

## ПОЧВЕННЫЙ МИКРОБОЦЕНОЗ В АГРОСРЕДЕ КАК ДИНАМИЧНАЯ СИСТЕМА: ПЕРВИЧНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ОЦЕНКИ ИЗМЕНЕНИЙ

© 2023

**Халикова Л.В., Кавеленова Л.М.***Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королёва  
(г. Самара, Российская Федерация)*

*Аннотация.* Почвенная биота характеризуется высоким структурным, таксономическим и функциональным разнообразием и определяет ведущие тренды процесса почвообразования, при этом содержание микроорганизмов в почве колеблется в зависимости от ее химического состава, влажности, температуры, pH и других свойств. С другой стороны, почвенный микробиом оказывает существенное влияние на плодородие почв, участвуя в превращении недоступных для растений питательных веществ в усвояемые формы. Почвенная микробиота может способствовать росту растений или угнетать его. Целью данной работы является проведение сравнительного анализа ведущих представителей микробиома для образцов почв с территории модельного поля крестьянского (фермерского) хозяйства ИП Цирулева Е.П. (Приволжский р-н Самарской области). Отбор почвенных образцов осуществлялся в соответствии с методами отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. Для сравнения было отобрано по 15 проб с одних и тех же точек поля в разные годы – 2019 и 2020 гг. Почвенные суспензии готовились согласно методу серийных разведений. Посев разведений осуществлялся на картофельно-глюкозный агар. Идентификацию микроорганизмов проводили микроскопическим методом. Результат испытаний считали отдельно для грибов и бактерий. Определяли соотношение грибов и бактерий в процентах к их общему числу, рассчитывая число (N) микроорганизмов, присутствующих в пробе. Химический анализ проб почвы проводили по следующим показателям: pH водный, pH солевой, массовая доля органического вещества, калий подвижный и фосфор подвижный, кальций обменный и магний обменный. Лабораторное изучение почвенных проб, отобранных на модельном поле с территории крестьянского (фермерского) хозяйства ИП Цирулева Е.П., показало достаточно стабильный уровень значений водного и солевого pH, умеренную изменчивость содержания органического вещества, подвижных калия, магния и кальция, при высокой неоднородности пространственного распределения в почве подвижного фосфора. Выявление присутствия и численности в почвенных пробах типичных представителей почвенного микробоценоза (12 фитопатогенов широкого спектра действия и 2 – антагонистов фитопатогенов) позволило обнаружить микроорганизмы: распространенные в данной почвенной среде в оба года исследований (возбудители фомоза, желтого слизистого бактериоза); обнаруженные для проб одного года в минимальном числе проб, в другой год не выявленные (возбудитель вертициллеза, серой гнили) либо заметно увеличившие свое присутствие (возбудители ризоктониоза, антракноза, кладоспориоза). Присутствие в значительной доле почвенных образцов, от 20 до 50–80% проб, было отмечено для значительной группы объектов (*Alternaria*, *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus*), в оба года исследований во всех пробах было выявлено присутствие антагониста фитопатогенов *Trichoderma*. Вопрос о связи выявленных изменений состава микробиома почвы с видовой принадлежностью растений, которые в данный вегетационный период возделывались на данном поле, требует для своего прояснения привлечения дополнительных данных, что будет нами выполнено в последующие годы. Тем не менее полученные первичные данные подтверждают существующие представления о лабильности почвенного микробоценоза как динамичной системы, изменяющей свое состояние в ответ на воздействие абиотических (температура, влажность) и биотических факторов.

*Ключевые слова:* почвенный микробоценоз; фитопатогены; метод серийных разведений; ризосфера; антагонисты; экология почв; бактерии; питательная среда; грибы; фитопатологический фон; агроэкосистема; фермерское хозяйство.

## SOIL MICROBIOCOENOSIS IN THE AGRICULTURAL ENVIRONMENT AS A DYNAMIC SYSTEM: PRIMARY RESULTS OF THE ASSESSMENT OF CHANGES

© 2023

**Khalikova L.V., Kavelenova L.M.***Samara National Research University (Samara, Russian Federation)*

*Abstract.* Soil biota is characterized by high structural, taxonomic and functional diversity and determines the leading trends in the process of soil formation, while the microorganisms content in the soil varies widely depending on its chemical composition, humidity, temperature, pH and other properties. On the other hand, the soil microbiome has a significant impact on soil fertility, participating in the conversion of nutrients inaccessible to plants into usable forms. Soil microbiota can promote or inhibit plant growth. The purpose of this work is to conduct a comparative analysis of the leading representatives of the microbiome for soil samples from the territory of the model field of the peasant (farm) economy Tsirolev E.P. (Privolzhsky District of the Samara Region). Soil sampling was carried out in accordance with the methods of sampling and sample preparation for chemical, bacteriological, helminthological analysis. For comparison, 15 samples were taken from the same points of the field in different years – 2019 and

