

Почвенный микробиом эмбриозёма на гипсодержащих отходах химического производства

© 2025. И. Г. Широких^{1,2}, д. б. н., в. н. с., профессор, Е. В. Дабах¹, к. б. н., с. н. с.,
Л. В. Кондакова^{1,2}, д. б. н., с. н. с., профессор, Н. А. Боков², аспирант,

Т. Я. Ашихмина^{1,2}, д. т. н., зав. лабораторией, г. н. с.,

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения

Российской академии наук,

167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

²Вятский государственный университет,

610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,

e-mail: irgenal@mail.ru

Почвенный микробиом играет важную роль в процессах педогенеза и функционирования почвы. Роль микробиома особенно значима на начальных этапах формирования почв в техногенных ландшафтах на не характерных для данной территории породах, таких как гипсодержащие отходы (ГСО) химического производства. Целью исследования была оценка структуры и состава альгофлоры и прокариотного компонента микробного сообщества в молодой почве, формирующемся при самозарастании отвала ГСО химического предприятия. Объектом исследования служил эмбриозём, формирующийся в условиях подзоны южной тайги европейского Северо-Востока на самозарастающем в течение более 20 лет открытом хранилище ГСО, в качестве условного фона – почва на алюмосиликатной породе – пойменном аллювию под разнотравным лугом на примыкающей к хранилищам отходов территории.

В почве фонового участка методом прямого микроскопирования почвы, стёкол обрастания и чашечных культур выявлено 16, в эмбриозёме – 19 видов микрофототрофов. Видовое разнообразие представлено цианобактериями, зелёными и диатомовыми водорослями. В прокариотном компоненте сообщества эмбриозёма выявлены (по разнообразию последовательностей генов 16S рРНК) представители 12 бактериальных и 1 архейного филума. Доминанты на уровне филума в сообществах эмбриозёма и фоновой почвы были одинаковы – *Proteobacteria* (в среднем 28,6%) и *Actinobacteria* (17,4%). На долю *Verrucomicrobia*, *Acidobacteria* и *Bacteroidetes* пришлось в среднем по 3–6% от общего числа таксонов. Микробиом эмбриозёма отличался от зрелой почвы фонового участка наличием в составе минорных представителей *Chloroflexi* (1%), *Cyanobacteria* (0,3–0,4%) и *Firmicutes* (0,1%). Изучение состава и структуры почвенного микробиома на первых этапах педогенеза дало ценную информацию для понимания факторов, способствующих почвообразованию, а также для оптимизации методов рекультивации.

Ключевые слова: Техносоли, прокариоты, альгоцианофлора, секвенирование ампликонных библиотек гена 16S рРНК.

Soil microbiome in Technosol on gypsum-containing chemical production waste

© 2025. I. G. Shirokikh^{1,2} ORCID: 0000-0002-3319-2729*

E. V. Dabakh¹ ORCID: 0000-0001-7474-7359, L. V. Kondakova^{1,2} ORCID: 0000-0002-2190-686X*,

N. A. Bokov² ORCID: 0000-0002-1000-1192, T. Ya. Ashikhmina^{1,2} ORCID: 0000-0003-4919-0047*

¹Institute of Biology of Komi Sciense Centre of the Ural Branch

of the Russian Academy of Sciences,

28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

²Vyatka State University,

36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,

e-mail: irgenal@mail.ru

The soil microbiome plays an important role in the processes of soil formation and functioning of the soil. The role of the microbiome is especially significant at the initial stages of soil formation in man-made landscapes on uncharacteristic rocks, such as gypsum-containing waste (GCW) from chemical production. The aim of the study was to evaluate the structure and composition of the algoflora and the prokaryotic component of the microbial community in young soil formed during self-healing of the GCW landfill of a chemical enterprise. The object of the study was an embryozem

formed in the southern taiga subzone of the European Northeast in a self-growing open GCW storage facility for more than 20 years, with soil on aluminosilicate rock – floodplain alluvium under a grass meadow adjacent to the waste storage area as a conditional background.

16 species of microphototrophs were detected in the soil of the background site by direct microscopy of soil, fouling glasses and cup cultures, and 19 species of microphototrophs were detected in the embryozem. The species diversity is represented by cyanobacteria, green and diatoms. Representatives of 12 bacterial and 1 archaeal phylum were identified in the prokaryotic component of the embryozem community (based on the diversity of 16S rRNA gene sequences). The phylum – level dominants in the embryozem and background soil communities were the same: *Proteobacteria* (on average 28.6%) and *Actinobacteria* (17.4%). *Verrucomicrobia*, *Acidobacteria*, and *Bacteroidetes* accounted for an average of 3–6% of the total number of taxa. The microbiome of the embryo differed from the mature soil of the background site by the presence of minor representatives of *Chloroflexi* (1%), *Cyanobacteria* (0.3–0.4%) and *Firmicutes* (0.1%). Studying the composition and structure of the soil microbiome at the first stages of pedogenesis provided valuable information for understanding the factors contributing to soil formation, as well as for optimizing reclamation methods.

Keywords: Technosols, prokaryotes, algocyanoflora, sequencing of amplicon libraries of the 16S rRNA gene.

В России ежегодно образуется в среднем 5 млрд т твёрдых промышленных отходов [1, 2]. Несмотря на имеющиеся возможности вовлечения их во вторичное производство, большая часть промышленных отходов складируется, в связи с чем проблема их накопления и размещения на объектах хранения с каждым годом становится всё более актуальной [3]. Накопление крупнотоннажных промышленных отходов – одна из наиболее актуальных экологических проблем как в России, так и в мире, поскольку эксплуатация объектов размещения сопряжена с выводом земель из хозяйственного оборота и негативным воздействием на окружающую среду.

Быстрыми темпами идёт рост объёмов гипсодержащих отходов (ГСО), запасы которых на территории России составляют около 450–500 млн т, а ежегодный прирост оценивается примерно в 10–15 млн т [4]. Одним из главных источников крупнотоннажных ГСО являются предприятия минерально-сырьевого комплекса, причём ежегодный объём ГСО многократно превышает добычу природного гипсового сырья, от которого у ГСО есть существенное отличие – наличие некоторого количества нежелательных примесей. Это накладывает ограничения на возможность их применения в качестве мелиоранта в сельском хозяйстве и в качестве компонента строительных материалов. В полной мере это касается и ГСО, образующихся в процессе химической переработки сырья. Так называемые «гипсовые горы» встречаются в окрестностях заводов по производству минеральных удобрений, фторполимеров и др. В результате образования отвалов ГСО формируются техногенные ландшафты, являющиеся в экологическом отношении экоклиниами со специфическим набором и уровнем почвенно-экологических функций [5].

Масштаб проблемы отвалов ГСО актуализирует вопрос о путях самовосстановления

и/или рекультивации подобных образований. Изучение особенностей формирования почвенно-растительного покрова на отвалах ГСО включает оценку состояния и почвенных микробных сообществ. Изучение почвенного микробиома в таких ландшафтах имеет решающее значение, как для понимания процессов почвообразования, так и для оптимизации методов рекультивации [6–8].

На начальном этапе в формировании почвы участвуют несколько групп микроорганизмов, но не все из них представлены культивируемыми формами, особенно на самых ранних стадиях почвообразования – в эмбриозёмах или почвоподобных телах техногенных ландшафтов. Использование современных молекулярно-генетических методов представляется более объективным подходом к оценке адаптивных и эволюционных стратегий почвенного микробиома в ходе восстановления почвенных экосистем. Секвенирование нового поколения позволяет исследовать микробное разнообразие техногенной среды на качественно новом уровне по сравнению с классическими методами лабораторного культивирования.

Целью данного исследования являлось выявление особенностей состава и структуры альгофлоры и прокариотного компонента почвенного микробиома в эмбриозёме, формирующемся на отвалах ГСО химического производства в условиях южной тайги европейского Северо-Востока России.

