлантического океана [Vetriani et al., 1999], а также в наземных анаэробных/микроаэрофильных водных экосистемах [Sørensen, Teske, 2006] и глубоководных гидротермах Северной Атлантики на хр. Книповича [Jørgensen et al., 2012, 2013].

Присутствие филума *Thorarchaeota*, выделенного в образцах S5-3 и S7-12, отмечалось в озерных, мангровых и гидротермальных морских донных осадках. Предполагают, что его представители способны к преобразованию белков и углеводов, а также к ацетогенезу и сульфатредукции [Seitz et al., 2016]. Все наиболее близкие к полученным нами ОТЕ представителям *Asgardarchaeota* – обитатели морских экосистем. Стоит отметить, что ОТЕ, относящиеся к филуму *Asgardarchaeota*, практически не пересекались между собой в исследуемых образцах, за исключением ОТЕ AS5-3-2 и AS7-12-3, AS5-3-3 и AS7-12-4, что свидетельствует об их разнообразном составе в зависимости от места и времени седиментации (см. рис. 4).

Генетическая взаимосвязь образцов и интерпретация биохимической роли сообщества. На основе анализа главных компонент по разнообразию филумов архей наиболее близкими друг к другу оказались образцы S7-7, S7-12 и S1-1. Отличие обр. S7-9 можно объяснить повышенным содержанием в нем фрагментов растительного материала, что, скорее всего, связано с условиями седиментации пород, из которых был отобран этот образец. Присутствие суперфилума *Asgardarchaeota* позволило объединить по происхождению образцы скважин 5 (S5-3) и 7 (S7-7, S7-12), а филума *Thorarchaeota* – образцы S5-3 и S7-12 (см. рис. 5, б).

Другие кластеры образованы образцами S5-3 и S2-4 (см. рис. 5, б). Состав архейного сообщества обр. S2-4 в наибольшей степени отличается от других образцов. Это может быть связано с различными условиями формирования отложений и разным возрастом отложений в местах заложения скважин.

Скорее всего, архейные сообщества толщ, соответствующих образцам S5-3 и S7-9, были сформированы в строго анаэробных условиях, благоприятных для процессов анаэробного окисления метана и аммония. Тогда как сообщества толщ, соответствующих образцам S1-1, S2-4, S7-7 и S7-12, сформировались в смешанных аэробно-анаэробных условиях, где к другим процессам добавился метаногенез. Причина появления последнего может быть связана не столько с аэробными условиями, возникшими в процессе эволюции отложений, сколько с влиянием на наземные экосистемы насыщенных углекислотой подземных вод [Демидов и др., 2020].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые с использованием профилирования V4 региона гена 16S рРНК для домена Archaea проведено исследование вечной мерзлоты о. Западный Шпицберген в морских террасах возрастом от позднего плейстоцена до голоцена.

Сообщества, характеризуемые присутствием архейных филумов *Euryarchaeota*, *Bathyarchaeota*, *Thaumarchaeota*, *Asgardarchaeota*, по преобладающим филумам оказались схожими с сообществами современных прибрежных [Mitzscherling et al., 2019] и морских отложений, связанных с метаногидратными пинго [Gründer et al., 2019; Treude et al., 2020]. Как и представители домена Bacteria (см. [Караевская и др., 2021]), они предположительно формировались в анаэробных, а также в смешанных аэробно-анаэробных условиях.

Ранее было установлено, что изотопный состав метана и углекислого газа в скв. 7, а также преобладание окисляющих метан архей групп ANME-2a, -2b, -2d над метаногенными археями порядка *Methanobacteria* дает основание предполагать образование этих отложений в условиях поступления газов из третичных скальных пород [Караевская и др., 2021].

Присутствие в скв. 7 на глубине 11.7 м метана, этилена и этана, а также состав его архейного сообщества указывают на наличие в этой толще микробиологических процессов анаэробного окисления метана, вероятно, поступавшего из третичных пород.

Объединяя полученные по доменам Bacteria и Archaea результаты, приходим к выводу, что функциональная роль исследованных прокариотных сообществ сводится к гетеротрофной психрофильной активности во всех образцах, метаногенезу в образцах S1-1 и S2-4, анаэробному окислению метана бактериями рода *Methylobacter* в обр. S1-1, анаэробному окислению метана археями групп ANME-2a, -2b, -2d в образцах S7-7, S7-9 и S7-12, сульфатредуцирующей активности бактерий филумов *Firmicutes* и *Nitrospirae* в образцах S2-4, S7-7 и S7-9, а также анаэробному окислению аммония археями филума *Thaumarchaeota* в образцах S1-1, S5-3, S7-7 и S7-12. Во всех образцах также предполагается наличие микробиологических процессов преобразования углеводов.

