

РАЗДЕЛ 2. ТРАНСФОРМАЦИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ

Оригинальная научная (исследовательская) статья

УДК 504.75+691.4; 504.4.54

<https://doi.org/10.17072/2410-8553-2025-1-23-40>

EDN JYKGMO

**Техногенные грунты – современная среда обитания микроорганизмов
(по результатам сканирующего электронного микроскопирования)**

Валентина Сергеевна Артамонова¹, Альфия Шавелевна Шавекина²

¹ Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, Россия

² Институт нефтегазовой геологии и геодезии им. А.А. Трофимука, Новосибирск, Россия

¹ artamonovavs@yandex.ru, artamonova@issa-siberia.ru

² khusainovaas@ipgg.sbras.ru

Аннотация. В статье рассматриваются экологические проблемы, существующие в районах добычи и переработки полезных ископаемых в Сибирском регионе. Приводится информация об освоении техногенных отходов рудообогащения – техногенных грунтов (ТГ) микроорганизмами, что влечёт за собой негативные и позитивные последствия. Сообщается, что в колонизации и преобразовании поверхностной толщи многолетних хранилищ сульфидных и сульфоарсенидных отходов рудообогащения, складированных в прошлом веке на дневной поверхности, в гумидной зоне Западной Сибири и в аридной зоне Южной Сибири, участвуют фотогетеротрофные микроорганизмы. Электронное микроскопирование проб техногенных субстратов свидетельствует о присутствии в них метаболически активных цианобактерий и диатомовых водорослей, характерных для первых стадий восстановительных сукцессий наземных экосистем. Сохранение микроорганизмов в жизнедеятельном состоянии обеспечивается колониальным образом жизни одноклеточных и нитчатых особей, продуцированием ими обильной слизи. Отмечается, что химический состав микроорганизмов, определённый с помощью микрозондового (спектрального) анализа элементов, включает тяжёлые металлы и неметаллы. Сообщается, что в крайне экстремальных условиях обитания в слизи и цитозоле цианобактерий в значительном количестве присутствует мышьяк. Предполагается, что он используется в аноксигенном фотосинтезе для получения дополнительной энергии и азотфиксации. Диатомовые водоросли продуцируют слизь, но не участвуют в иммобилизации мышьяка, что, возможно, обусловлено механизмами биохимической защиты. Приводятся сведения о накоплении в среде обитания цианобактерий и диатомей кристаллических форм минералов – барита в гумидной зоне и мышьяковистых минералов – в аридной зоне. Зарождение минералов могло быть вызвано испарительным эффектом и микробиологическими процессами. Полученная информация может быть использована для характеристики ранних стадий почвообразования в экстремальных местообитаниях техногенных ландшафтов, учтена при создании природоподобных технологий эффективной биоремедиации загрязнённых почв, разработке экологически безопасных способов консервации грунтов, при моделировании процессов образования аутигенных минералов в разных природных условиях.

Ключевые слова: почвообразование, диатомеи, цианобактерии, сканирующая электронная микроскопия

Благодарности: Работа выполнена в рамках государственного ИПА СО РАН и ИНГГ СО РАН по бюджетному финансированию Министерства науки и образования Российской Федерации.

Для цитирования: Артамонова В.С., Шавекина А.Ш. Техногенные грунты – современная среда обитания микроорганизмов (по результатам сканирующего электронного микроскопирования) // Антропогенная трансформация природной среды. 2025. Т. 11. № 1. С. 23–40. <https://doi.org/10.17072/2410-8553-2025-1-23-40>. EDN JYKGMO.

SECTION 2. POLLUTION

Original paper

**Technogenic grounds are a modern habitat for microorganisms
(according to the results of scanning electron microscopy)**

Valentina S. Artamonova¹, Aljfiya S. Shavekina²

¹ Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geodesy, Novosibirsk, Russia

¹ artamonovavs@yandex.ru, artamonova@issa-siberia.ru

² khusainovaas@ipgg.sbras.ru

Abstract. The article examines the environmental problems existing in the mining and processing areas of the Siberian region. Information is provided on the development of man-made ore enrichment waste – man-made soils (TG) by microorganisms, which entails negative and positive consequences. It is reported that photoheterotrophic microorganisms are involved in the colonization and transformation of the surface layer of long-term storage facilities for sulfide and sulfoarsenide ore enrichment waste stored in the last century on the daytime surface, in the humid zone of Western Siberia and in the arid zone of Southern Siberia. Electron microscopy of samples of technogenic substrates indicates the presence of metabolically active cyanobacteria and diatoms in them, characteristic of the first stages of regenerative successions of terrestrial ecosystems. The preservation of microorganisms in a vital state is ensured by the colonial lifestyle of unicellular and filamentous individuals, producing abundant mucus. It is noted that the chemical composition of microorganisms, determined using microprobe (spectral) analysis of elements, includes heavy metals and non-metals. It is reported that arsenic is present in significant amounts in the mucus and cytosol of cyanobacteria in extremely extreme living conditions. It is assumed that it is used in anoxygenic photosynthesis to obtain additional energy and nitrogen fixation. Diatoms also produce mucus, but are not involved in the immobilization of arsenic, which is probably due to the mechanisms of biochemical protection. Information is provided on the accumulation of crystalline forms of barite in the humid zone and arsenic minerals in the arid zone in the habitat of cyanobacteria and diatoms. The origin of minerals could be caused by the evaporation effect and microbiological processes. The information obtained can be used to characterize the early stages of soil formation in extreme habitats of man-made landscapes, taken into account when creating nature-like technologies for effective bioremediation of contaminated soils, developing environmentally safe methods of soil conservation, and modeling the processes of autogenic formation of minerals in different natural conditions.

Key words: soil formation, diatoms, cyanobacteria, scanning electron microscopy

Acknowledgements: The work was carried out within the framework of the state IPA SB RAS and IPGG SB RAS on budget financing of the Ministry of Science and Education of the Russian Federation.

For citation: Artamonova, V. and Shavekina, A., 2025. Technogenic grounds are a modern habitat for microorganisms (according to the results of scanning electron microscopy). *Anthropogenic Transformation of Nature*, 11(1), pp. 23-40. <https://doi.org/10.17072/2410-8553-2025-1-23-40>. EDN JYKGMO. (in Russian)

Введение

Микроорганизмы, будучи древнейшими организмами на нашей планете, существующими миллиарды лет, являются самыми древними почвообразователями, действовавшими задолго до появления высшей растительности [16]. Их участие в современных процессах почвообразования на обнажённых минеральных субстратах и техногенных грунтах (далее – ТГ) предопределено былыми эпохами. Доказано, что микроорганизмы быстро заселяют вскрышные и вмещающие породы районов угледобычи в Кузбассе и на КАТЭКе (Россия, Западная и Средняя Сибирь), поскольку они не токсичны, представлены лессовидными карбонатными суглинками с примесью алевролитов, песчаников, аргиллитов. Выступая в роли почвообразующих пород, они активно вовлекаются в биогенное преобразование и к 20-25 – летнему сроку самозарастания приобретают признаки биогенности, гуматности, профилирования, характерные для молодых (первичных, примитивных, биогенно слаборазвитых почв – эмбриозёмов) [9]. Таким образом, такие техногенные грунты вовлекаются в процессы биогеохимического преобразования с трендом на восстановление утраченных экологических функций, свойственных почвам. Для ускорения их возобновления используются различные приёмы биологической рекультивации, направленные на приближение территории к исходному состоянию, и предусматривающие возможное целевое использование: лесохозяйственное, рекреационное, в том числе туристическое, и другие.

Другая группа ТГ, представленная сульфидными и сульфо-мышьяковистыми техногенными отходами, возникшими в процессе обогащения полиметаллических руд под воздействием высоких температур и агрессивных технологических реагентов (кислот, щёлочей, цианидов, ртути), чрезвычайно проблематична

в отношении вовлечения в процессы гипергенеза и первичного (биогенного) почвообразования. Изначально такие объекты биологически стерильны и токсичны, что вызывает много дискуссий в отношении возобновления в них жизни и её роли в судьбе ТГ. Тем не менее, многолетнее нахождение ТГ в окружении природных экосистем (50-100 лет) сопровождается заселением их местными представителями педомикробиоты. Так, в отходах цианирования сульфидных Ау-содержащих руд методом метагеномики выявлен пул жизнеспособных ацидофильных бактерий [22], методом обрастаивания мелкозёма – диссоцианты азотфикссирующей бактерии рода *Azotobacter* [1]. С помощью сканирующего электронного микроскопа (далее – СЭМ) в многолетних отходах выщелачивания полиметаллических руд цианидами в гумидной зоне и аммиачно-карбонатными растворами – в аридной зоне обнаружены метаболически активные цианобактерии и диатомеи [2]. Можно предположить, что в отдалённом будущем биогенно освоенные ТГ эволюционируют в почвоподобные твёрдофазные тела, как бы почвы – техногенные поверхностные образования (ТПО) группы квазизёмов. В Классификации почв России они частично соответствуют токсифабрикатам. Но этот процесс занимает неопределённо долгое время, отчего ТГ представляют собой современный объект, имитирующий древнее почвообразования на суще Земли и его возможное присутствие на других планетах. Как продуктивный земельный ресурс они не представляют интерес из-за присутствия высоких концентраций металлов и металлоидов (Au, Ag, Zn, Pb, As и другие), вторичного образования минералов, например, барита и мышьяковистых минералов, в образовании которых могут участвовать микроорганизмы. Барий не относится к жизненно важным элементам для биоты, но барит является стратегически значимым минеральным

сырьём, отчего осаждение барита с участием микроорганизмов в последние годы оказалось в центре внимания научного сообщества. Наряду с этим, ионы бария, барит, как и мышьяковистые соединения в той или иной степени биотоксичны. Но микроорганизмы сохраняют свою жизнедеятельность в их окружении. Более того, они участвуют в их иммобилизации и осаждении, что представляет фундаментальный и прикладной интерес к такой способности микроскопического населения токсичных ТГ.

Нужно отметить, что в текущем веке интерес к ТГ резко активизировался в экологическом и микробиологическом отношении. Во-первых, в приземном слое воздуха над отходами регистрируются летучие углерод-, азот-, серосодержащие органические соединения [28]. Эмиссия метилированных форм диметилсульфида (далее – ДМС) с многолетних хранилищ отвалов сульфидсодержащих отходов Урского месторождения (Западная Сибирь) достигает 420 мкг/м³. Факты образования ДМС были выявлены ранее на поверхности микробных матов морских экосистем [45]. Предполагается, что ДМС образуется в результате реакции фотосинтетически полученного низкомолекулярного органического углерода и биогенного сероводорода, полученного в результате восстановления сульфатов. Существуют и другие версии, и подтверждения участия микроорганизмов в формировании ДМС, который, в свою очередь, может влиять на образование облаков, прежде всего над океанами, где продукция метаболита фитопланктоном наиболее велика. Эти процессы связываются с изменением климата Земли и химическим составом экзопланет Вселенной.

Отмечается, что ДМС образуется только в результате жизнедеятельности. Поэтому метаболит является своеобразным маркером присутствия жизни на других планетах. В 2023 г. американскими учёными НАСА на экзопланете K2-18b обнаружена молекула под названием диметилсульфид, на основании чего высказано предположение о существовании присутствия углеродсодержащих молекул, в том числе метана и углекислого газа в присутствии аммиака, что связывается с наличием водного океана под атмосферой богатой водородом. Планета в 8,6 раза массивнее Земли, вращается вокруг холодной карликовой звезды K2-18, находится в 120 световых годах от Земли [47].

Другой не менее значимый факт влияния микроорганизмов на экологию техногенных ландшафтов – это участие их в образовании летучей ртути. Высокое содержание металла обнаружено над хранилищами сульфидных отходов переработки золото-полиметаллических руд и за их пределами их складирования в Западной Сибири [10, 12]. Доказано, что количество ртути значительно усиливается в присутствии тиосульфата, который выполняет двойную роль, повышая растворение ртути за счет комплексообразования металла и обеспечивая дополнительный метаболический субстрат для тионовых бактерий [44]. Проявление сопряжённого абиотически-биотического механизма превращения Hg (II) в Hg (0) в сульфидных субстратах с участием нейтрофильных хемосинтезирующих бактерий не исключено в сульфидных отходах рудообогащения Сибири. Содержащаяся в минеральном суб-

страте ртуть может представлять собой недооцененный источник газообразной элементарной ртути, которая мигрирует в окружающую среду, усугубляя уже существующий набор экологических проблем в районах активного функционирования предприятий горнодобывающей и металлургической промышленности. Роль микробной компоненты в образовании летучей ртути в ТГ пока до конца не изучена.