2020. Soil suspensions were prepared according to the serial dilution method. Sowing dilutions was carried out on potato-glucose agar. Microorganisms were identified by microscopic method. The test result was calculated separately for fungi and bacteria. The ratio of fungi and bacteria in % to their total number was determined by calculating the number (N) of microorganisms present in the sample. Chemical analysis of soil samples was carried out according to the following parameters: water pH, salt pH, mass fraction of organic matter, mobile potassium and mobile phosphorus, exchangeable calcium and exchangeable magnesium. Laboratory study of soil samples taken on a model field from the territory of a peasant (farm) economy Tsirulev E.P. showed a fairly stable level of water and salt pH values, moderate variability in the content of organic matter, mobile potassium, magnesium and calcium, with a high heterogeneity of the spatial distribution of mobile phosphorus in the soil. Identification of the presence and abundance in soil samples of typical representatives of soil microbiocoenosis (12 broad-spectrum phytopathogens and 2 phytopathogen antagonists) made it possible to detect microorganisms: – common in this soil environment in both years of research (causative agents of phomosis, yellow mucous bacteriosis); – found for samples of one year in the minimum number of samples, not detected in another year (causative agent of verticillium, gray mold) or significantly increased their presence (causative agents of rhizoctoniosis, anthracnose, cladosporiosis). The presence in a significant proportion of soil samples, from 20 to 50–80% of the samples, was noted for a significant group of objects (*Alternaria*, *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus*), in both years of research, the presence of the phytopathogen antagonist *Trichoderma* was detected in all samples. The question of the connection between the revealed changes in the composition of the soil microbiome and the species of plants that were cultivated in this field during a given growing season requires additional data to be clarified, which we will do in subsequent years. Nevertheless, the primary data obtained confirm the existing ideas about the lability of soil microbiocoenosis as a dynamic system that changes its state in response to the impact of abiotic (temperature, humidity) and biotic factors.

**Keywords:** soil microbiocoenosis; phytopathogens; serial dilution method; rhizosphere; antagonists; soil ecology; bacteria; nutrient medium; mushrooms; phytopathological background; agroecosystem; farming.

### Введение

Почвенный покров нашей планеты, или педосфера, является важнейшим элементом, которому присуща диалектическая характеристика «продукт жизни и условие ее существования». Данные функции почвенной оболочки нашей планеты являются, с одной стороны, результатом развития и функционирования живого вещества (совокупности живых организмов почвенной биоты), а с другой стороны – обеспечивают само существование живых организмов и человечества [1; 2].

Почва – благоприятная среда для обитания и размножения многих микроорганизмов. Ее минеральный и органический состав, физико-химическое состояние регулирует численность и состав микробиоценозов, в которые входят бактерии, грибы, простейшие и бактериофаги. Почвенная биота характеризуется высоким структурным, таксономическим и функциональным разнообразием и определяет ведущие тренды процесса почвообразования [3–6]. Содержание микроорганизмов в почве широко колеблется в зависимости от ее химического состава, влажности, температуры, pH и других свойств. В свою очередь, почвенный микробиом оказывает существенное влияние на плодородие почв, участвуя в превращении недоступных для растений питательных веществ в усвояемые формы. Почвенная микробиота, а именно направленность вызываемых микроорганизмами процессов, может способствовать росту растений или же угнетать его [7]. Бактерии и грибы участвуют в большинстве биохимических превращений в почвах. Химические редуценты участвуют в преобразовании и минерализации сложных органических соединений (таких как сахара, целлюлоза, фенолы и лигнин) в питательные вещества, доступные для растений. Они также участвуют в гумификации (образовании устойчивых сложных органических молекул, входящих в состав гумуса) и в ряде других важнейших биологических процессов, таких как азотфиксация, метаногенез, нитрификация и аммонификация [8]. В условиях интенсивного земледелия нарушение

технологии возделывания культур, нерациональное применение различных средств защиты растений, а также неблагоприятные факторы внешней среды создают условия, способствующие накоплению в почве большого комплекса патогенной микробиоты (виды родов *Fusarium*, *Ophiobolus*, *Gibellina*, *Rhizoctonia*, *Phomopsis*, *Verticillium*, *Rhizopus*, *Pythium*, *Alternaria*, *Cercospora* и др.) [9]. Попадающие во время уборки в почву пораженные фитопатогенами растительные остатки являются основными источниками накопления, а затем и заражения растений.

Изучение почвенного сообщества микроорганизмов как сложной, саморазвивающейся системы в течение длительного времени осуществлялось в двух базовых направлениях – в отношении инвентаризации ее состава (изучения таксономии организмов) и в отношении выяснения функциональной активности (изучение протекающих процессов, в том числе химических превращений и изменений численности популяций микроорганизмов). Экологический подход к изучению микробиоценозов почвы относительно ее видового состава и функционального разнообразия отчетливо проявился в классических работах С.Н. Виноградского. Используя собственные результаты исследований и обширный фактический материал, полученный другими учеными, он сформулировал для деятельности почвенной микрофлоры «принцип разделения труда», который выражается в способности членов его коллектива к взаимодействию [10].