Полученные в настоящей и в нашей предыдущей статье [Караевская и др., 2021] результаты дают толчок для дальнейших исследований в области филогении прокариотных сообществ мерзлоты Шпицбергена, в частности морских архей сравнительно недавно открытого филума *Asgardarchaeota*. Большой интерес представляет их метаболизм, также не совсем ясны причины их достаточно широкого разнообразия в этой мерзлоте. В связи с низкой долей архей в исследуемых прокариотных сообществах для молекулярно-генетических исследований в этой области необходимо использовать специальные подходы с применением праймеров на интересующие гены определенных групп архей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда по проекту № 19-77-10066 (руководитель – Н.Э. Демидов). Полевые работы на криосферном полигоне под Баренцбургом проводились в рамках Российской арктической экспедиции на архипелаге Шпицберген (РАЭШ).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.Ю. Меркеля (Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН) за проведение NGS-анализа и консультации по методу; А.С. Нартова

(НИЦ «Курчатовский институт» – ИРЕА) – за измерение содержания углерод-содержащих газов в мерзлоте; М.Ю Чербунину и Д.Г. Шмелева – за консультации о свойствах метана в вечной мерзлоте.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Демидов Н.Э., Караевская Е.С., Веркулич С.Р., Никулина А.Л., Саватюгин Л.М. Первые результаты мерзлотных наблюдений на криосферном полигоне Российского научного центра на архипелаге Шпицберген (РНЦШ) // Проблемы Арктики и Антарктики. 2016. Т. 1, № 4 (110). С. 67–79.
- Демидов Н.Э., Борисик А.Л., Веркулич С.Р., Веттерих С., Гунар А.Ю., Демидов В.Э., Желтенкова Н.В., Кошурников А.В., Милославский М.Ю., Никулина А.Л., Новиков А.Л., Саватюгин Л.М., Сироткин А.Н., Терехов А.В., Урюмов Ю.В., Шарин В.В., Ширрмайстер Л. Мерзлотно-гидрогеологические условия острова Западный Шпицберген в районе российских рудников и поселков Баренцбург, Колсбей, Грумант: Новые данные и обобщение работ начиная с 1930-х годов // Геофизические процессы и биосфера. 2020. Т. 19, № 4. С. 68–93. <https://doi.org/10.21455/GPB2020.4-6>
- Калистова А.Ю., Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Пименов Н.В. Образование и окисление метана прокариотами // Микробиология. 2017. Т. 86, № 6. С. 661–683.
- Караевская Е.С., Демченко Л.С., Демидов Н.Э., Ривкина Е.М., Булат С.А., Гиличинский Д.А. Разнообразие архей в многолетнемерзлых отложениях оазиса Бангера и острова Кинг Джордж (Антарктида) по данным секвенирования генов 16S рРНК // Микробиология. 2014. Т. 83, № 4. С. 475–483.
- Караевская Е.С., Демидов Н.Э., Казанцев В.С., Елизаров И.М., Калошин А.Г., Петров А.Л., Карлов Д.С., Ширрмайстер Л., Белов А.А., Веттерих С. Бактериальные сообщества мерзлых четвертичных пород морского генезиса на побережье о. Западный Шпицберген // Геофизические процессы и биосфера. 2021. Т. 20, № 2. С. 75–98. <https://doi.org/10.21455/GPB2021.2-5>
- Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Подосокорская О.А., Тоцаков С.В. Анализ систем праймеров на ген 16S рРНК для профилирования термофильных микробных сообществ // Микробиология. 2019. Т. 88, № 6. С. 655–664.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Соловьева Д.А., Савельева Л.А., Веркулич С.Р., Зазовская Э.П. Последледниковые изменения природной среды в районе поселка Баренцбург (остров Западный Шпицберген) // Theory and methods of Polar science: Proc. of Intern. youth sci. conf. on the polar geodesy, glaciology, hydrology and geophysics. St. Petersburg, 2018. P. 213–222. (На рус. яз.)
- Чернов Р.А., Муравьев А.А. Современные изменения площади ледников западной части Земли Норденшельда (архипелаг Шпицберген) // Лёд и Снег. 2018. Т. 58 (4). С. 462–472.
