

БИОЛОГИЯ И МЕДИЦИНСКАЯ БИОЛОГИЯ BIOLOGY AND MEDICAL BIOLOGY

СРАВНЕНИЕ СОСТАВА И МЕТАБОЛИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА МИКРОБИОМА РУБЦА СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ В ЯМАЛО-НЕНЕЦКОМ И НЕНЕЦКОМ АВТОНОМНЫХ ОКРУГАХ РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ

Пономарева Е.С.¹,
Йылдырым Е.А.^{1,2},
Филиппова В.А.^{1,2},
Ильина Л.А.^{1,2},
Дубровин А.В.¹,
Лаптев Г.Ю.¹,
Калиткина К.А.^{1,2},
Дуняшев Т.П.¹,
Тюрина Д.Г.¹

¹ ООО «БИОТРОФ» (196602,
г. Санкт-Петербург, г. Пушкин,
ул. Малиновская, 8, лит. А, пом. 7-Н,
Россия)

² ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский
государственный аграрный университет»
(196601, г. Санкт-Петербург, г. Пушкин,
Петербургское шоссе, 2, Россия)

Автор, ответственный за переписку:
Екатерина Сергеевна Пономарева,
e-mail: ololoven@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Адаптивная способность северных оленей к суровым условиям Российской Арктики не определяется исключительно геномом макроорганизма и, безусловно, включает обширный генетический и метаболический репертуар микробиома.

Целью исследования было сравнение таксономических и прогнозируемых метаболических профилей микробиома рубца взрослых особей северных оленей, обитающих на естественных пастбищах Ямало-Ненецкого и Ненецкого автономных округов Российской Федерации.

Материалы и методы. Для отбора проб рубца были проведены экспедиции в Ямало-Ненецкий и Ненецкий АО Российской Арктики в 2017 г. Был проведён отбор образцов, которые представляли собой содержимое рубца от клинически здоровых особей северного оленя (не менее 3-кратной повторности среди животных-аналогов). Для анализа микробиоты рубца животных и определения метаболических профилей было проведено 16S rRNA NGS-секвенирование на приборе MiSeq (Illumina, США). Биоинформатический анализ данных выполняли с помощью программного обеспечения QIIME2 ver. 2020.8. Фильтрацию шумовых последовательностей проводили методом DADA2. Для анализа таксономии использовали справочную базу данных Silva 138. Реконструкцию и прогнозирование функционального содержания метагенома осуществляли при помощи программного комплекса PICRUSt2 (v. 2.3.0).

Результаты. При проведении NGS-секвенирования было изучено в общей сложности 223 768 последовательностей гена 16S rPHK микробиома рубца северных оленей. Выявлены существенные ($p \leq 0,05$) различия между группами по 10 бактериальным филумам и суперфилумам: Actinobacteriota, Spirochaetes, Chloroflexi, Verrucomicrobia, Bdellovibrionota, Synergistetes, Fusobacteriota, Muxococcota, Cyanobacteria, Campilobacterota. Результаты реконструкции и прогнозирования функционального содержания метагенома с применением биоинформатического анализа PICRUSt2 позволили выявить 328 потенциальных метаболических пути. Отличия между группами выявлены по 16 прогнозируемым метаболическим путям, среди которых доминировали пути биосинтеза хлорофиллида и аминокислот.

Ключевые слова: микробиота, рубец, метаболические пути, секвенирование нового поколения, Rangifer tarandus

Для цитирования: Пономарева Е.С., Йылдырым Е.А., Филиппова В.А., Ильина Л.А., Дубровин А.В., Лаптев Г.Ю., Калиткина К.А., Дуняшев Т.П., Тюрина Д.Г. Сравнение состава и метаболического потенциала микробиома рубца северных оленей в Ямало-Ненецком и Ненецком автономных округах Российской Арктики. Acta biomedica scientifica. 2022; 7(3): 30-37. doi: 10.29413/ABS.2022-7.3.4

Статья получена: 15.03.2022

Статья принята: 19.04.2022

Статья опубликована: 05.07.2022

COMPARISON OF THE COMPOSITION AND METABOLIC POTENTIAL OF THE REINDEER'S RUMEN MICROBIOME IN THE YAMAL-NENETS AND NENETS AUTONOMOUS DISTRICT OF THE RUSSIAN ARCTIC

Ponomareva E.S.¹,
Yildirim E.A.^{1,2},
Filippova V.A.^{1,2},
Ilna L.A.^{1,2},
Dubrowin A.V.¹,
Laptev G.Yu.¹,
Kalitkina K.A.^{1,2},
Dunyashev T.P.¹,
Tiurina D.G.¹

¹ LLC Biotrof (Malinovskaya str. 8, lit. A, St. Petersburg, Pushkin 196602, Russian Federation)

² Saint-Petersburg State Agrarian University (Petersburgskoye highway 2, Saint-Petersburg, Pushkin 196601, Russian Federation)

Corresponding author:
Ekaterina S. Ponomareva,
e-mail: ololoven@mail.ru

ABSTRACT

The adaptive ability of reindeer to the harsh conditions of the Russian Arctic is not determined solely by the genome of the macroorganism and, of course, includes an extensive genetic and metabolic repertoire of the microbiome.

