

Агропочвоведение и агроэкология

УДК 574.2 : 579.64 : 57.017.3

DOI: 10.31857/S2500262722020132, EDN: GBGAFS

АДАПТИВНОСТЬ МИКРОБОЦЕНОЗА РИЗОСФЕРЫ *SORGHUM BICOLOR* ПОД ВЛИЯНИЕМ МИКРОБНЫХ АГЕНТОВ В УСЛОВИЯХ ЧЕРНОЗЁМА ЮЖНОГО*

Э. Р. Абдурашитова,
Т. Н. Мельничук, доктор сельскохозяйственных наук,
С. Ф. Абдурашитов, кандидат биологических наук,
А. Ю. Еговцева,
Е. Н. Турин, кандидат сельскохозяйственных наук,
А. А. Гонгало

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крыма,
295453, Симферополь, ул. Киевская, 150
E-mail: elvi-jadore@mail.ru

Изучали влияние предпосевной инокуляции семян *Sorghum bicolor* (L.) Moench комплексом микроорганизмов (КМ) разной функциональной направленности в условиях степи на адаптивность структуры микробоценоза ризосферы и урожайность культуры. КМ состоял из штаммов бактерий *Paenibacillus polymyxa* П, *Lelliottia nimipressuralis* 32-3 и *Agrobacterium radiobacter* 204 и ассоциации эндомикоризных грибов *Rhizophagus* sp. P3 из коллекции научно-исследовательского института сельского хозяйства Крыма. Эксперимент проводили в рамках стационарного полевого опыта по исследованию технологии прямого посева в степи Крыма в 2018–2020 гг. Структуру микробоценоза определяли общепринятыми методами оценки численности микроорганизмов различных эколого-трофических групп в ризосфере сорго зернового в фазе выметывания. Для визуализации данных использовали метод теплокарты (heatmap). Выявлена адаптивность аммонификаторов и микромицетов в ризосфере сорго к засушливым условиям (2018 и 2020 гг.). Микробиологическая активность амилаolitikов и педотрофов в прикорневом слое почвы по отношению к остальным группам минимальна. Доля влияния предпосевной инокуляции КМ сорго зернового на численность эколого-трофических групп варьировала от 1,3 до 9,0 %. Применение КМ способствовало увеличению количества микроорганизмов аммонификаторов, амилаolitikов, олиготрофов, педотрофов и микромицетов в ризосфере в годы с умеренной засухой до 4,0 раз. В среднем за 2018–2020 гг. при предпосевной инокуляции КМ урожайность сорго зернового повышалась на 0,23 т/га (15 %), в сравнении с контролем (без обработки семян). В целом применение штаммов-биоагентов микробных препаратов при прямом посеве способствует оптимизации функционирования микробиоты в ризосфере *S. bicolor* и повышению адаптационного потенциала растений к неблагоприятным условиям окружающей среды.

ADAPTABILITY OF THE *SORGHUM BICOLOR* RHIZOSPHERE MICROBOCENOSIS UNDER THE INFLUENCE OF MICROBIAL AGENTS IN THE SOUTHERN CHERNOZEM

Abdurashytova E. R., Melnichuk T. N., Abdurashytov S. F.,
Egovtseva A. Yu., Turin E. N., Gongalo A. A.

Research Institute of Agriculture of Crimea,
295493, Simferopol, ul. Kievskaya, 150
E-mail: elvi-jadore@mail.ru

