

Научная статья

УДК 633:579.64

DOI: 10.25230/2412-608X-2023-4-196-97-109

О ризосфере полевых культур и факторах, влияющих на динамику ее микробиоты (обзор)

Александр Сергеевич Бушнев
Дина Александровна Курилова
Ирина Алексеевна Котлярова

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК

Россия, 350038, г. Краснодар, ул. им. Филатова, д. 17
Тел.: 8 (861) 275-85-03
vniimk-agro@mail.ru

Аннотация. Приведен обзор литературных источников, показывающий значимость ризосферы, являющейся определённым биологическим буфером, регулирующим взаимоотношения высших растений с почвой и населяющими её микроорганизмами. Рассмотрены основные факторы, влияющие на показатели активности ризосферной микробиоты, обладающей комплексом полезных для растений свойств (перевод в доступные формы элементов питания, разложение органических материалов, повышение устойчивости к абиотическим факторам, стимуляция роста, антагонизм к фитопатогенам и т.д.). Нарушения во взаимоотношениях между растениями и их ассоциативными микроорганизмами, вызванные различными факторами, в том числе и регулируемые человеком – технологиями возделывания, могут значительно снизить потенциал урожайности сельскохозяйственных культур, в числе которых находится и подсолнечник. Проведенный аналитический обзор свидетельствует о перспективности проведения исследований, позволяющих установить влияние агротехнических приёмов (срок посева, норма высева семян, удобрение, химическая и биологическая защита растений) на изменение качественного и количественного состава микробиоты в ризосфере подсолнечника, а также определить их влияние на урожай и качество получаемой продукции.

Ключевые слова: почвенная микрофлора, ризосфера, микробиота, ассоциативный симбиоз, подсолнечник, технология возделывания, почва

Для цитирования: Бушнев А.С., Курилова Д.А., Котлярова И.А. О ризосфере полевых культур и факторах, влияющих на динамику ее микробиоты (обзор) // Масличные культуры. 2023. Вып. 4 (196). С. 97–109.

UDC 633:579.64

About rhizosphere of field crops and factors influencing on dynamics of its microbiota (review)

Bushnev A.S., head of the lab., leading researcher, PhD in agriculture, ass. Prof.

Kurilova D.A., chief researcher, doctor of agriculture

Kotlyarova I.A., expert of 2nd category, PhD in agriculture

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops

17 Filatova str., Krasnodar, 350038, Russia

Tel.: (861) 275-85-03

vniimk-agro@mail.ru

Abstract. There is presented a review of literary sources, which disclosed an importance of rhizosphere being a certain biological buffer regulating interrelations between higher plants and soil and inhabiting soil microorganisms. The main factors influencing indicators of activity of rhizosphere microbiota possessing a complex of useful qualities for plants (converting of nutrient into accessible forms, decomposition of organic materials, increase of resistance to abiotic factors, stimulating a growth, antagonism to phytopathogens, etc.) are considered. The violations of interrelations between plants and their associative microorganisms caused by different factors, including the regulating by human ones – such as cultivation technologies, are able to decrease yield potential of agricultural crops including sunflower. The analytical review certifies the prospects to conduct researches allows determining an impact of agrotechnical methods (sowing dates, seed sowing rates, fertilizer, and chemical and biological plant protection) on changes in qualitative and quantitative composition of microbiota in sunflower rhizosphere and to determine their influence on yield and quality of products.

Key words: soil microflora, rhizosphere, microbiota, associative symbiosis, sunflower, cultivation technology, soil

Почва – это не физическая или химическая, а прежде всего биологическая и биохимическая система, одним из главных компонентов которой является почвенная микрофлора. Микроорганизмам принадлежит ведущая роль в разложении

растительных остатков, синтезе и деградации гумуса, формировании фитосанитарного состояния почвы, накоплению в ней биологически активных веществ, фиксации атмосферного азота и т.д. Кроме того, почвенные микроорганизмы играют важную роль в формировании плодородия почвы и питания растений [1; 2].

Высшие растения, являясь основным источником питательных веществ для преобладающего числа микроорганизмов, населяющих почву, оказывают существенное влияние на микробные ценозы. Вокруг корней вегетирующих растений образуется особая зона, в которой создаются более благоприятные условия существования как для растений, так и для микроорганизмов. Численность микробов в прикорневой зоне более значительна, чем в остальной массе почвы. Это связано прежде всего с выделениями из корней (экзоосмосом) органических веществ, синтезированных растениями. Кроме того, в зоне обильного скопления и развития корней улучшаются физические свойства почвы: почвенные частицы оказываются более структурированными, благодаря чему улучшается процесс дыхания корней и микроорганизмов, поддерживается стабильная температура, лучше сохраняется влага благодаря способности корневых систем растений активно изменять влажность окружающей их среды. Также корни увеличивают кислотность примыкающих к ним микрослоёв почвы (в пределах нескольких миллиметров) за счёт выделения углекислоты и H^+ ионов [3; 4; 5; 6; 7; 8].

Повышенное скопление микробов в прикорневой почве впервые отметил немецкий агроном и физиолог Гильтнер (Hiltner) в 1904 г. Он и предложил термин «ризосфера» [5]. Ризосфера – это узкий слой почвы, прилегающий к корням растения и попадающий под непосредственное действие корневых выделений и почвенных микроорганизмов, толщиной около 2–5 мм в диаметре. Границы ризосферы зависят от вида растения, типа

почвы, влажности и ряда других факторов [9; 10; 11; 12; 13]. Ульрих [14] отмечает, что, хотя морфологически корни, почва и микроорганизмы отчетливо отделяются друг от друга, функциональной границы между ними не существует. Одна из границ ризосферы определена относительно четко и совпадает с поверхностью корня, вторая – более размыта и по разным признакам проходит на неравном расстоянии от корня [15]. Для микробной популяции – это доли миллиметра, для влаги и подвижных элементов питания – до десяти миллиметров, для газообразных соединений – десятки миллиметров [16].

Без глубокого понимания происходящих в почвах ризосферы процессов невозможно создавать системы устойчивого земледелия и решать многие экологические проблемы. В современном понимании ризосфера – это центральный компонент экосистем и биогеохимических циклов химических элементов, место взаимодействия между почвой, корнями, микроорганизмами и почвенной фауной [17]. Взаимоотношение растений с ризосферной микрофлорой носит характер раздельного симбиотрофизма, то есть они обоюдно полезны и растениям, и микроорганизмам [18]. При этом наиболее интенсивно осуществляется конкуренция между представителями биоты за элементы питания [15].

Ризосферная почва существенно отличается от вмещающей (неризосферной) почвы по большинству показателей, характеризующих как состав твердой фазы и раствора, так и функционирование отдельных компонентов почвенной системы: кислотности, влажности, температуры, ферментативной активности, скорости разложения клетчатки, биологической токсичности и т. д. [19; 20].

