

УДК 579.26 : 631.46

DOI: 10.18522/2308-9709-2026-55-1

ОБИЛИЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПРОКАРИОТНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВОПОДОБНЫХ ТЕЛ ПЕЩЕР ВЬЕТНАМА

Косенко Н. Р.^{1*}, Лысак Л. В.¹, Князева А. В.¹, Фам Тхи Ха Занг²,
Александрова А. В.¹

¹ *Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия; nrkosenko@gmail.com*

² *Совместный российско-вьетнамский тропический научно-
исследовательский и технологический центр, Ханой, Вьетнам*

nrkosenko@gmail.com [ORCID: 0000-0003-0375-9955](https://orcid.org/0000-0003-0375-9955)*

lvlysak@mail.ru [ORCID: 0000-0001-5348-8888](https://orcid.org/0000-0001-5348-8888)

aknyazeva1999@gmail.com [ORCID: 0000-0002-9546-7046](https://orcid.org/0000-0002-9546-7046)

giangvietnga@gmail.com [ORCID: 0000-0002-4137-7213](https://orcid.org/0000-0002-4137-7213)

alina-alex2011@yandex.ru [ORCID: 0000-0003-2359-4780](https://orcid.org/0000-0003-2359-4780)

Аннотация

Проведенное исследование прокариотных сообществ почвоподобных тел (солоидов) пещер Вьетнама позволило выявить их микробиологическую специфику и значительное отличие от типичных зональных почв. Общая численность бактерий, длина актиномицетного мицелия и биомасса прокариот в исследованных солоидах были существенно ниже, чем в почвах, что коррелировало с содержанием общего углерода в условиях ограниченного поступления органического вещества из внешней среды. Выявлено высокое таксономическое разнообразие микробиомов солоидов при доминировании филумов *Actinomycetota* и *Pseudomonadota*. Наибольшие значения численности и разнообразия отмечены в солоидах пещеры Тханьван, что, вероятно, было связано с относительно высоким содержанием общего углерода. Филум *Actinomycetota* отличался наибольшим родовым богатством, что отражает его устойчивость к разнообразным стрессовым факторам среды, для других филумов родовое обилие на порядок ниже.

Анализ экологических показателей (индексов Шеннона, Симпсона) подтвердил наибольшее α -разнообразие почвоподобных тел (ППТ) пещеры Тханьван. Сравнение микробиомов по метрике сходства Брея-Кертиса и анализ PCoA выявило обособленность сообщества почвоподобного тела пещеры Пигми и значительное сходство микробиомов всех солоидов с микробиотой листового опада, что указывает на занос микроорганизмов с поверхности воздушными и водными потоками. Проведенный иерархический кластерный анализ выявил разделение микробных сообществ на три группы, отражающие особенности их экотопов. Полученные данные о высоком филогенетическом разнообразии и таксономическом богатстве культивируемых бактериальных комплексов солоидов демонстрируют их возможную роль как депозитария прокариот и потенциального источника биотехнологически ценных штаммов.

Ключевые слова

Карстовые пещеры; почвоподобные тела; солоиды; микробиом прокариот; метабаркодинг; сапротрофный комплекс

Введение

Пещеры представляют собой уникальные природные объекты изучения биокосных взаимодействий. В подземных экосистемах эти процессы проявляются с особой интенсивностью вследствие экстремальных условий существования организмов – температурный режим, дефицит или отсутствие света с дневной поверхности, органического вещества (Балмочных, 2015). В олиготрофных условиях пещер формируются особые биокосные тела (системы), не соответствующие классической Докучаевской парадигме определения почв. В настоящее время такие образования предлагается рассматривать как почвоподобные тела (ППТ), или солоиды, и изучать в рамках нового научного направления – экстремальное почвоведение (Горячкин и др., 2019; Горячкин, 2022). В ППТ пещер часто обнаруживаются микробные сообщества, отличающиеся от микробиоты зональных почв (Canaveras et al., 2001; Хмурчик и др., 2010; Мазина и др. 2014, 2015; Рябова и др., 2022).

С середины XX века активно ведутся исследования, посвященные изучению состава и особенностей функционирования микробных сообществ подземных экосистем, включая ППТ пещер на территории Российской

Федерации и за рубежом (Canaveras et al., 2001; Хмурчик и др., 2010; Мазина и др., 2014; Zada et al., 2021; Рябова и др., 2022; Reboleira et al., 2022; Abraham et al., 2022; Jurado et al., 2024). Подобные работы представляются крайне актуальными, так как позволяют понять процесс первичного почвообразования на минеральных субстратах, проследить этапы эволюции почв от первичных к зональным, а также уточнить и конкретизировать имеющиеся в настоящее время представления об участии микробных сообществ в экологических функциях почвы (Guido et al., 2024; Kim et al., 2025). Познание специфики формирования и функционирования микробных сообществ имеет важное значение для фундаментальных наук о Земле в целом, выходя за рамки географии, почвоведения и природоведческой микробиологии (Горячкин и др., 2019; Горячкин, 2022). Такие исследования помогают приблизиться к решению некоторых проблем астробиологии, связанных с возможностью возникновения и эволюции жизни в экстремальных условиях на других планетах (Albuquerque et al., 2014; O'Connor et al., 2021).

Целью настоящей работы было изучение прокариотных сообществ почвоподобных тел пещер заповедников Вьетнама для получения информации об обилии, таксономическом разнообразии и сходстве с микробиомами зональных почв.

Нулевой гипотезой исследования является предположение о существенных отличиях солоидов от зональных почв особо охраняемых территорий Вьетнама.

Объекты и методы

Исследования проводились в рамках комплексных экспедиций, организованных Совместным российско-вьетнамским тропическим центром, на территории двух особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Вьетнама: природного заповедника Батдайшон (провинция Хазянг) и национального парка Фонгня-Кебанг (провинция Куангбинь). Объектами исследования служили образцы почвоподобных тел (ППТ, солоидов), сформированных в карстовых известковых и глинистых пещерах, а также образцы зональных почв, расположенные в прилегающих биотопах.

1. Природный заповедник Батдайшон, провинция Хазянг

Локация 1 – ППТ в известковой пещере Тханьван (с.ш. 23.107689°, в.д. 104.982545°). Высота 1015 м над уровнем моря, пещера имеет вертикальное строение, глубина 30 м. Световой поток отсутствует, зафиксированы следы обитания летучих мышей. Актуальная кислотность (рН) – $7,24 \pm 0,27$, содержание общего углерода ($C_{\text{общ}}$) – $14,1 \pm 2,70$ %.

Локация 2– ППТ в известковой пещере Лумкум (с.ш. 23.134035°, в.д. 104.941248°). Высота 1210 м над уровнем моря, пещера имеет горизонтальное строение, сквозная, частичное поступление солнечных лучей, обнаружены следы антропогенного воздействия. Актуальная кислотность (рН) – $7,81 \pm 0,34$, содержание общего углерода ($C_{\text{общ}}$) – $11,4 \pm 1,3$ %.

Локация 3 – Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная почва (Ferralsols по WRB), (с.ш. 23,133077°, в.д. 104,934809°). Высота 1240 м над уровнем моря. Участок леса рядом с пещерой, посадки *Cunninghamia lanceolata* (Куннингамия ланцетовидная, семейство Кипарисовые). Актуальная кислотность (рН) – $5,25 \pm 0,16$, содержание общего углерода ($C_{\text{общ}}$) – $9,0 \pm 0,92$ %.

2. Национальный парк Фонгня-Кебанг, провинция Куангбинь

Локация 4 – ППТ в глинистой пещере Пигми (с.ш. 17.417935°, в.д. 106.200964°) Высота 345 м над уровнем моря, имеет вертикальное строение, глубина более 30 м, без доступа света. Актуальная кислотность (рН) – $8,02 \pm 0,51$, содержание общего углерода ($C_{\text{общ}}$) – $7,7 \pm 1,11$ %.

Локация 5 – Бурая лесная почва на известняках (Calcisols по WRB) в ложбине карстового высокоствольного долинного леса с присутствием *Burretiodendron tonkinense* (A.Chev.), *Kosterm* (*Excentrodendron hsienmu*) (сем. Malvaceae) (с.ш. 17.426418°, в.д. 106.249599°). Высота 365 м над уровнем моря. Актуальная кислотность (рН) – $7,24 \pm 0,43$, содержание общего углерода ($C_{\text{общ}}$) – $6,3 \pm 2,14$ %.

Характеристика объектов исследования представлена в таблице 1.

Таблица 1 – Характеристика объектов исследования

ООПТ	Точка отбора проб (координаты; высота)	Тип ППТ, строение пещеры	Доступ света	Следы животных	Собщ, %	рН
------	--	--------------------------	--------------	----------------	---------	----

Природный заповедник Батдайшон	Пещера Тханьван (23.107689° N, 104.982545° E, 1015 м)	Известковое, вертикальная	Нет	Да	14,11±2,70	7,24±0,27
	Пещера Лумкум (23.134035° N, 104.941248° E, 1210 м)	Известковое, горизонтальная	Да	Нет	11,44±1,3	7,81±0,34
	Красно-желтая гумусно-ферралитная почва (23,133077° N, 104,934809° E, 1240 м)	–	Да	Да	9,07±0,92	5,25±0,16
Национальный парк Фонгня-Кебанг	Пещера Пигми (17.417935° N, 106.200964° E, 345м)	Глинистое, вертикальная	Нет	Нет	7,72±1,11	8,02±0,51
	Бурая лесная почва (17.426418° N, 106.249599° E, 365 м)	–	Да	Да	6,34±2,14	7,24±0,44

Образцы были отобраны апреле-мае 2022-2023 гг., глубина пробоотбора составляла 0–5 см. Образцы хранились в воздушно-сухом состоянии при комнатной температуре (20–22°C), для молекулярно-генетического анализа – в замороженном состоянии. Смешанный образец состоял из 3-х физических повторностей. Анализы проводились в течение месяца после пробоотбора.