The influence of pre-sowing inoculation of *Sorghum bicolor* (L.) Moench seeds with a complex of microorganisms (CM) and weather-climatic conditions of the steppe was studied on the adaptability of the rhizosphere microbial cenosis structure and crop yield. The CM consisted of bacterial strains *Paenibacillus polymyxa* P, *Lelliottia nimipressuralis* 32-3, and *Agrobacterium radiobacter* 204 and the association of endomycorrhizal fungi *Rhizophagus* sp. P3 from the collection <https://ckp-rf.ru/usu/507484/>. These microorganisms have functional properties for plants: protection, growth stimulation, mobilization and transport of phosphate. The experiment was carried out as part of the stationary field experiment in 2018–2020 on the study of no-till technology in the steppe of Crimea. The microbiocenosis structure was studied by conventional methods for assessing the microorganisms' amount of various ecological and trophic groups in the sorghum rhizosphere in the heading phase. The heatmap method was used to visualize data on the distribution of the microorganisms' number in the rhizosphere. The adaptability of ammonifiers and micromycetes was revealed in the sorghum rhizosphere to drought conditions in 2018 and 2020. The microbiological activity of amylolytics and pedotrophs in the rhizosphere is minimal in relation to other groups. The results of a two-factor statistical analysis showed that the share of influence of pre-sowing *S. bicolor* inoculation with CM on the quantity of ecological and trophic groups microorganisms varied from 1.3 to 9.0 %. The CM use contributed to an increase in the number of ammonifiers, amylolytics, oligotrophs, pedotrophs and micromycetes in the rhizosphere up to 4.0 times in years with moderate drought. On average, over three years, the yield of sorghum increased by 0.23 t/ha (15%) in comparison with the control (without seed treatment) when using pre-sowing inoculation of CM. Thus, the use of strains-bioagent of microbial preparations for *S. bicolor* inoculation in no-till technology facilitates to optimize the microbiota functioning in the rhizosphere and increase the plants adaptive potential to adverse environmental conditions.

Ключевые слова: сорго зерновое (*Sorghum bicolor* (L.) Moench), комплекс микроорганизмов, эколого-трофические группы, эндомикоризные грибы, факторы влияния, урожайность.

Key words: grain sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench), complex of microorganisms, ecological and trophic groups, endomycorrhizal fungi, influencing factors, productivity.

* Исследования выполнены в рамках Госзадания по теме № АААА-А16-116022610119-2

Почвозащитное земледелие (например, технологию прямого посева) широко используют для решения таких серьезных проблем, как деградация почв и снижение их плодородия, усиление выброса парниковых газов [1, 2]. Прямой посев содействует сохранению влаги в почве, защите от выветривания, поддержанию биоразнообразия, накоплению органических и минеральных веществ, в частности азота – важнейшего элемента, определяющего плодородие. Однако при использовании прямого посева может ухудшаться фитосанитарное состояние агроценоза (засоренность посевов, болезни сельскохозяйственных растений и др.) [3, 4].

Многообещающие перспективы в устранении этого недостатка открывает использование эффективных штаммов азотфиксирующих и других микроорганизмов, стимулирующих рост растений, в едином комплексном инокулянте [5, 6]. Применение микробных препаратов на основе эффективных штаммов бактерий при выращивании сельскохозяйственных культур способствует подавлению почвенных патогенов, интенсификации роста растений [7, 8], повышению доступности труднорастворимых соединений элементов питания почвы, что в конечном итоге повышает устойчивость и урожайность культурных растений [9, 10]. Ранее было установлено, что применение комплекса микробных препаратов (КМП) способствовало повышению интегрального показателя биологического состояния (ИПБС) ризосферы сорго зернового *Sorghum bicolor* (L.) Moench [11]. На сегодняшний день результаты исследования устойчивости агроценозов подтверждают необходимость изучения роли биологических агентов для поддержания здоровья и продуктивности растений [12]. Одним из диагностических показателей состояния почвенного микробоценоза выступает структура эколого-трофических групп микроорганизмов [13]. Ее исследование в ризосфере необходимо для понимания баланса процессов минерализации–синтеза органических соединений почвы.

Известно, что в засушливых условиях степи Крыма целесообразно возделывать культуры, не требующие значительного обеспечения водой. К их числу относится сорго зерновое, имеющее С4 тип фотосинтеза, специфика возделывания которого в условиях прямого посева, как и применение агрономически полезных микроорганизмов для предпосевной инокуляции семян и их влияние на структуру микробоценоза изучено недостаточно.

Цель работы – оценить влияние микроорганизмов разной функциональной направленности в зависимости от погодных условий на адаптационный потенциал микробоценоза чернозема южного ризосферы и урожайность *S. bicolor* в прямом посеве.

