

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА  
МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВ СУХОСТЕПНОЙ ЗОНЫ  
СЕЛЕНГИНСКОГО СРЕДНЕГОРЬЯ (ЗАПАДНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ)**

© 2023 г. Е.П. Никитина\*, Л.Б. Буянтуева\*\*, О.А. Батурина\*\*\*,  
А.Б. Гынинова\*\*\*\*, Е.В. Лаврентьева\*\*\*\*

\*Байкальский институт природопользования Сибирского отделения РАН  
Россия, 670047, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, д. 6. E-mail: lenauiude@mail.ru

\*\*Бурятский государственный университет им. Доржи Банзарова  
Россия, 670000, г. Улан-Удэ, ул. Смолина, д. 24а

\*\*\*Институт химической биологии и фундаментальной медицины Сибирского отделения РАН  
Россия, 630090, г. Новосибирск, просп. Ак. Лаврентьева, д. 8

\*\*\*\*Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН  
Россия, 670047, г. Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, д. 6

Поступила в редакцию 06.05.2022. После доработки 06.11.2022. Принята к публикации 03.04.2023.

Проведены исследования микробных сообществ почв в пределах сухостепной зоны Селенгинского среднегорья. Природно-климатические условия региона (длительный холодный период, малое количество осадков и неравномерность их распределения в течение вегетационного сезона) обуславливают формирование преимущественно каштановых почв с легким гранулометрическим составом, малой мощностью гумусового горизонта, низким содержанием гумуса и азота. В работе представлены данные сезонной динамики и пространственной структуры микробных сообществ исследуемых почв. Выявлено, что количество различных эколого-трофических групп аэробных хемоорганотрофных бактерий варьировало от нескольких тысяч до нескольких миллионов КОЕ/г. Наибольшие показатели численности отмечены во второй половине лета. Исследуемые почвенные разрезы имели довольно схожие тенденции в пространственном распределении культивируемой части микробных сообществ. Для гидролитических бактерий наибольшие показатели численности отмечены в гумусовых горизонтах, для олиготрофных – в срединных. Методом высокопроизводительного секвенирования был проведен полнопрофильный анализ таксономической структуры и разнообразия прокариотных сообществ светлогумусовой и каштановой квазиглеевой почв. Установлено, что на уровне доменов преобладали бактерии, доля архей была незначительной. Структура бактериальных сообществ на уровне филумов была сформирована преимущественно представителями Actinobacteria, Acidobacteria, Proteobacteria, Bacteroidetes, Chloroflexi, Verrucomicrobia и Gemmatimonadetes с доминированием актинобактерий и ацидобактерий. Были оценены индексы разнообразия прокариотных сообществ генетических горизонтов исследованных почв. Выявлена прямая корреляция индекса Шеннона и индекса выравненности Пиелу с содержанием гумуса и общего азота. В ходе оценки бета-разнообразия выявлено, что микробные сообщества при анализе на уровне порядков и более низких таксономических уровнях образовывали два непересекающихся кластера, которые объединяли гумусовые и минеральные горизонты почв.

*Ключевые слова:* каштановые почвы, микробные сообщества, гидролитики, олиготрофы, микробное биоразнообразие, ген 16S рРНК, Селенгинское среднегорье.

**DOI: 10.24412/1993-3916-2023-3-111-123**

**EDN: GAGPVC**

Селенгинское среднегорье расположено в Западном Забайкалье и занимает среднюю часть бассейна р. Селенга. Характерной чертой рельефа этой территории является чередование хребтов со сглаженными водоразделами и межгорных впадин, ориентированных в основном с юго-запада

на северо-восток (Батуев и др., 2000). Глубокое внутриматериковое расположение района исследования определяет ярко выраженную континентальность и засушливость климата, а расчлененный характер рельефа – резкую и частую пространственную изменчивость микроклиматов (Ногина, 1964; Батуев и др., 2000).

Доминирующими в среднегорье являются каштановые почвы. Они занимают площадь около 90 тыс. км<sup>2</sup> и формируются под сухостепной растительностью, преимущественно в южной части среднегорья, охватывая пенеппенизированные поверхности древних хребтов и террасы рек Тугнуй, Хилок, Чикой, Джида, Селенга и других на отметках 500-900 м н.у.м. БС (Ногина, 1964; Ишигинов, 1972; Убугунов и др., 2018). Почвообразующие породы представлены в основном песчаными и супесчаными, часто каменистыми отложениями (Цыбжитов и др., 1999). Более половины площади каштановых почв занято естественными пастбищами, расположенными на склонах увалов и шлейфах межгорных понижений (Меркушева и др., 2006). На данный момент в литературе накоплен достаточно большой материал по водно-физическим, физико-химическим свойствам, питательному режиму почв региона (Ногина, 1964; Ишигинов, 1972; Цыбжитов и др., 1999; Убугунов и др., 2000; Меркушева и др., 2006; Чимитдоржиева, 2016). Показано, что каштановые почвы, составляющие основу почвенного покрова сухостепной зоны, характеризуются малой мощностью гумусового горизонта, легким гранулометрическим составом, щебнистостью, слабой водоудерживающей способностью и низкой влагоемкостью, что отличает их от типичных каштановых суглинистых почв Европейской части России (Ногина, 1964; Панкова, Черноусенко, 2018; Чимитдоржиева, Цыбикова, 2018).

Работ, посвященных микробиологической характеристике каштановых почв региона, относительно мало. Имеющиеся статьи затрагивают в основном количественные характеристики микроорганизмов (Нимаева, 1992; Звягинцев и др., 1999б; Чимитдоржиева Э.О., Чимитдоржиева Г.Д., 2012), а также содержат некоторые сведения о таксономическом разнообразии (Нимаева, 1992; Звягинцев и др., 1999а). В то же время микроорганизмы являются важной частью экосистем и выполняют множество различных биологических функций в почвах, в том числе связанных с поддержанием биогеохимических циклов элементов и стабильности функционирования почвенных экосистем (Звягинцев и др., 2005; Добровольская и др., 2015; Maron et al., 2018). Это определяет цель настоящей работы – выявить особенности распределения прокариот по профилю каштановых почв Селенгинского среднегорья и установить их таксономическую структуру.

### Материалы и методы

Объектами исследования послужили микробные сообщества почв, формирующихся в пределах сухостепного пояса в Селенгинском среднегорье (табл. 1). Погодные условия на момент исследования были описаны ранее (Буянтуева, Никитина, 2018). Первый ключевой участок с разрезами 1Т и 3Т располагался в западной части Тугнуйской котловины в основании южного склона хр. Цаган-Дабан; второй ключевой участок с разрезами 4И и 5И – в подножии юго-западного склона хр. Хамар-Дабан на контакте с Иволгинской котловиной. Названия почв приведены по классификации почв России (Шишов и др., 2004).

Для физико-химических анализов пробы почвы отбирали согласно генетическим горизонтам и высушивали до воздушно-сухого состояния. Отбор проб для исследования динамики численности основных эколого-трофических групп бактерий проводили посезонно в 2014, 2015 и 2017 гг. Для молекулярно-генетических исследований летом 2017 года из средних частей генетических горизонтов были отобраны образцы массой 10-15 г. До выделения ДНК пробы хранились при температуре -70°C.

Для характеристики физико-химических свойств почв использовали следующие показатели: рН водной суспензий определяли согласно ГОСТ 26423-85 «Методы определения удельной электрической проводимости, рН и плотного остатка водной вытяжки»; общий углерод – по Тюрину (Практикум по агрохимии, 2001); групповой и фракционный состав гумуса – по методу Тюрина в модификации В.В. Пономаревой и Т.А. Плотниковой (1975); общий азот – согласно ГОСТ 26107-84 «Почвы. Методы определения общего азота»; обменные Ca<sup>2+</sup> и Mg<sup>2+</sup> – по ГОСТ 26487-85 «Определение обменного кальция и обменного (подвижного) магния методами ЦИНАО». Определение гранулометрического состава почвы проводили при помощи лазерного дифракционного

анализатора размера частиц Analysette 22 MicroTecplus фирмы Fritsch, Германия (Konert, Vandenberghe, 1997).

