

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
ФАКУЛЬТЕТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ**

На правах рукописи

Романычева Анна Александровна

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА МИКРОБОЦЕНОЗА ПОЧВ
В РИЗОСФЕРЕ ZEA MAYS В УСЛОВИЯХ МОНОКУЛЬТУРЫ И В
СЕВООБОРОТЕ НА РАЗНЫХ АГРОХИМИЧЕСКИХ ФОНАХ**

Специальность: 06.01.04 – агрохимия

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Доктор биологических наук, профессор
Надежда Владимировна Верховцева

Москва – 2014

Содержание

Введение.....	4
Глава 1. <i>Zea mays</i> L. в монокультуре и севообороте (обзор литературы).....	9
1.1. <i>Zea mays</i> L. Возделывание в монокультуре.....	9
1.2. Исследование монокультуры <i>Zea mays</i> L. Длительные полевые опыты.....	13
1.3. Урожайность <i>Zea mays</i> L. в монокультуре и севообороте.....	15
1.4. Агрохимические свойства почвы под <i>Zea mays</i> L. в монокультуре и севообороте.....	18
1.5. Ризосфера – зона формирования специфических микробных сообществ...	23
1.6. Влияние монокультуры и чередования сельскохозяйственных культур на микроорганизмы в ризосфере (на примере <i>Zea mays</i> L.)	30
1.7. Влияние минеральных удобрений на микроорганизмы в ризосфере растений (на примере <i>Zea mays</i> L.)	35
1.8. Состав ризосферной микробиоты по фазам развития <i>Zea mays</i> L.....	38
Заключение к главе 1.....	41
Глава 2. Объекты и методы исследования.....	42
2.1. Объекты исследования.....	42
2.2. Метеорологические условия в период проведения исследований.....	45
2.3. Агрохимические методы.....	45
2.4. Микробиологические методы.....	46
Глава 3. Изменение микробного сообщества чернозема выщелоченного под посевами кукурузы при длительном применении минеральных удобрений (экспериментальная часть)	48
3.1. Агрохимическая характеристика чернозема выщелоченного.....	48
3.2. Урожайность <i>Zea mays</i> L.	55
3.2.1 Средняя урожайность за годы проведения опыта (46 лет)	55
3.2.2 Средняя урожайность за годы проведения исследований (3 года)	59
3.3. Формирование микробного сообщества почвы под <i>Zea mays</i> L.	61

3.3.1. Динамика численности микроорганизмов в ризосфере кукурузы.....	62
3.3.2. Состав микроорганизмов в ризосфере кукурузы.....	69
3.3.3. Структура и биоразнообразие микробного сообщества в ризосфере бессменной кукурузы и в севообороте.....	75
3.3.4. Влияние удобрений на микробное сообщество.....	80
3.3.5. Взаимосвязь микробоценоза с урожайностью кукурузы, агрохимическими показателями и устойчивостью агроценоза	84
Заключение.....	87
Выводы.....	88
Список использованной литературы.....	90
Приложения.....	116

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Кукуруза в настоящее время – самая популярная и окупаемая культура в мире. Ее исключительность состоит в высокой потенциальной урожайности и многосторонности использования. Мировое производство кукурузы в 2013/2014 гг. составило 973,9 млн. т (Capehart et al., 2014). Цена с 2010 по 2013 гг. возросла более чем на 50% (Giorgi, 2014). Для удовлетворения всё возрастающего спроса без увеличения посевных площадей под кукурузой и в сельскохозяйственную практику широко вошло бессменное возделывание этой культуры (Nevens, Reheul, 2001; Vyn, 2006, Plourde et al., 2013). В силу своих биологических особенностей (C4-тип фотосинтеза, интенсивный обмен веществ) кукуруза хорошо переносит бессменные посевы и обладает высокой отзывчивостью на минеральные удобрения. Однако возделывание кукурузы в монокультуре вызывает возражения со стороны фундаментальной науки, в положениях которой рассматривается возможное снижение плодородия и качества почвы.

В России существует длительный полевой опыт Воронежского филиала ГНУ ВНИИ кукурузы, который зарегистрирован в реестре Географической сети опытов с удобрениями, по ведению монокультуры кукурузы с 1960 г без снижения урожайности (Стулин, 2007). Имеются данные о высокой устойчивости органического вещества агрочернозема в данном опыте (Ларионова и др., 2012). Важным аспектом является исследование микробиологического состояния почвы в данном агроценозе. При исследовании определенных групп микроорганизмов, которые плохо поддаются культивированию или тех, которые нельзя выращивать *in vitro* без облигатного симбионта, как например арбускулярные микоризные грибы, представляется актуальным использование молекулярных методов. Одним из таких методов является газовая хроматография – масс-спектрометрия (ГХ-МС). Подобные микробиологические работы на этом опыте ранее не проводились. Это определило

актуальность данного исследования и послужило основанием выбора темы нашей научной работы.

Степень разработанности темы исследования. Анализ результатов отечественных и зарубежных исследований не позволяет сделать однозначные выводы о продуктивности монокультуры кукурузы. Имеются данные о значительном снижении урожайности этой культуры при бессменном выращивании (Merbach, 2007; Gentry et al., 2013). В то же время приводятся статистически сопоставимые данные урожая кукурузы на удобренном фоне, как в монокультуре, так и в севообороте (Daberkow et al., 2008; Гангур, 2009). Длительные полевые опыты по ведению монокультуры кукурузы существуют в США (Collins et al., 1999; Puget et al., 2005), Канаде (Gregorich et al., 2001), Германии (Flessa et al., 2008), Венгрии (Sasvari et al., 2011; Árendás et al., 2013), Китае (Yang et al., 2003). Обсуждаются различные механизмы функционирования бессменных посевов этой культуры. Их устойчивость связывается, в том числе, и со значительной ролью арбускулярной микоризы и специфическим микробным сообществом, участвующим в трансформации трудноразлагаемых растительных остатков кукурузы. Предполагается, что соотношение доминирующих в микробоценозе агрономически важных групп микроорганизмов предопределяет направление почвенных процессов и, в конечном счете, продуктивность растений, а также баланс питательных элементов и устойчивость органического вещества в почвах.

Цель и задачи исследования. Целью диссертационной работы было показать изменения микробоценоза в почве, на которой длительно возделывается кукуруза в монокультуре и севообороте, в зависимости от применения минеральных удобрений, и оценить значение микробоценоза в поддержании устойчивости агроэкосистемы.

Для достижения поставленной цели решали следующие задачи:

1. Показать влияние многолетнего ежегодного внесения минеральных удобрений на агрохимические свойства, микробное сообщество почвы и урожайность кукурузы, выращиваемой в условиях монокультуры и в севообороте;

2. Сравнить микробные сообщества почвы при длительном возделывании кукурузы в монокультуре и севообороте;
3. Определить направленность бактериальных процессов в почве агроценозов при длительном возделывании кукурузы в монокультуре и севообороте путем выделения в структуре сообщества доминантных ассоциаций микроорганизмов;
4. Оценить взаимосвязь изменения агрохимических характеристик почвы с микробиологическими показателями (численностью, составом, структурой и биоразнообразием микробного сообщества по данным метода газовой хроматографии-масс-спектрометрии (ГХ-МС));
5. Рассмотреть взаимосвязь урожайности монокультуры кукурузы с микробиологической составляющей почв агроценоза и выявить значение последней в поддержании его агрохимической устойчивости и продуктивности.

Место выполнения работы. Исследования проводили на базе кафедры агрохимии и биохимии растений факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова и полевых опытов Воронежского филиала ГНУ ВНИИ кукурузы Россельхозакадемии.

Научная новизна работы. Впервые исследована урожайность агроценоза в условиях длительной монокультуры кукурузы (46 лет) и десятипольного севооборота (четыре ротации) в связи со структурой почвенного микробного сообщества, изучаемой методом газовой хроматографии - масс-спектрометрии (ГХ-МС). Впервые установлено, что севооборот не оказывал специфического влияния на структуру микробного сообщества в ризосфере кукурузы. Обнаружено положительное влияние полного минерального удобрения на разнообразие и сбалансированность микробиологических процессов в ризосфере кукурузы. Показан достаточно высокий адаптивный потенциал сформировавшегося под монокультурой кукурузы специфического многовидового микробного сообщества, что позволяет говорить о его противодействии почвоутомлению. Впервые описана сложившаяся в ризосфере кукурузы специфическая устойчивая аэробно-анаэробная ассоциация

Mycobacterium spp./*Rhodococcus* spp. – *Propionibacterium* spp. и специфическое сообщество гидролитически активных бактерий, которые обеспечивают поддержание гомеостатического состояния агроценоза в отношении органического вещества. Особое внимание уделено изучению группировки арбускулярных микоризных (АМ) грибов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Данная работа представляет раздел фундаментального исследования механизмов устойчивости агроценозов монокультуры кукурузы, которые позволят дополнить теоретические научные представления об основах поддержания здоровья агроэкосистем, их иммунитете и сберегающих плодородие технологиях возделывания полевых культур. Полученные результаты могут быть использованы на практике для создания оптимальных и экономически выгодных условий культивирования кукурузы. Выявленные бактерии и АМ-грибы, приуроченные к ризосфере кукурузы, которая выращивается в условиях монокультуры, могут рассматриваться в дальнейшем как альтернатива применению высоких доз минеральных удобрений и химических средств защиты, благодаря способности оказывать общестимулирующее влияние на растения, в результате которого возрастает продуктивность и качество урожая.

Положения, выносимые на защиту:

1. В агроэкологических условиях Центрального Черноземья кукуруза способна выдерживать длительное выращивание в монокультуре.
2. Продуктивность кукурузы, выращиваемой в монокультуре и в севообороте, определяют азотные удобрения, внесенные в сочетании с фосфорно-калийными при оптимальной ежегодной дозе 60 кг/га.
3. Кукуруза в монокультуре более отзывчива на применение минеральных удобрений, по сравнению с севооборотом.
4. Урожайность и плодородие почвы более тесно связаны не с численностью микроорганизмов или наличием питательных веществ, а с интенсивностью их

круговорота, осуществляемого специфическим микробным сообществом в ризосфере кукурузы.

Апробация работы. Диссертация апробировалась на XIX, XX, XXI международных научных конференциях студентов, аспирантов и молодых ученых по фундаментальным наукам «Ломоносов-2012», «Ломоносов-2013», «Ломоносов-2014» (Москва, 2012, 2013, 2014); международной конференции 16-ой Пушкинской школы-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2012); международной конференции «Биодиагностика в экологической оценке почв и сопредельных сред» (Москва, 2013); третьей международной научно-практической конференции молодых ученых «Индикация состояния окружающей среды: теория, практика, образование» (Москва, 2014).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 10 печатных работ: 4 статьи и 5 тезисов (три статьи в изданиях, включенных в список ВАК).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания объектов и методов исследования, результатов и их обсуждения, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 128 страницах, иллюстрирована 30 рисунками, включает 14 таблиц. Список использованных литературных источников состоит из 219 наименований, в том числе 141 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д.б.н., проф. Н.В. Верховцевой, а также д.б.н., проф. Г.А. Осипову, д.б.н. проф. Е.Ю. Милановскому, к.б.н., с.н.с. Е.Б. Пашкевич и сотрудникам кафедры агрохимии и биохимии растений МГУ имени М.В. Ломоносова за консультации, поддержку и помощь в работе. Автор выражает благодарность Воронежскому филиалу ГНУ ВНИИ кукурузы в лице к.с.-х. н., в.н.с. А.Ф. Стулина за предоставленную возможность в проведении исследований. Благодарит свою семью, особенно мужа И.С. Мазаника за ценные советы, помощь в проведении полевых исследований и оформлении диссертации.

ГЛАВА 1. *ZEА MAYS L.* В МОНОКУЛЬТУРЕ И СЕВООБОРОТЕ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1.1. *Zea mays L.* Возделывание в монокультуре

Задачи повышения урожайности и обеспечения людей продовольствием и сырьём являются особенно актуальными для человечества, живущего благодаря растительному покрову нашей планеты (Кравченко, 2010). В связи с этим следует особо отметить одну из главнейших зерновых культур современного мирового растениеводства – кукурузу (*Zea mays L.*) (Кошкин и др., 2005).

По величине посевных площадей она давно и надежно заняла свои позиции в мире как третья зерновая культура после пшеницы и риса. В России же она уступает только пшенице и ячменю. По области распространения в диапазоне широт от 55° N до 40° S, кукуруза занимает второе место в мире (Кравченко, 2010). Крупнейшим в мире производителем кукурузы является США, за ней следуют Китай, Бразилия, Европейский союз, Аргентина, Юго-восточная Азия, Мексика и Украина (World Agricultural Supply, 2014).

Производство кукурузы в мире в 2013/2014 гг составило 973,9 млн. т (Capehart, 2014). По данным Food and agriculture organization of the united nations в 2012 г общая площадь под кукурузой на зерно в мире составила 177 млн. га, под кукурузой на зеленую массу – 1 млн. га (при урожайности её зерна и силоса 4,9 и 8,7 т/га, соответственно). По данным официального сайта Министерства сельского хозяйства РФ в России посевные площади под кукурузой уверенно растут (с 1,7 млн. га в 2011 г., 2,0 млн. га в 2012, 2,4 млн. га в 2013 г. до 2,6 млн. га в 2014 г.).

Рентабельность кукурузы выше, чем у традиционных злаковых культур, для нее характерны низкие затраты при выращивании и высокая потенциальная зерновая продуктивность (более 20 т/га). Имеется широкий спектр гибридов, адаптированных к различным агроклиматическим условиям (Кравченко, 2010).

Кукуруза сравнительно невысокотребовательна к почвам и предшественникам в севообороте, имеет очень широкий спектр использования – получение крахмала, спирта, биотоплива и т.д., то-есть продовольственные, кормовые и технические цели (Шпаар и др., 1998; Кравченко, 2010).

Однако, несмотря на высокую урожайность и значительные посевные площади, мировые потребности в кукурузе обеспечиваются не полностью и продолжают неуклонно расти. Не все страны имеют возможность увеличивать площади посевов под кукурузой для удовлетворения возрастающего спроса.

В последние годы решение этой задачи путем повышения урожайности кукурузы связывают с возросшей ролью селекции, молекулярной генетики и создания трансгенных гибридов (Кошкин и др., 2005). Однако, вклад традиционной агротехники и технологии возделывания по-прежнему значителен. Одним из таких приемов в агротехнике кукурузы является применение бессменных посевов и повторных посевов в севооборотах.

По своим биологическим особенностям кукуруза относится к культурам, устойчивым к возделыванию в монокультуре (Кошкин и др., 2005, Стрижова и др., 2006). Аргументированность данного заключения, по мнению ряда авторов, определяется уникальным комплексом свойств, существенно выделяющим кукурузу среди других растений семейства мятликовые (*Gramíneae*). Сюда входят: С4-тип фотосинтеза, и, соответственно, высокая его интенсивность (Шпаар и др., 1998) при высокой засухоустойчивости, значительная величина ассимиляционного аппарата, а также высокая плотность проводящей сети в нем, большое содержание хлорофилла и высокие скорости фотохимических реакций (Каюмов, 1989), активное дыхание и интенсивный обмен веществ, хорошее развитие корневой системы (Кошкин и др.). Для кукурузы характерна своеобразная раздельнополость: женское и мужское соцветия формируются на побегах с различной динамикой развития. В связи с этим кукурузе свойственна значительная генетически обусловленная изменчивость, которая является ресурсом для адаптации культуры в широком диапазоне условий

выращивания (Кошкин и др., 2005, Стрижова и др., 2006, Кравченко, 2010). Биологические требования этой сельскохозяйственной культуры могут значительно варьировать, что обусловлено в свою очередь изменением комплекса коррелирующих физиолого-биохимических, морфологических и других признаков (Francis, 1990).

Кукуруза также способствует накоплению большого количества растительных остатков (5 – 12 т/га) с продолжительным периодом разложения, что способствует поддержанию количества гумуса и препятствует эрозии почв (Wilhelm et al., 2007). Кроме того, эта культура характеризуется высокоэффективным спонтанным микоризообразованием (Vejsadova et al., 1993; Hamel et al., 1991), улучшающим поступление фосфора из почвы и фосфорных удобрений, а также таких микроэлементов как цинк и медь (Marschner, Dell, 1994; Sylvia, 1999; Liu et. al, 2000). В свою очередь, это способствует наращиванию биомассы растения (надземной части и корней) и, соответственно, большему поступлению из почвы питательных элементов.

В 60-х – 90-х гг. XX века на страницах печати часто поднимался вопрос о целесообразности выращивания кукурузы в монокультуре на постоянных участках и в повторных ее посевах в севооборотах (Чекаленко, 1984; Бондарева, 1986). Стала очевидна роль минеральных удобрений и пестицидов, которые предполагалось использовать в качестве «альтернативы севооборотам». Экономические соображения сделали эту практику широко распространенным явлением: кукуруза в монокультуре активно возделывалась в США (Wolcott, 1988), Канаде (Zhang, MacKenzie, 1997), Африке (Lal, 1997), Германии (Gyorffy, 1984), Франции (Le Floch, 1986), Нидерландах (Nevens, Reheul, 2001) и Сербии (Stojanovic, 1985).

Со временем, к монокультуре кукурузы стали относиться более осторожно (Vyn, 2006; Gentry et al., 2013), признавая определенные негативные последствия (в первую очередь, почвенную эрозию) и тот факт, что бессменные посевы не обязательно выгоднее севооборота.

Однако и на сегодняшний день практика бессменных посевов кукурузы по-прежнему применяется во многих странах (Peiffer et al., 2013, Plourde et al., 2013). Несмотря на возражения со стороны фундаментальной науки, многие фермеры полагают, что монокультура кукурузы экономически целесообразна, т.к. не требует значительных трудозатрат. Экономисты приводят статистически сопоставимые урожайные данные по этой культуре на удобренном фоне, как в монокультуре, так и в севообороте (Daberkow et al., 2008). Чаще всего бессменную кукурузу возделывают с целью технической переработки на биотопливо, для расширяющейся спиртовой промышленности (особенно в США) (Price, 2008), при использовании внесевооборотных и труднодоступных участков, вблизи животноводческих ферм, ввиду рентабельности перевозки большого количества зеленой массы на малые расстояния (Стрижова и др., 2006).

В Африке 97% фермеров возделывают кукурузу в монокультуре и не соблюдают севооборот (Lal, 1997; Kimanya et al., 2009). В США при возделывании этой культуры фермеры чаще всего выращивают её 2 года подряд, чередуя с 1 годом выращивания сои, т.е. в севооборотах с короткой ротацией (Vyn, 2006). Однако примерно 15% посевных площадей занимает кукуруза, выращиваемая более пяти лет подряд в монокультуре. В таких посевах активно применяются технологии нулевой обработки почвы (No-Till), препятствующие деградации почвенной структуры, ежегодно вносятся удобрения (Daberkow et al., 2008; Vyn, 2006).

В России, Украине и Белоруссии ориентация сельскохозяйственных предприятий на культивирование одной-двух (максимум, трех) культур – выраженная тенденция двух последних десятилетий. Описывается бессменное выращивание кукурузы при условии ежегодного внесения средней нормы полного минерального удобрения на фоне применения органических удобрений на протяжении 6 – 15 лет на черноземах, а на менее плодородных почвах – 3–5 лет (Стрижова и др., 2006, Шпаар и др., 1998; Гангур, 2009). Хотя более целесообразным считается возделывание кукурузы при периодическом перерыве бессменности в

специализированных кукурузных севооборотах с короткой ротацией (при чередовании кукуруза – кукуруза – кукуруза - горох; кукуруза – кукуруза – кукуруза – озимая пшеница), а также севооборотах, где каждые 4-5 лет чередуются кукуруза и люцерна (Шпаар и др., 1998).

1.2. Исследование монокультуры *Zea mays* L. Длительные полевые опыты

Изучением длительных бессменных посевов кукурузы и севооборотов занимались многие ученые, как в России, так и за рубежом. Основой таких исследований служат длительные полевые опыты. Перечислим некоторые из них.

В Российской Федерации наиболее длительный опыт с бессменной кукурузой и кукурузой в 9-польном севообороте проводился в Мироновском институте пшеницы им. В.М. Ремесла с 1929 г. (недавно закрыт). В настоящее время существует два длительных полевых опыта Воронежского филиала ГНУ ВНИИ кукурузы с монокультурой кукурузы с 1960 и 10-польным севооборотом с 1967 (Реестр аттестатов..., 2012). Еще один длительный опыт – продолжающийся – проводит с бессменной кукурузой Полтавский институт агропромышленного производства им. Н.И. Вавилова на Украине (с 1964 г). (Довгострокові стаціонарні польові досліді Україні. Реєстр атестатів..., 2006).

В Германии монокультура кукурузы на фоне NPK и без удобрений с 1961 г. возделывается на опытной станции Галле (Jandl et al., 2007). Во Франции с 1970 г. на протяжении 23 лет монокультура кукурузы выращивалась на опытной станции в Бонневиле (Puget et al., 1995), а с 1967 г. в Серлу и Доази (Plenet et al, 1993). На опытной станции Асков, Дания с 1988 г. продолжается опыт по ведению кукурузы в монокультуре без удобрений и на фоне NPK, а с 1987 г. существуют опытные станции с бессменной кукурузой в Роскилле, Ронхаве и Лундгарде, Дания (Kristiansen et al., 2005). В Швеции (Toljander et al., 2008) с 1956 г. существует длительный полевой опыт по ведению бессменной кукурузы в Упсале.

В Канаде продолжает свою работу экспериментальное хозяйство имени Евгения Ф. Уилана, в Вудсли, провинция Онтарио, где с 1959 г. выращивают кукурузу в монокультуре и 4-польный севооборот с последовательностью кукуруза – овес – люцерна – люцерна (Gregorich et al., 2001).

В США с 1876 существует самый длительный в мире продолжающийся опыт с кукурузой в монокультуре и 2-3-польных севооборотах в Иллинойском университете в г. Урбана-Шампейн (Odell, 1982; Khan et al., 2007) – опытные поля Морроу. С 1888 г. бессменная кукуруза возделывается в штате Миссури на опытных полях Санборн (Miles, Brown, 2011). Кроме того, в США с 1960 г. монокультура кукурузы ведется на опытной станции в Ламбертоне, штат Миннесота; с 1958 г. – в Арлингтоне, штат Висконсин (Collins et al., 1999); с 1939 г. – в северных Аппалачах, штат Огайо (Puget et al., 2005); с 1957 г. в штате Айова (Robinson et al., 1996); с 1980 г. в штате Небраска (Varvel, 2006); с 1962-1964 гг. существуют опыты с бессменной кукурузой в Вустере, Хойтвилле и Саут Чарлстоне, штат Огайо (Collins et al., 1999). С 1957 по 1982 гг. монокультура кукурузы и севооборот хлопок – кукуруза – кукуруза изучались на Техасской Сельскохозяйственной экспериментальной станции, США (Hipp et al., 1988).

В Сербии в институте исследования кукурузы в Земун-Полье, Белград с 1972 г. изучается возможность длительного возделывания кукурузы на зерно в монокультуре и на разных фонах минеральных удобрений (Stojanovic, 1985; Simic et al., 2013), с 1946 г. существуют опыты с монокультурой кукурузы в Нови-Саде (Šeremešić et al., 2013). В Венгрии, в Мартонвашаре на длительном полевом опыте, заложенном Györfy в 1958 г., сотрудниками Академии наук Венгрии (Györfy, 1975; Györfy, Berzsenyi, 2000; Árendás et al., 2013) проводятся многолетние опыты по сравнительному изучению урожайности зерна кукурузы в монокультуре и севооборотах.

Длительный полевой опыт по возделывания кукурузы в монокультуре с 1979 г. существует на опытной станции в Гунчжулин, провинция Цзилинь в Китае (Yang et

al., 2003). Изучается монокультура кукурузы в Кении (Karikiyai et al., 1999), с 1973 г. в Тайланде на базе Национального научно-исследовательского центра Кукурузы и Сорго в провинции Накхонратчасима (Na Bhadalung et al., 2005).

Основываясь на данных этих и других опытов, рассмотрим отдельные аспекты направлений исследований в области возделывания бессменной кукурузы, а именно (1) урожайность, (2) агрохимические свойства и (3) микробоценоз почв в ризосфере *Zea mays* L. в условиях монокультуры и в севообороте.

1.3. Урожайность *Zea mays* L. в монокультуре и севообороте

Важнейшим агротехническим приемом сельскохозяйственного землепользования является севооборот – «чередование культур во времени при соответствующем чередовании в пространстве» (Прянишников, 1965). Оптимальное соотношение и чередование культур в севообороте способствует устойчивому функционированию агроэкосистемы, формированию высокой урожайности в ней и обеспечению воспроизводства плодородия почвы (Девятова и др., 2004). Традиционно считается, что бессменные посевы значительно уступают по продуктивности севооборотам. Однако существуют различные точки зрения исследователей на урожайность кукурузы, возделываемой в монокультуре.

В.В. Гангур (2009) на опыте с бессменной кукурузой в Полтавском институте АПП им. Н.И. Вавилова (Украина) показал, что продуктивность монокультуры кукурузы с годами не снижалась, а даже наоборот, наблюдалась тенденция к ее росту. Сравнение выращивания культуры в севообороте и бессменно на аналогичных фонах удобрения (навоз 30 т/га + N60P40K60) показало, что средняя продуктивность кукурузы в монокультуре за 1964–1983 гг. была всего лишь на 0,5 ц/га, а за 1984-2008 гг. на 5,3 ц/га ниже и составляла 51,9 ц/га. В среднем за 45 лет (1964-2008) выращивания кукурузы на постоянном участке урожайность ее отмечалась на уровне 45,9 ц/га, т. е. на 3,3 ц/га ниже, чем в севообороте, что

находится в пределах ошибки опыта. Рассматривалась возможность бессменного возделывания кукурузы на зерно на черноземах типичных при ежегодном внесении удобрений – навоз 30 т/га и N60P40-80K60-80).

Сопоставимые данные по урожайности монокультуры кукурузы и кукурузы после сои в коротком 2-польном севообороте приводились в обзоре Министерства сельского хозяйства США (Daberkow et al., 2008) – 89,6 ц/га и 93,4 ц/га соответственно, что также позволяло говорить о возможности бессменного выращивания кукурузы.

Согласно результатам исследований Е.И. Лебедь и др. (2002), полученным на Красноградской, Эрастовской и др. опытных станциях Украины, бессменные посевы на 0,5 – 0,6 т/га зерна уступают по продуктивности посевам кукурузы по лучшим предшественникам (озимая пшеница, зернобобовые). При размещении кукурузы в севообороте после худших предшественников (подсолнечник, сахарная свекла, сорго, просо) продуктивность её на 0,3 – 0,9 т/га ниже, чем в монокультуре, особенно в засушливые годы.