В ризосфере более энергично, чем в свободной почве, протекают многие химические и биохимические процессы за счёт корневых выделений, а также повышенной концентрации продуктов метаболизма микроорганизмов и «пограничных»

клеток. Наличие этих разнообразных веществ приводит к существенным изменениям в циклах химических элементов, в том числе и элементов питания, к интенсификации круговорота углерода и процессов выветривания минералов и разложения органического вещества. Корневые выделения (корневые экссудаты) представляют собой низкомолекулярные органические вещества, являющиеся продуктами фотосинтеза и метаболизма растений. В их составе обнаружено большое количество различных веществ, в том числе 10 разных сахаров, 23 аминокислоты, 10 витаминов, органические кислоты, спирты, ферменты, гормоны, алколоиды, глюкозиды, флавоноиды, ауксины, фосфатиды и различные ароматические вещества. Высокая секреторная активность корней обеспечивает почвенные микроорганизмы источником питания, благодаря чему последние размножаются там гораздо активнее [3; 4; 5; 6; 7; 8; 21; 22; 23; 24; 25]. При этом ризосферный эффект более ярко выражен в песчаных почвах и менее – в гумусовых [26; 21].

Наиболее важные специфические особенности почв в ризосфере связаны с непрерывным поступлением в почву экссудатов корней, продуктов метаболизма микроорганизмов.

Почва ризосферы очень разнообразна. В состав ризосферной микробиоты входят различные микроорганизмы: бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли, дрожжи, простейшие, фаги и другие живые существа. Преобладающими в ризосфере растений независимо от условий их роста и возраста являются бактерии, второе место занимают микобактерии, в несравненно меньшем количестве присутствуют актиномицеты, грибы, спорозоносные бактерии и др. [5; 7].

Неспороносные бактерии составляют основную, самую обширную и разнообразную группу ризосферной микробиоты, их количество может достигать 99,5 % от численности микробного населения ризо-

сферы. В состав этой группы входят представители различных семейств, родов и видов: азотобактер, клубеньковые бактерии, тиобактерии, фотобактерии, азотомонас, сульфомонас, нитрификаторы, денитрификаторы и пр. В одном грамме почвы содержатся миллиарды аммонификаторов и денитрификаторов, а нитрификаторов и целлюлозолитических бактерий сравнительно мало. На втором месте по количеству стоят микобактерии, число которых достигает сотен тысяч и миллионов. Доли процента составляют в ризосфере спорозоносные бактерии, особенно мало их в период активной вегетации растений, так как данная группа бактерий развивается преимущественно на мёртвых, разрушающихся корнях [3; 4; 5; 27; 28; 29; 30; 31].

Бактерии образуют с корневой системой растений прочные ассоциации и формируют специфические ризосферные бактериальные сообщества. Такие взаимоотношения характеризуются терминами «ассоциативные бактерии», «ассоциативные взаимоотношения», «ассоциативный симбиоз» [32; 33; 34].

Растения для содержания ризосферного бактериального сообщества теряют 30–50 % продуктов фотосинтеза в виде корневых экссудатов и ризодепозитов, однако это компенсируется тем, что ризобактерии осуществляют: контроль поступления в корень минеральных элементов из почвы; связывание газообразного азота атмосферы и улучшение за счет него азотного питания растений; синтез фитогормонов; ингибирование роста растений различными метаболитами; потребление и разрушение корневых выделений вегетирующих растений, что положительно влияет на процесс корневого питания; подавление активности неблагоприятной для растений микробиоты; стимулирование эндосимбиоза растений и микроорганизмов; разложение целлюлозы; синтез витаминов, полисахаридов, гетероауксинов, и тем самым оказывают

определенное влияние на развитие растительного организма [14; 34; 35; 36; 37; 38].

Функция азотфиксации ранее приписывалась лишь ограниченному кругу свободноживущих бактерий – *Azotobacter*, *Clostridium*, *Azospirillum*, *Beijerinckia*, *Derxia*. В настоящее время считается, что к фиксации азота из атмосферы способны 80–90 % всех известных бактерий, это представители родов: *Azospirillum*, *Herbaspirillum*, *Acetobacter*, *Agrobacterium*, *Azotobacter*, *Pseudomonas*, *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Burkholderia*, *Flavobacterium*, *Campylobacter* [39; 40; 41; 42]. Такой тип азотфиксации получил название ассоциативной, в отличие от симбиотической, характерной для бактерий, обитающих в клубеньках бобовых растений. Данный процесс протекает практически во всех типах почв в ризосфере растений самых разных мест обитания. Особенностью ассоциативных бактерий является то, что они не образуют на корнях растений каких-либо специализированных структур типа клубеньков [43]. Масштабы ассоциативной азотфиксации в зоне умеренного климата достигают 50–150 кг/га молекулярного азота за вегетационный период, в тропических широтах – от 200 до 600 кг/га в год, что говорит о большом экологическом значении данного способа пополнения фонда доступного растениям азота в большинстве природных экосистем [34; 36; 44]. Доказано, что в почве при наличии растений уровень азотфиксации значительно выше, чем в их отсутствии [40; 45].

Фосфор в почве присутствует в виде органических (отложения растительного, животного и микробного происхождения) и неорганических (минеральных) соединений, но только около 5 % его доступно растениям, так как большая часть находится в форме фитина (соль инозитфосфорной кислоты), нуклеиновых кислот, фосфолипидов. В улучшении фосфорного питания растений значительную роль играют ризосферные бактерии, которые за счёт синтезируемых ими ферментов – фи-

тазы, нуклеазы, фосфатазы, фосфолипазы, осуществляют минерализацию этих соединений с образованием доступных форм фосфора [2; 5; 46; 47; 48].

Под влиянием микрофлоры в ризосфере отмечается увеличение растворимости соединений железа и марганца и других металлов, так как они находятся в соединениях с органическими веществами, образуемыми микробами, следовательно, лучше усваиваются растениями. Что подтверждено Вайнштейном и соавторами в лабораторном опыте с подсолнечником, где в отсутствии микробов и их метаболитов данные элементы не усваивались растениями. Эти наблюдения показывают, что растения усваивают железо не в виде минеральных соединений, а в форме органоминеральных веществ, образующихся под влиянием микроорганизмов [5; 49; 50].

Актиномицеты составляют менее 1 % от общего числа микроорганизмов ризосферы и встречаются преимущественно к концу вегетации растений. Виды актиномицетов, обитающих в ризосфере и в почве, не отличаются по видовому составу и физиологии [5; 7].

Наряду с бактериями и актиномицетами грибы – постоянные обитатели прикорневой зоны растений, представляют собой либо типичных эккрисотрофов, использующих корневые выделения растений, либо патогенных и потенциально патогенных организмов. Однако их видовой состав в ризосфере значительно более однообразный, чем вне ризосферы в первую очередь за счёт того, что подвижные бактерии в насыщенной влагой среде передвигаются и размножаются намного быстрее. Количество гумуса также влияет на численность грибов. В почвах, бедных органикой, увеличение численности микрофлоры в ризосфере более значительно, чем в сильно гумусированных, так как в первых более заметен рост органического вещества за счёт корневых выделений. Физиологически активные вещества, выделяемые корнями растений, оказывают

как прямое стимулирующее действие на грибные ценозы, так и опосредованное за счёт стимуляции роста в ризосфере микробов-антагонистов к определённым видам грибов, тогда как при угнетении роста антагонистов могут усиленно размножаться многие грибы, в том числе фитопатогенные и некоторые симбионты [5; 24].