Остаются открытыми вопросы участия микроорганизмов в миграции мышьяка. Как известно, биогеохимия мышьяка сложна и включает в себя различные процессы адсорбции и десорбции. В окислительных условиях мышьяк может высвобождаться из пирита или оксидов железа, особенно при повышенном уровне pH, что имеет место в ТГ, особенно в аридной зоне. Проблема заключается в том, что в отходах рудопереработки, складированных в карты хранения на территории Республики Тыва, часть мышьяка (до 20 %) представлена в форме арсенидов металлов, не разложившихся в процессе выщелачивания [14]. Теоретически мышьяк должен был связаться с аммиачно-карбонатным комплексом и перейти в нерастворимое соединение, но в реальности существенная часть соединений мышьяка оказалась представленной его 3-х валентной формой, которая образует с водой растворимые высокотоксичные соединения. Более того, повышенные содержания мышьяка в поровых растворах шламов присущи верхним горизонтам хранилищ. По этой причине мышьяк особенно опасен в период снеготаяния и обильных дождей, поскольку транспортируется за пределы карт хранения отходов в сторону расположения водотока и населенных пунктов.

Считается, что микроорганизмы являются основными движущими силами, которые приводят к преобразованию различных форм мышьяка [48].

Трансформационные свойства As включают окисление-восстановление, метилирование и деметилирование, органическое хелатирование, поверхностную адсорбцию и диссоциацию, а также соосаждение ионов. Восстановление, деметилирование органического мышьяка и диссоциация адсорбированного As образуют высокотоксичный As(III), что приводит к повышению подвижности и токсичности элемента, в то время как окисление, метилирование, органическое связывание и соосаждение мышьяка образуют менее токсичные/подвижные арсенаты, летучий мезатилмышьяк (например, DMA и TMA), и остаточный сульфид As. Биоутечивание мышьяка привлекает внимание исследователей с целью углубления знаний в области биогеохимии и охраны окружающей среды, использования процесса в биоремедиации, в том числе с участием микроорганизмов [46].

Сообщается, что почти все микроорганизмы обладают геном устойчивости к мышьяку [49]. Некоторые виды бактерий используют мышьяк для энергетических нужд, используя арсенаты в качестве доноров электронов и производя арсенаты. Существует мнение, что на протяжении истории фотосинтезирующие организмы производили арсенаты, которые позволяли бактериям, восстанавливавшим их, выживать.

В этой связи, исследования метаболических реакций микроорганизмов-первопоселенцев ТГ «техноген-

ных месторождений» [6], заслуживают особого внимания. Их роль в проявлении негативных и позитивных последствий колонизации ТГ изучена недостаточно. Учитывая неизбежный рост потерь почвенно-растительных покровов в ходе добычи и переработки полезных ископаемых, особенно полиметаллических руд, метаболическую активность микроскопического населения ТГ следует принимать во внимание.

К настоящему времени суммарный удельный вес в процессе почвенных потерь с участием горнодобывающей и металлургической промышленности достиг 80 % от почти 3 тыс. га земель, нарушаемых ежегодно в Сибири [4]. Это объясняется высоким спросом на минеральное сырьё. При этом производство тонны черного металла сопровождается получением до 17 т отходов, цветных и благородных металлов – до 100 т [15], что требует постоянно новых земель отчуждения под их складирование.

В России общая площадь таких земель, уже занятых шламонакопителями, хвостохранилищами, насыпными отвалами отходов, достигла 1 тыс. км². В них содержатся в высокой концентрации цветные металлы, тяжёлые (Cu, Zn, Pb, Ni, Sn, Cr, Hg) и драгоценные (Au, Ag, Pt), а также полуметаллы (металлоиды): Si, As, Sb, B, Ge, Te. Наблюдается новообразование минералов Pb, Cu, Fe [25], вторичное золотое обогащение [26]. Отмечается, что площадь, подверженная техногенному загрязнению, в 10-15 раз превышает площадь, занимаемую самими ТГ. В Западной Сибири (Кемеровская обл.) ветровое загрязнение пылевыми наносами зарегистрировано в пределах 5-километровой зоны от расположения отходов Салаирского обогатительного комбината [5]. На прилегающую к хвостохранилищу территорию выносится более 3000 т пыли в год. В Южной Сибири мышьяк регистрируется в почвах в количествах, превышающих ПДК вокруг локаций хранения отходов (Хову-Аксинское месторождение) [20], в донных отложениях р. Енисей – на расстоянии 160 км от хранилищ [14]. Загрязнение компонентов природной среды в ходе транзита химических элементов с воздушными и водными потоками, в том числе с паводковыми, дражными и грунтовыми водами, обуславливает снижение запаса ценных минеральных ресурсов и в самих хранилищах ТГ.

Целесообразность вовлечения отходов производства полиметаллических концентратов в хозяйственный оборот доказана многолетней практикой во многих странах мира. Например, в сырьевом балансе США и Японии они достигают 26%, у большинства экономически развитых стран Европы этот показатель колеблется в пределах 16-20%, в СССР он составлял 15%, в современной России – не превышает 10% [15].

Ослабление негативных последствий долговременного нахождения ТГ на дневной поверхности ожидается в результате применения природоподобных технологий, необходимость развития которых высказана в 2023 году Президентом РФ [23]. При разработке таких технологий необходимо учитывать активность микроорганизмов, которые вовлекаются в биогеохимические процессы, в том числе тех, которые способствуют восстановлению или поддержанию механиз-

мов самоочищения и адаптации любой живой системы. Для природоподобных технологий, в том числе ориентированных на создание защитных систем с применением почвоподобной компоненты, где могут проявляться признаки почвоподобия и, следовательно, биогенные свойства, могут быть использованы аборигенные виды микроорганизмов, способные проявлять детоксикационную, аккумуляционную, цементирующую способность. Такие свойства микроорганизмов используются в биоремедиации и биогеотехнологиях металлов, в частности, при их извлечении микробно-индуцированным осаждением.

Микробно-индуцированное осаждение карбонатов кальция активно внедряется в практику закрепления техногенных песков в дальнем зарубежье [23, 31, 37, 38, 50]. В России микробно-индуцированное осаждение кальция рекомендовано для защиты песков в резко континентальном аридном климате Южного Приаралья [17], для цементирования техногенных грунтов в Пермском крае [24]. Ранее, на Украине, для укрепления техногенных песков отходов агломерации железной руды использовали водоросли [27].

Применительно к ТГ, складированным в прошлом веке, целесообразно использование местных видов цианобактерий и диатомей, в качестве одного из природных компонентов природоподобных технологий защиты поверхности. Эти виды уже прошли предадаптацию к повышенным концентрациям токсичных элементов благодаря развитию в экосистемах, расположенных в пределах исходных месторождений. Не исключено, что цианобактерии реализуют, сохранившись с давних времён аноксигенный фотосинтез в случае избытка в среде обитания серы и мышьяка, цианобактерии и диатомовые водоросли – гетеротрофизм на фоне дефицита органических соединений углерода, диатомеи – синтез и полный гидролиз мочевины, обеспечивающий им восполнение энергии и подщелачивание среды, окружающей клетки. Однако многие аспекты развития фотогетеротрофных микроорганизмов в ТГ отходах неприродного происхождения остаются не раскрытыми. Процесс формирования биогенности почвы чрезвычайно длителен и соизмерим с геологическими периодами, это очень уязвимый природный ресурс – настоящая «шагреневая кожа» планеты [19]. Поэтому отбор микроорганизмов для эффективных природоподобных технологий экранирования ТГ не прост, он неизбежно должен учитывать особенности развития микроорганизмов ранних этапов первичного почвообразования, протекающего в экстремальных условиях.

Наши сегодняшние и будущие комплексные работы направлены на изучение биогеохимической обстановки в ТГ неприродного генезиса. Цель данной работы – представить новые сведения о жизнедеятельности цианобактерий и диатомей *in situ* в экстремальных местообитаниях техногенных ландшафтов, а также информацию об аккумулировании ими химических элементов, в том числе токсичных (на примере техногенных грунтов гумидной и аридной зоны Сибири, с применением СЭМ).

Материалы и методы

Объектами исследований были ТГ, представляющие собой многолетние отходы рудообогащения, расположенные в разных природных зонах и отличающиеся по происхождению. Одна группа ТГ сформирована в прошлом веке отходами цианирования сульфидных золото-полиметаллической специализации руд в пределах Западной Сибири (Кемеровская обл.) в гумидной зоне: Урское рудное поле (Ново-Урское месторождение) и Салаирское рудное поле (месторождение Талмовские Пески). Другая группа ТГ представлена отходами выщелачивания аммиачно-карбонатными растворами сульфоарсенидных руд, складированных в карты хранения в пределах Хову-Аксинского месторождения в аридной зоне Южной Сибири (Республика Тыва). Все объекты не заселены высшей растительностью, внешне представляют собой безжизненные минеральные субстраты.

Пробы для микробиологического и минералогического анализа отбирали с поверхности ТГ летом 2021 г. Они представляли собой монолиты размером 3 x 4 x 2 см. Затем в лабораторных условиях пробы заливали эпоксидной смолой, выполняли пришлифовки алмазными пастами по аналогии с алмазными для последующего просмотра с применением СЭМ ИНГГ СО РАН. СЭМ приобретён в фирме TESCAN MIRA 3LMU (Tescan, Чехия). Его энергетическим спектрометром произведён в фирме OXFORD (Oxford Instruments, Великобритания), функционирует в режимах вторичных и обратно-рассеянных электронов при различных увеличениях (ускоряющее напряжение электронного пучка 20 кВ, ток зонда 1,5 нА, время набора спектров – 20 с, размер пучка – 1 мкм). Наше рабочее увеличение объектов не превышало 1500 раз.

Визуализация минералов и жизнедеятельных особей сопровождалась определением в них содержания химических элементов. Для этого использовали установку OXA-8230 (Jeol Ltd, Япония) с ускоряющим напряжением 20 кВ и током микрозонда 70 нА, (микрорентгеновского спектра). Результаты содержания элементов (в массовых, %) фиксировали на экране монитора. Использованная техника занимает лидирующее положение в геологии, медицине, гидробиологии, палеомикробиологии, почвоведении и других науках. Следует сказать, что в текущем году исполняется 110 лет, как метод шлифов был впервые предложен Б.Б. Поляновым в почвоведении для определения минералогического состава почв. Широкое применение метод нашёл после организации в 1944 г. лаборатории минералогии почв в Почвенном институте АН СССР.

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что все пробы ТГ, представляющих собой отходы выщелачивания сульфидных полиметаллических руд цианидами в гумидной зоне и сульфоарсенидных руд аммиачно-карбонатными растворами – в аридной зоне, обитаемы. В них присутствуют жизнедеятельные цианобактерии и диатомеи. Так, в ТГ гумидной зоны цианобактерии представлены колониями, которые образуются многокле-

точными нитевидными особями, трихомы которых плотно прилегают друг к другу, образуя прочные группировки особей. Они представлены видами родов *Microcoleus*, *Phormidium*. Такие колонии принадлежат видам с узкими трихомами, в них идентифицируются гормогонии (рис. 1 / fig. 1), способные осваивать новые микрониши. Тяжи нитей обладают механическими свойствами, обычно проявляя себя как вязкоупругие материалы. Однако до сих пор неясно, каким образом нити самоорганизуются в коллективные структуры.

Другая группа колоний цианобактерий представлена многоклеточными нитевидными особями, но объединёнными слизистыми экзометаболитами. В этой группе колонистов присутствуют структуры с общей слизью, например, представленные особями *Schizothrix* (рис. 2 / fig. 2), а также особи с индивидуальным продуцированием слизи, которая прочно соединяет особи друг с другом в колонии (рис. 3 / fig. 3). Колониальный образ жизни в экстремальных условиях имеет определённую выгоду, особи в колониях наиболее защищены от внешнего воздействия, а также избытка ультрафиолета и других абиотических факторов. Слизистые метаболиты способствуют движению особей и их гормогониев по поверхности минеральных частиц путём скольжения. Предполагается, что скольжение зависит от движущей силы, создаваемой сообществом клеток за счёт расширяющихся сил, вызванных ростом клеток внутри колонии в присутствии поверхностно-активных веществ, которые уменьшают трение между клетками и минеральной поверхностью. Разные виды таксиса – способности двигаться к раздражителям или от них позволяет слизистым колониям сохраняться, размножаться, осваивать новые локусы обитания.

Обнаруженные диатомовые водоросли представлены одиночными особями с толстым кремнезёмистым панцирем и у особи рода *Surirella* – с выраженным слоем слизи вокруг него (рис. 4 / fig. 4). Помимо слизеобразования виды этого рода способны к вращательному движению.