The aim. To compare the taxonomic and predicted metabolic profiles of the rumen microbiome of adult reindeer living in the natural pastures of the Yamalo-Nenets and Nenets Autonomous districts of the Russian Federation.

Materials and methods. Expeditions to the Yamal-Nenets and Nenets Autonomous districts of the Russian Arctic in 2017 were carried out to take samples of the rumen. The contents of the rumen were taken from clinically healthy reindeer individuals (at least 3 times repetition). To analyze the animal scar microbiota and determine metabolic profiles, 16S rRNA NGS sequencing was performed on a MiSeq device (Illumina, USA). Bioinformatic data analysis was performed using QIIME2 software ver. 2020.8. The noise sequences were filtered by DADA2. Silva 138 reference database was used for taxonomy analysis. Reconstruction and prediction of the functional content of the metagenome was carried out using the software complex PICRUSt2 (v. 2.3.0).

Results. During NGS sequencing, a total of 223 768 sequences of the 16S rRNA gene of the reindeer scarring microbiome were studied. Significant ($p \leq 0.05$) differences between the groups in 10 bacterial phyla and superphyla were revealed: Actinobacteriota, Spirochaetes, Chloroflexi, Verrucomicrobia, Bdellovibrionota, Synergistetes, Fusobacteriota, Myxococcota, Cyanobacteria, Campilobacterota. The results of the reconstruction and prediction of the functional content of the metagenome using the PICRUSt2 bioinformatic analysis made it possible to identify 328 potential metabolic pathways. Differences between the groups were revealed in 16 predicted metabolic pathways, among which the pathways of chlorophyllide and amino acid biosynthesis dominated.

Key words: microbiota, rumen, metabolic pathways, Next Generation Sequencing, Rangifer tarandus

For citation: Ponomareva E.S., Yildirim E.A., Filippova V.A., Ilna L.A., Dubrowin A.V., Laptev G.Yu., Kalitkina K.A., Dunyashev T.P., Tiurina D.G. Comparison of the composition and metabolic potential of the reindeer's rumen microbiome in the Yamal-Nenets and Nenets autonomous district of the Russian Arctic. *Acta biomedica scientifica*. 2022; 7(3): 30-37. doi: 10.29413/ABS.2022-7.3.4

Received: 15.03.2022
Accepted: 19.04.2022
Published: 05.07.2022

ВВЕДЕНИЕ

Rangifer tarandus – единственный вид семейства Cervidae с циркумполярным распространением: в boreальных, тундровых, субарктических, арктических и горных районах Северной Азии, Северной Америки и Европы. Арктические регионы Российской Федерации, которые являются одной из ключевых частей ареала северных оленей, это одно из самых суровых мест на Земле. Территория характеризуется низкими температурами воздуха, а также низкой биомассой. Климат определяется наличием многолетней мерзлоты, близостью холодного Карского моря, для округа характерна длительная зима (до 8 месяцев), короткое лето, сильные ветры. Низкие температуры воздуха в ареалах обитания северных оленей – это один из вызовов окружающей среды, который также может оказывать влияние на метаболические и физиологические процессы. Кроме того, формирование ледяного наста зимой нередко подвергает оленей периодам острого голодания, что сдерживает рост популяции северных оленей в регионе.

Очевидно, что адаптивная способность животных к суровым условиям не определяется исключительно геномом макроорганизма и, безусловно, включает обширный генетический и метаболический репертуар микробиома. Проведены исследования, содержащие указания на то, что компоненты рациона северных оленей – лишайники [1] и высшие растения [2] – содержат достаточно высокие концентрации микотоксинов. По мнению одних исследователей [3], анаэробные микроорганизмы рубца северных оленей проявляют устойчивость и способность к детоксикации ксенобиотиков кормов. Однако результаты исследования, проведённого в 1964 г. [4], продемонстрировали возникновение интоксикации у северных оленей вследствие потребления лишайников.

Состав микробиоты пищеварительной системы может изменяться в зависимости от места обитания. Влияние окружающей среды на состав микробиома жвачных было продемонстрировано ранее Allison M.J. et al. [5] на примере коз. Различия заключались в присутствии в рубце бактерии *Synergistes jonesii*, способной разлагать токсическое соединение 3-гидрокси-4(1H)-пиридон (3,4 ДГП), которое вырабатывается из мимозина. Эта соединение содержится в листьях и семенах *Leucaena leucocephala* – бобового растения, которое часто используется в качестве кормового для жвачных животных на Гавайях.

Растительность в Ямало-Ненецком и Ненецком АО преимущественно тундровая, представлена карликовыми хвойными и лиственными деревьями, кустистыми лишайниками, многолетними травами. Тем не менее, ботанический состав кормовой базы пастбищ несколько варьирует. Поэтому представляет интерес понимание конкретных биологических и метаболических функций микробиома рубца северных оленей в контексте некоторых колебаний рациона и определённых климатических особенностей ареала.