Объекты и методы исследования

Район проведения исследований расположен на северо-западной окраине Вятско-Камской провинции подзоны дерново-подзолистых почв южной тайги. Климат умеренно континентальный, среднегодовая температура составляет +2,4 °C, средняя температура января –13,7 °C, июля +18,4 °C.

Территория находится в зоне достаточного увлажнения: среднегодовое количество осадков – в пределах 560–580 мм, 60–70% которых выпадает в тёплое время года [9].

Исследуемый участок находится в окрестностях г. Кирово-Чепецка – центра химической промышленности Кировской области. На техногенной территории в долине р. Вятки в течение почти 50 лет ГСО складируются в открытое действующее хранилище отходов. Поскольку ГСО не относятся к опасным, то ими перекрывали и другие отходы. В результате на площади 4,35 га образовалась так называемая «гипсовая гора». Почвы на ней – разного возраста и представлены техногенными поверхностными образованиями, относимыми к Техносолям (Technosols) в соответствии с World Reference Base for Soil Resources (WRB). В соответствии с классификацией почв техногенных ландшафтов, разработанной в Институте почвоведения и агрохимии Сибирского отделения РАН, на поверхности исследуемого участка сформировались инициальные и органо-аккумулятивные эмбриозёмы [10].

Образцы отбирали на склоне западной экспозиции с уклоном около 10–15° на старой части гипсовой горы, заросшей древесной растительностью: клёном ясенелистным, берёзой бородавчатой, осиной, ивой. Напочвенный покров представлен куртинами мха, единичными растениями полыни обыкновенной и подмаренника, проективное покрытие не превышает 25%.

Почвообразующий субстрат – техногенные отходы – отличается высокой плотностью и пространственной неоднородностью. Вследствие этого образцы отбирали с небольшой площади (около 3 м²). Рыхлая масса по мощности не превышала 10–20 см. Отбор почвенных проб для изучения альгофлоры и бактериального сообщества проведён в 2024 г. с глубин 0–2 (1), 2–5 (2) и 10–20 см (3), средние образцы каждого слоя составляли из пяти индивидуальных проб.

В качестве условного фона, характеризующего данную территорию в природно-экологическом отношении, был выбран участок в долине р. Вятки на ненарушенной территории луга, примыкающей к хранилищам отхода, и периодически затапливаемой в паводок. Условность сравнения обусловлена тем, что гипсодержащий субстрат не имеет природных аналогов среди местных почвообразующих пород, кроме того, вся территория подвержена воздействию выбросов предприятий г. Кирово-Чепецка, а аллювиальные

почвы (**Фон**) – ещё и влиянию загрязнённых, преимущественно соединениями азота, поверхностных и подземных вод [11]. Но, как известно, отвалы, образующиеся после добывчи полезных ископаемых, промышленной переработки естественных материалов и размещения техногенных отходов, представляют собой деградированные ландшафты, которые не имеют эталонных природных экосистем [12]. Смешанный образец аллювиальной дерновой легкосуглинистой почвы (Fluvisols) был составлен из пяти индивидуальных проб, отобранных с глубины 0–5 см.

Методы исследования – общепринятые: валовой химический состав образцов определяли методами масс-спектрометрии и атомно-эмиссионной спектрометрии с индуктивно связанный плазмой в Аналитическом сертификационном испытательном центре Института проблем технологий микроэлектроники и особо чистых материалов РАН (г. Черноголовка). Водородный показатель pH водной вытяжки из почв и субстратов определяли в соответствии с ГОСТ 26423-85, содержание органического вещества – по ГОСТ 26213-2021.

Видовой состав альгофлоры изучали методом прямого микроскопирования почвы и постановкой чашечных культур со стёклами обрастиания.

Анализ прокариотных почвенных сообществ был проведён с помощью высокопроизводительного секвенирования в Центре коллективного пользования «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ФГБНУ ВНИИСХМ (Санкт-Петербург, г. Пушкин). Выделение и очистку ДНК осуществляли в соответствии с методикой, разработанной во ВНИИСХМ. Индексированные библиотеки гена 16S рРНК готовили на вариабельный участок гена V4 методом ПЦР с использованием праймеров Ferier_F515 GTGCCAGCMGCCGCGTAA и Ferier_R806 GGACTACVSGGTATCTAAT. Подготовку образцов и секвенирование выполняли на приборе Illumina MiSeq (Illumina, США) в соответствии с рекомендациями производителя. Получали не менее 20 000 прочтений для каждой библиотеки.

Биоинформационная обработка полученных данных выполнена при помощи программного обеспечения Illumina и программного пакета Quantitative Insights Into Microbial Ecology – QIIME 2 [13]. Классификацию репрезентативных последовательностей по таксонам с восстановлением исходных филотипов (ASV, Amplicon sequence variant) и

далнейшей таксономической классификации полученных ASV проводили, используя базу нуклеотидных последовательностей SILVA, версия 138.2 (обновление от 15.07.2024).

Для оценки филогенетического разнообразия прокариотного компонента почвенных сообществ при помощи того же алгоритма QIIME2 рассчитаны индексы альфа-разнообразия: Шеннона, Фишера, Пиелу и Симпсона [14], а также общее видовое богатство (по количеству обнаруженных таксонов). Для анализа бета-разнообразия (оценки процента сходств/различий между микробиомами) использовали метод Weighted UniFrac.

По результатам оценки филогенетического разнообразия прогнозировали экологические функции бактериальных и архейных таксонов, с использованием программного комплекса FAPROTAX [15]. В работе с базой данных (распределение таксонов в соответствии с экологическими функциями) руководствовались инструкцией, размещенной в свободном доступе по адресу <http://www.loucalab.com/archive/FAPROTAX>.

Результаты и обсуждение

Физико-химические свойства образцов.

Анализ почвы на техногенной территории в

окрестностях хранилищ отходов химических предприятий показал, что процессы выветривания и начального почвообразования на отвале ГСО привели к разрыхлению плотных отходов и формированию слаборазвитого профиля с выраженным накоплением органического вещества (26,6%) в верхнем слое (0–2 см), которое превышало С_{опр} контрольной аллювиальной почвы (12,9%) (табл. 1). Водородный показатель эмбриозёма был нейтральным /слабощелочным (рН 7,2–7,6), тогда как рН контрольной почвы – кислым (4,9). Содержание оксидов железа и алюминия было более высоким в фоновой почве. Эмбриозём отличался более низким содержанием калия, тогда как по содержанию фосфора различия между ним и фоновой почвой были незначительными. Наиболее существенно различались между собой сравниваемые почвы по содержанию оксида кальция и серы: в фоновой почве луга эти показатели соответствовали значениям, характерным для аллювиальных почв [16], в эмбриозёме на ГСО – были выше более чем на порядок. Процесс растворения гипса выражался снижением содержания кальция и серы в валовом составе верхнего слоя почвы, изменении отношения кальция к сере, обусловленном поглощением высвобождающегося иона кальция органическим веществом и, возмож-

Таблица 1 / Table 1
Состав и свойства исследуемых почв / Content and properties of the studied soils

| Образец Sample | Глубина отбора, см Sampling depth, cm | рН вод. рН water | Органическое вещество, % Organic matter, % | Валовой состав, % / Gross composition, % | | | | | | | | | |
|------------------------|--|------------------------|---|--|--------------------------------|------|-------|-------------------------------|------------------|-------------------|-------|------------------|--|
| | | | | Al ₂ O ₃ | Fe ₂ O ₃ | CaO | MgO | P ₂ O ₅ | K ₂ O | Na ₂ O | MnO | TiO ₂ | S _{общ} S _{total} |
| 1 | 0–2 | 7,2±0,1 | 26,6±2,7 | 2,6 | 1,4 | 19,3 | 0,65 | 0,43 | 0,32 | 0,16 | 0,039 | 0,11 | 2,4 |
| 2 | 2–5 | 7,3±0,1 | 11,2±1,1 | 1,3 | 0,65 | 29,4 | 0,25 | 0,18 | 0,15 | 0,073 | 0,016 | 0,052 | 10,0 |
| 3 | 10–20 | 7,6±0,1 | 1,64±0,33 | 0,35 | 0,18 | 28,3 | 0,093 | 0,048 | 0,039 | 0,021 | 0,004 | 0,013 | 13,1 |
| Фон Back- ground | 0–10 | 4,9±0,1 | 12,9±1,3 | 13,6 | 7,5 | 0,61 | 0,72 | 0,22 | 1,2 | 0,76 | 0,24 | 0,64 | 0,043 |