Слизистые экзометаболиты, окружающие нитчатые цианобактерии и одиночные клетки диатомей, по литературным данным, содержат высокополимерные соединения, преимущественно полисахариды, уроновые кислоты, белки. Полисахариды являются основными местами хранения энергии, кислотные свойства слизи обеспечивают гелеобразование [3]. У цианобактерий полисахариды включают маннозу, рибозу, глюкозу, ксилозу, глюкороновую килоту и другие соединения [11]. У диатомовых водорослей полисахариды представлены полимером глюкороновой кислоты – полиуронидом, 1,4- α -D-галактуроновой кислотой, 1,4- β -глюкуроновой кислотой, 1,4- β -D-маннуроновой кислотой [42]. Диатомеи имеют плотную слизь, цианобактерии – расплывчатую, хрящеватую. У многих представителей *Nostocales* она легко отделяется, у других, в частности у видов родов *Calothrix*, *Lyngbya*, *Phormidium*, *Tolyphothrix*, *Myxosarcina* и др., сохраняются вокруг организмов практически пожизненно [11].

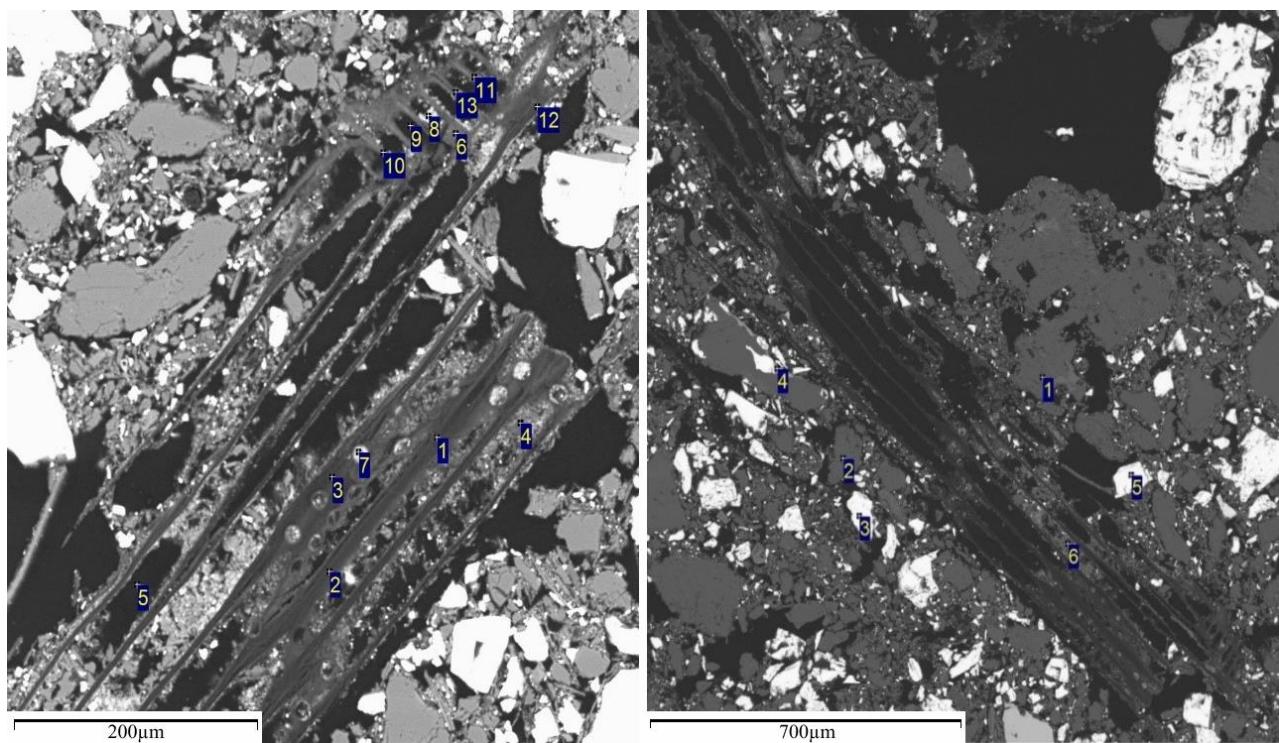


Рис. 1. Колонии нитевидных цианобактерий
Fig. 1. Colonies of filamentous cyanobacteria

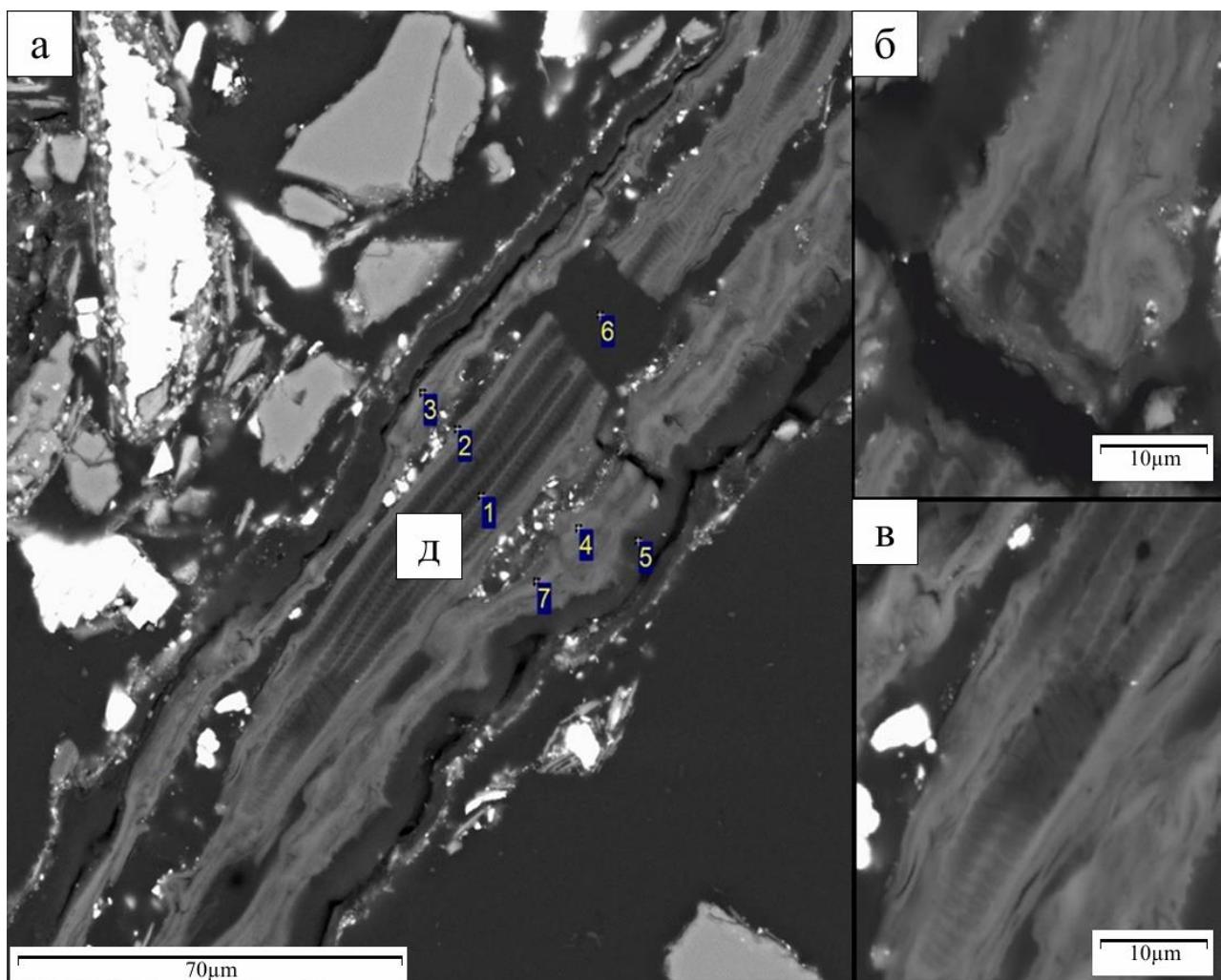


Рис. 2. *Schizothrix* sp. (а), увеличенные клетки трихомов (б, в),
расположение точек определения химических элементов (д)

Fig. 2. *Schizothrix* sp. (a), enlarged cells of trichome (б, в), location of the chemical element detection points (д)

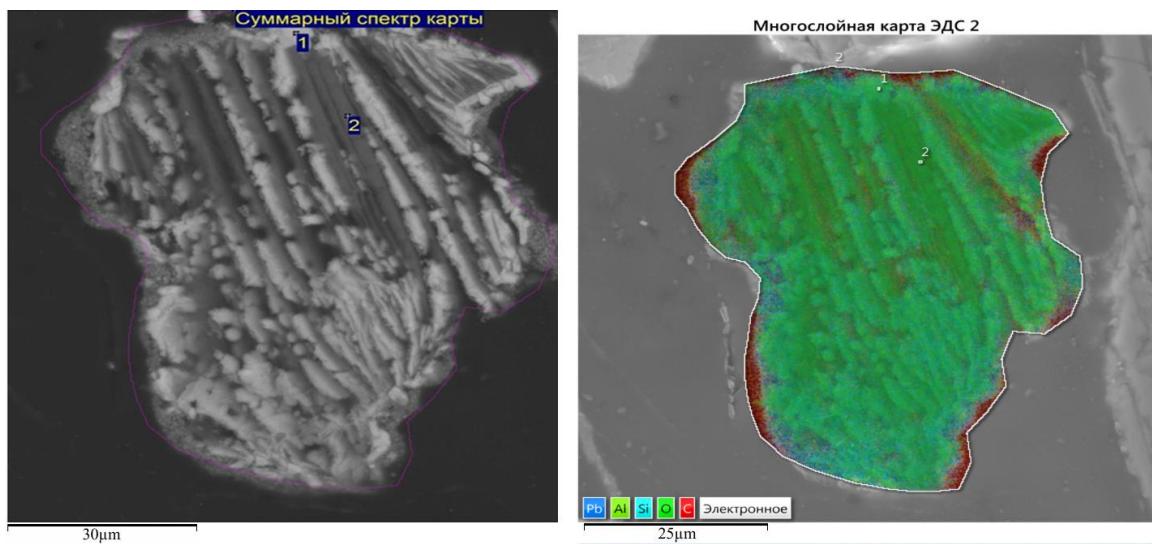


Рис. 3. Вид слизистой частично фоссилизованной колонии цианобактерии и её спектральное изображение
 Fig. 3. View of a partially fossilized cyanobacterium colony and its spectral image

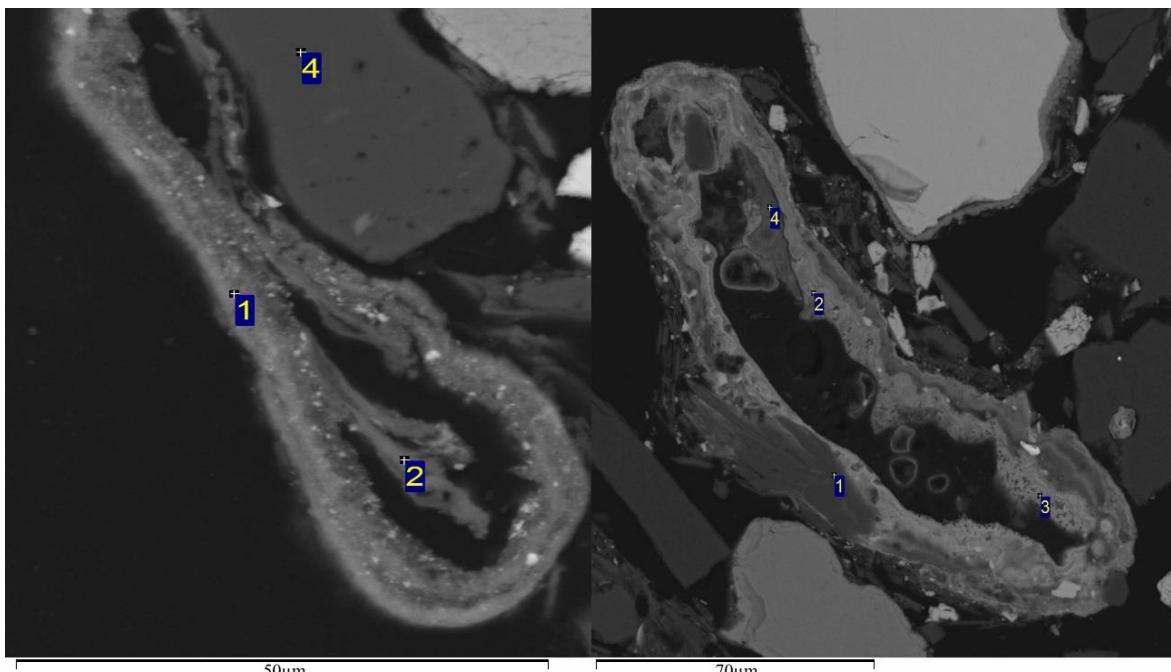


Рис. 4. Диатомеи: а – *Surirella spiralis* со слизью, б – *Eunotia* sp.
 Fig. 4. Diatoms: a – *Surirella spiralis* with slime, b – *Eunotia* sp.