- Alain K., Holler T., Musat F., Elvert M., Treude T., Krüger M. Microbiological investigation of methane and hydrocarbon discharging mud volcanoes in the Carpathian Mountains, Romania // Environ. Microbiol. 2006. V. 8 (4). P. 574–590.
- Alperin M.J., Reeburgh W.S. Inhibition experiments on anaerobic methane oxidation // Appl. and Environ. Microbiol. 1985. V. 50 (4). P. 940–945.
- Amaral-Zettler L.A., Rocca J.D., Lamontagne M.G., Dennett M.R., Gast R.J. Changes in microbial community structure in the wake of Hurricanes Katrina and Rita // Environ. Sci. & Tech. 2008. V. 42 (24). P. 9072–9078.
- Beulig F., Røy H., McGlynn S.E., Jørgensen B.B. Cryptic CH₄ cycling in the sulfate-methane transition of marine sediments apparently mediated by ANME-1 Archaea // The ISME J. 2019. V. 13 (2). P. 250–262.
- Bolyen E., Rideout J.R., Dillon M.R., Bokulich N.A., C.C. Abnet, Al-Ghalith G.A., Alexander H., Alm E.J., Arumugam M., Asnicar F., Bai Y., Bisanz J.E., Bittinger K., Brejnrod A., Brislawn C.J., Brown C.T., Callahan B.J., Carballo-Rodriguez M.A., Chase J., Cope E.K., DaSilva R., Diener C., Dorrestein P.C., Douglas G.M., Durall D.M., Duvallet C., Edwardson C.F., Ernst M., Estaki M., Fouquier J., Gauglitz J.M., Gibbons S.M., Gibson D.L., Gonzalez A., Gorlick K., Guo J., Hillmann B., Holmes S., Holste H., Huttenhower C., Huttley G.A., Janssen S., Jarmusch A.K., Jiang L., Kaehler B.D., Kang K.B., Keefe K.R., Keim P., Kelley S.T., Knights D., Koester I., Kosciolk T., Kreps J., Langille M.G.I., Lee J., Ley R., Liu Y.-X., Lofifield E., Lozupone C., Maher M., Marotz C., Martin B.D., McDonald D., McIver L.J., Melnik A.V., Metcalf J.L., Morgan S.C., Morton J.T., Naimey A.T., Navas-Molina J.A., Nothias L.F., Orchanian S.B., Pearson T., Peoples S.L., Petras D., Preuss M.L., Pruesse E., Rasmussen L.B., Rivers A., Robeson M.S. II, Rosenthal P., Segata N., Shaffer M., Shiffer A., Sinha R., Song S.J., Spear J.R., Swafford A.D., Thompson L.R., Torres P.J., Trinh P., Tripathi A., Turnbaugh P.J., Ul-Hasan S., van der Hoof J.J.J., Vargas F., Vázquez-Baeza Y., Vogtmann E., von Hippel M., Walters W., Wan Y., Wang M., Warren J., Weber K.C., Williamson C.H.D., Willis A.D., Xu Z.Z., Zaneveld J.R., Zhang Y., Zhu Q., Knight R., Caporaso J.G. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2 // Nat. Biotechnol. 2019. V. 37 (8). P. 852–857. Erratum in: Nat. Biotechnol. 2019. V. 37 (9). P. 1091.
- Borrel G., Joblin K., Guedon A., Colombet J., Tardy V., Lehours A.C., Fonty G. *Methanobacterium lacus* sp. nov., isolated from the profundal sediment of a freshwater meromictic lake // Inter. J. System. and Evolution. Microbiol. 2012. V. 62 (7). P. 1625–1629.
- Bueno de Mesquita C.P.B., Schmidt S.K., Suding K.N. Litter-driven feedbacks influence plant colonization of a high elevation early successional ecosystem // Plant and Soil. 2019. V. 444 (1). P. 71–85.
- Castelle C.J., Wrighton K.C., Thomas B.C., Hug L.A., Brown C.T., Wilkins M.J., Frischkorn K.R., S.G., Singh A., Markillie L.M., Taylor R.C., Williams K.H., Banfield, J.F. Genomic expansion of domain archaea highlights roles for organisms from new phyla in anaerobic carbon cycling // Cur. Biol. 2015. V. 25 (6). P. 690–701. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982215000160>
- Chao A. Nonparametric estimation of the number of classes in a population // Scand. J. Statistics. 1984. V. 11. P. 265–270.
- Cho H., Hyun J.H., You O.R., Kim M., Kim S.H., Choi D.L., Green S.J., Kostka J.E. Microbial community structure associated with biogeochemical processes in the sulfate-methane transition zone (SMTZ) of gas-hydrate-bearing sediment of the Ulleung Basin, East Sea // Geomicrobiol. J. 2017. V. 34 (3). P. 207–219.
- Conrad R., Chan O.C., Claus P., Casper P. Characterization of methanogenic Archaea and stable isotope fractionation during methane production in the profundal sediment of an