**Таблица 1.** Описание мест взятия почвенных образцов.

| №  | Тип почвы   | Почвенный профиль   | Географическое положение   | Доминирующие виды, проективное покрытие  |
|----|---|---|--|--|
| 1Т | Каштановая типичная   | AJ (0-7(9) см) –<br>ВМК (7(9)-21 см) –<br>САТ (21-39 см) –<br>ВСса (39-72 см)   | 51° 08' 58.62" с.ш.,<br>107° 24' 25.38" в.д.;<br>613 м н.у.м. БС | <i>Stipa krylovii</i> Roshev.,<br><i>Caragana pygmaea</i> (L.)<br>DC., <i>Potentilla bifurca</i> L.,<br><i>P. acaulis</i> L.;<br>20-30%  |
| 3Т | Светло-гумусовая  | AJ1 (0-10(16) см) –<br>AJ2 (10(16)-31(45) см) –<br>Cca,m (31(45)-44(58) см) –<br>Cca (44(58)-79 см)                         | 51° 11' 15.24" с.ш.,<br>107° 34' 46.08" в.д.;<br>698 м н.у.м. БС | <i>S. krylovii</i> Roshev.,<br><i>Cleistogenes sguarrosa</i><br>(Trin.) Keng,<br><i>Artemisia frigida</i> (Willd.),<br><i>Poa botryoides</i> (Trin.<br>ex Griseb.) Kom.;<br>35-40% |
| 4И | Каштановая с погребенным профилем чернозема гидрометаморфизированного | AJ (0-7 см) –<br>ВМК (7-15 см) –<br>[AU] (15-39 см) –<br>[AU/BCA] (39-55 см) –<br>BCAq (55-74 см) –<br>BCq (74-95 см)       | 51° 34' 50.94" с.ш.,<br>107° 03' 56.34" в.д.;<br>637 м н.у.м. БС | <i>S. krylovii</i> Roshev.,<br><i>C. sguarrosa</i> ,<br><i>A. frigida</i> (Willd.),<br><i>P. botryoides</i> (Trin.<br>ex Griseb.) Kom.;<br>30-35%                                  |
| 5И | Каштановая квазиглеевая   | AJ1 (0-7 см) –<br>AJ2 (7-18 см) –<br>ВМК (18-42 см) –<br>САТq (42-60 см) –<br>BCq (60-75(80) см) –<br>Cca,q (75(80)-125 см) | 51° 37' 1.98" с.ш.,<br>107° 07' 42.06" в.д.;<br>686 м н.у.м. БС  | <i>S. krylovii</i> Roshev.,<br><i>C. sguarrosa</i> (Trin.) Keng,<br><i>A. frigida</i> (Willd.),<br><i>Agropyron cristatum</i> (L.),<br><i>Poa attenuate</i> Trin.;<br>40-45%       |

Учет численности основных эколого-трофических групп бактерий осуществляли методом посева почвенной суспензии из разведений на агаризованные питательные среды. Для учета численности гидролитических бактерий использовали среду Пфеннига, в качестве субстратов вносили сахарозу (15 г/л), пептон (15 г/л) и фильтровальную бумагу (Pfennig, 1965). Учет бактерий, использующих органические формы азота, вели на мясо-пептонном агаре (МПА); использующих минеральные формы азота – на крахмало-аммиачном агаре (КАА). Для определения численности олиготрофов использовали агаризованную почвенную вытяжку (ПА), олигонитрофилов – среду Эшби, олигокарбофилов – голодный агар (ГА; Титова, Козлов, 2012). Образцы высевали в 3-кратной повторности из каждого разведения и культивировали при 28-30°C.

Для характеристики таксономической структуры микробных сообществ исследуемых почв использовано высокопроизводительное секвенирование гена 16S рРНК. Для выделения ДНК из почвенных образцов использовали набор DNeasy PowerSoil Kit (Qiagen) согласно протоколу. Амплификацию V3-V4 участка гена 16S рРНК проводили с использованием праймеров 343F (5'-CTCCTACGGRRSGCAGCAG-3') и 806R (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3'), содержащих адаптерные последовательности (Illumina), линкер и баркод (Fadrosh et al., 2014). После проведения ПЦР (Martemyanov et al., 2016) ампликоны смешивали по 200 нг каждый и очищали в 1% агарозном геле с помощью набора MinElute Gel Extraction Kit (Qiagen). Секвенирование проводили в ЦКП «Геномика» СО РАН (ИХБФМ СО РАН) на секвенаторе MiSeq (Illumina), используя набор Reagent Kit v3 (2 x 300, Illumina). Полученные в этой работе прочтения были выложены в Genbank под номером PRJNA833541 (National Library of Medicine ..., 2023).

Полученные парные последовательности анализировались с помощью UPARSE скриптов (Edgar, 2013), используя Usearchv 10.0.240 (Edgar, 2010). Биоинформатическая обработка включала перекрывание парных ридов, фильтрацию по качеству и длине, учет одинаковых последовательностей, отбрасывание синглетонов, удаление химер и получение ОТЕ с помощью алгоритма кластеризации UPARSE. Таксономическое положение ОТЕ определялось с помощью SINTAX (Edgar, 2018) и референсной базы 16S RDP training set v16 (Wang et al., 2007). Альфа разнообразие анализировали с помощью PAST 4.03 (Hammer et al., 2001) и использовали индексы Chao1, Шеннона и индекс выровненности Пиелу. В расчетах было использовано кластерное расстояние 0.03, соответствующее рангу «вид». Степень схожести микробных сообществ (бета-разнообразие) исследуемых почв оценивали с помощью кластерного анализа и неметрического многомерного шкалирования (NMDS) по метрике сходства Брея-Кертиса с использованием PAST 4.03. Расчеты и визуализацию данных осуществляли с использованием программ Origin 2015 (9.2) и Statistica 6.1.

### Результаты и обсуждение

Описание морфологии исследуемых почв показало значительное разнообразие в строении почвенных профилей. Диагностическими горизонтами почв являлись светлогумусовый (AJ), ксерометаморфический (ВМК) и текстурно-карбонатный (САТ). Ниже происходил постепенный переход к почвообразующей породе С через переходный горизонт ВС. Однако от этой схемы в большинстве разрезов имелись отклонения. В почве разреза 3Т Тугнуйской котловины отсутствовали срединные горизонты ВМК и САТ, что связано с ее литогенностью. Значительные отличия были характерны для разрезов, заложенных в подножии хр. Хамар-Дабан на контакте с Иволгинской котловиной. Здесь, на вершине холма вскрыта почва (разрез 4И) с реликтовыми гумусовым и подгумусовыми горизонтами чернозема гидрометаморфизированного. Данная почва имела маломощные гумусовый и подгумусовый горизонты и представляла собой вторичную сукцессию, обусловленную, по всей вероятности, аридизацией климата. На открытом склоне южной экспозиции в небольшом понижении была диагностирована каштановая квазиглеевая почва (разрез 5И), в профиле которой выделен задернованный горизонт AJ1.