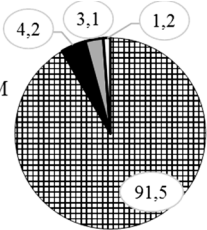
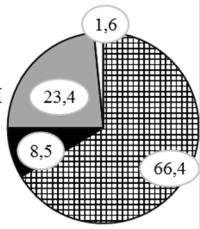
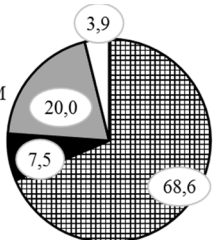
Методика. Работу проводили в пятипольном севообороте стационарного опыта в 2018–2020 гг. (аттестат длительного опыта № 170, выдан Межведомственной программно-методической комиссией Геосети в 2019 г.). Стационарный эксперимент был заложен в 2015 г. в степной зоне на опытном поле ФГБУН НИИСХ Крыма (45°31'48.5»N 34°11'47.9»E). Предшественник сорго зернового (сорт Крымбел) – озимый ячмень (сорт Огоньковский). Полевой опыт проводили в соответствии с общепринятыми требованиями в трехкратной повторности [14]. Согласно схеме эксперимента, все культуры севооборота выращивали по технологии прямого посева. Посевная площадь разделена на варианты с предпосевной инокуляцией семян микробными препаратами и без обработки (контроль). Микробный препарат включал следующий комплекс микроорга-

низмов (КМ) полезного действия: штаммы бактерий *Paenibacillus polymyxa* П – защита от фитопатогенов, *Lelliottia nimipressuralis* 32-3 – ростстимуляция и фосфатмобилизация, *Agrobacterium radiobacter* 204 – улучшение азотного питания. Кроме того, в его состав входила ассоциация грибов арбускулярной микоризы *Rhizophagus* sp. P3. Все микроорганизмы были взяты из коллекции ФГБУН НИИСХ Крыма (<https://ckp-rf.ru/usu/507484/>). Микробиологическую индикацию проводили общепринятыми в почвенной микробиологии методами [15]. В ризосфере сорго зернового в фазе выметывания определяли численность микроорганизмов основных эколого-трофических групп: азотфиксаторы, аммонификаторы, амилаолитики, микромицеты, целлюлолитики, педотрофы и олиготрофы. Статистическую обработку проводили с использованием программ Microsoft Excel 2016 и Statistica 10.0, рассчитывая стандартное отклонение ($\bar{x} \pm SD$). Долю влияния факторов оценивали при $p \leq 0,05$ согласно результатам дисперсионного анализа [14]. За факторы при выращивании сорго зернового принимали: год исследования и обработку семян биопрепаратами. Визуализацию данных микробиологических посевов на элективные среды осуществляли с использованием метода теплокарты (heatmap). Результаты представлены в виде значений $\log N$ (где N – количество КОЕ/г почвы микроорганизмов определенной эколого-трофической группы), нормализованных по принципу Z-трансформации [16].

Чернозем южный малогумусный на лессовидных легких глинах в слое до 20 см характеризовался следующими агрохимическими показателями: содержание гумуса (по Тюрину) – 2,0...2,2 %, подвижного фосфора и калия (по Мачигину) – 4,0...4,2 и 40 мг/100 г соответственно. Климат степной зоны засушливый, гидротермический коэффициент (ГТК) составляет 0,74, умеренно жаркий с умеренно мягкой зимой. Условия выращивания сорго зернового значительно различались по влаго- и теплообеспеченности в зависимости от года исследований. ГТК за вегетационный период (апрель–август) в 2018 г. был равен 0,65, что соответствует засухе слабой интенсивности, в 2019 г. – 0,78 (отсутствие засухи), в 2020 г. – 0,59 (засуха средней интенсивности).

Результаты и обсуждение. В результате эколого-микробиологической индикации ризосферы сорго зернового установлены изменения численности микроорганизмов основных эколого-трофических групп под влиянием эффективных штаммов бактерий и грибов. Аммонификаторы, участвуют в деградации растительных остатков и отмерших корней растений [17]. В обеспеченном влагой 2019 г. их численность в контроле составила $14,4 \pm 1,0$ млн КОЕ/г почвы, а при инокуляции семян КМ снижалась на 10,4 %. В 2020 г. способность аммонификаторов адаптироваться к засушливым условиям выразилась в увеличении численности под влиянием предпосевной инокуляции в 2,4 раза, по сравнению с вариантом без обработки ($6,8 \pm 0,7$ млн КОЕ/г почвы). Замедление реакций превращения органического вещества в легкоусвояемые для растений соединения азота в засушливый сезон можно объяснить изменением температуры и запасов продуктивной влаги, которые напрямую регулируют микробную активность почвы. Согласно результатам двухфакторного дисперсионного анализа, влияние погодных условий года на численность аммонификаторов в ризосфере сорго зернового находится на уровне 56,9 %. В прямом посеве значимый вклад в развитие этих микроорганизмов оказало взаимодействие применения КМ с условиями года 27,0 %, которое снижало влияние фактора года в 2,1 раза. Вклад фактора