Общую численность бактерий и длину актиномицетного мицелия определяли прямым люминесцентным методом после окрашивания красителем акридином оранжевым с использованием микроскопа ZEISS Axiscop 2+. Численность бактерий, длину актиномицетного мицелия, биомассу бактерий и актиномицетов, суммарную биомассу бактерий и актиномицетов рассчитывали по общепринятым формулам (Звягинцев 1991).

Таксономическая структуру прокариотного сообщества определяли методом высокопроизводительного секвенирования тотальной ДНК (Next Generation Sequencing: NGS) с использованием платформы Illumina MiSeq методом парно-концевого чтения (2 × 300 пар оснований) генерацией не

менее 10000 парных прочтений на образец по последовательностям гипервариабельного региона V3–V4 гена 16S рРНК.

Выделение тотальной ДНК из исследуемых образцов проводили с использованием коммерческого набора ELK Biotechnology согласно протоколу производителя. Методика включала лизис клеток, сорбцию ДНК на кремниевой мембране, последовательные стадии промывки и элюцию очищенной ДНК.

Подготовку образцов осуществляли при помощи полимеразной цепной реакции (ПЦР) – амплификация V3–V4 16S рРНК, а затем амплификация ПЦР продукта с целью баркодирования библиотеки. Получаемые ампликоны после очистки на магнитных частицах и измерения концентрации флуориметрическим методом являлись готовыми ДНК-библиотеками.

Полученные данные обрабатывали с использованием автоматизированного алгоритма QIIME, включающего объединение прямых и обратных прочтений, удаление технических последовательностей, фильтрации последовательностей с низкими показателями достоверности прочтения отдельных нуклеотидов (качество менее Q20), фильтрации химерных последовательностей. Для разбиения последовательностей на операционные таксономические единицы (ОТЕ) использовали алгоритм с открытым референсным порогом классификации 97 %. Выравнивание прочтений на последовательность 16S рРНК и распределение последовательностей по таксономическим единицам проводили с использованием базы данных Silva версии 132 (Pruesse et al., 2007).

Разнообразие и сходство таксономического состава прокариотных сообществ оценивали с помощью экологических индексов, рассчитанных при объединении сиквенсов в ОТЕ с уровнем сходства нуклеотидного состава сиквенсов 97% (Magurran, 2013).

Определение численности и таксономической структуры сапротрофного бактериального комплекса проводили классическим методом посева почвенной суспензии на плотную глюкозо-пептонно-дрожжевую агаризованную среду (ГПД) с добавлением препарата-антимикотика «Нистатин» (Белов и др., 2020). Структуру культивируемого сапротрофного бактериального комплекса определяли согласно критериям, разработанным на кафедре биологии почв МГУ им. М. В. Ломоносова. Выделяли следующие группы обилия: доминанты (> 30%), субдоминанты (20–30 %), группа

среднего обилия (10–20 %) и минорные компоненты (< 10%) (Лысак и др., 2003). Идентификацию культивируемых бактерий до рода проводили на основании микроморфологических и некоторых фенотипических признаков (Белов и др., 2020).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программных средств Microsoft Excel и R (v. 4.3+) с использованием программы RStudio, используемые пакеты: ggplot2, forcats, dplyr, ggrepel, vegan. Количественные данные в таблицах приведены в виде среднего арифметического значения и 95% доверительного интервала ($M \pm 95\% \text{ ДИ}$).

Для оценки α -разнообразия микробиомов рассчитаны экологические индексы Шеннона (H') и Симпсона (D), характеризующие таксономическое богатство и равномерность распределения таксонов (Magurran, 2013). β -разнообразие оценивали по метрике Брея–Кертиса, отражающей степень сходства микробных сообществ между исследованными субстратами (Bray, Curtis, 1956). На основе полученной матрицы сходства выполнены иерархический кластерный анализ (метод UPGMA) и анализ главных координат (PCoA).

Результаты и обсуждение

Определение общей численности бактерий и длины актиномицетного мицелия

Общая численность бактерий в почвоподобных телах варьировала от 0,56 до 2,34 млрд клеток/г (табл. 2). Наибольшие значения показателя зафиксированы в известковом ППТ пещеры Тханьван с максимальным содержанием $C_{\text{общ}}$. Ниже численность была в других образцах ППТ, достигая наименьших значений в глинистом ППТ пещеры Пигми с минимальным содержанием $C_{\text{общ}}$. Общая численность бактерий в почвах варьировала от 1,28 до 2,67 млрд клеток/г, наибольшие значения обнаружены в красно-желтой гумусно-ферраллитной почве, а наименьшие – в бурой лесной. Общая численность бактерий в ППТ пещер была меньше, чем в близлежащих почвах. При этом в ППТ заповедника Батдайшон зафиксированы более высокие показатели численности бактерий в почве и ППТ, чем в образцах из национального парка Фогня-Кебанг.

Таблица 2 – Общая численность бактерий, длина актиномицетного мицелия, биомасса бактерий и актиномицетов, общая прокариотная биомасса в исследованных образцах с 95%-ным доверительным интервалом

ООПТ	Субстрат	Численность бактерий, млрд клеток/г	Длина актиномицетного мицелия, м/г	Общая биомасса прокариот, мг/г
		Биомасса бактерий, мг/г	Биомасса актиномицетов, мг/г	
Природный заповедник Батдайшон	Известковое ППТ, Пещера Тханьван	$\frac{2,34 \pm 0,53}{0,04 \pm 0,01}$	$\frac{24,16 \pm 1,18}{0,08 \pm 0,01}$	$0,12 \pm 0,01$
	Известковое ППТ, Пещера Лумкум	$\frac{1,77 \pm 0,27}{0,03 \pm 0,01}$	$\frac{48,31 \pm 2,35}{0,15 \pm 0,01}$	$0,18 \pm 0,01$
	Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная почва	$\frac{2,67 \pm 1,56}{0,04 \pm 0,02}$	$\frac{85,55 \pm 5,58}{0,27 \pm 0,02}$	$0,31 \pm 0,03$
Национальный парк Фонгня-Кебанг	Глинистое ППТ, Пещера Пигми	$\frac{0,56 \pm 0,06}{0,01 \pm 0,001}$	$\frac{45,29 \pm 2,26}{0,14 \pm 0,01}$	$0,15 \pm 0,01$
	Бурая лесная почва	$\frac{1,28 \pm 0,11}{0,02 \pm 0,002}$	$\frac{70,46 \pm 3,47}{0,22 \pm 0,01}$	$0,24 \pm 0,01$

Длина актиномицетного мицелия в ППТ варьировала от 24,16 до 48,31 м/г (табл. 2). Наибольшие значения обнаружены в ППТ пещеры Лумкум, наименьшие – в ППТ пещеры Тханьван. Длина актиномицетного мицелия в почвах варьировала от 70,46 до 85,55 м/г, максимальная длина зафиксирована в красно-желтой гумусно-ферраллитной почве, а минимальная – в бурой лесной. Значения в почве были выше, чем в ППТ, в 2–4 раза.

На основании полученных данных по общей численности бактерий и длине актиномицетного мицелия были рассчитаны биомасса бактерий и актиномицетов и общая биомасса прокариот (табл. 2).

В почвоподобных телах бактериальная и актиномицетная биомасса всегда были ниже, чем в сопряженных почвах (табл. 2). Биомасса бактерий в ППТ варьировала от 0,01 до 0,04 мг/г, а биомасса мицелия актиномицетов – от 0,08

до 0,15 мг/г. В почвах биомасса бактерий варьировала от 0,02 до 0,04 мг/г, а биомасса актиномицетов – от 0,22 до 0,27 мг/г. При этом как в ППТ, так и в почвах, отмечено доминирование актиномицетного мицелия, содержание которого в прокариотной биомассе достигало 67–93 % (рис.1). Высокие показатели длины актиномицетного мицелия являются важным критерием устойчивости прокариотного сообщества. Данная гипотеза коррелирует с полученными нами ранее данными для тропических почв Вьетнама (Князева и др., 2022; 2023).

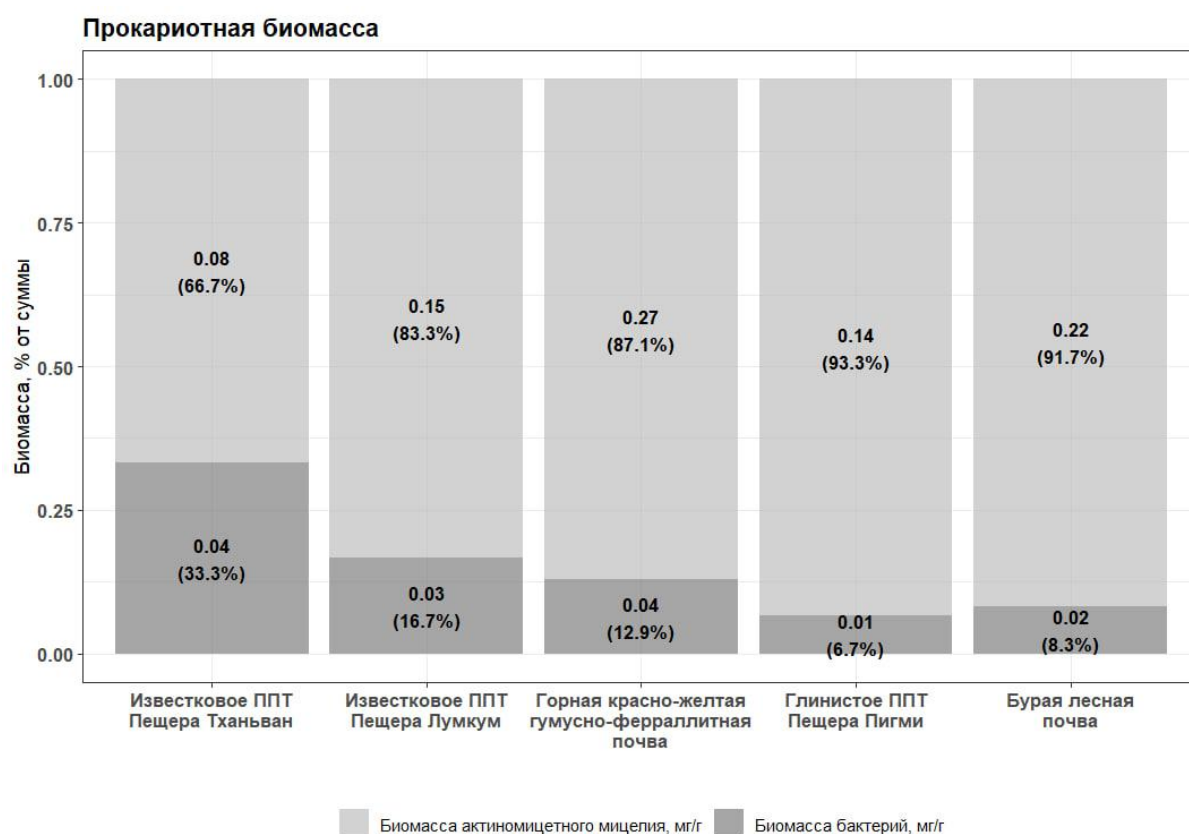


Рис. 1 – Прокариотная биомасса в исследованных образцах, мг/г и %

Таксономическая структура прокариотного сообщества, определенная методом метабаркодинга гена 16S рРНК