Фитопатогенные грибы рассматриваются как почвенные, хотя многие из них (преимущественно специализированные) находятся в почве в состоянии покоя и прорастают только тогда, когда стимулируются экссудатами корней. Микробиота ризосферы является определённым биологическим барьером, влияющим на взаимоотношения высших растений и патогенов, играя значительную роль в иммунитете растений. Растения также могут способствовать развитию и накоплению в почве микробов-антагонистов к фитопатогенным бактериям, грибам, актиномицетам и даже вирусам, а также к азотобактеру, клубеньковым бактериям, микоризным грибам. Однако при неблагоприятных условиях для роста растений в их ризосфере развиваются и накапливаются фитопатогенные микроорганизмы [6; 22; 24; 51].

На состав ризосферной микрофлоры оказывает влияние вид, возраст, состояние растений, положение и характер распределения корней, тип почвы и т. д. [2]. Количество микроорганизмов и соотношение видов в ризосфере сельскохозяйственных культур меняется в течение вегетационного периода по фазам развития растений, а также зависит от влажности почвы, освещённости растений, технологии возделывания, вносимых удобрений, степени интенсификации обработки почвы, количества корневых и пожнивных остатков, применения средств защиты растений и т. п. [52; 53; 54].

Ризосферный эффект увеличивается после прорастания семени и достигает максимума в период цветения и плодоношения растений. Таким образом возраст и старе-

ние растений играют большую роль в формировании и деятельности ризосферной микрофлоры. На начальных этапах роста растений в ризосфере доминируют грамотрицательные бактерии, псевдомонады, флавобактерии, азотобактер, которые по мере созревания растения заменяются грамположительными бациллами, микобактериями, стрептомицетами. Связано это с тем, что в процессе вегетации у растений изменяется состав корневых выделений, служащих источником питания бактерий, а также с заменой бактерий, питающихся продуктами экзоосмоса корней, на гидролитиков, разлагающих корневой опад и микробную биомассу [5; 7; 55; 56; 57]. Наименьшие динамические колебания численности в течение вегетационного периода характерны для аммонификаторов и олигонитрофилов независимо от генотипов сельскохозяйственных культур [58].

Микроорганизмы довольно требовательны к влаге, их интенсивное развитие происходит лишь в достаточно увлажнённой почве. К недостатку влаги более чувствительны бактерии, а грибы и актиномицеты наиболее устойчивы. Довольно энергично минерализационные процессы протекают при влажности почвы 60–70 % от полной влагоёмкости, а если она не превышает величину максимальной гигроскопичности почвы, то бактерии находятся в покоящемся состоянии, грибы же и актиномицеты способны развиваться. В этот период протекают преимущественно процессы аммонификации и связывания минеральных азотистых соединений, тогда как процессы нитрификации, денитрификации и фиксации атмосферного азота оказываются полностью подавленными [3; 59; 60].

Среди антропогенных факторов существенное влияние на количественный и качественный состав ризосферы оказывают обработка почвы, внесение удобрений и применение пестицидов химического и биологического происхождения [7; 52; 61; 62]. Влияние механической обработки почвы (вспашка,

орошение, мелиорация) отражается на влажности, аэрации и других условиях жизни почвенной микрофлоры, что изменяет микробные ценозы, часто стойко и не всегда в положительном для сельского хозяйства направлении [7; 54; 63]. В большинстве агроэкосистем в результате используемых агротехнологий изменяется естественный ход биохимической деятельности микроорганизмов, который в целинных почвах обеспечивает устойчивое равновесие процессов синтеза и разложения гумуса. В пахотных почвах нарушается природный гомеостаз экосистем, ухудшается их фитосанитарное состояние, снижается содержание гумуса. Во многих регионах наблюдается деградация почв, что характерно и для чернозёмов Кубани [64].

После вспашки в почве усиливается размножение аэробных микроорганизмов и возрастает их минерализационная деятельность. Однако систематическая обработка почвы приводит к её распылению и потере ценных для аграрного производства физических свойств пашни [3]. При интенсивной обработке создаются благоприятные условия для активной деятельности микрофлоры во всем пахотном слое почвы (0–30 см). Минимальные и поверхностные обработки (лемешное и дисковое лущение на 12–14 см и 8–10 см) повышают интенсивность микробиологических процессов в верхнем слое (0–10 см) и при этом угнетают в нижнем (20–30 см). Со временем такая биологическая разнокачественность почвенных слоев возрастает. Ежегодные вспашки, повышая интенсивность процессов минерализации, увеличивают содержание элементов минерального питания, но ускоряют деструкцию гумуса. Регулярные мелкие рыхления, напротив, способствуют лучшему сохранению гумуса за счет усиленной гумификации большой массы растительных остатков в верхнем слое почвы и затухания минерализационной деятельности микроорганизмов в нижних уплотненных слоях [2; 65].

Влияние удобрений на изменение естественного хода микробиологических процессов в почве наиболее чётко проявляется при их длительном применении. На отдельные группы микроорганизмов действие разных видов удобрений имеет неодинаковую направленность. Так, минеральные удобрения увеличивают в составе микробценоза долю бактерий, участвующих в минерализации гумусовых веществ и микроскопических грибов (в том числе патогенных). Органические удобрения и навоз, напротив, ослабляют развитие этих микроорганизмов, но усиливают активность сапрофитов, разлагающих свежие растительные остатки. Следовательно, под влиянием удобрений происходит перестройка почвенного микробценоза и меняется соотношение различных групп микроорганизмов между собой [64]. Внесение азотно-фосфорных удобрений быстро повышает общую биогенность почвы прежде всего за счет роста численности аммонифицирующих, денитрифицирующих бактерий и олиготрофов. Однако более медленными темпами идет накопление в почве микроскопических грибов, возрастает напряженность процессов минерализации: повышается количество выделяемой почвой углекислоты, растёт суммарное содержание в почве свободных аминокислот, усиливается интенсивность нитрификации и разложения целлюлозы. Сила влияния удобрений на эти процессы прямо зависит от их дозы. Нарушение естественного хода микробиологических процессов происходит не только в том слое почвы, куда вносят удобрения, но и на значительной глубине. Накапливаясь в результате интенсивной нитрификации в пахотном слое, а затем промываясь, нитратный азот активизирует минерализационные процессы в более глубоких слоях. Это приводит к насыщению почвенного профиля нитратами, их миграции за пределы корнеобитаемого слоя, к потерям азота и загрязнению окружающей среды.

Внесение высоких доз азота нерационально в экономическом и вредно в экологическом отношении [66]. Активизация минерализационных процессов под воздействием азотных удобрений приводит к более быстрому использованию азота самой почвой (общего азота, гумуса). В итоге эффективное плодородие почвы повышается, но падает потенциальное [1; 67].

По данным учёных ВНИИМК, темпы деградации чернозема выщелоченного на неудобряемых участках и на участках с использованием высоких доз азотно-фосфорных удобрений были близкими. Это говорит о вреде слишком высокой биологической активности почвы при использовании больших количеств минеральных удобрений. Средние дозы удобрений замедляли этот опасный процесс, но не прекращали его. Темпы изменения гумусного состояния изучаемых почв с течением времени нарастали. В почвах, обладающих высокой энергией минерализационных процессов, идет быстрая потеря гумуса. Очевидно, что на черноземах Кубани, применяя только минеральную систему удобрений, невозможно обеспечить оптимальный уровень интенсивности и направленности микробиологических процессов, связанных с синтезом и деструкцией гумуса [64]. Однако применение минеральных удобрений в лугово-чернозёмной почве оказывало положительное воздействие на численность микроорганизмов и биологическую активность почвы, особенно в фазы активного роста растений [68; 69]. Гумусное состояние почвы в большей степени зависит от соотношения отдельных групп микроорганизмов в микробоценозе, чем от общей биогенности почвы. При использовании высоких доз минеральных удобрений увеличивается плотность заселения почвы микроскопическими грибами и резко возрастает ее токсичность. Органоминеральные удобрения не оказывают заметного влияния на численность микофлоры, токсичность

почвы несколько снижается. При внесении органо-минеральных удобрений и навоза в чернозём обыкновенный и выщелоченный, микробиологические показатели интенсивности минерализации уменьшаются, что сопровождается повышением количества гумуса в почве [1; 64].