Таблица 2 / Table 2

Содержание нормируемых в почвах веществ, мг/кг / The content of substances standardized in soils, mg/kg

| Элемент Element | Образец / Sample | | | Фон Background | ПДК (ОДК) МРК (AAC) |
|--------------------|------------------|------|-------|-------------------|------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | | |
| V | 27,7 | 13,6 | 4,5 | 167 | 150 |
| Ni | 40,9 | 24,1 | 13,4 | 88,6 | 20–40–80 |
| Cu | 30,3 | 16,2 | 6,4 | 45,8 | 33–66–132 |
| Zn | 116 | 38,0 | 15,9 | 92,8 | 55–110–220 |
| As | 2,9 | 1,7 | < ПО | 11,1 | 2–5–10 |
| Sr | 275 | 200 | 109 | 374 | 118* |
| Cd | 0,68 | 0,21 | 0,072 | 0,26 | 0,5–1–2 |
| Sb | 1,4 | 0,66 | 0,26 | 1,0 | 4,5 |
| Hg | 3,6 | 0,88 | 0,20 | 0,1 | 2,1 |

Примечание: * – региональный фон / Note: * is a regional background.

но, образованием карбонатов. Как и следовало ожидать, максимальные различия между молодым эмбриозёром и зрелой почвой, взятой в качестве условного природно-антропогенного фона, проявились в нижней части рыхлой толщи гипсового отхода. В верхнем слое эмбриозёма концентрации кальция и серы резко снижались, а содержание остальных веществ – возрастало, приближаясь к значениям, характерным для верхних горизонтов почв на алюмосиликатных породах.

Поскольку вся территория находится в зоне влияния химических предприятий г. Кирово-Чепецка, накопление в почвах ряда тяжёлых металлов (ТМ): стронция, цинка, никеля и мышьяка – в концентрациях близких или даже превышающих нормативные значения вполне закономерно. Более высоким суммарным содержанием ТМ по сравнению с формирующимся эмбриозёром характеризовалась условно фоновая почва (табл. 2).

Однако уровень загрязнения, согласно СанПиН 1.2.3685-21, оценивался как допустимый. Вероятно, обогащение верхних слоёв формирующейся на отходах почвы такими активными носителями поглотительной способности, как несиликатные соединения железа и алюминия и органическое вещество, обусловили аккумулятивное распределение микроэлементов (в том числе и ТМ) по профилю.

Почва условного фона в большей степени обеспечена азотом, поскольку подвержена периодическому затоплению полыми водами из ближайших пойменных озёр, в которых содержание иона аммония даже после паводка в среднем составляло 7,5 г/л [17].

Альгоцианофлора эмбриозёмов. Генетическую сущность инициального почвообразования в нарушенных ландшафтах составляют процессы, тесно связанные с накоплением органического вещества [18]. Процесс биологического освоения свежих безжизненных отвалов начинается с поселения водорослей и цианобактерий. На техногенные субстраты они заносятся с пылью с близлежащих территорий и в результате жизнедеятельности создают первичное органическое вещество, обеспечивают изменение среды, ведущее к формированию почвы.

На формирующихся почвах гипсовых отвалов и условно фоновом участке видовое разнообразие почвенных микрофототрофов представлено цианобактериями (ЦБ), зелёными и диатомовыми водорослями. Было выявлено 24 вида, в том числе: Cyanobacteria – 9; Chlorophyta – 11; Bacillariophyta – 4.

В изучаемых пробах не были обнаружены охрофитовые водоросли, чувствительные к техногенной нагрузке и сезону отбора проб. В почве фонового участка выявлено 16, в почве участка на гипсовой горе – 19 видов микрофототрофов.

В целом видовой состав микрофототрофов формирующейся почвы характерен для природных почв региона. По количеству видов преобладают зелёные водоросли. Во всех пробах выявлены виды зелёных водорослей *Chlamydomonas gloeogama*, *Chlorococcum infusionum*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus minor* (табл. 3). Данные виды проявляют достаточно высокую толерантность к техногенной нагрузке.

В исследуемых образцах отмечено 9 видов ЦБ. Цианобактерии заселяют почвы, длительное время не подвергающиеся обработке, с бедным растительным покровом. Широкое распространение ЦБ обусловлено их необычайными способностями быстро размножаться и заселять новые экологические ниши, свободно переносить засуху и избыток инсоляции, засолённость, вступать в ассоциации с другими микроорганизмами. Цианобактерии принимают участие в накоплении органических веществ и азота, разрушении минеральных субстратов, распределении и аккумуляции различных элементов [19, 20]. Благодаря фототрофии и способности к фиксации молекулярного азота, они являются наиболее вероятными первопоселенцами, в первую очередь, за счёт азотфиксацирующих видов. В то же время, высокие концентрации азота полностью подавляют азотфиксацию.

Главным отличием состава альгоцианофлоры эмбриозёма от фоновой почвы является присутствие азотфиксацирующих ЦБ (*Nostoc paludosum*, *N. punctiforme*, *N. linckia*). Эти виды не выявлены в условно фоновой почве, характеризующейся высокой обеспеченностью соединениями азота вследствие периодического затопления луга в паводок водами пойменных озёр, загрязнёнными ионами азотной группы. В почве фона преобладали безгетероцистные ЦБ рода *Phormidium*. Во всех почвенных пробах отмечена безгетероцистная ЦБ *Leptolyngbya angustissima*.

Существенное влияние на ЦБ оказывает реакция почвы, они лучше растут на нейтральных и слабощелочных почвах. Подобные условия (pH 7,2–7,6) характерны для ГСО. Эти организмы не ограничиваются поверхностью почвы, а в той или иной степени проникают вглубь. В эмбриозёме «гипсовой горы» ЦБ

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Таблица 3 / Table 3

Видовое разнообразие альгоцианофлоры субстратов / Species diversity of algocyanoflora of substrates

| № | Отдел и виды / Division and Species | Фон Background | Образцы / Samples | | |
|-------------------------------|---|-------------------|-------------------|----|----|
| | | | 1 | 2 | 3 |
| Cyanobacteria | | | | | |
| 1 | <i>Nostoc linckia</i> (Roth) Born. et Flah. f. <i>linckia</i> | — | + | — | — |
| 2 | <i>Nostoc paludosum</i> Kütz. | — | + | + | + |
| 3 | <i>Nostoc punctiforme</i> (Kütz.) Hariot | — | + | — | + |
| 4 | <i>Leptolyngbya angustissima</i> (W. et G.S. West) Anagn. et Kom. | + | + | + | + |
| 5 | <i>Leptolyngbya foveolarum</i> (Rabenh. et Gom.) Anagn. et Kom. | — | — | + | + |
| 6 | <i>Phormidium autumnale</i> (Ag.) Gom | + | — | — | — |
| 7 | <i>Phormidium boryanum</i> Kütz. | + | — | — | — |
| 8 | <i>Phormidium formosum</i> (Bory ex Gom.) Anagn. et Kom. | + | — | — | — |
| 9 | <i>Phormidium inundatum</i> Kütz. | + | — | — | — |
| Всего / Total Cyanobacteria | | 5 | 4 | 3 | 4 |
| Chlorophyta | | | | | |
| 10 | <i>Chlamydomonas gloeogama</i> Korsch. in Pasch. var. <i>gloeogama</i> | + | + | + | + |
| 11 | <i>Chlamydomonas gelatinosa</i> Korsch. in Pascher | — | + | + | — |
| 12 | <i>Chlorella vulgaris</i> Beijer. var. <i>vulgaris</i> | + | + | + | + |
| 13 | <i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrank) Menegh. | + | + | + | + |
| 14 | <i>Cosmarium</i> sp. | — | — | — | + |
| 15 | <i>Follicularia paradoxalis</i> Miller | + | — | — | — |
| 16 | <i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) Silva et al. | + | + | — | + |
| 17 | <i>Klebsormidium nitens</i> (Menegh. in Kütz.) Lokh. | — | — | — | + |
| 18 | <i>Pseudococcomyxa simplex</i> (Mainx) Fott | + | — | + | + |
| 19 | <i>Stichococcus minor</i> Näg. | + | + | + | + |
| 20 | <i>Tetraclystis aggregata</i> Brown et Bold | + | — | — | + |
| Всего / Total Chlorophyta | | 8 | 6 | 6 | 9 |
| Bacillariophyta | | | | | |
| 21 | <i>Luticola nivalis</i> Mann in Round et al. | — | + | — | — |
| 22 | <i>Luticola mutica</i> (Kütz.) D.G.Mann | + | + | + | + |
| 23 | <i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun. in Cleve et Grun. | + | + | — | — |
| 24 | <i>Pinnularia intermedia</i> Lagerst. | + | + | — | — |
| Всего / Total Bacillariophyta | | 3 | 4 | 1 | 1 |
| Итого / Total | | 16 | 14 | 10 | 14 |