Сравнение таксономического разнообразия прокариотных сообществ почвоподобных тел (ППТ) пещер Тханьван, Лумкум и Пигми показало вариативность структуры сообществ (табл. 3). Всего в изученных образцах было обнаружено 25 филумов домена *Bacteria* и 2 филума домена *Archaea*.

Таблица 3 – Распределение филумов в субстратах исследованных пещер, %

Филумы	Пещера Тханьван	Пещера Лумкум	Пещера Пигми
<i>Bacteria</i>			
Основные филумы (> 10 %)	<i>Actinomycetota</i> <i>Pseudomonadota</i> <i>Chloroflexota</i>	<i>Actinomycetota</i> <i>Pseudomonadota</i>	<i>Actinomycetota</i> <i>Pseudomonadota</i>
Прочие филумы (1–10 %)	<i>Bacillota</i> <i>Acidobacteriota</i> <i>Nitrospirota</i> <i>Myxococcota</i> <i>Bacteroidota</i> <i>Gemmatimonadota</i>	<i>Bacillota</i> <i>Chloroflexota</i> <i>Acidobacteriota</i>	<i>Acidobacteriota</i> <i>Chloroflexota</i> <i>Bacillota</i> <i>Gemmatimonadota</i> <i>Myxococcota</i> <i>Nitrospirota</i> <i>Candidatus</i> <i>Methylomirabilota</i>
Минорные филумы (< 1 %)	<i>Cyanobacteriota</i> <i>Verrucomicrobiota</i> <i>Bdellovibrionota</i> <i>Planctomycetota</i> <i>Elusimicrobiota</i> <i>Armatimonadota</i> <i>Chlamydiota</i> <i>Fibrobacterota</i> <i>Desulfobacteriota</i>	<i>Myxococcota</i> <i>Gemmatimonadota</i> <i>Bacteroidota</i> <i>Nitrospirota</i> <i>Cyanobacteriota</i> <i>Verrucomicrobiota</i> <i>Planctomycetota</i> <i>Bdellovibrionota</i> <i>Chlamydiota</i> <i>Desulfobacteriota</i>	<i>Verrucomicrobiota</i> <i>Planctomycetota</i> <i>Bacteroidota</i> <i>Cyanobacteriota</i> <i>Desulfobacteriota</i> <i>Fibrobacterota</i>
Филумы-кандидаты (< 1 %)	<i>Methylomirabilota</i> <i>Tectoectomicrobia</i> <i>Latescibacteriota</i> <i>Patascibacteria</i> <i>Dependentiae</i> <i>GAL15</i>	<i>Tectoectomicrobia</i> <i>Patascibacteria</i> <i>Methylomirabilota</i> <i>Latescibacteriota</i> <i>Dependentiae</i>	<i>Tectoectomicrobia</i> <i>Latescibacteriota</i> <i>Dadaibacteriota</i> <i>GAL15</i>
<i>Archaea</i>			

Филумы ($< 1\%$)	<i>Thermoproteota</i> <i>Thermoplasmotota</i>	<i>Thermoproteota</i> <i>Thermoplasmotota</i>	<i>Thermoproteota</i> <i>Thermoplasmotota</i>
-----------------------	--	--	--

Отмечено доминирование филумов *Actinomycetota*, *Pseudomonadota* и *Chloroflexota* (содержание выше 10 %), менее многочисленны – *Bacillota*, *Acidobacteriota*, *Nitrospirota*, *Mycococcota*, *Bacteroidota*, *Gemmatimonadota* (содержание от 1 до 10 %), а минорными филумами являлись *Cyanobacteria*, *Verrucomicrobiota*, *Bdellovibrionota*, *Planctomycetota*, *Elusimicrobiota*, *Armatimonadota*, *Chlamydiota*, *Fibrobacterota*, *Desulfobacteriota* и *Candidatus Methyloirabilota*, *Tectocetomicrobia*, *Latescibacteriota*, *Patescibacteria*, *Dependentiae*, *GAL15*, *Dadaibacteriota* (содержание $< 1\%$). Распределение филумов в субстратах в виде тепловой карты представлено на рис. 2

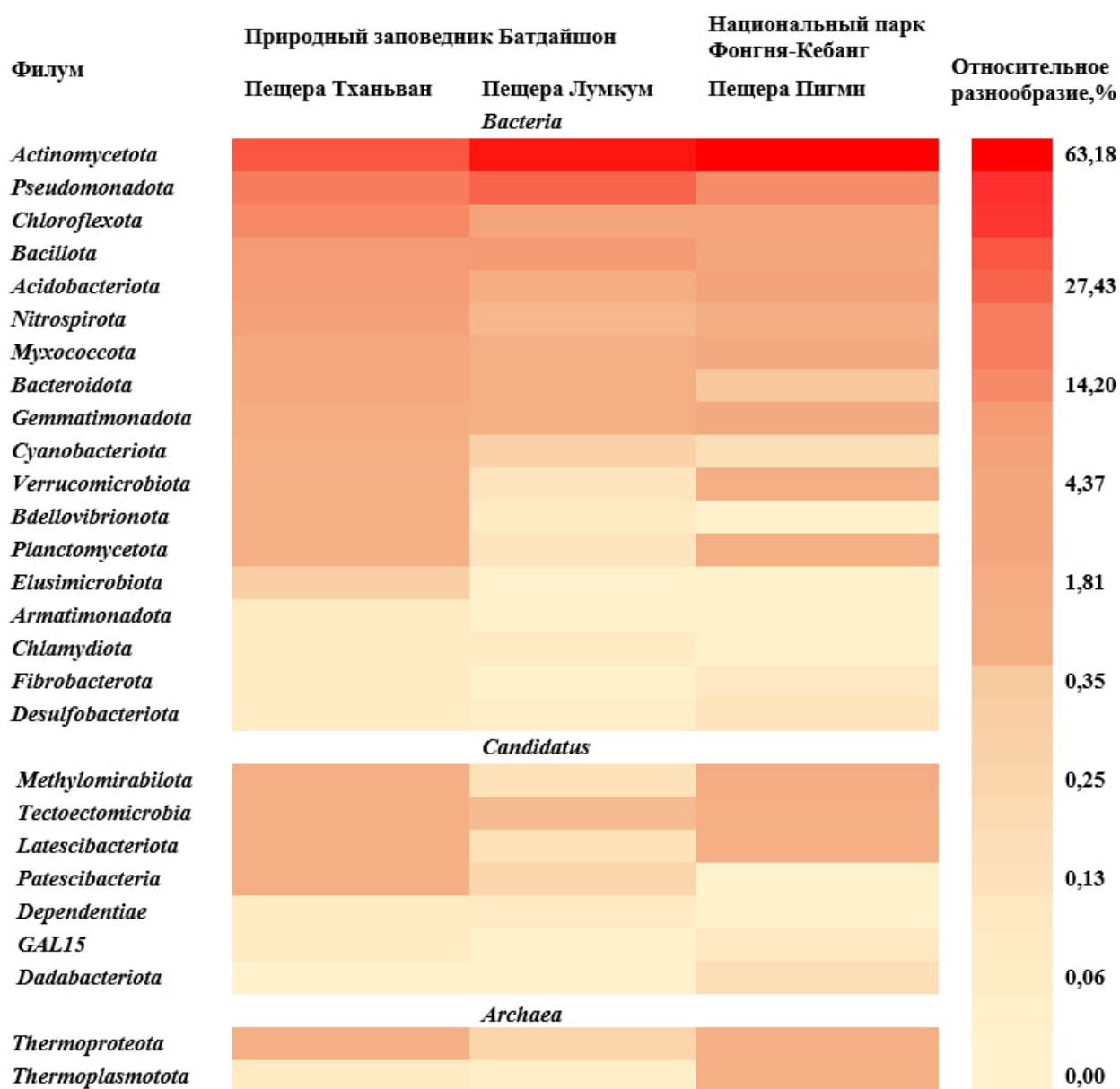


Рис. 2 – Тепловая карта распределения филумов в субстратах исследованных пещер

Полученные нами результаты по изучению прокариотного сообщества ППТ пещер близки к полученным при исследовании микробиомов пещер Букпук, Ламсиалпук и Рейекпук в Индии, где также отмечено доминирование филумов *Actinobacteria* (*Actinomycetota*) и *Proteobacteria* (*Pseudomonadota*) и меньшая представленность филумов *Acidobacteria* (*Acidobacteriota*) и *Firmicutes* (*Bacillota*) (De Mandal et al., 2017). Доминирование филума *Chloroflexota*, а также частая встречаемость *Planctomycetota*, *Bacteroidota*, *Bacillota*, *Acidobacteriota*, *Nitrospirota*, *Gemmatimonadota*, *Verrucomicrobiota*

отмечались в работах при исследовании микробиомов карстовых пещер Китая (Wu et al., 2015; Zhu et al., 2019).