- oligotrophic lake (Lake Stechlin, Germany) // *Limnol. and Oceanogr.* 2007. V. 52 (4). P. 1393–1406.
- Demidov N., Wetterich S., Verkulich S., Ekaykin A., Meyer H., Anisimov M., Schirrmeister L., Demidov V., Hodson A.J. Geochemical signatures of pingo ice and its origin in Grøndalen, West Spitsbergen // *The Cryosphere.* 2019. V. 13. P. 3155–3169.
- De Wever A., Muylaert K., Van der Gucht K., Pirlot S., Cocquyt C., Descy J.P., Plisnier P.-D., Vyverman W. Bacterial community composition in Lake Tanganyika: Vertical and horizontal heterogeneity // *Appl. and Environ. Microbiol.* 2005. V. 71 (9). P. 5029–5037.
- Doerfert S.N., Reichlen M., Iyer P., Wang M., Ferry J.G. *Methanobolus zinderi* sp. nov., a methylotrophic methanogen isolated from a deep subsurface coal seam // *Inter. J. System. and Evolution. Microbiol.* 2009. V. 59 (5). P. 1064–1069.
- Evans P.N., Parks D.H., Chadwick G.L., Robbins S.J., Orphan V.J., Golding S.D., Tyson G.W. Methane metabolism in the archaeal phylum *Bathyarchaeota* revealed by genome-centric metagenomics // *Science.* 2015. V. 350 (6259). P. 434–438.
- Fadrosch D.W., Ma B., Gajer P., Sengamalay N., Ott S., Brotman R.M., Ravel J. An improved dual-indexing approach for multiplexed 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform // *Microbiome.* 2014. V. 2 (1) P. 6.
- Fardeau M.-L., Cayol J.-L., Ollivier B. *Methanocalculus* // *Bergey's manual of systematics of Archaea and Bacteria (BMSAB).* Hoboken; New Jersey: Wiley, 2019. fhal-02883889ff
- Fonseca-García C., Coleman-Derr D., Garrido E., Visel A., Tringe S.G., Partida-Martínez L.P. The cacti microbiome: interplay between habitat-filtering and host-specificity // *Front. in Microbiol.* 2016. V. 7. P. 150.
- Forman S.L., Lubinski D.J., Ingolfsson O., Zeeberg J.J., Snyder J.A., Siegert M.J., Matishov G.G. A review of postglacial emergence on Svalbard, Franz Josef Land and Novaya Zemlya, Northern Eurasia // *Quarter. Sci. Rev.* 2004. V. 23. P. 1391–1434.
- Ganzert L., Bajerski F., Wagner D. Bacterial community composition and diversity of five different permafrost-affected soils of Northeast Greenland // *FEMS Microbiol. Ecology.* 2014. V. 89 (2). P. 426–441.
- Good I.J. The population frequencies of species and the estimation of population parameters // *Biometrika.* 1953. V. 40. P. 237–264.
- Gründger F., Carrier V., Svenning M.M., Panieri G., Vonnahme T.R., Klasek S., Niemann H. Methane-fuelled biofilms predominantly composed of methanotrophic ANME-1 in Arctic gas hydrate-related sediment // *Sci. Rep.* 2019. V. 9 (1). P. 1–10.
- Hamdan L.J., Coffin R.B., Sikaroodi M., Greinert J., Treude T., Gillevet P.M. Ocean currents shape the microbiome of Arctic marine sediments // *The ISME J.* 2013. V. 7 (4). P. 685–696.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica.* 2001. V. 4, is. 1, art. 4. 9 p.
- Hernández E.A., Piquet A.M.T., Lopez J.L., Buma A.G., Mac Cormack W.P. Marine archaeal community structure from Potter Cove, Antarctica: High temporal and spatial dominance of the phylum *Thaumarchaeota* // *Polar Biol.* 2015. V. 38 (2). P. 117–130.
- Hoshino T., Inagaki F. A comparative study of microbial diversity and community structure in marine sediments using poly (A) tailing and reverse transcription-PCR // *Front. in Microbiol.* 2013. V. 4. P. 160.
- Hugerth L.W., Wefer H.A., Lundin S., Jakobsson H.E., Lindberg M., Rodin S., Engstrand L., Andersson A.F. DegePrime, a program for degenerate primer design for broad-taxonomic-range PCR in microbial ecology studies // *Appl. and Environ. Microbiol.* 2014. V. 80 (16). P. 5116–5123.
- Humlum O., Instanes A., Sollid J.L. Permafrost in Svalbard: A review of research history, climatic background and engineering challenges // *Polar Res.* 2003. V. 22. P. 191–215.
- Imachi H., Nobu M.K., Nakahara N., Morono Y., Ogawara M., Takaki Y., Takano Y., Uematsu K., Ikuta T., Ito M., Matsui Y., Miyazaki M., Murata K., Saito Y., Sakai S., Song Ch., Tasumi E., Yamanaka Y., Yamaguchi T., Kamagata Y., Tamakai H., Takai K. Isolation of an archaeon at the prokaryote–eukaryote interface // *Nature.* 2020. V. 577 (7791). P. 519–525.
- Jarvis G.N., Strömpl C., Burgess D.M., Skillman L.C., Moore E.R., Joblin K.N. Isolation and identification of ruminal methanogens from grazing cattle // *Cur. Microbiol.* 2000. V. 40 (5). P. 327–332.
- Joblin K.N., Naylor G.E., Williams A.G. Effect of *Methanobrevibacter smithii* on xylanolytic activity of anaerobic ruminal fungi // *Appl. and Environ. Microbiol.* 1990. V. 56 (8). P. 2287–2295.
- Jørgensen S.L., Hannisdal B., Lanzén A., Baumberg T., Flesland K., Fonseca R., Øvreås L., Steen I.H., Thorseth I.H., Pedersen R.B., Schleper C. Correlating microbial community profiles with geochemical data in highly stratified sediments from the Arctic mid-ocean ridge // *Proc. of the Nat. Acad. of Sci.* 2012. V. 109 (42). P. E2846–E2855.
- Jørgensen S.L., Thorseth I.H., Pedersen R.B., Baumberg T., Schleper C. Quantitative and phylogenetic study of the deep sea Archaeal group in sediments of the Arctic mid-ocean spreading ridge // *Front. in Microbiol.* 2013. V. 4. P. 299.
- Jørgensen B.B., Beulig F., Egger M., Petro C., Scholze C., Røy H. Organoclastic sulfate reduction in the sulfate-methane transition of marine sediments // *Geochim. et Cosmochim. Acta.* 2019. V. 254. P. 231–245.
- Kato S., Ikehata K., Shibuya T., Urabe T., Ohkuma M., Yamagishi A. Potential for biogeochemical cycling of sulfur, iron and carbon within massive sulfide deposits below the seafloor // *Environ. Microbiol.* 2015. V. 17 (5). P. 1817–1835.
- Kemnitz D., Kolb S., Conrad R. Phenotypic characterization of rice cluster III Archaea without prior isolation by applying quantitative polymerase chain reaction to an enrichment culture // *Environ. Microbiol.* 2005. V. 7 (4). P. 553–565.
- Koene-Cottaar F.H., Schraa G. Anaerobic reduction of ethene to ethane in an enrichment culture // *FEMS Microbiol. Ecol.* 1998. V. 25 (3). P. 251–256.
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets // *Mol. Biol. and Evol.* 2016. V. 33, is. 7. P. 1870–1874.
- Kurth J.M., Smit N.T., Berger S., Schouten S., Jetten M.S.M., Welte C.U. Anaerobic methanotrophic archaea of the ANME-2d clade feature lipid composition that differs from other ANME archaea // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2019. V. 95 (7). P. f02082.
- Lai M., Laonitisatr W., Chen Y., Ding J., Wu C., Lai S. Microbial communities of spring pits in Jing-Mei River at the southeastern Taipei basin // *Proc. 2010 AGU's Western Pacific geophysics meeting.* Washington, USA: Amer. Geoph. Union, 2010.
- Lane D.J. 16S/23S rRNA sequencing // *Nucleic acid techniques in bacterial systematics* / Eds E. Stackebrandt, M.