Примечание: «+» – вид обнаружен, «–» – вид не обнаружен.

Note: “+” – the species is detected, “–” – the species is not detected.

Таблица 4 / Table 4

Коэффициент флористического сходства Жаккара почвы фонового участка и отдельных слоёв эмбриозёма на ГСО, % / The Jacquard's coefficient of the soil of the background site and the individual layers of the embryozem on the gypsum-containing waste, %

| Образцы / Samples | Фон / Background | 1 | 2 | 3 |
|-------------------|------------------|------|------|------|
| Фон / Background | — | 55,5 | 33,3 | 42,8 |
| 1 | 55,5 | — | 58,8 | 45,0 |
| 2 | 33,3 | 58,8 | — | 62,5 |
| 3 | 42,8 | 45,0 | 62,5 | — |

Примечание: прочерк означает, что коэффициент не может быть рассчитан.

Note: A dash means that the coefficient cannot be calculated.

Таблица 5 / Table 5

Разнообразие и таксономическое богатство прокариот в образцах эмбриозёма и фоновой почвы
Prokaryotes diversity and taxonomic richness in samples of embryozem and background soil

| Образцы Samples | Индексы разнообразия Diversity indexes | | | Индекс Фишера Fisher Index | Индекс Пиелу Pielu Index | Выявленные таксоны (богатство) Identified taxa |
|--------------------|---|---------------------|--------------|-------------------------------------|-----------------------------------|---|
| | Шеннона Shannon | Симпсона Simpson | Чао 1 Cao | | | |
| 1 | 7,4 | 0,993 | 231 | 42,0 | 0,944 | 231 |
| 2 | 7,7 | 0,995 | 290 | 53,3 | 0,957 | 290 |
| 3 | 8,0 | 0,996 | 343 | 71,2 | 0,962 | 343 |
| Фон Background | 4,6 | 0,948 | 39 | 6,4 | 0,869 | 39 |

встречаются в пределах всей рыхлой толщи (табл. 3).

Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) представлены в эмбриозёме видами, наиболее распространёнными в поверхностных слоях почв, а диатомея *Luticola mutica* встречалась во всех исследуемых пробах.

Результаты сравнения альгоцианофлор на исследуемых участках с помощью коэффициента флористического сходства Жаккара приведены в таблице 4. С его помощью выявлено умеренное сходство видового состава почвенных микрофототрофов фонового участка и поверхностного слоя «гипсовой горы» (55,5%). Сходство между собой отдельных слоёв формирующегося на техногенных отходах эмбриозёма оценивалось по этому показателю чуть выше – 58,8–62,5%. Формирование видового состава микрофототрофного ценоза эмбриозёма на ГСО идёт, таким образом, в соответствии с классической схемой [19].

Прокариотный компонент почвенного микробиома. Анализ альфа- и бета-разнообразия. Наименьшее филогенетическое и видовое (количество ASV) богатство было определено в прокариотном сообществе зрелой почвы условного фона, что обусловлено совокупностью физико-химических почвенных факторов, главенствующим из которых явилась, очевидно, кислая реакция среды, обуславливающая ряд неблагоприятных свойств, например, увеличение подвижности и токсичность ТМ. Известно, что численность и разнообразие бактерий в кислых средах как естественного, так и антропогенного происхождения, значительно ниже, чем в средах с нейтральными значениями pH [21, 22]. Тяжёлые металлы, такие как V, Ni, Cd, As, Zn, Cr и Sr, зачастую оказывают на живые организмы токсичное действие. На фоне загрязнения ТМ отмечались существенные изменения в микробном разнообразии и структуре [23], а также сокращение микробного богатства почв [24, 25].

В микробиоме формирующейся молодой почвы (эмбриозёма) выявлено незначительное сокращение разнообразия и выравненности (согласно значениям индекса Шеннона) в верхнем слое (0–2 см), подверженном внешней эмиссии загрязняющих веществ, по сравнению с более глубоко залегающей толщей субстрата (табл. 5).

Сопоставление данных по разнообразию прокариот с послойным содержанием ТМ в эмбриозёме (табл. 2) указывает, что относительное накопление таких токсичных элементов, как Sr, Zn, Hg, может быть причиной более низкого видового богатства в поверхностном слое формирующейся почвы.

Многомерное шкалирование бета-разнообразия привело к разделению образцов по двум кластерам – почву условного фона и послойно отобранные образцы эмбриозёма (рис. 1).

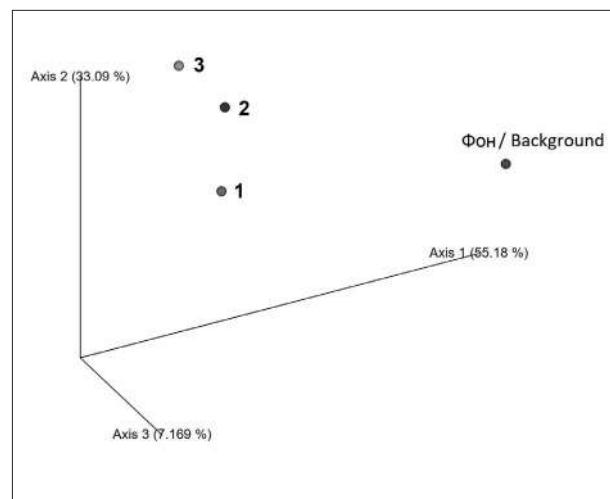


Рис. 1. Ординация почвенных прокариотных сообществ Техносол (1, 2, 3) и природной фоновой почвы (Фон), выполненная методом Weighted Unifrac / Fig. 1. Ordination of soil prokaryotic communities of Technosol (1, 2, 3) and natural background soil (Background), performed by Weighted Unifrac method

Таким образом, специфический характер субстрата – ГСО химического предприятия – следует рассматривать как существенный фактор формирования почвенного микробиома на техногенной территории.

Анализ состава прокариотного сообщества. При анализе таксономической структуры микробиома в почвенных образцах обнаружено 12 бактериальных и 1 архейный филум, которые составили в совокупности около 66% от всего числа классифицированных в работе ASV. Основные доминанты бактериальных сообществ эмбриозёма и фоновой аллювиальной почвы на уровне филума были одинаковы – *Proteobacteria* (в среднем 28,6%) и *Actinobacteria* (17,4%). На долю *Verrucomicrobia*, *Acidobacteria* и *Bacteroidetes* пришлось в среднем по 3–6% от общего числа классифицированных последовательностей. Доля ASV, отнесённых к другим филумам, в почвах техногенного ландшафта не превышала 2% (рис. 2, см. цв. вкладку V).