Сравнение прокариотного микробиома ППТ с микробиомом почв тропического пояса Вьетнама выявило сходство основных доминирующих филумов бактерий – *Pseudomonadota*, *Chloroflexota* и *Actinomycetota*, что коррелирует с полученными ранее результатами по изучению микробиомов почв ООПТ Вьетнама (Князева и др., 2022; 2023). Основным отличием почв от ППТ является высокая встречаемость (> 10%) в почвах филумом *Bacillota* и *Acidobacteriota*. Почвы Вьетнама преимущественно характеризуются кислой реакцией среды (Кауричев и др., 1982), что обуславливает благоприятные условия для развития филума *Acidobacteriota*, в то время как изученные нами пещеры являются карстовыми отложениями с более щелочными значениями pH (табл. 1). В числе менее представленных в почве филумов обнаруживались представители *Chlorobiota* и *Spirochaetaeota*, что не было нами отмечено для пещер (Князева и др., 2022; 2023).

Среди 25 обнаруженных филумов бактерий общими для трех ППТ пещер являлись 16: *Actinomycetota*, *Pseudomonadota*, *Chloroflexota*, *Bacillota*, *Acidobacteriota*, *Nitrospirota*, *Мухосoccota*, *Bacteroidota*, *Gemmatimonadota*, *Cyanobacteriota*, *Verrucomicrobiota*, *Planctomycetota*, *Desulfobacteriota* и филумы-кандидаты *Methylomirabilota*, *Tectoeotomicrobia*, *Latescibacteriota* (рис. 3а).

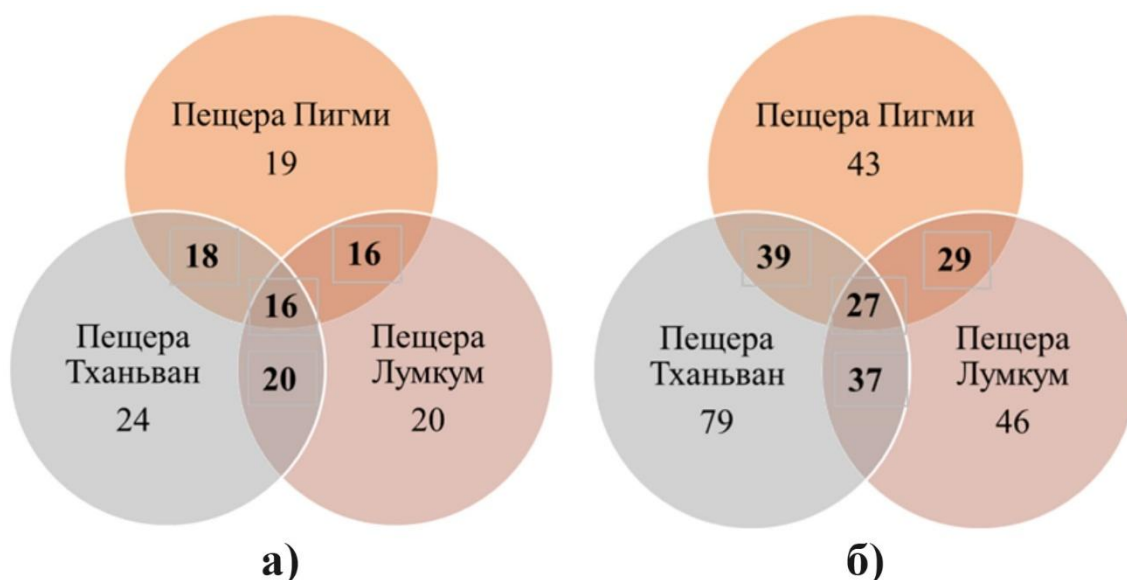


Рисунок 3 – Диаграмма Венна: а) распределение филумов в исследованных ППТ пещер; б) распределение родов бактерий в исследованных ППТ пещер

Во всех образцах исследованных ППТ пещер Тханьван и Лумкум доминировали филумы *Actinomycetota* и *Pseudomonadota*, при этом в пещере Тханьван отмечается заметная доля *Chloroflexota* (рис. 4). Доля филума *Actinomycetota* наиболее высока в пещере Пигми и снижена в пещерах Лумкум и Тханьван, что согласуется с результатами прямого учета длины актиномицетного мицелия. Напротив, *Pseudomonadota* характеризуется наибольшей представленностью в пещере Лумкум, а *Chloroflexota* – в пещере Тханьван, что может быть связано с большим содержанием $C_{общ}$ вследствие большего заноса растительного материала.

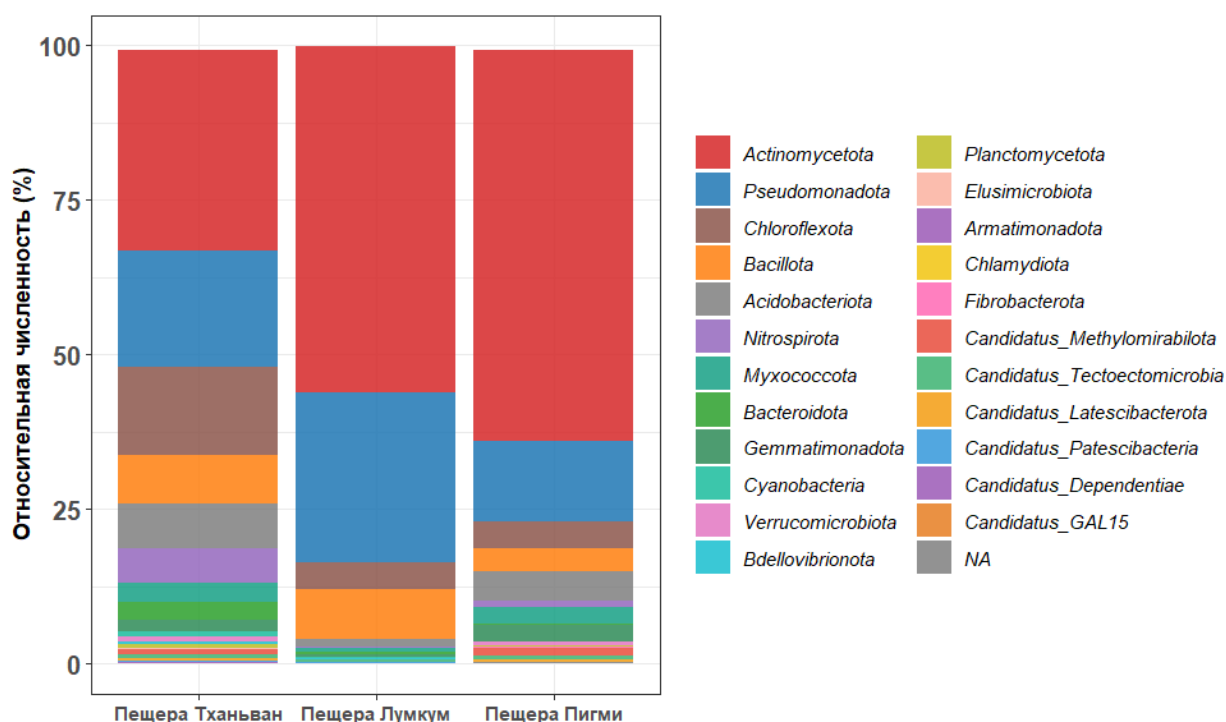


Рис. 4 – Таксономическое разнообразие бактериального сообщества в субстратах исследованных пещер (на уровне филумов)

Присутствие филума *Cyanobacteria* свидетельствует о заносе в ППТ автотрофных организмов с дневной поверхности (почва, листовая опад) водными или воздушными потоками и их дальнейшем сохранении в грунте. Наличие цианобактерий в составе микробных сообществ пещер отмечалось также другими исследователями (Ortega-Calvo et al., 1995; Mulec et al., 2008; Popović et al., 2015; Pfendler et al., 2018; Kato et al., 2024).

Во всех исследованных образцах были обнаружены представители домена *Archaea* в незначительных количествах – менее 1 % (филуемы *Thermoproteota* и *Thermoplasmotota*), а также представители филумов, имеющих статус «кандидатов», а именно филумы: *Latescibacteriota*, *Methylomirabilota*, *Tectoectomicrobia*, *Patescibacteria*, *Dependentiae*, *GAL15*, *Dadaibacteriota* (табл. 3).

Всего в изученных образцах было детектировано 89 родов бактерий, при этом 27 родов (30,33 %) оказались общими для трех ППТ пещер (рис. 3б). Наиболее разнообразен был филум *Actinomycetota*, включающий 17 общих родов – *Actinomarina*, *Agromyces*, *Gaiella*, *Iamia*, *Jatrophihabitans*, *Kribbella*, *Microtrix*, *Mycobacterium*, *Nocardioides*, *Oerskovia*, *Pseudarthrobacter*, *Pseudonocardia*, *Rhodococcus*, *Rubrobacter*, *Solirubrobacter*, *Sporichthya*, *Streptomyces*. Филум *Pseudomonadota* включает 9 общих родов – *Brevundimonas*, *Dongia*, *Nitrosospira*, *Nordella*, *Pedomicrobium*, *Pseudolabrys*, *Pseudomonas*, *Sphingomonas*, *Sphingosinicella*, тогда как *Chloroflexota* представлена единичным общим родом *Litorilinea*.

Таксономический состав известкового ППТ пещеры Тханьван наиболее разнообразен на родовом уровне (79 родов бактерий). Его сравнение с доминирующими родами близлежащих субстратов показало наибольшее совпадение с опадом – 7 общих родов: *Sphingomonas*, *Bradyrhizobium*, *Novosphongobium*, *Phenylobacterium* (филум *Pseudomonadota*), *Mycobacterium*, *Kineosporia*, *Jatrophihabitans* (филум *Actinomycetota*), а с почвами – 3 общих рода – *Bradyrhizobium*, *Pedomicrobium* (филум *Pseudomonadota*) и *Mycobacterium* (филум *Actinomycetota*) (Князева и др., 2022).