- Goodfellow. Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd, 1991. P. 115–175.
- Lynch R.C., King A.J., Fariás M.E., Sowell P., Vitry C., Schmidt S.K. The potential for microbial life in the highest elevation (> 6000 masl) mineral soils of the Atacama region // J. Geophys. Res. Biogeosci. 2012. V. 117 (G2).
- Mangerud J. Radiocarbon dating of marine shells, including a discussion of apparent age of recent shells from Norway // Boreas. 1972. V. 1 (2). P. 143–172.
- Miller T.L., Wolin M.J., de Macario, E.C., Macario A.J. Isolation of *Methanobrevibacter smithii* from human feces // Appl. and Environ. Microbiol. 1982. V. 43 (1). P. 227–232.
- Mitzscherling J., Horn F., Winterfeld M., Mahler L., Kallmeyer J., Overduin P.P., Schirrmeister L., Winkel M., Grigoriev M.N., Wagner D., Liebner S. Microbial community composition and abundance after millennia of submarine permafrost warming // Biogeosci. 2019. V. 16. P. 3941–3958.
- Mori K., Yamamoto H., Kamagata Y., Hatsu M., Takamizawa K. *Methanocalculus pumilus* sp. nov., a heavy-metal-tolerant methanogen isolated from a waste-disposal site // Inter. J. System. and Evol. Microbiol. 2000. V. 50 (5). P. 1723–1729.
- Nunoura T., Hirai M., Miyazaki M., Kazama H., Makita H., Hirayama H., Furushima Y., Yamamoto H., Imachi H., Takai K. Isolation and characterization of a thermophilic, obligately anaerobic and heterotrophic marine *Chloroflexi* bacterium from a *Chloroflexi*-dominated microbial community associated with a Japanese shallow hydrothermal system, and proposal for *Thermomarinilinea lacunofontalis* gen. nov., sp. nov. // Microbes and Environ. 2013. V. 28 (2). P. 228–235.
- Okita N., Hoaki T., Suzuki S., Hatamoto M. Characteristics of microbial community structure at the seafloor surface of the Nankai Trough // J. Pure & Appl. Microbiol. 2019. V. 13. P. 1917–1928.
- Ortiz Álvarez R., Cáliz J., Camarero L., Casamayor E.O. Regional community assembly drivers and microbial environmental sources shaping bacterioplankton in an alpine lacustrine district (Pyrenees, Spain) // Environ. Microbiol. 2020. V. 22 (1). P. 297–309.
- Oshiki M., Segawa T., Ishii S. Nitrogen cycle evaluation (nice) chip for simultaneous analysis of multiple *n* cycle-associated genes // Appl. and Environ. Microbiol. 2018. V. 84 (8). P. e02615-17.
- Pan J., Chen Y., Wang Y., Zhou Z., Li M. Vertical distribution of *Bathyarchaeotal* communities in mangrove wetlands suggests distinct niche preference of *Bathyarchaeota* subgroup 6 // Microb. Ecol. 2019. V. 77 (2). P. 417–428.
- Park S.J., Kim J.G., Jung M.Y., Kim S.J., Cha I.T., Ghai R., Martín-Cuadrado A.-B., Rodríguez-valera F., Rhee S.K. Draft genome sequence of an ammonia-oxidizing archaeon, «Candidatus Nitrosopumilus sediminis» AR2, from Svalbard in the Arctic Circle // J. Bacteriol. 2012. P. 6948–6949.
- Pires A.C., Cleary D.F., Almeida A., Cunha Á., Dealtry S., Mendonça-Hagler L.C., Smalla K., Gomes N.N.C. Denaturing gradient gel electrophoresis and barcoded pyrosequencing reveal unprecedented archaeal diversity in mangrove sediment and rhizosphere samples // Appl. and Environ. Microbiol. 2012. V. 78 (16). P. 5520–5528.
- Probst A.J., Moissl-Eichinger C. «Altiarchaeales»: Uncultivated Archaea from the subsurface // Life. 2015. V. 5 (2). P. 1381–1395.
- Qin W., Heal K.R., Ramdasi R., Kobelt J.N., Martens-Habben W., Bertagnolli A.D., Amin Sh.A., Walker Ch.B., Urakawa H., Könneke M., Moffett J.W., Armbrust E.V., Ingalls A.E., Jensen G.J., Stahl D.A., Devol A.H. *Nitrosopumilus maritimus* gen. nov., sp. nov., *Nitrosopumilus cobalaminigenes* sp. nov., *Nitrosopumilus oxycliniae* sp. nov., and *Nitrosopumilus ureiphilus* sp. nov., four marine ammonia-oxidizing archaea of the phylum *Thaumarchaeota* // Inter. J. System. and Evol. Microbiol. 2017. V. 67 (12). P. 5067–5079.
- Roussel E.G., Sauvadet A.L., Chaduteau C., Fouquet Y., Charlou J.L., Prieur D., Cambon Bonavita M.A. Archaeal communities associated with shallow to deep seafloor sediments of the New Caledonia Basin // Environ. Microbiol. 2009. V. 11 (9). P. 2446–2462.
- Salvigsen O., Høgvard K. Glacial history, Holocene shoreline displacement and palaeoclimate based on radiocarbon ages in the area of Bockfjorden, North-Western Spitsbergen, Svalbard // Polar Res. 2005. V. 25 (1). P. 15–24.
- Seidel M., Graue J., Engelen B., Köster J., Sass H., Rullkötter J. Advection and diffusion determine vertical distribution of microbial communities in intertidal sediments as revealed by combined biogeochemical and molecular biological analysis // Organic Geochem. 2012. V. 52. P. 114–129.
- Seitz K.W., Lazar C.S., Hinrichs K.U., Teske A.P., Baker B.J. Genomic reconstruction of a novel, deeply branched sediment archaeal phylum with pathways for acetogenesis and sulfur reduction // The ISME J. 2016. V. 10 (7). P. 1696–1705.
- Shima S., Thauer R.K. Methyl-coenzyme M reductase and the anaerobic oxidation of methane in methanotrophic Archaea // Cur. Opinion in Microbiol. 2005. V. 8 (6). P. 643–648.
- Smith D.R., Doucette-Stamm L.A., Deloughery C., Lee H., Dubois J., Aldredge T., Bashirzadeh R., Blakely D., Cook R., Gilbert K., Harrison D., Hoang L., Keagle P., Lumm W., Pothier B., Qiu D., Spadafora R., Vicare R., Wang Y., Wierzbowski J., Gibson R., Jiwani N., Caruso A., Bush D., Reeve J.N. Complete genome sequence of *Methanobacterium thermoautotrophicum* Delta H: functional analysis and comparative genomics // J. Bacteriol. 1997. V. 179. P. 7135–7155.
- Sørensen K.B., Teske A. Stratified communities of active archaea in deep marine subsurface sediments // Appl. and Environ. Microbiol. 2006. V. 72 (7). P. 4596–4603.
- Srinivas T.N.R., Rao S.N., Reddy P.V.V., Pratibha M.S., SAILAJA B., Kavaya B., Shivaji S. Bacterial diversity and bioprospecting for cold-active lipases, amylases and proteases, from bacteria of Kongsfjorden and Ny-Ålesund, Svalbard, Arctic // Cur. Microbiol. 2009. V. 59 (5). P. 537–547.
- Stauffer M., Duran R., Gassie C., Cravo-Laureau C. Response of archaeal communities to oil spill in bioturbated mudflat sediments // Microbial Ecol. 2014. V. 67 (1). P. 108–119.
- Stieglmeier M., Klingl A., Alves R.J., Rittmann S.K.M., Melcher M., Leisch N., Schleper C. *Nitrososphaera viennensis* gen. nov., sp. nov., an aerobic and mesophilic, ammonia-oxidizing archaeon from soil and a member of the archaeal phylum *Thaumarchaeota* // Inter. J. System. and Evol. Microbiol. 2014. V. 64, pt. 8. P. 2738.
- Svendsen J.I., Mangerud J. Holocene glacial and climatic variations on Spitsbergen, Svalbard // The Holocene. 1997. V. 7 (1). P. 45–57.
- Takai K., Horikoshi K. Genetic diversity of Archaea in deep-sea hydrothermal vent environments // Genetics. 1999. V. 152 (4). P. 1285–1297.
- Tamura K., Nei M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // Mol. Biol. and Evol. 1993. V. 10. P. 512–526.