В отличие от зрелой почвы фонового участка, в микробиоме эмбриозёма обнаружены, в качестве минорных, представители *Chloroflexi* (1%), *Cyanobacteria* (0,3–0,4%) и *Firmicutes* (0,1%). Наличие *Chloroflexi* в эмбриозёме на ГСО согласуется с данными об их выявлении в микробиоме эмбриозёма зольного гидроотвала в Западной Сибири [6]. Хотя представители *Chloroflexi* отличаются разнообразием фенотипов [26], среди них описаны аноксигенные фототрофы, которые, подобно *Cyanobacteria*, могут иметь селективное преимущество при зарастании техногенных сред, благодаря способу питания.

Представители архейного филума *Crenarcheota* обнаружены в кислой почве фонового участка (0,7%) и поверхностном слое (0–2 см) эмбриозёма (0,1%) – т. е. в тех экологических нишах, которые в данном исследовании характеризовались наиболее низкими значениями pH и высокими показателями полиметаллического загрязнения (табл. 2). Ранее сообщалось о выделении устойчивых к цветным металлам штаммов архей из экстремально кислых местообитаний [27].

Эмбриозём превосходил фоновую почву также по относительному обилию *Bacteroidetes*. Представители филума *Bacteroidetes* участвуют в процессах минерализации растительных остатков [7], что может объяснить сокращение их долевого участия в нижних слоях по сравнению с дневной поверхностью (0–2 см) формирующегося на отвале ГСО эмбриозёма.

Эмбриозём значительно уступал зрелой фоновой почве по относительному обилию *Verrucomicrobia*, в частности, слабо изученного рода «*Candidatus Udaeobacter*» (18,2%). Эти аэробные гетеротрофы характеризуются множественной ауксотрофией и имеют редуцированный геном, что указывает на направленность их эволюции в сторону минимизации клеточной архитектуры. Возможно, это помогает им в освоении почвенной среды [28]. Некоторые исследователи связывают обилие представителей *Verrucomicrobia* с корнями растений, поэтому их присутствие среди доминантов ненарушенного луга экофизиологически выглядит также вполне обоснованным.

Прокариотное сообщество эмбриозёма на ГСО существенно отличалось от такового в ненарушенной аллювиальной почве и на более низких таксономических уровнях. Так, в эмбриозёме среди протеобактерий доминировали классы *Alphaproteobacteria*, представленные порядками *Caulobacterales*, *Azospirillales* и *Dongiales*, и *Gammaproteobacteria*, представленные порядками *Xanthomonadales*, *Pseudomonadales* и *Steroidobacterales*, тогда как в микробиоме зрелой почвы доминантные позиции занимали протеобактерии, отнесённые к порядкам *Rhizobiales*, *Burkholderiales* и семейству *Acetobacteraceae*.

Актинобактерии в микробиомах той и другой почвы представляли неидентифицированные виды семейств *Micromonosporaceae*, *Nocardioidaceae*, *Streptomycetaceae*, рода *Gaiella*. Последовательности, атрибутированные с семействами *Flumatobacteraceae*, *Microbacteriaceae*, *Streptosporangiaceae*, *Geodermatophilaceae*, выявлены исключительно в толще формирующегося на ГСО эмбриозёма. Микробиом почвы фонового участка отличался от него более высоким (в 3–5 раз) относительным обилием родов *Dactylosporangium*, *Nocardioides*, *Pseudonocardia*.

Сравнение таксономического состава микробиомов молодой и зрелой почв техногенного ландшафта с помощью диаграммы Венна показало, что общими для них являются всего 19 родов (рис. 3, см. цв. вкладку V).

Наименьшим количеством уникальных таксонов (4 рода) характеризовалась почва условного фона. Микробиомы, дифференцированные по слоям эмбриозёма, имели в своём составе гораздо большее количество общих родов – от 62 до 73, а самое большое число уникальных родов (24) было обнаружено на глубине 10–20 см формирующейся на ГСО почвы. Согласно представлениям о коровом

**И. Г. Широких, Е. В. Дабах, Л. В. Кондакова,
Н. А. Боков, Т. Я. Ашихмина «Почвенный микробиом эмбриозёма
на гипсодержащих отходах химического производства». С. 200.**

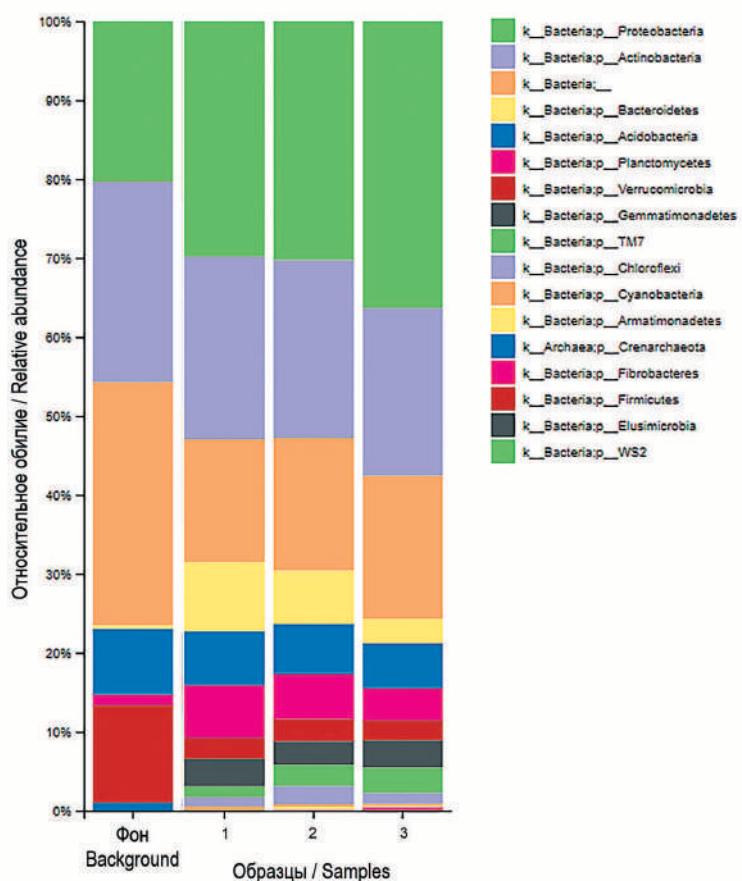


Рис. 2. Структура микробных сообществ изучаемых почв на уровне филумов
Fig. 2. The structure of microbial communities of the studied soils at the phylum level

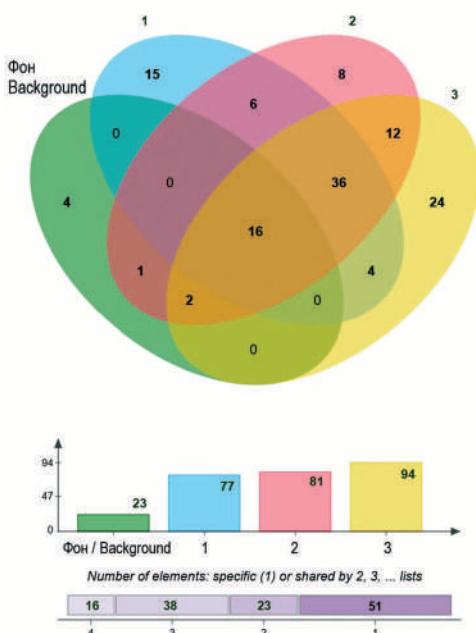


Рис. 3. Диаграмма Венна, отображающая число общих и уникальных родов прокариотов в образцах эмбриозёма и зрелой почвы условного фонда

Fig. 3. Venn diagram showing the number of common and unique genera of prokaryotes in samples of embryozem and mature soil of a conditional background

**И. Г. Широких, Е. В. Дабах, Л. В. Кондакова,
Н. А. Боков, Т. Я. Ашихмина «Почвенный микробиом эмбриозёма
на гипсодержащих отходах химического производства». С. 200.**