Целью исследования было сравнение таксономических и прогнозируемых метаболических профи-

лей микробиома рубца взрослых особей северных оленей, обитающих на естественных пастбищах Ямало-Ненецкого и Ненецкого автономных округов Российской Федерации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования были взрослые особи северных оленей *Rangifer tarandus*. Образцы содержимого рубца отбирали в летне-осенний период в 2017 г. в Ямало-Ненецком (посёлок Харп) автономном округе у 13 животных и Ненецком (посёлок Нельмин-Нос) автономном округе у 11 животных. Отбор проб рубцового содержимого (10–50 г) проводили с использованием стерильного зонда. Тотальную ДНК из исследуемых образцов выделяли с использованием набора Genomic DNA Purification Kit (Fermentas Inc., Литва). Амплификацию для последующего NGS-секвенирования (Veriti Thermal Cycler, Life Technologies, Inc., США) с эубактериальными праймерами (IDT) 343F (5'-CTCCTACGRRSGCAGCAG-3') и 806R (5'-GGACTACNVGGGTWCTAAT-3'), фланкирующими участок V3–V4 гена 16S рРНК. ПЦР проводили при следующих условиях: 95 °C в течение 3 мин; 95 °C в течение 30 секунд, 55 °C в течение 30 секунд и 72 °C в течение 30 секунд (необходимо для удлинения последовательности); данный цикл повторялся 25 раз; и окончательное удлинение при 72 °C на протяжении 5 мин. Секвенирование проводили при помощи реагентов для подготовки библиотек Nextera® XT IndexKit (Illumina Inc., США), для очистки ПЦР-продуктов Agencourt AMPure XP (Beckman Coulter Inc., США) и для проведения секвенирования MiSeq® ReagentKit v. 2 (500 cycle) (Illumina Inc., США). Максимальная длина полученных последовательностей составила 2 × 250 п. н. Метагеномное секвенирование (система MiSeq, Illumina Inc., США) осуществляли с набором MiSeq Reagent Kit v. 3 (Illumina Inc., США).

Биоинформатический анализ данных выполняли с помощью программного обеспечения QIIME2 ver. 2020.8 [6]. После импорта последовательностей в формате .fastq из секвенирующего прибора и создания необходимых для работы файлов сопоставления (содержащих метаданные изучаемых файлов), парные строки прочтений были выровнены. Далее последовательности фильтровали по качеству с использованием параметров настроек по умолчанию. Фильтрацию шумовых последовательностей проводили с помощью встроенного в пакет QIIME2 метода DADA2, включающего информацию о качестве в свою модель ошибок, что делает алгоритм устойчивым к последовательности более низкого качества, при этом использовали максимальную длину последовательности обрезки, равную 250 п. н. [7]. Реконструкцию и прогнозирование функционального содержания метагенома, семейств генов, ферментов проводили при помощи программного комплекса PICRUSt2 (v. 2.3.0) [8]. С программой работали согласно рекомендованному сценарию действий, все настройки использовали по умолчанию. OTU каждого образца расположили в соответствии с его содержанием, от боль-

шего к меньшему, значения преобразовали с помощью логарифмического преобразования Log2. Визуализацию данных и подсчёт статистических показатели проводили с помощью веб-приложения Phantasmus v. 1.11.0 [9], в котором помимо основных методов визуализации и фильтрации поддерживаются методы на основе R, такие как кластеризация k-средних, анализ основных компонентов или анализ дифференциальных выражений с пакетом limma.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На рисунке 1 представлены значения параметров α -биоразнообразия, рассчитанные на основе данных по секвенированию ампликонов гена 16S рРНК.

При сравнении групп по индексам Чаяо и Shannon оказалось, что их значения не имеют отличий ($p \geq 0,05$) у животных из различных экспериментальных групп.

Показано, что в составе микробиома рубцово-жидкости северных оленей обеих групп присутствовало 25

бактериальных филумов и суперфилумов (рис. 2). Среди них доминирующими были Bacteroidota, Firmicutes, Spirochaetota, Verrucomicrobiota, Patescibacteria, Proteobacteria, при этом самыми многочисленными были суперфилум Bacteroidota (от $32,11 \pm 2,3$ до $60 \pm 4,4$ %) и филум Firmicutes (от $30,03 \pm 3,4$ до $54,92 \pm 3,8$ %). Вероятно, их можно считать ядром бактериального микробиома северных оленей, потому что ранее также было показано [10, 11], что они доминируют в рубце практически у всех оленей. Важная функция Firmicutes и Bacteroidota – способность разлагать сложные полисахариды с последующим образованием короткоцепочечных жирных кислот.