Большинство экзополисахаридов цианобактерий имеет анионную природу из-за присутствия уроно-вых кислот и/или других заряженных групп, таких как пируват или сульфат [32]. В этой связи, положительно заряженные ионы некоторых металлов и металлоидов прочно закрепляются внутри отрицательно заряженных слизей. В дальнейшем их судьба может быть разной.

Химический анализ слизей жизнедеятельных микроорганизмов в пробах ТГ показал, что они содержат широкий набор элементов. У цианобактерии рода *Schizothrix* (согласно точкам определения), представленных выше (рис. 2д / fig. 2д), в слизи преобладает большинство металлов по сравнению с трихомами (табл. 1 / tabl. 1). В слизи обнаружены наибольшие значения Са, а также ионы Ва и Аl. Можно предположить, что внеклеточные аморфные карбонаты кальция депо-

нируются в слизях и цитозоле цианобактерий в качестве хранилища неорганического С и/или буфера pH. Такая стратегия выживания обеспечивает им развитие в окружении сульфидов и сульфатов, обуславливающих закисление среды обитания. Помимо этого, транзит Аl и Ва в слизистый чехол сопровождается ограничением их подвижности, поскольку в цитозоле особей эти элементы не зарегистрированы.

Внеклеточное осаждение Pb, Al, Fe, P, S зафиксировано в слизистой части колонии другой цианобактерии (рис. 3 / fig. 3), где свинец преобладает (табл. 2 / tabl. 2). При этом в цитозоле присутствуют Si, Al, K и Ва. Такая иммобилизация металлов, в том числе токсичных, свидетельствует о высокой биоминерализации особи, что хорошо заметно на спектральном изображении (рис. 5 / fig. 5). Мы предполагаем, что в таком случае колония подвергается частичной фоссилизации.

Таблица 1

**Химический состав цианобактерии *Schizothrix* sp.
по данным микрозондового анализа, мас. %*, точки (1-7) определения элементов в колонии**

Table 1

**Chemical composition of cyanobacteria *Schizothrix* sp.
according to microprobe analysis data, wt. %*, points (1-7) of determination of elements in the colony**

№ точки определения // No. of the point of definition	Показатель // Indicator								
	Al	Si	P	S	Cl	K	Ca	Fe	Ba
1			0,28	1,12	0,53		0,11	4,91	
2	0,15	0,45	0,41	1,85	0,33	0,1	0,18	7,16	1,2
3		0,21	0,49	2,17	0,18	0,13	0,27	9,51	0,77
4			0,91	3,79		0,08	0,24	14,51	0,22
5		0,21	0,17	0,91	0,17		0,18	2,23	
6		0,15		0,21	0,71			1,15	
7		0,09	0,78	3,62		0,07	0,26	12,87	

*Примечание: жирным шрифтом выделены значения накопления элементов в слизи.

*Note: the values of the accumulation of elements in the mucus are highlighted in bold.

Таблица 2

**Химический состав частично фоссилизированной колонии цианобактерии
по данным спектрального анализа, мас. %*, точки (1-2) определения элементов**

Table 2

**Chemical composition of a clock-fossilized cyanobacterium colony
according to spectral analysis, wt. %*, element identification points (1-2)**

№ точки определения // No. of the point of definition	Показатель // Indicator								
	Mg	Al	Si	P	S	K	Ca	Fe	Ba
1		9,76	0,49	7,27	2,32	0,25	0,18	4,64	
2	0,72	16,33	20,4		0,25	6,56		0,97	2,09

*Примечание: жирным шрифтом выделены значения накопления элементов в жизнедеятельных трихомах.

*Note: the values of accumulation of elements in vital trichomes are highlighted in bold.

В составе слизи диатомеи *Surirella spiralis* обнаружено присутствие жизненно необходимых и физиологически не значимых элементов (табл. 3 / tabl. 3). Внутри клетки диатомеи присутствует Fe, Zn, Pb, Si, Al, Ba. Можно предположить, что в кислой среде обитания, как известно, неблагоприятной для диатомей, их жизнедеятельность усугубляется высоким содержанием токсичных металлов. Аморфный кремнезём панциря и слизь слабо защищают клетки от транзита в них металлов.

Следует также сказать, что развитие цианобактерий и диатомеи происходит в окружении кристаллического барита (рис. 6 а-в / fig. 6 а-в). Кристаллы различаются по составу химических элементов. В одних случаях преобладает Ba на фоне убывания доли Si, S, Fe (рис. 6а / fig. 6а), в других – Ba лидирует на фоне снижения доли S, Ca, Fe (рис. 6в / fig. 6в). При этом содержание Ba в кристаллах превышает таковое в окружающей минеральной массе в десятки раз. Микробиологический анализ проб ТГ, образованных отходами выщелачивания сульфомышьяковистых полиметаллических руд в аридной зоне на горной территории Республики Тыва, показал, что в них развиваются цианобактерии и диатомеи, производящие обильную слизь (рис. 7 / fig. 7). При этом цианобактерии присутствуют в колониальной форме. Колонии образуют как одиночные особи, так и многоклеточные нитевидные. В горной местности на высоте расположения хранилищ ТГ около 1000

м над уровнем моря в условиях аридизации и отсутствия высших растений наблюдаются высокие концентрации ультрафиолета и дефицит влаги.

Производство экзометаболитов обеспечивает микроорганизмам сохранность от высокой инсолиации и пересыхания среды обитания. Помимо слизи в защите колоний могут участвовать мелкодисперсные частицы железа и кремнезёма, взвешенные в поровых водах, а в будущем – по мере формирования биогенно слаборазвитых почв – гуминовые кислоты. Установлено, что в моделируемых, геохимических условиях взвешенные в воде осадки оксигидроксида железа с кремнием, поглощали до 70% бактерицидного ультрафиолетового излучения и смягчали ультрафиолетовый стресс у прокариот [8]. Помимо них цианобактерии могут проявлять механизмы противодействия повреждению ультрафиолетовым излучением, такие как восстановление ДНК, детоксицирующие ферменты, пигменты и солнцезащитные молекулы, поглощающие ультрафиолетовое излучение. Важную роль в защите клеток от радиации играет синтез УФ-поглощающих/экранирующих соединений, таких как микоспириноподобные аминокислоты и скитомелин [40].

Анализ содержания химических элементов в обнаруженных жизнедеятельных колониях одноклеточных цианобактерий р. *Gloeocapsa* sp. и *Microcoleus* sp. показал, что в них присутствуют разнообразные металлы и металлоид As (табл. 4, 5 / tabl. 4, 5).

Таблица 3

Химический состав слизи диатомеи *Surirella spiralis*.
по данным микрозондового анализа, мас. %*, точки (1-2) определения элементов

Table 3

The chemical composition of the mucus of *Surirella spiralis*.

according to microprobe analysis data, wt. %*, element identification points (1-2)

№ точки определения // No. of the point of definition	Показатель // Indicator									
	Na	Al	Si	S	Ca	Cr	Fe	Zn	Ba	Pb
1		1,86	5,14				19,44	6,27	2,75	4,22
2	1,46	0,58	8,53	1,45	1,67	0,48	13,31	6,92		5,57

*Примечание: жирным шрифтом выделены значения накопления элементов в слизи

*Note: The values of the accumulation of elements in the mucus are highlighted in bold

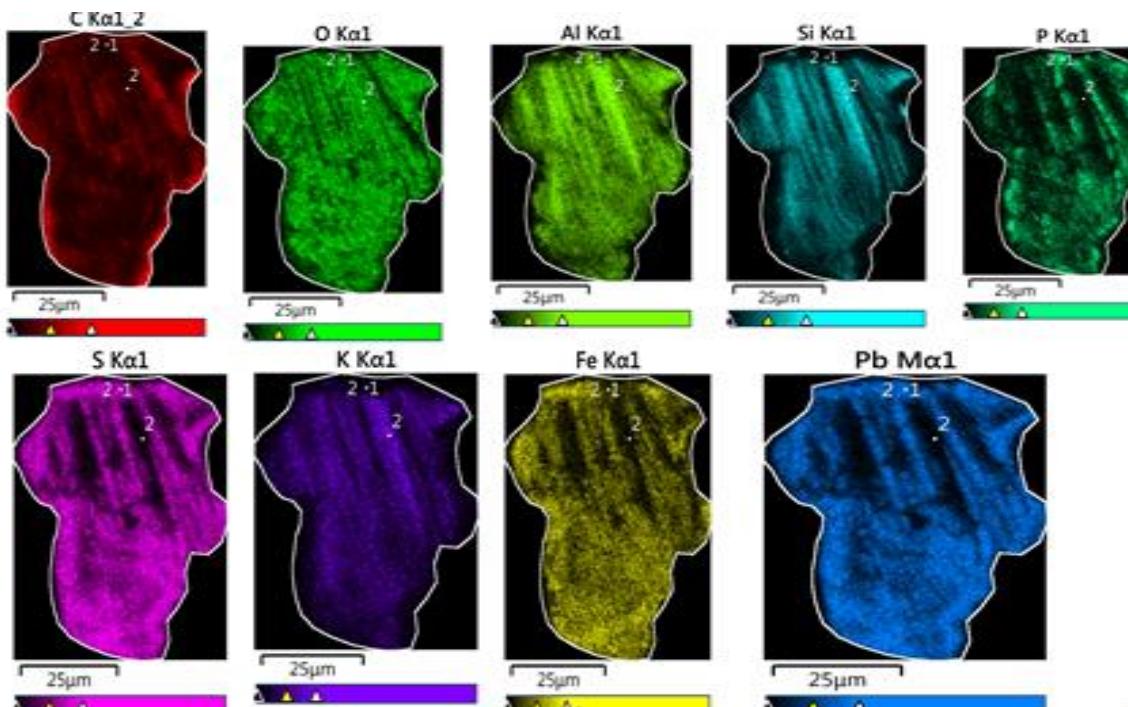


Рис. 5. Спектральное изображение химического состава колонии
Fig. 5. Spectral image of the chemical composition of the colony

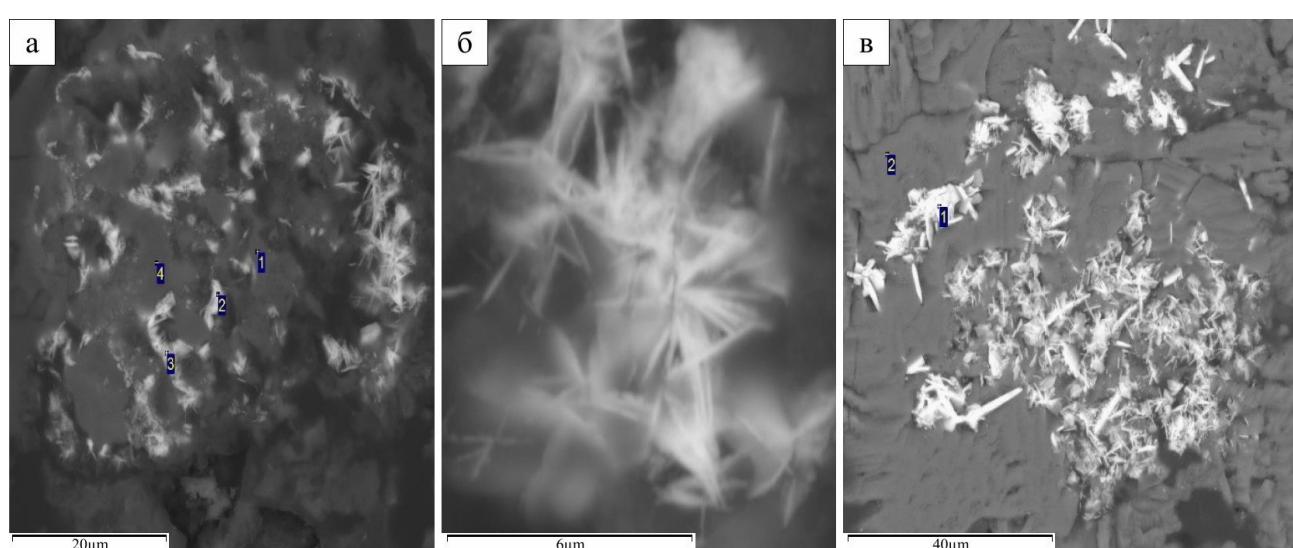


Рис. 6. Кристаллические варианты барита (Ново-Урское месторождение-НУМ);
точки (1-2) определения элементов в объекте

Fig. 6. Crystalline variants of barite (Novo-Urskoye deposit-NUM);
points (1-2) of determination of elements in the object