- Teske A., Durbin A., Ziervogel K., Cox C., Arnosti C.* Microbial community composition and function in permanently cold seawater and sediments from an Arctic fjord of Svalbard // *Appl. and Environ. Microbiol.* 2011. V. 77 (6). P. 2008–2018.
- Thauer R.K.* Biochemistry of methanogenesis: a tribute to Marjory Stephenson: 1998 Marjory Stephenson prize lecture // *Microbiology.* 1998. V. 144 (9). P. 2377–2406.
- Timmers P.H., Suarez-Zuluaga D.A., van Rossem M., Diender M., Stams A.J., Plugge C.M.* Anaerobic oxidation of methane associated with sulfate reduction in a natural freshwater gas source // *The ISME J.* 2016. V. 10 (6). P. 1400–1412.
- Treude T., Krause S., Steinle L., Burwicz E., Hamdan L.J., Niemann H., Feseker T., Liebertau V., Krastel S., Berndt C.* Biogeochemical consequences of nonvertical methane transport in sediment offshore northwestern Svalbard // *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 2020. V. 125 (3). P. e2019JG005371.
- Vanwonterghem I., Evans P.N., Parks D.H., Jensen P.D., Woodcroft B.J., Hugenholtz P., Tyson G.W.* Methylophilic methanogenesis discovered in the archaeal phylum *Verstraetearchaeota* // *Nat. Microbiol.* 2016. V. 1 (12). P. 1–9.
- Vetriani C., Jannasch H.W., MacGregor B.J., Stahl D.A., Reysenbach A.L.* Population structure and phylogenetic characterization of marine benthic Archaea in deep-sea sediments // *Appl. and Environ. Microbiol.* 1999. V. 65 (10). P. 4375–4384.
- Webster G., Sass H., Cragg B.A., Gorra R., Knab N.J., Green C.J., Mathes F., Fry J.C., Weightman A.J., Parkes R.J.* Enrichment and cultivation of prokaryotes associated with the sulphate-methane transition zone of diffusion-controlled sediments of Aarhus Bay, Denmark, under heterotrophic conditions // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2011. V. 77 (2). P. 248–263.
- Winkel M., Mitzscherling J., Overduin P.P., Horn F., Winterfeld M., Rijkers R., Grigoriev M.N., Knoblauch Ch., Mangelsdorf K., Wagner D., Liebner S.* Anaerobic methanotrophic communities thrive in deep submarine permafrost // *Sci. Rep.* 2018. V. 8 (1). P. 1291.
- Wright J.J.* Microbial community structure and ecology of Marine Group A bacteria in the oxygen minimum zone of the Northeast subarctic Pacific Ocean: PhD. Dis. Univ. of Brit. Columbia, 2013.
- Yanagawa K., Nunoura T., McAllister S., Hirai M., Breuker A., Brandt L., House Ch.H., Moyer C.L., Birrien J.-L., Aoike K., Sunamura M., Urabe T., Mottl M.J., Takai K.* The first microbiological contamination assessment by deep-sea drilling and coring by the D/V Chikyu at the Iheya North hydrothermal field in the Mid-Okinawa Trough (IODP Expedition 331) // *Front. in Microbiol.* 2013. V. 4. P. 327.
- Xie L.S., Xu L., He Y., Zhang Y., Wang J.H., Xu J.* Archaeal diversity in the euphotic seawater at a slope in the northern South China Sea // *Chin. J. Appl. Environ. Biol.* 2017. V. 23. P. 21–27.
- Zeglin L.H., Wang B., Waythomas C., Rainey F., Talbot S.L.* Organic matter quantity and source affects microbial community structure and function following volcanic eruption on Kasatochi Island, Alaska // *Environ. Microbiol.* 2016. V. 18 (1). P. 146–158.