Бактеризация почвы микроорганизмами, обладающими полезными для растений свойствами (фиксаторов азота, активных минерализаторов фосфорсодержащих веществ) может иметь место в течение непродолжительного времени, так как под влиянием естественных регуляторных механизмов (воздействие аборигенных микроорганизмов, пригодность субстрата, источников энергии и пищи; микрoэкологические факторы и т.д.) популяции внесённых видов сводятся к минимуму [7]. Так, испытание бактериальных удобрений в различных дозировках в посевах подсолнечника, клецелины, льна масличного, горчицы сарептской, кукурузы и сахарной свёклы как отдельно, так и совместно с минеральными удобрениями, не дало положительных результатов. Поиск причины неэффективности этих приёмов показал неспособность вносимых бактерий выдерживать конкуренцию со стороны антагонистов местной почвенной микрофлоры [1; 70].

Среди химических пестицидов наиболее значимое влияние на микробные ассоциации оказывают гербициды. Кратковременное применение гербицидов в производственных дозах не является той нагрузкой, которая может вызвать существенные устойчивые изменения в структуре и функционировании микробоценоза пашни [5; 64]. Но когда химические препараты для борьбы с сорняками вносят систематически, они превращаются в постоянно действующий экологический фактор, изменяющий не только макро-, но и микробоценоз почвы. Так, длительное (12 лет) ежегодное применение комплекса гербицидов (2,4-Д, трефлан, тилам) на фоне мелких обработок почвы в зернопашном севообороте привело к

угнетению общей биологической активности почвы. Ингибирующее действие гербицидов на отдельные таксономические группы микроорганизмов носило избирательный характер. Наиболее чувствительными оказались нитрификаторы и целлюлозолитики [1]. Причинами негативного влияния гербицидов служит как прямое токсичное действие на наиболее чувствительные группы микроорганизмов, так и косвенное, из-за сниженного поступления в почву растительных остатков в результате уничтожения сорняков [64]. Отрицательное действие во многом определяется размерами остаточных количеств действующих веществ препаратов, накапливающихся в почве, и скоростью их детоксикации. Разложение гербицидов идет в основном путем их микробиологической трансформации и может быть усилено добавлением в почву легкодоступных источников питания (органических удобрений). Потребляя эти соединения, микроорганизмы путем кометаболизма превращают гербициды в нетоксичные продукты, что позволит снизить или даже полностью избежать негативных последствий [64; 71].

Корневые экссудаты разных растений имеют неодинаковый состав и соответственно оказывают различное влияние на почвенную микробиоту. В ризосфере растений преобладающее развитие будут иметь те формы микроорганизмов, которые быстрее и полнее усваивают находящиеся здесь питательные вещества. Установлено, что генотип растения активно контролирует и модифицирует состав ризосферной микробиоты. Так, люцерна, донник, клевер и горох способствуют развитию и накоплению азотфиксаторов в почве, тогда как лён, хлопчатник, наоборот, подавляют данную группу бактерий [5; 7; 72; 73; 74]. Данные примеры свидетельствуют о важности роли севооборотов в сельском хозяйстве.

Возделывание масличных культур в севообороте оказывает сложное многогранное влияние на микробиологическую активность почвы. Оно может играть как позитивную, так и негативную роль в формировании почвенного плодородия.

Изучение почвенной биоты, как одного из основных факторов, обуславливающих гумусное состояние почв, необходимо на современном этапе [1; 64].

Ранее во ВНИИМК велись многолетние исследования по изучению микробиоценоза чернозёмов Краснодарского края. Изучались закономерности изменения численности и активности почвенной микрофлоры в зависимости от сезонов года, глубины почвенного профиля, возделываемых культур, различных систем удобрений, обработок почвы и внесения гербицидов [1]. Однако влияние данных факторов на микробиоту ризосферы изучено не было. Кроме того, учитывая, что отношения между микроорганизмами и растениями в основном полезные (минерализация органических веществ, синтез ростовых веществ, улучшение структуры почвы, разложение токсичных веществ, антагонизм к возбудителям болезней и др.), в настоящее время необходимо больше внимания уделять технологиям, обеспечивающим и стимулирующим такие взаимоотношения. Использование технологий возделывания с учётом их влияния на ризосферную микрофлору, позволит реализовывать потенциал сортов и гибридов масличных культур в полной мере, а также сохранять высокое качество получаемой продукции.

В Российской Федерации основной масличной и наиболее рентабельной сельскохозяйственной культурой является подсолнечник. Его производство в России осуществляется на площади более 10 млн га. Для посева используются высокопродуктивные сорта, гибриды и различные технологии выращивания, однако в производстве урожайность этой культуры реализуется в лучшем случае на 50 %. Одной из причин этого являются нарушения во взаимоотношениях между растениями и микроорганизмами, вызванные различными факторами, в том числе и регулируемые человеком – технологиями возделывания. В настоящее время для перехода к высокопродуктивной и при этом

экологичной технологии выращивания подсолнечника назрела необходимость проводить исследования, позволяющие установить влияние агротехнических приёмов (срок посева, норма высева семян, внесение удобрений, применение химических и биологических средств защиты растений) на изменение качественного и количественного состава микробиоты в ризосфере культуры, а также определить их влияние на урожай и качество получаемой продукции. В данном случае изучение ризосферы подсолнечника позволит определить агроприемы, положительно влияющие на её состав, что позволит разработать технологии, способствующие получению высокой продуктивности культуры.