По данным опыта, проведенного во Франции, Le Floch (1986) отмечает, что продуктивность зерна и зеленой массы кукурузы в монокультуре на 10 – 15% ниже, чем в 2-польном севообороте с пшеницей. На опытной станции Галле в Германии (Merbach, Deubel, 2007) урожайность в монокультуре кукурузы с 1961 г. достоверно ниже, чем в севообороте кукуруза – овес – клевер.

На длительном полевом опыте в Венгрии, Мартенвашар, сравнительный анализ данных за 40 лет показал, что урожай кукурузы в монокультуре всегда был ниже, чем в севообороте (Árendás et al., 2013). Севооборотный эффект обратно пропорционален доле кукурузы в севообороте. Продуктивность зерна кукурузы была наибольшей в норфолкском севообороте горох – озимая пшеница – кукуруза – ячмень и составила 0,90 т/га. Далее следуют в уменьшающемся порядке: 3 – польный севооборот кукуруза – пшеница – люцерна – 0,8 т/га; 2 – польный кукуруза – пшеница – 0,49 т/га и 2-польный кукуруза – люцерна – 0,37 т/га. Севооборотный

эффект был выше на неудобренных вариантах. Удобрения уменьшали его почти на 50% (Gyorffy et al., 2000). За 44 года исследований показано, что максимальную прибавку урожайности обеспечивали азотные удобрения в дозе 80 – 120 кг/га. Анализ многолетних данных также свидетельствует, что их необходимо вносить совместно с фосфорными и калийными (Árendás et al., 2013).

В Канаде, в Вудсли, провинция Онтарио показано, что 4-польный севооборот с последовательностью кукуруза – овес – люцерна – люцерна повышает урожайность кукурузы на 30% на фоне NPK и на 360% в варианте без удобрений (Gregorich et al., 2001).

Gentry et al. (2013) из Иллинойского университета в Урбане-Шампейне, США установили, что при бессменном выращивании урожайность кукурузы меньше на 4 – 24% по сравнению с севооборотом кукуруза – соя при ежегодном внесении азотных удобрений. Меньшая урожайность кукурузы в монокультуре объясняется накоплением растительных остатков, нехваткой азота и неблагоприятными метеорологическими условиями. В благоприятные по количеству осадков годы продуктивность кукурузы в монокультуре и севообороте при внесении удобрений фактически одинакова. Сходные данные и значительную корреляцию урожайности с благоприятными влажностным и температурным режимами ($r = 0,76$) продемонстрировали в длительных опытах с монокультурой кукурузы в Нови-Саде, Сербия (Šeremešić et al., 2013).

В Техасе на полевой станции в Далласе, США средняя урожайность зерна кукурузы в монокультуре без удобрений за 25 лет составила 2,06 т/га. В монокультуре и в севообороте хлопок – кукуруза – кукуруза на фоне N45P45 урожайность различалась незначительно – 2,74 и 2,87 т/га, соответственно (Hipp et al., 1988).

В Сербии на длительном полевом опыте в Земун-Полье (Simic et al., 2013; Videnovic et al., 2013) средняя урожайность зерна кукурузы в монокультуре составила 5,37 т/га и была ниже по сравнению с севооборотами. Урожайность 2-

польных севооборотов кукуруза – озимая пшеница и кукуруза – соя составила 6, 82 т/га и 7,60 т/га соответственно; 3-польного кукуруза – озимая пшеница – соя – 9,03 т/га. Высокий агрономический фон способствовал повышению стабильности урожайности монокультуры по годам. Внесение NPK наиболее эффективно в дозе 160 кг/га.

В целом, можно сказать, что при неоднозначности мнений относительно устойчивости и продуктивности агроценозов с бессменной кукурузой, ученые сходятся во мнении о возможности выращивания кукурузы в монокультуре при условии ежегодного внесения средней нормы полного органоминерального удобрения и отсутствии опасности поражения посевов болезнями и вредителями.

1.4. Агрохимические свойства почвы под *Zea mays* L. в монокультуре и севообороте

Наряду с продуктивностью, еще один аспект гомеостатического функционирования агроэкосистемы – это стабильность органического вещества почвы и других агрохимических показателей. Показано, что в результате длительного воздействия монокультур происходят существенные изменения агрохимических свойств почвы. И наоборот, используя севооборот, путем подбора и правильного чередования культур, можно в определенной степени воздействовать на режим органического вещества почвы, её агрохимические характеристики и плодородие (Девятова и др., 2004). От рационального севооборота зависят количество и состав поступающих в почву растительных остатков, характер механической обработки почвы, состав и дозы вносимых удобрений (Нортон и др., 2013).

Результаты исследований, проведенных на базе длительных опытов Америки, Западной Европы и Китая (табл. 1), подтверждают, что на разных типах почвы монокультура кукурузы без применения удобрений оказывает отрицательное

влияние на ряд агрохимических характеристик почвы. Так, ухудшается качественный состав гумуса (повышается его фульватность и снижается лабильность), уменьшается общее содержание углерода и азота почвы (Khan et al., 2007; Merbach, Deubel, 2008; Miles, Brown, 2011).

Таблица 1.

Потери углерода в почве под бессменной кукурузой и в севооборотах

Опытная станция	Опыт	C, % изменения	Источник
Штат Айова, США	34-летняя монокультура кукурузы + N200	- 10	Robinson et al., 1996
	34-летний севооборот кукуруза-соя + N200	- 10	
Штат Миннесота, США	30-летняя монокультура кукурузы + N83	- 13	Wilts et al, 2005
Штат Небраска, США	18-летняя монокультура кукурузы + N 180	- 5	Varvel, 2006
	18-летний севооборот кукуруза - соя + N180	- 5	
Штат Висконсин, США	22-летняя монокультура кукурузы + N84	- 24	Vanotti et al, 1997
	22-летняя монокультура кукурузы + N168	- 15	
Станция Галле, Германия	45-летняя монокультура кукурузы без удобрений	- 14	Merbach, Deubel, 2008
	45-летняя монокультура кукурузы + N40P24K75	- 7	
Гунчжулин, провинция Цзилинь, Китай	20-летняя монокультура кукурузы без удобрений	- 14	Yang, 2003
	20-летняя монокультура кукурузы + N165	- 6	
	20-летняя монокультура кукурузы + NPK + навоз 30 т/га	+10	
Серлу, Юго-западная Франция	22- летняя монокультура кукурузы без удобрений	- 17	Plenet et al, 1993
Доази, Юго-западная Франция	25- летняя монокультура кукурузы без удобрений	- 37	

Длительное внесение NPK способствует формированию бездефицитного баланса N (азота) в почвах подзолистого типа, однако в случае повышенной интенсивности минерализации органического вещества (например, в черноземных

почвах) данный прием в целях уменьшения потерь гумуса и азота может оказаться менее эффективным (Мазиров, 2012)

По данным опытной станции Огайо, США за 25 лет убыль азота в почве под монокультурой кукурузы без удобрений составила 39% (Мазиров, 2012). В другом опыте, проводимом на станции штата Миссури, США (опытные поля Санборн) через 50 лет бессменной кукурузы было потеряно 56% азота, через 73 года – 33% углерода. Севооборот без внесения удобрений кукуруза – овес – пшеница – клевер – тимофеевка, по существу, незначительно отличался от бессменной кукурузы по влиянию на содержание почвенного углерода и азота – потери за 50 лет составили 40% (Miles, Brown, 2011).

В тоже время в России на длительном полевом опыте Воронежского филиала ГНУ ВНИИ кукурузы с монокультурой кукурузы с 1960 (Ларионова и др., 2012; Стулин и др., 2014) показано, что органическое вещество агрочернозема под бессменными посевами кукурузы обладает высокой устойчивостью. Запасы углерода в слое 0 – 80 см в течение 42 лет сохранялись на том же уровне, что и в исходной почве (архивные образцы почвы 1966 г.) – от 270 до 282 т С/га и достоверно не различались по вариантам опыта, включая N120P60K60.

Структура севооборотов оказывает существенное влияние на процессы гумусонакопления. В длительном полевом эксперименте в Вудсли, провинция Онтарио, Канада было показано, что при введении в севооборот бобовых культур, почва агроценоза имела тенденцию к сохранению углерода в отличие от варианта с выращиванием 41-летней монокультуры кукурузы. Кроме того, выращивание бобовых оказывало большее влияние на сохранение автохтонного углерода, чем применение удобрений (Gregorich et al., 2001).

Большое значение в сохранении почвенного углерода играет характер и количество растительных остатков, поступающих в почву (Gregorich et al., 2001). Кроме того, они являются источниками питательных элементов, высвобождаемых при минерализации промежуточных продуктов разложения в почве. Нарращивая

большую биомассу (50-70 т/га), кукуруза обеспечивает поступление в почву большого количества растительных остатков (до 12 т/га). А с растительными остатками в почву может возвращаться до 50% фосфора, калия и кальция и до 60% азота от общего их содержания в урожае. Известно, что коэффициент использования растениями возвращаемых с пожнивными и корневыми остатками питательных элементов гораздо выше, чем из минеральных удобрений (Лебедева, Едемская, 2005).

При ежегодном внесении 13 т/га навоза и полной заправке растительных остатков кукурузы на опытных полях Санборн штата Миссури, США содержание органического углерода в почве под монокультурой кукурузы за 73 года осталось на прежнем уровне (Miles, Brown, 2011). В штате Иллинойс, США на опытных полях Морроу при выносе растительных остатков с 1876 до 1955 содержание углерода в почве достоверно снижалось на 25% и 13% под монокультурой кукурузы и севооборотом с последовательностью кукуруза – овес – люцерна без удобрений, соответственно. При изменении опыта с 1955 (за 51 год исследований) при полной заправке растительных остатков содержание углерода в почве под монокультурой кукурузы без удобрений достоверно возросло на 3,9%. Высокие дозы NPK снижали содержание углерода на 8,5%. Севооборот с последовательностью кукуруза – овес – люцерна уменьшал количество углерода на 9,3% в варианте без удобрений и на 16% при внесении NPK (Khan et al., 2007). В Дании Kristiansen et al. (2005), изучая монокультуру кукурузы в течение 14 лет, показали, что на легких почвах с невысоким содержанием гумуса возможно увеличение содержания углерода. Главными факторами восстановления почвенного плодородия, выявленными в их работе, являются: количество поступающих растительных остатков кукурузы и начальное содержание гумуса.

Согласно другим данным, большое значение имеет внесение навоза (Li et al., 1994, Miles, Brown, 2011). В опыте с бессменной кукурузой Мироновского института пшеницы увеличение содержания гумуса на черноземных почвах при длительном

внесении навоза в дозах 6-12 т/га составило 7% (Шевцова, 1988). Однако применение даже больших доз навоза не гарантирует стабильность почвенного углерода. Так, в длительном опыте в Кении при выращивании кукурузы было показано, что и в вариантах, где вносили навоз и растительные остатки, происходило снижение содержания почвенного органического углерода (Karikiyai et al., 1999). На опытной станции Галле в Германии содержание гумуса в почве опыта за 45 лет монокультуры кукурузы на делянках, получающих навоз, также снизилось на 6%. (Merbach, Deubel, 2008).

Содержание фосфора в почве, как при бессменном возделывании кукурузы, так и в севообороте, как правило, уменьшается незначительно – в среднем на 1 – 2 мг/100 г почвы либо остается неизменным. Баланс фосфора и в севооборотах и при бессменном возделывании кукурузы положительный (Pierzynski, Logan, 1993; Забугина, 1997; Lal, 1997). Как показали исследования, длительное применение фосфорных удобрений повышает валовое содержание фосфора в почве. Эффективность его использования из удобрений можно повысить, если применять фосфорные удобрения, исходя из выноса фосфора урожаем (Нортон и др., 2013).

По калию в монокультуре чаще всего складывается отрицательный баланс, т.к. кукуруза – культура, выносящая из почвы большое количество калия. С урожаем 6-7 т/га зерна или 50-70 т/га зеленой массы кукуруза выносит из почвы примерно 150-180 кг азота, 50 – 60 кг фосфора и 150-200 кг калия (Лебедева, Едемская, 2005). В условиях севооборота вынос калия гораздо меньше и составляет примерно 10% от исходного содержания. При систематическом применении калийных удобрений в почве повышается содержание обменного калия, однако не всегда проявляется прямая зависимость от количества внесенных удобрений, что возможно связано с переходом калия в необменное состояние (Забугина, 1997; Ganeshamurthy, 1985). Кроме того, кукуруза потребляет много серы, кальция и магния (Лебедева, Едемская, 2005). Однако часто вынос указанных элементов с урожаем кукурузы в севообороте выше, чем при монокультуре.

1.5. Ризосфера – зона формирования специфических микробных сообществ

Особый интерес с позиции устойчивого функционирования агроэкосистем с бессменной кукурузой представляет изучение взаимодействий между бактериями и грибами, которые имеют место в зоне почвы, окружающей корни кукурузы и грибные гифы, – ризосфере. В схеме сбалансированного поступления и выноса питательных веществ в агроэкосистеме бактерии и арбускулярные микоризные грибы служат фундаментальным звеном между растением и почвой, участвуя в круговороте питательных элементов и обеспечивая устойчивость агроэкосистем. Микроорганизмы – неотъемлемая и самая реактивная часть любого биогеоценоза (Вернадский, 1967), они постоянно находятся во взаимодействии со всеми его компонентами и, в первую очередь, с растениями (Bais et al., 2006).

В почве можно выделить два основных типа микробных ценозов (Lynch, 1990). Первый удален от влияния корней, его существование связано с наличием органических остатков в основном растительного происхождения; второй – ризосфера – непосредственно примыкает к поверхности корней, его существование определяется метаболической активностью корневой системы (Тихонович, Проворов, 2009). Согласно современным представлениям, в ризосфере выделяют ряд узких слоев (рис. 1) с различной степенью специфичности по сравнению с остальной почвой. Толщина их может составлять от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в зависимости от почвенных условий и вида колонизируемого растения, выделяющего энергетически богатые углеродсодержащие компоненты – ризодепозиты, включающие корневые экссудаты и корневой опад (Jones et al., 2004; Barber, 1995). Потери углерода из эпидермальных и кортикальных клеток корня приводят к быстрому размножению микроорганизмов внутри (эндоризосфера), на поверхности (ризоплана) и с наружной стороны корня (экторизосфера) (Lynch et al., 1990).

Таким образом, в ризосфере складываются специфические условия для местообитания особого микробного сообщества – ризоценоза, который отличается по составу и структуре биологических компонентов и находится в биохимическом взаимодействии с растением (Селиверстова, Верховцева, 2011).

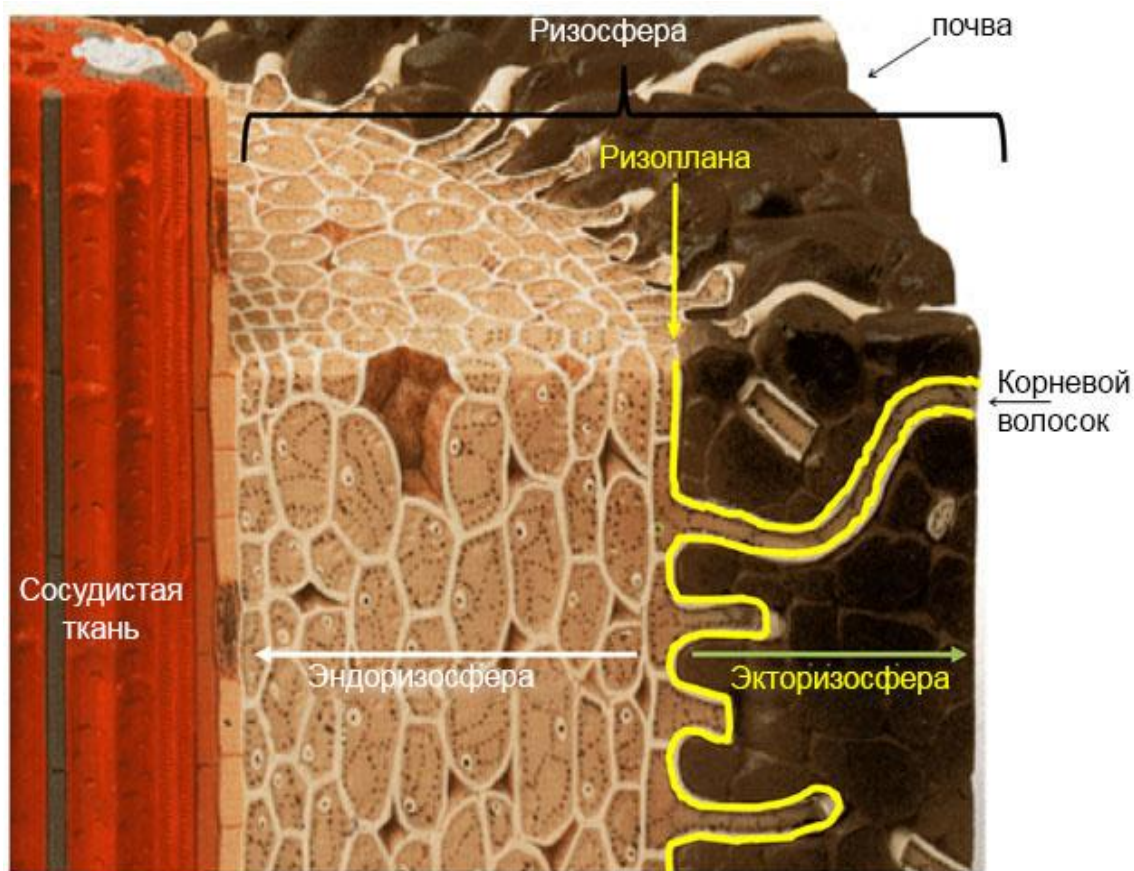


Рисунок 1. Схематичное изображение ризосферы (McNear Jr., 2013)

В большинстве работ указывают на повышенную (в 10 – 100 раз) численность и активность микроорганизмов в ризосферной зоне по сравнению с остальной почвой (Тихонович и др., 2011). Это явление, известное как ризосферный эффект было впервые описано еще Гильтнером в 1904 г. (Шапошников, 2003). Этот эффект обусловлен поступлением в почву дополнительного количества органического вещества в виде корневого опада и корневых экзометаболитов, достигающих до 20-40% продуктов фотосинтеза, поступающих в растение (Lynch, 1990). В их состав входят органические кислоты, сахара, аминокислоты и другие азотсодержащие

соединения, а также широкий круг вторичных метаболитов, выполняющих роль молекулярных сигналов (Иутинская и др., 2010).

Почвенные микроорганизмы как гетеротрофы питаются выделяющимся растениями органическим веществом и вследствие высокой биохимической активности существенно и в большинстве случаев положительно влияют на рост растений, поставляя в окружающую почву свои продукты метаболизма. Таким образом, между растением и микроорганизмами развиваются симбиотические взаимоотношения – трофические, защитные и осуществляющие биологический контроль (Тихонович, Проворов, 2011). Это мутуалистический биотрофный симбиоз, а также **положительная взаимосвязь** между микроорганизмами и растением-хозяином (рис. 2), когда ризосферная микробиота осуществляет биоконтроль (т.е. подавляет) ряд растительных патогенов, таких как *Fusarium oxysporum*, некоторые виды грибов из родов *Pythum* и *Phytophthora* и др. (Whipps, 1997; Punja, 1997; van Loon, 1997).

Ризосферные бактерии, обладающие совокупностью полезных для растений свойств (фиксация атмосферного азота, солюбилизация фосфора, хелатирование микроэлементов бактериальными сидерофорами, синтез регуляторов роста растений и т.п.), принято обозначать как PGPR от Plant Growth-Promoting Rhizobacteria – ризобактерии, способствующие росту растений (Бородин, 1998). Этот термин в 1978 г. был предложен Клоерпер и соавторами (Kloepper et al., 1978). Тематике PGPR посвящено большое количество работ (Bashan et al., 1998; Bowen et al., 1999; Cook, 2002), причем среди различных таксономических групп PGPR выделяются широким набором полезных для растений свойств ризосферные PGPRs рода *Burkholderia* (еще одно название *Pseudomonas*) (Bevivino et al., 2000; Parke et al., 2001; Xie et al., 1996). В ризосфере кукурузы часто описывают PGPRs *Burkholderia cepacia* (Di Cello et al., 1997, Dalmastri et al., 1999, Peiffer, 2013), *Pseudomonas fluorescens* (Picard et al., 2000), *Bacillus cereus* (Huang et al., 2010).

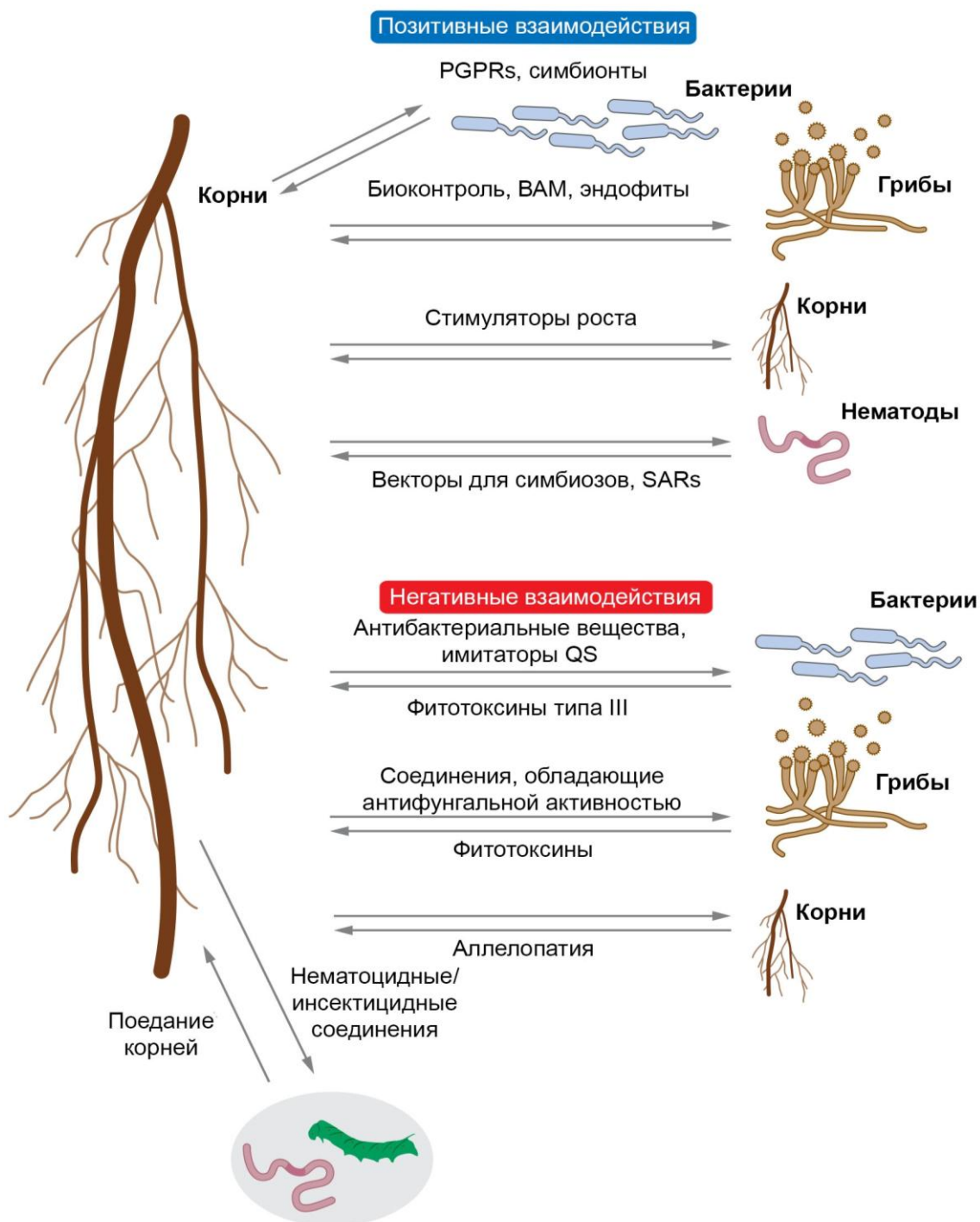


Рисунок 2. Схема почвенно-ризосферных взаимодействий посредством корневых экссудатов (Bais et al., 2006)

PGPRs (от Plant Growth-Promoting Rhizobacteria) - ризобактерии, способствующие росту растений); ВАМ – везикулярно-арбускулярная микориза; SARs (от systemic acquired resistance) - системная приобретенная устойчивость; Quorum Sensing (QS) – массовые коммуникационные связи у бактерий; связанные с регуляцией плотности популяции

Еще одна важная форма почвенно-ризосферных взаимодействий (рис. 2) – везикулярно-арбускулярная микориза (ВАМ), которую растения образуют с гломусовыми грибами (*Glomeromycota*) (Тихонович, Проворов, 2011). Благодаря этому симбиозу подавляющее большинство (до 90 %) растений получают основную часть минерального (в первую очередь фосфорного) питания (Smith, Read, 2008). Важная роль принадлежит АМ-грибам и в скорости потребления NH_4^+ , увеличении поглощения меди, цинка, никеля и др. Известно, что микориза улучшает адаптацию растений к стрессовым ситуациям (Крипка и др., 2002). АМ-грибы участвуют в развитии клубеньков, в формировании ризосферных ассоциаций, а также в защите от патогенов и т.д. (Проворов и др., 2002); т.е. взаимодействуют со всеми организмами микоризосферы («зоны влияния» микоризного корневого окончания), включая полезную микробиоту, растительные патогены, сапрофиты и даже микрофауну, формируя сложный мультитрофный симбиотический комплекс (Timonen, Marschner, 2006).

Кроме микоризы, к многокомпонентным симбиотическим сообществам в ризосфере можно отнести эндофитные микроорганизмы (рис. 2), основные функции которых заключаются в биоконтроле патогенов и вредителей (Ryan et al., 2008; Rosenblueth, Martinez-Romero, 2006). Для ризосферы кукурузы часто встречается упоминание эндофитного вида *Klebsiella pneumoniae* (Chelius, Triplett, 2000; Иутинская и др., 2010).

Механизмы существования эндофитных микробных сообществ ризосферы мало изучены, хотя показано, что важную роль здесь может играть регуляция по механизму Quorum Sensing (QS), который контролирует экспрессию генов, определяющих плотность бактериальной популяции (Sanchez-Contreras et al., 2007). QS является формой внутрипопуляционной межклеточной коммуникации между бактериями, которая осуществляется посредством низкомолекулярных аутоиндукторов. Растения могут вмешиваться в эту регуляцию, синтезируя сигнальные факторы, которые имитируют действие авторегуляторов плотности

популяции. В формировании эндофитных микробоценозов в ризосфере большое значение имеет вертикальная передача микроорганизмов через семена, а также их интродукция проникающими в растение векторными организмами — беспозвоночными (нематодами) (Riley, Reardon, 1995).