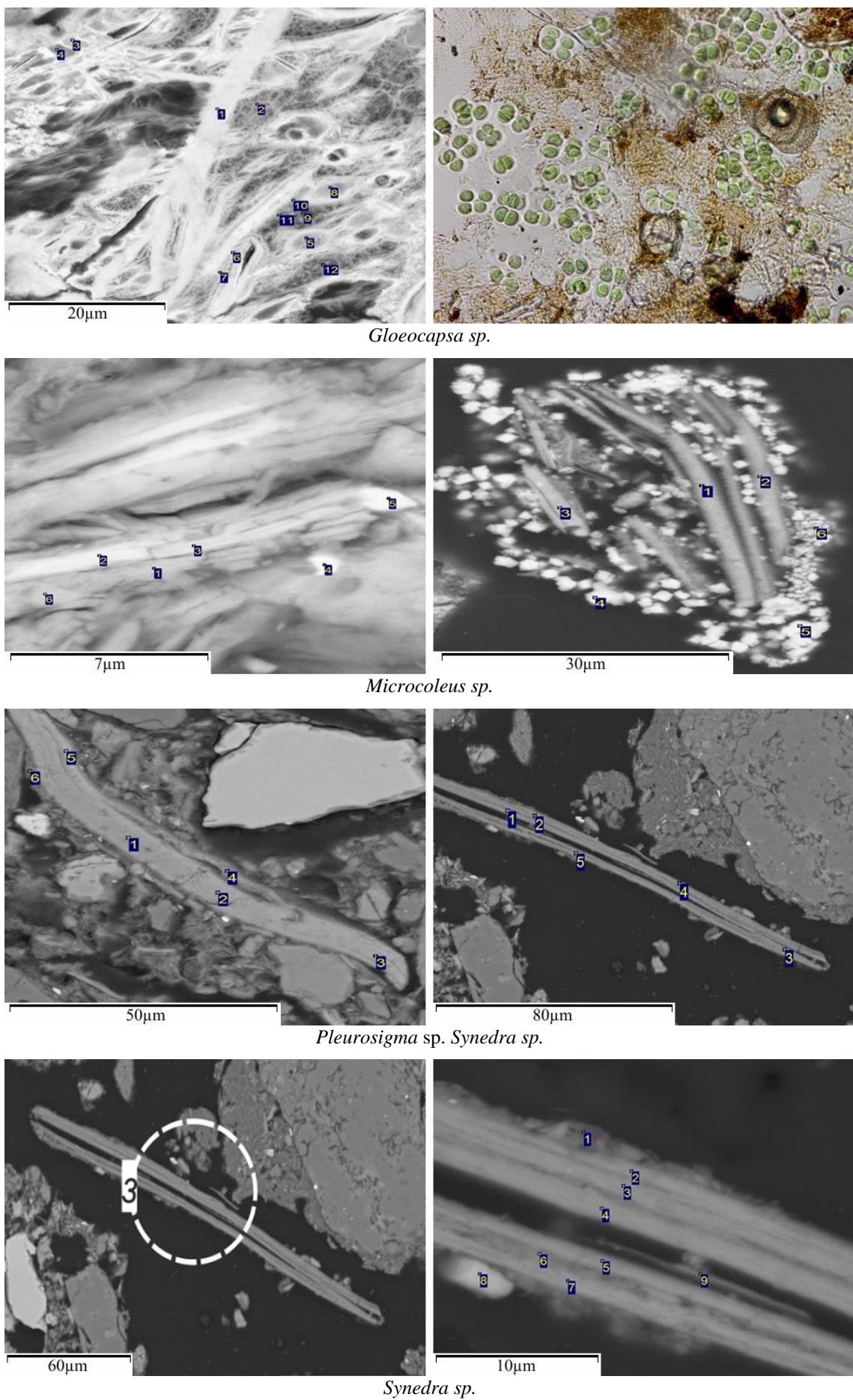


Рис. 7. Слизистые цианобактерии диатомеи
Fig. 7. Mucous cyanobacteria and diatoms

Таблица 4

Химический состав *Gloeocapsa* sp.
по данным микрозондового анализа, мас. %*, точки (1-12) определения элементов

Table 4

Chemical composition of *Gloeocapsa* sp.
according to microprobe analysis data, wt. %*, points (1-12) of determination of elements

№ точки определения // No. of the point of defini- tion	Показатель // Indicator										
	Mg	Si	Cl	Ca	Mn	Fe	Co	Ni	Cu	Zn	As
1	1,81			3,8	0,31	7,14	6,35	5,7	0,67		27,8
2	1,19		0,11	2,56	0,17	3,97	5,9	3,15	0,38		18,07
3	0,9	0,16		6,29	0,15	5,59	6,7	4,08	0,76		23,43
4	0,98			4,82	0,17	4,86	5,78	3,49	0,71		19,17
5	1,43			3,27	0,17	5,7	6,05	4,45	0,53		21,69
6	1,6			3,66	0,28	6,28	7,15	5,36	0,66		26,28
7	1,23			3,94	0,2	6,08	7,64	4,96	0,57	0,36	25,45
8	1,49			3,25		5,4	5,35	4,51	0,67		21,36
9	0,55		0,13	2,61		3,86	4,8	2,88	0,34		13,67
10	1,69			3,89	0,29	6,11	6,76	4,85	0,64		24,94
11	1,09	0,2	0,1	3,24		6,12	6,12	3,92	0,46		19,29
12	0,73		0,13	2,63	0,17	4,98	4,98	2,81	0,39		14,26

***Примечание:** жирным шрифтом выделены значения накопления As слизью цианобактерией.

***Note:** the values of As accumulation by mucous cyanobacteria are highlighted in bold.

При этом в живых клетках колонии р. *Gloeocapsa* sp. его количество превышает таковое в слизи (табл. 4 / tabl. 4). Не исключено, что его цианобактерии используют для осуществления аноксигенного фотосинтеза. Такое явление было обнаружено, в высокогорном озере Моно на востоке американского штата Калифорния [35]. Оно было вызвано высокими концентрациями сульфидов и солей мышьяковистой кислоты. Существует мнение, что именно с участием таких доноров электронов мог начаться процесс аноксигенного фотосинтеза на Земле, а оксигенный фотосинтез, который снабжает другие формы жизни способствует азотфиксации, которая обеспечивается присутствием Ca и Mg. Присутствие железа в колониях, вероятно, способствует защите от действия ультрафиолета.

Экспериментально доказано, что увеличение времени воздействия низких доз As⁵ и As³ способствует адаптации современных цианопрокариот и позитивно отражается на восстановлении роста и биохимических параметрах [39].

Диатомовые водоросли, представленные в ТГ аридной зоны р. *Pleurosigma* sp. и р. *Synedra* sp. (рис. 7 / fig. 7) относятся к подвижным формам, чему способствует слизь. В ней, как внутри клеток наблюдалась иммобилизация широкого набора химических элементов (табл. 6, 7 / tabl. 6, 7). Но As отсутствовал.

Не исключено, что эти организмы проявили стратегию защиты от мышьяка, которая включают усиление регуляции транспортеров, связанных с выведением вредных соединений из клетки, и белков, участвующих в синтезе глутатиона для хелатирования внутриклеточного мышьяка, что установлено ранее в ходе транскриптомного и биохимического анализа [43].

Анализ минералогического состава в среде обитания цианобактерий и диатомей показал, что в ней присутствуют кристаллические формы мышьяковистых минералов (рис. 8 а, б / fig. 8 а, б). В их составе преобладает As: 25,9-26,9 мас. % (рис. 8 а / fig. 8 а), и 26,7-26,8 мас. % (рис. 8 б / fig. 8 б).

Сопутствующие элементы различаются по составу и содержанию. Ниже приводятся два варианта кристаллов: в одном присутствуют (в порядке убывания) As, Mg, Ni, Co, Cu, Ca, Mn, Fe, в другом – As, Mg, Co, Ni, Cu, Al, Si, Ca, Mn, Fe.

Не исключено, что зарождение минералов обусловлено испарительным эффектом и микробиологическими процессами. Биогеохимия мышьяка сложна и включает в себя различные процессы адсорбции и десорбции. В окислительных условиях мышьяк может высвобождаться из пирита или оксидов железа, особенно при повышенном уровне pH, что имеет место в ТГ аридной зоны. Его высокая иммобилизация происходит в слизистых колониях. Учитывая, что продуцирование слизистых экзометаболитов – процесс чрезвычайно энергозатратный, на него расходуется до 70% энергии всего запаса фотосинтеза [30], можно предположить, что важную роль в формировании АТФ играет как традиционный фотосинтез (оксигенный), так и аноксигенный, с участием арсенитов, и сульфидов, поставщиков электронов. Не исключено также, что неорганический мышьяк, присутствующий в слизях, частично подвержен хелатированию и мета-болизирован в процессе метилирования в цитозоле с образованием органических соединений мышьяка, что обеспечивает его присутствие практически в нетоксичной для биоты форме [29].

Таблица 5

Химический состав *Microcoleus* sp.
по данным микрозондового анализа, мас. %*, точки (1–6) определения элементов

Table 5

Chemical composition of *Microcoleus*
according to microprobe analysis data, wt. %*, points (1-6) of determination of elements

№ точки определения // No. of the point of definition	Показатель // Indicator													
	Mg	Al	Si	S	Ca	Cr	Mn	Fe	Co	Ni	Cu	As	Sr	Ba
1	15,55		0,78	0,15	0,82		0,22	0,93	2,92	1,59	1,7	28,83		
2	9,93		0,41		0,71		0,32	2,19	4,63	9,68	0,83	25,48		
3	13,36		0,9	0,14	1,51		0,16	1,73	3,37	4,78	1,49	28,6		
4	12,78	0,57	1,44		1,03	0,26	0,39	2,77	2,16	0,76	1,52	16,86		
5	6,38	7,13	2	0,23	1,62			2,25	0,74	0,84	0,61	20,53	2,26	0,61
6	16,06		0,63		0,6		0,23	0,73	3,08	1,45	1,52	29,68		4,51

*Примечание: жирным шрифтом выделены значения накопления As цианобактерией.

*Note: the values of As accumulation by cyanobacteria are highlighted in bold.

Таблица 6

Химический состав *Pleurosigma* sp.
по данным микрозондового анализа, мас. %*, точки (1–6) определения элементов

Table 6

Chemical composition of *Pleurosigma* sp.
according to microprobe analysis data, wt. %*, points (1-6) of determination of elements

№ точки определения // No. of the point of definition	Показатель // Indicator												
	Mg	Al	Si	S	Cl	K	Ca	Ti	Mn	Fe	Co	Ni	Cu
1	4,36	7,41	15,81			2,8	0,99	0,57	0,35	16,6			
2	4,54	7,72	16,34			3,19	0,79	0,58	0,35	17,26	0,51	0,22	
3	4,37	8,17	17,08			4,52	0,56	0,51	0,37	17,13	0,29	0,25	
4	2,51	4,86	10,66		0,12	2,63	0,64	0,41	0,28	12,54			
5	4,16	7,26	15,5			3,57	0,61	0,52	0,37	15,93	0,43	0,2	0,23
6	1,18	10,76	19,47	0,1	0,12	0,99	0,64			3,14		0,45	0,28

*Примечание: жирным шрифтом выделены значения накопления элементов в слизи.

*Note: The values of the accumulation of elements in the mucus are highlighted in bold.

Таблица 7

Химический состав *Synedra* sp.
по данным микрозондового анализа, мас. %*, точки (1–9) определения элементов

Table 7

Chemical composition of *Synedra* sp.
according to microprobe analysis data, wt. %*, points (1-9) of determination of elements

№ точки определения // No. of the point of definition	Показатель // Indicator									
	Na	Mg	Al	Si	Cl	K	Ca	Ti	Fe	Ba
1	0,46	0,83	3,12	5,75	0,43	0,73	3,94		1,52	
2	0,55	1,31	10,97	17,67	0,18	5,53	0,97	0,18	2,8	
3	0,31	1,49	13,93	22,15		7,78	0,39		3,19	
4	0,34	1,57	14,96	24,34		8,13			3,22	
5	0,22	1,36	12,1	19,49	0,12	6,51	0,35	0,17	2,7	
6	0,33	1,44	12,39	20,81		7,14	0,9	0,15	3	
7	0,27	1,77	14,22	23,98		7,67	1,15	0,14	3,33	
8	0,61	6,96	5,42	22,55		1,4	7,5	0,26	10,13	
9	0,17	1,23	10,52	16,92	0,15	5,37	2,39		2,39	0,27

*Примечание: жирным шрифтом выделены значения накопления элементов в слизи.