Список литературы

1. Енкина О.В., Коробской Н.Ф. Микробиологические аспекты сохранения плодородия чернозёмов Кубани. – Краснодар, 1999. – 150 с.
2. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. – М., 2005. – 444 с.
3. Мишустин Е.Н., Перцовская М.И. Микроорганизмы и самоочищение почвы. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1954. – С. 72–83.
4. Starkey R.L. Microorganisms and plant life // Perspectives and horizons in microbiology, a symposium / Edited by Selman A. Walksman. – Rutgers University Press, 1955. – P. 179.
5. Красильников Н.А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1958. – 463 с.
6. Мишустин Е.Н. Микроорганизмы и продуктивность земледелия. – М.: Наука, 1972. – 343 с.
7. Жизнь растений / Под ред. Н.А. Красильникова, А.А. Уранова. – М.: Просвещение, 1974. – Т. 1. – С. 320–323.
8. Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза / Под ред. Е.Н. Мишустина. – М.: Наука, 1984. – 247 с.
9. Сэги Й. Методы почвенной микробиологии. – М., 1983. – 295 с.
10. Теттер Е.З., Шильникова В.К., Переверзева Г.И. Практикум по микробиологии. – М.: Колос, 1972. – 199 с.
11. Кожевин П.А. Микробные популяции в природе. – М., 1989. – 175 с.
12. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д.Г. Звягинцева. – М.: Изд-во «Дрофа», 1991. – 304 с.
13. Емцев В.Т., Мишустин Е.Н. Микробиология: учебник для вузов. – М.: Изд-во «Дрофа», 2005. – С. 325–335.
14. Ulrich D. Stability, elasticity and resilience of terrestrial ecosystems with respect to matter balance // Ecological Studies. – 1987. – Vol. 61. – P. 11–49.
15. Raynaud Xavier. Soil properties are key determinants for the development of exudate gradients in a rhizosphere simulation model // Soil Biology & Biochemistry. – 2010. – Vol. 42. – P. 210–219.
16. Dinesh R., Srinivasan V., Hamza S., Parthasarathy V.A., Aipe K.C. Physico-chemical, biochemical and microbial properties of the rhizospheric soils of tree species used as supports for black pepper cultivation in the humid tropics // Geoderma. – 2010. – Vol. 158. – P. 252–258.
17. Dessaux Yves, Hinsinger Philippe, Lemanceau Philippe. Rhizosphere: so many achievements and even more challenges // Plant and Soil. – 2009. – Vol. 321. – P. 1–3.
18. Гордеева Т.Х., Масленникова С.Н., Гажеева Т.П. Формирование микробно-растительных сообществ ризосферы в онтогенезе зерновых культур // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. – 2012. – № 81. – С. 611–620.
19. Евдокимова Г.А. Продуктивность микроорганизмов в ризосфере многолетних злаков в Заполярье // Закономерности развития почвенных микроорганизмов (сборник научных трудов). – Ленинград, 1975. – С. 87–104.
20. Соколова Т.А. Специфика свойств почв в ризосфере: анализ литературы // Почвоведение. – 2015. – № 9. – С. 1097.
21. Мишустин Е.Н. Ассоциация почвенных микроорганизмов. – М.: Наука, 1975. – С. 18–33.
22. Красильников Н.А. Антагонизм микробов и антибиогические вещества. – М.: Советская наука, 1958. – 340 с.
23. Иванов В.П. Корневые выделения и их значение в жизни фитоценозов. – М.: Наука, 1973. – 193 с.
24. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология: учебник. – М.: Изд-во МГУ, 1988 – 220 с.
25. Беззубенкова О.Е., Юхлимова М.Н., Нестерова Н.И. Микрофлора ризосферы и ризопланы и её влияние на растительный организм // Естественные и технические науки. – 2012. – Т. 4. – С. 99–102.
26. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. – М.: Наука, 2004. – 348 с.
27. Красильников Н.А. Роль микроорганизмов в дополнительном питании растений // Успехи современной биологии. – 1951. – № 31 (3). – С. 346.
28. Красильников Н.А., Крисс А.Е., Литвинов Т.А. Микробиологическая характеристика ризосферы культурных растений // Микробиология. – 1936. – Т. 5. – № 1. – С. 87–97.
29. Разницина Е.А. Микроорганизмы в почвах Вахшской долины и их роль в плодородии почв // Тр. Вахш. почв.-мелиор. ст. АН Тадж. ССР. – 1947. – С. 173.
30. Ремпе Е.Х. Основные факторы накопления и отбора микроорганизмов в зоне корневой систе-

мы высшего растения: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Елизавета Христиановна Ремпе. – М., 1952. – 11 с.

31. *Igiehon N.O., Babalola O.O., Aremu B.R.* Genomic insights into plant growth promoting rhizobia capable of enhancing soybean germination under drought stress // *BMC Microbiol.* – 2019. – No 19 (1). – P. 1–22.

32. *Balandreau J.* Microbiology of the association // *Can. J. Microbiol.* – 1983. – V. 29. – No 8. – P. 851–859.

33. *Dobereiner J.* Dinitrogen fixation in rhizosphere and phyllosphere associations // *Inorganic Plant Nutrition* / Ed. by A Lauchli and R.L. Bielecki. – Berlin: Springer-Verlag, 1983. – P. 330–350.

34. *Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А.Л.* Микробиологическая трансформация азота в почве. – М.: ГЕОС, 2007. – 137 с.

35. *Кириллова Н.П.* Динамика численности микробных популяций в системе почва – растение в условиях модельных опытов: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Наталья Петровна Кириллова. – М., 1983. – 21 с.

36. *Умаров М.М.* Ассоциативная азотфиксация. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. – 136 с.

37. *Гельцер Ф.Ю.* Симбиоз с микроорганизмами – основа жизни растений. – М.: Изд-во МСХА, 1990. – 135 с.

38. Экология микроорганизмов / Под ред. А.И. Нетрусова. – М.: Академия, 2004. – 272 с.

39. *Берестецкий О.А.* Роль культурных растений в формировании микробных сообществ почв: дис. ... д-ра биол. наук / Олег Александрович Берестецкий. – Л.: ВНИИ сельскохоз. микробиологии, 1982. – 543 с.

40. *Добровольская Т.Г.* Структура бактериальных сообществ почв. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2002. – 282 с.

41. *Кацы Е.И.* Молекулярно-генетические процессы, влияющие на ассоциативное взаимодействие почвенных бактерий с растениями / Под ред. проф. В.В. Игнатова. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2003. – 167 с.

42. *Turner T.R., James E.K., Poole P.S.* The plant microbiome // *Genome Biol.* – 2013. – V. 14. – No 6. – Art. 209. – P. 1–10.

43. *Каменева С.В., Муромец Е.М.* Генетический контроль процессов взаимодействия бактерий с растениями в ассоциациях // *Генетика.* – 1999. – Т. 35. – № 11. – С. 1480–1494.

44. *Djordjevic M.A., Mond-Radzman N.A., Imin N.* Small-peptide signals that control root nodule number, development, and symbiosis // *J. Exp. Bot.* – 2015. – Vol. 66. – No 17. – P. 5171–5181.

45. *Isobe K., Ohte N.* Ecological perspectives on microbes involved in N-cycling // *Microbes Environ.* – 2014. – Vol. 29. – No 1. – P. 4–16.

46. *Шапошников А.И., Белимов А.А., Кравченко Л.В., Виванко Д.М.* Взаимодействие ризосферных бактерий с растениями: механизмы образования и факторы эффективности ассоциативных симбиозов (обзор) // *Сельскохозяйственная биология.* – 2011. – № 3. – С. 16–22.

47. *Sharma S.B., Sayyed R.Z., Trivedi M.H., Gobi T.A.* Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils // *Springer-Plus.* – 2013. – Vol. 2. – Art. 587. – P. 1–14.

48. *Panhwar Q.A., Naher U.A., Jusop S., Othman R., Latif Md.A., Ismail M.R.* Biochemical and molecular characterization of potential phosphate-solubilizing bacteria in acid sulfate soil and their beneficial effects on rice growth // *PLoS One.* – 2014. – Vol. 9. – No 10. – Art. e97241.

49. *Starkey R.* Some influences of the developments of higher plant upon the microorganisms in the soil // *Soil Sci.* – 1929. – Vol. 27. – P. 319–335.

50. *Weinstein L., Purvis E., Meiss A., Uhler R.* Absorption and translocation of ethylenediaminetetraacetic acid by sunflower plants // *J. Agr. Food Chem.* – 1954. – Vol. 2. – P. 421.