Гранулометрический состав исследуемых почв был представлен в основном легким суглинком, за исключением светлогумусовой почвы, которая имела супесчаный состав (табл. 2). Значения pH в верхних (гумусовых) горизонтах были близки к нейтральными (6.85-7.54), вниз по профилю наблюдалось постепенное подщелачивание среды, обусловленное наличием карбонатов. Содержание гумуса в верхних горизонтах варьировало от 2.40% в светлогумусовой почве до 5.71% в каштановой квазиглеевой. Вниз по профилю отмечено довольно резкое снижение его содержания. Исследования группового состава гумуса выявили, что в верхних горизонтах почв тип гумуса изменялся от гуматно-фульватного (разрезы 1Т и 3Т) до фульватно-гуматного (разрезы 4И и 5И). Вниз по профилю доля гуминовых кислот уменьшалась, а содержание фульвокислот в основном увеличивалось, гумус имел гуматно-фульватный и фульватный состав. Исключение составляла каштановая квазиглеевая почва, где соотношение гуминовых к фульвокислотам было больше единицы вплоть до горизонта ВМК. Содержание общего азота максимально в гумусовых горизонтах и резко снижалось уже в срединных горизонтах. Обогащенность гумуса азотом (C/N) варьировала от средней в верхних горизонтах исследуемых почв до низкой – в срединных. Поглощающий комплекс исследуемых почв был насыщен кальцием и магнием, причем основная доля приходилась на кальций.

*Численность основных эколого-трофических групп бактерий.* Для оценки пространственной структуры микробных сообществ в каштановых почвах была изучена сезонная динамика численности и профильное распределение различных эколого-трофических групп бактерий. На рисунке 1 представлены графики, отражающие варьирование показателей численности прокариот по сезонам на основании данных за 2014, 2015 и 2017 гг. Сравнение сезонной динамики численности прокариот в исследуемые годы показало незначительные колебания, в один, реже два порядка. При этом отмечены сходные тенденции для сезонных изменений численности исследованных групп бактерий – наибольшее содержание наблюдалось во второй половине лета (конец июля), в период наибольшего прогревания почв и начала выпадения летних осадков (до нескольких млн. КОЕ/г). Численность прокариот здесь достоверно (U-критерий Манна-Уитни,  $p < 0.05$ ) отличалась и была

почти на порядок выше, чем весной и осенью. Более низкое содержание исследуемых эколого-трофических групп бактерий отмечено весной, когда почвы были сильно иссушены и недостаточно прогреты. Не было обнаружено достоверных различий между данными, полученными весной и осенью ( $p = 0.131$ ). Сравнительно низкое содержание бактерий в пробах, отобранных осенью (в начале октября), видимо, обусловлено уменьшением количества осадков и установления отрицательных температур воздуха в этот период.

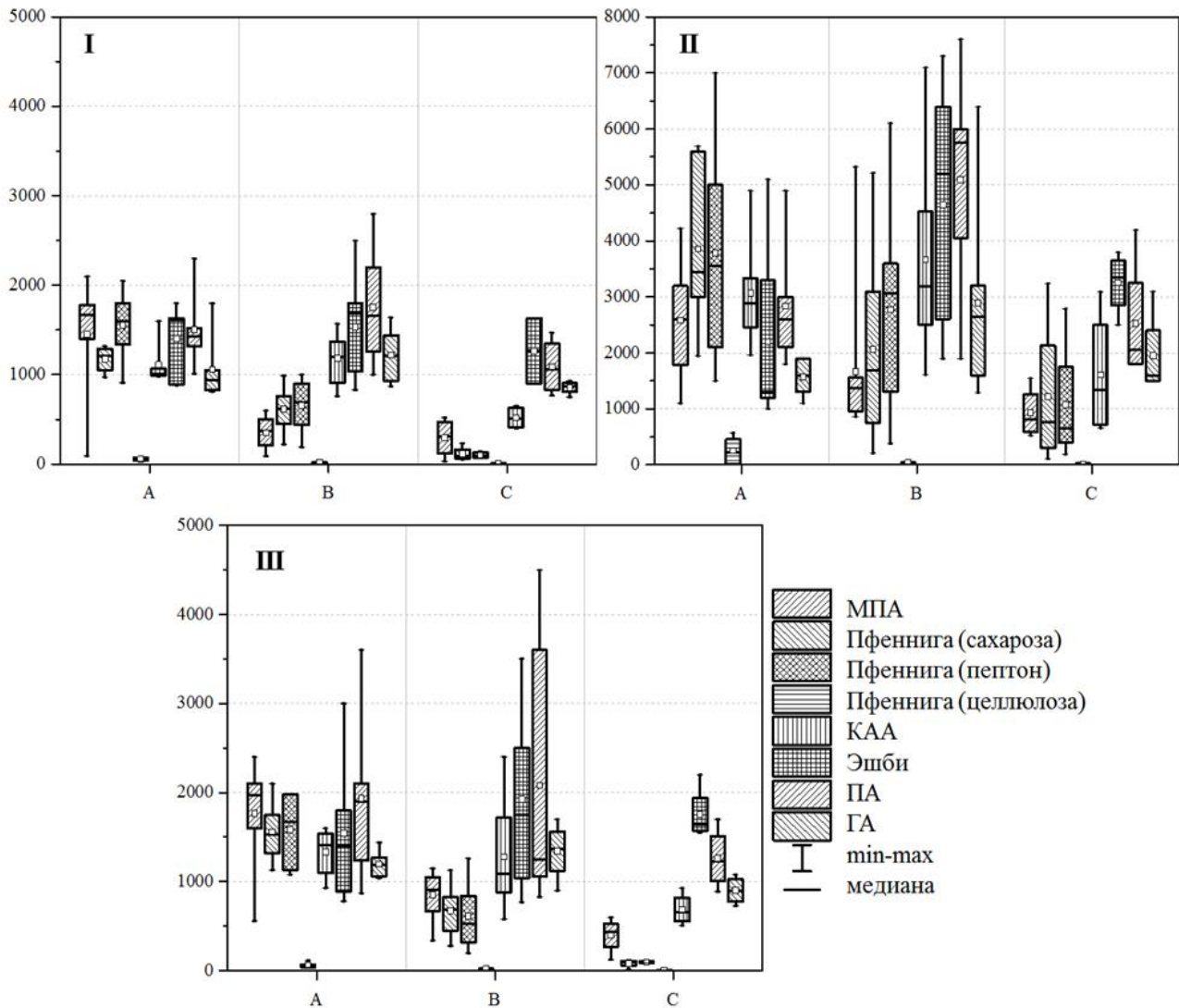
**Таблица 2.** Физико-химические свойства почв.