Отрицательная сторона взаимодействия (рис. 2) растений с микроорганизмами корневой зоны включает: образование фитотоксинов, развитие фитопатогенных процессов, ингибирование развития полезных PGPR, а также возможную конкуренцию между корнями растений и микроорганизмами за питательные элементы, продиктованную, преимущественно, потребностью в минеральных формах азота (Селиверстова и др., 2008). Есть основания считать, что растения способны применять ряд стратегий, направленных на минимизацию негативных эффектов потери углерода, например, за счет выделения антимикробных и антифунгальных компонентов (Shenk et al., 1991) или повышенной экссудации отдельных компонентов, как отклик на дефицит минеральных элементов (Ma et al., 2003).

Важную роль в вышеописанных почвенно-ризосферных взаимодействиях играют корневые экссудаты (рис. 2). Распознавание партнёров происходит в форме «сигналлинга» — обмена специфичными сигнальными молекулами. В их роли со стороны растений выступают ферменты, витамины, алкалоиды, гормоны, глюкозиды, флавоноиды и лектины; со стороны микроорганизмов — гликополимеры (Иутинская и др., 2010).

Количество и состав корневых экссудатов зависят от вида и возраста растений, т.е. они являются видоспецифичными (Иутинская и др., 2010). Показано, что корневые выделения влияют не только на численность микроорганизмов в ризосфере, но и на структуру микробного сообщества (De Leij et al., 1994; Grayston et al., 1998). Кроме того, они участвуют в фитогормональной регуляции роста и развития растений и регуляции аллелопатических взаимоотношений, в которые, в

свою очередь, активно вмешивается микробное сообщество почвы (Sanon et al., 2009) (рис. 2).

В последнее время с развитием молекулярных и генетических методов исследования в микробиоценологии (Казарцев, 2013), появилось много новой информации о биоразнообразии почвенных ризоценозов. Некоторые авторы указывают на сходное (Воронина, 2011; Gomes et al., 2001) либо меньшее (Peiffer et al., 2013) разнообразие микроорганизмов в ризосфере по сравнению с почвенной толщей. При этом ризосферный эффект наблюдается преимущественно для молодых растений (Gomes et al., 2001). Этими же методами показано, что в ризосфере сосредотачиваются микроорганизмы, характерные для всей остальной почвы, причем они являются растение-специфичными (Kuske et al., 2002). Роль физико-химических свойств почвы в выборе микробоценоза ризосферы пока неясна, причины этой ограниченности пока вообще мало исследованы. Это, в частности может быть достаточно однообразный состав источников углерода из растений (корневой опад, простые сахара в экссудатах) и конкуренция за экссудаты и прочие ресурсы, предоставляемые корневой системой (Воронина, 2011).

Несмотря на ограниченное разнообразие микроорганизмов в ризосфере, методы молекулярной биологии свидетельствуют о том, что корни растений поддерживают генотипы из широкого филогенетического ряда. Если рассматривать ризосферу кукурузы, это могут быть представители α , β , γ и δ -*Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Dienococcus-Thermus*, *Cyanobacteria*, *Chloroflexi*, *Firmicutes*, *Planctomyces*, *Acidobacteria*, *Verrucomicrobia* (Chauhan et al., 2011), *Archaea* (Chelius, Triplett, 2001; Schmalenberger, Tebbe, 2002), *Ascomycota*, *Chytridiomycota*, *Glomeromycota*, *Basidiomycota* и *Zygomycota* (Toljander et al., 2008; Gomes et al., 2003), *Protozoa* (Евдокимов и др., 2013).

1.6. Влияние монокультуры и чередования сельскохозяйственных культур на микроорганизмы в ризосфере (на примере *Zea mays* L.)

Ризосфера каждого растения – система динамичная. Временные вариации в ризодепозитах растений, которые являются пищей для микроорганизмов, определяют присутствие в окружающей корни почве определенных видов (Селиверстова и др., 2008). Известно, что культура севооборота оказывает значительное влияние на биоразнообразие микробного сообщества агроценоза (Иутинская и др., 2010). Кроме того, качественный и количественный состав микробного ценоза в ризосфере и вне её существенно зависит от растения-предшественника (Jefwa et al., 2006; Mathimaran et al., 2005; Vestberg et al., 2005). Например, чёрный пар и зернобобовые, как предшественники оказывают положительное влияние на формирование ризоценоза последующей культуры (Морецкая, Демченко, 2008). После культуры капусты уменьшается поражение последующих культур фитопатогенными грибами, т.к. в составе корневых выделений этой культуры обнаружили изотиоцианаты, значительно снижающие уровень развития корневой гнили *Gaeumannomyces graminis*, а люцерна и ячмень способны подавлять рост мицелия *Sclerotinia sclerotiorum* (Sarwar et al., 1998).

Интересные результаты были получены рядом исследователей (Бойко, 1988; Назарько и др., 2006; Широких и др., 2006; Поддымкина, 2010; Zhang et al., 2010) при сравнении биологической активности ризосферного микробного сообщества в условиях монокультур (кукурузы, гороха, ржи, картофеля, пшеницы, ремании) и севооборота. Так, в длительных полевых опытах показано, что применение сменного севооборота способствует увеличению численности и разнообразия почвенных микроорганизмов, а при выращивании монокультуры отмечен негативный эффект ее влияния на микробиоту. В почве происходит количественная и качественная перегруппировка микробного ценоза, нарушение функционирования которого приводит к неблагоприятным изменениям в почвенной среде. Изменяется не только

численность микроорганизмов, но и интенсивность протекающих в ней микробиологических процессов, получает широкое развитие явление почвоутомления, (Назарько, Лобанов, 2005; Fuchs, 2014).

Так, при возделывании монокультур и отсутствии обновления растительности в ризосфере формируется неустойчивое микробное сообщество с преобладанием видов, способствующих образованию токсических веществ и минерализации гумуса (Иутинская и др., 2010). Длительное возделывание сельскохозяйственных культур на одних и тех же участках оказывает одностороннее влияние на активность биологических процессов в почве и приводит к формированию специфических микробных ассоциаций. Значительно сокращается видовой состав и уменьшается разнообразие активно метаболизирующих форм микроорганизмов (Лобков, 1994), размножаются фитотоксические формы бактерий (актиномицет *Streptomyces virides*, *Streptomyces gryseus*, *Nocardia* sp., *Micromonospora* sp. и др.) и грибов (*Helminthosporium victoriae*, *Fusarium* sp., *Alternaria* sp., *Trichoderma* sp. и др.), повышается уровень заражения корней фитопатогенными грибами. При этом снижается биологическая активность почвы и, как следствие этого, уменьшается продуктивность растений (Картвелишвили, 1984; Бородин и др., 2011; Bouhot, 1983; Fuchs et al., 2014).

Основной причиной изменений микробных комплексов в монокультурах является количество и качество растительных остатков и прижизненных корневых выделений (в том числе аллелопатически активных соединений), накапливающихся при бессменном выращивании (Картвелишвили, 1984; Алехин, 1996, Narwal et al., 2005). Кроме того, идет односторонний вынос питательных веществ, а также нарушение макроэлементного баланса почвы, в частности, C/N и N/P соотношения.

В ряде работ (Андріюк и др., 2001; Патика и др., 2005; Назарько, Лобанов, 2005) показано, что при выращивании культур в системе севооборота в почве преобладает микробиота, разлагающая легкогидролизуемые органические остатки (аммонифицирующие, нитрифицирующие и целлюлозоразрушающие бактерии). А

при бессменном возделывании культур — автохтонная микробиота, разлагающая гумусовые вещества почвы и трудноразлагаемые соединения растительных остатков (автотрофные бактерии, актиномицеты, микромицеты, спорообразующие бактерии).

Какие же изменения происходят в ризосфере при продолжительном возделывании монокультуры кукурузы? Ученые по-разному отвечают на этот вопрос. В исследованиях на выщелоченных черноземах учебного хозяйства Башкирского сельскохозяйственного института (Бойко, 1988) выявлено, что бессменное возделывание кукурузы в течение 25 лет приводило к угнетению жизнедеятельности основных агрономически важных групп микроорганизмов, в то же время возрастала численность сапротрофных грибов. Было показано, что условия, благоприятствующие повышению численности грибов, приводят к размножению фитотоксических и фитопатогенных видов.

Евдокимовым и др. (2013) при изучении 42-летней монокультуры кукурузы на агрочерноземе ВНИИ кукурузы РАСХН была продемонстрирована тенденция к преимущественному использованию почвенными микроорганизмами свежепоступившего углерода растительного происхождения по сравнению с углеродом гумуса. Методом определения профилей жирных кислот фосфолипидов микроорганизмов исследователи выявили, что поступающий углерод корневых выделений и растительных остатков кукурузы трансформируется микоризными грибами, грамположительными и грамотрицательными бактериями. Ожидаемое в длительной монокультуре доминирование сапротрофных грибов не подтвердилось.

Особое внимание при изучении монокультур кукурузы традиционно уделяется микоризным грибам, которые, предположительно, способны положительно влиять на устойчивость растений в бессменных посевах. Однако, по данным Oehl et al. (2003) в длительной монокультуре кукурузы разнообразие АМ-грибов было намного ниже по сравнению с 7-польным севооборотом. На юге Малави (Jefwa et al., 2006) бессменная кукуруза значительно снижала разнообразие гломусовых микоризных грибов по сравнению с севооборотом кукуруза – сесбания. Уменьшалось

биоразнообразие АМ-грибов и бактерий под влиянием монокультуры кукурузы (5 – 28 – 50 лет) по данным Alguacil et al. (2008), Hijri et al. (2006) и Toljander et al. (2008). В то же время некоторые устойчивые группы АМ (например, *Glomineae*, в частности, *Glomus mosseae*, *G. caledonium*, *G. coronatum*, *G. geosporum*, *G. intraradices* и др.) получали значительное развитие (Hijri et al., 2006; Toljander et al., 2008; Sasvari et al., 2011). Предполагается, что в ассоциации с этими микоризными грибами могут доминировать микроорганизмы, трансформирующие трудноразлагаемые соединения (целлюлолитики, хитинолитики). Таким образом, уменьшение видового разнообразия сельскохозяйственных культур идет параллельно с перестройкой ризосферной микробиоты (Oehl et al., 2004; Li et al., 2007).

Микробоценоз 50-летней монокультуры кукурузы по данным секвенирования (Toljander et al., 2008) был достаточно разнообразен и включал представителей *Acidobacteriaceae*, *Gemmatimonadetes*, *Firmicutes*, *Chloroflexi*, *Burkholderiales*, *Actinobacteria*.

Методом культивирования на питательных средах показано доминирование актинобактерий в ризосфере кукурузы (Miller et al., 1989).

Филумы *Actinobacteria*, *Proteobacteria*, детектированные секвенированием 16S рРНК и температурным градиентным гель-электрофорезом (TGGE) также доминировали в бактериальном сообществе кукурузы по данным Chauhan et al. (2011) и Gomes et al. (2001). Выдвигается интересная гипотеза, что корневые экссудаты кукурузы стимулируют рост *Actinobacteria* (Chauhan et al., 2011), играющих исключительную роль в деструкции трудноразлагаемых растительных остатков и часто являющихся антагонистами фитопатогенных грибов за счет способности к синтезу антибиотиков и других физиологически-активных веществ (Lee et al., 2008). Это согласуется с исследованиями El-Mehalawy et al. (2004), которые показали, что среди выделенных из ризосферы кукурузы актиномицетов и дрожжей, многие виды родов *Streptomyces*, *Candida* и *Rhodotorula* являлись

антагонистами фитопатогенов и улучшали рост растений. По данным Garbeva et al., (2008) самое высокое содержание бактерий-антагонистов (40 видов, включая *Pseudomonas* sp. и *Bacillus* sp.) было найдено именно в ризосфере кукурузы (по сравнению с овсом и ячменем). Различные виды рода *Mycobacterium* также часто обнаруживают в прикорневой зоне кукурузы (Rosenblueth et al., 2011). Показан их антагонизм к фитопатогенным грибам за счет способности выделять антибиотики (Козловская, 1998; Egamberdieva, 2012).

Сравнительный анализ соотношения численности представителей микроорганизмов разных таксономических и эколого-трофических групп ризосферы различных культур севооборота в дерново-подзолистой почве на фоне внесения N60P60K90, показал, что микробное сообщество под кукурузой является более стабильным по сравнению с другими культурами (викоовсяная смесь, ячмень). В составе микробоценоза под кукурузой преобладали бактерии (в том числе и актиномицеты), меньше было грибов (10 %) (Пашкевич и др., 2003).

Стабильность микробного сообщества под бессменной кукурузой при внесении NPK по сравнению с другими монокультурами отмечали и другие исследователи (Алехин, 1996). Под бессменными культурами сахарной свеклы и люцерны, минеральные удобрения не предотвращали развитие почвоутомления, т.к. способствовали активизации доминирующих групп микроорганизмов, формирующихся под влиянием растения. Это снижало конкуренцию между сапротрофными микроорганизмами и фитопатогенами, что, в свою очередь, способствовало развитию корневых гнилей. Под бессменной культурой кукурузы минеральные удобрения усиливали развитие микроорганизмов минерализаторов и азотфиксаторов. В результате нивелировалось отрицательное влияние монокультуры на процессы минерализации – синтеза азотистых соединений в почве и увеличивалась численность микроорганизмов – антагонистов к фитопатогенным м/о. Автор пришел к выводу, что свойство кукурузы выдерживать длительную монокультуру без существенного снижения продуктивности связано со

способностью почвенного микробоценоза, формирующегося под ней, к сбалансированному осуществлению процессов минерализации – синтеза органических азотсодержащих соединений при условии достаточного поступления в почву минеральных удобрений (Алехин, 1996).

1.7. Влияние минеральных удобрений на микроорганизмы в ризосфере растений (на примере *Zea mays* L.)

Применение минеральных и органических удобрений по современным представлениям является регулирующим фактором биологической активности почв агроценоза, связанным с жизнедеятельностью растений и их взаимодействием с микробным сообществом почв (Минеев, 2005). Уникальная зона почвы – ризосфера, которая создается за счет выделения энергетически богатых углеродсодержащих компонентов живыми корнями растений (ризодепозитами) с последующим размножением микроорганизмов в окружающей почве (Jones, 2004; Barber, 1995), наиболее чувствительна к воздействию агрохимических средств (Селиверстова и др., 2008).

Общепризнано, что при внесении органических и минеральных удобрений активизируется деятельность полезной микробиоты и усиливается биологическая фиксация азота (Мишустин, Теппер, 1963; Минеев, 2004).

Однако, результаты изучения влияния минеральных удобрений разного состава и доз на почвенную микробиоту весьма неоднозначны. Например, отмечается, что при внесении высоких доз минеральных удобрений (120–240 кг/га) происходит изменение эколого-трофической структуры микробоценоза с активизацией автохтонной микробиоты, минерализующей органическое вещество почвы (Патика и др., 2005; Андріюк и др., 2001; Carson et al., 2007). Кроме того, показано, что применение минеральных удобрений приводит к снижению индекса

видового разнообразия и возрастанию числа видов микроорганизмов с высоким долевым участием (Гордеева, 2004; Свистова и др., 2003; Щербаков и др., 2001).

В то же время минеральные удобрения, хотя и перенаправляют деятельность микроорганизмов, уменьшают потери гумуса по сравнению с почвой, где удобрения не вносились (Емцев, Мишустин, 2006). Таксономический анализ почвенных микроорганизмов методом газовой хроматографии-масс-спектрометрии показал, что из структуры микробного сообщества при применении NPK вытесняются «агрессивные» анаэробные виды микроорганизмов, которые способны использовать в своем метаболизме гуминовые вещества почв, вызывая их трансформацию т.е. минеральные удобрения регулируют аэробно-анаэробное равновесие в структуре микробного сообщества почв и защищают автохтонное органическое вещество, уравнивая процессы минерализации, синтеза и ресинтеза органического вещества (Верховцева и др., 2007). Полное минеральное удобрение обеспечивает гомеостатическое состояние агроценоза по агрохимическим и микробиологическим характеристикам (Алехин, 1996; Селиверстова и др., 2008).

Показано, что длительное внесение минерального азота может снижать интенсивность микоризации корней сельскохозяйственных культур (Jensen, Jakobsen, 1980; Mader et al, 2000), уменьшать образование спор (Jensen, Jakobsen, 1980) и развитие мицелия (Gryndler et al., 2001) микоризных АМ-грибов, а также угнетать биологическую активность почвы (Mader et al, 2002).

При исследовании влияния длительного внесения N60-180P60-180 в течение 27 лет на монокультуре кукурузы в Тайланде (Na Bhadalung et al., 2008) и в Венгрии под 50-летней монокультурой кукурузы при внесении N100P100K100 (Sasvari et al, 2011) отмечено снижение числа спор и видового разнообразия АМ-грибов. Выделялась группа видов нечувствительных к внесению удобрений (*Glomus mosseae*, *Enterospora schenckii*, *Scutellospora fulgida*).

Кроме того, внесение минеральных удобрений может вызывать некоторое снижение численности актиномицетов и увеличение численности грибов, связанное

со сдвигом реакции среды в кислую сторону в результате внесения физиологически кислых солей (Емцев, Мишустин, 2006). Это согласуется с данными, полученными при исследовании 50-летней монокультуры кукурузы в Швеции (Enwall et al, 2005; Toljander et al., 2008). Длительное внесение сульфата аммония (80 кг/га) по сравнению с монокультурой без удобрений снижало видовое богатство грибов и бактерий, уменьшало общее дыхание, потенциал денитрификации и интенсивность нитрификации, что объясняется подкислением почвенной среды. Внесение кальциевой селитры (80 кг/га) наоборот обеспечивало большее видовое разнообразие микробоценоза и увеличение биологической активности почвы. Внесение в почву фосфорно-калийных удобрений в меньшей степени влияло на микробоценоз и значительно усиливало деятельность азотфиксирующих микроорганизмов.

Однако, в целом, исследователи отмечают, что внесение полного минерального удобрения положительно сказывается на микробиологической активности почвы агроценозов с монокультурой кукурузы. Так в Канаде внесение N150P150K150 под бессменную кукурузу в течение 18 лет повышало ферментативную активность почвы, кроме того, увеличивалась биомасса микроорганизмов и усиливалась активность аммонификаторов и нитрификаторов (Lalande et al., 2000). По данным Li et al. (2008) в 19-летней монокультуре кукурузы в Северном Китае под влиянием N135P67 биомасса и численность микроорганизмов повышалась на всех стадиях развития растений за исключением конца вегетационного периода перед уборкой урожая. Значительно увеличивалась общая численность микроорганизмов, а также количество азотфиксаторов и аммонификаторов в 60-летней бессменной кукурузе в Сербии под влиянием N60P60K60 (Mrkovacki et al., 2012).

1.8. Состав ризосферной микробиоты по фазам развития *Zea mays* L.

Известно, что каждый вид растения частично обеспечивает субстрат, который привлекает определенные виды микроорганизмов в ризосфере (Иутинская и др., 2010). Кроме того, показаны значительные изменения в составе ризоценоза в процессе роста и развития растений. Считается, что на ранних стадиях вегетации растений ризосферная микробиота представлена в основном быстрорастущими бактериями и грибами, разлагающими легкодоступные органические субстраты. На корнях более старых растений чаще встречаются актиномицеты, обладающие способностью разлагать труднодоступные органические субстраты (Широких и др., 2006).

Исследователи ризоценозов кукурузы по-разному комментируют роль видовой специфики растений в биоразнообразии микробоценозов.

По данным, полученным при исследовании 50-летней монокультуры кукурузы в Швеции (Toljander et al., 2008) специфического микробного сообщества для кукурузы не выявлено, большее влияние оказывали другие факторы – тип почвы, содержание углерода, фосфатов и т.д. Фактор «тип почвы» перекрывал по значимости фактор «растение» в исследовании ризосферы кукурузы Peiffer et al. (2013).

Кроме того, по данным Toljander et al. (2008) растения кукурузы не имеют специфических АМ-грибов, в то же время некоторые исследователи считают, что растения кукурузы могут предпочитать специфические субгруппы этих микосимбионтов (Oliveira et al., 2009). Степень микоризации корней кукурузы может варьировать от низкой (Kurle, Pflieger, 1994; Wang et al., 2008) до высокой (Gavito, Miller, 1998; McGonigle et al., 1990). Ряд исследователей показали низкое разнообразие АМ-грибов в агроценозах с монокультурой кукурузы. Mathimaran et al. (2007) описали только 10 видов, основываясь на морфологических характеристиках спор. Oehl et al. (2003) изолировали 6 – 8 видов. По Tian et al. (2011) полную картину

можно получить, только изучая пространственные и временные вариации на протяжении всего периода вегетации растений кукурузы.

Анализируя биомаркеры жирных кислот АМ-грибов в почве Tian et al. (2011) показали, что корни кукурузы быстро и хорошо колонизируются микоризными грибами, даже при интенсивной сельскохозяйственной обработке. Изолировали 27 видов АМ-грибов, принадлежащих к 5 родам. Доминировал род *Glomus*, широко представленный на всех стадиях роста кукурузы и глубинах отбора. Отмечены роды *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora*, *Scutellospora*. Интенсивность микоризации корней кукурузы достигала пика во время стадии выметывания метелки, что указывает на период высокой потребности в фосфоре. Это предположительно вызвано большим количеством доступного для грибов углерода, поступающего в виде ризодепозитов.

Liao et. al. (2002) установили, что в почве под кукурузой численность фосфатрастворяющих, лецитинминерализующих бактерий и грибов в ризосфере в 5–10 раз выше, чем в неризосферной почве. Доминирующее положение занимали бактерии родов *Pseudomonas*, *Enterobacter*, а также участвующие в минерализации фосфора грибы и актиномицеты родов *Penicilium* и *Streptomyces*. Отмечалось значительное колебание численности фосфатмобилизующих грибов в процессе вегетации кукурузы. В ризосфере молодых растений их содержание составляло 90% общего количества микроорганизмов, а к моменту уборки снижалось до 20 %.

В Бразилии используя ПЦР-амплификацию 16S (18S) рРНК и метод температурного градиентного гель-электрофореза (TGGE) описали бактериальное (Gomes et al., 2001), а затем и грибное (Gomes et al., 2003) разнообразие ризосферы кукурузы через 20, 40 и 106(90) дней после посева. По данным исследователей численность бактерий в ризосфере и почвенной толще достоверно не отличалась и составила 9×10^7 – 4×10^8 КОЕ/г почвы и 6×10^7 – 5×10^8 КОЕ/г почвы, соответственно. Ризосферный эффект для бактерий наблюдался только для 20-ти и 40-дневных растений по сравнению с 106-дневными. В ризосфере молодых растений выделялась

1 доминантная популяция бактерий и до 5 субдоминантных. Тогда как у взрослых растений кукурузы структура бактериальных сообществ была сложнее, включала более 50 равнозначных по количеству групп и была сходной как в ризосфере, так и в почвенной толще. Для грибов ризосферный эффект отмечен на всех этапах онтогенеза. У взрослых растений кукурузы структура сообществ микромицетов, также как и для бактерий, была значительно сложнее, чем у молодых. В бактериальном сообществе были представлены Actinobacteria, α - и β -Proteobacteria. Идентифицирован доминирующий род *Arthrobacter* – ассоциативный азотфиксатор, принадлежащий к филуму Actinobacteria. Отмечено преобладание грамположительных бактерий, хотя более известны грамотрицательные бактерии, как доминирующая группа бактерий в ризосфере (Soderberg et al., 2004). Авторы считают свои данные (Gomes et al., 2001) не противоречащими результатам других исследователей, описывающих доминирование в ризосфере кукурузы таких грамотрицательных бактерий, как *Burkholderia cepacia* (Di Cello et al., 1997, Dalmastri et al., 1999), *Paenibacillus polymyxa* (Seldin et al., 2000), *Pseudomonas fluorescens* (Picard et al., 2000) и эндофитного вида *Klebsiella pneumoniae* (Chelius, Triplett, 2000).

Заключение к главе 1

В обзоре литературы обобщены результаты отечественных и зарубежных научных исследований по изучению возделывания *Zea mays* L. в условиях длительных бессменных посевов и севооборотов, а также формирование микробоценоза ризосферы растений в таких условиях. Проанализировано три аспекта устойчивости агроценозов с монокультурой кукурузы: урожайность, агрохимические свойства почвы (в первую очередь поддержание стабильности органического вещества) и сохранение биоразнообразия микробного ценоза. Показаны особенности влияния минеральных удобрений и состав ризосферной микробиоты по фазам развития *Zea mays* L. Однако, данные о составе и структуре микробных сообществ почв в условиях длительной монокультуры кукурузы в настоящее время достаточно скудны. В нашей стране подобные исследования проводились только в 90-е годы XX века и с помощью традиционных микробиологических методов. Как нам кажется, изучение микробоценоза почв (ризосферных бактерий, АМ грибов и сапротрофных грибов) путем реконструирования его компонент по молекулярным микробным маркерам с помощью метода газовой хроматографии – масс-спектрометрии (ГХ-МС) позволит дополнить научное представление об основах устойчивости агроценозов с монокультурой кукурузы.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объекты исследования

Исследования проводили в 2011, 2012, 2013 гг. на базе кафедры агрохимии и биохимии растений МГУ имени М.В. Ломоносова (Москва) и двух длительных полевых опытов Воронежского филиала ГНУ ВНИИ кукурузы (рис. 3) с географическими координатами: 51°36,480'с.ш. 38°58,159'в.д. (п. Опытное, Хохольский р-н, Воронежская обл.). Опыты включены в реестр Географической сети опытов с удобрениями и имеют аттестаты длительного опыта № 151 и 152 (Реестр аттестатов длительных опытов..., 2012). Кукурузу в опытах возделывают в монокультуре и трех полях десятипольного севооборота со структурой 50% зерновых, 40% кормовых и 10% технических культур. Кукуруза в монокультуре выращивается с 1960 года. Севооборот ведется с 1967.

В рассматриваемой работе изучали варианты (монокультура и севооборот): I – Без удобрений (контроль); II – N60, III – N60P60, IV – N60P60K60, V – N120P60K60, VI – черный пар; VII – архивные образцы 1966 г., почва под монокультурой без удобрений. Минеральные удобрения (аммиачная селитра, двойной суперфосфат и хлористый калий) вносились ежегодно осенью, с 1965 года. Посевная площадь делянок – 269,5 м², учетная – 192,5 м². Повторность трехкратная. Используемая агротехника была общепринятой для зоны и для районированных гибридов кукурузы (в 2011 – 2013 гг. возделывался гибрид «Воронежский 230 СВ»). Урожайность определяли методом сплошного взвешивания.