Выявлены существенные ($p \leq 0,05$) различия между группами по 10 бактериальным филумам и суперфилумам: Actinobacteriota, Spirochaetes, Chloroflexi, Verrucomicrobia, Bdellovibrionota, Synergistetes, Fusobacteriota, Muxococcota, Cyanobacteria, Campilobacterota. Вероятно, изменения в составе микробиома между группами северных оленей из разных автономных округов могли быть связаны с ботаническим, биохимическим и микробиологическим со-

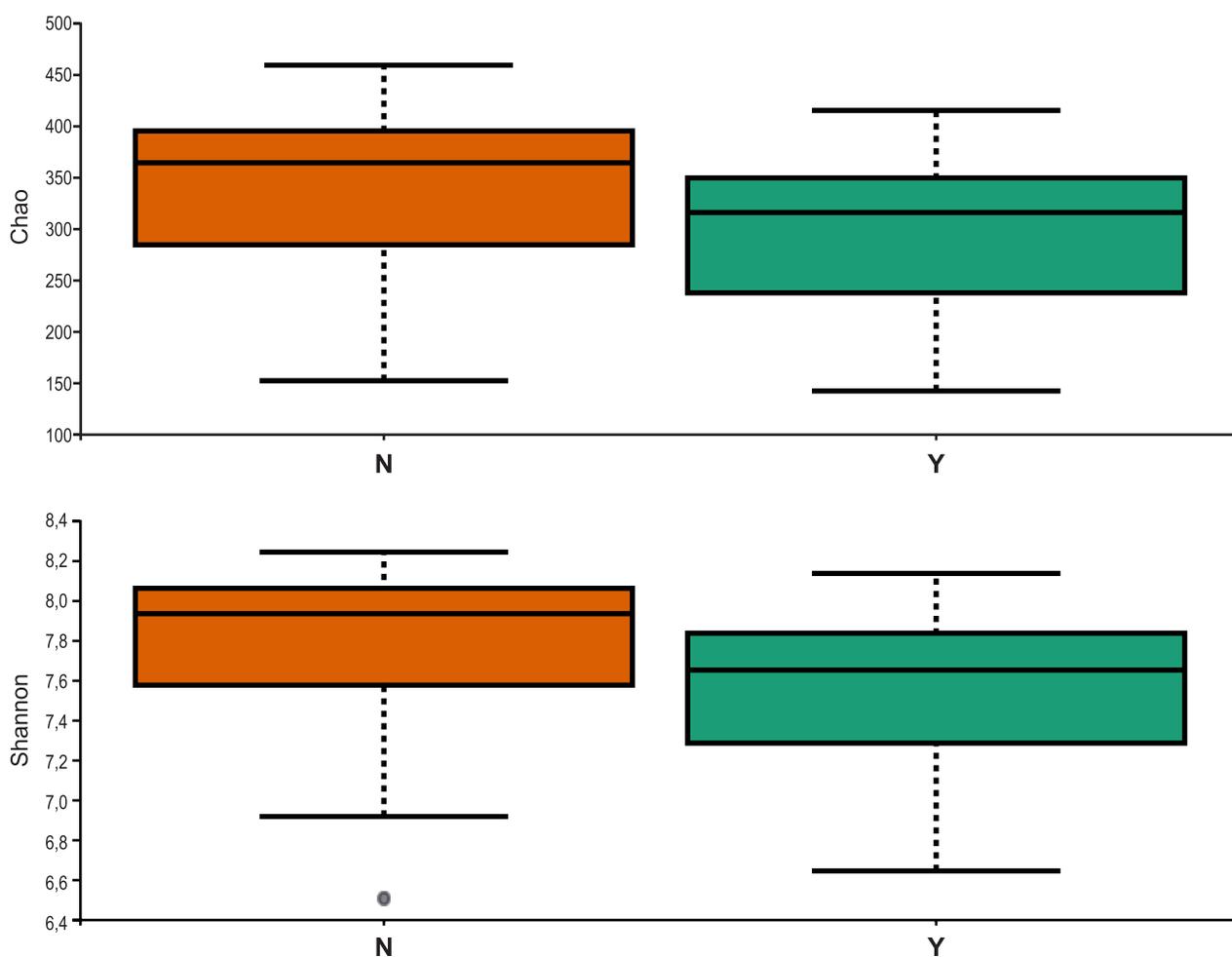


РИС. 1. Сравнение абсолютных значений α -биоразнообразия индексов Чаяо и Shannon микробиома рубца северных оленей по группам; N – Ненецкий АО, Y – Ямало-Ненецкий АО

FIG. 1. Comparison of the absolute values of α -biodiversity of the Chao, Shannon and Simpson indices of the reindeer rumen microbiome by groups; N – Nenets Autonomous District, Y – Yamalo-Nenets Autonomous District

ставом доступных кормов. Так, например, *Verrucomicrobia* являются природными космополитами, присутствуя в луговой ризосферной почве (35 %), а также в почвах хвойного леса [12].

Интересно, что представители таких таксонов, как *Fusobacteriota* и *Muxocossota*, полностью отсутствовали в составе микробиома северных оленей из Ямало-Ненецкого АО. Тогда как в структуре микробиоты рубца северных оленей из Ненецкого АО их содержание составляло $0,04 \pm 0,003$ и $0,008 \pm 0,0007$ % соответственно. Представитель рода *Fusobacterium* – *F. necrophorum* – является возбудителем опасного заболевания некробактериоз, который нередко получает конкурентное преимущество в рубце жвачных на фоне погрешностей в кормлении [13]. Интересно, что некробактериоз, при котором

возникают поражения стенок рубца и гнойно-некротические поражения дистальных участков конечностей, является одним из важных факторов, сдерживающих и рост популяции северного оленя. В 2009 г. от некробактериоза пало 65 тыс. особей домашних северных оленей [14].