| Горизонт  | pH <sub>H2O</sub> | С,<br>% | Гумус,<br>% | N,<br>% | C/N  | Сгк<br>Сфк | Обменные<br>основания,<br>мг-экв./100 г |                  | Σ частиц, % |            |
|---|-------------------|---------|-------------|---------|------|------------|---|------------------|-------------|------------|
|   |                   |         |             |         |      |            | Ca <sup>2+</sup>                        | Mg <sup>2+</sup> | < 0.01 мм   | < 0.001 мм |
| <b>Разрез 1Г. Каштановая типичная почва</b>   |                   |         |             |         |      |            |   |                  |             |            |
| AJ  | 7.54              | 2.63    | 4.53        | 0.28    | 11.0 | 0.77       | 16.25                                   | 2.50             | 37.17       | 4.38       |
| ВМК   | 7.66              | 1.30    | 2.24        | 0.12    | 12.7 | 0.24       | 12.01                                   | 3.70             | 22.72       | 4.16       |
| САТ   | 7.92              | 0.42    | 0.72        | 0.04    | 12.2 | 0.12       | —*                                      | —                | 28.59       | 5.07       |
| ВСса  | 7.68              | 0.19    | 0.33        | —       | —    | —          | —                                       | —                | 24.15       | 4.12       |
| <b>Разрез 3Г. Светлогумусовая почва</b>   |                   |         |             |         |      |            |   |                  |             |            |
| AJ1   | 7.02              | 1.39    | 2.40        | 0.18    | 9.0  | 0.78       | 11.88                                   | 4.13             | 17.40       | 2.43       |
| AJ2   | 7.17              | 1.33    | 2.29        | 0.13    | 12.0 | 0.97       | 12.75                                   | 6.50             | 17.30       | 2.53       |
| Сса,m   | 7.20              | 0.57    | 0.98        | —       | —    | —          | —                                       | —                | 17.39       | 2.54       |
| Сса   | 7.25              | 0.35    | 0.60        | —       | —    | —          | —                                       | —                | 21.49       | 2.94       |
| <b>Разрез 4И. Каштановая с погребенным профилем чернозема гидрометаморфизированного</b> |                   |         |             |         |      |            |   |                  |             |            |
| AJ  | 6.85              | 2.45    | 4.22        | 0.30    | 9.5  | 1.37       | 9.38                                    | 6.25             | 23.43       | 2.97       |
| ВМК   | 7.77              | 1.21    | 2.09        | 0.12    | 11.8 | 0.68       | 10.56                                   | 8.02             | 21.78       | 2.97       |
| [AU]  | 7.63              | 0.70    | 1.21        | 0.08    | 10.3 | 0.74       | 9.75                                    | 7.75             | 24.95       | 3.10       |
| [AU/BCA]  | 7.69              | 0.48    | 0.83        | 0.05    | 11.3 | 0.75       | —                                       | —                | 24.07       | 2.84       |
| BCAq  | 7.86              | 0.55    | 0.95        | 0.05    | 12.9 | 0.68       | —                                       | —                | 29.14       | 3.83       |
| BCq   | 7.73              | 0.12    | 0.21        | —       | —    | —          | —                                       | —                | 29.67       | 3.77       |
| <b>Разрез 5И. Каштановая квазиглеевая почва</b>   |                   |         |             |         |      |            |   |                  |             |            |
| AJ1   | 7.18              | 3.31    | 5.71        | 0.42    | 9.2  | 1.09       | 13.50                                   | 6.80             | 22.03       | 2.62       |
| AJ2   | 7.36              | 1.86    | 3.21        | 0.19    | 11.5 | 1.08       | 13.78                                   | 6.11             | 23.18       | 3.05       |
| ВМК   | 7.57              | 1.08    | 1.86        | 0.10    | 12.6 | 1.24       | 13.60                                   | 5.90             | 34.31       | 4.12       |
| САТq  | 7.30              | 0.78    | 1.34        | 0.06    | 15.2 | 0.94       | —                                       | —                | 28.68       | 3.45       |
| BCq   | 7.58              | 0.45    | 0.78        | —       | —    | —          | —                                       | —                | 30.66       | 3.89       |
| Сса, q  | 8.02              | 0.33    | 0.57        | —       | —    | —          | —                                       | —                | 23.56       | 2.73       |

**Примечание к таблице 2:** \* – не определено.

Численность вышеуказанных эколого-трофических групп в летний период варьировала от нескольких тысяч до нескольких миллионов КОЕ/г. Содержание сахаралитиков и протеолитиков в поверхностных горизонтах в среднем составляло  $2.0 \cdot 10^6$  -  $5.7 \cdot 10^6$  и  $1.5 \cdot 10^6$  -  $7.0 \cdot 10^6$  соответственно, снижаясь до  $1.1 \cdot 10^5$  -  $1.2 \cdot 10^6$  и  $1.9 \cdot 10^5$  -  $1.8 \cdot 10^6$  КОЕ/г в нижних горизонтах. Численность бактерий, способных к разложению целлюлозы, была ниже на 2-3 порядка и колебалась в пределах почвенного профиля от  $2.0 \cdot 10^3$  до  $66.0 \cdot 10^4$  КОЕ/г. Для гидролитических бактерий в целом было характерно достаточно резкое падение численности в В и С горизонтах исследуемых почв (в 3-11 раз). Содержание прокариот на богатой среде МПА, варьировало от  $3.9 \cdot 10^5$  до  $5.3 \cdot 10^6$

КОЕ/г, их количество также снижалось вниз по профилю (в 2-6 раз). Количество бактерий на среде КАА варьировало от  $6.6 \cdot 10^5$  до  $5.6 \cdot 10^6$  КОЕ/г. В отличие от бактерий на МПА максимальные значения численности данной группы были отмечены в подповерхностных и срединных горизонтах исследуемых почв. На КАА заметно преобладали различные колонии мицелиальных актинобактерий – актиномицетов, которые составляли 40-80% от общей численности колоний бактерий на чашках.



**Рис. 1.** Численность различных эколого-трофических групп бактерий (тыс. КОЕ/г). Условные обозначения: I – весна, II – лето, III – осень, А – гумусовые, В – срединные, С – ВС и С горизонты почв.

Для олиготрофных прокариот наибольшие показатели численности были отмечены в средней части почвенного профиля, где они превосходили группы гидролитических бактерий. На данных питательных средах были отмечены многочисленные точечные белые колонии актиномицетов, которые составляли большую часть (иногда до 90%) учтенных колоний, особенно на среде Эшби. Количество олигонитрофильных бактерий было достаточно высоким и варьировало от  $3.4 \cdot 10^5$  до  $5.1 \cdot 10^6$  в поверхностных горизонтах, увеличиваясь в срединных до  $2.3 \cdot 10^6$  -  $7.3 \cdot 10^6$  КОЕ/г. Численность олиготрофных бактерий на почвенном и голодном агаре варьировала от  $1.9 \cdot 10^6$  до  $7.6 \cdot 10^6$  и от  $9.9 \cdot 10^5$  до  $6.4 \cdot 10^6$  КОЕ/г соответственно. Также было отмечено, что численность бактерий на ПА в 1-3 раза превосходила численность бактерий на ГА. Это может косвенно указывать на активные процессы деструкции гумуса, поскольку в группу бактерий, растущих на ПА, входят

виды способные к росту за счет гуматов и неспецифической почвенной органики, но не способные довольствоваться крайне низкими концентрациями питательных веществ на ГА.

Таким образом, в верхних горизонтах, где идет наиболее активное поступление и разложение свежих органических веществ отмечено максимальное содержание аэробных гидролитических бактерий. Вниз по профилю их численность довольно резко снижалась для всех исследуемых почв. Полученные данные были сравнимы с численностью, определенной ранее для каштановых почв южной части Селенгинского Среднегорья (Нимаева, 1992) и Западного Забайкалья (Почвы Баргузинской котловины, 1983; Меркушева, 2006). Для олиготрофных бактерий и бактерий, растущих на КАА, не было выявлено резкого спада численности вдоль профиля исследуемых почв. Их содержание, наоборот, возрастало в срединных горизонтах. Вероятно, это связано со стратегией выживания данных групп бактерий, некоторые из которых не способны конкурировать с быстрорастущими формами, а другие не способны развиваться в среде с высоким содержанием питательных веществ.

*Разнообразие и таксономический состав микробных сообществ каштановых почв.* Для характеристики биоразнообразия и таксономического состава прокариот в исследуемых почвах проведено секвенирование фрагментов гена 16S рРНК. Было проанализировано 10 образцов, взятых из горизонтов светлогумусовой и каштановой квазиглеевой почв. После проверки качества секвенирования, формирования ОТЕ и удаления синглтонов, были получены последовательности, сгруппированные в 1616 ОТЕ.