Среди обнаруженных бактерий значительную долю составляют представители родов, адаптированные к олиготрофным и экстремальным условиям обитания. В частности, представители филумов *Actinomycetota* демонстрируют устойчивость к низкой концентрации органических веществ, ограниченной влажности, что подтверждается выявлением родов *Actinomarina*, *Agromyces*, *Rubrobacter*, *Streptomyces* и других (Ambrožič et al., 2013; Barton, Jurado, 2007; Tomczyk-Żak, Zielenkiewicz, 2015; Rainey et al., 2005; Rastogi et al., 2009).

На основании полученных данных о встречаемости отдельных родов прокариот были рассчитаны экологические индексы, характеризующее α -разнообразие прокариотных сообществ ППТ (табл. 4). Известковое ППТ

пещеры Тханьван характеризовалось наибольшим обилием обнаруженных филумов (24 филума) и ОТЕ (353 ОТЕ), ниже значения были в известковом ППТ пещеры Лумкум и глинистом ППТ пещеры Пигми. При этом в пещере Лумкум при наличии большего числа филумов (20) зарегистрировано меньшее видовое разнообразие (207 ОТЕ), чем в пещере Пигми (19 филумов, 237 ОТЕ). Индексы Шеннона, Симпсона подтверждают большее разнообразие известкового ППТ пещеры Тханьван по сравнению с двумя другими пещерами.

Таблица 4 – Экологические индексы, характеризующие α -разнообразие прокариотных сообществ почвоподобных тел исследованных пещер

Показатель	Природный заповедник Батдайшон		Национальный парк Фонгня-Кебанг
	Пещера Тханьван	Пещера Лумкум	Пещера Пигми
Количество филумов	24	20	19
Количество определенных ОТЕ (97%)	353	207	237
Индекс Шеннона	6,80	5,51	5,74
Индекс Симпсона	0,004	0,04	0,05

Сравнение бактериальных сообществ ППТ между собой по метрике сходства Брея-Кертиса отображено в результатах PCoA анализа (рис. 5). Для глинистого ППТ пещеры Пигми выявлена наибольшая уникальность, что может быть связано с вертикальным строением пещеры и ее глубиной (> 30 м), создающей олиготрофные условия формирования сообществ. В целом, бактериальные сообщества подземных экосистем демонстрируют наибольшее сходство с микробиотой листового опада, что отражает влияние вертикальных потоков органических веществ с дневной поверхности. Сравнение с полученными в нашей лаборатории данными о бактериальных сообществах темно-гумусной ферралитной почвы, листовым опадом, почвой ризосферы, “подвешенной почвой” (Князева и др., 2022; 2023)

выявило наименьшее сходство пещер с «подвешенной почвой», что отражает уникальные условия ее формирования.

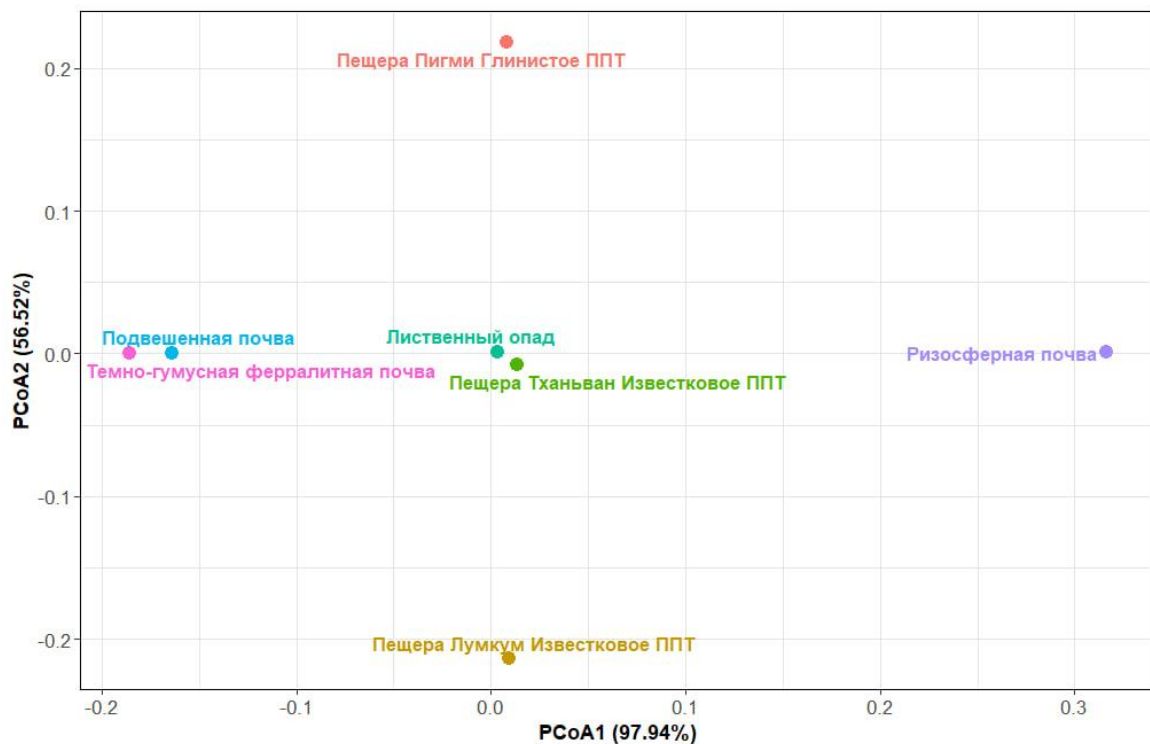


Рис. 5 – Анализ прокариотных сообществ методом главных координат PCoA (по метрике Брея-Кертиса)

Иерархический кластерный анализ выявил формирование 3-х основных кластеров: пещера Тханьван объединяется с образцом ризосферной почвы, пещера Лумкум формирует кластер с образцом «подвешенной почвы», а пещера Пигми – с темно-гумусно-ферралитной почвой (рис. 6). Пещера Пигми выделяется как более изолированная и уникальная по микробиоте, а микробиота Лумкум демонстрирует наименьшее сходство с большинством наземных субстратов.

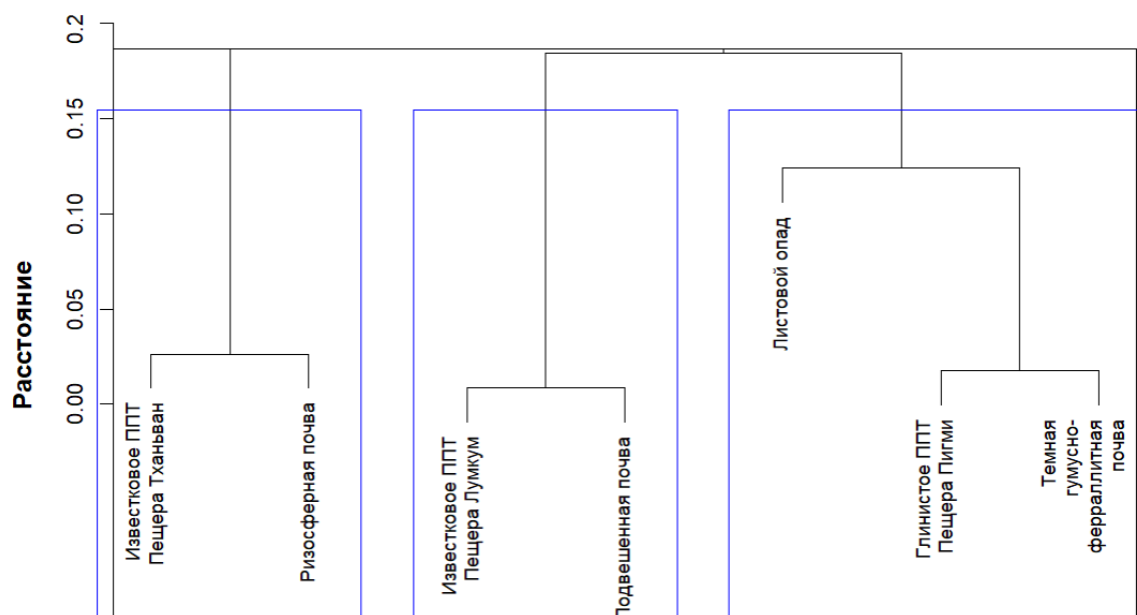


Рис. 6 – Дендрограмма иерархического кластерного анализа (по метрике Брея-Кертиса)

Численность и таксономический состав комплекса культивируемых сапротрофных бактерий

Численность культивируемых сапротрофных бактерий в образцах почвоподобных тел варьировала от 0,46 до 0,77 млн КОЕ/г. Максимальная численность зарегистрирована в известковом ППТ пещеры Лумжум, минимальная – в известковом ППТ пещеры Тханьван. В почвах численность сапротрофных бактерий варьировала от 1,32 до 1,50 млн. КОЕ/г, была выше, чем в ППТ в 2–3 раза (рис. 7).