С другой стороны, в группе северных оленей из Ненецкого АО в 1,6 раза возрастало ($p \leq 0,05$) содержание *Spirochaetes*, по сравнению с другой группой, достигая при этом $2,8 \pm 0,18$ %. Ранее присутствие данной группы микроорганизмов в пищеварительной системе было связано с диареей у свиней и домашней птицы, вызывая значительные экономические потери [15]. На примере человека показано, что распространённость кишечных спирохет в прямой кишке, по-видимому, соответствует проживанию в развивающихся регионах. Показатели

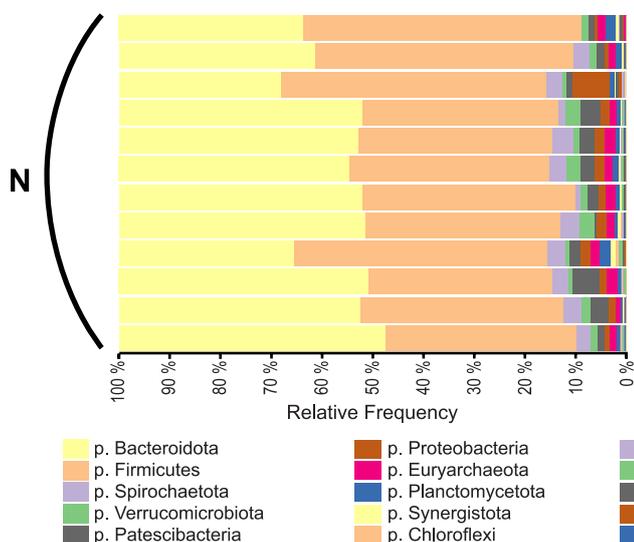


РИС. 2. Состав микробного сообщества рубцовой жидкости северных оленей на уровне филумов по данным NGS-секвенирования ампликонов 16S рPHK; N – Ненецкий АО, Y – Ямало-Ненецкий АО

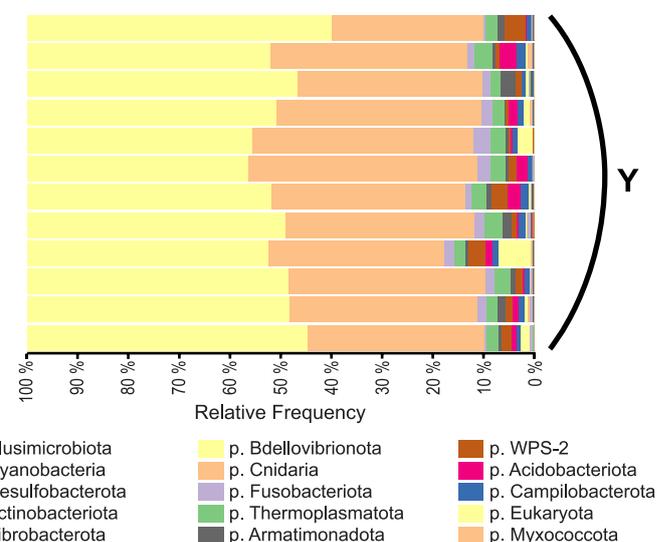


РИС. 2. Composition of the rumen microbiotas of reindeers by bacterial phylum according to NGS sequencing of 16S rRNA amplicons; N – Nenets Autonomous District, Y – Yamalo-Nenets Autonomous District

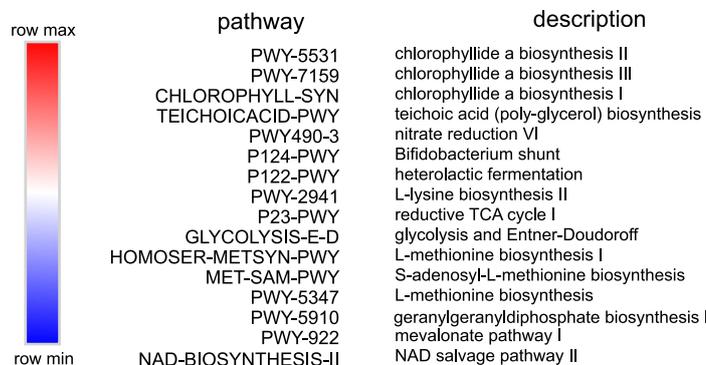


РИС. 3. Гистограмма прогнозируемых метаболических путей, характеризующая статистически значимые различия ($p \leq 0,05$) между группами северных оленей из Ненецкого АО и Ямало-Ненецкого АО; N – Ненецкий АО, Y – Ямало-Ненецкий АО

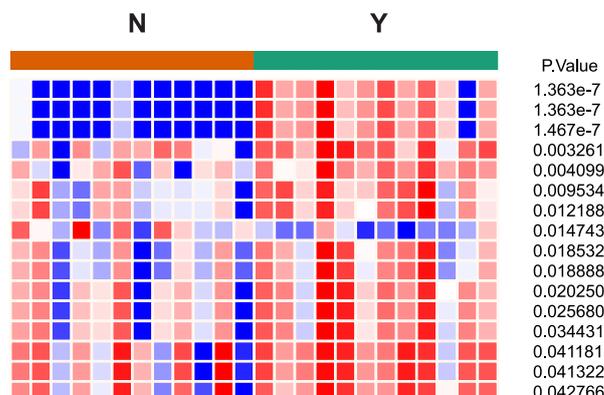


РИС. 3. A thermal map of predicted metabolic pathways characterizing reliable differences ($p \leq 0.05$) between groups of reindeer from the Nenets Autonomous District and the Yamalo-Nenets Autonomous District; N – Nenets Autonomous District, Y – Yamalo-Nenets Autonomous District