Г.А. Заварзин [11] предложил рассматривать две функциональные группы почвенных микроорганизмов, деятельность которых характеризует почву как таковую: микроорганизмы, синтезирующие и выделяющие гидролитические экзоферменты, активно осуществляющие распад исходных биополимеров в составе органических остатков, и «микрофлора рассеяния», использующая мономерные продукты гидролиза, осуществленного экзоферментами первой группой микроорганизмов [12]. Рассмотренные выше модели деятельности микроорганизмов почвы демонстрируют ее коллективный характер, связанный с

наличием определенных ассоциаций, на формирование которых оказывают влияние базовые свойства твердой фазы почвы (минералогический состав, соотношение размерных фракций, структура, физико-химические свойства, особенности химизма и содержания органического вещества и т.д.) [1; 4; 13; 14]. Разнообразие микроорганизмов в отношении их таксономии и функциональной активности характеризуется динамичностью, его флуктуации определяются изменениями абиотических условий (колебания гидротермического режима почвы), внутренней динамикой потоков подвергающегося разрушению и ресинтезу органического вещества, а также особенностями физико-химических параметров почвенной среды.

Традиционно для оценки изменений в ответ на внешние воздействия определяют численность микроорганизмов, дыхательную и ферментативную активность почв. Тем не менее эти показатели не столь чувствительные индикаторы из-за множества функций, выполняемых отдельными видами бактерий и микромицетов в почве, а также комплекса взаимоотношений внутри микробоценозов. Поэтому микробные сообщества агроэкосистем предлагается изучать в аспекте микробного разнообразия для получения реальной картины изменений в агроценозе [15]. При изучении отдельных видов микроорганизмов, трудно поддающихся культивированию или невозможности их выращивания *in vitro*, как в случае с везикулярно-арбускулярными грибами (облигатными симбионтами), представляется актуальным использование применяемых в микробиологии молекулярных методов исследования.

Об актуальности проблемы поддержания равновесия биологической составляющей почвы в условиях интенсивной системы землепользования свидетельствуют отечественные и зарубежные литературные источники, рассматривающие микробиологические аспекты сохранения эколого-биологического состояния различных типов почв и методы исследования биологических процессов, в том числе в условиях монокультуры [12; 16; 17]. Теоретическая и практическая важность решения данной проблемы является основанием для развития регионального биомониторинга, что позволит воссоздать целостную картину «здоровья почв», так как зональные географические и экологические факторы обуславливают специфику состава микробоценоза в зависимости от особенностей различных типов почв.

Классическое для экологии почв направление – детальная инвентаризация таксономического и функционального разнообразия почвенной биоты – представляет исключительную важность для расшифровки структуры почвенных микробоценозов [8; 18]. При этом выясняются формы взаимодействия микроорганизмов, их вклад в статус плодородия почвы, роль в циклах химических элементов. Эти знания становятся основой для практического земледелия, в том числе для поиска эффективных приемов управления микробными сообществами почвы в целях создания благоприятных условий для возделываемых культур и повышения плодородия почвы.

Целью данной работы является проведение сравнительного анализа ведущих представителей микробиома для модельного поля в крестьянском (фермерском) хозяйстве Цирулева Евгения Павловича.

### Объекты, условия

### и методы исследования

Объектами микробиологического мониторинга явились образцы почв с территории крестьянского (фермерского) хозяйства ИП Цирулева Е.П., главы К(Ф)Х. Испытания проводились на базе исследовательской лаборатории ранее упомянутого фермерского хозяйства, которое расположено в селе Приволжье Самарской области и осуществляет свою деятельность уже 20 лет. За это время площадь пашни в сельхозобороте достигла более 7 тыс. га, что позволяет выращивать такие культурные растения, как картофель, соя, свекла, морковь, лук, редька, пшеница, ячмень. Чтобы обеспечить такое хозяйство высоким и качественным урожаем, необходим постоянный агрохимический и микробиологический мониторинг почвы, на которой выращиваются растения, здоровый посадочный материал и т.д. Поставленные задачи удается достичь с помощью деятельности лаборатории, которая основана в данном К(Ф)Х в 2016 году. Благодаря микробиологическим исследованиям почвы, проводимым в лаборатории, были выделены перспективные штаммы грибов рода *Trichoderma*, которые обладают высокой антагонистической активностью против фитопатогенных микроорганизмов [19]. Штаммы подвергались ряду испытаний в аккредитованных лабораториях на определение их токсичности по отношению к объектам окружающей среды (тест-растения, дафнии, рыбы, млекопитающие, дождевые черви), по результатам которых токсичного действия выявлено не было. Данные исследования позволяют использовать штаммы в качестве биологического препарата для защиты растений, что поможет оптимизировать почвенную микробиоту и снизить фитопатологический фон.

Отбор почвенных образцов осуществлялся в соответствии с методами отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа [20]. Для сравнения было отобрано по 15 проб с одних и тех же точек поля в разные годы – 2019 и 2020 гг. Почвенные суспензии готовились согласно методу серийных разведений [21]. Посев разведений осуществлялся на картофельно-глюкозный агар. Приготовление картофельно-глюкозного агара было выполнено согласно методике [22]. Для получения колоний грибов, изолированных от колоний бактерий, в питательную среду добавляли антибиотик (в данном случае «ципрофлоксацин») в количестве 0,2 г/л. Приготовленные питательные среды стерилизовали в автоклаве и разливали в стерильные чашки Петри в ламинарном боксе.