Сведения об авторах

КАРАЕВСКАЯ Екатерина Сергеевна – ГНЦ РФ «Арктический и антарктический научно-исследовательский институт». Россия, 199397, г. Санкт-Петербург, ул. Беринга, д. 38; Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН. Россия, 119991, г. Москва, ул. Губкина, д. 3. E-mail: katya_k_s@mail.ru

ДЕМИДОВ Никита Эдуардович – ГНЦ РФ «Арктический и антарктический научно-исследовательский институт». Россия, 199397, г. Санкт-Петербург, ул. Беринга, д. 38. E-mail: nikedemidov@mail.ru

КАЗАНЦЕВ Владимир Сергеевич – Институт физики атмосферы имени А.М. Обухова РАН. Россия, 119017, г. Москва, Пыжевский пер., д. 3. E-mail: kazantsev@ifaran.ru

ЕЛИЗАРОВ Иван Михайлович – Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН, Институт микробиологии имени С.Н. Виноградского РАН. Россия, 117312, г. Москва, просп. 60 лет Октября, д. 7, корп. 2. E-mail: ivan.elizarov@gmail.com

КАЛОШИН Александр Григорьевич – Научно-аналитический центр, Апрельское отделение Всероссийского научно-исследовательского геологического нефтяного института. Россия, 143360, Московская обл., г. Апрелька, ул. 1-я Кетрица, д. 1.

ПЕТРОВ Александр Леонидович – Научно-аналитический центр, Апрельское отделение Всероссийского научно-исследовательского геологического нефтяного института. Россия, 143360, Московская обл., г. Апрелька, ул. 1-я Кетрица, д. 1. E-mail: a.petrov@vnigni.ru

КАРЛОВ Денис Сергеевич – Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии. Россия, 196608, г. Санкт-Петербург; г. Пушкин, шоссе Подбельского, д. 3. E-mail: deniskarlov23@gmail.com

ШИРРМАЙСТЕР Лутц – Институт Альфреда Вегенера Центра полярных и морских исследований имени Гельмгольца, отдел исследований вечной мерзлоты. Германия, 14473, Телеграфенберг A45. E-mail: Lutz.Schirrmeister@awi.de

БЕЛОВ Андрей Антонович – Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, факультет почвоведения. Россия, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д. 1. E-mail: and.ant.be@gmail.com

ВЕТТЕРИХ Себастьян – Институт Альфреда Вегенера Центра полярных и морских исследований имени Гельмгольца, отдел исследований вечной мерзлоты. Германия, 14473, г. Потсдам, Телеграфенберг A4. E-mail: sebastian.wetterich@awi.de

ARCHAEOAL COMMUNITIES OF FROZEN QUATERNARY SEDIMENTS OF MARINE ORIGIN ON THE COAST OF WESTERN SPITSBERGEN

© 2021 E.S. Karaevskaya^{1,2*}, N.E. Demidov¹, V.S. Kazantsev³, I.M. Elizarov⁴, A.G. Kaloshin⁵, A.L. Petrov⁵, D.S. Karlov⁶, L. Schirrmeister⁷, A.A. Belov⁸, S. Wetterich⁷

¹ State Scientific Centre of the Russian Federation «Arctic and Antarctic Research Institute», St. Petersburg, Russia

² Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³ Obukhov Institute of Atmospheric Physics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

⁴ Federal Research Centre «Fundamentals of Biotechnology» of the Russian Academy of Sciences, Vinogradsky Institute of Microbiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

⁵ Scientific-Analytical Centre, Aprelevka Branch of the All-Russian Research Geological Oil Institute, Moscow region, Aprelevka, Russia

⁶ All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology, St. Petersburg; Pushkin, Russia

⁷ Alfred Wegener Institute, Helmholtz Center for Polar and Marine Research, Department of Permafrost Research, Potsdam, Germany

⁸ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Soil Science, Moscow, Russia