распространённости 32,6% наблюдаются у здоровых детей австралийских аборигенов. В то же время, спирохеты были извлечены только из 8 из 695 (1,2%) образцов фекалий, которые были получены от других, в основном неаборигенных, детей и взрослых в Западной Австралии или Северной территории Австралии, страдающих желудочно-кишечными расстройствами [16].

На базе анализа, основанного на результатах PICRUSt2, у микробного сообщества рубца северных оленей мы обнаружили 328 потенциальных метаболических путей. Отличия между группами выявлены по 16 прогнозируемым метаболическим путям (рис. 3). Среди данных путей доминировали пути биосинтеза хлорофиллида и аминокислот.

Изменения прогнозируемого метаболического профиля микробного сообщества (рис. 3) были ассоциированы с представленностью некоторых таксономических групп в рубце северного оленя (рис. 2). Так, у северных оленей из Ямало-Ненецкого АО по сравнению с группой животных из Ненецкого АО отмечено статистически значимое усиление ($p \leq 0,05$) активности синтеза предшественника хлорофилла – хлорофиллида, что может иметь связь с возрастанием численности бактерий филума Cyanobacteria. Представители этих кислородных фототрофов способны синтезировать ферменты, в частности, светозависимую НАДФН:протохлорофиллидокси-редуктазу и темнотростависимую протохлорофиллидокси-редуктазу, катализирующие восстановление протохлорофиллида до хлорофиллида [17].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, выявлены существенные ($p \leq 0,05$) различия между группами северных оленей из Ненецкого и Ямало-Ненецкого автономных округов по 10 бактериальным филумам и суперфилумам: Actinobacteriota, Spirochaetes, Chloroflexi, Verrucomicrobia, Bdellovibrionota, Synergistetes, Fusobacteriota, Muxococcota, Cyanobacteria, Campilobacterota. Результаты реконструкции и прогнозирования функционального содержания метагенома с применением биоинформатического анализа PICRUSt2 позволили выявить 328 потенциальных метаболических путей. Отличия между группами выявлены по 16 прогнозируемым метаболическим путям, среди которых доминировали пути биосинтеза хлорофиллида и аминокислот. Вероятно, изменения в таксономии и функциональном потенциале микробиома между группами северных оленей из разных автономных округов могли быть связаны с ботаническим, биохимическим и микробиологическим составом доступных кормов.

Финансирование

Исследование выполнено при поддержке гранта РНФ № 17-76-20026.

Конфликт интересов

Авторы данной статьи сообщают об отсутствии конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Буркин А.А., Кононенко Г.П. Особенности накопления микотоксинов в лишайниках. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2013; 5(49): 522-530. doi: 10.7868/S0555109913050036
2. Йылдырым Е.А., Ильина Л.А., Лайшев К.А., Филиппова В.А., Дубровин А.В., Дуняшев Т.П. и др. Распространение микотоксинов в кормах летнего пастбищного рациона *Rangifer tarandus* в арктической зоне России. *Сельскохозяйственная биология*. 2018; 53(4): 779-786. doi: 10.15389/agrobiology.2018.4.779rus
3. Sundset MA, Edwards JE, Cheng YF, Senosiain RS, Fraile MN, Northwood KS, et al. Molecular diversity of the rumen microbiome of Norwegian reindeer on natural summer pasture. *Microb Ecol*. 2009; 57(2): 335-348. doi: 10.1007/s00248-008-9414-7
4. Kingsbury JM. *Poisonous plants of the United States and Canada*. 3rd ed. NJ, Prentice Hall; 1964.
5. Allison MJ, Mayberry WR, Mcsweeney CS, Stahl DA. *Synergistes jonesii*, gen. nov., sp. nov.: A rumen bacterium that degrades toxic pyridinediols. *Syst Appl Microbiol*. 1992; 15(4): 522-529. doi: 10.1016/S0723-2020(11)80111-6
6. *QIIME 2 user documentation*. URL: <https://docs.qiime2.org/2020.8/> [date of access: 15.03.2022].
7. *DADA2 Pipeline Tutorial*. URL: <https://benjjneb.github.io/dada2/tutorial.html/> [date of access: 15.03.2022].
8. *PICRUSt2 Pipeline Tutorial*. URL: <https://github.com/picrust/picrust2/> [date of access: 15.03.2022].
9. *Phantasus (v1.11.0) user documentation*. URL: <https://artyomovlab.wustl.edu/phantasus/> [date of access: 15.03.2022].
10. Pope PB, Mackenzie AK, Gregor I, Smith W, Sundset MA, McHardy AC, et al. Metagenomics of the Svalbard reindeer rumen microbiome reveals abundance of polysaccharide utilization loci. *PLoS One*. 2012; 7(6): e38571. doi: 10.1371/journal.pone.0038571
11. Salgado-Flores A, Hagen LH, Ishaq SL, Zamanzadeh M, Wright AD, Pope PB, et al. Rumen and cecum microbiomes in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) are changed in response to a lichen diet and may affect enteric methane emissions. *PLoS One*. 2016 11(5): 155-213. doi: 10.1371/journal.pone.0155213
12. Bergmann GT, Bates ST, Eilers KG, Lauber CL, Caporaso JG, Walters WA, et al. The under-recognized dominance of Verrucomicrobia in soil bacterial communities. *Soil Biol Biochem*. 2011; 43(7): 1450-1455. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.03.012
13. Tadepalli S, Narayanan SK, Stewart GC, Chengappa MM, Nagaraja TG. *Fusobacterium necrophorum*: A ruminal bacterium that invades liver to cause abscesses in cattle. *Anaerobe*. 2009; 15(1-2): 36-43. doi: 10.1016/j.anaerobe.2008.05.005
14. Казановский Е.С., Карабанов В.П., Клебенсон К.А. *Болезни северных оленей (ветеринарный практикум)*. Сыктывкар; 2011.
15. Lee JI, McLaren AJ, Lymbery AJ, Hampson DJ. Human intestinal spirochetes are distinct from *Serpulina hyodysenteriae*. *J Clin Microbiol*. 1993; 31(1): 16-21. doi: 10.1128/jcm.31.1.16-21.1993
16. Lee JI, Hampson DJ. Intestinal spirochaetes colonizing aborigines from communities in the remote north of Western Australia. *Epidemiol Infect*. 1992; 109(1): 133-141.
17. Kopečná J, Sobotka R, Komenda J. Inhibition of chlorophyll biosynthesis at the protochlorophyllide reduction step results in the parallel depletion of Photosystem I and Photosystem II in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803. *Planta*. 2013; 237(2): 497-508. doi: 10.1007/s00425-012-1761-4