Чашки Петри инкубировались в термостате 3 суток при температуре +30°C – для бактерий, 7 суток при температуре +25°C – для грибов. Идентификацию микроорганизмов проводили микроскопическим методом. Результат испытаний считали отдельно для грибов и бактерий. Определяли соотношение грибов и бактерий в % к их общему числу, рассчитывая число ( $N$ ) микроорганизмов, присутствующих в пробе, по формуле:

$$N = a/A \times 100,$$

где  $a$  – количество колоний, идентифицированных до рода, подсчитанных на двух чашках, выбранных для подсчета;  $A$  – сумма всех колоний, подсчитанных на двух чашках, выбранных для подсчета.

Результат вычисления округляли до двух значащих цифр.

Список ведущих представителей почвенной микробиоты, присутствие которых оценивали в пробах почвы, представлен в таблице 1.

Химический анализ проб почвы проводили по следующим показателям: рН водный [23], рН солевой [24], массовая доля органического вещества [25], калий подвижный и фосфор подвижный [26; 27], кальций обменный и магний обменный [28]. Статистический анализ полученных данных проводили с использованием пакета статистического анализа MS Excel (описательная статистика).

#### Результаты и их обсуждение

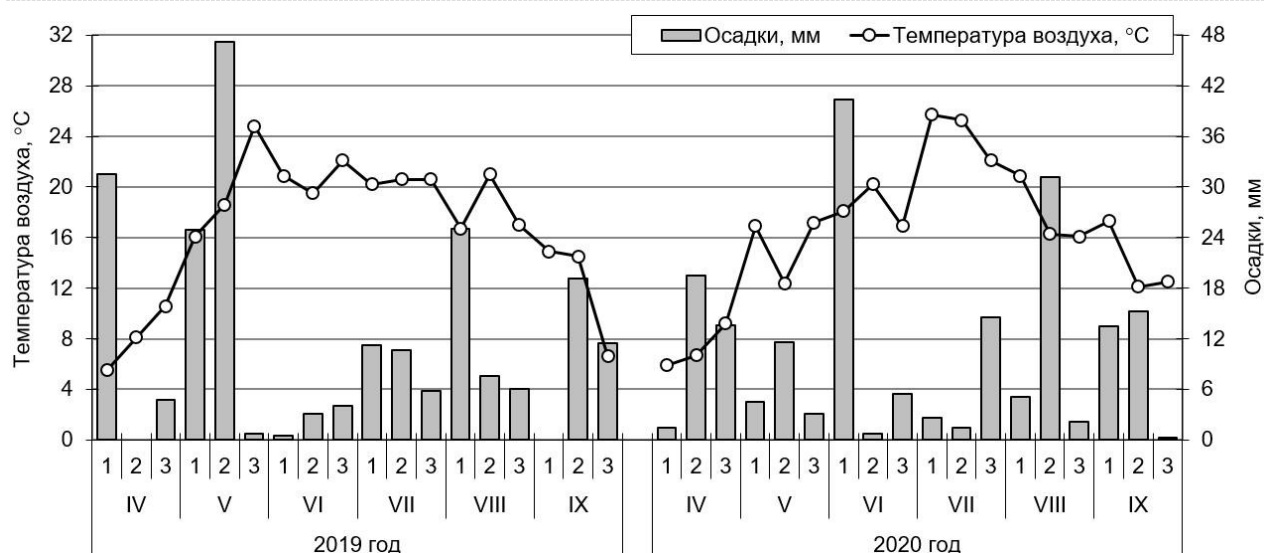
Особенности погоды вегетационных периодов 2020 г., которые мы охарактеризуем в их подекадном отражении (рис. 1), отличались довольно заметной выравненностью показателей температуры с мая по июль в 2019 г. и более высоким уровнем температуры в 2020 г., достигшем максимума в 1–2 декадах июля. Поскольку поле, с которого отбирались почвенные образцы, возделывается при использовании системы полива, именно различия температурного

фона могли оказать влияние на развитие почвенных микроорганизмов.

Анализируя агрохимические особенности почвы изучавшегося поля (рис. 2), мы можем отметить сравнительное постоянство для двух анализируемых сезонов средних показателей массовой доли органического вещества, при определенной изменчивости показателей внутри годичной выборки из 15 проб-повторностей. Более заметно различались по годам средние показатели содержания подвижного магния, также обнаруживая неоднородность показателей внутри группы из 15 образцов. Наибольшей изменчивостью характеризовалось содержание подвижного фосфора, которое в группе сравниваемых образцов могло различаться на 200 единиц и более (рис. 2). Выявленные различия как между пробами одного года, так и для показателей разных лет весьма убедительно иллюстрируют значения вычисленных нами коэффициентов вариации (рис. 3). Они также подтверждают высокую стабильность значений водного и солевого рН, умеренную изменчивость содержания органического вещества, калия, магния и кальция.