*Note: The values of the accumulation of elements in the mucus are highlighted in bold

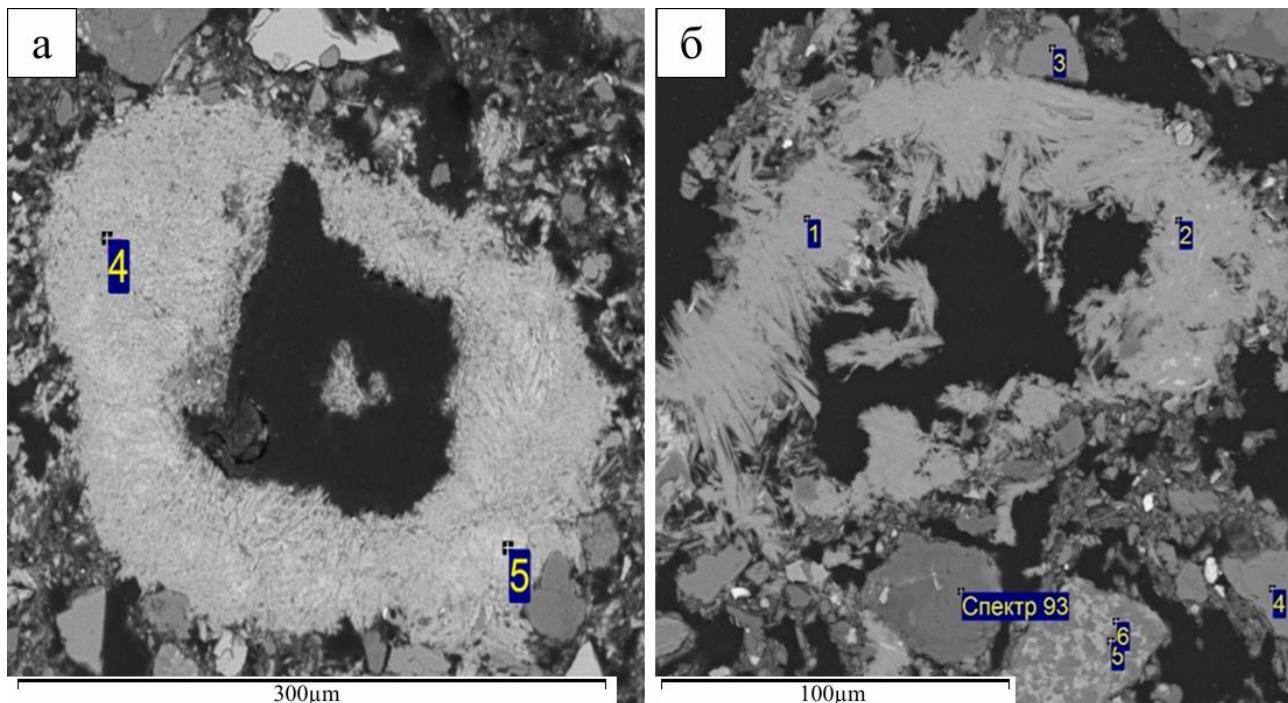


Рис. 8. Кристаллические мышьяковистые минералы (А, Б)

Fig. 8. Crystalline arsenic minerals (A, B)

Существует мнение, что такие свойства цианобактерий можно использовать в эффективном связывании токсичных элементов, в том числе мышьяка, для ускорения очистки экосистем [34]. В настоящее время для биоремедиации от мышьяка предлагаются сульфатредуцирующие бактерии [7]. Не исключено применение с этой целью штаммов цианобактерий, присутствующих в окружении мышьяка в экстремальных условиях Южной Сибири.

Заключение

Методом сканирующего электронного микроскопирования были изучены особенности биогенности ТГ, представляющие собой отходы переработки сульфидных золотосодержащих руд (гумидная зона Западной Сибири, климат резко континентальный) и сульфоарсенидных полиметаллических руд (холодная аридная зона горной территории, юг Сибири). Установлено, что в таких крайне экстремальных местообитаниях, каковыми являются токсичные хранилища ТГ, через десятилетия их пребывания на дневной поверхности, в оксигенном слое поселяются диатомовые водоросли и цианобактерии. Они обнаружены нами в жизнедеятельном состоянии, что обеспечивается формированием колоний с присутствием в большинстве случаев слизистых экзометаболитов. Химический состав слизей и талломов, определённый с помощью микрозондового (спектрального) анализа элементов, включает тяжёлые металлы и неметаллы, в том числе не являющиеся физиологически значимыми, относящихся к группе биотоксичных. Установлено, что в техногенных грунтах, представленных сульфидными отходами цианирования руд, диатомовые водоросли аккумулируют барий внутри клеток, цианобактерии в слизи. В сульфо-мышьяковистом субстрате цианобактерии иммобилизируют As внеклеточно и внутриклеточно. Предполагается, что мышьяк используется цианобактериями в аноксигенном фотосинтезе для получения

дополнительной энергии и азота путём фиксации из атмосферы. Диатомовые водоросли металлоид не содержат что, возможно, обусловлено их механизмами биохимической защиты. Дефицит трофического резерва диатомеи наряду с цианобактериями, способны компенсировать гетеротрофно [36], возможно, используя собственные экзополисахариды.

Установлено, что цианобактерии и диатомеи сохраняют жизнедеятельность в окружении не только растворённых химических элементов, но и в окружении кристаллических баритовых и мышьяковистых минералов. Не исключено, что причинами зарождения кристаллов являются испарительный эффект и микробиологические процессы.

Наши сведения о жизнедеятельности этих организмов в ТГ расширяют знания о крайне экстремальных местообитаниях, пригодных для их жизни. Ранее сообщалось, что диатомеи и цианобактерии обнаружены во льдах Арктики [18, 19] наряду с бактериями и вирусами [21], цианобактерии – в песках пустыни Атакама в Чили – одном из самых засушливых мест на Земле [33], где они используют не жидкую воду, а кристаллическую – из структуры минерала ангидрида. В жизнедеятельном состоянии цианобактерии и диатомеи обнаружены и в других малопригодных для жизни субстратах: песчаных дюнах, на поверхности застывшей вулканической лавы, гейзеритов, солонцов и др.

Изложенные результаты о биогенности ТГ могут быть использованы для характеристики ранних стадий почвообразования в экстремальных местообитаниях техногенных ландшафтов, учтены при разработке экологически безопасных способов консервации грунтов, создании природоподобных технологий эффективной биоремедиации почв, при моделировании процессов образования минералов.

Сведения об авторском вкладе

В.С. Артамонова – постановка задачи исследования, формулировка идеи статьи, работа с иностранными источниками, написание и научное редактирование статьи.

А.Ш. Шавекина – отбор проб в полевых условиях, подготовка монолитов для сканирующего электронного микроскопирования, определение химических элементов с применением микрозондового анализа, компьютерная обработка снимков.

Contribution of the authors

V.S. Artamonova – formulation of the research task, formulation of the idea of the article, work with foreign sources, writing and scientific editing of the article.

A.Sh. Shavekina – sampling in the field, preparation of monoliths for scanning electron microscopy, determination of chemical elements using microprobe analysis, computer image processing.

Список источников

1. Артамонова В.С., Бортникова С.Б. О жизнепригодности складированных отходов переработки сульфидных руд на ранних стадиях почвообразования // Антропогенная трансформация природной среды. 2024. Т. 10. № 1. С. 24-36. <https://doi.org/10.17072/2410-8553-2024-1-24-36>
2. Артамонова В.С., Бортникова С.Б., Хусаинова А.Ш. Бактерии и водоросли – участники первичного почвообразования на отходах полиметаллических руд // Экологическая и геохимическая деятельность микроорганизмов экстремальных местообитаний: материалы III Всероссийской конференции с междунар. участием. Улан-Удэ – Байкальск, 3-5 июля 2023 г. / отв. ред. Д.Д. Бархутова, О.П. Дагурова, Т.Г. Банзаракцева. СО РАН. Новосибирск: СО РАН, 2023. С.10-11.
3. Баулина О.И. Ультраструктурная пластичность цианобактерий. М.: Научный мир. 2010. 240 с. ISBN: 978-5-91522-166-5.
4. Белозерцева И.А., Гранина Н.И. Воздействие разведки, добычи и переработки полезных ископаемых на почвы Сибири // Фундаментальные исследования. 2015. № 10 (часть 2). С. 238-242.
5. Бортникова С.Б., Гаськова О.Л., Айриянц А.А. Техногенные озёра: формирование, развитие и влияние на окружающую среду. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2003. 120 с.
6. Бортникова С.Б., Гаськова О.Л., Бессонова Е.П. Геохимия техногенных систем. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2006. 169 с.
7. Брюханов А.Л., Хижняк Т.В. Использование сульфатредуцирующих бактерий в биоремедиации от тяжёлых металлов и металлоидов (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 2023. Т. 59. № 2. С. 133-149. <https://doi.org/10.31857/S0555109923020034>
8. Влияние УФ-излучения на рост цианобактерий в архее и оксигенация Земли. 2018 [Электронный ресурс]. URL: <https://dzen.ru/a/W5ET5gcew-CqYReO> (дата обращения: 30.03.2025).
9. Герасимова М.И., Строганова М.Н., Можарова Н.В., Прокофьева Т.В. Антропогенные почвы: генезис, география, рекультивация. Смоленск: Ойкумена, 2003. 268 с.
10. Горбатюк Е.А., Барановская Н.В., Жданов В.А. Особенности элементного состава *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim (rosaceae) на территории Ново-Урского хвостохранилища в Кемеровской области // Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг георесурсов. 2019. Т. 330. № 6. С. 116-125. <https://doi.org/10.18799/24131830/2019/6/2133>
11. Громов Б.В. Ультраструктура синезелёных водорослей. Л.: Наука, 1976. 91 с.
12. Густайтис М.А., Мягкая И.Н., Сарыгоол Б.Ю., Лазарева Е.В. Распределение ртути в донных отложениях водных объектов в зоне влияния Урского хвостохранилища (Кемеровская область) // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Геология. 2017. № 4. С.114-122.
13. Давыдов Д.А., Патова Е.Н., Шалыгин С.С., Вильнет А.А., Новаковская И.В. Проблема скрытого разнообразия цианопрокариот арктических территорий // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 1. С. 110-116. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-1-110-116>
14. Забелин В.И. Распределение токсичных элементов в природных и антропогенных средах на территории бывшего ГОКа «Тувакобальт» // Состояние и освоение природных ресурсов Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии. Эколого-экономические проблемы природопользования, 2016. Вып.14. (Отв. Ред. В.И. Лебедев). Изд-во: ФГБУУНТКОР СО РАН, Кызыл. 2016. С. 119-128.
15. Кашин В.И. Возвращение к прошлому. Доклад Заместителя Председателя ЦК КПРФ, Председателя Комитета ГД ФС РФ по природным ресурсам, природопользованию и экологии, академика РАН В.И. Кашина по проблеме использования техногенных месторождений. 2016. [Электронный ресурс]. URL: https://hkprf.ru/m/900/700/t/img/2016/03/e4a2b0_152853_1.jpg (дата обращения: 30.03.2025).
16. Ковда В.А. Основы учения о почвах. Книга 1. М.: Наука, 1973. 448 с.
17. Кондрашева К.В., Умрузаков А.А., Калёнов С.В., Меркель А.Ю., Черных Н.А., Слободкин А.И., Гаврилов С.Н., Давранов К.Д. Кальцинирующие бактерии в экстремальных экосистемах Южного Приаралья // Микробиология. 2023. Т. 92. № 3. С. 335-344. <https://doi.org/10.31857/S0026365622600869>
18. Кудрявцева В.А., Белевич Т.А., Житина Л.С. Видовой состав диатомовых водорослей во льду пролива Великая Салма Белого моря перед весенним цветением // Вестник Моск. ун-та. 2017. Сер. 16. Биология. Т. 72. № 2. С. 63-69.
19. Куприянов А.Н., Уфимцев В.И. «Шагреневая кожа» Земли. Природоподобные технологии рекультивации угольных отвалов // Наука из первых рук. 2023. № 4(98). С. 48-63.
20. Лебедев В.И. Хову-Аксинское месторождение арсенидных кобальтовых руд (Республика Тыва, Россия). Новые взгляды на проблему возобновления добычи и переработки // Геология рудных месторождений. 2021. Т. 63. № 3. С. 236-264. <https://doi.org/10.31857/S0016777021030059>
21. Сажин А.Ф., Романова Н.Д., Копылов А.И., Заботкина Е.В. Бактерии и вирусы в Арктическом льду

// Океанология. 2019. Т. 59. № 3. С. 373-382. <https://doi.org/10.31857/S0030-1574593373-382>

22. Розанов А.С., Мяжкая И.Н., Коржук Ф.В., Изотова Ф.Ф., Тощаков С.В., Лазарева Е.В., Пельтак С.Е. Микробные сообщества в веществе из потока рассеяния Урского хвостохранилища (Кемеровская обл., пос. Урск) // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: материалы Междунар. научной конференции. Севастополь, 13-18 сентября 2021 г. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ. 2021. С. 150-152. <https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-5-9>

23. О развитии природоподобных технологий в РФ: указ Президента РФ № 818 от 02.11.2023 г. [Электронный ресурс]. URL: <http://publication.pravo.gov.ru/document/0001202311020021?ysclid=m8770yx2a839676631> (дата обращения 13.03.2025).

24. Хмурчик В.Н., Максимович Н.Г., Середин В.В. Биотехнологии в инженерной геологии. Пермь: ПГНИУ, 2023. 196 с.