51. *Weller D.M., Raaijmakers J.M., Gardener B.B., Thomashow L.S.* Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens // *Ann. Rev. Phytopathology.* – 2002. – No 40. – P. 309–348.

52. *Кирюшин В.И., Данилова А.А.* Биологическая активность выщелоченного чернозема Приобья в связи с интенсификацией возделывания зерновых культур // *Агрохимия.* – 1990. – № 9. – С. 79–86.

53. *Мишустин Е.Н., Емцев В.Т.* Микробиология. – М.: Колос, 1978. – 194 с.

54. *Николаев В.А., Мазиров М.А., Зинченко С.И.* Влияние разных способов обработки на агрофизические свойства и структурное состояние почвы // *Земледелие.* – 2015. – № 5. – С. 18–20.

55. *Иванов Н.С.* Биологическая активность ризосферы различных сельскохозяйственных культур, выращенных в условиях поля и фитокамеры // Пути повышения плодородия почв Нечернозёмной зоны РСФСР. Мат-лы зон. семинара. – Л., 1982. – С. 21.

56. *Мергель А.А., Тимченко А.В., Кудеяров В.Н.* Роль корневых выделений растений в трансформации азота и углерода в почве // *Почвоведение.* – 1996. – № 10. – С. 1234–1239.

57. *Веселов С.Ю., Архипова Т.Н., Мелентьев А.И.* Исследование цитокининов, продуцируемых ризосферными микроорганизмами // *Прикл. биохимия и микробиология.* – 1998. – Т. 34. – С. 175–179.

58. *Жатова Г.А., Троценко В.И.* Динамика ризосферной микробиоты подсолнечника // *Украинский экологический журнал.* – 2017. – № 7 (1). – С. 22–29.

59. *Новогрудский Д.М.* Внутривидовые и межвидовые взаимоотношения почвенных микроорганизмов и некоторые вопросы применения бактериальных удобрений // *Известия АН Казах. ССР.* – 1950. – Вып. 6. – С. 109.

60. *Chen M., Alexander M.* Survival of soil bacteria during prolonged desiccation // *Soil Biol. and Biochem.* – 1973. – V. 5. – P. 213–221.

61. Власенко А.Н. Научные основы минимализации основной обработки почвы в лесостепи Западной Сибири. – Новосибирск, 1994. – С. 48–49.

62. Турусов В.И., Гармашов В.М. Влияние способов обработки на плодородие чернозема обыкновенного и урожайность ячменя в условиях юго-востока ЦЧР // Достижения науки и техники АПК. – 2019. – Т. 33. – № 12. – С. 20–25.

63. Медведева М.В., Мошкина Е.В., Геникова Н.В. [и др.]. Биологическая активность почвы в условиях изменения режима землепользования в Нечерноземной зоне России // Плодородие. – 2022. – № 3. – С. 71–76.

64. Енкина О.В. Итоги исследований по микробиологии почв // История научных исследований во ВНИИМКе за 90 лет / Составители: Н.И. Бочкарев, С.Д. Крохмаль. – 2-е изд., исправ. и доп. – Краснодар: Сельские зори, 2003. – С. 239–243.

65. Енкина О.В., Ярославская П.Н. Биологическая активность почвы при различных системах ее основной обработки в севообороте // Сб.: Основная обработка и удобрения под масличные культуры. – Краснодар, 1977. – С. 60–66.

66. Енкина О.В. Микробиологическая активность почвенного профиля при осеннем внесении минеральных удобрений // Материалы II симпозиума «Биодинамика почв». – Таллин, 1979. – С. 130–135.

67. Сапожников Н.А. Трансформация азота удобрений в дерново-подзолистых почвах. Динамика микробиологических процессов в почве // Материалы симпозиума 4–5 сентября, 1974. – Таллин, 1974. – Ч. I. – С. 51.

68. Постовалов А.А. Микробиологические процессы в ризосфере гороха при внесении минеральных удобрений // Вестник Курганской ГСХА. – 2014. – № 4. – С. 33–36.

69. Хамова О.Ф., Юшкевич Л.В., Шулико Н.Н. [и др.]. Влияние агротехнологий на состояние почвенной биоты и продуктивность ячменя в лесостепи Западной Сибири // Земледелие. – 2023. – № 2. – С. 18–23.

70. Енкина О.В. Эффективность фосфобактерина и некоторые вопросы биологического превращения фосфора в выщелоченном черноземе Кубани: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ольга Вадимовна Енкина. – Краснодар, 1963. – 20 с.

71. Головлева Л.А., Скрябин Г.К. Эколого-биохимические аспекты микробиологической деградации ксенобиотиков // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1976. – № 3. – С. 345.

72. Костычев П.А. Почвы Черноземной области России. – Ленинград: Сельхозгиз, 1989. – 239 с.

73. Berg G., Smalla K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere // Microbiological Ecology. – 2009. – No 68. – P. 1–13.

74. Micallef S.A., Shiaris M.P., Colon-Carmona A. Influence of *Arabidopsis thaliana* accessions on rhizobacterial communities and natural variation in

root exudates // Journal of Experimental Botany. – 2009. – No 60. – P. 1729–1742.

References

1. Enkina O.V., Korobskoy N.F. Mikrobiologicheskie aspekty sokhraneniya plodorodiya chernozemov Kubani. – Krasnodar, 1999. – 150 s.

2. Zvyagintsev D.G., Bab'eva I.P., Zenova G.M. Biologiya pochv. – M., 2005. – 444 s.

3. Mishustin E.N., Pertsovskaya M.I. Mikroorganizmy i samoochishchenie pochvy. – M.: Izd-vo Akademii nauk SSSR, 1954. – S. 72–83.

4. Starkey R.L. Microorganisms and plant life // Perspectives and horizons in microbiology, a symposium / Edited by Selman A. Walksman. – Rutgers University Press, 1955. – P. 179.

5. Krasil'nikov N.A. Mikroorganizmy pochvy i vysshie rasteniya. – M.: Izd-vo Akademii nauk SSSR, 1958. – 463 s.

6. Mishustin E.N. Mikroorganizmy i produktivnost' zemledeliya. – M.: Nauka, 1972. – 343 s.

7. Zhizn' rasteniy / Pod red. N.A. Krasil'nikova, A.A. Uranova. – M.: Prosveshchenie, 1974. – T. 1. – S. 320–323.

8. Pochvennye organizmy kak komponenty biogeotsenoza / Pod red. E.N. Mishustina. – M.: Nauka, 1984. – 247 s.

9. Segi Y. Metody pochvennoy mikrobiologii. – M., 1983. – 295 s.

10. Tepper E.Z., Shil'nikova V.K., Pereverzeva G.I. Praktikum po mikrobiologii. – M.: Kolos, 1972. – 199 s.

11. Kozhevin P.A. Mikrobnye populyatsii v prirode. – M., 1989. – 175 s.

12. Metody pochvennoy mikrobiologii i biokhimii / Pod red. D.G. Zvyagintseva. – M.: Izd-vo «Drofa», 1991. – 304 s.

13. Emtsev V.T., Mishustin E.N. Mikrobiologiya: uchebnik dlya vuzov. – M.: Izd-vo «Drofa», 2005. – S. 325–335.

14. Ulrich D. Stability, elasticity and resilience of terrestrial ecosystems with respect to matter balance // Ecological Studies. – 1987. – Vol. 61. – P. 11–49.