**Таблица 1** – Наименования ведущих представителей почвенного микробоценоза и их роль в почве

№ п/п	Латиноязычное название	Русскоязычное название	Роль как представителя почвенного микробиома
1	<i>Alternaria</i> sp.	Альтернария	Фитопатоген картофеля, моркови, зерновых культур и др.
2	<i>Fusarium</i> sp.	Фузариум	
3	<i>Penicillium</i> sp.	Пеницилл	Фитопатоген винограда, луковичных растений и др.
4	<i>Phoma</i> sp.	Фома	Фитопатоген картофеля, моркови и др.
5	<i>Colletotrichum</i> sp.	Коллетотрих	Фитопатоген картофеля, земляники и др.
6	<i>Rhizopus</i> sp.	Ризопус	Фитопатоген картофеля, свеклы, винограда и др.
7	<i>Botrytis</i> sp.	Ботритис	Фитопатоген винограда, земляники и др.
8	<i>Verticillium</i> sp.	Вертицилл	Фитопатоген картофеля, подсолнечника и др.
9	<i>Rhizoctonia</i> sp.	Ризоктония	Фитопатоген картофеля, зерновых культур и др.
10	<i>Aspergillus</i> sp.	Аспергилл	Фитопатоген винограда, луковичных растений и др.
11	<i>Cladosporium</i> sp.	Кладоспорий	Фитопатоген бобовых, злаковых культур и др.
12	<i>Xanthomonas</i> sp.	Ксантомонас	Фитопатоген земляники, крестоцветных культур и др.
13	<i>Trichoderma</i> sp.	Триходерма	Антагонисты фитопатогенов (АФ) –
14	<i>Bacillus</i> sp.	Бациллюс	возбудителей бактериальных и грибковых болезней растений



**Рисунок 1** – Особенности погодных условий вегетационных периодов 2019 и 2020 гг. (по данным Приволжского УГМС для г. Самары). IV–IX – месяцы; 1–3 – декады

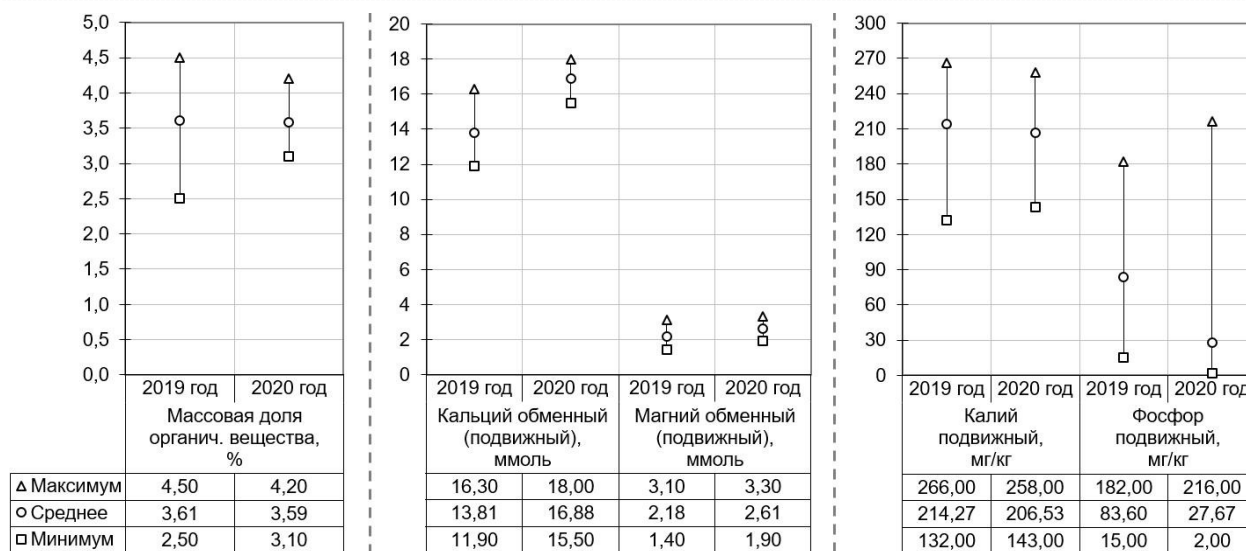


Рисунок 2 – Агрохимические показатели почвы, 2019 и 2020 гг.