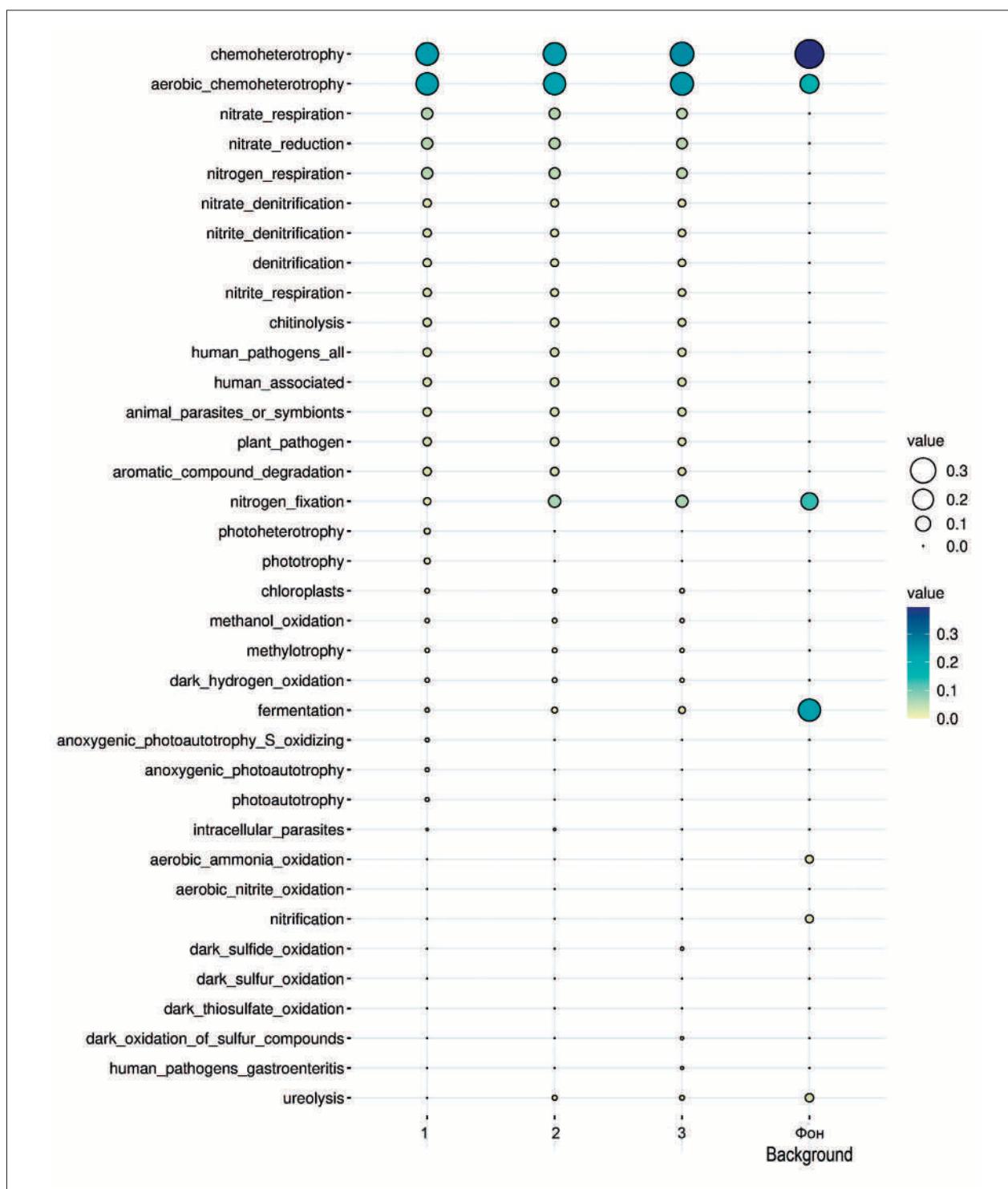


Рис. 4. Относительная численность основных трофических групп бактерий, прогнозируемых на основе предсказанных FAPROTAX результатов
Fig. 4. The relative abundance of the main trophic groups of bacteria predicted on the FAPROTAX results

и акцессорном компонентах микробных сообществ [29], уникальные таксоны (акцессорный компонент) определяют экологическую пластичность микробиома и связаны с условиями окружающей среды в большей степени, чем таксоны корового компонента, который в большинстве почв имеет сходный состав. Соответственно, микробиом эмбриозёма, формирующегося при самозарастании отвала ГСО, можно рассматривать как экологически более пластичный, чем микробиом зрелой почвы на прилегающей территории.

Прогноз экологических функций прокариотов. Таксономические профили микробиомов эмбриозёма и зрелой почвы, полученные путём секвенирования фрагмента гена 16S рРНК, с помощью инструмента FAPROTAX были преобразованы в предполагаемые функциональные профили прокариотных сообществ. На основе полученной информации о рибосомальных генах программой был сделан прогноз о наличии в них микроорганизмов, осуществляющих те или иные биохимические процессы. Каждому из микробиомов соответствовал индивидуальный спектр экологически значимых функций, представленных на рисунке 4 (см. цв. вкладку VI).

Данные по ASV, полученные для почвенных прокариот исследуемой техногенной территории, были разделены в общей сложности на 36 функциональных групп по метаболическим или другим экологически значимым функциям, включая трансформацию соединений углерода, азота и другие процессы биогеохимического цикла. Во всех исследованных микробиомах наиболее распространённой функцией предсказуемо оказалась хемогетеротрофия, в первую очередь аэробная, а в фоновой почве – также анаэробная ферmentation – брожение. В эмбриозёме бродильщики были представлены в меньшем количестве.

По спектру предсказанных FAPROTAX функций микробиомы эмбриозёма в целом превосходили микробиом фоновой почвы. В последнем, из числа функций, спрогнозированных для молодой почвы, не были выявлены нитратное, нитритное и азотное дыхание, нитратредукция, восстановление нитритов и нитратов в ходе денитрификации, хитинолиз, деградация ароматических соединений, окисление метанола, метилотрофия, окисление водорода, фототрофия, в т. ч. аноксигенная, фотогетеротрофия. Вместе с тем, в отличие от формирующегося на отвале ГСО эмбриозёма, в микробиоме зрелой почвы были спрогнозированы аэробное окисление аммо-

ния и нитрификация, а также более высокая численность азотфиксаторов.

Микробиомы, присущие различным по глубине слоям эмбриозёма, между собой различались по наличию в них таких трофических групп как диссимиляционные сульфатредукторы и уролитики, а также по наличию внутриклеточных паразитов и возбудителей гастроэнтеритов человека.

Заключение

Таким образом, начальное почвообразование на неопасных ГСО сопровождается в таёжно-лесной зоне изменением химического состава и свойств субстрата: формированием органоминерального слоя с высоким содержанием органического вещества и более низким значением pH по сравнению с нижележащей толщёй. Эмбриозёмы на отходах, как и фоновые почвы на техногенной территории, характеризуются превышением нормативных значений по ряду показателей, что определённым образом отразилось на составе и структуре почвенного микробиома.

В первичном почвообразовании активное участие принимают фототрофные микробиорганизмы: ЦБ и водоросли. Присутствие азотфиксирующих ЦБ (*Nostoc paludosum*, *N. punctiforme*, *N. linckia*) в эмбриозёме, в отличие от условно фоновых почв пойменного луга, примыкающего к хранилищам отходов, указывает на вовлечение ГСО в биологический круговорот, создание более благоприятной почвенной среды для других организмов.