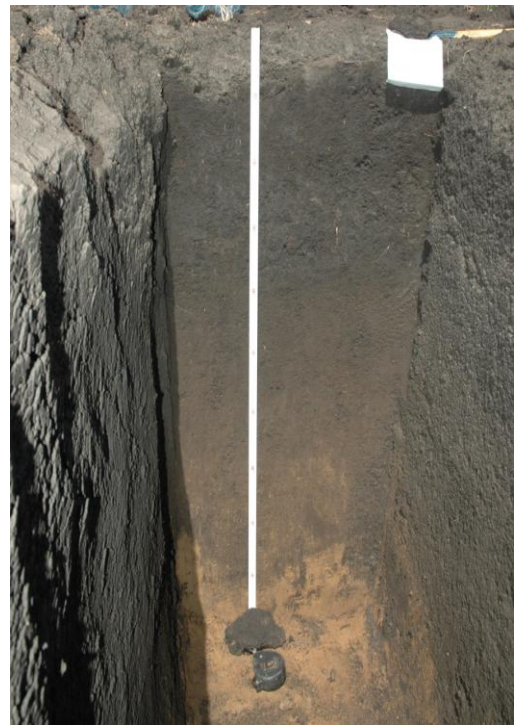
Почва опыта – чернозем выщелоченный маломощный малогумусный на лессовидном суглинке (Классификация почв СССР, 1977). Согласно классификации 2004 г. – агрочернозем глинисто-иллювиальный (Классификация почв России, 2004). Разрезы представлены на рисунке 4.



Рисунок 3. Фрагмент карты Воронежской области с обозначением полевых опытов Воронежского филиала ГНУ ВНИИ кукурузы



А



Б

Рисунок 4. Почвенные разрезы под монокультурой кукурузы (А) и паром (Б); чернозем выщелоченный маломощный малогумусный на лессовидном суглинке (Классификация почв СССР, 1977)



А



Б

Рисунок 5. Полевой опыт ВНИИ кукурузы; (А) май и (Б) сентябрь 2012 г.

Для определения агрохимических и микробиологических показателей почвы отбирали смешанный образец из двух повторностей опыта с глубины пахотного горизонта $A_{\text{пах}}$ 0 – 20 см. Ряд образцов в 2011 году исследовали по слоям (0 – 10; 10 – 20; 30 – 40 см). Отбор образцов проводили весной (май, фаза 5-ти листьев кукурузы) и осенью (начало сентября, перед уборкой урожая кукурузы) в междурядьях и в ризосфере (рис. 5).

2.2. Метеорологические условия в период проведения исследований

Метеорологические данные в годы исследования существенно отличались, но были типичными для зоны. Согласно гидротермическому коэффициенту (ГТК), 2011 г. можно охарактеризовать как полувлажный: ГТК=0,95; 2012 г. – как влажный: ГТК=1,37; 2013 г. – как засушливый: ГТК=0,81 (Справочник агронома..., 1986). $ГТК_{\text{ср. многолетний}} = 1,2$. Средняя многолетняя сумма эффективных температур – 2710°C, количество осадков – 302 мм, температура воздуха 18,7 °C.

2.3. Агрохимические методы

Агрохимические показатели почвы изучали согласно общепринятым методикам (Практикум по агрохимии, 2001). Подвижный фосфор и калий по Чирикову в модификации ЦИНАО (ГОСТ 26204-91); нитратный и аммонийный азот – ионометрическим методом (ГОСТ 26951-86); $pH_{\text{ккл}}$ – потенциометрически (ГОСТ 26483-85). Валовое содержание фосфора и калия – после мокрого озоления серной кислотой, фосфор – колориметрически с окраской по Дениже; калий на пламенном фотометре Flama FP 640 (Финляндия). Содержание углерода и азота на экспресс-анализаторе CHNS analyzer, VARIO III-EL (Германия). Для выделения фракций агрегатов использован метод анализа структуры по Савинову – сухое и

мокрое просеивание на Analytical sieve shaker AS 200, Retsch , Германия (Полевые и лабораторные методы исследований физических свойств почв, 2001).

2.4. Микробиологические методы

Состав микробного сообщества определяли по химическим маркерам микроорганизмов с применением метода газовой хроматографии – масс-спектрометрии (ГХ-МС) на HP-5973 Agilent Technologies, США (Осипов, 1997). Модификация метода Осиповым Г.А. позволяет по содержанию высших жирных кислот, оксикислот и альдегидов реконструировать родовой (а в некоторых случаях и видовой) состав ассоциации микроорганизмов, а также рассчитать количество отдельных членов микробного сообщества (Осипов, 1997). К настоящему времени состав жирных кислот большинства микроорганизмов изучен, показана его воспроизводимость, оценена родо- и видоспецифичность (Проблемы аналитической химии, 2010).

Суть анализа состоит в прямом извлечении с помощью химической процедуры высших жирных кислот из подлежащего исследованию образца, их разделения на хроматографе в капиллярной колонке высокого разрешения и анализа состава в динамическом режиме на масс-спектрометре (Проблемы аналитической химии, 2010).

В зависимости от содержания в пробе органического вещества навеска для исследования методом ГХ-МС составляет 0,2-0,4 г воздушно-сухой почвы. К пробе приливают 400 мкл 1М соляной кислоты в метаноле, закручивают плотно крышкой и подвергают кислому метанолизу при 80°C в течение 1 часа. На этой стадии происходит освобождение жирных кислот (ЖК) и альдегидов из сложных липидов. К охлажденной реакционной среде добавляют 300 нг стандарта в виде заранее приготовленного раствора в гексане (дейтерометиловый эфир тридекановой кислоты). Затем проводят экстракцию 400 мкл гексана при

встряхивании на Vortex. Экстракт переносят в чистую виалу, высушивают 5-7 мин при 80°C и обрабатывают 20 мкл N,O-бис(триметилсилил)-трифторацетамида, в течение 15 мин при 80°C при закрытой крышке. Далее полученную реакционную смесь разбавляют гексаном до 100 мкл и вводят в инжектор хромато-масс-спектрометра. Анализ проводят методом мультиионной масс-фрагментографии, контролируя в определенной последовательности (табл. П. 1) по автоматической программе характерные ионы из масс-спектров жирных кислот, специфических для микроорганизмов (Проблемы аналитической химии, 2010).

Идентификацию жирных кислот, альдегидов, оксикислот проводят, сравнивая время и индексы удерживания или по масс-спектрам. Количественное содержание компонентов определяют с помощью интегратора по площадям хроматографических пиков с использованием внутреннего стандарта (Селиверстова, Верховцева, 2011). Далее интерпретируют результаты, выявляют таксономически значимые жирные кислоты и относят маркеры к конкретным микроорганизмам.

Биоразнообразие определяли с помощью индекса Шеннона, доминирование оценивали с помощью индекса Бергера-Паркера (Мэгарран, 1992), сходство сообществ микроорганизмов – с помощью коэффициента Джакарта (Одум, 1975). Статистическую обработку данных проводили стандартными методами (Доспехов, 1979; Лакин, 1990), а также при помощи многомерного статистического анализа (Мешалкина, Самсонова, 2008). Все вычисления выполнены с использованием программ MS Excel 2003 и Statistica 10.

ГЛАВА 3. ИЗМЕНЕНИЕ МИКРОБНОГО СООБЩЕСТВА ЧЕРНОЗЕМА ВЫЩЕЛОЧЕННОГО ПОД ПОСЕВАМИ КУКУРУЗЫ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ПРИМЕНЕНИИ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ (ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ)

3.1. Агрохимическая характеристика чернозема выщелоченного

Агрохимические свойства исследуемого чернозема почти по всем исследуемым параметрам соответствуют своим типовым характеристикам, приводимым в литературе для аналогичных почв Черноземной зоны РФ, находящихся в условиях сельскохозяйственного использования (табл. 2, 3). Определение pH_{KCl} , содержания доступных форм азота, калия и фосфора в ризосфере и вне нее выявило различную динамику этих показателей.

Величина обменной кислотности свидетельствует о слабокислой среде для почв, находящихся в условиях интенсивного сельскохозяйственного использования. Статистически значимых смещений pH не обнаружено. Различия по изучаемым вариантам опыта проявились лишь как тенденция: внесение полного минерального удобрения вызвало незначительное подкисление, более заметное в прикорневой зоне. В сентябре реакция почвенной среды становится ближе к нейтральной, по сравнению с началом вегетационного периода в мае. Надо заметить, что выщелоченный чернозем в целом обладает высокой степенью буферной способности и значения pH остаются стабильным на протяжении многих лет. Если сопоставить значения pH_{KCl} в годы исследования с исходными данными (архивный образец 1966), статистически достоверных изменений реакции почвенного раствора за 46 лет не наблюдалось.

Обеспеченность растений подвижным калием и фосфором средняя, а азотом низкая для всех вариантов (Практикум по агрохимии, 2001).

Невысокое содержание NH_4^+ и NO_3^- , особенно в конце вегетационного периода, вероятно, является следствием значительного их расхода на потребление

растениями и микробную иммобилизацию, а также вымыванием в более глубокие почвенные горизонты для нитратного азота (Стулин, 2007). Аммонийный азот преобладал над нитратным на протяжении всей вегетации растений, что свидетельствует об активной минерализации азотсодержащих органических соединений почвы и заторможенности процесса нитрификации, возможно, связанной с неблагоприятной для этого процесса кислотностью почвы.

Особо стоит отметить подвижный калий. Кукуруза – культура, для которой характерен большой вынос калия. Содержание подвижного калия в 1,5 раза выше в пахотной почве, по сравнению с почвой, находящейся в интенсивном сельскохозяйственном использовании и в 2 раза выше в архивном образце 1966 г, по сравнению с 2012-2013 гг. По содержанию подвижного фосфора почва в годы исследований сравнима с данным показателем для архивного образца. Различия между почвой под монокультурой и севооборотом статистически незначимы.

Удалось выявить ряд закономерностей, характерных для прикорневой зоны кукурузы. Так содержание подвижного фосфора в ризосферной почве по сравнению с неризосферной в начале вегетационного периода имело тенденцию к снижению на 5 – 20%, а в конце вегетации в сентябре повышалось на 5 – 10%. Содержание NH_4^+ в ризосфере кукурузы на протяжении всего периода вегетации достоверно превышало его содержание вне корневой зоны на 40 – 80%. Количество NO_3^- имело тенденцию к увеличению по сезонам: в мае его содержание в ризосфере было больше на 5 – 30% , в сентябре – на 60 – 80%. Кроме того, в сентябре в ризосфере кукурузы происходило заметное увеличение содержания подвижного калия. В среднем, его было на 40% больше в прикорневой зоне, чем вне её. Возможно, это связано с процессом бактериального выщелачивания разного происхождения – кислотного, ферментативного и хелатирующего. Так, 3–15–кратное увеличение интенсивности нитрификации (повышение количества NO_3^-), которое наблюдается в нашем исследовании, могло приводить к существенному локальному подкислению почвы.

Таблица 2.

Агрохимические показатели чернозема выщелоченного, междурядья, 2012-2013 гг.

Показатели	Май							Сентябрь						
	Начало вегетационного периода							Конец вегетационного периода						
	C _{орг}	N _{общ}	pH _{KCl}	P ₂ O ₅	K ₂ O	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	C _{орг}	N _{общ}	pH _{KCl}	P ₂ O ₅	K ₂ O	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
%		мг/100 г				%		мг/100 г						
Варианты опыта														
Кукуруза монокультура														
Без удобрений	3,2	0,20	5,4	4,8	5,5	3,1	0,8	3,2	0,25	5,6	4,9	9,9	2,0	0,8
N60	3,2	0,21	5,4	4,9	5,0	3,8	1,0	3,2	0,25	5,7	5,4	6,3	2,8	0,7
N60P60	3,2	0,21	5,5	9,0	5,0	4,4	1,3	3,2	0,24	5,7	7,2	6,5	2,0	0,7
N60P60K60	3,2	0,23	5,3	9,8	6,6	4,7	1,1	3,2	0,27	5,5	8,2	8,0	2,7	0,8
N120P60K60	3,0	0,22	5,4	10,2	6,3	4,0	1,7	3,0	0,24	5,7	8,0	7,0	2,9	0,9
Кукуруза севооборот														
Без удобрений	3,4	0,27	5,4	5,4	5,4	3,9	1,0	3,7	0,32	5,5	5,8	5,3	2,1	0,7
N60	3,5	0,28	5,7	6,2	5,6	3,3	1,4	3,5	0,29	5,6	5,0	5,3	2,3	1,0
N60P60	3,3	0,28	5,7	9,6	5,9	3,8	1,5	3,3	0,28	5,7	9,6	5,1	3,5	0,8
N60P60K60	3,3	0,27	5,5	9,8	7,4	3,9	1,8	3,6	0,29	5,6	9,0	6,3	3,1	0,9
N120P60K60	3,1	0,26	5,5	9,0	6,8	3,6	1,8	3,2	0,25	5,5	8,2	6,7	3,6	1,4
Черный пар														
Без удобрений	3,2	0,21	5,6	7,0	8,6	4,5	0,6	3,1	0,23	5,6	7,5	8,5	2,0	0,7
Кукуруза монокультура 1966 (архивный образец)														
Без удобрений	3,9	0,35	5,2	4,5	11,2	НД	НД	НД	НД	НД	НД	НД	НД	НД
НСР _{0,05}	0,2	0,04	0,3	2,0	2,0	0,6	0,3	0,2	0,05	0,3	2,0	2,0	0,7	0,3

НД – нет данных

Таблица 3.

Агрохимические показатели чернозема выщелоченного, ризосфера, 2012-2013 гг.

Показатели	Май							Сентябрь							
	Начало вегетационного периода							Конец вегетационного периода							
	С _{орг}	N _{общ}	рН _{KCl}	P ₂ O ₅	K ₂ O	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	С _{орг}	N _{общ}	рН _{KCl}	P ₂ O ₅	K ₂ O	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	
%		мг/100 г				%		мг/100 г							
Варианты опыта	Кукуруза монокультура														
	Без удобрений	3,1	0,26	5,5	4,7	5,2	5,7	1,0	3,3	0,25	5,6	5,1	7,2	1,8	1,3
	N60	3,2	0,25	5,5	4,6	5,8	6,5	1,2	3,2	0,25	5,6	6,1	6,6	3,2	1,4
	N60P60	3,1	0,25	5,5	8,3	5,0	6,5	1,4	3,1	0,25	5,5	8,1	6,3	6,1	1,2
	N60P60K60	3,1	0,25	5,3	9,3	6,4	6,6	1,3	3,2	0,26	5,5	9,0	8,0	6,4	1,2
	N120P60K60	3,1	0,25	5,5	8,2	7,1	6,5	1,8	2,9	0,24	5,4	7,5	9,8	5,7	1,9
Кукуруза севооборот															
Без удобрений	3,2	0,25	5,6	5,8	5,4	7,0	1,3	3,5	0,27	5,6	6,8	5,0	1,8	1,2	
N60	3,3	0,26	5,7	4,9	5,6	7,2	1,3	3,4	0,27	5,6	6,8	6,7	3,6	1,8	
N60P60	3,3	0,25	5,6	8,6	5,5	5,7	1,6	3,5	0,30	5,6	8,0	9,0	5,8	1,5	
N60P60K60	3,3	0,27	5,5	8,8	6,4	5,6	1,4	3,4	0,30	5,6	8,1	9,4	5,0	1,4	
N120P60K60	3,1	0,25	5,5	8,8	8,2	5,0	1,9	3,0	0,23	5,5	8,1	9,2	5,9	1,9	
HCP _{0,05}	0,2	0,04	0,3	2,0	2,0	1,0	0,3	0,2	0,05	0,3	2,0	2,0	0,8	0,3	

При этом значения рН почвы в целом не изменялись, но происходило выщелачивание калия из алюмосиликатов и фосфора из труднорастворимых минеральных и органических его соединений за счет взаимодействия с хелатирующими соединениями экссудатов растений. Кроме того, как будет показано далее (раздел 3.3.2.), в микробном сообществе присутствуют виды бактерий, способные к переводу калия и фосфора в подвижное состояние. Их численность к концу вегетации в среднем увеличивается в 1,3 – 3,7 раза.

Внесение удобрений вызвало заметное увеличение содержания в почве минеральных форм азота, подвижного фосфора и калия, как в бессменном посеве кукурузы, так и в севообороте (табл. 2, 3). Причем это влияние было наибольшим в фазе 5-го листа кукурузы (май), а перед уборкой урожая (сентябрь) различия по вариантам опыта уменьшились, что, по-видимому, связано с увеличенным потреблением питательных веществ более крупными растениями кукурузы на удобренных вариантах.

Методом кластерного анализа (рис. П.1) показано сближение агрохимических свойств почвы для всех вариантов опыта с внесением NP и NPK – они объединялись в отдельный кластер. Варианты без удобрений и с внесением N также группировались вместе, формируя два отдельных кластера в зависимости от сезона (май, сентябрь). Это позволяет предположить, что в этом случае регулирующим фактором выступало интенсивное потребление питательных веществ растениями кукурузы в течение периода вегетации.

По содержанию валовых форм фосфора и калия почва в годы исследований сходна с данными показателями для архивных образцов (0,27% для фосфора, 3,8% для калия).

Содержание общего углерода и азота в пахотном слое почвы для всех участков различалось статистически незначительно (табл. 2, 3). Можно отметить тенденцию к уменьшению содержания углерода на фоне N120P60K60 в весенний и осенний период, в 2012 и в 2013 гг. К объяснению этого явления мы вернемся

при обсуждении структуры микробного сообщества. За 46 лет сельскохозяйственного использования содержание углерода в пахотном слое 0 – 20 см снизилось соответственно на 18% и 15% для почвы под монокультурой и черного пара (рис. 6). Различия в более глубоких горизонтах почвы статистически недостоверны.

По содержанию агрономически ценных агрегатов 10,00 – 0,25 мм почва под монокультурой кукурузы (рис. 7) характеризуется отличным агрегатным состоянием (Полевые и лабораторные методы исследований физических свойств почв, 2001). $K_{стр}$ (коэффициент структурности) = 2,7.

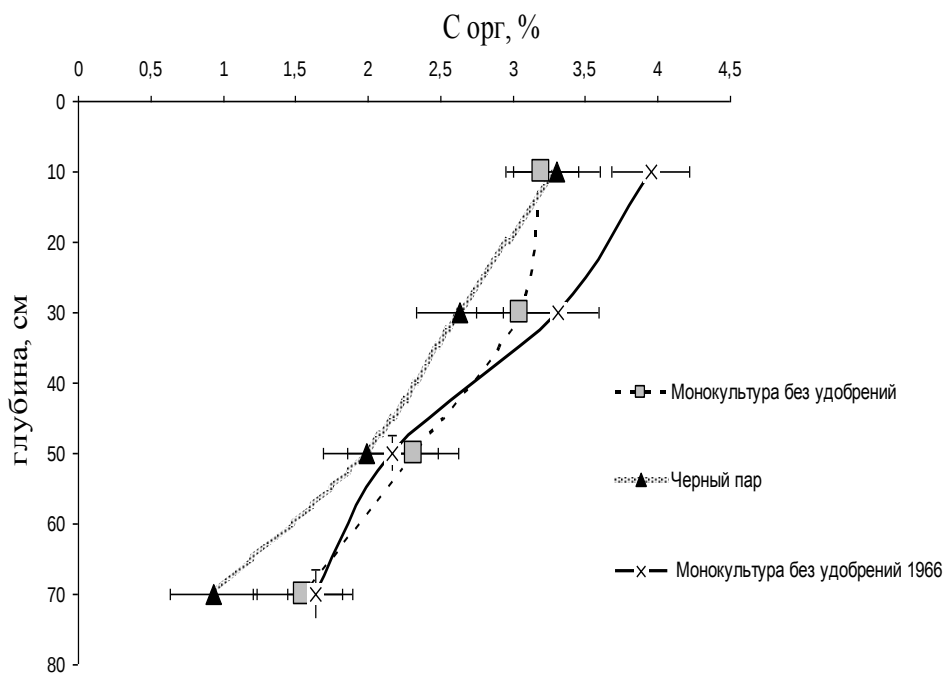


Рисунок 6. Содержание углерода ($C_{орг}, \%$) в профиле исследуемого чернозема (данные предоставлены Е.Ю. Милановским).

Преобладающей при сухом просеивании является фракция 0,5 – 1 мм. В пахотной почве $K_{стр} = 2,2$. Агрегатное состояние отличное. Больше всего агрегатов размером 1 – 2 мм. Также отчетливо выражен максимум фракции сухого просеивания > 10 мм. Эту фракцию, как правило, связывают не с макроагрегатностью, а с проявлением глыбистости почвенной структуры.

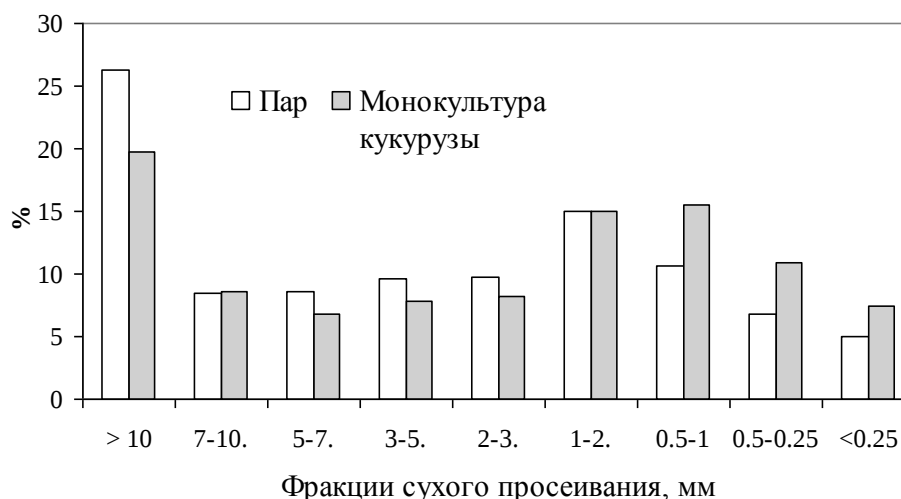


Рисунок 7. Агрегатный состав, сухое просеивание, чернозем выщелоченный, Апах; (данные предоставлены Е.Ю. Милановским)

Еще одной характеристикой структурного состояния почвы является её устойчивость к влияниям извне. Среди них наиболее значимое – воздействие воды. Почва должна хорошо сохранять уникальную зернистую структуру после выпадения осадков и последующего подсушивания с образованием различных почвенных агрегатов, а не водо- и газонепроницаемой корки. Это качество структуры называют водоустойчивостью (Шеин, Гончаров, 2006).

Оценку водоустойчивости структуры почвы проводили по агрегатному составу после «мокрого» просеивания, а именно, по количеству агрегатов $> 0,25$ мм. Чем больше таких агрегатов получено в результате просеивания почвы в воде, тем лучше водоустойчивость структуры (Полевые и лабораторные методы исследований физических свойств почв, 2001).

Результаты мокрого просеивания показали (рис. 8), что и под монокультурой кукурузы, и в пару большая часть почвенных агрегатов не водопрочны, а по содержанию водоустойчивых агрегатов с размерами $> 0,25$ мм структура относится к «неудовлетворительной» (Полевые и лабораторные методы исследований физических свойств почв, 2001). На глубине 0 – 20 см фракция $> 0,25$ мм составляет всего лишь 14 – 19 %.

Таким образом, длительное культивирование кукурузы (более 46 лет) привело к ухудшению почвенной структуры (особенно это сказывается на водопрочности агрегатов) и к уменьшению в почве содержания органического вещества на 15% - 18%.

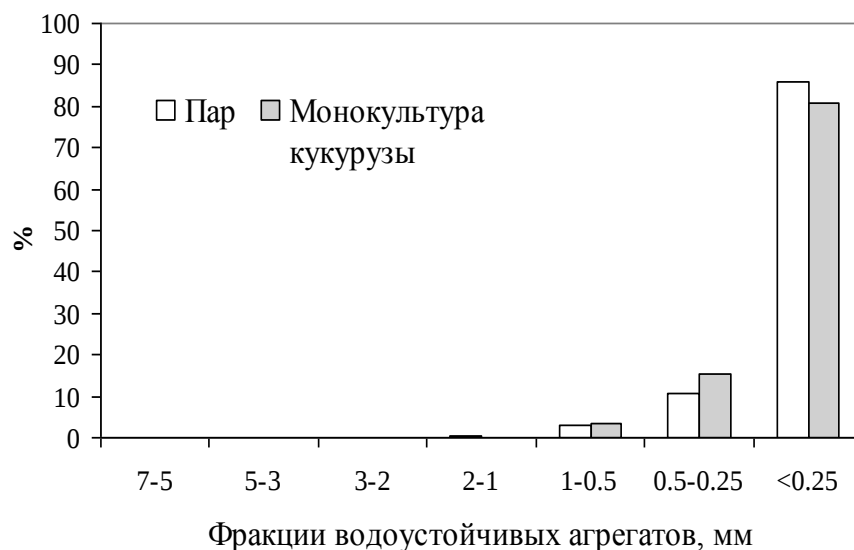


Рисунок 8. Агрегатный состав чернозема выщелоченного, мокрое просеивание, Апах; (данные предоставлены Е.Ю. Милановским)

3.2. Урожайность *Zea mays* L.

3.2.1. Средняя урожайность за годы проведения опыта (46 лет)

Анализ многолетних урожайных данных опытной станции ВНИИ кукурузы, показал, что климатические условия в течение периода вегетации в значительной мере обуславливали урожайность кукурузы и эффективность удобрений (табл. 4).

В среднем значения r (коэффициентов корреляции) между ГТК за май - август и урожаем зеленой массы кукурузы составили 0,59 для варианта без удобрений и 0,49 для варианта с N60P60K60, связь средняя. Более тесная корреляционная связь между ГТК и урожаем зеленой массы кукурузы отмечена в контрольном варианте по сравнению с N60P60K60 (Стулин, 2012). Применение

полного минерального удобрения ослабляет отрицательное влияние неблагоприятных погодных условий на урожайность кукурузы.

В среднем за 46 лет урожайность зеленой массы кукурузы в контрольном варианте (рис. 9) составила 22,2 т/га (от 12,7 т/га в 2010 г. до 31,7 т/га в 2012 г.). Урожайность зерна – 2,6 т/га (от 1,6 до 3,2 т/га). Коэффициент вариации (C_v) = 23%. Урожайность сухого вещества кукурузы в среднем за 46 лет исследований по данным опытной станции ВНИИ кукурузы составила в контрольном варианте 5,7 т/га с колебаниями в зависимости от метеорологических условий (от 3,7 до 8,6 т/га).