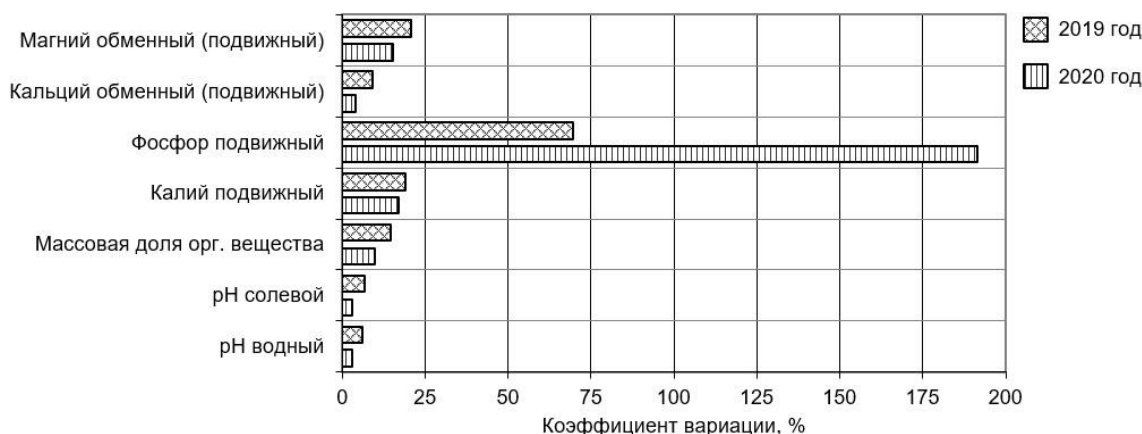


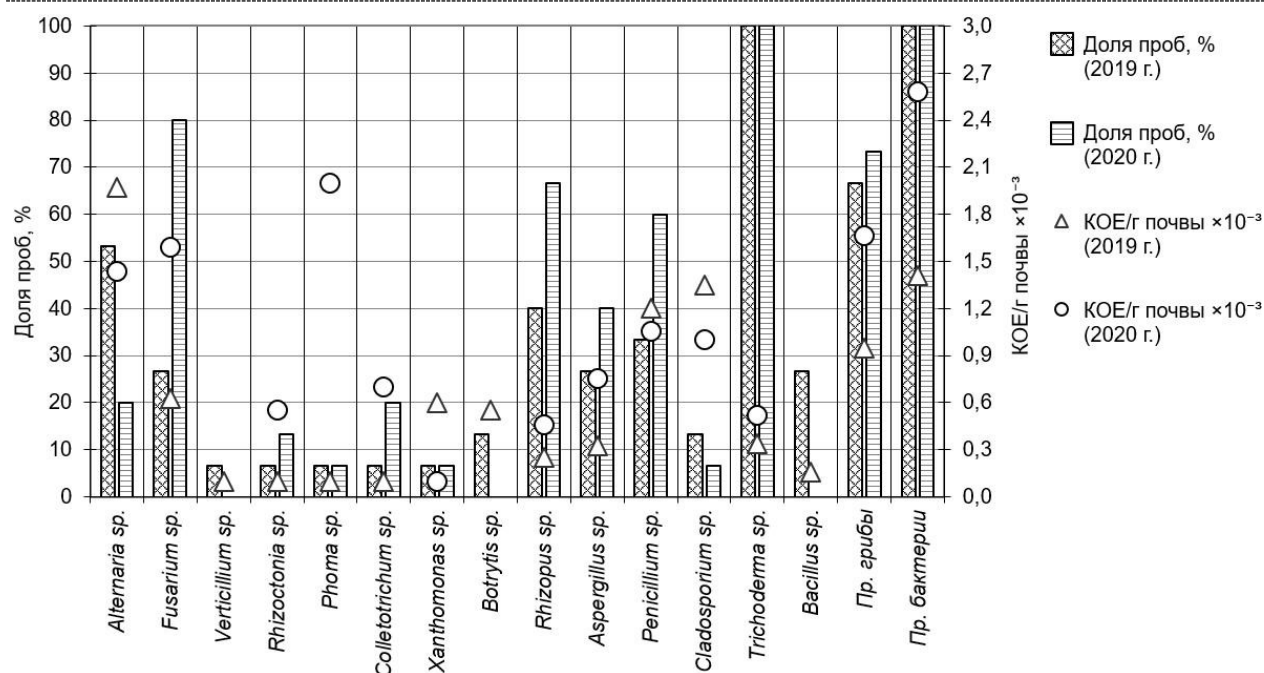
Рисунок 3 – Значения коэффициента вариации для различных агрохимических показателей почвы, 2019 и 2020 гг.

Результаты выявления в почвенных пробах 2019 и 2020 гг. присутствия и численности различных представителей почвенного микробиома отражены на рис. 4. Для наглядности мы объединили на одном координатном поле данные, характеризующие частоту присутствия в пробах различных микроорганизмов (левая ось ординат) и их среднюю численность в пробах, рассчитанную для группы проб, в которых данные микроорганизмы были обнаружены (правая ось ординат). Можно отметить, что среди представителей почвенного микробиома обнаруживались распространенные в данной почвенной среде (доля проб 6,7%) в оба года исследований возбудители фомоза, желтого слизистого бактериоза. Были выявлены микроорганизмы, которые для проб одного года были обнаружены в минимальном числе проб, в другой год не встречались (возбудители вертициллез, серой гнили) либо заметно увеличивали свое присутствие (возбудители ризоктониоза, антракноза, кладоспориоза).

Присутствие в значительной доле образцов, от 20 до 50–80% проб, было отмечено для значительной группы объектов (*Alternaria*, *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus*), а также объектов, условно обозначаемых как «прочие грибы» и «прочие бактерии». Кроме того, во всех почвенных образцах в оба года исследований было выявлено присутствие антагониста фитопатогенов *Trichoderma*, который вносится в

почвенную среду как биологический препарат для защиты растений. Необходимо отметить, что использование данного поля происходило с применением системы севооборотов: так, в 2018 и 2019 гг. на нем выращивалась соя, в 2020 г. оно было оставлено под паром, далее, в 2021 г., использовалось для выращивания картофеля. Характерно, что получаемая на данном поле сельхозпродукция по своему качеству соответствовала предъявляемым требованиям, растения не обнаруживали симптомов повреждения фитопатогенами. Это косвенно служит доказательством «некритичной» в отношении фитопатологического фона ситуации с составом почвенного микробиома.