Табл. 1. Влияние инокуляции семян на численность микроорганизмов в ризосфере сорго зернового, млн КОЕ/г

Вариант	Год			Вклад факторов в дисперсию величины показателя, %
	2018	2019	2020	
Азотфиксаторы				
Контроль (без обработки)	2,3±0,4	9,0±0,6	1,0±0,5	*условия года *инокуляция КМ *условия года - инокуляция КМ остаточное 
Инокуляция КМ	2,6±0,5	9,8±0,3	4,0±0,3	
Педотрофы				
Контроль (без обработки)	3,5±0,6	14,6±0,8	13,1±1,7	*условия года *инокуляция КМ *условия года - инокуляция КМ остаточное 
Инокуляция КМ	3,0±0,1	13,1±2,6	32,1±1,7	
Амилолитики				
Контроль (без обработки)	3,7±0,8	12,1±0,7	9,5±0,9	*условия года *инокуляция КМ *условия года - инокуляция КМ остаточное 
Инокуляция КМ	4,7±1,0	10,4±0,2	18,2±2,3	

инокуляции КМ на численность аммонификаторов в ризосфере сорго зернового составил 9,0 %.

Жизненно важным элементом, необходимым для всех живых существ, выступает подвижный (доступный) азот (в виде аминокислот, аминокислот и др.), который, в том числе, продуцируют азотфиксирующие микроорганизмы. Влияние микробных препаратов на численность азотфиксаторов в ризосфере отчетливо проявилось в повышении до 4,0 раз в условиях 2020 г. (табл. 1). В связи с этим можно предположить, что увеличение их количества свидетельствует о росте содержания доступных для

растений форм азота, следовательно, и о повышении плодородия почвы [18].

Следует отметить, что высокая зависимость азотфиксаторов от условий окружающей среды [19] представляется важной составляющей их функционирования в ризосфере сорго зернового, это подтверждает значительная доля (более 90 %) влияния условий года на численность этих микроорганизмов (см. табл. 1).

Известно, что при увеличении численности аммонификаторов, педотрофов и актиномицетов происходит обогащение почвы подвижным органическим веществом, усиление процессов гумусообразования [20, 21].

Табл. 2. Влияние инокуляции семян на численность микромицетов в ризосфере сорго зернового

Вариант	Численность микроорганизмов, тыс. КОЕ/г			Вклад факторов в дисперсию величины показателя, %
	2018 г.	2019 г.	2020 г.	
Контроль (без обработки)	93,0±6,2	184,1±7,7	168,4±2,4	
Инокуляция КМ	125,7±16,4	160,3±7,7	210,6±4,3	

Табл. 3. Влияние инокуляции семян на численность целлюлозолитиков в ризосфере сорго зернового

Вариант	Численность микроорганизмов, тыс. КОЕ/г			Вклад факторов в дисперсию величины показателя, %
	2018 г.	2019 г.	2020 г.	
Контроль (без обработки)	14,8±2,5	26,2±2,4	34,6±2,5	
Инокуляция КМ	8,7±1,9	38,1±6,3	24,6±4,8	

Использование КМ для предпосевной инокуляции семян сорго зернового снижало влияние условий года на численность педотрофов.

Амилолитики выполняют разложение углеродсодержащих веществ. Численность микроорганизмов этой группы в ризосфере *S. bicolor* возрастала под влиянием КМ в засушливом 2020 г. в 1,9 раза (см. табл. 1). Выявлено значимое влияние изучаемых факторов на численность амилолитиков в ризосфере сорго зернового.