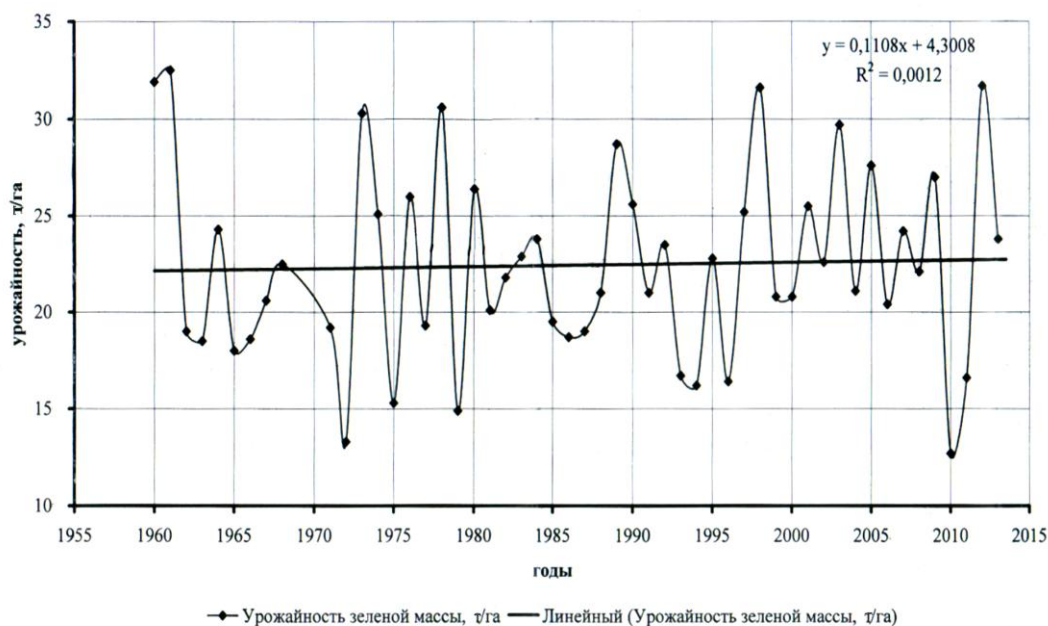


Рисунок 9. Урожайность зеленой массы монокультуры кукурузы, контроль без удобрений (1960-2013 гг.), т/га; (данные предоставлены А.Ф. Стулиным, ВНИИК)

Достоверная прибавка урожайности от внесения удобрений по вариантам опыта была в пределах 26–60% от контроля. Закономерность действия отдельных удобрений и их сочетаний на урожайность сухого вещества надземной массы растений кукурузы была аналогичной их действию на урожайность зеленой массы (табл. 5). Коэффициент корреляции (r) между урожаем сухого вещества и зеленой массы кукурузы в контрольном варианте равен 0,72, а при внесении N60P60K60 – 0,87.

Таблица 4.

Урожайность зеленой массы кукурузы в монокультуре при многолетнем внесении удобрений, т/га

Варианты опыта	Средняя урожайность за годы проведения опыта (46 лет)	Min	Max	Прибавка	Средняя урожайность за годы с недостаточным увлажнением (14 лет) – ГТК = 0,58	Прибавка	Средняя урожайность за годы с нормальным увлажнением (32 года) – ГТК = 1,05	Прибавка
Без удобрений	22,2	12,7	31,7	-	16,9	-	24,6	-
N ₆₀	27,9	13,5	39,1	5,7	21,1	4,2	30,8	6,2
N ₆₀ P ₆₀	30,3	14,4	45,9	8,1	22,8	5,9	33,6	9,0
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	32,7	14,8	49,8	10,5	24,2	7,3	36,3	11,7
N ₁₂₀ P ₆₀ K ₆₀	35,5	15,6	55,6	13,3	26,7	9,8		
НСР _{0,05}				2,4		1,6		

Таблица 5.

Урожайность сухого вещества кукурузы в монокультуре при многолетнем внесении удобрений, т/га

Варианты опыта	Средняя урожайность (46 лет), т/га	Min	Max	Прибавка	
				т/га	%
Без удобрений	5,7	3,7	8,6	-	-
N ₆₀	7,2	3,9	12,1	1,5	26
N ₆₀ P ₆₀	7,8	4,0	13,7	2,1	37
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	8,4	4,2	15	2,7	47
N ₁₂₀ P ₆₀ K ₆₀	9,1	4,3	15,5	3,4	60
НСР _{0,05}				0,7	

Данные предоставлены А.Ф. Стулиным, ВНИИК

Возделывание одного и того же гибрида и соблюдение одинаковой схемы опыта и в монокультуре и в севообороте позволяет выявить роль севооборотного фактора в урожайности зеленой массы и зерна кукурузы. Если в севообороте в контрольном варианте урожайность зеленой массы (рис. 10) составила 26,6 т/га (колебания по годам от 17,4 до 40,7 т/га), то в монокультуре – 22,8 т/га (от 16,2 до 30,3 т/га).

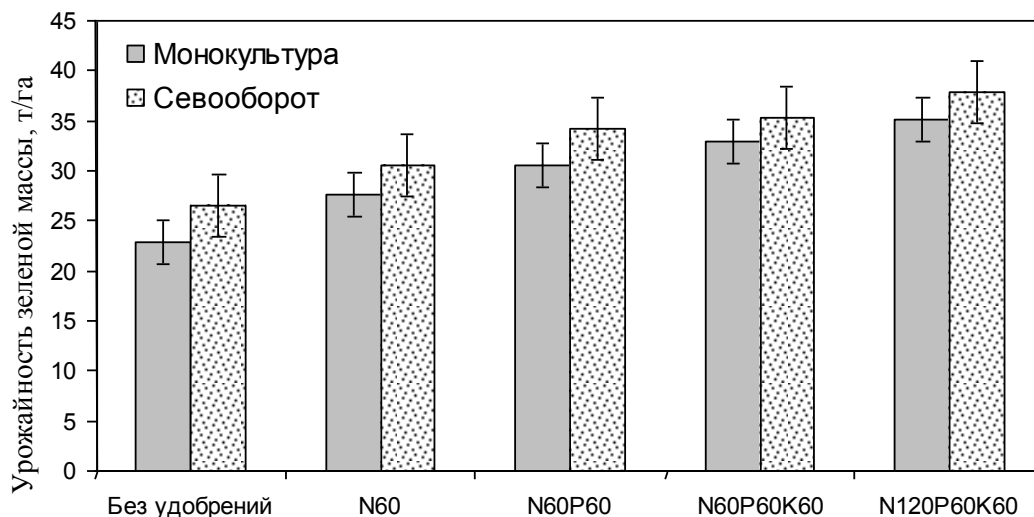


Рисунок 10. Урожайность зеленой массы кукурузы в монокультуре и за четыре ротации десятипольного севооборота, т/га;
(данные предоставлены А.Ф. Стулиным, ВНИИК)

Урожайность зерна (рис. 11) в севообороте – 3,3 т/га с колебаниями по годам от 1,8 до 4,7 т/га, а в монокультуре – 2,6 т/га (от 1,6 до 3,2 т/га). Прибавка урожайности кукурузы за счет севооборота по всем вариантам опыта в среднем за 46 лет была в пределах 7 – 17% для зеленой массы и 17 – 27 % для зерна. За 46 лет исследований превосходство севооборота отмечено в вариантах с внесением полного минерального удобрения. Прибавки от внесения удобрений идентичны как в монокультуре, так и в севообороте.

Наибольший эффект дает совместное внесение азотных, фосфорных и калийных удобрений. В среднем, за 46 лет прибавка урожайности зеленой массы

кукурузы от внесения N60P60K60 составила 47,3% (52,7% в благоприятные годы, 32,9 % – в засушливые) (табл. 4). При увеличении дозы азота до 120 кг/га прибавка урожайности составила 60%.

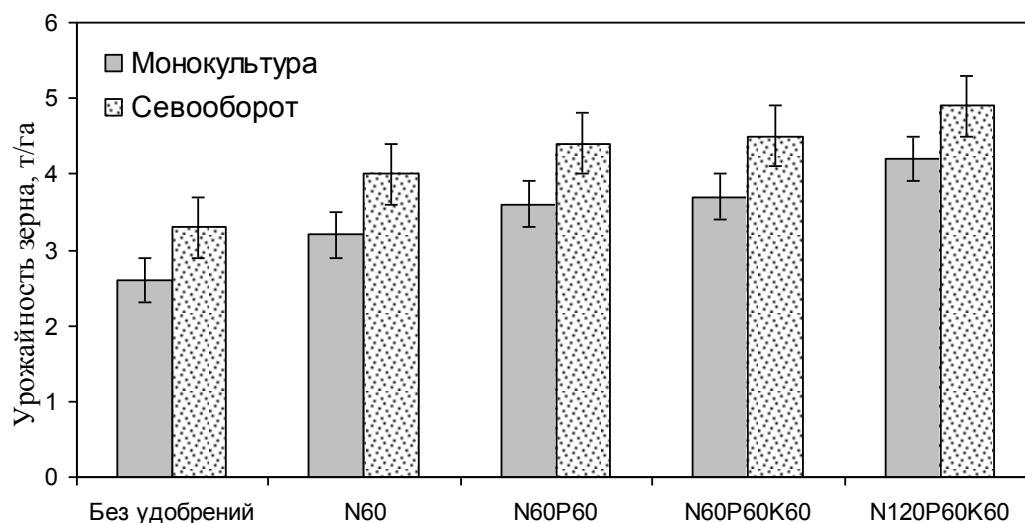


Рисунок 11. Урожайность зерна кукурузы в монокультуре и за четыре ротации десятипольного севооборота, т/га;
(данные предоставлены Стулиным А.Ф., ВНИИК)

3.2.2. Средняя урожайность за годы проведения исследований (3 года)

За три исследуемых года 2011 – 2013, между ГТК за май - август и урожайностью зеленой массы кукурузы отмечена сильная корреляционная связь: $r = 0,73$ и $0,79$ для варианта без удобрений и с N60P60K60, соответственно. Корреляция урожая с ГТК аналогична зависимости урожая от количества осадков. Таким образом, погодные условия в период вегетации 2011-2013 сильно влияли на продуктивность кукурузы в бессменном посеве и эффективность удобрений.

Сравнение урожайности зеленой массы кукурузы в севообороте и монокультуре за три исследуемых года показало, что в контрольном варианте, как и в среднем по опыту она был выше в севообороте на 4 – 5,5 т/га (рис. 12). Преимущество севооборота наблюдалось даже когда в сравниваемых вариантах вносили полное минеральное удобрение. Предположительно, это снижение

урожайности в условиях монокультуры связано, главным образом, с формированием меньшей площади ассимиляционной поверхности. Сходные тенденции выявлены при анализе урожайности зерна: она была выше в севообороте на 0,3 – 0,7 т/га (рис. 13).

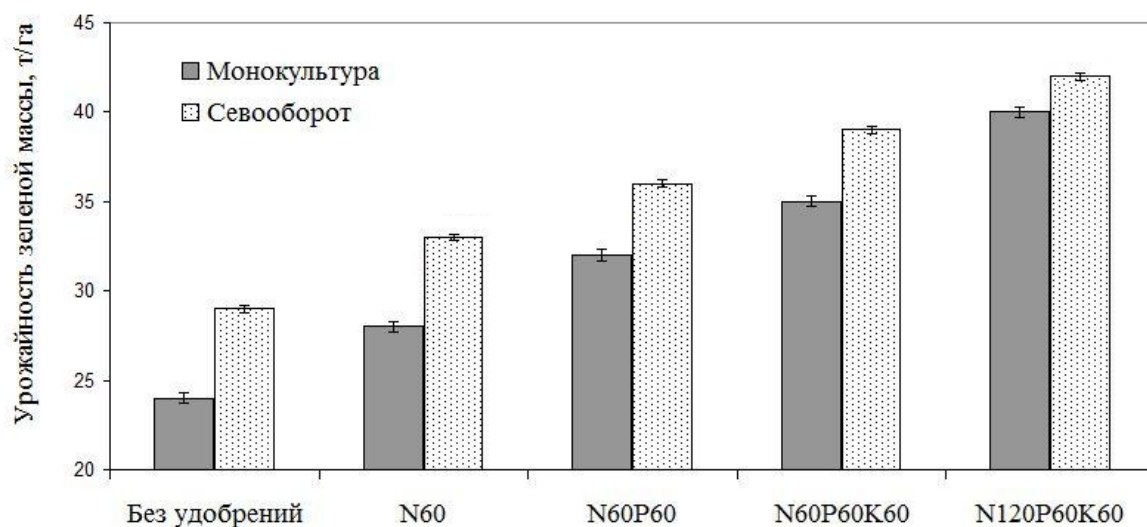


Рисунок 12. Урожайность зеленой массы кукурузы (2011 – 2013 гг.), т/га;
(данные предоставлены А.Ф. Стулиным, ВНИИК)

Применение минеральных удобрений во всех вариантах опыта позволило достоверно повысить урожайность – на 47% и более по сравнению с контролем. В целом, монокультура более отзывчива на применение минеральных удобрений. Прирост урожайности был в среднем на 14% больше, чем в сравниваемых вариантах севооборота. В 2012-2013 гг. внесение N60P60K60, фактически, поднимало урожайность зерна монокультуры кукурузы до уровня севооборота (рис. 13).

Обеспеченность почв питательными элементами в значительной мере обуславливала урожайность кукурузы. В течение всех 3-х лет наших исследований отмечен высокий коэффициент корреляции (r) с урожайностью зеленой массы и зерна, соответственно: для подвижного фосфора $r = 0,73 - 0,78$; для подвижного калия $r = 0,77 - 0,76$; для минерального азота $r = 0,74 - 0,82$.

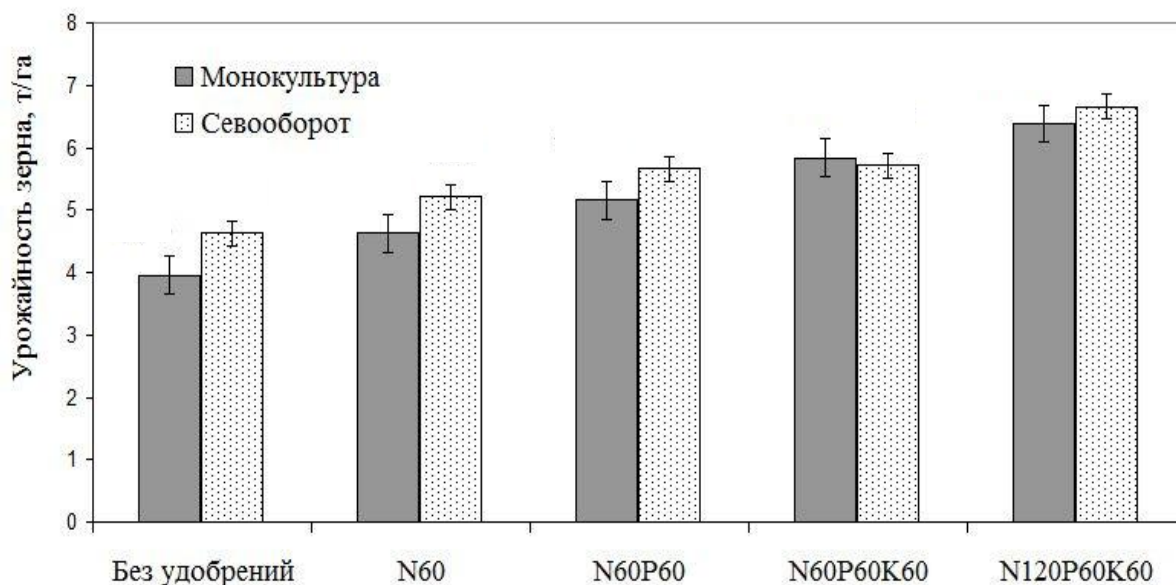


Рисунок 13. Урожайность зерна кукурузы (2012 – 2013 гг.), т/га
(данные предоставлены А.Ф. Стулиным, ВНИИК).

3.3. Формирование микробного сообщества почвы под *Zea mays* L.

Основной причиной изменений микробных комплексов в монокультурах является длительное накопление однородных растительных остатков и корневых экссудатов растений (Алехин, 1996, Narwal et al., 2005). Общеизвестно, что растительные остатки кукурузы трудно разлагаются, отношение С к N в них более 50:1, а содержание водорастворимых органических соединений и белков в растительной массе невелико. По данным опытной станции ВНИИК (Стулин, 2007) на неудобренном фоне масса корневых остатков, ежегодно поступающих в почву, в среднем составляет 15 ц/га, пожнивных – 3 ц/га, что суммарно соответствует примерно 10% зеленой массы растений кукурузы.

Каким образом микробоценозу ризосферы удастся их трансформировать? Какое влияние оказывает на этот процесс длительное использование агрохимических средств? И какие изменения в конечном итоге происходят в ризосфере кукурузы при продолжительном бессменном возделывании?

Рассматривая специфику формирования микробного сообщества почвы под монокультурой *Zea mays* L. и в десятипольном севообороте, обратимся к отдельным аспектам этого вопроса, в частности (1) численности, (2) составу, (3) структуре и биоразнообразию.

3.3.1. Динамика численности микроорганизмов в ризосфере кукурузы

Численность микроорганизмов по всем вариантам опыта, включая архивный образец 1966 г, была достаточно высокой: $10^7 - 10^8$ клеток/г почвы для бактерий, до 76 мкг/г почвы для сапротрофных грибов и до 195 мкг/г почвы для арбускулярных микоризных грибов.

Сапротрофные грибы, как мы считаем, и что также подтверждается данными других исследователей (Евдокимов и др., 2013), рассматривающих вклад «нового» углерода, поступающего из растений кукурузы, в состав биомассы почвенных микроорганизмов в опыте ВНИИК, не играют ведущей роли в трансформации органического вещества почвы. Поступающий углерод корневых выделений и растительных остатков активно трансформируют бактерии и микоризные грибы.

В ходе исследования выявлено, что специфические условия, складывающиеся в ризосфере *Zea mays* L., оказывали влияние на распределение микроорганизмов и вызывали изменения их численности в сообществе.

Обнаружен достоверный отрицательный ризосферный эффект на стадии 5-го листа кукурузы в мае. В начале вегетационного периода численность бактерий в неризосферной почве была в 2 – 3,5 раза больше по сравнению с ризосферой, как в монокультуре, так и в севообороте, за исключением вариантов N60 и N60P60, где различий не зафиксировано (рис.14). Вероятно, это связано с конкуренцией за ризодепозиты, в ограниченном количестве поставляемые корневой системой молодых растений. Для грибов разница между биомассой в ризосферной и

неризосферной почвой не достоверна. В конце вегетационного периода отмечен положительный ризосферный эффект. Численность бактерий и биомасса сапротрофных грибов в ризосфере была в среднем в 1,5 – 2 раза больше по сравнению со свободной почвой междурядий, АМ-грибов – до 4,5 раз больше, а в пару численность была минимальной. Это можно объяснить поступлением в почву значительного объема корневых экссудатов и растительных остатков мощных растений кукурузы.

Внесение полного минерального удобрения оказывало положительное влияние: к концу вегетационного периода численность бактерий увеличивалась до 3-х раз по сравнению с контролем. Однако увеличение дозы азота до 120 кг/га способствовало снижению численности в 1,2 – 1,8 раза по сравнению с N60P60K60. По всей вероятности, в мае при активном развитии бактерий складываются предпосылки для дальнейшей конкуренции между почвенным микробоценозом и растениями за доступные питательные элементы и, главным образом, за азот. Это и приводит к уменьшению численности бактерий в осенний период, которые уступают в конкурентной борьбе за этот элемент крупным растениям кукурузы. Резервом азота для бактерий остается автохтонное органическое вещество почвы (гумус), откуда виды способные к его разрушению «вытягивают» азот. Это объясняет тенденцию к уменьшению содержания углерода на фоне N120P60K60, отмеченную в 2012 – 2013 гг.

Динамика численности бактерий в ризосфере по сезонам 2012 и 2013 гг. существенно отличалась. В 2012 г. численность бактерий достоверно увеличилась (до 3,5 раз) в осенний период, достигнув максимума в варианте с внесением полного минерального удобрения (рис. 14).

В 2013 г. статистически достоверное увеличение численности бактерий (до 3 раз) в ризосфере в осенний период зафиксировано только для вариантов N60 и N60P60 в монокультуре (рис. 15).

По-видимому, это связано с погодными условиями, которые в 2013 г. по количеству осадков были менее благоприятными для роста и развития растений, а, следовательно, и для бактерий ризосферы.

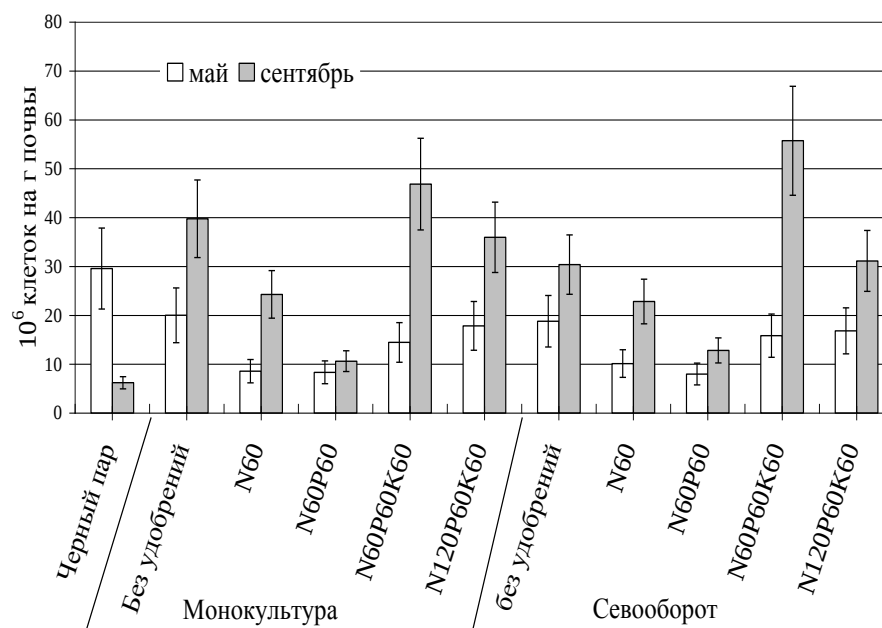


Рисунок 14. Численность бактерий в ризосфере кукурузы по данным ГХ-МС, 2012 год

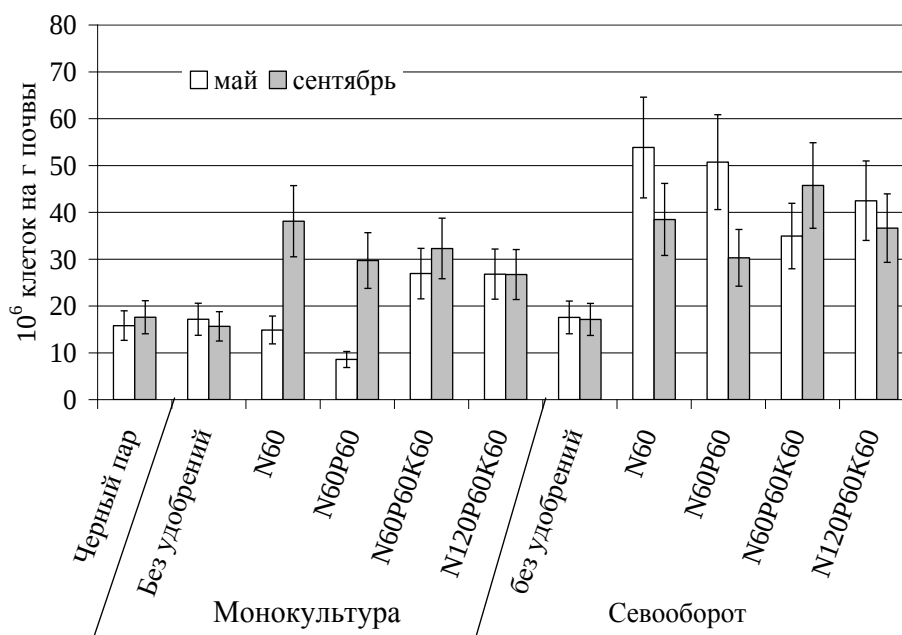


Рисунок 15. Численность бактерий в ризосфере кукурузы по данным ГХ-МС, 2013 год

Значительное влияние метеорологических условий отмечено при сравнении численности бактерий в зависимости от возделывания в севообороте или бессменно.

В 2012 г., благоприятном по температурному и влажностному режиму (ГТК=1,37), различия в численности между монокультурой и севооборотом, как в начале вегетационного периода, так и в конце, по всем соответствующим вариантам опыта, были незначительны (рис. 14).

В засушливом 2013 г. (ГТК=0,81) в мае численность для всех вариантов севооборота с удобрениями была в 1,2 – 6 раз выше, чем в монокультуре (рис. 15). В сентябре данная тенденция сохранилась только для вариантов с полным минеральным удобрением, оказывающим пролонгированное влияние на жизнедеятельность микроорганизмов: в 1,3 – 1,4 раза выше, чем в монокультуре.

Отметим, что кукуруза, даже при сельскохозяйственной обработке, характеризуется высокоэффективным микоризообразованием (Tian et al., 2011). Предполагается специфическая роль АМ-грибов в поддержании бессменной кукурузы за счет активного участия в круговороте биогенных элементов (Theuri, Buscot, 2010), в частности, поглощения фосфора, цинка и меди (Marschner, Dell, 1994), потребления NH_4^+ (Smith, Read, 2008). Известна (Крипка и др., 2002) роль микоризы в улучшении адаптации растений к стрессовым ситуациям (вредному влиянию высокой концентрации H^+ , дефициту влаги, засухе), подавлении агрессивной сорной растительности (Rinaudo et al., 2010), улучшении почвенной структуры (Sasvari et al., 2011) и т.д.

В наших исследованиях также зафиксирована значительная микоризация корней кукурузы. Биомасса арбускулярных микоризных (АМ) грибов в ризосфере значительно возрастала по сравнению с неризосферной почвой и была, в среднем на 4 – 9,5 раз больше к концу вегетационных периодов 2012, 2013 гг. (рис. 16, 17).