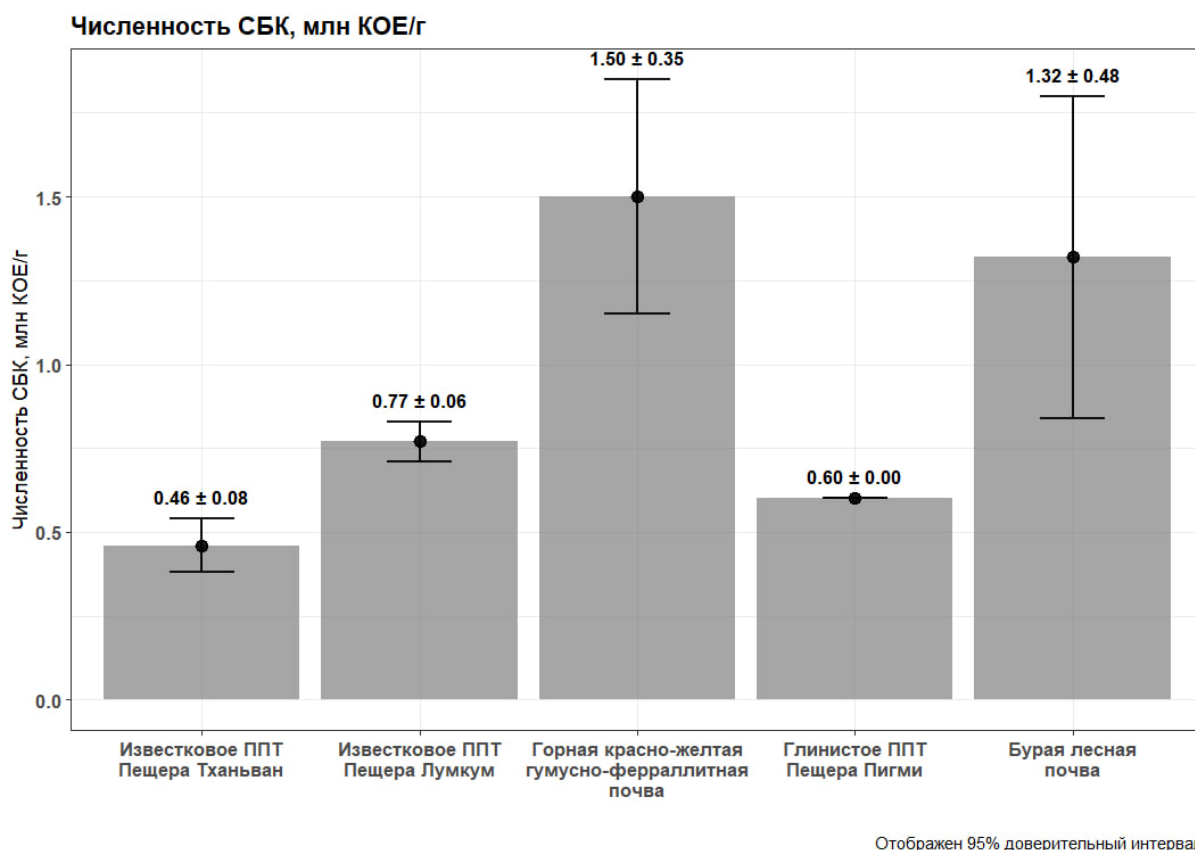


Рис. 7 – Численность СБК в исследованных субстратах (доверительный интервал 95 %), млн КОЕ/г

В ППТ пещер доминирующим таксоном микробного комплекса выступали представители рода *Streptomyces*, а также бактерии рода *Bacillus*. Представители этих родов регулярно обнаруживались в микробных комплексах карстовых пещер другими авторами (De Mandal et. al., 2017; Rautela et. al., 2017). Среди субдоминантов в ППТ присутствовали представители родов *Micrococcus*, *Rhodococcus*. Еще меньшей численностью характеризовались представители филума *Pseudomonadota* и родов *Bacillus*, *Polyangium*, *Streptomyces*, *Rhodococcus*. Минорные компоненты микробного комплекса представлены родами *Arthrobacter*, *Polyangium*, *Cytophaga*, *Micrococcus*. В почвах доминировали представители филума *Pseudomonadota*, субдоминантами являлись бактерии родов *Bacillus* и *Streptomyces*, группы среднего обилия представлены родом *Polyangium*, а в качестве минорных компонентов выступали рода *Cytophaga* и *Flexibacter*. Полученные результаты о встречаемости отдельных крупных таксонов культивируемых прокариот (например, филумы *Actinomycetota*, *Bacillota*) до

некоторой степени соотносятся с результатами, полученными при исследовании метагенома методом баркодинга гена 16S рРНК.

Заключение

Проведенное исследование позволило выявить определенную специфику микробных сообществ почвоподобных тел пещер и отличие их от близрасположенных зональных почв.

Общая численность бактерий и биомасса прокариот в ППТ были значительно ниже, чем в сопряженных почвах, что соотносится с содержанием общего углерода. Длина актиномицетного мицелия в ППТ ниже, чем в почвах, однако во всех субстратах актиномицетная биомасса преобладала в составе общей прокариотной биомассы. Высокие показатели длины актиномицетного мицелия являются важным критерием устойчивости прокариотного сообщества.

Для почвоподобных тел выявлено высокое таксономическое разнообразие при устойчивом доминировании филумов *Actinomycetota* и *Pseudomonadota*, а также локальном преобладании *Chloroflexota*. Наибольшее разнообразие отмечено в ППТ пещеры Тханьван, что объясняется высоким содержанием общего углерода и высокой общей численностью бактерий в ней. Наиболее богат родами филум *Actinomycetota*, в других филумах ниже родовое обилие. Сравнение с почвой показало различие в составе доминантов, что, возможно, связано с геохимическими характеристиками субстратов. Анализ α -разнообразия (индексы Шеннона, Симпсона) прокариотных сообществ ППТ выявил наибольшее разнообразие ППТ пещеры Тханьван. Сравнение микробиомов по сходству Брея-Кертиса и РС₀А выявило уникальность сообщества ППТ пещеры Пигми, при этом все ППТ демонстрируют значительное сходство с микробиотой листового опада. Это позволяет предположить, что формирование прокариотных сообществ ППТ во многом определяется заносом микроорганизмов и органических веществ с поверхности через воздушные и вертикальные потоки внутри пещер. Иерархический кластерный анализ показал формирование трех отдельных кластеров, отражающие влияние геологического субстрата, глубины залегания и источников органических веществ на формирование структуры и функциональной организации прокариотных сообществ ППТ.

Численность культивируемых сапротрофных культивируемых бактерий в почвоподобных телах была в 2–3 раза ниже, чем в сопряженных почвах, что

может быть связано с ограниченным поступлением органического вещества. Преобладание родов *Streptomyces* и *Bacillus* среди культивируемых бактерий связано с их способностью к спорообразованию.

Полученные данные о высоком таксономическом разнообразии и богатстве комплекса культивируемых бактерий, выявленных в ППТ пещер, указывают на их роль как депозитария прокариотного разнообразия.

Нулевая гипотеза о существовании различий микробиоты солоидов и почвы была подтверждена.

Справочная информация

Соблюдение этических стандартов – настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

Конфликт интересов – авторы отрицают наличие конфликта интересов.

Благодарности и финансирование

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М. В. Ломоносова. Полевые работы организованы в рамках проектов Совместного российско-вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра (проект Эколан Э-1.2 и Э-1.5). Мы выражаем благодарность сотрудникам Тропического центра, администрации и егерям национальных парков и заповедников Вьетнама, оказавшим помощь в материально-техническом обеспечении российских полевых экспедиций.

Список литературы

Балмочных Е.С., 2015. Соотношения аллохтонной и автохтонной микробиоты холодных карстовых пещер Западного Кавказа на примере пещер Сарма и Тройка // Сборник материалов Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Перспективы-2015», СФУ, С. 13-16.

Белов А.А., Чепцов В.С., Лысак Л.В., 2020. Методы идентификации почвенных микроорганизмов. М.: МАКС Пресс.

Горячкин С.В., 2022. География экстремальных почв и почвоподобных систем // Вестник Российской академии наук. – Т. 92, № 6. – С. 564-571. – DOI 10.31857/S0869587322060056. – EDN XTYUEI.

- Горячкин С.В., Мергелов Н.С., Таргульян В.О., 2019. Генезис и география почв экстремальных условий: элементы теории и методические подходы // Почвоведение. – № 1. – С. 5-19. – DOI 10.1134/S0032180X19010040. – EDN VTGBDS.
- Звягинцев Д.Г., 1991. Методы почвенной микробиологии и биохимии. – М.: Изд-во Моск. ун-та. – 60 с.
- Кауричев И.С., Панов Н.П., Розов Н.Н. и др., 1982. Почвоведение, 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Агропромиздат, 712 с.
- Князева А.В., Лысак Л.В., Лапыгина Е.В., Александрова А.В., 2023. Обилие и разнообразие микроорганизмов в почвах и сопряженных субстратах (опаде и «подвешенной почве») некоторых заповедников Вьетнама // Почвоведение. – № 6. – С. 730-744.
- Князева А.В., Лысак Л.В., Манучарова Н.А., Лапыгина Е.В., Александрова А.В., 2022. Численность и таксономическое разнообразие прокариот аллювиальной бурой почвы и сопряженных субстратов (Вьетнам, Заповедник Пу Хоат) // Почвоведение. – № 10. – С. 1290–1300.
- Лысак Л. В., Добровольская Т. Г., Скворцова И. Н., 2003. Методы оценки бактериального разнообразия почв и идентификации почвенных бактерий – М.: МАКС Пресс. – 120 с.
- Мазина С.Е., Базарова Е.П., Концевова А.А., 2015. Санитарно-показательная микробиота пещерной системы Снежная-Иллюзия-Меженного // Фундаментальные исследования. – № 2 (26). – С. 5808–5814.
- Мазина С.Е., Карпова М.С, Голубничая М.А., Кутало А.С., Морозан А.И., Шестакова С.И., Концевова А.А, 2014. Микробиота глинистых отложений пещеры Киндерлинская // Успехи медицинской микологии. – Т. 12. – Глава 2. – С. 124–125.
- Рябова А.С., Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., 2022. Микробные сообщества карстовых пещер // Биология, биохимия, генетика. – № 4. – С. 18–25.
- Хмурчик В. Т., Максимович Н. Г., Мещерякова О. Ю., 2010. Микроорганизмы, карст, нефть и спелеогенез // Пещеры. – Т. 33. – С. 130–135.