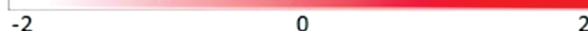
Олиготрофные микроорганизмы способны усваивать целлюлозу и лигнин, разлагая и трансформируя их в гумусоподобные вещества [22]. В результате учета установлено увеличение их численности в варианте с использованием микробных препаратов в 2018 г. на 11,1 % в 2020 гг. – на 36,0 %, по сравнению с контролем, где численность олиготрофов составляла 0,18±0,01 и 10,0±0,3 млн КОЕ/г почвы соответственно. Увеличение

численности олиготрофов возможно связано с накоплением растительных остатков на поверхности почвы [23]. Наибольшее влияние на численность олиготрофных микроорганизмов в ризосфере оказали погодные условия – 93,6 %, доля КМ ограничилась 1,3 %, что значительно ниже, в сравнении с амилолитиками и педотрофами.

В обеспечении биоценоза почвы питательными веществами важную роль играют микроскопические грибы. Характер ингибирующего или стимулирующего влияния на живые организмы зависит от выделения ими в окружающую среду антибиотиков, токсинов, стимуляторов роста [24]. Проведение предпосевной инокуляции семян КМ стимулировало рост численности этих микроорганизмов в острозасушливом 2018 г. в 1,4 раза, в 2020 г. – в 1,3 раза. Возможно это связано с тем, что применение КМ способствовало снижению

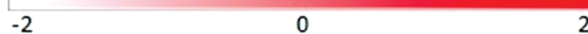
Вариант опыта	Азотфиксаторы	Аммонификаторы	Амилолитики	Олиготрофы	Педотрофы	Микромицеты	Целлюлозолитики
Контроль (без обработки)							
Инокуляция КМ							

а)



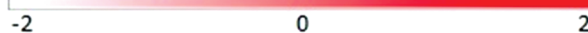
Вариант опыта	Азотфиксаторы	Аммонификаторы	Амилолитики	Олиготрофы	Педотрофы	Микромицеты	Целлюлозолитики
Контроль (без обработки)							
Инокуляция КМ							

б)



Вариант опыта	Азотфиксаторы	Аммонификаторы	Амилолитики	Олиготрофы	Педотрофы	Микромицеты	Целлюлозолитики
Контроль (без обработки)							
Инокуляция КМ							

в)



Структура микробного сообщества ризосферы *S. bicolor* под влиянием комплекса микроорганизмов в прямом посеве: а) 2018 г.; б) 2019 г.; в) 2020 г.

Табл. 4. Влияние инокуляции семян на урожайность *S. bicolor* (среднее за 2018–2020 гг.)

Вариант	Урожайность, т/га	Прибавка, %
Без обработки	1,53	–
Комплекс микроорганизмов (КМ)	1,76	15,0
НСР05	0,17	–

влияния неблагоприятных условий года, на долю которых приходится 78,0 % дисперсии численности микроорганизмов в ризосфере сорго, а еще 18,8 % составляют в сумме факторы инокуляции КМ и ее взаимодействия с условиями года (табл. 2).

В процессе разложения целлюлозы происходит повышение активности азотфиксирующих бактерий, ассоциированных с грибами [25]. В результате исследований выявлен рост численности целлюлозолитических микроорганизмов при прямом посеве (табл. 3). Возможно, это связано с накоплением органического субстрата по мере увеличения продолжительности использования технологии прямого посева, что создает благоприятные условия для их жизнедеятельности. Максимум аэробных целлюлозолитиков в опыте отмечен в условиях повышенного выпадения осадков (2019 г.) в активной фазе развития растений сорго зернового при использовании инокулянтов комплексного действия.

При предпосевной обработке КМ семян сорго зернового отмечен значимый вклад в дисперсию взаимодействия факторов, что ограничивало влияние условий года. Вклад инокуляции в изменение численности целлюлозолитиков в ризосфере, по сравнению с другими изучаемыми эколого-трофическими группами микроорганизмов, был несущественным (см. табл. 3).