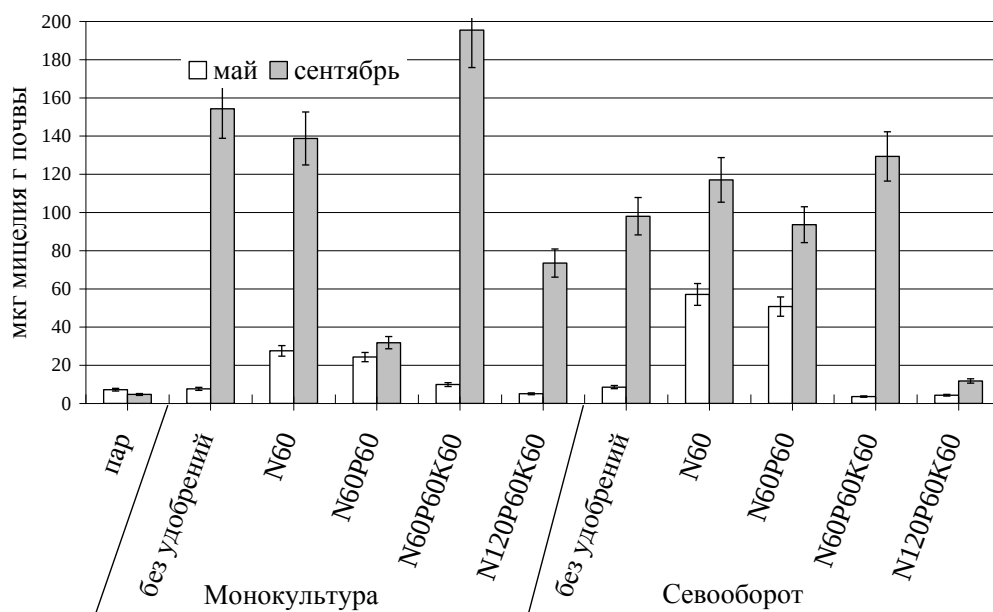


Рисунок 16. Биомасса АМ-грибов в ризосфере кукурузы по данным ГХ-МС, 2012 год

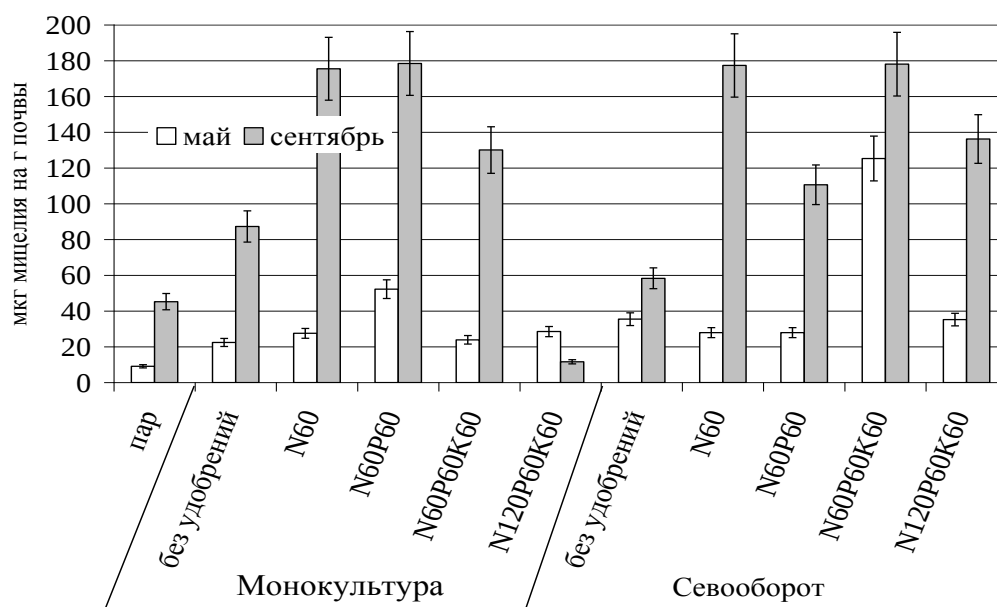


Рисунок 17. Биомасса АМ-грибов в ризосфере кукурузы по данным ГХ-МС, 2013 год

Внесение полного минерального удобрения в целом оказывало достоверное положительное влияние на биомассу АМ-грибов: она увеличивалась в 1,3 – 3 раза по сравнению с контролем. Это связано с более благоприятными на фоне N60P60K60 условиями для роста и развития растений (рис. 18), а, следовательно,

и для АМ-грибов, колонизирующих корни кукурузы. В свою очередь, АМ-грибы способны увеличивать поступление элементов минерального питания в растение и повышать продуктивность надземных частей и корней кукурузы.

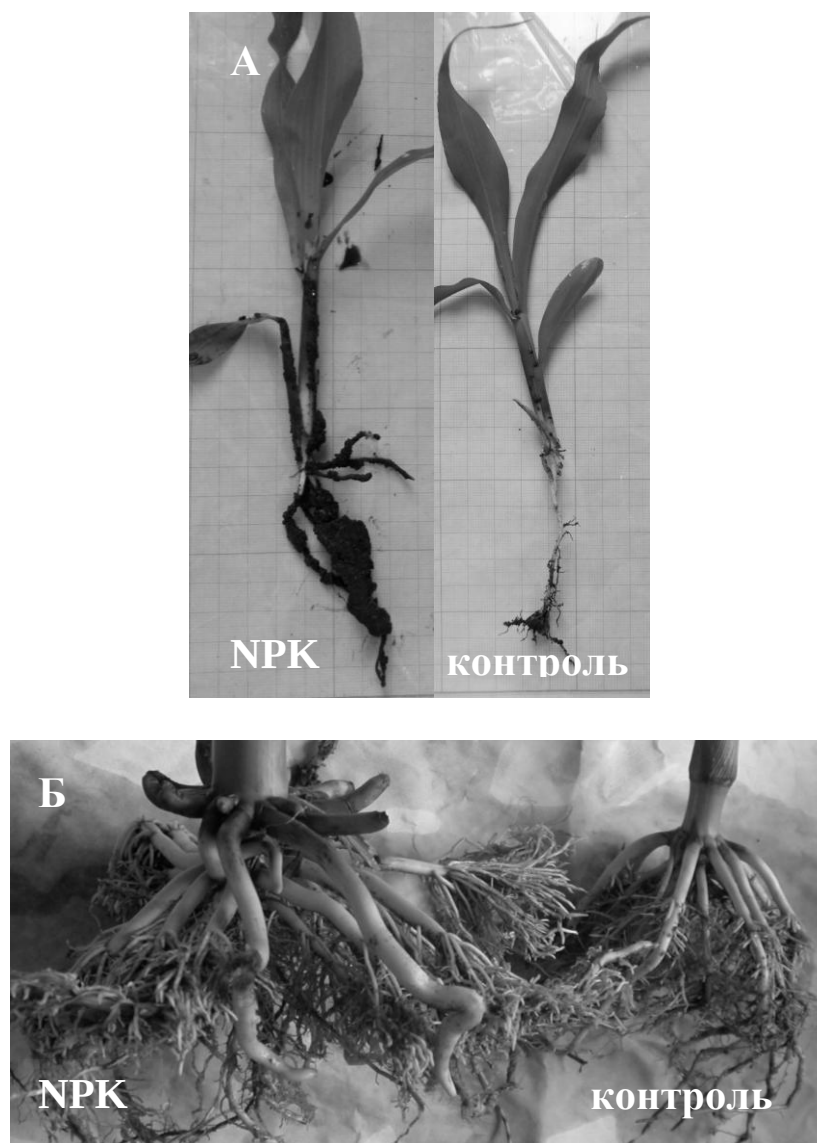


Рисунок 18. Корневая система кукурузы: А - фаза 5-ти листьев;
Б – перед уборкой урожая;

Важной частью микробного сообщества являются сапротрофные грибы. Причем необходимо отметить, что возрастание их биомассы в монокультуре не обязательно связано с увеличением количества фитопатогенных форм, т.к., в

первую очередь, грибы активно участвуют в ассимиляции углерода – разлагают растительные остатки.

Определение количества сапротрофных грибов (по их биомассе на основании содержания маркера 18:2 – линолевой кислоты) в 2012 г. четких статистически достоверных закономерностей не выявило (рис. 19). Отмечено лишь увеличение в 1,7 – 2 раза количества грибов под влиянием N60P60K60. В 2013 г. полное минеральное удобрение также стимулировало их развитие: наблюдалось увеличение биомассы в среднем в 2 раза в конце вегетационного периода в сентябре (рис. 20).

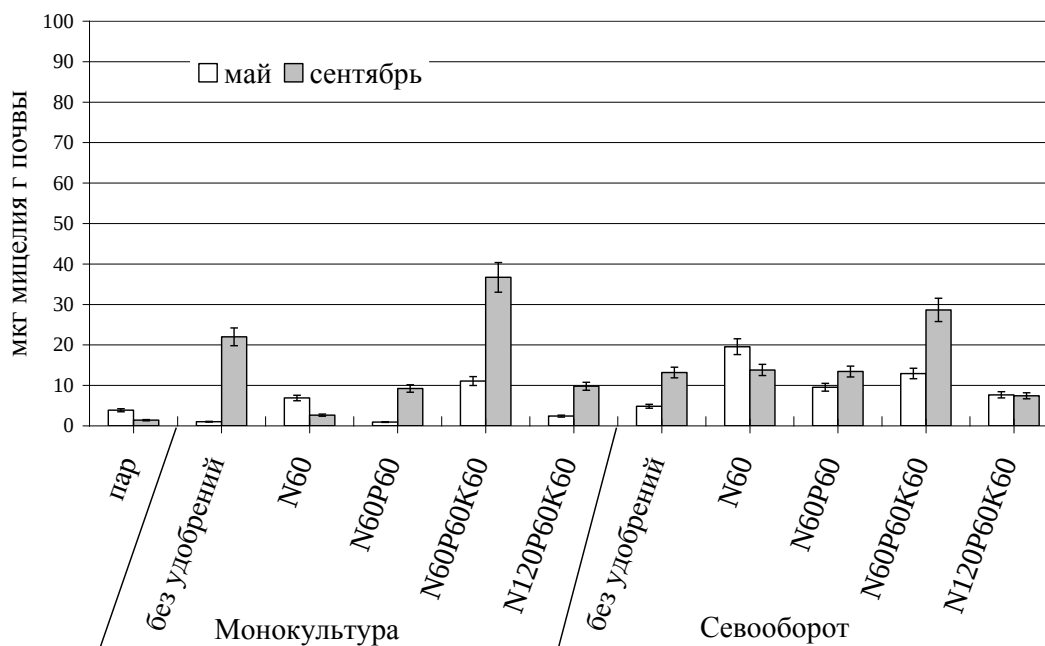


Рисунок 19. Биомасса грибов в ризосфере кукурузы по данным ГХ-МС, 2012 год

Зафиксированное в 2013 увеличение количества грибов в ризосфере кукурузы в начале вегетационного периода в мае (до 12 раз по сравнению с паром) и снижение к сентябрю предположительно зависело от температурного и влажностного режима почвы.

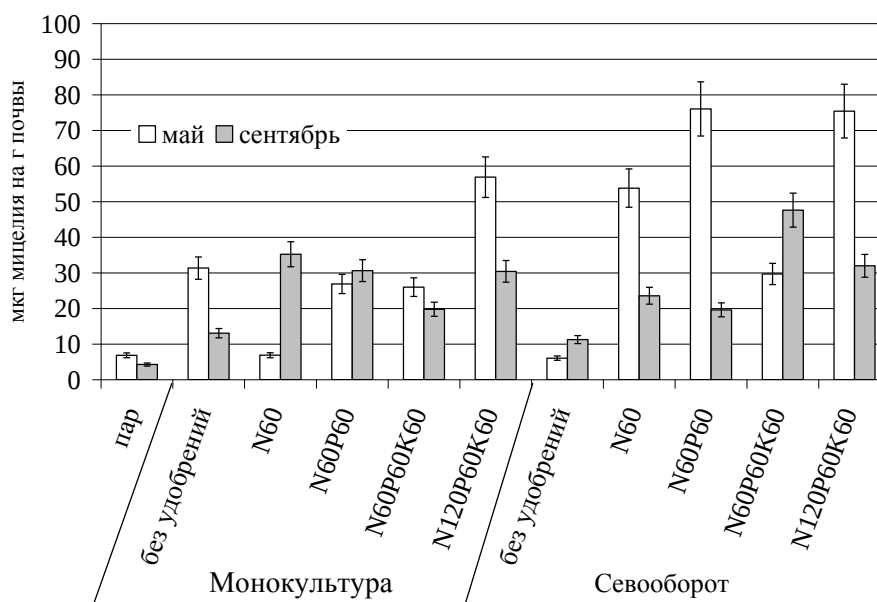


Рисунок 20. Биомасса грибов в ризосфере кукурузы по данным ГХ-МС, 2013 год

3.3.2. Состав микроорганизмов в ризосфере кукурузы

Таксономическое разнообразие микробных сообществ ризосферы *Zea mays* L., как в монокультуре, так и в севообороте (включая архивный образец) достаточно высокое.

Наряду с сапротрофными грибами (по маркеру 18:2) и АМ-грибами (*Gigaspora* sp. по 20:1d11; *Glomus etunicatum* по i20 и *Glomus/Scutellospora* sp. по 16:1d11), в составе сообществ ризосферы методом ГХ-МС реконструировано 47, 52 и 50 бактериальных вида, относящихся к 33, 38 и 37 родам, в 2011, 2012 и 2013 гг., соответственно, принадлежащих к пяти филумам – Proteobacteria, Actinobacteria, Firmicutes, Bacteroidetes, Chlamydiae.

Если рассмотреть распределение микроорганизмов филогенетических групп по профилю, то в 10-ти сантиметровом слое почвы к филуму Actinobacteria относилось 60 % бактерий, к Proteobacteria – 30%, остальные 10% приходились на филумы Bacteroidetes, Firmicutes и Chlamydiae (рис. 21).

С глубиной численность представителей Proteobacteria снижалась примерно до 15 – 20%. Chlamydiae в количестве менее 0,1% изредка присутствовали в пахотном горизонте почвы. Представители этого филума являются облигатными паразитами и могут попадать в почву с пометом птиц, прилетающих на поле (Sapers et al., 2009).

Таким образом, мы видим, что в основном в ризосфере *Zea mays* L преобладают представители филума Actinobacteria – активные гидролитики.

Среди них особо (табл. 6, табл. П.2, П.3, П.4, П.5, П.6) можно выделить доминирующую во всех исследуемых вариантах устойчивую аэробно-анаэробную ассоциацию *Mycobacterium/Rhodococcus* spp. - *Propionibacterium* spp., жизнедеятельность которой определяла трофические взаимоотношения всего почвенного ценоза, его взаимоотношения с растениями, влияла на физико-химические почвенные процессы. В целом, можно говорить о регулирующей роли этой ассоциации бактерий в агрофитоценозе кукурузы.

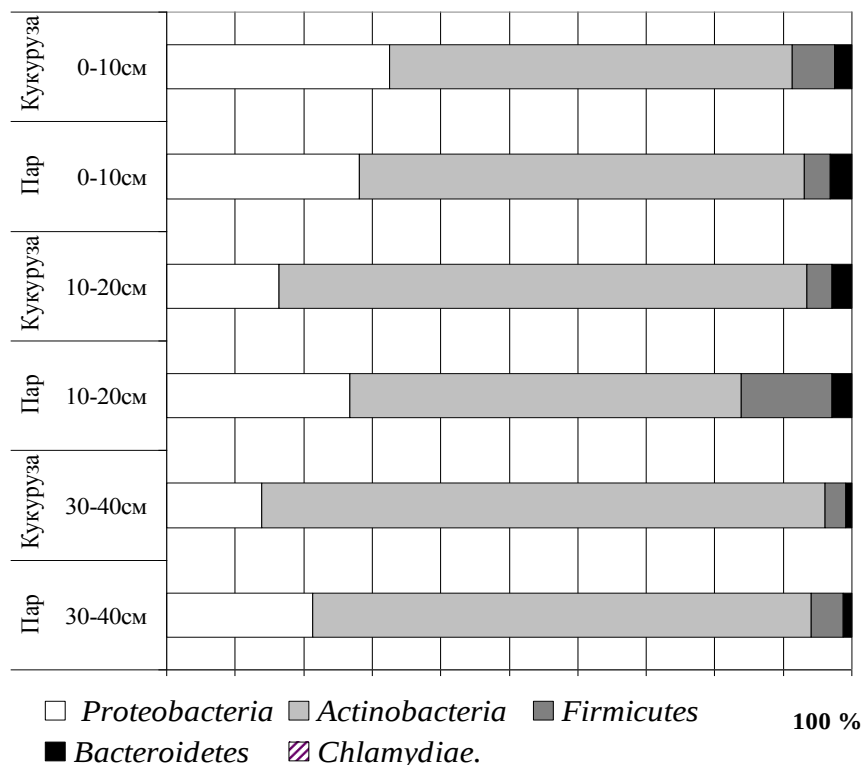


Рисунок 21. Содержание бактерий филогенетических групп в черноземе, %.

Таблица 6.

Видовой состав микробного комплекса и численность микроорганизмов под бессменной *Zea mays* L. в мае (I) и в сентябре (II) по данным ГХ-МС

Микроорганизмы			Год, численность микроорганизмов, $\times 10^6$ кл/г					
			(I)1966	(I)2011	(I)2012	(II)2012	(I)2013	(II)2013
PROTEOBACTERIA	1	<i>Acetobacter</i> sp.	0,75	1,89	0,97	1,21	0,14	0,35
	2	<i>Aeromonas hydrophila</i>	0,45	2,75	1,04	0,18	0,00	0,00
	3	<i>Agrobacterium radiobacter</i>	0,24	0,51	0,61	0,58	0,00	0,25
	4	<i>Caulobacter</i> sp.	0,88	0,67	0,00	0,60	0,30	0,58
	5	<i>Desulfovibrio</i> sp.	0,94	0,45	0,53	0,00	0,60	0,58
	6	<i>Methylococcus</i> sp.	0,28	0,37	0,00	1,06	0,57	0,48
	7	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	0,37	1,07	1,20	1,28	0,50	0,46
	8	<i>Pseudomonas putida</i>	0,29	0,40	0,00	0,33	0,16	0,11
	9	<i>Pseudomonas vesicularis</i>	0,07	0,38	0,26	0,09	0,00	0,00
	10	<i>Sphingomonas adgesiva</i>	0,21	0,52	0,56	0,45	0,13	0,20
	11	<i>Sphingomonas capsulata</i>	0,19	1,39	1,56	1,01	0,25	0,31
	12	<i>Xanthomonas</i> sp.	0,21	0,53	0,32	0,25	0,08	0,11
	13	WARB*	0,10	0,40	0,00	0,18	0,04	0,06
	14	FeRed	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	15	<i>Nitrobacter</i> sp.	0,12	0,00	0,05	0,24	0,31	0,00
	16	<i>Enterobacteriaceae</i>	0,00	0,18	0,00	0,61	2,08	0,35
ACTINOBACTERIA		Общее количество	5,09	11,51	7,10	8,07	5,16	3,84
	17	<i>Actinomadura roseola</i>	0,03	0,37	0,23	0,59	0,31	0,35
	18	<i>Bifidobacterium</i> sp.	0,07	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00
	19	<i>Corynebacterium</i> sp.	0,15	0,35	0,28	0,38	0,09	0,15
	20	<i>Nocardiosis</i> sp.	1,57	1,88	2,10	0,39	1,22	0,02
	21	<i>Mycobacterium</i> sp.	1,21	7,32	3,03	10,85	4,36	4,50
	22	<i>Propionibacterium</i> sp.	0,63	1,04	0,43	0,79	0,71	0,53
	23	<i>Propionibacterium jensenii</i>	1,46	2,00	0,00	3,61	1,12	1,53
	24	<i>P. freudenreichii</i>	0,55	1,18	0,00	3,71	0,23	0,93
	25	<i>Pseudonocardia</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,21	0,12	0,19
	26	<i>Rhodococcus equi</i>	0,27	4,81	0,72	0,79	0,30	0,26
	27	<i>Rhodococcus terrae</i>	1,42	0,00	1,58	1,48	0,28	0,69
	28	<i>Nocardia carnea</i>	0,00	0,14	0,00	0,00	0,09	0,07
	29	<i>Arthrobacter</i> sp.	0,96	1,66	1,55	1,66	1,16	0,68
FIRMICUTES		Общее количество	8,29	20,82	9,92	24,46	9,99	9,90
	30	<i>Acetobacterium</i> sp.	0,49	0,30	0,89	0,29	0,00	0,00
	31	<i>Bacillus subtilis</i>	0,43	0,37	0,90	0,38	0,26	0,23
	32	<i>Bacillus</i> sp.	0,56	0,36	0,00	0,46	0,26	0,16
	33	<i>Butyrivibrio 1-4-11</i>	0,77	0,00	0,00	0,00	0,43	0,43
	34	<i>Butyrivibrio 7S-14-3</i>	0,11	0,74	0,00	1,83	0,15	0,23
	35	<i>Eubacterium</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	36	<i>Eubacterium lentum</i>	0,21	0,00	0,03	0,30	0,07	0,06
	37	<i>Clostridium pasteurianum</i>	0,28	0,37	0,00	1,06	0,57	0,48
	38	<i>Clostridium perfringens</i>	0,02	0,00	0,05	0,02	0,00	0,01
	39	<i>Butyrivibrio 1-2-13</i>	0,03	0,03	0,28	1,86	0,00	0,00
		Общее количество	2,88	2,17	2,15	6,2	1,74	1,60

Таблица 6. (продолжение)								
Микроорганизмы			Год, численность микроорганизмов, $\times 10^6$ кл/г					
			(I)1966	(I)2011	(I)2012	(II)2012	(I)2013	(II)2013
BACTEROIDETES	40	<i>Bacteroides hypermegas</i>	0,00	0,04	0,00	0,02	0,01	0,01
	41	<i>Bacteroides ruminicola</i>	0,10	0,17	0,35	0,15	0,02	0,04
	42	<i>Cytophaga</i> sp.	0,15	0,32	0,17	0,12	0,00	0,02
	43	<i>Riemirella</i> sp.	0,17	0,00	0,00	0,19	0,00	0,00
	44	<i>Sphingobacterium spiritovorum</i>	0,11	0,37	0,32	0,54	0,24	0,23
		Общее количество	0,52	0,90	0,84	1,02	0,27	0,30
		Суммарное количество	16,77	35,40	20,01	39,75	17,16	15,64
		Грибы, мкг/г	3,76	4,34	1,92	22,0	31,33	6,88
		АМ-грибы	99,84	26,55	7,65	154,23	22,41	87,31
		Дрожжи, кл/г $\times 10^6$	0,09	0,15	0,15	0,15	0,013	0,01

*WARB - Wolinella-Acholeplasma-Roseomonas-Burkholderia

Так, микобактерии и родококки – хемоорганотрофные аэробные бактерии, типичные для почвенной среды и, в частности, ризосферы кукурузы (Rosenblueth et al., 2011). Они характеризуются способностью к аэробной деструкции сложных органических соединений (растительных остатков и углеводов корневых выделений) и в такой доминирующей ассоциации поставляют более простые органические субстраты для метаболизма анаэробных бродильщиков – пропионовых бактерий (*Propionibacterium jensenii*, *Propionibacterium freudenreichii*).

Изучена (Гоготов и др., 2006) способность микобактерий и родококков к образованию специфических поверхностно-активных веществ, способствующих адгезии бактерий к гидрофобному субстрату (в агроценозе с кукурузой это растительные остатки) и, за счет более экономичного расходования экзоферментов, к его сравнительно более активному гидролизу. Кроме того, микобактерии обладают антагонистической активностью в отношении к фитопатогенам, т.к. способны выделять антибиотики (Козловская др., 1998; Egamberdieva, 2012), что немаловажно в условиях монокультуры.

Виды *Propionibacterium* spp. также способны к переработке полимерных природных углеводов, но в тоже время могут гибко перестраивать свой метаболизм и использовать автохтонное органическое вещество почвы (Benz, Schink, Brune, 1998). *Propionibacterium jensenii* продуцирует антимикробные вещества (Barefoot et al., 1997) и вырабатывает пропионовую кислоту, что, в свою очередь, ведет к изменению pH почвенного раствора и ингибированию роста некоторых грибов, дрожжей и бактерий (Lind, 2010), т.е. этот вид может выступать как регулирующий биотический фактор в сообществе.

Среди субдоминантов из филума Actinobacteria отмечены аэробные *Arthrobacter* sp., *Nocardiopsis* sp., использующие в качестве источников углерода сложные полисахариды, в том числе, при необходимости, автохтонное органическое вещество почв. Представители рода *Arthrobacter* sp. способны стимулировать рост растений, в том числе благодаря продуцированию фитогормонов, и обладают фунгицидной активностью (El-Tarabily et al., 1997). Кроме этих видов в группе субдоминантов были определен также такой мощный целлюлолитик, как факультативный анаэроб *Actinomyces* sp., известный как продуцент антибиотиков (Егоров, 1994).

В филуме Proteobacterium зафиксировано возрастание численности факультативно анаэробного вида *Aeromonas hydrophila*, способного разлагать целый ряд целлюлоз и лигнин (Hamzah et al., 2010). Также для всех исследуемых вариантов характерно увеличение численности ассоциативного аэробного азотфиксатора *Acetobacter* sp., который может выделять ряд ростостимулирующих фитогормонов (например, индолилуксусную кислоту).

В филуме Firmicutes (для вариантов с удобрениями) увеличивалась численность видов *Butyrivibrio* spp. и *Clostridium* spp., обеспечивающих переработку углеводов растительных остатков в анаэробных условиях. Благодаря продуцированию кислот этими видами, возможно изменение pH среды в почве.

Присутствовали *Bacillus* spp., способные к аммонификации белков и продуцированию антибиотиков (Егоров, 1994).

В филуме Bacteroidetes отмечены активные гидролитики *Cytophaga* sp. и *Bacteroides* spp., способные ферментировать гемицеллюлозу.

Если оценить соотношение бактерий-гидролитиков, осуществляющих активное разложение органических соединений в аэробных и/или факультативно анаэробных и анаэробных условиях, то, как в монокультуре, так и в севообороте, в среднем оно составляло 0,8–1, достигая максимума 1,4 в варианте N120P60K60.

Для более полного представления о процессах трансформации основных питательных элементов отметим присутствующие в составе микробоценозов виды, существенно повышающие доступность растениям почвенного фосфора, калия и азота.

Среди микроорганизмов, обладающих способностью переводить нерастворимые соединения фосфорной кислоты в растворимое состояние, в исследуемой почве отмечены роды *Bacillus* sp., *Pseudomonas fluorescens*, *P. putida*, *P. vesicularis*, *Mycobacterium* sp., а также фосфатмобилизующий ассоциативный азотфиксатор *Agrobacterium radiobacter*. Бактерии, способные к увеличению подвижности соединений калия, были представлены *Propionibacterium* spp. и *Arthrobacter* sp., экзометаболические продукты которых (слизи) способствуют переходу калия в раствор (Goel et al., 2008). Важная роль в цикле азота принадлежит азотфиксаторам: в исследуемой почве присутствовали аэробные (*Acetobacter* sp.) и анаэробные (*Clostridium pasteurianum*) азотфиксаторы.

Таким образом, мы видим, что в составе микробных сообществ в ризосфере *Zea mays* L. складывается специфический гидролитический комплекс, где преобладают преимущественно представители филогенетических групп Actinobacteria, Proteobacteria и Firmicutes, способные к активной деструкции трудноразлагаемых растительных остатков и обладающие антагонистической активностью к фитопатогенам.

Доминирует аэробно-анаэробная ассоциация *Mycobacterium/Rhodococcus* spp. - *Propionibacterium* spp., относящаяся к филуму Actinobacteria. Кроме того, благодаря специфической метаболической активности микроорганизмов происходит увеличение доступности основных элементов минерального питания растений кукурузы (азота, фосфора и калия).