25. Хусаинова А.Ш., Бортникова С.Б., Гаськова О.Л., Волынkin С.С., Калинин Ю.А. Вторичные минералы Fe, Pb, Cu в сульфидсодержащем хвостохранилище: последовательность образования, электрохимические реакции и физико-химическая модель (Талмовские Пески, Салаир, Россия) // Russ. J. Earth. Sci. 2023. Т. 23. ES1006. <https://doi.org/10.2205/2023ES000810>

26. Хусаинова А.Ш., Калинин Ю.А., Бортникова С.Б., Гаськова О.Л. Минералы Au и Ag в хвостохранилище переработанных сульфидных руд (Салаир, Россия) // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2023. Т. 28. № 1. С. 27-39. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2023-28-1-27-39>

27. Чайка В.Е., Ластовец В.В. О возможности альгологического закрепления пылящих шламохранилищ горнообогатительных комбинатов Кривбасса в процессе их эксплуатации // VI съезд Украинского микробиологического общества: тезисы VI Украинского микробиологического общества. Донецк, июнь 1984 г. /отв. ред. В.В. Смирнов. Ч.1. Киев: Наукова Думка. 1984. С.151-152.

28. Юркевич Н.В. Техногенные экосистемы: динамика развития и ресурсный потенциал (на примере хранилищ отходов горнорудного производства в Кемеровской области и Забайкальском крае): Автoref. ... дис. докт. геол.-минер. наук: 1.6.4. Новосибирск, 2024. 36 с.

29. Bentley R., Chasteen T.G. Microbial methylation of metalloids: arsenic, antimony, and bismuth // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2002. Vol. 66. № 2. Р. 250-271. <https://doi.org/10.1128/MMBR.66.2.250-271.2002>

30. Bhatnagar M., Bhatnagar A. Diversity of polysaccharides in cyanobacteria. // Microbial diversity in ecosystem sustainability and biotechnological applications. Volume 1. Microbial diversity in normal & extreme environments. / In: T. Satyanarayana, B.N. Johri, S.K. Das (ed.). Singapore: Springer; 2019. pp. 447-496. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8315-1_15

31. Bian Z., Dong W., Ning Z., Song Y., Hu K. Recovery of terbium by *Lysinibacillus* sp. DW018 isolated from ionic rare earth tailings based on microbial induced calcium carbonate precipitation // Front. Microbiol. 2024. Vol. 15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1416731>

32. de Philippis R., Vincenzini M. Exocellular polysaccharides from Cyanobacteria and their possible applications // FEMS Microbiology Reviews. 1998. Vol. 22. № 3. Р. 151-175.

33. Huang W., Ertekin E., Wang T., Kruz L., Dailey M., Di Ruggiero J., Kisailus D. Mechanism of water extraction from gypsum rock by desert colonizing microorganisms // PNAS. 2020. <https://doi.org/10.1073/pnas.2001613117>

34. Ferrari S.G., Silva P.G., González D.M., Navoni J.A., Humberto J., Silva H.J. Arsenic tolerance of cyanobacterial strains with potential use in biotechnology // Rev. Argent. Microbiol. 2013. Vol. 45. № 3. Р. 174-179. [https://doi.org/10.1016/s0325-7541\(13\)70021-x](https://doi.org/10.1016/s0325-7541(13)70021-x)

35. Kulp T.R., Hoeft S.E., Asao M., Madigan M.T., Hollobaugh J., Fisher C., Stoltz J.F., Culbertson C.B., Miller L.G., Oremland R.S. Arsenic (III) Fuels Anoxygenic Photosynthesis in Hot Spring Biofilms from Mono Lake, California // Science. 2008. Vol. 321. №5891. Р. 967-970. <https://doi.org/10.1126/science.1160799>

36. Marella T.K., Bhattacharjya R., Riwary A. Impact of organic carbon acquisition on growth and functional biomolecule production in diatoms // Microb. Cell. Fact. 2021. Vol. 20. № 135. <https://doi.org/10.1186/s12934-021-01627-x>

37. Maureira A., Zapata M., Olave J., Jeison D., Wong L.-S., Panico A., Hernández P., Cisternas L.A., Rivas M. MICP mediated by indigenous bacteria isolated from tailings for biocementation for reduction of wind erosion // Frontiers in Bioengineering and Biotechnology. 2024. Vol. 12. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2024.1393334>

38. Mujah D., Shahin M.A., Cheng L. State-of-the-Art Review of Biocementation by Microbially Induced Calcite Precipitation (MICP) for Soil Stabilization // Geomicrobiology J. 2017. Vol. 34. № 6. Р. 524-537. <http://dx.doi.org/10.1080/01490451.2016.1225866>

39. Patel A., Tiwari S., Prasad S.M. The effect of the time interval on arsenic toxicity for rice field cyanobacteria, as seen from nitrogen metabolism, biochemical component, and exopolysaccharide content // Biol. Trace. Elem. Res. 2021. Vol. 199. Р. 2031-2046. <https://doi.org/10.1007/s12011-020-02289-3>

40. Rajesh P.R., Rajeshwar P.S., Sang H.M., Taek K. L., Sreejith K., Youn-Jung K., Jae-Sung R., Eun-Mi Ch., Murray T.B., Donat-Peter H., Taejun H. Ultraviolet radiation and cyanobacteria // Journal of Photochemistry and Photobiology B. 2014. Vol. 141. Р. 154-169. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.09.020>

41. Rajeshwar P.S., Donat-P.H. Requirement of Calcium for the Biosynthesis of Shinorine, a Mycosporine-Like Amino Acid (MAA) in *Anabaena variabilis* PCC 7837 // Human Journals. 2016. Vol. 2. № 4. Р. 1-16. [Электронный ресурс]. URL: <https://ijsrn.humanjournals.com/wp-content/uploads/2016/02/1.Shailendra-P.-Singh-Donat-P.-H%C3%A4der-and-Rajeshwar-P.-Sinha.2.pdf> (дата обращения: 30.03.2025).

42. Sanka I., Suyono E.A., Alam P. The effects of diatom pore-size on the structures and extensibilities of single mucilage molecules // Carbohydr Res. 2017. Vol. 448. Р. 35-42. <http://dx.doi.org/10.1016/j.carres.2017.05.014>

43. Xu D., Shaum S.E., Li B., Chen I., Tong S., Fu F.H., Hutchins D.A., Zhang S., Fan H., Han V., Wang I., Ye N. Acclimatization and adaptation to elevated pCO₂ increase arsenic resistance in marine diatoms // ISME J. 2021. Vol.

15(6). P. 1599-1613. <http://dx.doi.org/10.1038/S41396-020-00873-y>

44. Vasquez-Rodriguez A.I., Hansel K.M., Zhang T., Lamborg C., Santelli K.M., Webb S.M., Brooks S.K. Microbial and thiosulfate-mediated dissolution of mercury sulfide minerals and conversion to mercury gas // *Front. Microbiol.* 2015. Vol. 6 (596). <http://dx.doi.org/10.3389/FMMICB.2015.00596>

45. Visscher P. T., Quist P., van Gemerden H. Methylated sulfur compounds in microbial mats: in situ concentrations and metabolism by a colorless sulfur bacterium // *App. Environ. Microbiol.* 1991. Vol. 57. № 6. P. 1758-1763. <http://dx.doi.org/10.1128/aem.57.6.1758-1763.1991>

46. Wang P., Sun G., Jia Y., Meharg A.A., Zhu Y.A. Review on completing arsenic biogeochemical cycle: Microbial volatilization of arsines in environment // *J. Environ. Sci.* 2014. Vol. 26. P. 371-381. [http://dx.doi.org/10.1016/S1001-0742\(13\)60432-5](http://dx.doi.org/10.1016/S1001-0742(13)60432-5)

47. Webb Discovers Methane, Carbon Dioxide in Atmosphere of K2-18 b NASA. 2023. [Электронный ресурс]. URL: www.nasa.gov (дата обращения 27.03.2024).

48. Zhuang F., Huang J., Li H., Peng X., Xia L., Zhou L., Zhang T., Liu Z., He Q., Luo F., Yin H., Meng D. Biogeochemical behavior and pollution control of arsenic in mining areas: A review // *Front. Microbiol.* 2023. Vol. 14. <http://dx.doi.org/10.3389/fmicb.2023.1043024>

49. Zhu Y.G., Xue X.-M., Kappler A., Rosen B.P., Meharg A.A. Linking genes to microbial biogeochemical cycling: lessons from As // *Environ. Sci. Technol.* 2017. Vol. 51. P. 7326-7339. <http://dx.doi.org/10.1021/acs.est.7b00689>

50. Zúñiga-Barra H., Toledo-Alarcón J., Torres-Aravena Á., Jorquera L., Rivas M., Gutiérrez L., Jeison D. Improving the sustainable management of mining tailings through microbially induced calcite precipitation: a review // *Minerals Engineering.* 2022. Vol. 189. № 1. <https://doi.org/10.1016/j.mineng.2022.10785>

References

1. Artamonova, V., and Bortnikova, S., 2024. On the viability of stored waste from the processing of sulfide ores in the early stages of soil formation. *Anthropogenic transformation of nature.* 10(1). pp. 24-36. <https://doi.org/10.17072/2410-8553-2024-1-24-36> (in Russian)
2. Artamonova, V., Bortnikova, S. and Khusainova, A., 2023. *Bacteria and algae – participants in primary soil formation on waste from polymetallic ore processing.* In: Barkhutova, D., Dagurova, O., Banzaraksyeva, T. (ed). *Ecology and geochemical activity of microorganisms in extreme habitats: Proceedings of the III All-Russian Conference with international participation dedicated to the 80th anniversary of Doctor of Biological Sciences, professor B.B. Namsaraev, the 100th anniversary of the Russian Academy of Sciences, 3-7 July 2023. Ulan-Ude-Baikalsk. Novosibirsk, SB RAS*, pp. 10-11. (in Russian)
3. Baulina, I., 2010. *Ul'trastrukturnaya plasticnost' tsyanobakteriy* [Ultrastructural plasticity of cyanobacteria]. Moscow, *Scientific World.* 240 p. (in Russian)
4. Belozertseva, I. and Granina, N., 2015. The impact of exploration, extraction and processing of minerals on the soils of Siberia. *Fundamental research.* 10(part 2), pp. 238-242. (in Russian)
5. Bortnikova, S., Gaskova, O. and Airiyants, A., 2003. *Technogenennye ozera: formirovanie, raznitie i vlijanie na okruzhaushchuu sredu* [Technogenic lakes: formation, development and impact on the environment], Novosibirsk, Academic publishing house "Geo". 120 p. (in Russian)
6. Bortnikova, S., Gaskova, O. and Bessonova, E., 2006. *Geochimiha tecknogenennck system* [Geochemistry of technogenic systems]. Novosibirsk, Academic publishing house "Geo". 169 p. (in Russian)
7. Bryukhanov, A. and Khizhnyak, T., 2023. The use of sulfate-reducing bacteria in bioremediation from heavy metals and metalloids (review). *Applied Biochemistry and Microbiology,* 59(2), pp. 133-149. <https://doi.org/10.31857/S0555109923020034> (in Russian)
8. Vliynie UF-izlucheniy na rost tsianobakterii v arkei i oksgenatsiy Zemli [The effect of UV radiation on the growth of cyanobacteria in the Archaea and the oxygenation of the Earth]. 2018. Available from: <https://dzen.ru/a/W5ET5gccewCqYReO> [Accessed 29th March 2025] (in Russian)
9. Gerasimova, M., Stroganova, M., Mozharova, N. and Prokof'eva T., 2003. *Antropogenennye pochvy: genesis, geografiy, rekul'tivatsiy* [Anthropogenic soils: genesis, geography, reclamation]. Smolensk, Oikumena. 268 p. (in Russian)
10. Gorbatyuk, E., Baranovskaya, N. and Zhdanov, V., 2019. Features of the elemental composition of *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim (rosaceae) on the territory of the Novo-Ursky tailings dam in the Kemerovo region: *Proceedings of Tomsk Polytechnic University. Georesource engineering.* 330(6), pp. 116-125. <https://doi.org/10.18799/24131830/2019/6/2133> (in Russian)
11. Gromov, B., 1976. *Ul'trastruktura sine-zelenyck vodorosley* [Ultrastructure of blue-green algae]. Leningrad, Nauka. 91 p. (in Russian)
12. Gustaitis, M., Myagaya, I., Sarygool, B. and Lazareva, E., 2017. Distribution of mercury in bottom sediments of water bodies in the zone of influence of the Ursky tailings dam (Kemerovo region). *Bulletin of Voronezh State University. Series: Geology,* 4, pp. 114-122. (in Russian)
13. Davydov, D., Patova, E. Shalygin, S., Vilnet, A. and Novakovskaya, I., 2020. The problem of the hidden diversity of cyanoprokaryotes in Arctic territories. *Theoretical and applied ecology,* 1, pp. 110-116. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-1-110-116> (in Russian)
14. Zabelin, V., 2016. Distribution of toxic elements in natural and anthropogenic environments in the territory of the former GOK Tuvakobalt. *State and development of natural resources of Tuva and adjacent regions of Central Asia. Ecological and economic problems of nature management.* Kyzyl, FGBUUNTKOPR SB RAS publ. 14. pp. 119-128 (in Russian)
15. Kashin, V., 2016. Vozvrashchenie k prochshlomu. *Doklad Zamestitely Predsedately ZK KPRF, Predsedately Komiteta GD, FS RF po prirodnym resursam, prirodopol'zovaniu i ekologii, akademika RAN po probleme izpol'zovania tecknogenyck mestorozhdenii* [Return to

the past. Report by Deputy Chairman of the Central Committee of the Communist Party of the Russian Federation, Chairman of the State Duma Committee on Natural Resources, Environmental Management and Ecology, Academician of the Russian Academy of Sciences on the problem of the use of man-made deposits]. Available from: https://hkprf.ru/m/900/700/t/img/2016/03/e4a2b0_152853_1.jpg [Accessed 30th March 2025]. (in Russian)

16. Kovda, V., 1973. *Osnovy ucheniya o pochvakh* [Fundamentals of the doctrine of soils]. Book 1. Moscow, Nauka publ. 448 p. (in Russian).