Неоднородное пространственное распределение различных представителей почвенного микробиома, установленное нами при сравнении проб одного года, вполне согласуется с классическими представлениями о наличии ризосферного эффекта, вследствие которого микробные популяции непосредственно вокруг корней растений более многочисленны, чем вдали от них [29–31]. Тип растений и состав почвы существенно влияют на бактериальный и грибной микробиом ризосферы [32]. Ризосфера не только способствует увеличению количества микробов, но и способствует отбору из основной массы почвы специфических представителей почвенного микробиома, связанных с определенным растением [33].



**Рисунок 4** – Особенности частоты выявления и концентрации различных представителей почвенного микробиома в образцах почвы модельного поля, 2019 и 2020 гг.

#### Заключение

Таким образом, лабораторное изучение почвенных проб, отобранных на модельном поле с территории крестьянского (фермерского) хозяйства ИП Цирулева Е.П., показало достаточно стабильный уровень значений водного и солевого рН, умеренную изменчивость содержания органического вещества, подвижных калия, магния и кальция, при высокой неоднородности пространственного распределения в почве подвижного фосфора. Выявление присутствия и численности в почвенных пробах типичных представителей почвенного микробиоценоза (12 фитопатогенов широкого спектра действия и 2 – антагонистов фитопатогенов) позволило обнаружить микроорганизмы: – распространенные в данной почвенной среде в оба года исследований (возбудители фомоза, желтого слизистого бактериоза); – обнаруженные для проб одного года в минимальном числе проб, в другой год не выявленные (возбудители вертициллез, серой гнили) либо заметно увеличившие свое присутствие (возбудители ризоктониоза, антракноза, кладоспориоза). Присутствие в значительной доле почвенных образцов, от 20 до 50–80% проб, было отмечено для значительной группы объектов (*Alternaria*, *Fusarium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus*), в оба года исследований во всех пробах было выявлено присутствие антагониста фитопатогенов *Trichoderma*.

Вопрос о связи выявленных изменений состава микробиома почвы с видовой принадлежностью растений, которые в данный вегетационный период возделывались на данном поле, требует для своего прояснения привлечения дополнительных данных, что будет нами выполнено в последующие годы. Однако полученные первичные данные подтверждают существующие представления о лабильности почвенного микробиоценоза как динамичной системы, изменяющей свое состояние в ответ на воздействие абиотических (температура, влажность) и биотических факторов.

#### Список литературы:

- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Экология почв: учение об экологических функциях почв: учебник. 2-е изд., уточ. и доп. М.: Издательство МГУ, 2012. 412 с.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. Общая биогеосистемная экология. Новосибирск: ВО «Наука»; Сибирская издательская фирма, 1993. 288 с.
- Дергачева М.И. Экология почв: итоги, проблемы, перспективы // Известия Уральского государственного университета. Серия 2: Гуманитарные науки. 2002. № 23. С. 53–61.
- Карпачевский Л.О. Экологическое почвоведение. М.: Геос, 2005. 336 с.
- Мирчинк Т.Г. Почвенные грибы как компонент биогеоценоза // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза / отв. ред. Е.Н. Мишустин. М.: Наука, 1984. С. 114–130.
- Мишустин Е.Н. Ассоциации почвенных микроорганизмов. М.: Наука, 1975. 107 с.
- Prabhakaran A., Meenatchi R., Pal S., Hassan S., Veera Bramhachari P., Kiran G.S., Selvin J. Soil microbiome: characteristics, impact of climate change and resilience // Understanding the Microbiome Interactions in Agriculture and the Environment / ed. P. Veera Bramhachari. Singapore: Springer, 2022. P. 285–313. DOI: 10.1007/978-981-19-3696-8\_15.
- State of knowledge of soil biodiversity – status, challenges and potentialities, Report 2020 // Rome: FAO. 2020. 616 p. DOI: 10.4060/cb1928en.
- Станчева Й. Атлас болезней сельскохозяйственных культур. Т. 4. Болезни технических культур / пер. с болг. Г. Данаиловой. София–М.: Pensoft, 2003. 186 с.
- Виноградский С.Н. Микробиология почвы: проблемы и методы. Пятьдесят лет исследований. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 792 с.
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв: учебник. 3-е изд., испр. и доп. М.: Изд-во МГУ, 2005. 445 с.

12. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии / отв. ред. Н.Н. Колотилова. М.: Наука, 2003. 348 с.
13. Звягинцев Д.Г. Некоторые концепции строения и функционирования комплекса почвенных микроорганизмов // Вестник МГУ. Сер. 17. Почвоведение. 1978. № 4. С. 48–56.
14. Таргульян В.О., Соколова Т.А. Почва как биокосная природная система: «реактор», «память» и регулятор биосферных взаимодействий // Почвоведение. 1996. № 1. С. 34–47.
15. Kaur A., Chaundhary A., Kaur A., Choundhary R., Kaushik R. Phospholipid fatty acid – a bioindicator of environment monitoring and assessment in soil ecosystem // Current science. 2005. Vol. 89, № 7. P. 1103–1112.
16. Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. Биология почв Юга России. Ростов-на-Дону: Изд-во ЦВВР, 2004. 350 с.
17. Казеев К.Ш. Изменение биологической активности почв предгорий Северо-Западного Кавказа при антропогенном воздействии: дис. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону, 1996. 133 с.
18. Coleman D.C., Mac Callahan A., Crossley D.A. Future Developments in Soil Ecology // Fundamentals of Soil Ecology. Third edition. Elsevier Science & Technology, 2018. P. 255–282. DOI: 10.1016/b978-0-12-805251-8.00008-9.
19. Халикова Л.В., Корчиков Е.С., Боровкова Н.В., Семкина О.В. Анализ антагонистической активности грибов рода *Trichoderma* в отношении некоторых фитопатогенных микромицетов // Теоретические и прикладные проблемы современной науки и образования: мат-лы междунар. науч.-практ. конф. Т. 1 (Курск, 24 мая 2021 г.). Курск, 2021. С. 486–493.
20. ГОСТ 17.4.4.02-2017. Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа. М.: Стандартинформ, 2018. 10 с.
21. Нетрусов А.И., Котова И.Б. Микробиология: учебник. 3-е изд., испр. М.: Академия, 2009. 352 с.
22. Приготовление питательных сред и культивирование микроорганизмов: метод. указания / сост. А.П. Ас-ташкина. Томск: Изд-во Томского политехнического университета, 2015. 19 с.
23. ГОСТ 26423-85. Почвы. Методы определения удельной электрической проводимости, рН и плотного остатка водной вытяжки. М.: Стандартинформ, 2011. 6 с.
24. ГОСТ 26483-85. Почвы. Приготовление солевой вытяжки и определение ее рН по методу ЦИНАО. М.: Издательство стандартов, 1985. 4 с.
25. ГОСТ 26213-2021. Почвы. Методы определения органического вещества. М.: Российский институт стандартизации, 2021. 8 с.
26. ГОСТ 26205-91. Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Мачигина в модификации ЦИНАО. М.: Издательство стандартов, 1992. 10 с.
27. ГОСТ 26204-91. Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Чирикова в модификации ЦИНАО. М.: Издательство стандартов, 1992. 8 с.
28. ГОСТ 26487-85. Почвы. Определение обменного кальция и обменного (подвижного) магния методами ЦИНАО. М.: Издательство стандартов, 1985. 13 с.
29. Berendsen R.L., Pieterse C.M.J., Bakker P.A.H.M. The rhizosphere microbiome and plant health // Trends in Plant Science. 2012. Vol. 17, iss. 8. P. 478–486. DOI: 10.1016/j.tplants.2012.04.001.
30. Yu K., Pieterse C.M.J., Bakker P.A.H.M., Berendsen R.L. Beneficial microbes going underground of root immunity // Plant, Cell and Environment. 2019. Vol. 42, iss. 10. P. 2860–2870. DOI: 10.1111/pce.13632.
31. Bakker P.A.H.M., Berendsen R.L., Van Pelt J.A., Vismans G., Yu K., Li E., Van Bentum S., Poppeliers S.W.M., Sanchez Gil J.J., Zhang H., Goossens P., Stringlis I.A., Song Y., de Jonge R., Pieterse C.M.J. The soil-borne identity and microbiome-assisted agriculture: looking back to the future // Molecular Plant. 2020. Vol. 13, iss. 10. P. 1394–1401. DOI: 10.1016/j.molp.2020.09.017.
32. Philippot L., Raaijmakers J.M., Lemanceau P., van der Putten W.H. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere // Nature Reviews Microbiology. 2013. Vol. 11. P. 789–799. DOI: 10.1038/nrmicro3109.
33. Weller D.M., Raaijmakers J.M., McSpadden Gardner B.B., Thomashow L.S. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens // Annual Review of Phytopathology. 2002. Vol. 40. P. 309–348. DOI: 10.1146/annurev.phyto.40.030402.110010.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
<p><b>Халикова Лилия Валерьевна</b>, аспирант кафедры экологии, ботаники и охраны природы; Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королёва (г. Самара, Российская Федерация). E-mail: halikova.lilya@yandex.ru.</p> <p><b>Кавеленова Людмила Михайловна</b>, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии, ботаники и охраны природы; Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королёва (г. Самара, Российская Федерация). E-mail: lkavelenova@mail.ru.</p>	<p><b>Khalikova Liliya Valerievna</b>, postgraduate student of Ecology, Botany and Nature Protection Department; Samara National Research University (Samara, Russian Federation). E-mail: halikova.lilya@yandex.ru.</p> <p><b>Kavelenova Lyudmila Mikhailovna</b>, doctor of biological sciences, professor, head of Ecology, Botany and Nature Protection Department; Samara National Research University (Samara, Russian Federation). E-mail: lkavelenova@mail.ru.</p>

**Для цитирования:**

Халикова Л.В., Кавеленова Л.М. Почвенный микробоценоз в агросреде как динамичная система: первичные результаты оценки изменений // Самарский научный вестник. 2023. Т. 12, № 2. С. 91–97. DOI: 10.55355/snv2023122114.