3.3.3. Структура и биоразнообразие микробного сообщества в ризосфере бессменной кукурузы и в севообороте

Представление о структуре возникает тогда, когда мы выделяем в объекте различные элементы, анализируем их набор, количественное соотношение и взаимосвязи между ними (Звягинцев и др., 1999).

Для начала рассмотрим структуру и биоразнообразие микробных сообществ почвы под длительной монокультурой кукурузы.

Считается, что в длительных монокультурах по мере увеличения срока бессменного возделывания происходит изменение таксономической структуры микробоценозов. Наблюдается смена доминирующих форм, увеличивается количество фитопатогенных и фитотоксических бактерий и грибов, что, в свою очередь, приводит к постепенному снижению продуктивности агроценоза (Алехин, 1996).

Однако ожидаемого обеднения структуры микробного сообщества в почве под бессменными посевами кукурузы зафиксировано не было, однако, происходила его перестройка. За 46 лет возделывания монокультуры кукурузы (если сравнивать с архивными образцами 1966 г.) микробоценоз претерпел следующие изменения (рис. 22). Так, при анализе разнообразия бактерий и грибов по индексу Шеннона существенной разницы выявлено не было – во все годы исследования он достаточно высок: 4 – 5. Число видов бактерий в почве под монокультурой кукурузы примерно одинаково: 42 – 44.

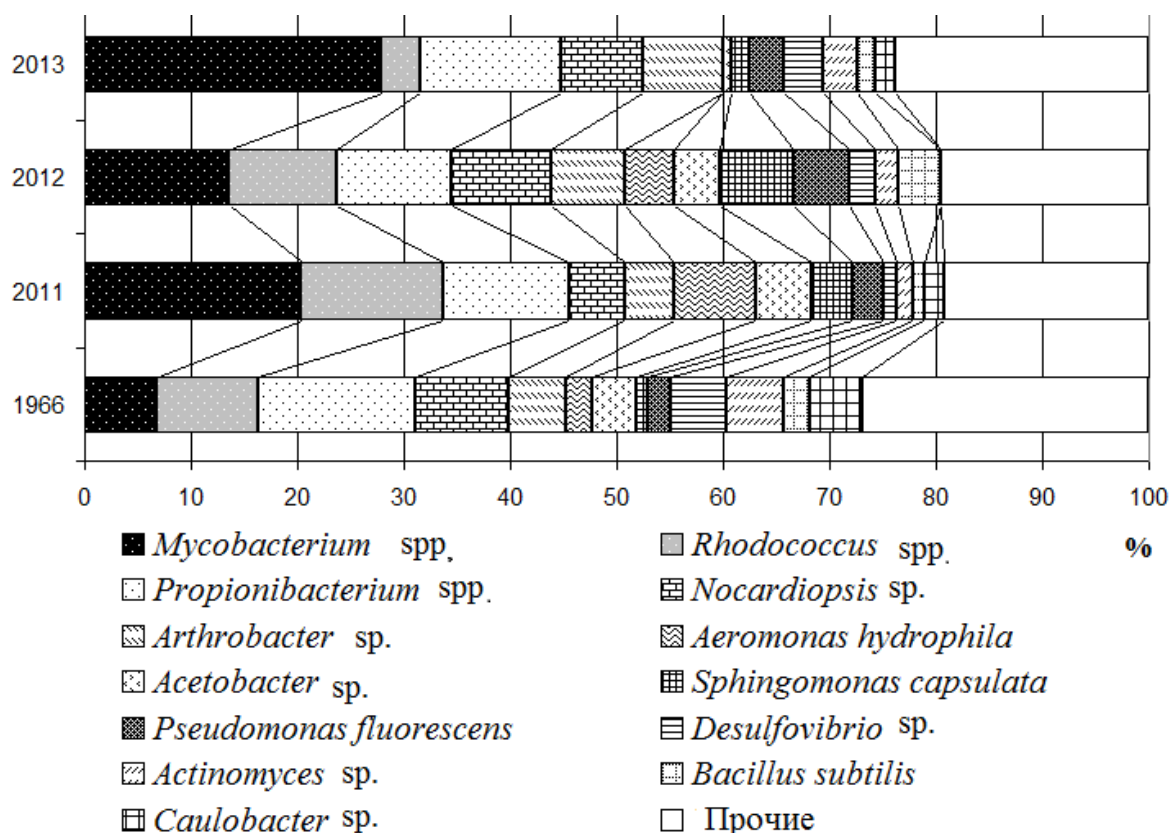


Рисунок 22. Структура микробных сообществ почвы под монокультурой кукурузы по данным ГХ-МС, архивный образец 1966, образцы 2011 – 2013 гг.

Количество грибов в 2013 г. увеличивается в 8 раз по сравнению с архивным образцом (табл. 6), однако, в 2011-2012 гг. оно сопоставимо с 1966 г. Это позволяет предположить, что, скорее всего, колебания биомассы грибов являются следствием разницы температурного и влажностного режима почвы. В 2013 г. во время отбора образцов (в мае) количество выпавших осадков и сумма температур соответственно в 2 и 1,3 раза больше по сравнению с аналогичными периодами 2011-2012 гг.

При рассмотрении доминирующих ассоциаций видно, что первоначальное бактериальное сообщество (архивный образец) было более разнородно, доминировали виды *Rhodococcus* spp. (10%) и *Propionibacterium* spp. (15%). Было много субдоминантных популяций бактерий (до 7 групп), доля каждой из них 5 – 10% (рис. 22).

В 2011-2013 гг. доминирующими уже стали *Mycobacterium* spp. и *Propionibacterium* spp., причем доля микобактерий возросла до 20 – 30%, а количество субдоминантных популяций уменьшилось. Индекс выравненности Бергера-Паркера, отражающий относительное значение доминантного вида в сообществе, в 1966 г. был равен 10, тогда как в 2011–2013 гг. он снизился в 2 раза, что свидетельствует об увеличении степени монодоминирования.

Таким образом, мы видим, что в течение 46 лет возделывания монокультуры кукурузы произошла перестройка структуры микробоценоза, которая выразилась в снижении количества субдоминантных групп в сообществе, а доминантные в 3-4 раза увеличили свою численность. По экологическому показателю – индексу выравненности Бергера-Паркера – произошло увеличение монодоминирования. С экологических позиций такое положение можно считать неблагоприятной тенденцией. Однако, не изменившееся в целом число видов бактерий в сообществе за период 46-летнего монокультивирования, позволяет утверждать, что под монокультурой кукурузы сформировалось специфическое многовидовое микробное сообщество, в котором выделилась крупная аэробно-анаэробная регулирующая ассоциация с высоким адаптивным потенциалом, способным к противодействию почвоутомлению.

Чтобы оценить влияние севооборота, сравним микробные сообщества почвы под кукурузой при бессменном возделывании и после чередования культур – в нашем случае, кукуруза (*Zea mays*) после вико-овса (*Vicia sativa*- *Avena sativa*).

Принято считать, что севооборот оказывает значительное влияние на биохимические и микробиологические процессы, протекающие в почве. Причем влияние предшествующих культур определяется, главным образом, массой и химическим составом их пожнивных и корневых остатков. Как правило, под влиянием чередования культур ожидаемо увеличение биоразнообразия и численности агрономически важных групп микроорганизмов.

Однако, вопреки ожиданиям, существенной разницы в структуре микробного комплекса почвы различных вариантов опыта в монокультуре и севообороте не было выявлено (рис. 23).

Севооборот не оказал специфического влияния на структуру микробного сообщества, было лишь отмечено, что в условиях монокультуры микробценоз более восприимчив к применению минеральных удобрений. Это выражалось в перераспределении численности и соотношении доминирующих в сообществах популяций бактерий, обеспечивающих минерализацию растительных остатков и потребление углеводов корневых экссудатов растений. Этот вопрос мы подробнее рассмотрим отдельно.

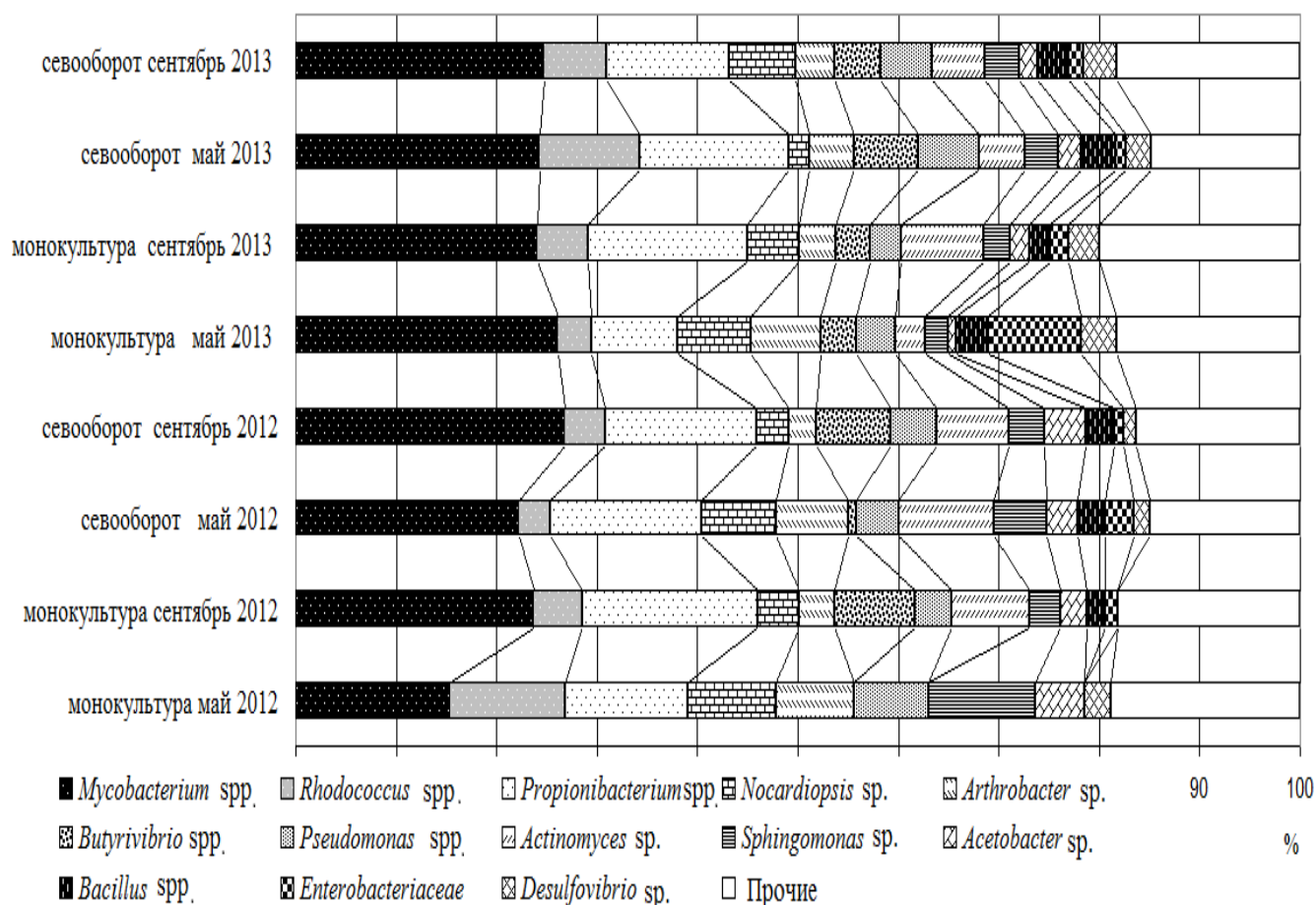


Рисунок 23. Структура микробных сообществ почвы под монокультурой кукурузы и в севообороте по данным ГХ-МС, 2012 – 2013 гг.

Сравнительный анализ видового богатства бактерий на участках с использованием коэффициента Джакарта показал большое сходство в парах (монокультура – севооборот) в вегетационные периоды 2012 и 2013 (таблица 7). Таким образом, по количеству видов микробные сообщества почвы практически не отличались.

Таблица 7.

Сравнительный анализ сезонного соответствия видов микроорганизмов в почве под монокультурой кукурузы и в севообороте

Варианты опыта	Коэффициент сходства Джакарта *			
	Май 2012	Сентябрь 2012	Май 2013	Сентябрь 2013
Без удобрений	0,65	0,86	0,84	0,88
N60	0,80	0,63	0,83	0,70
N60P60	0,85	0,75	0,93	0,91
N60P60K60	0,85	0,89	0,90	0,83
N120P60K60	0,85	0,87	0,95	0,87
Примечание, * < 0,20 – нет соответствия; 0,20 – 0,65 – малое соответствие; 0,65 – большое соответствие; 1 – полное соответствие,				

Индекс биоразнообразия (Шеннона) во всех вариантах опыта высокий, до 6, что свидетельствует о выравненности и стабильности микробных сообществ (табл. 7).

В конце вегетационного периода индекс заметно возрастал (в 1,2 – 1,4 раза). По-видимому, это связано с большим развитием корневой системы и, соответственно, характером корневых выделений кукурузы в сентябре, которые обеспечили развитие определенных видов потребляющих их бактерий.

На фоне сезонных изменений можно отметить неявную тенденцию к увеличению биоразнообразия микробоценоза под влиянием севооборотного фактора (табл. 8). И в весенний, и осенний период в 2012 и в 2013 гг. в вариантах с севооборотом индекс Шеннона незначительно возрастал (до 1,1 раза) по сравнению с монокультурой.

Таблица 8.

Биоразнообразие микробного сообщества (индекс Шеннона) в почве под монокультурой кукурузы и в севообороте

Варианты опыта	Май 2012	Сентябрь 2012	Май 2013	Сентябрь 2013
Кукуруза монокультура				
Без удобрений	4,30	5,2	5,13	5,90
N60	3,57	5,00	3,57	4,96
N60P60	3,59	4,21	5,10	5,24
N60P60K60	4,22	5,4	4,36	6,03
N120P60K60	4,34	5,38	5,67	5,13
Кукуруза севооборот				
Без удобрений	4,42	5,63	5,27	5,78
N60	3,78	5,59	5,77	5,66
N60P60	3,61	5,48	5,67	5,65
N60P60K60	4,26	5,78	4,92	5,92
N120P60K60	4,31	5,28	5,22	4,99
Черный пар				
Без удобрений	5,11	2,96	4,25	4,38

3.3.4. Влияние удобрений на микробное сообщество

Вносимые в почву элементы питания в виде удобрений, влияют на биоразнообразие ризосферного микробного сообщества растений в большей степени, чем их ризодепозиты (Селиверстова и др., 2008). Кроме того, именно под влиянием NPK происходит регуляция аэробно-анаэробного равновесия в структуре микробного сообщества почв. Таким образом, удобрения защищают автохтонное органическое вещество, уравнивая процессы минерализации, синтеза и ресинтеза органического вещества (Верховцева и др., 2007).

Как уже отмечалось выше, соотношение аэробных и анаэробных бактерий, как в монокультуре, так и в севообороте, в среднем составляло 0,8 – 1, достигая максимума 1,4 в вариантах с N120P60K60. Увеличение дозы азота до 120 кг/га стимулировало развитие аэробных микроорганизмов и приводило к

минерализации автохтонного органического вещества почвы. Это подтверждают агрохимические показатели. Увеличение анаэробной составляющей в остальных вариантах (в особенности под влиянием N60P60K60) способствовало большей стабильности органического вещества почвы, которое анаэробные виды микроорганизмов не минерализуют до конечных продуктов, т.е. не происходит его разрушения.

Если рассмотреть подробнее структуру микробных сообществ, то мы видим, что на фоне внесения полного минерального удобрения происходила перестройка структуры микробных сообществ (рис. 24, 25). В целом, уменьшалась в 1,3 – 8 раз доля аэробных микобактерий, а количество анаэробных пропионовых бактерии возрастало в 1,3 – 1,9 раз.

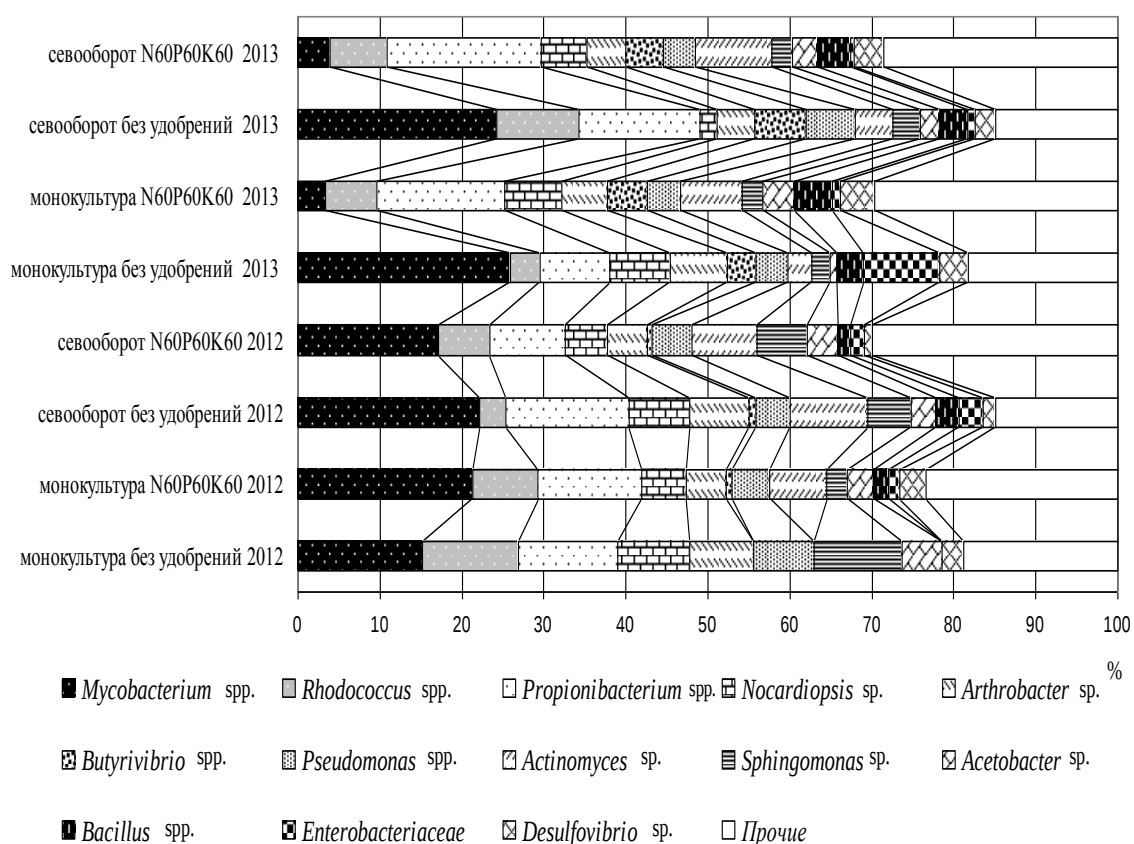


Рисунок 24. Структура микробных сообществ почвы под монокультурой кукурузы и в севообороте по данным ГХ-МС, май 2012 – 2013 гг.

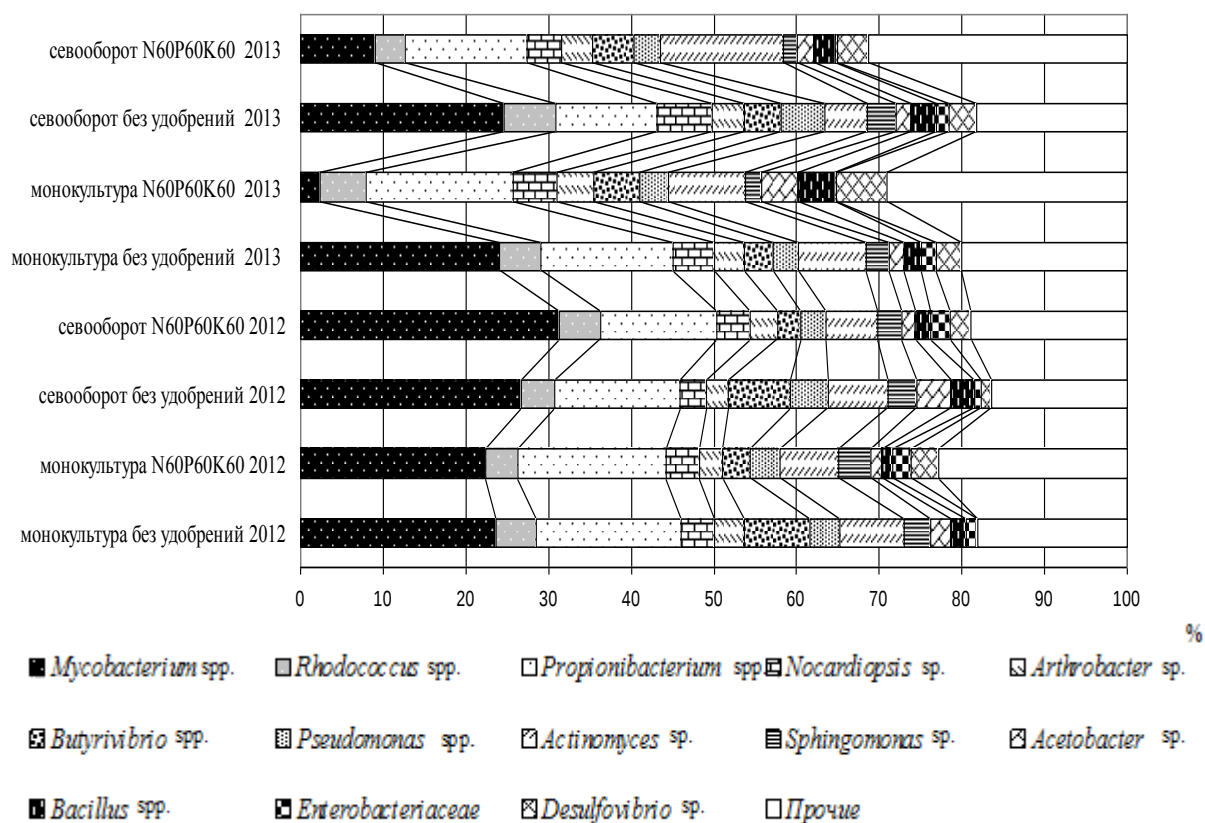


Рисунок 25. Структура микробных сообществ почвы под монокультурой кукурузы и в севообороте по данным ГХ-МС, сентябрь 2012 – 2013 гг.

Метод главных компонент позволил сгруппировать изученные варианты в 2012 и 2013 гг следующим образом: микробиологические свойства вариантов без удобрений и под влиянием N60 позволяют диагностировать их обособленность. Отдельно выделяется группа с полным минеральным удобрением.

Следует отметить, что закономерности влияния N60P60K60 отличались в 2012 и 2013 гг. Скорее всего значительный эффект оказывали погодные условия. В 2012 благоприятном по температурному и влажностному режиму (ГТК=1,37) изменения микробоценоза не так значительны, как в засушливом 2013 г. (ГТК=0,81), где удобрение выступает мощным регулирующим фактором структуры. Это подтверждают данные кластерного анализа (рис. 26, 27, рис П.2). Показано сближение состава микробных сообществ почв контрольных вариантов

без внесения минерального удобрения в начале и в конце вегетационного периода 2013 г. Тогда как во влажном 2012 г. в отдельные кластеры выделяются варианты, отобранные в один сезон. В этих условиях ведущим регулирующим фактором микробного сообщества почвы становятся экссудаты корневых систем кукурузы и растительные остатки.

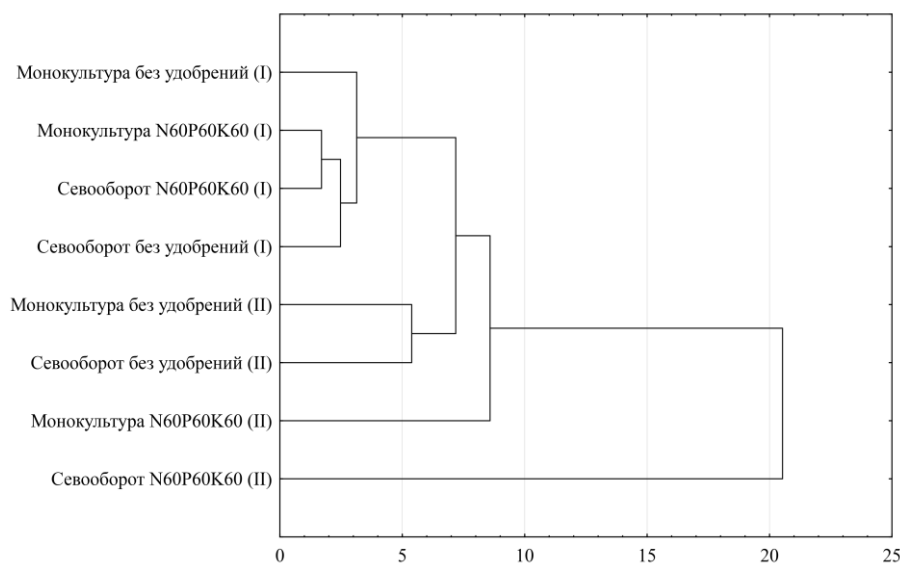


Рисунок 26. Дендрограммы сходства вариантов, май (I) и сентябрь(II) 2012 г.

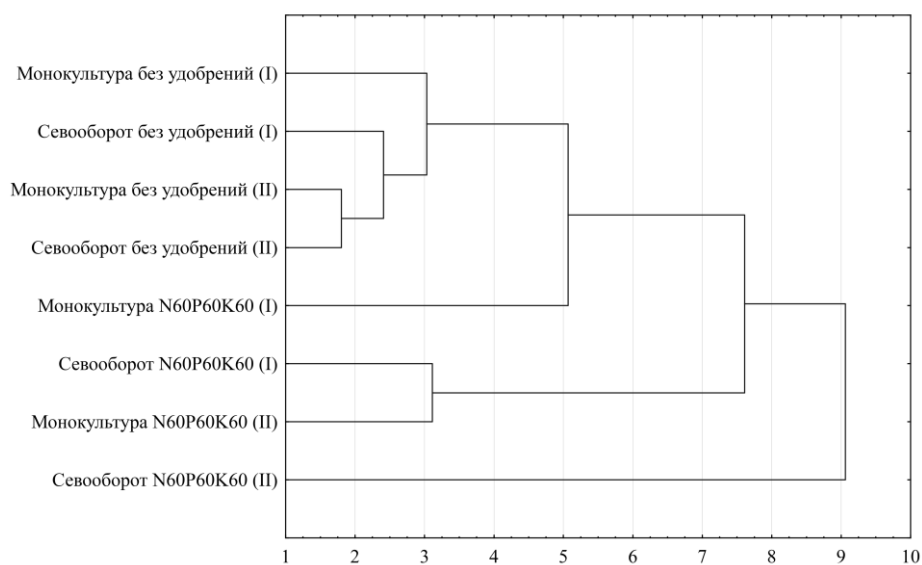


Рисунок 27. Дендрограммы сходства вариантов, май (I) и сентябрь(II) 2013 г.