За период самозарастания участка «гипсовой горы» в формирующемся эмбриозёме развился богатый видами микробиом, выравненный по структуре, и уже на этом раннем этапе педогенеза близкий по составу на уровне филумов к таковому в фоновой почве под ненарушенным лугом, расположенным по соседству с отвалом ГСО. В бактериальном комплексе молодого эмбриозёма доминирует специфичный комплекс бактерий (*Chloroflexi*, *Cyanobacteria*, *Firmicutes*, *Plumatobacteraeae*, *Microbacteriaceae* *Streptosporangiaceae*, *Geodermatophilaceae* и др.), осуществляющих выветривание педогенного субстрата. В формирующейся молодой почве обнаружены бактерии, использующие соединения азота и серы в энергетическом метаболизме. Присутствие азотфиксаторов (*Bradyrhizobium*, *Rhizobiales*, *Cyanobacteria*), денитрификаторов (*Reyranella*) свидетельствует о становлении процессов трансформации азота уже на ран-

них стадиях почвообразования в ходе спонтанного самозарастания отвала ГСО. Вместе с тем, выполненный на основании полученных в работе таксономических данных прогноз экологических функций формирующегося на ГСО микробиома показал его большую экологическую пластичность в сравнении с микробиомом зрелой почвы на прилегающей территории, также подверженной техногенному воздействию.

Полученная информация о составе и структуре почвенного микробиома на первых этапах педогенеза вносит вклад в понимание факторов, способствующих почвообразованию, а также будет полезна при разработке путей и методов рекультивации отвалов ГСО.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Оценка состояния трансформированных экосистем подзоны южной тайги, методические подходы к их биоремедиации», номер государственной регистрации в ЕГИСУ № 125021402208-5.

Литература

1. Волынкина Е.П. Анализ состояния и проблем переработки техногенных отходов в России // Вестник Сибирского государственного индустриального университета. 2017. № 2. С. 43–49.

2. Поспехов Г.Б., Изотова В.А., Василенко Т.А., Лукина Е.С., Дука А.А. Сравнительный анализ температурных режимов определения влажности гипсодержащих материалов // Труды РАНИМИ. 2025. № 6. С. 7–25.

3. Пашкевич М.А., Данилов А.С. Экологическая безопасность и устойчивое развитие // Записки Горного института. 2023. Т. 260. С. 153–154.

4. Недбаев И.С., Цывкунова Н.В., Елсукова Е.Ю. Обзор российского и мирового опыта решения экологических проблем производства, хранения, переработки и использования фосфогипса // Вестник евразийской науки. 2022. Т. 14. № 4. Статья 10.

5. Полохин О.В., Пуртова Л.Н., Сибирина Л.А., Клышевская С.В. Сингенетичность почв и растительности техногенных ландшафтов юга Приморья // Естественные и технические науки. 2011. № 5. С. 164–166.

6. Наумова Н.Б., Беланов И.П., Аликина Т.Ю. Разнообразие бактериального ансамбля в эмбриоземе самозарастающего золоотвала // Почвы и окружающая среда. 2019. Т. 2. № 3. С. 4.

7. Иванова Е.А., Першина Е.В., Карпова Д.В., Тхакахова А.К., Железова А.Д., Рогова О.Б., Семенов М.В., Стифеев А.И., Никитин Д.А., Колганова Т.В., Андронов Е.Е. Прокариотные сообщества почвогрунтов отвалов Курской магнитной аномалии // Экологическая генетика. 2020. Т. 18. № 3. С. 331–342. doi: 10.17816/ecogen17415

8. Abakumov E., Zverev A., Kichko A., Kimeklis A., Andronov E. Soil microbiome of different-aged stages of self-restoration of ecosystems on the mining heaps of limestone quarry (Elizavetino, Leningrad region) // Open Agriculture. 2021. V. 6. No. 1. P. 57–66. doi: 10.1515/opag-2020-0206

9. География Кировской области. Атлас-книга / Под ред. Е.А. Колеватых, А.М. Прокашева, Г.А. Русских. Киров: Кир. обл. тип., 2015. 80 с.

10. Андроханов В.А., Кулепина Е.Д., Курачев В.М. Почвы техногенных ландшафтов: генезис и эволюция. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. 151 с.

11. Ашихмина Т.Я., Дабах Е.В., Кантор Г.Я., Лемешко А.П., Скугорева С.Г., Адамович Т.А. Состояние природного комплекса в зоне влияния Кирово-Чепецкого химического комбината // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2012. № 3. С. 9–15.

12. Gwenzi W. Rethinking restoration indicators and end-points for post-mining landscapes in light of novel ecosystems // Geoderma. 2021. V. 387. P. 114944. doi: 10.1016/j.geoderma.2021.114944

13. Bolyen E., Rideout J.R., Dillon M.R., Bokulich N.A., Abnet C.C., 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., Caraballo-Rodríguez A.M., Chase J., Cope E.K., Da Silva 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 C.R., Keim P., Kelley S.T., Knights D., Koester I., Koscielak T., Kreps J., Langille M.G.I., Lee J., Ley R., Liu Y.-X., Loftfield 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. 2nd, 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., vanderHooft 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. P. 852–857. doi: 10.1038/s41587-019-0209-9

14. Мэггарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.

15. Sansupa C., Wahdan S.F.M., Hossen S., Disayathanoowat T., Wubet T., Purahong W. Can we use functional annotation of prokaryotic taxa (FAPROTAX) to assign the ecological functions of soil bacteria? // Appl.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Sci. 2021. V. 11. No. 2. Article No. 688. doi: 10.3390/app11020688

16. Добровольский Г.В. Почвы речных пойм центра Русской равнины. М.: Изд-во МГУ, 2005. 293 с.

17. Ляхин Ю.С., Богомолов А.В., Лепихин А.П., Возняк А.А. Особенности формирования и масштаб диффузного загрязнения пойменных озёр в районе Кирово-Чепецкого промышленного комплекса // Горное эхо. 2020. № 2. С. 3–10. doi: 10.7242/echo.2020.2.1

18. Максимова Е.Ю., Абакумов Е.В. Особенности почвообразования на карбонатных субстратах в пост-техногенных экосистемах северной тайги и лесостепи // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 5-1. С. 42–47.

19. Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.

20. Андреюк Е.И., Коптева Ж.П., Занина В.В. Цианобактерии. Киев: Наукова думка, 1990. 200 с.

21. Alexander M. Effects of acidity on microorganisms and microbial processes in soil // Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems / Eds. T.C. Hutchinson, M. Havas. Boston, MA: Springer US, 1980. P. 363–374.

22. Широких А.А., Широких И.Г. Микробные сообщества кислых почв Кировской области. Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2004. 320 с.

23. Oliveira A., Pampulha M.E. Effects of long-term heavy metal contamination on soil microbial characteristics // J. Biosci. Bioeng. 2006. V. 102. No. 3. P. 157–161. doi: 10.1263/jbb.102.157

24. Gołębiewski M., Deja-Sikora E., Cichosz M., Tretyakova S., Hrynkiewicz K. 16S rDNA pyrosequencing analysis of bacterial community in heavy metals polluted soils // Microb. Ecol. 2014. V. 67. No. 3. P. 635–647. doi: 10.1007/s00248-013-0344-7

25. Колесников С.И., Ярославцев М.В., Спивакова Н.А., Азаренко Ю.А., Казеев К.Ш. Влияние загрязнения тяжёлыми металлами на биологические свойства горных чернозёмов юга России // Юг России: экология, развитие. 2012. Т. 7. № 2. С. 103–109.

26. Rappé M.S., Giovannoni S.J. The uncultured microbial majority // Annu. Rev. Microbiol. 2003. V. 57. P. 369–394. doi: 10.1146/annurev.micro.57.030502.090759

27. Булаев А.Г., Ерофеева Т.В., Лабырич М.В., Мельникова Е.А. Устойчивость к ионам тяжёлых металлов архей рода *Acidiplasma* // Микробиология. 2017. Т. 86. № 5. С. 578–585.