Анализ результатов визуализации данных о структуре микробного сообщества на основе эколого-трофических групп микроорганизмов в ризосфере сорго зернового методом теплокарты (heatmap) показал адаптивность некоторых групп микроорганизмов (аммонификаторов, микромицетов) в ризосфере сорго при предпосевной инокуляции семян к засушливым условиям 2018 и 2020 гг. (см. рисунок). Минимальная микробиологическая активность амилотрофов и педотрофов в ризосфере сорго в варианте без обработки свидетельствует о дефиците в почве доступных азотсодержащих веществ. В первый год проведения анализа микробной популяции в варианте с применением КМ отмечали незначительную численность целлюлозолитиков, педотрофов, амилотрофов, на третий год их количество в ризосфере увеличилось.

Полученные результаты о положительном воздействии предпосевной инокуляции семян на численность основных эколого-трофических групп в ризосфере подтверждает достоверное повышение урожайности культуры на 0,23 т/га (табл. 4).

Таким образом, инокуляция семян КМ в технологии прямого посева способствует оптимизации микробиоты в ризосфере и повышению адаптационного потенциала сорго зернового при неблагоприятных погодных условиях. При визуализации данных о распределении эколого-трофических групп микроорганизмов в ризосфере выявлена адаптивность аммонификаторов и микромицетов к засушливым условиям 2018 и 2020 гг. в ризосфере сорго. Микробиологическая активность амилотрофов и педотрофов в прикорневом слое почвы в варианте без обработки КМ минимальна и свидетельствует о недостатке доступных форм азота в почве. Предпосевная

инокуляция способствовала повышению численности микроорганизмов аммонификаторов, амилотрофов, олиготрофов, педотрофов и микромицетов в ризосфере в фазе выметывания. В среднем за 2018–2020 гг. при использовании комплекса полезных для растений микроорганизмов урожайность сорго зернового повысилась на 0,23 т/га, или на 15 %, в сравнении с необработанным вариантом.

Литература

1. Азот в черноземах при традиционной технологии обработки и прямом посеве (обзор) / А. А. Завалин, В. К. Дриггер, В. П. Белобров и др. // Почвоведение. 2018. № 12. С. 1506–1516. doi: 10.1134/S0032180X18120146.
2. Ekwunife K.C., Madramootoo C.A., Abbasi N.A. Assessing the impacts of tillage, cover crops, nitrification, and urease inhibitors on nitrous oxide emissions over winter and early spring // *Biology and Fertility of Soils*. 2021. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s00374-021-01605-w> (дата обращения 17.03.2022).
3. Seed Priming with Potassium Nitrate and Gibberellic Acid Enhances the Performance of Dry Direct Seeded Rice (*Oryza sativa* L.) in North-Western India / B. S. Dhillon, V. Kumar, P. Sagwal, et al. // *Agronomy*. 2021. Vol. 11. No. 849. URL: <https://www.mdpi.com/2073-4395/11/5/849> (дата обращения 17.03.2022).
4. Kava N. C. A «Win-Win» for Soil Conservation? How Indiana Row-Crop Farmers Perceive the Benefits (and Trade-offs) of No-Till Agriculture // *Culture agriculture food and environment*. 2021. Vol. 43. No. 1. P. 25–35. doi: 10.1111/cuag.12264
5. Garcia M. V. C., Nogueira M. A., Hungria M. Combining microorganisms in inoculants is agronomically important but industrially challenging: case study of a composite inoculant containing *Bradyrhizobium* and *Azospirillum* for the soybean crop // *AMB Express*. 2021. Vol. 11. URL: <https://amb-express.springeropen.com/articles/10.1186/s13568-021-01230-8#citeas> (дата обращения 17.03.2022).
6. Bioformulation of *Azotobacter* spp. and *Streptomyces badius* on the productivity, economics and energetics of wheat (*Triticum aestivum* L.) / P. Kumar, S. K. Brar, G. Pandove, et al. // *Energy*. 2021. Vol. 232. URL: <https://doi.org/10.1016/j.energy.2021.120868> (дата обращения 17.03.2022).
7. Петров В. Б. Чеботарь В. К. Микробиологические препараты в практическом растениеводстве России: функции, эффективность, перспективы // *Главный агроном*. 2011. № 5. С. 11–15.
8. Тихонович И. А., Проворов Н. А. Сельскохозяйственная микробиология как основа экологически устойчивого агропроизводства: фундаментальные и прикладные аспекты // *Сельскохозяйственная биология*. 2011. № 3. С. 3–9.
9. Коломиец Э., Сверчкова Н., Мандрик-Литвинкович М. Экологически безопасные биотехнологии для сельского хозяйства // *Наука и инновации*. 2019. № 3 (193). С. 4–9.
10. Brief history of biofertilizers in Brazil: from conventional approaches to new biotechnological solutions / C. A. Bomfim, L. G. F. Coelho, H. M. M. do Vale, et al. // *Brazilian Journal of Microbiology*. 2021. Vol. 52. No. 4. P. 2215–2232. doi: 10.1007/s42770-021-00618-9.
11. Абдурашитова Э. Р., Мельничук Т. Н., Абдурашитов С. Ф. Оценка биологической активности ризосферы *Sorghum bicolor* (L.) Moench под влиянием микробных препаратов в условиях прямого посева в степной зоне