REFERENCES

1. Burkin AA, Kononenko GP. Features of mycotoxin accumulation in lichens. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*. 2013; 5(49): 522-530. (In Russ.). doi: 10.7868/S0555109913050036
2. Yildirim EA, Ilyina LA, Laishev KA, Filippova VA, Dubrovin AV, Dunyashev TP, et al. Distribution of mycotoxins in the feed of the summer pasture diet *Rangifer tarandus* in the Arctic zone of Russia. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. 2018; 53(4): 779-786. (In Russ.). doi: 10.15389/agrobiol.2018.4.779rus
3. Sundset MA, Edwards JE, Cheng YF, Senosiain RS, Fraile MN, Northwood KS, et al. Molecular diversity of the rumen microbiome of Norwegian reindeer on natural summer pasture. *Microb Ecol*. 2009; 57(2): 335-348. doi: 10.1007/s00248-008-9414-7
4. Kingsbury JM. *Poisonous plants of the United States and Canada*. 3rd ed. NJ, Prentice Hall; 1964.
5. Allison MJ, Mayberry WR, Mcsweeney CS, Stahl DA. *Synergistes jonesii*, gen. nov., sp. nov.: A rumen bacterium that degrades toxic pyridinediols. *Syst Appl Microbiol*. 1992; 15(4): 522-529. doi: 10.1016/S0723-2020(11)80111-6
6. QIIME 2 user documentation. URL: <https://docs.qiime2.org/2020.8/> [date of access: 15.03. 2022].
7. DADA2 Pipeline Tutorial. URL: <https://benjjneb.github.io/dada2/tutorial.html/> [date of access: 15.03.2022].
8. PICRUSt2 Pipeline Tutorial. URL: <https://github.com/picrust/picrust2/> [date of access: 15.03.2022].
9. Phantasus (v1.11.0) user documentation. URL: <https://artyomovlab.wustl.edu/phantasus/> [date of access: 15.03.2022].
10. Pope PB, Mackenzie AK, Gregor I, Smith W, Sundset MA, McHardy AC, et al. Metagenomics of the Svalbard reindeer rumen microbiome reveals abundance of polysaccharide utilization loci. *PLoS One*. 2012; 7(6): e38571. doi: 10.1371/journal.pone.0038571
11. Salgado-Flores A, Hagen LH, Ishaq SL, Zamanzadeh M, Wright AD, Pope PB, et al. Rumen and cecum microbiomes in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) are changed in response to a lichen diet and may affect enteric methane emissions. *PLoS One*. 2016 11(5): 155-213. doi: 10.1371/journal.pone.0155213
12. Bergmann GT, Bates ST, Eilers KG, Lauber CL, Caporaso JG, Walters WA, et al. The under-recognized dominance of Verrucomicrobia in soil bacterial communities. *Soil Biol Biochem*. 2011; 43(7): 1450-1455. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.03.012
13. Tadepalli S, Narayanan SK, Stewart GC, Chengappa MM, Nagaraja TG. Fusobacterium necrophorum: A ruminal bacterium that invades liver to cause abscesses in cattle. *Anaerobe*. 2009; 15(1-2): 36-43. doi: 10.1016/j.anaerobe.2008.05.005
14. Kazanovskiy ES, Karabanov VP, Klebenson KA. *Reindeer diseases*. Syktyvkar; 2011. (In Russ.).
15. Lee JI, McLaren AJ, Lymbery AJ, Hampson DJ. Human intestinal spirochetes are distinct from *Serpulina hyodysenteriae*. *J Clin Microbiol*. 1993; 31(1): 16-21. doi: 10.1128/jcm.31.1.16-21.1993
16. Lee JI, Hampson DJ. Intestinal spirochaetes colonizing aborigines from communities in the remote north of Western Australia. *Epidemiol Infect*. 1992; 109(1): 133-141.
17. Kopečná J, Sobotka R, Komenda J. Inhibition of chlorophyll biosynthesis at the protochlorophyllide reduction step results in the parallel depletion of Photosystem I and Photosystem II in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803. *Planta*. 2013; 237(2): 497-508. doi: 10.1007/s00425-012-1761-4