- Abraham W.R., Rohde M., Bennasar A., 2014. The family Caulobacteraceae / In: E. Rosenberg, E.F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, F. Thompson (Eds.), *The prokaryotes: Alphaproteobacteria and Betaproteobacteria*. – Springer. – P. 901–918. – DOI 10.1007/978-3-642-30197-1_259.
- Albuquerque L., Johnson M.M., Schumann P., Rainey F.A., Da Costa M.S., 2014. Description of two new thermophilic species of the genus *Rubrobacter*, *Rubrobacter calidifluminis* sp. nov. and *Rubrobacter naiadicus* sp. nov., and emended description of the genus *Rubrobacter* and the species *Rubrobacter bracarensis* // *Systematic & Applied Microbiology*. – V. 37, № 4. – P. 235–243. – DOI 10.1016/j.syapm.2014.03.001.
- Ambrožič Avguštin J., Žgur Bertok D., Kostanjšek R. et al., 2013. Isolation and characterization of a novel violacein-like pigment producing psychrotrophic bacterial species *Janthinobacterium svalbardensis* sp. nov. // *Antonie van Leeuwenhoek*. – V. 103. – P. 763–769. – DOI 10.1007/s10482-012-9858-0.
- Barton H.A., Jurado V., 2007. What's up down there? Microbial diversity in caves; Bray J.R., Curtis J.T., 1956. An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin // *Ecological Monographs*. – V. 26, № 4. – P. 325–349.
- Canaveras J.C., Sanchez-Moral S., Soler V., Saiz-Jimenez C., 2001. Microorganisms and microbially induced fabrics in cave walls // *Geomicrobiol J*. – V. 18. – P. 223–240.
- De Mandal S., Chatterjee R., Kumar N.S., 2017. Dominant bacterial phyla in caves and their predicted functional roles in C and N cycle // *BMC Microbiology*. – V. 17. – P. 1–9.
- Guido A., Calcagnile M., Talà A., Tredici S.M., Belmonte G., Alifano P., 2024. Microbial consortium involved in ferromanganese and francolite biomineralization in an anchialine environment (Zinzulùsa Cave, Castro, Italy) // *Science of The Total Environment*. – V. 936. – 173423. – DOI 10.1016/j.scitotenv.2024.173423.
- Jurado V., Martin-Pozas T., Fernandez-Cortes A. et al., 2024. Gypsum Cave Biofilm Communities are Strongly Influenced by Bat- And Arthropod-Related Fungi // *Microb Ecol*. – V. 87. – P. 80. – DOI 10.1007/s00248-024-02395-y.
- Kato K., Machida R., Ito Y., Daiko H., Ozawa S., Ogata T., Sasaki K., 2024. Doublet chemotherapy, triplet chemotherapy, or doublet chemotherapy combined with radiotherapy as neoadjuvant treatment for locally advanced oesophageal

- cancer (JCOG1109 NExT): a randomised, controlled, open-label, phase 3 trial // *The Lancet*. – V. 404, № 10447. – P. 55–66.
- Kim Y., Kang Sm., Jo Kn. et al., 2025. Carbonate mineral precipitation induced by microorganisms enriched from the cave water and biofilm in a lime-decorated lava tube // *Sci Rep*. – V. 15. – 7182. – DOI 10.1038/s41598-025-91585-w.
- Magurran A.E., 2013. *Measuring Biological Diversity*. – Oxford: Blackwell Publishing. – 264 p.
- Mulec J., Kosi G., Vrhovšek D., 2008. Characterization of cave aerophytic algal communities and effects of irradiance levels on production of pigments // *Journal of Cave and Karst Studies*. – V. 70, № 1. – P. 3–12.
- O'Connor B.R.W., Fernández-Martínez M.Á., Léveillé R.J., Whyte L.G., 2021. Taxonomic Characterization and Microbial Activity Determination of Cold-Adapted Microbial Communities in Lava Tube Ice Caves from Lava Beds National Monument, a High-Fidelity Mars Analogue Environment // *Astrobiology*. – V. 21, № 5. – P. 613–627. – DOI 10.1089/ast.2020.2327.
- Ortega-Calvo J.J. et al., 1995. Factors affecting the weathering and colonization of monuments by phototrophic microorganisms // *Science of the Total Environment*. – V. 167, № 1-3. – P. 329–341.
- Pfendler S., Karimi B., Maron P.A., Ciadamidaro L., Valot B., Bousta F., ... Aleya L., 2018. Biofilm biodiversity in French and Swiss show caves using the metabarcoding approach: First data // *Science of the Total Environment*. – V. 615. – P. 1207–1217.
- Popović S., Matić R., Milašinović R., Vujović D., Milošević Z., Bjelica D., 2015. Stavovi srbijanskih potrošača prema reklamiranju u sportu u odnosu na učestalost posmatranja sportskih događaja // *Sport Mont*. – V. 13. – P. 43–44.
- Pruesse E., Quast C., Knittel K., 2007. SILVA: a comprehensive online resource for quality checked and aligned ribosomal RNA sequence data compatible with ARB // *Nucleic Acids Res*. – V. 21. – P. 7188–7196. – DOI 10.1093/nar/gkm864.
- Rainey G.J.A., Wigelsworth D.J., Ryan P.L., Scobie H.M., Collier R.J., Young J.A.T., 2005. Receptor-specific requirements for anthrax toxin delivery into cells // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – V. 102, № 37. – P. 13278–13283. – DOI 10.1073/pnas.0505865102.

- Rastogi R.P., Sinha R.P., Incharoensakdi A., 2014. The cyanotoxin-microcystins: current overview // *Rev Environ Sci Biotechnol.* – V. 13. – P. 215–249. – DOI 10.1007/s11157-014-9334-6.
- Rautela R., Rawat S., Rawat R., Verma P., Bhatt A.B., 2017. Microbial diversity of Gumki cave and their potential role in enzyme production // *Environ Conserv J.* – V. 18. – P. 115–122.
- Reboleira A.S., Bodawatta K.H., Ravn N.M.R. et al., 2022. Nutrient-limited subarctic caves harbour more diverse and complex bacterial communities than their surface soil // *Environmental Microbiome.* – V. 17. – 41. – DOI 10.1186/s40793-022-00435-z.
- Tomczyk-Żak K., Zielenkiewicz U., 2015. Microbial Diversity in Caves // *Geomicrobiology Journal.* – V. 33, № 1. – P. 20–38. – DOI 10.1080/01490451.2014.1003341.
- Wu Y., Tan L., Liu W., Wang B., Wang J., Cai Y., et al., 2015. Profiling bacterial diversity in a limestone cave of the western loess plateau of China // *Front. Microbiol.* – V. 6. – 244.
- Zada S., Xie J., Yang M., Yang X., Sajjad W., Rafiq M., Hasan F., Hu Z., Wang H., 2021. Composition and functional profiles of microbial communities in two geochemically and mineralogically different caves // *Appl Microbiol Biotechnol.* – V. 105, № 23. – P. 8921–8936. – DOI 10.1007/s00253-021-11658-4.
- Zhu H.-Z., Zhang Z.-F., Zhou N., Jiang C.-Y., Wang B.-J., Cai L., 2019. Diversity, distribution and co-occurrence patterns of bacterial communities in a karst cave system // *Front. Microbiol.* – V. 10. – 1726.

References

- Balmochnykh E.S., 2015. Ratios of allochthonous and autochthonous microbiota of cold karst caves of the Western Caucasus on the example of the Sarma and Troika caves // *Proceedings of the International Conference of Students, postgraduates and Young Scientists "Prospect Svobodny-2015", SibFU*, pp. 13-16.
- Belov A.A., Cheptsov V.S., Lysak L.V., 2020. *Methods of identification of soil microorganisms.* Moscow: MAKS Press.

- Goryachkin S.V., 2022. Geography of extreme soils and soil-like systems // Bulletin of the Russian Academy of Sciences, vol. 92, No. 6, pp. 564-571. DOI 10.31857/S0869587322060056. EDN XTYUEI.
- Goryachkin S.V., Mergelov N.S., Targulyan V.O., 2019. Genesis and geography of soils of extreme conditions: elements of theory and methodological approaches // Soil Science. – No. 1. – pp. 5-19. – DOI 10.1134/S0032180X19010040. – EDN VTGBDS.
- Zvyagintsev D.G., 1991. Methods of soil microbiology and biochemistry. Moscow: Publishing House of Moscow. un-ta. – 60 p .
- Kaurichev I.S., Panov N.P., Rozov N.N. et al., 1982. Soil Science, 4th ed., revised and additional – M.: Agropromizdat, 712 p.
- Knyazeva A.V., Lysak L.V., Lapygina E.V., Alexandrova A.V., 2023. The abundance and diversity of microorganisms in the soils and associated substrates (litter and "suspended soil") of some reserves in Vietnam // Soil Science. – No. 6. – pp. 730-744.
- Knyazeva A.V., Lysak L.V., Manucharova N.A., Lapygina E.V., Alexandrova A.V., 2022. Abundance and taxonomic diversity of prokaryotes of alluvial brown soil and associated substrates (Vietnam, Pu Hoat Nature Reserve) // Soil science. – No. 10. – pp. 1290-1300.
- Lysak L. V., Dobrovolskaya T. G., Skvortsova I. N., 2003. Methods for assessing bacterial diversity of soils and identification of soil bacteria, Moscow: MAKS Press, 120 p.
- Mazina S.E., Bazarova E.P., Kontsevova A.A., 2015. Sanitary and indicative microbiota of the Snezhnaya-Illusion-Mezhennogo cave system // Fundamental Research. – No. 2 (26). – pp. 5808-5814.
- Mazina S.E., Karpova M.S., Golubnichaya M.A., Kutalo A.S., Morozan A.I., Shestakova S.I., Kontsevova A.A., 2014. Microbiota of clay deposits of the Kinderlinskaya cave // Advances in medical mycology. – vol. 12. – Chapter 2. – pp. 124-125.
- Ryabova A.S., Kuzmina L.Yu., Galimzyanova N.F., 2022. Microbial communities of karst caves // Biology, biochemistry, genetics. – No. 4. – pp. 18-25.
- Khurchik V. T., Maksimovich N. G., Meshcheryakova O. Yu., 2010. Microorganisms, karst, oil and speleogenesis // Caves. – Vol. 33. – pp. 130-135.