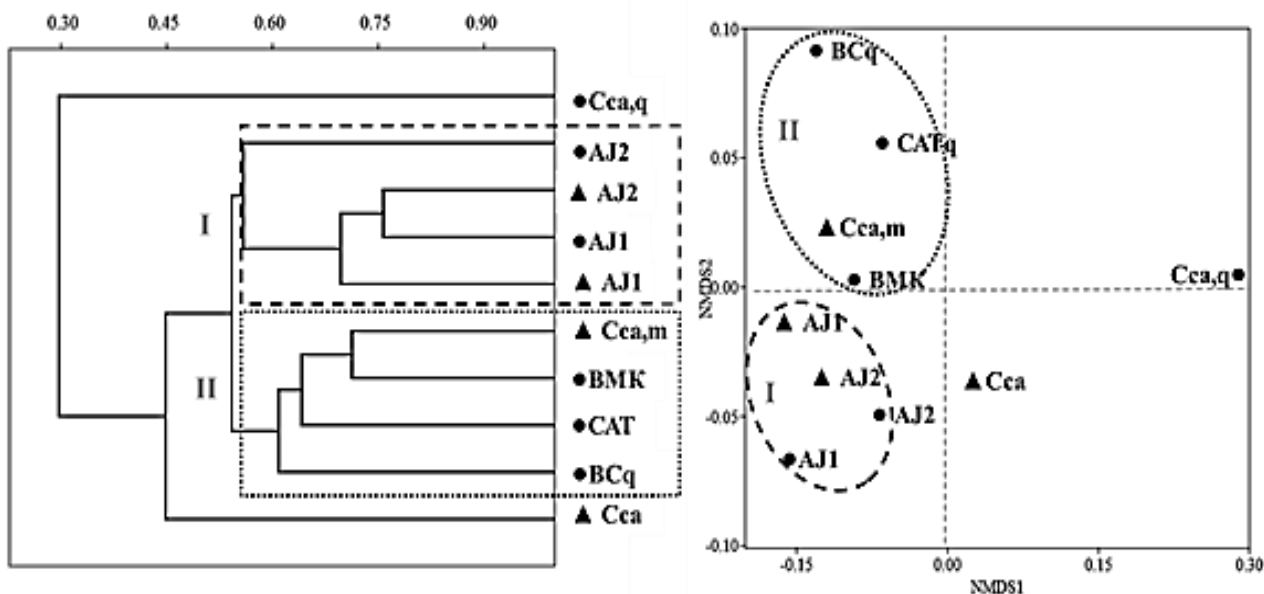
*Альфа-разнообразие.* Наибольшие значения индексов разнообразия и выравненности были отмечены в гумусовых горизонтах исследуемых почв; вниз по профилю идет их закономерное снижение (табл. 3). Результаты корреляционного анализа показали, что для индексов Шеннона и Пиелу существует достоверная прямая связь ( $p < 0.05$ ) с содержанием гумуса ( $r = 0.79$  и  $0.82$  соответственно) и общего азота ( $0.78$  и  $0.81$ ). Изменение количества филотипов и значения индекса Chao1 в профилях исследуемых почв были неоднозначны. Полученные результаты свидетельствуют о некотором увеличении богатства микробных сообществ подповерхностных горизонтов почв по сравнению с верхними. Возможно, это связано с подверженностью поверхностных горизонтов данных почв иссушению и интенсивной инсоляции, что ведет к частичному обеднению состава прокариот и механическим переносом клеток или внеклеточной ДНК из вышележащих слоев.

**Таблица 3.** Индексы видового богатства и разнообразия исследуемых микробных сообществ.

| Почва                         | Горизонт | Количество филотипов (ОТЕ) | Индекс Chao1 | Индекс Шеннона | Индекс Пиелу |
|-------------------------------|----------|----------------------------|--------------|----------------|--------------|
| Светлогумусовая почва         | AJ1      | 988                        | 1186         | 6.26           | 0.91         |
|                               | AJ2      | 1054                       | 1218         | 6.14           | 0.88         |
|                               | Cca,m    | 837                        | 983          | 5.61           | 0.83         |
|                               | Cca      | 1061                       | 1214         | 5.47           | 0.79         |
| Каштановая квазиглеевая почва | AJ1      | 794                        | 937          | 5.84           | 0.87         |
|                               | AJ2      | 989                        | 1147         | 6.26           | 0.91         |
|                               | BMK      | 1160                       | 1318         | 5.94           | 0.84         |
|                               | CATq     | 650                        | 720          | 4.74           | 0.73         |
|                               | BCq      | 801                        | 1066         | 5.64           | 0.84         |
|                               | Cca,q    | 695                        | 1010         | 4.29           | 0.66         |

*Бета-разнообразие.* Степень схожести микробных сообществ каштановых почв оценивали с помощью кластерного анализа и неметрического многомерного шкалирования (NMDS) по метрике сходства Брея-Кертиса на разных таксономических уровнях (рис. 2). В результате статистического анализа было получено разделение микробных сообществ на два кластера примерно на уровне порядков и таксонов более низкого уровня. Первый кластер объединял верхние гумусовые горизонты почв, второй – срединные минеральные горизонты каштановой квазиглеевой и горизонт Cca, m светлогумусовой почв. Микробные сообщества нижних горизонтов С кластеров не образовывали и

достаточно сильно отличались как от других горизонтов, так и между собой. Такое распределение отражает дифференциацию почвенного профиля на генетические горизонты, характеризующиеся определёнными физико-химическими параметрами, которые, видимо, определяют общие структурные различия в таксономическом составе микробных сообществ исследуемых почв. Подобные отдельные кластеризации гумусовых и минеральных горизонтов были также получены ранее М. Hartmann с соавторами (2012) для микробиомов лесных почв Канады и в исследовании различных почв Европейской части России (Чернов, 2016).



**Рис. 2.** Сравнительный анализ бактериальных сообществ почвенных горизонтов на родовом уровне. Условные обозначения: треугольники – горизонты светлогумусовой почвы, круги – горизонты каштановой квазиглеевой почвы.

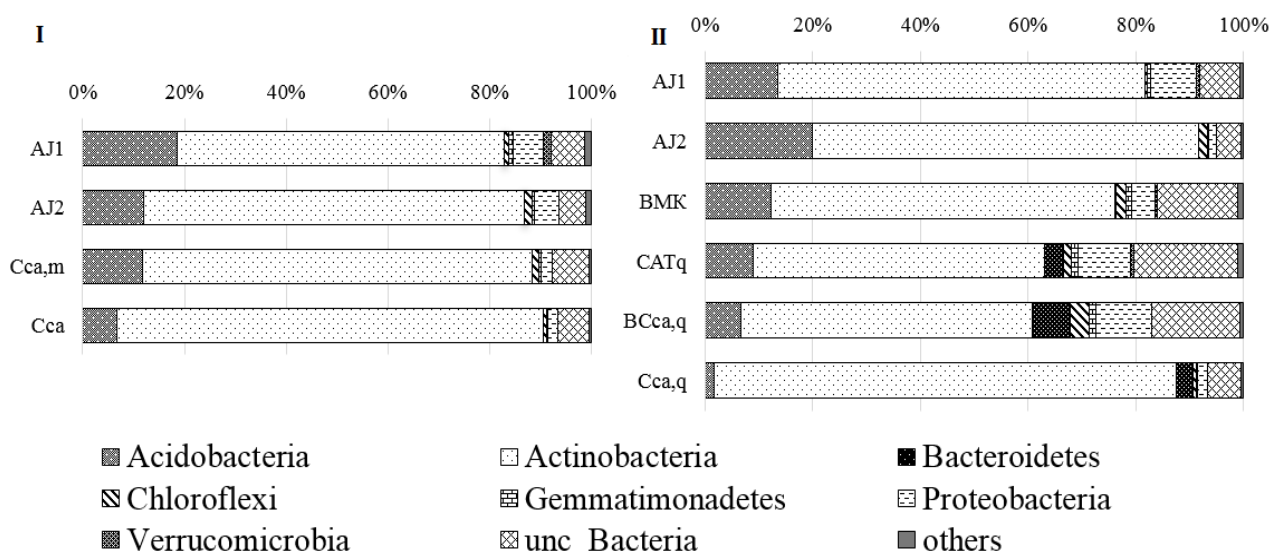
*Таксономическая структура микробных сообществ.* При рассмотрении таксономической структуры почвенных микробиомов было выявлено, что на уровне доменов преобладали бактерии – 99.7-100%, доля архей была незначительной – до 0.3%. Качественный состав на уровне филумов был сходным для всех образцов светлогумусовой и каштановой квазиглеевой почв. По количеству последовательностей и флотипов преобладали *Actinobacteria* – 54.0-85.8%, *Acidobacteria* – 1.8-20.0% и *Proteobacteria* – 1.4-10.5%, вклад в микробное сообщество которых варьировал от 71.3 до 92.9%. Были выявлены представители *Bacteroidetes*, процентное содержание которых не превышало 7.1%, *Chloroflexi* – до 3.4%, *Verrucomicrobia* – до 1.6%, *Gemmatimonadetes* – до 1.4%. Минорные филумы, вклад которых в микробное сообщество не превышал 1.0%, были представлены *Firmicutes*, *Nitrospirae*, *Cyanobacteria*, кандидатными филумами *Saccharibacteria* (TM7), *Latescibacteria* (WS3), BRC1, WPS-1 и одним филумом архей – *Euryarchaeota*. Таксономическая структура анализируемых сообществ представлена на рисунке 3.