*e-mail: katya_k_s@mail.ru

Abstract. The archaeal composition of permafrost samples taken during drilling of frozen marine sediments in the area of the Barentsburg coal mine on the east coast of Grønfyord Bay of Western Spitsbergen has been studied. The study was based on the analysis of the V4 region of the 16S rRNA gene, carried out using next generation sequencing. This is the second part of the work dedicated to the prokaryotic composition of the Western Spitsbergen, the first part was devoted to the domain of Bacteria. The general phyla of the the Archaea domain were *Euryarchaeota*, *Bathyarchaeota*, *Thaumarchaeota* and *Asgardarchaeota*. As a result of phylogenetic analysis of the dominant operational taxonomic units, representatives of methanogenic methane- and ammonium-oxidizing archaea, as well as heterotrophic archaea were found. *Methanobacteria* class of methanogenic archaea was found in the controversial genesis, while methane-oxidizing archaea of the *Methanosarcinales* class of *Methanosarcinales* order were found in the marine permafrost of Cape Finneset: ANME-2a, -2b group was found in layers 8.6 and 11.7 m, and a group ANME-2d (*Candidatus Methanoperedens*) – in a layer of 6.5 m. Ammonium-oxidizing archaea of the phylum *Thaumarchaeota* was present in all types of permafrost, while *Nitrososphaerales* was detected in controversial genesis permafrost, and the order *Nitrosopumilales* in the marine permafrost or controversial genesis ones. Representatives of phylum *Bathyarchaeota* were found in the stratigraphically most ancient samples under this study. Superphylum *Asgardarchaeota* was met exclusively in the layers of permafrost with marine genesis and was represented by phyla *Lokiarchaeota*, *Thorarchaeota* and another group belonging to this superphylum that was not identified by us. The presence in the marine permafrost terrace of Cape Finneset at 11.7 m depth of methane, ethylene and ethane, as well as the composition of the archaeal community gives this layer to assume in it the presence of microbiological processes of the anaerobic oxidation of methane, probably received from Tertiary deposits before freezing. The results obtained are represented the permafrost of Spitsbergen as a rich archive of genetic information of little studied prokaryotic groups.

Keywords: Western Spitsbergen, permafrost, marine sediments, domain Archaea, V4 region of 16S rRNA, methane.

About the authors

KARAEVSKAYA Ekaterina Sergeevna – State Scientific Centre of the Russian Federation «Arctic and Antarctic Research Institute». Russia, 199397, St. Petersburg, Bering st., 38; Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences. Russia, 119991, Moscow, Gubkina st., 3. E-mail: katya_k_s@mail.ru

DEMIDOV Nikita Eduardovich – State Scientific Centre of the Russian Federation «Arctic and Antarctic Research Institute». Russia, 199397, St. Petersburg, Bering st., 38. E-mail: nikdemidov@mail.ru

KAZANTSEV Vladimir Sergeevich – Obukhov Institute of Atmospheric Physics, Russian Academy of Sciences. Russia, 119017, Moscow, Pyzhyovskiy alleyway, 3. E-mail: kazantsev@ifaran.ru

ELIZAROV Ivan Mikhailovich – Federal Research Centre «Fundamentals of Biotechnology» of the Russian Academy of Sciences, Vinogradsky Institute of Microbiology, Russian Academy of Sciences. Russia, 117312, Moscow, av. 60 Anniversary of October, 7-2. E-mail: ivan.elizarov@gmail.com

KALOSHIN Alexander Grigorievich – Scientific-Analytical Centre, Aprelevka Branch of the All-Russian Research Geological Oil Institute. Russia, 143360, Moscow region, Aprelevka, 1st Ketrtsa st., 1.

PETROV Alexander Leonidovich – Scientific-Analytical Centre, Aprelevka Branch of the All-Russian Research Geological Oil Institute. Russia, 143360, Moscow region, Aprelevka, 1st Ketrtsa st., 1. E-mail: a.petrov@vnigni.ru

KARLOV Denis Sergeevich – All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology. Russia, 196608, St. Petersburg; Pushkin, Podbelskogo highway, 3. E-mail: deniskarlov23@gmail.com

SCHIRRMUSTER Lutz – Alfred Wegener Institute, Helmholtz Center for Polar and Marine Research, Department of Permafrost Research. Germany, 14473, Potsdam, Telegrafenberg A45. E-mail: lutz.schirrmeister@awi.de

BELOV Andrey Antonovich – Lomonosov Moscow State University, Faculty of Soil Science. Russia, 119991, Moscow, Leninskie Gory, 1. E-mail: and.ant.be@gmail.com

WETTERICH Sebastian – Alfred Wegener Institute, Helmholtz Center for Polar and Marine Research, Department of Permafrost Research. Germany, 14473, Potsdam, Telegrafenberg A45. E-mail: sebastian.wetterich@awi.de

Cite this article as: Karaevskaya E.S., Demidov N.E., Kazantsev V.S., Elizarov I.M., Kaloshin A.G., Petrov A.L., Karlov D.S., Schirrmeister L., Belov A.A., Wetterich S. Archaeal communities of frozen Quaternary sediments of marine origin on the coast of Western Spitsbergen, *Geofizicheskie Protsessy i Biosfera* (Geophysical Processes and Biosphere), 2021, vol. 20, no. 3, pp. 20–38 (in Russian). <https://doi.org/10.21455/gpb2021.3-2>

English version: *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*, 2021, vol. 57, iss. 10. ISSN: 0001-4338 (Print), 1555-628X (Online). <https://link.springer.com/journal/volumesAndIssues/11485>