- Abraham W.R., Rohde M., Bennasar A., 2014. The family Caulobacteraceae / In: E. Rosenberg, E.F. DeLong, S. Lory, E. Stackebrandt, F. Thompson (Eds.), *The prokaryotes: Alphaproteobacteria and Betaproteobacteria*. – Springer. – P. 901–918. – DOI 10.1007/978-3-642-30197-1_259.
- Albuquerque L., Johnson M.M., Schumann P., Rainey F.A., Da Costa M.S., 2014. Description of two new thermophilic species of the genus *Rubrobacter*, *Rubrobacter calidifluminis* sp. nov. and *Rubrobacter naiadicus* sp. nov., and emended description of the genus *Rubrobacter* and the species *Rubrobacter bracarensis* // *Systematic & Applied Microbiology*. – V. 37, № 4. – P. 235–243. – DOI 10.1016/j.syapm.2014.03.001.
- Ambrožič Avguštin J., Žgur Bertok D., Kostanjšek R. et al., 2013. Isolation and characterization of a novel violacein-like pigment producing psychrotrophic bacterial species *Janthinobacterium svalbardensis* sp. nov. // *Antonie van Leeuwenhoek*. – V. 103. – P. 763–769. – DOI 10.1007/s10482-012-9858-0.
- Barton H.A., Jurado V., 2007. What's up down there? Microbial diversity in caves; Bray J.R., Curtis J.T., 1956. An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin // *Ecological Monographs*. – V. 26, № 4. – P. 325–349.
- Canaveras J.C., Sanchez-Moral S., Soler V., Saiz-Jimenez C., 2001. Microorganisms and microbially induced fabrics in cave walls // *Geomicrobiol J*. – V. 18. – P. 223–240.
- De Mandal S., Chatterjee R., Kumar N.S., 2017. Dominant bacterial phyla in caves and their predicted functional roles in C and N cycle // *BMC Microbiology*. – V. 17. – P. 1–9.
- Guido A., Calcagnile M., Talà A., Tredici S.M., Belmonte G., Alifano P., 2024. Microbial consortium involved in ferromanganese and francolite biomineralization in an anchialine environment (Zinzulùsa Cave, Castro, Italy) // *Science of The Total Environment*. – V. 936. – 173423. – DOI 10.1016/j.scitotenv.2024.173423.
- Jurado V., Martin-Pozas T., Fernandez-Cortes A. et al., 2024. Gypsum Cave Biofilm Communities are Strongly Influenced by Bat- And Arthropod-Related Fungi // *Microb Ecol*. – V. 87. – P. 80. – DOI 10.1007/s00248-024-02395-y.
- Kato K., Machida R., Ito Y., Daiko H., Ozawa S., Ogata T., Sasaki K., 2024. Doublet chemotherapy, triplet chemotherapy, or doublet chemotherapy combined with radiotherapy as neoadjuvant treatment for locally advanced oesophageal

- cancer (JCOG1109 NExT): a randomised, controlled, open-label, phase 3 trial // *The Lancet*. – V. 404, № 10447. – P. 55–66.
- Kim Y., Kang Sm., Jo Kn. et al., 2025. Carbonate mineral precipitation induced by microorganisms enriched from the cave water and biofilm in a lime-decorated lava tube // *Sci Rep*. – V. 15. – 7182. – DOI 10.1038/s41598-025-91585-w.
- Magurran A.E., 2013. *Measuring Biological Diversity*. – Oxford: Blackwell Publishing. – 264 p.
- Mulec J., Kosi G., Vrhovšek D., 2008. Characterization of cave aerophytic algal communities and effects of irradiance levels on production of pigments // *Journal of Cave and Karst Studies*. – V. 70, № 1. – P. 3–12.
- O'Connor B.R.W., Fernández-Martínez M.Á., Léveillé R.J., Whyte L.G., 2021. Taxonomic Characterization and Microbial Activity Determination of Cold-Adapted Microbial Communities in Lava Tube Ice Caves from Lava Beds National Monument, a High-Fidelity Mars Analogue Environment // *Astrobiology*. – V. 21, № 5. – P. 613–627. – DOI 10.1089/ast.2020.2327.
- Ortega-Calvo J.J. et al., 1995. Factors affecting the weathering and colonization of monuments by phototrophic microorganisms // *Science of the Total Environment*. – V. 167, № 1-3. – P. 329–341.
- Pfendler S., Karimi B., Maron P.A., Ciadamidaro L., Valot B., Bousta F., ... Aleya L., 2018. Biofilm biodiversity in French and Swiss show caves using the metabarcoding approach: First data // *Science of the Total Environment*. – V. 615. – P. 1207–1217.
- Popović S., Matić R., Milašinović R., Vujović D., Milošević Z., Bjelica D., 2015. Stavovi srbijanskih potrošača prema reklamiranju u sportu u odnosu na učestalost posmatranja sportskih događaja // *Sport Mont*. – V. 13. – P. 43–44.
- Pruesse E., Quast C., Knittel K., 2007. SILVA: a comprehensive online resource for quality checked and aligned ribosomal RNA sequence data compatible with ARB // *Nucleic Acids Res*. – V. 21. – P. 7188–7196. – DOI 10.1093/nar/gkm864.
- Rainey G.J.A., Wigelsworth D.J., Ryan P.L., Scobie H.M., Collier R.J., Young J.A.T., 2005. Receptor-specific requirements for anthrax toxin delivery into cells // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – V. 102, № 37. – P. 13278–13283. – DOI 10.1073/pnas.0505865102.

- Rastogi R.P., Sinha R.P., Incharoensakdi A., 2014. The cyanotoxin-microcystins: current overview // *Rev Environ Sci Biotechnol.* – V. 13. – P. 215–249. – DOI 10.1007/s11157-014-9334-6.
- Rautela R., Rawat S., Rawat R., Verma P., Bhatt A.B., 2017. Microbial diversity of Gumki cave and their potential role in enzyme production // *Environ Conserv J.* – V. 18. – P. 115–122.
- Reboleira A.S., Bodawatta K.H., Ravn N.M.R. et al., 2022. Nutrient-limited subarctic caves harbour more diverse and complex bacterial communities than their surface soil // *Environmental Microbiome.* – V. 17. – 41. – DOI 10.1186/s40793-022-00435-z.
- Tomczyk-Żak K., Zielenkiewicz U., 2015. Microbial Diversity in Caves // *Geomicrobiology Journal.* – V. 33, № 1. – P. 20–38. – DOI 10.1080/01490451.2014.1003341.
- Wu Y., Tan L., Liu W., Wang B., Wang J., Cai Y., et al., 2015. Profiling bacterial diversity in a limestone cave of the western loess plateau of China // *Front. Microbiol.* – V. 6. – 244.
- Zada S., Xie J., Yang M., Yang X., Sajjad W., Rafiq M., Hasan F., Hu Z., Wang H., 2021. Composition and functional profiles of microbial communities in two geochemically and mineralogically different caves // *Appl Microbiol Biotechnol.* – V. 105, № 23. – P. 8921–8936. – DOI 10.1007/s00253-021-11658-4.
- Zhu H.-Z., Zhang Z.-F., Zhou N., Jiang C.-Y., Wang B.-J., Cai L., 2019. Diversity, distribution and co-occurrence patterns of bacterial communities in a karst cave system // *Front. Microbiol.* – V. 10. – 1726.

ABUNDANCE AND TAXONOMIC DIVERSITY OF PROKARYOTIC COMMUNITIES IN SOIL-LIKE BODIES OF CAVES IN VIETNAM

Kosenko Natalia R.^{1*}, Lysak Lyudmila V.¹, Knyazeva Alexandra V.¹, Pham Thi Ha

Giang², Alexandrova Alina V.¹

¹ *Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

² *Joint Vietnam-Russia Tropical Science and Technology Research Center, Hanoi, Vietnam*

nrkosenko@gmail.com [ORCID: 0000-0003-0375-9955*](https://orcid.org/0000-0003-0375-9955)

lvlysak@mail.ru [ORCID: 0000-0001-5348-8888](https://orcid.org/0000-0001-5348-8888)

aknyazeva1999@gmail.com [ORCID: 0000-0002-9546-7046](https://orcid.org/0000-0002-9546-7046)

giangvietnga@gmail.com [ORCID: 0000-0002-4137-7213](https://orcid.org/0000-0002-4137-7213)

alina-alex2011@yandex.ru [ORCID: 0000-0003-2359-4780](https://orcid.org/0000-0003-2359-4780)

Abstract

The conducted study of prokaryotic communities of soil-like bodies (soloids) of caves in Vietnam allowed us to identify their microbiological specifics and significant differences from typical zonal soils. The total bacterial abundance, actinomycete mycelium length, and prokaryotic biomass in the investigated soloids were substantially lower than in soils, correlating with total organic carbon content under conditions of limited organic matter input from the external environment. The soloid microbiomes exhibited high taxonomic diversity dominated by the phyla *Actinomycetota* and *Pseudomonadota*. The highest bacterial abundance and diversity were recorded in the Thanvan Cave soloids, likely associated with a relatively high total carbon content. The phylum *Actinomycetota* showed the greatest genus-level richness, reflecting its resistance to diverse environmental stress factors, while for other phyla, genus abundance was an order of magnitude lower. Ecological indices (Shannon and Simpson) confirmed the highest α -diversity in the Thanvan Cave prokaryotic community. A comparison of microbiomes using the Bray–Curtis similarity metric and PCoA analysis revealed a distinct composition of the Pygmy Cave community and a pronounced similarity between all soloid microbiomes and leaf litter microbial assemblages, suggesting microbial input from the surface by air and water currents. The cluster analysis

revealed the division of microbial communities into three groups reflecting the characteristics of their ecotopes. The obtained data on the high phylogenetic diversity and taxonomic richness of the cultivated bacterial complexes of soloids demonstrate their possible role as a prokaryotic depository and a potential source of biotechnologically valuable strains.

Keywords

Karst caves; soil-like bodies; soloids; prokaryotic microbiome; metabarcoding; saprotrophic complex

Статья поступила в редакцию 6 февраля 2026 г.

Поступила после доработки 16 февраля 2026 г.

Принята к печати 10 марта 2026 г.

Received 6, February, 2026

Revised 16, February, 2026

Accepted 10, March, 2026