Большую часть таксономического разнообразия горизонтов составляли *Actinobacteria*, что соответствует описанным ранее представлениям о тяготении этих бактерий к почвам сухого и теплого климата (Kurayova et al., 2012; Зенова и др., 2014; Mohammadipanah, Wink, 2016). Актинобактерии участвуют в цикле углерода, способствуя разложению природных полимеров, таких как крахмал, хитин, пектин, целлюлоза, гемицеллюлоза и лигноцеллюлоза (Wang et al., 2016; Leo et al., 2018). Большая часть актинобактерий принадлежала одноимённому классу *Actinobacteria* – до 75.4%. На родовом уровне наиболее многочисленными были *Kribbella* – до 16.9 %, *Streptomyces* – до 12.4% и *Nocardioides* – до 7.7%. В исследовании С.С. Cockell с соавторами (2013) было показано, что мицелиальные актинобактерии родов *Streptomyces* и *Kribbella* проявляют себя как олиготрофы и способны усиливать процесс выветривания горных пород. Возможно, в связи с этим их относительное количество увеличивалось с глубиной и достигало максимальных значений в



С горизонтах, где они могут участвовать в преобразовании материнской породы.

Вторым по численности классом актинобактерий был *Thermoleophila*, максимальное содержание которого приходилось на минеральные горизонты исследуемых почв – до 20.1%. Было выявлено большое количество последовательностей рода *Gaiella*. В настоящий момент есть лишь один валидно описанный вид этого рода, поэтому экологические функции и распространение данного таксона не совсем ясны. Достаточно высоким содержанием характеризовался род *Solirubrobacter* – до 7.8%. Ранее его представителей обнаруживали в почвах пастбищ; предполагается, что данные бактерии могут выступать в роли возможных индикаторов нарушенных местообитаний (Иванова и др., 2015). Класс *Rubrobacteria* был представлен единственным родом *Rubrobacter* и отличался более высоким процентом последовательностей в верхних горизонтах исследуемых почв – до 21.5%. Ранее было показано широкое распространение *Rubrobacter* в аридных почвах (Holmes et al., 2000).



**Рис. 3.** Таксономическая структура прокариотных сообществ светлогумусовой (I) и каштановой квазиглеевой (II) почв; в группу «others» включены филумы, содержание которых не превышало 1%.

Вторыми по численности среди прокариот были ацидобактерии. Являясь одной из доминирующих групп гетеротрофов в почвах, таксон известен как некультивируемая группа и ее экологические функции все еще не до конца ясны (Naether et al., 2012; Kielak et al., 2016). Несмотря на ограниченность текущих исследований, которые в большей степени основаны на анализе геномов, полученные данные указывают на наличие механизмов адаптации ацидобактерий к почвенным условиям (Kielak et al., 2016) и их олиготрофности (Fierer et al., 2007; Yao et al., 2017). Они были представлены 10 субгруппами, из которых наиболее многочисленными были Gp16, Gp4, Gp6 и Gp3. Верхние горизонты почв характеризовались большей долей субгрупп Gp4 – до 12.8%, Gp6 – до 9.3% и Gp3 – до 0.7%, которые в целом характерны для почв (Naether et al., 2012; Семенов и др., 2019). В подповерхностных горизонтах увеличивалась доля Gp16.

Вклад *Proteobacteria* в микробные сообщества исследуемых почв варьировал от 1.4 до 10.5%. Представителей данной филы чаще относят к копитрофам, которые предпочтительно разлагают лабильный и легкодоступный органический углерод (Eilers et al., 2012; Yao et al., 2017). Также сообщалось, что они чувствительны к влажности почвы и, следовательно, менее многочисленны в сухих почвах (Bayranvand et al., 2021). Среди *Proteobacteria* доминировал класс *Alphaproteobacteria* с преобладанием филотипов порядка *Rhizobiales* – до 4.5%, представители которого являются типичными обитателями ризосферы растений.

Доля филы *Verrucomicrobia* была невелика – до 1.6%. Более высокое содержание веррукомикробий обнаружено в верхних горизонтах с постепенным уменьшением вниз по профилю. В горизонтах С последовательности *Verrucomicrobia* обнаружены не были. Сходная картина вертикального распределения была выявлена в ранее проведенных исследованиях (Eilers et al., 2012;

Semenov et al., 2018; Семенов и др., 2019). Было показано, что численность веррукомикробий остро реагирует на сокращение содержания органического вещества (Semenov et al., 2018).

Особенностью исследуемых почв являлось довольно малое количество обнаруженных последовательностей *Proteobacteria*, *Bacteroidetes* и *Verrucomicrobia* по сравнению с их зональными аналогами (Чирак и др., 2013; Сергалиев и др., 2015; Чернов, 2016). Также обращает на себя внимание практически полное отсутствие прокариот, участвующих в превращении минеральных соединений азота в почве. Это представители *Thaumarchaeota* домена *Archaea*, которые являются трудно культивируемыми, но распространенными в почве окислителями аммония (Schleper, Nicol, 2010) и *Nitrospirae*, способные проводить вторую стадию нитрификации, а также осуществлять полное окисление аммония (Li et al., 2019). Возможно, в связи с низким содержанием азота в исследуемых почвах происходит его иммобилизация, что обуславливает дефицит субстрата для развития нитрифицирующих прокариот.

### Выводы

Проведенное исследование почв сухостепной зоны Селенгинского среднегорья позволило выявить некоторые особенности прокариотных сообществ, формирующихся в этих почвах. Не было выявлено резких колебаний годовой динамики численности основных эколого-трофических групп аэробных хеморганотрофных прокариот, что косвенно свидетельствует об относительной стабильности и устойчивости микробных сообществ к изменению климатических условий. Вторая половина лета являлась наиболее благоприятным по гидротермическим показателям периодом для деятельности прокариот. Исследуемые почвенные разрезы имели довольно схожие тенденции в пространственном распределении культивируемой части микробных сообществ. В пределах почвенного профиля с глубиной происходила смена микробного населения. В верхних горизонтах преобладали быстрорастущие гидролитические бактерии, способные к деструкции свежих органических остатков. С увеличением глубины происходило закономерное уменьшение содержания органики и в микробном сообществе начинали преобладать группы олиготрофов, способных ассимилировать питательные вещества из растворов с низкой концентрацией органических соединений. В нижних горизонтах ВС и С в целом наблюдалось уменьшение микробного населения, что связано скорее с затуханием деятельности прокариот, которое обусловлено дефицитом питательных веществ.