15. Raynaud Xavier. Soil properties are key determinants for the development of exudate gradients in a rhizosphere simulation model // Soil Biology & Biochemistry. – 2010. – Vol. 42. – P. 210–219.

16. Dinesh R., Srinivasan V., Hamza S., Parthasarathy V.A., Aipe K.C. Physico-chemical, biochemical and microbial properties of the rhizospheric soils of tree species used as supports for black pepper cultivation in the humid tropics // Geoderma. – 2010. – Vol. 158. – P. 252–258.

17. Dessaux Yves, Hinsinger Philippe, Lemanceau Philippe. Rhizosphere: so many achievements and even more challenges // Plant and Soil. – 2009. – Vol. 321. – P. 1–3.

18. Gordeeva T.Kh., Maslennikova S.N., Gazheeva T.P. Formirovanie mikrobnno-rastitel'nykh soobshchestv rizofer v ontogeneze zernovykh kul'tur // Politematicheskiiy setevoy elektronnyy nauchnyy zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2012. – № 81. – S. 611–620.

19. Evdokimova G.A. Produktivnost' mikroorganizmov v rizosfere mnogoletnikh zlakov v Zapolyar'e // *Zakonomernosti razvitiya pochvennykh mikroorganizmov (sbornik nauchnykh trudov)*. – Leningrad, 1975. – S. 87–104.
20. Sokolova T.A. Spetsifika svoystv pochv v rizosfere: analiz literatury // *Pochvovedenie*. – 2015. – № 9. – S. 1097.
21. Mishustin E.N. Assotsiatsiya pochvennykh mikroorganizmov. – M.: Nauka, 1975. – S. 18–33.
22. Krasil'nikov N.A. Antagonizm mikrobov i antibioticheskie veshchestva. – M.: Sovetskaya nauka, 1958. – 340 s.
23. Ivanov V.P. Kornevye vydeleniya i ikh znachenie v zhizni fitotsenozov. – M.: Nauka, 1973. – 193 s.
24. Mirchink T.G. Pochvennaya mikologiya: uchebnik. – M.: Izd-vo MGU, 1988 – 220 s.
25. Bezzubenkova O.E., Yukhlimova M.N., Nesterova N.I. Mikroflora rizosfery i rizoplany i ee vliyaniye na rastitel'nyy organizm // *Estestvennye i tekhnicheskie nauki*. – 2012. – T. 4. – S. 99–102.
26. Zavarzin G.A. Leksii po prirodovedcheskoy mikrobiologii. – M.: Nauka, 2004. – 348 s.
27. Krasil'nikov N.A. Rol' mikroorganizmov v dopolnitel'nom pitanii rasteniy // *Uspekhi sovremennoy biologii*. – 1951. – № 31 (3). – S. 346.
28. Krasil'nikov H.A., Kriss A.E., Litvinov T.A. Mikrobiologicheskaya kharakteristika rizosfery kul'turnykh rasteniy // *Mikrobiologiya*. – 1936. – T. 5. – № 1. – S. 87–97.
29. Raznitsina E.A. Mikroorganizmy v pochvakh Vakhshskoy doliny i ikh rol' v plodorodii pochv // *Tr. Vakhsh. pochv.-melior. st. AN Tadjh. SSR*. – 1947. – S. 173.
30. Rempe E.Kh. Osnovnye faktory nakopleniya i otbora mikroorganizmov v zone kornevoy sistemy vysshego rasteniya: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / Elizaveta Khristianovna Rempe. – M., 1952. – 11 s.
31. Igiehon N.O., Babalola O.O., Aremu B.R. Genomic insights into plant growth promoting rhizobia capable of enhancing soybean germination under drought stress // *BMC Microbiol.* – 2019. – No 19 (1). – P. 1–22.
32. Balandreau J. Microbiology of the association // *Can. J. Microbiol.* – 1983. – V. 29. – No 8. – P. 851–859.
33. Dobereiner J. Dinitrogen fixation in rhizosphere and phyllosphere associations // *Inorganic Plant Nutrition* / Ed. by A Lauchli and R.L. Bielecki. – Berlin: Springer-Verlag, 1983. – P. 330–350.
34. Umarov M.M., Kurakov A.V., Stepanov A.L. Mikrobiologicheskaya transformatsiya azota v pochve. – M.: GEOS, 2007. – 137 s.
35. Kirillova N.P. Dinamika chislennosti mikrobnnykh populyatsiy v sisteme pochva – rastenie v usloviyakh model'nykh opytov: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / Natal'ya Petrovna Kirillova. – M., 1983. – 21 s.
36. Umarov M.M. Assotsiativnaya azotfiksatsiya. – M.: Izd-vo Mosk. un-ta, 1986. – 136 s.
37. Gel'tser F.Yu. Simbioz s mikroorganizmami – osnova zhizni rasteniy. – M.: Izd-vo MSKhA, 1990. – 135 s.
38. Ekologiya mikroorganizmov / Pod. red. A.I. Netrusova. – M: Akademiya, 2004. – 272 s.
39. Berestetskiy O.A. Rol' kul'turnykh rasteniy v formirovaniy mikrobnnykh soobshchestv pochv: dis. ... d-ra biol. nauk / Oleg Aleksandrovich Berestetskiy. – L.: VNI sel'skokhoz. mikrobiologii, 1982. – 543 s.
40. Dobrovol'skaya T.G. Struktura bakterial'nykh soobshchestv pochv. – M.: IKTs «Akademkniga», 2002. – 282 s.
41. Katsy E.I. Molekulyarno-geneticheskie protsessy, vliyayushchie na assotsiativnoye vzaimodeystvie pochvennykh bakteriy s rasteniyami / Pod red. prof. V.V. Ignatova. – Saratov: Izd-vo Sarat. un-ta, 2003. – 167 s.
42. Turner T.R., James E.K., Poole P.S. The plant microbiome // *Genome Biol.* – 2013. – V. 14. – No 6. – Art. 209. – P. 1–10.
43. Kameneva S.V., Muromets E.M. Geneticheskii kontrol' protsessov vzaimodeystviya bakteriy s rasteniyami v assotsiativnykh // *Genetika*. – 1999. – T. 35. – № 11. – S. 1480–1494.
44. Djordjevic M.A., Mond-Radzman N.A., Imin N. Small-peptide signals that control root nodule number, development, and symbiosis // *J. Exp. Bot.* – 2015. – Vol. 66. – No 17. – P. 5171–5181.
45. Isobe K., Ohte N. Ecological perspectives on microbes involved in N-cycling // *Microbes Environ.* – 2014. – Vol. 29. – No 1. – P. 4–16.
46. Shaposhnikov A.I., Belimov A.A., Kravchenko L.V., Vivanko D.M. Vzaimodeystvie rizosfernykh bakteriy s rasteniyami: mekhanizmy obrazovaniya i faktory effektivnosti assotsiativnykh simbiozov (obzor) // *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*. – 2011. – № 3. – S. 16–22.
47. Sharma S.B., Sayyed R.Z., Trivedi M.H., Gobi T.A. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils // *Springer-Plus*. – 2013. – Vol. 2. – Art. 587. – P. 1–14.
48. Panhwar Q.A., Naher U.A., Jusop S., Othman R., Latif Md.A., Ismail M.R. Biochemical and molecular characterization of potential phosphate-solubilizing bacteria in acid sulfate soil and their beneficial effects on rice growth // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9. – No 10. – Art. e97241.
49. Starkey R. Some influences of the developments of higher plant upon the microorganisms in the soil // *Soil Sci.* – 1929. – Vol. 27. – P. 319–335.
50. Weinstein L., Purvis E., Meiss A., Uhler R. Absorption and translocation of ethylenediaminetetraacetic acid by sunflower plants // *J. Agr. Food Chem.* – 1954. – Vol. 2. – P. 421.
51. Weller D.M., Raaijmakers J.M., Gardener B.B., Thomashow L.S. Microbial populations responsible for specific soil suppressiveness to plant pathogens // *Ann. Rev. Phytopathology*. – 2002. – No 40. – P. 309–348.
52. Kiryushin V.I., Danilova A.A. Biologicheskaya aktivnost' vyshchelochennogo chernozema