- Крыма // *Экосистемы*. 2021. № 26. С. 116–123. doi: 10.37279/2414-4738-2021-26-116-123.
12. Core microbiomes for sustainable agroecosystems / H. Toju, K. G. Peay, M. Yamamichi, et al. // *Nature Plants*. 2018. Vol. 4. P. 247–257. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0139-4>.
 13. Верховцева Н. В., Романычева А. А. Урожайность кукурузы (*Zea mays* L.) и микробиоценоз ее ризосферы в бессменном посеве и севообороте // *Агрохимия*. 2015. № 9. С. 80–94.
 14. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд., доп. и перераб. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
 15. Теплер Е. З., Шильникова В. К., Переверзева Г. И.. Практикум по микробиологии. М.: Дрофа, 2005. 254 с.
 16. Оценка влияния технологии no-till и вспашки на микробиом южных агрочерноземов / Д. А. Никитин, Е. А. Иванова, А. Д. Железова и др. // *Почвоведение*. 2020. № 12. С. 1508–1520. doi: 10.31857/S0032180X20120084.
 17. Менькина Е. А. Влияние элементов технологии возделывания на влагообеспеченность и активность эколого-трофических групп микроорганизмов чернозема обыкновенного // *Сельскохозяйственный журнал*. 2019. № 2 (12). С. 19–24. doi: 10.25930/003.2.12.2019.
 18. Сравнительная оценка влияния нулевой и традиционной обработки на биологическую активность агро-черноземов Ставропольского края / О. В. Кутовая, А. К. Тхакахова, М. В. Семенов и др. // *Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева*. 2019. № 100. С. 159–189. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2019-100-159-189>.
 19. Chen D., Feng Q. Y., Liang H. Q. Effects of long-term discharge of acid mine drainage from abandoned coalmines on soil microorganisms: microbial community structure, interaction patterns, and metabolic functions // *Environmental science and pollution research*. 2021. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11356-021-14566-2> (дата обращения 17.03.2022)
 20. Тонха О. Л., Балаев А. Д., Недбаев В. Н. Микробная трансформация органического вещества черноземов лесостепи и степи Украины при различном их использовании // *Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии*. 2014. № 4. С. 50–54.
 21. Славкина В. П. Микробиологическая активность лугово-дерновой почвы при использовании разных видов сидератов // *Международный научно-исследовательский журнал*. 2019. № 11. (89). С. 63–66. doi: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2019.89.11.046>.
 22. Тихонович И. А., Круглов Ю. В. Микробиологические аспекты плодородия почвы и проблемы устойчивого земледелия // *Плодородие*. 2006. № 5. С. 9–12.
 23. Буянтуева Л. Б., Никитина Е. П., Пронченко А. Н. Динамика численности олиготрофных бактерий каштановых почв Селенгинского среднегорья // *Actualscience*. 2017. Т. 3. № 3. С. 18–20.
 24. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв / Т. Г. Добровольская, Д. Г. Звягинцев, И. Ю. Чернов и др. // *Почвоведение*. 2015. № 9. С. 1087–1087. doi: 10.7868/S0032180X15090038.
 25. Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М.: Изд-во Московского университета, 1988. 220 с.

Поступила в редакцию 27.01.2022

После доработки 24.02.2022

Принята к публикации 22.03.2022