Анализ таксономической структуры и разнообразия прокариотных сообществ каштановой литогенной и каштановой квазиглеевой почв показал, что микробные сообщества сформированы преимущественно представителями семи фило типов: *Actinobacteria*, *Acidobacteria*, *Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Chloroflexi*, *Verrucomicrobia* и *Gemmatimonadetes* с доминированием актинобактерий и ацидобактерий. Наибольшие значения индексов разнообразия и выравненности были отмечены в гумусовых горизонтах исследуемых почв. Выявлена прямая корреляция индекса Шеннона и индекса выравненности Пиелу с содержанием гумуса и общего азота. В ходе оценки схожести микробных сообществ почв выявлено два кластера, которые объединяли гумусовые и минеральные горизонты.

Таким образом, природно-климатические условия региона, вероятно, в целом определяют облик микробных сообществ почв сухих степей, обуславливая широкое распространение ксерофильных и олиготрофных групп бактерий. А различия гумусовых и минеральных почвенных горизонтов являются главным фактором профилейной дифференциации прокариотных сообществ.

*Финансирование.* Работа выполнена за счет средств государственного задания № 121030100229-1 Института общей и экспериментальной биологии СО РАН «Микробные сообщества экстремальных природных экосистем Байкальского региона: структурно-функциональная организация и биотехнологический потенциал».

### Список литературы

- Батуев А.Р., Буянтуев А.Б., Снытко В.А. 2000. Геосистемы и картографирование эколого-географических ситуаций приселенгинских котловин Байкальского региона. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 164 с.
- Буянтуева Л.Б., Никитина Е.П. 2018. Исследование интенсивности процессов микробной деструкции органического вещества в сухостепных почвах Юго-Западного Забайкалья с использованием

- апликационных методов // *Природа Внутренней Азии*. № 3. С. 28-37.
- Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г., Чернов И.Ю., Головченко А.В., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Манучарова Н.А., Марфенина О.Е., Полянская Л.М., Степанов А.Л., Умаров М.М.* 2015. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // *Почвоведение*. № 9. С. 1087-1096.
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М.* 2005. Биология почв. М.: Изд-во МГУ. 445 с.
- Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Чернов И.Ю., Сарданашили Е.С., Гончиков Г.Г., Корсунов В.М.* 1999а. Особенности таксономического состава микробных комплексов в почвах Байкальского региона // *Почвоведение*. № 6. С. 727-731.
- Звягинцев Д.Г., Полянская Л.М., Гончиков Г.Г., Корсунов В.М.* 1999б. Биомасса микроорганизмов в почвах Забайкалья // *Почвоведение*. № 9. С. 1132-1139.
- Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г., Судницын И.И.* 2014. Развитие актиномицетов при низкой влажности окружающей среды. М.: Университетская книга. 94 с.
- Иванова Е.А., Кутюва О.В., Тхакахова А.К., Чернов Т.И., Першина Е.В., Маркина Л.Г., Андронов Е.Е., Козут Б.М.* 2015. Структура микробного сообщества агрегатов чернозема типичного в условиях контрастных вариантов сельскохозяйственного использования // *Почвоведение*. № 11. С. 1367-1382.
- Ишигинов И.А.* 1972. Агрономическая характеристика почв Бурятии. Улан-Удэ: Бурятское книжное издательство. 212 с.
- Меркушева М.Г., Убугунов Л.Л., Корсунов В.М.* 2006. Биопродуктивность почв сенокосов и пастбищ сухостепной зоны Забайкалья. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 515 с.
- Нимаева С.Ш.* 1992. Микробиология криоаридных почв. Новосибирск: Наука. 172 с.
- Ногина Н.А.* 1964. Почвы Забайкалья. М.: Наука. 314 с.
- Панкова Е.И., Черноусенко Г.И.* 2018. Сопоставление каштановых почв Центральной Азии с их аналогами в других почвенно-географических провинциях сухостепной зоны суббореального пояса Евразии // *Аридные экосистемы*. Т. 24. № 2 (75). С. 13-22. [Pankova E.I., Chernousenko G.I. 2018. Comparison of Chestnut Soils of Central Asia with Their Analogs in Other Soil-Geographical Provinces of the Dry-Steppe Zone of the Eurasian Subboreal Belt // *Arid Ecosystems*. Vol. 8. No. 2. P. 89-96.]
- Пономарева В.В., Плотникова Т.А.* 1975. Методические указания по определению содержания и состава гумуса в почвах (минеральных и торфяных). Л.: Наука. 106 с.
- Почвы Баргузинской котловины. 1983. Новосибирск: Наука. 270 с.
- Практикум по агрохимии. 2001 / Ред. В.Г. Минеев. М.: Изд-во Московского университета. 689 с.
- Семенов М.В., Манучарова Н.А., Краснов Г.С., Никитин Д.А., Степанов А.Л.* 2019. Биомасса и таксономическая структура микробных сообществ в почвах правобережья р. Оки // *Почвоведение*. № 8. С. 974-985.
- Сергалиев Н.Х., Какишев М.Г., Жиенгалиев А.Т., Володин М.А., Андронов Е.Е., Пинаев А.Г.* 2015. Применение нового метода очистки ДНК микробиоты каштановых почв Западно-Казахстанской области для метагеномного анализа // *Почвоведение*. № 4. С. 479-485.
- Титова В.И., Козлов А.В.* 2012. Методы оценки функционирования микробоценоза почвы, участвующего в трансформации органического вещества: научно-методическое пособие. Нижний Новгород. 64 с.
- Убугунов Л.Л., Гынинова А.Б., Белозерцева И.А., Убугунов В.Л., Доржготов Д., Сороковой А.А., Убугунова В.И., Бадмаев Н.Б., Балсанова Л.Д., Гончиков Б.Н., Цыбикдоржиев Ц.Ц.* 2018. Разнообразие и закономерности пространственной организации почв бассейна оз. Байкал // *Успехи современного естествознания*. № 5. С. 142-151.
- Убугунов Л.Л., Лаврентьева И.Н., Убугунова В.И., Меркушева М.Г.* 2000. Разнообразие почв Иволгинской котловины: эколого-агрохимические аспекты. Улан-Удэ: БГСХА. 208 с.
- Цыбжитов Ц.Х., Цыбикдоржиев Ц.Ц., Цыбжитов А.Ц.* 1999. Генезис, география и классификация каштановых почв Новосибирск: Наука. Т. 1. 128 с.
- Чернов Т.И.* 2016. Метагеномный анализ прокариотных сообществ профилей почв Европейской части России. Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. М. 23 с.
- Чимитдоржиева Г.Д.* 2016. Органическое вещество холодных почв. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 388 с.
- Чимитдоржиева Г.Д., Цыбикова Э.В.* 2018. Своеобразие каштановых почв южных котловин Сибири // *Аридные экосистемы*. Т. 24. № 4 (77). С. 29-35. [Chimitdorzhieva G.D., Tsybikova E.V. 2018. Specific Features of Chestnut Soils in the Southern Basins of Siberia // *Arid Ecosystems*. Vol. 8. No. 4. P. 254-259.]
- Чимитдоржиева Э.О., Чимитдоржиева Г.Д.* 2012. Динамика углерода микробной биомассы целинных степных и сухостепных почв Забайкалья // *Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова*. № 3. С. 16-20.
- Чирак Е.Л., Першина Е.В., Дольник А.С., Кутюва О.В., Василенко Е.С., Козут Б.М., Мерзлякова Я.В., Андронов Е.Е.* 2013. Таксономическая структура микробных сообществ в почвах различных типов по данным высокопроизводительного секвенирования библиотек гена 16s-rРНК // *Сельскохозяйственная биология*. Т. 48. № 3. С. 100-109.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И.* 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена. 341 с.