28. Brewer T.E., Handley K.M., Carini P., Gilbert J.A., Fierer N. Genome reduction in an abundant and ubiquitous soil bacterium '*Candidatus Udaeobacter copiosus*' // Nature Microbiology. 2017. V. 2. Article No. 16198. doi: 10.1038/nmicrobiol.2016.198

29. Кузнецова А.И., Иванова Е.А., Самылина О.С., Курбанова Ф.Г., Груздев Д.С., Канапацкий Т.А., Пименов Н.В. Прокариотные сообщества засолённых почв Приэльтона в почвенной катене вдоль реки Хары //

Микробиология. 2020. Т. 89. № 6. С. 658–674. doi: 10.31857/S0026365620060117

References

1. Volynkina E.P. Analysis of the state and problems of technogenic waste processing in Russia // Vestnik Sibirskogo gosudarstvennogo industrialnogo universiteta. 2017. No. 2. P. 43–49 (in Russian).
2. Pospekhov G.B., Izotova V.A., Vasilenko T.A., Lukina E.S., Duka A.A. Comparative analysis of temperature regimes for determining the moisture content of gypsum-containing materials // Trudy RANIMI. 2025. No. 6. P. 7–25 (in Russian).
3. Pashkevich M.A., Danilov A.S. Ecological safety and sustainable development // Zapiski Gornogo instituta. 2023. V. 260. P. 153–154 (in Russian).
4. Nedbaev I.S., Tsyvkunova N.V., Yelsukova E.Yu. Review of Russian and world experience in solving environmental problems of production, storage, processing and use of phosphogypsum // Vestnik evraziyskoy nauki. 2022. V. 14. No. 4. Article No. 10 (in Russian).
5. Polokhin O.V., Purtova L.N., Sibirina L.A., Klyshevskaya S.V. Syngeneticity of soils and vegetation of technogenic landscapes in the south of Primorye // Estestvennye i tekhnicheskie nauki. 2011. No. 5. P. 164–166 (in Russian).
6. Naumova N.B., Belanov I.P., Alikina T.Yu. Diversity of the bacterial assemblage in the embryozem of a self-overgrowing ash dump // Pochvy i okruzhayushchaya sreda. 2019. V. 2. No. 3. P. 4 (in Russian).
7. Ivanova E.A., Pershina E.V., Karpova D.V., Tkachakhova A.K., Zhelezova A.D., Rogova O.B., Semenov M.V., Stifeev A.I., Nikitin D.A., Kolganova T.V., Andronov E.E. Prokaryotic communities of soil grounds of the Kursk Magnetic Anomaly dumps // Ecological Genetics. 2020. V. 18. No. 3. P. 331–342. doi: 10.17816/ecogen17415 (in Russian).
8. Abakumov E., Zverev A., Kichko A., Kimeklis A., Andronov E. Soil microbiome of different-aged stages of self-restoration of ecosystems on the mining heaps of limestone quarry (Elizavetino, Leningrad region) // Open Agriculture. 2021. V. 6. No. 1. P. 57–66. doi: 10.1515/opag-2020-0206
9. Geography of the Kirov region. Atlas-book / Eds. E.A. Kolevatykh, A.M. Prokashev, G.A. Russkikh. Kirov: Kir. obl. tip., 2015. 80 p. (in Russian).
10. Androkhyan V.A., Kulyapina E.D., Kurachev V.M. Soils of technogenic landscapes: Genesis and evolution. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Publ, 2004. 151 p. (in Russian).
11. Ashikhmina T.Ya., Dabakh E.V., Kantor G.Ya., Lemeshko A.P., Skugoreva S.G., Adamovich T.A. State of the natural complex in the zone of influence of the Kirovo-Chepetsk chemical plant // Vestnik instituta biologii Komi nauchnogo tsentra Uralskogo otdeleniya RAN. 2012. No. 3. P. 9–15 (in Russian).

12. Gwenzi W. Rethinking restoration indicators and end-points for post-mining landscapes in light of novel ecosystems // *Geoderma*. 2021. V. 387. Article No. 114944. doi: 10.1016/j.geoderma.2021.114944
13. Bolyen E., Rideout J.R., Dillon M.R., Bokulich N.A., Abnet C.C., 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., Caraballo-Rodríguez A.M., Chase J., Cope E.K., Da Silva 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 C.R., Keim P., Kelley S.T., Knights D., Koester I., Koscioletk T., Kreps J., Langille M.G.I., Lee J., Ley R., Liu Y.-X., Loftfield E., Lopezupone 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. 2nd, 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 Hooft 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. P. 852–857. doi: 10.1038/s41587-019-0209-9
14. Magurran E. Ecological diversity and its measurement. Moskva: Mir, 1992. 181 p. (in Russian).
15. Sansupa C., Wahdan S.F.M., Hossen S., Disayathanoowat T., Wubet T., Purahong W. Can we use functional annotation of prokaryotic taxa (FAPROTAX) to assign the ecological functions of soil bacteria? // *Appl. Sci.* 2021. V. 11. No. 2. Article No. 688. doi: 10.3390/app11020688
16. Dobrovolskiy G.V. Soils of river floodplains of the center of the Russian Plain. Moskva: MGU, 2005. 293 p. (in Russian).
17. Lyakhin Yu.S., Bogomolov A.V., Lepikhin A.P., Voznyak A.A. Features of formation and scale of diffuse pollution of floodplain lakes in the area of the Kirovo-Chepetsk industrial complex // *Gornoe ekho*. 2020. No. 2. P. 3–10 (in Russian). doi: 10.7242/echo.2020.2.1
18. Maksimova E.Yu., Abakumov E.V. Features of pedogenesis on carbonate substrates in post-technogenic ecosystems of the northern taiga and forest-steppe // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. 2011. V. 13. No. 5–1. P. 42–47 (in Russian).
19. Shtina E.A., Gollerbach M.M. Ecology of soil algae. Moskva: Nauka, 1976. 143 p. (in Russian).
20. Andrejuk E.I., Kopeteva Zh.P., Zanina V.V. Cyanobacteria. Kiev: Naukova dumka, 1990. 200 p. (in Russian).
21. Alexander M. Effects of acidity on microorganisms and microbial processes in soil // Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems / Eds. T.C. Hutchinson, M. Havas. Boston, MA: Springer US, 1980. P. 363–374.
22. Shirokikh A.A., Shirokikh I.G. Microbial communities of acidic soils in the Kirov region. Kirov: NIISKh Severo-Vostoka, 2004. 320 p. (in Russian).
23. Oliveira A., Pampulha M.E. Effects of long-term heavy metal contamination on soil microbial characteristics // *J. Biosci. Bioeng.* 2006. V. 102. No. 3. P. 157–161. doi: 10.1263/jbb.102.157
24. Gołębiewski M., Deja-Sikora E., Cichosz M., Tretyakova S., Hrynkiewicz K. 16S rDNA pyrosequencing analysis of bacterial community in heavy metals polluted soils // *Microb. Ecol.* 2014. V. 67. No. 3. P. 635–647. doi: 10.1007/s00248-013-0344-7
25. Kolesnikov S.I., Yaroslavtsev M.V., Spivakova N.A., Azarenko Yu.A., Kazeev K.Sh. Influence of pollution by heavy metals on biological properties of mountain chernozems of the south of Russia // *Yug Rossii: ekologiya, razvitiye*. 2012. V. 7. No. 2. P. 103–109 (in Russian).
26. Rappé M.S., Giovannoni S.J. The uncultured microbial majority // *Annu. Rev. Microbiol.* 2003. V. 57. P. 369–394. doi: 10.1146/annurev.micro.57.030502.090759
27. Bulaev A.G., Erofeeva T.V., Labyrich M.V., Melnikova E.A. Resistance to heavy metal ions of archaea of the genus *Acidiplasma* // *Microbiology*. 2017. V. 86. No. 5. P. 578–585 (in Russian).
28. Brewer T.E., Handley K.M., Carini P., Gilbert J.A., Fierer N. Genome reduction in an abundant and ubiquitous soil bacterium ‘*Candidatus Udaeobacter copiosus*’ // *Nature Microbiology*. 2017. V. 2. Article No. 16198. doi: 10.1038/nmicrobiol.2016.198
29. Kuznetsova A.I., Ivanova E.A., Samylina O.S., Kurbanova F.G., Gruzdev D.S., Kanapatskiy T.A., Pimenov N.V. Prokaryotic communities in saline soils of the Lake Elton area in a soil catena along the Khara River // *Microbiology*. 2020. V. 89. No. 6. P. 658–674 (in Russian). doi: 10.31857/S0026365620060117