Priob'ya v svyazi s intensivatsiyey vozdeleyvaniya zernovykh kul'tur // Agrokhimiya. – 1990. – № 9. – S. 79–86.

53. Mishustin E.N., Emtsev V.T. Mikrobiologiya. – M.: Kolos, 1978. – 194 s.

54. Nikolaev V.A., Mazirov M.A., Zinchenko S.I. Vliyaniye raznykh sposobov obrabotki na agrofizicheskiye svoystva i strukturnoye sostoyaniye pochvy // Zemledelie. – 2015. – № 5. – S. 18–20.

55. Ivanov N.S. Biologicheskaya aktivnost' rizosfery razlichnykh sel'skokhozyaystvennykh kul'tur, vyrashchennykh v usloviyakh polya i fitokamery // Puti povysheniya plodorodiya pochv Nechernozemnoy zony RSFSR. Mat-ly zon. seminar. – L., 1982. – S. 21.

56. Mergel' A.A., Timchenko A.V., Kudeyarov V.N. Rol' kornevykh vydeleniy rasteniy v transformatsii azota i ugleroda v pochve // Pochvovedenie. – 1996. – № 10. – S. 1234–1239.

57. Veselov S.Yu., Arkhipova T.N., Melent'ev A.I. Issledovaniye tsitokininov, produksiroemykh rizosfernymi mikroorganizmami // Prikl. biokhimiya i mikrobiologiya. – 1998. – T. 34. – S. 175–179.

58. Zhatova G.A., Trotsenko V.I. Dinamika rizosfernoy mikrobioty podsolnechnika // Ukrainskiy ekologicheskiy zhurnal. – 2017. – № 7 (1). – S. 22–29.

59. Novogradskiy D.M. Vnutrividovyye i mezvidovyye vzaimootnosheniya pochvennykh mikroorganizmov i nekotoryye voprosy primeneniya bakterial'nykh udobreniy // Izvestiya AN Kazakh SSR. – 1950. – Vyp. 6. – S. 109.

60. Chen M., Alexander M. Survival of soil bacteria during prolonged desiccation // Soil Biol. and Biochem. – 1973. – V. 5. – P. 213–221.

61. Vlasenko A.N. Nauchnyye osnovy minimalizatsii osnovnoy obrabotki pochvy v lesostepi Zapadnoy Sibiri. – Novosibirsk, 1994. – S. 48–49.

62. Turusov V.I., Garmashov V.M. Vliyaniye sposobov obrabotki na plodorodie chernozema obyknovennogo i urozhaynost' yachmenya v usloviyakh yugo-vostoka TsChR // Dostizheniya nauki i tekhniki APK. – 2019. – T. 33. – № 12. – S. 20–25.

63. Medvedeva M.V., Moshkina E.V., Genikova N.V. [i dr.]. Biologicheskaya aktivnost' pochvy v usloviyakh izmeneniya rezhima zemlepol'zovaniya v Nechernozemnoy zone Rossii // Plodorodie. – 2022. – № 3. – S. 71–76.

64. Enkina O.V. Itogi issledovaniy po mikrobiologii pochv // Istoriya nauchnykh issledovaniy vo VNIIMKe za 90 let / Sostaviteli: N.I. Bochkarev, S.D. Krokhmal'. – 2-e izd., isprav. i dop. – Krasnodar: Sel'skie zori, 2003. – S. 239–243.

65. Enkina O.V., Yaroslavskaya P.N. Biologicheskaya aktivnost' pochvy pri razlichnykh sistemakh ee osnovnoy obrabotki v sevooborote // Sb.: Osnovnaya obrabotka i udobreniya pod maslichnyye kul'tury. – Krasnodar, 1977. – S. 60–66.

66. Enkina O.V. Mikrobiologicheskaya aktivnost' pochvennogo profilya pri osennem vnesenii mineral'nykh udobreniy // Materialy II simpoziuma «Biodinamika pochv». – Tallin, 1979. – S. 130–135.

67. Sapozhnikov N.A. Transformatsiya azota udobreniy v derno-podzolistnykh pochvakh. Dinamika mikrobiologicheskikh protsessov v pochve // Materialy simpoziuma 4–5 sentyabrya, 1974. – Tallin, 1974. – Ch. I. – S. 51.

68. Postovalov A.A. Mikrobiologicheskkiye protsessy v rizosfere gorokha pri vnesenii mineral'nykh udobreniy // Vestnik Kurganskoy GSKhA. – 2014. – № 4. – S. 33–36.

69. Khamova O.F., Yushkevich L.V., Shuliko N.N. [i dr.]. Vliyaniye agrotekhnologiy na sostoyaniye pochvennoy bioty i produktivnost' yachmenya v lesostepi Zapadnoy Sibiri // Zemledelie. – 2023. – № 2. – S. 18–23.

70. Enkina O.V. Effektivnost' fosfobakterina i nekotoryye voprosy biologicheskogo prevrashcheniya fosfora v vyshchelochennom chernozeme Kubani: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk / Olga Vadimovna Enkina. – Krasnodar, 1963. – 20 s.

71. Golovleva L.A., Skryabin G.K. Ekologo-biokhicheskkiye aspekty mikrobiologicheskoy degradatsii ksenobiotikov // Izv. AN SSSR. Ser. biol. – 1976. – № 3. – S. 345.

72. Kostychev P.A. Pochvy Chernozemnoy oblasti Rossii. – Leningrad: Sel'khozgiz, 1989. – 239 s.

73. Berg G., Smalla K. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere // Microbiological Ecology. – 2009. – No 68. – R. 1–13.

74. Micallef S.A., Shiaris M.P., Colon-Carmona A. Influence of Arabidopsis thaliana accessions on rhizobacterial communities and natural variation in root exudates // Journal of Experimental Botany. – 2009. – No 60. – P. 1729–1742.

Сведения об авторах

А.С. Бушнев, зав. отд., вед. науч. сотр., канд. с.-х. наук, доцент
Д.А. Курилова, ст. науч. сотр., канд. биол. наук
И.А. Коглярова, эксперт 2-й кат., канд. с.-х. наук

Получено/Received

05.09.2023

Получено после рецензии/Manuscript peer-reviewed

07.09.2023

Получено после доработки/Manuscript revised

19.10.2023

Принято/Accepted

30.10.2023

Manuscript on-line

30.12.2023