Bayranvand M., Akbarinia M., Jouzan G.S., Gharechahi J., Kooch Y., Baldrian P. 2021. Composition of Soil Bacterial and Fungal Communities in Relation to Vegetation Composition and Soil Characteristics along an Altitudinal Gradient // *FEMS Microbiology Ecology*. Vol. 97. No. 1. P. f1aa201.

Cockell C.S., Kelly L.C., Marteinsson V. 2013. Actinobacteria: an Ancient Phylum Active in Volcanic Rock Weathering // *Geomicrobiology Journal*. Vol. 30. P. 706-720.

Edgar R.C. 2010. Search and Clustering Orders of Magnitude Faster than BLAST // *Bioinformatics*. Vol. 26. No. 19. P. 2460-2461.

Edgar R.C. 2013. UPARSE: Highly Accurate OTU Sequences from Microbial Amplicon Reads // *Nature Methods*. Vol. 10. P. 996-998.

Edgar R.C. 2018. Accuracy of Taxonomy Prediction for 16S rRNA and Fungal ITS Sequences // *Peer Journal*. Vol. 6. P. e4652

Eilers K.G., Debenport S., Anderson S., Fierer N. 2012. Digging Deeper to Find Unique Microbial Communities: The Strong Effect of Depth on the Structure of Bacterial and Archaeal Communities in Soil // *Soil Biology and Biochemistry*. Vol. 50. P. 58-65.

Fadrosh D.W., Ma B., Gajer P., Sengamalai N., Ott S., Brotman R.M., Ravel J. 2014. An Improved Dual-indexing Approach for Multiplexed 16S rRNA Gene Sequencing on the Illumina MiSeq Platform // *Microbiome*. Vol. 2. No. 1. 6 p.

Fierer N., Bradford M.A., Jackson R.B. 2007. Toward an ecological classification of soil bacteria // *Ecology*. Vol. 88(6). P. 1354-1364.

Hartmann M., Howes C.G., Van Insberghe D., Yu. H., Bachar D., Christen R., Nilsson R.H., Hallam S., Mohn W. 2012. Significant and Persistent Impact of Timber Harvesting on Soil Microbial Communities in Northern Coniferous Forests // *The ISME Journal*. Vol. 6. P. 2199-2218.

Holmes A.J., Bowyer J., Holley M.P., O'Donoghue M., Montgomery M., Gillings M.R. 2000. Diverse, Yet-to-be-cultured Members of the Rubrobacter Subdivision of the Actinobacteria are Widespread in Australian Arid Soils // *FEMS Microbiology Ecology*. Vol. 33. No. 2. P. 111-120.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. Vol. 4. No. 1. 9 p.

Kielak A.M., Barreto C.C., Kowalchuk G.A., van Veen J.A., Kuramae E.E. 2016. The Ecology of Acidobacteria: Moving beyond Genes and Genomes // *Frontiers in Microbiology*. Vol. 7. P. 744.

Konert M., Vandenbergh J.E.F. 1997. Comparison of Laser Grain Size Analysis with Pipette and Sieve Analysis: A Solution for the Underestimation of the Clay Fraction // *Sedimentology*. Vol. 44. No. 3. P. 523-535.

Kurapova A.I., Zenova G.M., Sudnitsyn I.I., Kizilova A.K., Manucharova N.A., Norovsuren Zh., Zviagintsev D.G. 2012. Thermotolerant and Thermophilic Actinomycetes from Soils of Mongolia Desert Steppe Zone // *Microbiology*. Vol. 81. P. 98-108.

Leo V.V., Asem D., Singh B.P. 2018. Actinobacteria: A Highly Potent Source for Holocellulose Degrading Enzymes // *Actinobacteria: New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering*. P. 191-205.

Li C., Hu H.W., Chen Q.L., Chen D., He J.Z. 2019. *Comammox Nitrospira* Play an Active Role in Nitrification of Agricultural Soils Amended with Nitrogen Fertilizers // *Soil Biology and Biochemistry*. Vol. 138. P. 107609.

Maron P.A., Sarr A., Kaisermann A., Lévêque J., Mathieu O., Guigue J., Karimi B., Bernard L., Dequiedt S., Terrat S., Chabbi A., Ranjard L. 2018. High Microbial Diversity Promotes Soil Ecosystem Functioning // *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 84. No. 9. P. e02738-17.

Mohammadipanah F., Wink J. 2016. Actinobacteria from Arid and Desert Habitats: Diversity and Biological Activity // *Frontiers in Microbiology*. Vol. 6. P. 1-10.

Martemyanov V.V., Belousova I.A., Pavlushin S.V., Dubovskiy I.M., Ershov N.I., Alikina T.Y., Kabilov M.R., Glupov V.V. 2016. Phenological Asynchrony between Host Plant and Gypsy Moth Reduces Insect Gut Microbiota and Susceptibility to *Bacillus thuringiensis* // *Ecology and Evolution*. Vol. 6. P. 7298-7310.

Naether A., Foessel B.U., Naegele V., Wüst P.K., Weinert J., Bonkowski M., Alt F., Oelmann Y., Polle A., Lohaus G., Gockel S., Hemp A., Kalko E.K.V., Linsenmair K.E., Pfeiffer S., Renner S., Schöning I., Weisser W.W., Wells K., Fischer M., Overmann J., Friedrich M.W. 2012. Environmental Factors Affect Acidobacterial Communities below the Subgroup Level in Grassland and Forest Soils // *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 78. No. 20. P. 7398-7406.

National Library of Medicine. National Center for Biotechnology Information. 2023 [Электронный ресурс <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/PRJNA833541> (дата обращения 07.02.2023)].

Pfennig N. 1965. Enrichment Cultures for Red and Green Sulfur Bacteria // *Zentbl. Bakt. Parasitkde (Abt. 1: Orig.)*. Suppl. Vol. 1. P.179-189.

Schleper C., Nicol G.W. 2010. Ammonia-oxidising Archaea – Physiology, Ecology and Evolution // *Advances in Microbial Physiology*. Vol. 57. P. 1-41.

Semenov M.V., Chernov T.I., Tkhakakhova A.K., Zhelezova A.D., Ivanova E.A., Kolganova T.V., Kutovaya O.V. 2018. Distribution of Prokaryotic Communities throughout the Chernozem Profiles under Different Land Uses for over

a Century // *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 127. P. 8-18.

*Wang C., Dong D., Wang H., Muller K., Qin Y., Wang H., Wu W.* 2016. Metagenomic Analysis of Microbial Consortia Enriched from Compost: New Insights into the Role of Actinobacteria in Lignocellulose Decomposition // *Biotechnology for Biofuels*. Vol. 9. P. 22.

*Wang Q., Garrity G.M., Tiedje J.M., Cole J. R.* 2007. Naïve Bayesian Classifier for Rapid Assignment of rRNA Sequences into the New Bacterial Taxonomy // *Applied and Environmental Microbiology*. Vol. 73. No. 16. P. 5261-7.

*Yao F., Yang S., Wang Z., Wang X., Ye J., Wang X., De Bruyn J.M., Feng X., Jiang Y., Li H.* 2017. Microbial Taxa Distribution is Associated with Ecological Trophic Cascades along an Elevation Gradient // *Frontiers in Microbiology*. Vol. 8. P. 2071.