17. Kondrasheva, K., Umruzakov, A., Kalenov, S., Merkel, A., Chernykh, N., Slobodkin, A., Gavrilov, S. and Davranov K., 2023. Calcifying bacteria in extreme ecosystems of the Southern Aral Sea region. *Microbiology*, 92(3), pp. 335-344. <https://doi.org/10.31857/S0026365622600869> (in Russian).

18. Kudryavtseva, V., Belevich, T. and Zhitina, L., 2017. Species composition of diatoms in the ice of the Great Salma Strait of the White Sea before spring flowering. *Moscow Bulletin. The university. Ser. 16. Biology*, 72(2), pp. 63-69. (in Russian)

19. Kupriyanov, A. and Ufimtsev, V., 2023. The "Shagreen skin" of the Earth. Nature-like technologies for recultivation of coal dumps. *Science at first hand*, 4(98), pp. 48-63 (in Russian).

20. Lebedev, V., 2021. Khova-Aksinskoye deposit of arsenide cobalt ores (Republic of Tyva, Russia). New views on the problem of resuming mining and processing. *Geology of ore deposits*, 63(3), pp. 236-264. <https://doi.org/10.31857/S0016777021030059> (in Russian)

21. Sazhin, A., Romanova, N., Kopylov, A. and Zabotkina, E., 2019. Bacteria and viruses in the Arctic ice. *Oceanology*, 59(3), pp. 373-382. <https://doi.org/10.31857/S0030-1574593373-382> (in Russian)

22. Rozanov, A., Myagaya, I., Korzhuk, F., Izotova, F., Toshchakov, S., Lazareva, E. and Peltok S., 2021. *Microbial communities in matter from the Ursky tailings dump scattering stream (Kemerovo region, village Ursk)*. In: *Study of aquatic and terrestrial ecosystems: history and modernity: Proceedings of the International Scientific Conference, 13-18 September 2021. Sevastopol, Russia*. Sevastopol, FITZ InBUM, pp. 150-152. <https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-5-9> (in Russian)

23. O razvitiu prirodopodobnykh tekhnologiy v RF [On the development of nature-like technologies in the Russian Federation]. Decree of the President of the Russian Federation № 818 from 02.11.2023. Available from: <http://publication.pravo.gov.ru/document/0001202311020021?ysclid=m8770yx2a839676631> (Accessed 13th March 2025). (in Russian)

24. Khmurchik, V., Maksimovich, N. and Seredin, V., 2023. Biotehnologii v inzhenernoy geologii [Biotechnologies in engineering geology]. Perm, *Perm State National Research University*. 196 p. (in Russian)

25. Khusainova, A., Bortnikova, S., Gaskova, O., Volynkin, S. and Kalinin, Yu., 2023. Secondary minerals Fe, Pb, Cu in a sulfide-containing tailings reservoir: formation sequence, electrochemical reactions, and physico-chemical model (Talmovskie Peski, Salair, Russia). *Russ. J. Earth. Sci.*, 23, ES1006. <https://doi.org/10.2205/2023ES000810> (in Russian)

26. Khusainova, A., Kalinin, Yu., Bortnikova, S. and Gaskova, O., 2023. Au and Ag minerals in the tailings storage of processed sulfide ores (Salair, Russia). *Natural Resources of the Arctic and Subarctic*, 28(1), pp. 27-39. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2023-28-1-27-39> (in Russian)

27. Chaika, V. and Lastovets, V., 1984. *On the possibility of algological fixation of dusty sludge storage facilities of mining and processing plants in Kryvbas during their operation*. In: Smirnov, V. (ed). VI Congress of the Ukrainian Microbiological Society: Abstracts of the VI Ukrainian Microbiological Society, June, 1984. Part 1. Donetsk, Kiev, Naukova Dumka, pp. 151-152. (in Russian)

28. Yurkevich, N., 2024. *Technogennye ekosistemy: dinamika razvitiya i resursnyy potentsial (na primere ckranilishch otckodov gornorudnogo proizvodstva v Kemerovskoy oblasti i zabaykal'skom krae)* [Technogenic ecosystems: development dynamics and resource potential (on the example of mining waste storage facilities in the Kemerovo region and the Trans-Baikal Territory)]. Dr. miner. sci. diss., crystallography, geochemistry, geochemical methods of mineral prospectings. Novosibirsk, 36 p. (in Russian)

29. Bentley, R. and Chasteen, T.G., 2002. Microbial methylation of metalloids: arsenic, antimony, and bismuth. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 66(2), pp. 250-271. <https://doi.org/10.1128/MMBR.66.2.250-271.2002>

30. Bhatnagar, M. and Bhatnagar, A., 2019. Diversity of polysaccharides in cyanobacteria. In: Satyanarayana, T., Johri, B., Das, S. (ed.) *Microbial diversity in ecosystem sustainability and biotechnological applications. Vol.1. Microbial diversity in normal & extreme environments*. Singapore, Springer. pp. 447-496. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8315-1_15

31. Bian, Z., Dong, W., Ning, Z., Song, Y. and Hu, K., 2024. Recovery of terbium by *Lysinibacillus* sp. DW018 isolated from ionic rare earth tailings based on microbial induced calcium carbonate precipitation. *Front. Microbiol.*, 15. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1416731>

32. de Philippis, R. and Vincenzini, M., 1998. Exocellular polysaccharides from Cyanobacteria and their possible applications. *FEMS Microbiology Reviews*, 22(3), pp. 151-175.

33. Huang, W., Ertekin, E., Wang, T., Kruz, L., Dailey, M., Di Ruggie, J. and Kisailus, D., 2020. Mechanism of water extraction from gypsum rock by desert colonizing microorganisms. *PNAS* <https://doi.org/10.1073/pnas.2001613117>

34. Ferrari, S., Silva, P., González, D., Navoni, J., Humberto, J. and Silva, H., 2013. Arsenic tolerance of cyanobacterial strains with potential use in biotechnology. *Rev. Argent. Microbiol.*, 45(3), pp. 174-179. [https://doi.org/10.1016/s0325-7541\(13\)70021-x](https://doi.org/10.1016/s0325-7541(13)70021-x)

35. Kulp, T., Hoeft, S., Asao, M., Madigan, M., Hollibaugh, J., Fisher, C., Stolz, J.F., Culbertson, C., Miller, L. and Oremland, R., 2008. Arsenic (III) Fuels Anoxygenic Photosynthesis in Hot Spring Biofilms from Mono Lake, California. *Science*, 321(5891), pp. 967-970. <https://doi.org/10.1126/science.1160799>

36. Marella, T., Bhattcharjya, R. and Riwary, A., 2021. Impact of organic carbon acquisition on growth and functional biomolecule production in diatoms. *Microb. Cell Fact.*, 20(135) <https://doi.org/10.1186/s12934-021-01627-x>

37. Maureira, A., Zapata, M., Olave, J., Jeison, D., Wong, L., Panico, A., Hernández, P., Cisternas, L. and Rivas, M., 2024. MICP mediated by indigenous bacteria isolated from tailings for biocementation for reduction of wind erosion. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 12. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2024.1393334>

38. Mujah, D., Shahin, M. and Cheng, L., 2017. State-of-the-Art Review of Biocementation by Microbially Induced Calcite Precipitation (MICP) for Soil Stabilization. *Geomicrobiology J.*, 34(6), pp. 524-537. <https://doi.org/10.1080/01490451.2016.1225866>

39. Patel, A., Tiwari, S. and Prasad, S., 2021. The effect of the time interval on arsenic toxicity for rice field cyanobacteria, as seen from nitrogen metabolism, biochemical component, and exopolysaccharide content. *Biol. Trace. Elem. Res.*, 199, pp. 2031-2046. <https://doi.org/10.1007/s12011-020-02289-3>

40. Rajesh, P., Rajeshwar, P., Sang, H., Taek, K., Sreejith, K., Youn-Jung, K., Jae-Sung, R., Eun-Mi, Ch., Murray, T., Donat-Peter, H. and Taejun, H., 2014. Ultraviolet radiation and cyanobacteria. *Journal of Photochemistry and Photobiology B.*, 141, pp. 154-169. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2014.09.020>

41. Rajeshwar, P. and Donat-P., H., 2016. Requirement of Calcium for the Biosynthesis of Shinorine, a Mycosporine-Like Amino Acid (MAA) in *Ananaena variabilis* PCC 7837. *Human Journals*, 2(4), pp. 1-16. Available from: <https://ijsrn.humanjournals.com/wp-content/uploads/2016/02/1.Shailendra-P.-Singh-Donat-P.-H%C3%A4der-and-Rajeshwar-P.-Sinha.2.pdf> (Accessed 13th March 2025).

42. Sanka, I., Suyono, E. and Alam, P., 2017. The effects of diatompore-size on the structures and extensibilities of single mucilage molecules. *Carbohydr. Res.*, 448, pp. 35-42. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2017.05.014>

43. Xu, D., Shaum, S., Li, B., Chen, I., Tong, S., Fu, F., Hutchins, D., Zhang, S., Fan, H., Han, V., Wang, I. and Ye, N., 2021. Acclimatization and adaptation to elevated pCO₂ increase arsenic resistance in marine diatoms. *ISME J.*, 15(6), pp. 1599-1613. <https://doi.org/10.1038/S41396-020-00873-y>

44. Vasquez-Rodriguez, A., Hansel, K., Zhang, T., Lamborg, C., Santelli, K., Webb, S. and Brooks, S., 2015. Microbial and thiosulfate-mediated dissolution of mercury sulfide minerals and conversion to mercury gas. *Front. Microbiol.*, 6(596). <https://doi.org/10.3389/FMMICB.2015.00596>

45. Visscher, P., Quist, P. and van Gemerden, H., 1991. Methylated sulfur compounds in microbial mats: in situ concentrations and metabolism by a colorless sulfur bacterium. *App. Environ. Microbiol.*, 57(6), pp. 1758-1763. <https://doi.org/10.1128/aem.57.6.1758-1763.1991>

46. Wang, P., Sun, G., Jia, Y., Meharg, A. and Zhu, Y., 2014. Review on completing arsenic biogeochemical cycle: Microbial volatilization of arsines in environment. *J. Environ. Sci.*, 26, pp. 371-381. [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(13\)60432-5](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(13)60432-5)

47. Webb Discovers Methane, Carbon Dioxide in Atmosphere of K2-18 b NASA, 2023. Available from: www.nasa.gov [Accessed 27th Mart 2024].

48. Zhuang, F., Huang, J., Li, H., Peng, X., Xia, L., Zhou, L., Zhang, T., Liu, Z., He, Q., Luo, F., Yin, H. and Meng, D., 2023. Biogeochemical behavior and pollution control of arsenic in mining areas: A review. *Front. Microbiol.*, 14. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1043024>

49. Zhu, Y., Xue, X., Kappler, A., Rosen, B. and Meharg, A., 2017. Linking genes to microbial biogeochemical cycling: lessons from As. *Environ. Sci. Technol.*, 51, pp. 7326-7339. <https://doi.org/10.1021/acs.est.7b00689>

50. Zúñiga-Barra, H., Toledo-Alarcón, J., Torres-Aravena, Á., Jorquera, L., Rivas, M., Gutiérrez, L. and Jeison, D., 2022. Improving the sustainable management of mining tailings through microbially induced calcite precipitation: a review. *Minerals Engineering*, 189(1). <https://doi.org/10.1016/j.mineng.2022.10785>

Статья поступила в редакцию 02.04.2025; одобрена после рецензирования 16.04.2025; принята к публикации 25.05.2025.

The article was submitted 02.04.2025; approved after reviewing 16.04.2025; accepted for publication 25.05.2025.