Сведения об авторах

- Пonomareva Екатерина Сергеевна** – биотехнолог молекулярно-генетической лаборатории, ООО «БИОТРОФ», e-mail: kate@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4336-8273>
- Йылдырым Елена Александровна** – доктор биологических наук, главный биотехнолог молекулярно-генетической лаборатории, ООО «БИОТРОФ»; профессор кафедры крупного животноводства, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный аграрный университет», e-mail: deniz@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5846-5105>
- Филиппова Валентина Анатольевна** – биотехнолог молекулярно-генетической лаборатории, ООО «БИОТРОФ»; заведующий лабораторией кафедры крупного животноводства, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный аграрный университет», e-mail: filippova@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8789-9837>
- Ильина Лариса Александровна** – кандидат биологических наук, начальник молекулярно-генетической лаборатории, ООО «БИОТРОФ»; доцент кафедры крупного животноводства, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный аграрный университет», e-mail: ilina@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2789-4844>
- Дубровин Андрей Валерьевич** – кандидат ветеринарных наук, биотехнолог молекулярно-генетической лаборатории, ООО «БИОТРОФ», e-mail: dubrovin@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8424-4114>
- Лаптев Георгий Юрьевич** – доктор биологических наук, директор ООО «БИОТРОФ», e-mail: laptey@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8795-6659>
- Калиткина Ксения Андреевна** – биотехнолог молекулярно-генетической лаборатории, ООО «БИОТРОФ», студент кафедры крупного животноводства (направления «Зоотехния», магистерская программа «Селекция в частной зоотехнии»), ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный аграрный университет», e-mail: kseniya.k.a@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9541-6839>
- Дуняшев Тимур Петрович** – биотехнолог молекулярно-генетической лаборатории, ООО «БИОТРОФ», e-mail: timur@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3918-0948>
- Тюрина Дарья Георгиевна** – кандидат экономических наук, заместитель директора по финансам, ООО «БИОТРОФ», e-mail: tiurina@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9001-2432>

Information about the authors

- Ekaterina S. Ponomareva** – Biotechnologist at the Molecular Genetic Laboratory, LLC Biotrof, e-mail: kate@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4336-8273>
- Elena A. Yildirim** – Dr. Sc. (Biol.), Chief Biotechnologist at the Molecular Genetic Laboratory, LLC Biotrof; Professor at the Department of Large Animal Husbandry, Saint-Petersburg State Agrarian University, e-mail: deniz@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5846-5105>
- Valentina A. Filippova** – Biotechnologist at the Molecular Genetic Laboratory, LLC Biotrof, Head of the Laboratory of the Department of Large Animal Husbandry, Saint-Petersburg State Agrarian University, e-mail: filippova@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8789-9837>
- Larisa A. Ilina** – Cand. Sc. (Biol.), Head of the Molecular Genetic Laboratory, LLC Biotrof, Associate Professor at the Department of Large Animal Husbandry, Saint-Petersburg State Agrarian University, e-mail: ilina@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2789-4844>
- Andrey V. Dubrowin** – Cand. Sc. (Vet.), Biotechnologist at the Molecular Genetic Laboratory, LLC Biotrof, e-mail: dubrovin@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8424-4114>
- Georgiy Y. Laptev** – Dr. Sc. (Biol.), Head of LLC Biotrof, e-mail: laptey@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8795-6659>

Kseniya A. Kalitkina – Biotechnologist of the Molecular Genetic Laboratory, LLC Biotrof, Student at the Department of Large Animal Husbandry (directions “Zootechny”, master’s program “Selection in Zootechny”), Saint-Petersburg State Agrarian University, e-mail: kseniya.k.a@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9541-6839>

Timur P. Dnyashev – Biotechnologist at the Molecular Genetic Laboratory, LLC Biotrof, e-mail: timur@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3918-0948>

Daria G. Tiurina – Cand. Sc. (Econom.), Deputy Director for Finances, LLC Biotrof, e-mail: tiurina@biotrof.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9001-2432>

Статья опубликована в рамках Второй Всероссийской научной конференции с международным участием «Механизмы адаптации микроорганизмов к различным условиям среды обитания».