Расчет индекса Шеннона за 2012, 2013 гг. показал, что в целом, в мае применение полного минерального удобрения привело к снижению биоразнообразия микробных сообществ (табл. 8), тогда как в конце

вегетационного периода в сентябре наблюдается обратная закономерность – N60P60K60 способствовало его увеличению. Повышение дозы азота (вариант N120P60K60) в большинстве случаев оказывало негативное влияние на разнообразие микроорганизмов.

Таким образом, можно говорить о положительном влиянии полного минерального удобрения на разнообразие микробоценоза и сбалансированность микробиологических процессов в ризосфере кукурузы.

3.3.5. Взаимосвязь микробоценоза с урожайностью кукурузы, агрохимическими показателями и устойчивостью агроценоза

По данным корреляционного анализа выявлена средняя положительная связь между урожайностью кукурузы и численностью микроорганизмов в 2013 г ($r = 0,53$). В 2012 г степень взаимосвязи слабая ($r = 0,45$). Высокая продуктивность кукурузы (и в монокультуре и в севообороте) на фоне полного минерального удобрения способствовала увеличению общей численности микроорганизмов к концу вегетации растений до 3 раз по сравнению с контролем и увеличению разнообразия микробоценоза. По-видимому, это связано с более благоприятными на фоне N60P60K60 условиями для роста и развития растений, и, следовательно, дополнительным поступлением в почву корневых экссудатов. Увеличивалась в 1,3 – 3 раза биомасса АМ-грибов, колонизирующих корни кукурузы и до 2 раз биомасса сапротрофных грибов.

Для оценки взаимосвязи микробиологических (численность бактерий, биомасса АМ- грибов и сапротрофных грибов), агрохимических ($C_{орг}$, $N_{общ}$, $pH_{КСЛ}$, P_2O_5 , K_2O , NH_4^+ , NO_3) показателей и урожайности был проведен анализ главных компонент. Каждый фактор группирует исследуемые показатели, указывая их корреляционную связь с основными факторам (рис. 28А).

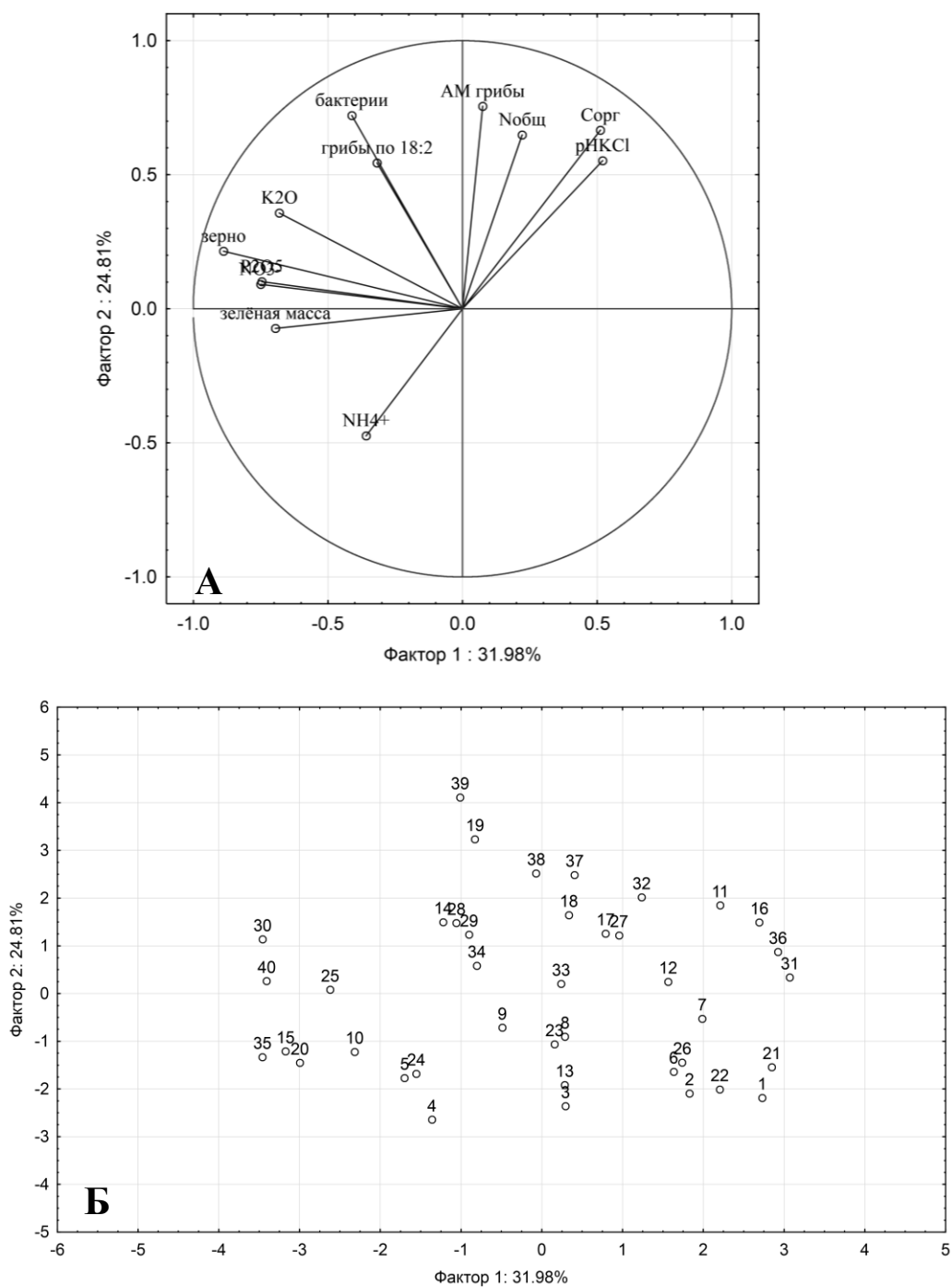


Рисунок 28. Ординация вариантов опыта по микробиологическим, агрохимическим свойствам и урожайности с использованием метода главных компонент: А – координаты исходных величин, основанные на корреляции с первым двумя факторами; Б – группировка вариантов опыта на плоскости двух факторов

Первый фактор (32% вариации) наиболее достоверно описывал изменение урожайности и содержания NO_3 , P_2O_5 , K_2O ($r^2 =$ от $-0,68$ до $-0,89$). Менее «сильный» второй фактор (25% вариации) описывал изменение показателей: численность бактерий, биомасса АМ- грибов и $\text{C}_{\text{орг}}$, $\text{N}_{\text{общ}}$ ($r^2 =$ от $-0,65$ до $-0,76$). Третий фактор (12% вариации) описывал изменения $\text{N}_{\text{общ}}$, урожая зеленой массы и сапротрофных грибов ($r^2 =$ от $-0,54$ до $0,63$). Четвертый фактор (9% вариации) описывал изменения NH_4^+ ($r^2 = -0,63$). В сумме четыре основных фактора описывали 78% вариации всех измеряемых показателей.

Метод главных компонент позволил сгруппировать изученные варианты опыта (рис. 28Б). Урожайность, агрохимические свойства почвы, численность бактерий и биомасса АМ-грибов на участках без внесения удобрений и с внесением N60 позволили диагностировать их обособленность (группа вариантов 1, 6, 11, 16, 21, 26, 31, 36 и 2, 7, 12, 22). Явно выделяется группа с полным минеральным удобрением (группа вариантов N120P60K60 и N60P60K60 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 и 4, 24). Группируются варианты под влиянием N60, N60P60.

Рассматривая непосредственно взаимосвязь микробного сообщества и урожайности, следует отметить, что последняя теснее связана не с численностью микроорганизмов, а с интенсивностью и направленностью круговорота питательных элементов, осуществляемого микробным сообществом. В большой мере, за вычетом разнообразия, это касается структуры микробного сообщества. Численность микроорганизмов может снижаться и увеличиваться за короткий промежуток времени в ответ на изменение условий среды. Тогда как структура отражает состояние сообщества, близкое к равновесию (Селиверстова, Верховцева, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Применительно к исследуемому нами агроценозу с длительно возделываемой кукурузой можно отметить следующее.

И в монокультуре, и в севообороте сложилась специфическая устойчивая аэробно-анаэробная ассоциация *Mycobacterium* spp./*Rhodococcus* spp. – *Propionibacterium* spp. и специфический ценоз гидролитически активных микроорганизмов.

Благодаря трофическим взаимосвязям отдельных групп в этом сообществе и сбалансированности соотношения аэробов и анаэробов обеспечивается поддержание стабильного состояния агроценоза в отношении автохтонного органического вещества, которое анаэробные виды не минерализуют до конечных продуктов. Трудноразлагающиеся растительные остатки, прижизненные метаболиты и корневые экссудаты растений микробоценозом наоборот активно минерализуются микробоценозом, поддерживая функционирование как самих микроорганизмов, так и растений агроэкосистемы. Полное минеральное удобрение выступает мощным регулирующим фактором структуры микробоценоза, поддерживая аэробно-анаэробное равновесие и в конечном итоге защищая автохтонное органическое вещество почвы.

В целом, можно заключить, что возделывание кукурузы в монокультуре в агроэкологических условиях Центрального Черноземья возможно без значительного ухудшения биологических и агрохимических свойств почвы и её продуктивности при условии внесения N60P60K60.

ВЫВОДЫ

1. Кукуруза в монокультуре более отзывчива на применение минеральных удобрений, по сравнению с севооборотом. В целом, применение N60P60K60 позволяет достоверно повысить её урожайность – на 47% и более по сравнению с контролем.

2. Обеспеченность почв питательными элементами в значительной мере обуславливает урожайность кукурузы. В течение всех 3-х лет наших исследований отмечен высокий коэффициент корреляции (r) с урожайностью зеленой массы и зерна, соответственно: для подвижного азота $r = 0,74 - 0,82$, фосфора $r = 0,73 - 0,78$ и калия $r = 0,77 - 0,76$.

3. Высокая продуктивность кукурузы (в монокультуре и в севообороте) на фоне полного минерального удобрения способствовала увеличению численности микроорганизмов к концу вегетации и увеличению разнообразия микробоценоза.

4. Длительное внесение полного минерального удобрения, в целом, оказывало достоверное положительное влияние на биомассу арбускулярных микоризных грибов. Она увеличивалась в 1,3 – 3 раза по сравнению с контролем.

5. Обнаружено положительное влияние полного минерального удобрения на разнообразие и сбалансированность микробиологических процессов в ризосфере кукурузы.

6. Севооборот не оказал специфического влияния на структуру микробного сообщества, но показано, что в условиях монокультуры микробоценоз более отзывчив на минеральные удобрения – происходит перераспределение численности и соотношения доминирующих в сообществах популяций микроорганизмов, обеспечивающих минерализацию растительных остатков и потребление углеводов корневых экссудатов растений, т.е. микробоценоз адаптируется.

7. Адаптивный потенциал сформировавшегося под монокультурой кукурузы специфического многовидового микробного сообщества достаточно высок, что позволяет говорить о его противодействии почвоутомлению.

8. В целом, микробный комплекс чернозема обладает большой устойчивостью. При длительном возделывании кукурузы (в монокультуре и в севообороте) сложилась специфическая устойчивая аэробно-анаэробная ассоциация *Mycobacterium* spp./*Rhodococcus* spp. – *Propionibacterium* spp. и специфический ценоз гидролитически активных микроорганизмов которые обеспечивают поддержание гомеостатического состояния агроценоза в отношении органического вещества.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алехин, В.Г. Почвоутомление сероземов Чуйской долины в агроценозе и пути воспроизводства их плодородия: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.27, 03.00.07 / В.Г. Алехин. – Москва, 1996. – 45 с.
2. Андріюк, К. І. Функціонування мікробних ценозів в умовах антропогенного навантаження. / К. І. Андріюк, Г. О. Іутинська, А. Ф. Антипчук. – К.: Обереги, 2001. – 240 с.
3. Иутинская, Г.А. Биорегуляция микробно-растительных систем: Монография / Г.А. Иутинская, С.П. Пономаренко Андріюк Е.И. /Под ред. Г.А. Иутинской, С. П. Пономаренко. - К.: "НІЧЛАВА", 2010. - 472 с.
4. Бойко, Т.Ф. Закономерности развития микрофлоры и микробиологических процессов в выщелоченном черноземе в условиях монокультуры и севооборота: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.07/ Т.Ф. Бойко. – Москва, 1988. – 15 с.
5. Бондарева, В.Ю. Возделывание кукурузы на зерно в насыщенных севооборотах и бессменных посевах / В.Ю. Бондарева. – М., 1986. – 49 с.
6. Бородин, А.М. Ризосферные бактерии рода *Pseudomonas* / А.М. Бородин // Соросовский образовательный журнал. – 1998. – № 10. – С. 25-31.
7. Бородин, О.И. Формирование фунгистатических свойств чернозема выщелоченного в условиях агрофитоценозов / О.И. Бородин, Н.В. Безлер, М.А. Сумская // Перспективы науки. – 2011. – № 6(21). – С. 18-20.
8. Вернадский, В.И. Биосфера / В.И. Вернадский. – М.: Мысль., 1967.
9. Верховцева, Н.В. Агрохимические средства в поддержании структуры микробного сообщества почвы / Н.В. Верховцева, Е.Н. Кубарев, В.Г. Минеев // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2007. – № 2. – С. 26-28.

10. Воронина, Е.Ю. Влияние микоризосферы на видовой состав и структуру сообщества почвенных микромицетов по сравнению с ризосферным и ги́фосферным эффектами / Е.Ю. Воронина // Микология и фитопатология. – 2001. – Т. 45. – № 1. – С. 26-33.
11. Гангур, В.В. Царица полей в монокультуре. Продуктивность кукурузы на зерно при бессменном выращивании и в севообороте / В.В. Гангур // Зерно. – 2009. – № 7. – С. 27-29.
12. Гоготов, И.Н. Биосурфактанты: продуценты, свойства и практическое использование/ И.Н. Гоготов, С.В. Белоножкин, Р.С. Ходаков, А.Н. Шкидченко //Материалы 3-й Международной конференции “Международное сотрудничество в биотехнологии: ожидания и реальность”. – Пущино: ИЦ “Биоресурсы и экология”. – 2006. – С. 104–111.
13. Гордеева, Т. Х. Разнообразие бактериальных комплексов в дерново-подзолистой почве агроценоза. / Т. Х. Гордеева // Материалы Всерос. науч. конф. «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». — Йошкар-Ола, 2004. — С. 80–81.
- 14.ГОСТ 26204-91 Почвы. Определение подвижных соединений фосфора и калия по методу Чирикова в модификации ЦИНАО – Введ. 01.07.1993. – М.: Издательство стандартов, 1992. – 5 с.
- 15.ГОСТ 26951-86 Почвы. Определение нитратов ионометрическим методом. – Введ. 01.07.1987. – М.: Издательство стандартов, 1986. – 9 с.
- 16.ГОСТ 26483-85 Почвы. Приготовление солевой вытяжки и определение ее рН по методу ЦИНАО– Введ. 01.07.1986. – М.: Издательство стандартов, 1985. – 5 с.
17. Девятова, Т.А. Фактор времени в изучении влияния приемов земледелия на агроэкологическое состояние черноземов / Т.А. Девятова, Н.В. Стороженко, Т.Н. Крамарева // Вестник ВГУ. Серия: Химия, биология, фармация. – 2004. – № 2. – С. 135-138.

18. Довгострокові стаціонарні польові досліді Україні. Реєстр атестатів. – Харків, 2006. – 120 с.
19. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). — М.: Агропромиздат, 1985. — 351 с.
20. Егоров, Н.С. Основы учения об антибиотиках/ Н.С. Егоров. – М.: МГУ, 1994. – 512 с.
21. Евдокимов, И. В. Оборачиваемость "нового" и "старого" углерода в составе биомассы почвенных микроорганизмов / И. В. Евдокимов, А. А. Ларионова, А. Ф. Стулин // Микробиология. – 2013. – Т. 82. – № 4. – С. 489-501.
22. Емцев, В.Т. Микробиология: учебник для вузов / В.Т. Емцев, Е.Н. Мишустин. – 6-е изд., испр. – М. : Дрофа, 2006. – С. 287-334.
23. Забугина, Т. М. Удобрение кукурузы в кукурузно-люцерновом севообороте и монокультуре на суглинистой дерново-подзолистой почве Центрального района Нечерноземной зоны России: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.04 / Т. М. Забугина. – Москва, 1997. – 24 с.
24. Звягинцев, Д.Г. Развитие представлений о структуре микробных сообществ почв/ Д.Г. Звягинцев, Т.Г. Добровольская, И.П. Бабьева, И.Ю. Чернов // Почвоведение. – 1999. - № 1. - С. 134-144.
25. Казарцев, И. А. Молекулярные методы исследования грибных сообществ/ И. А. Казарцев // Проблемы микологии и фитопатологии в XXI веке. Материалы международной научной конференции, посвященной 150-летию со дня рождения члена-корреспондента АН СССР, профессора Артура Артуровича Ячевского. - Национальная академия микологии, БГС, Дизайн-студия "Дозор" - СПб.: ООО "Копи-Р Групп", 2013. – С. 75 – 78.
26. Картвелишвили, Л.Г. Особенности микробных комплексов в условиях почвоутомления при бессменных посевах пшеницы: автореф. дис. ... канд. биол. наук: Специальность 03.00.07/ Л.Г. Картвелишвили. – Ленинград, 1984. – 17 с.

27. Каюмов, М.К. Кукуруза / М.К. Каюмов // Программирование продуктивности полевых культур : справочник. – М.: Россельхозиздат, 1989. – С. 165 – 234.
28. Классификация и диагностика почв России /Отв. ред. Л. Л. Шишов. — Смоленск: Ойкумена, 2004. — 342 с.
29. Классификация и диагностика почв СССР /Отв. ред. Т. В. Островская. — М.: Колос, 1977. – 223 с.
30. Козловская, Н. В. Выделение и идентификация культур рода *Mycobacterium* - антагонистов фитопатогенной микрофлоры / Н. В. Козловская, И. О. Обгольцева, Е. П. Яковлева // Антибиотики и химиотерапия. – 1998. – №6. – С. 20-23.
31. Кошкин, Е. И. Частная физиология полевых культур / Е.И. Кошкин, Г.Г. Гатаулина, А.Б. Дьяков. – М.: КолосС, 2005. – 344 с.
32. Кравченко, Р.В. Агробиологическое обоснование получения стабильных урожаев зерна кукурузы в условиях степной зоны Центрального Предкавказья: монография/ Р.В. Кравченко. – Ставрополь, 2010. – 208 с.
33. Крипка А.В. Молекулярные и клеточные аспекты развития арбускулярных микоризных симбиозов и их значение в жизнедеятельности растений / А.В. Крипка, Б.В. Сорочинский, Д.М. Гродзинский // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36. – № 4. – С. 125-137.
34. Лакин, Г.Ф. Биометрия. / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 350 с.
35. Ларионова, А.А. Распределение стабильных изотопов углерода в агрочерноземе при смене растительности с СЗ типом фотосинтеза на монокультуру кукурузы. / А.А. Ларионова, А. Ф. Стулин, О. Г. Занина, И. В. Евдокимов, О. С. Хохлова, Ф. Бюггер, М. Шлотер, В. Н. Кудеяров // Почвоведение. - № 8. - 2012. - С. 863-874.
36. Лебедева, Л.А. Едемская, Н.Л. Научные принципы системы удобрения с основами экологической агрохимии / Л.А. Лебедева, Н.Л. Едемская – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2005. – 320 с.

37. Лебедь, Е.М. Удобрение бессменных посевов кукурузы / Е.М. Лебедь, С.М. Крамарев, Л.Г. Подгорная // Кукуруза и сорго. – 2002. – № 6. – С. 8-11.
38. Лобков, В.Т. Почвоутомление при выращивании полевых культур/ В.Т. Лобков. – М.: Колос. – 1994. – 112 с.
39. Мазиров, М.А. Краткий обзор результатов научных исследований в мировых длительных полевых опытах/ М.А. Мазиров, В.А. Арефьева // Теоретические и технологические основы воспроизводства плодородия почв и урожайность сельскохозяйственных культур: Материалы Международной научно-практической конференции, - М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2012, – С. 23-31.
40. Мешалкина, Ю.Л. Математическая статистика в почвоведении: Практикум. / Ю.Л. Мешалкина, В.П. Самсонова. – М.: МАКС Пресс, 2008. – 84 с.
41. Минеев, В.Г. Агрохимия: Учебник. / В.Г. Минеев. – М.: МГУ, «КолосС», 2004. – 720 с.
42. Минеев, В.Г. Избранное: Сборник научных статей в 2-х частях. Агрохимия и качество пшеницы. Экологические проблем и функции агрохимии / В.Г. Минеев. – М.: Изд-во МГУ, 2005. – 610 с.
43. Мишустин, Е.Н. Влияние длительного севооборота, монокультур и удобрений на состав почвенной микрофлоры / Е.Н. Мишустин, Е.З. Теппер // Изв. ТСХА. – 1963. – № 6. – С. 85-95.
44. Морецкая У. Ф. Формирование микробиоценозов в почве под озимой пшеницей / У. Ф. Морецкая, М. М. Демченко // Земледелие. – 2008. – № 2. – С. 12-13.
45. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение. / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 181 с.
46. Назарько, М.Д. Биологическая активность почв сельскохозяйственного использования в условиях Кубани / М.Д. Назарько, В.Г. Лобанов // Современные наукоемкие технологии. – 2005. – № 10. – С. 99-100.

47. Назарько, М.Д. Биохимические и микробиологические аспекты окультуривания почв в зональных системах земледелия Краснодарского края. / М.Д. Назарько, В.Г. Лобанов, В.Г. Щербаков. – Краснодар: Изд-во Куб ГТУ, 2006. – 214 с.
48. Нортон, Р. Чему нас учат длительные полевые опыты? / Р. Нортон, Р. Перрис, Р. Армстронг // Питание растений, . – 2013. – № 2. – С. 6-10.
49. Одум Ю. Основы экологии. / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
50. Осипов, Г.А., Способ определения родового (видового) состава ассоциации микроорганизмов/ Г.А Осипов // Патент на изобретение №2086642 от 10.08.1997. – 12 с.
51. Патика, В. П. Агроекологічна оцінка мінеральних добрив та пестицидів. / В. П. Патика, Н. А. Макаренко, Л. І. Моклячук и др. – К.: Основа, 2005. – 300 с.
52. Пашкевич, Е. Б. Сравнение структуры микробного сообщества в ризосфере вико-овсяной смеси, ячменя и кукурузы на фоне минеральных удобрений / Е.Б. Пашкевич, Н.В. Верховцева, Е.В. Егорова, Н.В. Кузьмина// Материалы Всерос. науч.-практ. конф. «Физиология растений и экология на рубеже веков»: Тез. докл. (Ярославль, 26–28 мая 2003). — Великий Новгород, 2003. — С. 168–171.
53. Поддымкина, Л. М. Микробоценоз дерново-подзолистой почвы при бессменном выращивании культур и в севообороте / Л. М. Поддымкина // АГРО XXI. – 2010. – № 41699. – С. 38-40.
54. Полевые и лабораторные методы исследований физических свойств и режимов почв / Под ред. Е.В.Шеина. – М: Изд-во МГУ, 2001. – 200 с.
55. Практикум по агрохимии: Учеб. пособие. – 2-е изд., перераб. и доп. / Под ред. В.Г. Минеева. – М.: МГУ, 2001. – 689 с.
56. Проблемы аналитической химии. Т. II :Химический анализ в медицинской диагностике / под ред. Г. К. Будникова. М.: Наука, 2010. – 504 с.

57. Проворов, Н.А. Сравнительная генетика и эволюционная морфология симбиозов растений с микробами-азотфиксаторами и эндомикоризными грибами. / Н.А. Проворов, А.Ю. Борисов, И.А. Тихонович // Журнал общей биологии. – 2002. – № 63. – С. 451-472.
58. Прянишников Д.Н. Избранные труды, - М.: Колос, 1965, - Т. 3. - 639 с.
59. Реестр аттестатов длительных опытов с удобрениями и другими агрохимическими средствами Российской Федерации. Выпуск четвертый. - М.: ВНИИА, 2012. - 68 с.
60. Свистова, И. Д. Сукцессия микрофлоры чернозёма в очаге локального внесения удобрений / И. Д. Свистова, Л. Д. Стахурлова, А. П. Щербаков // Агрохимия. – 2003. – № 3. – С. 45-51.
61. Селиверстова, О.М. Изменение микробного сообщества серой лесной почвы под посевом злаковых культур при применении органических и минеральных удобрений / О.М. Селиверстова, Н.В. Верховцева, А.Л. Степанов, А.А. Корчагин // Агрохимия. – 2008. – № 8. – С. 1-9.
62. Селиверстова, О.М. Продуктивность агроценоза и микробное сообщество почв. Масс-спектрометрический анализ структуры микробоценоза / О.М. Селиверстова, Н.В. Верховцева. – LAP LAMBERT Academic Publishing., 2011. – 140 с.
63. Справочник агронома по сельскохозяйственной метеорологии / Под ред. И.Г. Грингода. Л.: Гидрометеиздат, 1986. – 191 с.
64. Стрижова, Ф.М. Биологические особенности и технология возделывания основных полевых культур в Алтайском крае. / Стрижова Ф.М., Царева Л.Е., Шевчук Н.И., Путилин Э.В., Ожогина Л.В. – Барнаул: Изд-во АГАУ, 2006. – 124 с.
65. Стулин, А. Ф. Влияние видов удобрений на урожайность кукурузы в условиях Воронежской области / А. Ф. Стулин// Кукуруза и сорго : научно-производственный журнал. - 2012. - N1. - С. 19-24.

66. Стулин, А. Ф. Влияние длительного применения удобрений в бессменном посеве кукурузы на ее продуктивность и вынос элементов питания на черноземе выщелоченном / А. Ф. Стулин // Агрохимия. - 2007. - N 1. - С. 25-30.
67. Стулин, А.Ф. *Zea mays* L в монокультуре и севообороте в условиях Центрального Черноземья / А.Ф.Стулин, А.А. Романычева, Н.В. Верховцева // Проблемы агрохимии и экологии. – 2014. – № 2. – С. 12-17.
68. Стулин, А.Ф., Золотарева Б.Н. Влияние 20-летнего применения удобрений на агрохимические свойства чернозема // Агрохимия. - 1988. – № 7. - С. 31-38.
69. Тихонович, И.А. Корневые выделения как важный фактор формирования наномолекулярных структур ризосферы / И.А. Тихонович, Л.В. Кравченко, А.И. Шапошников // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2011. – № 1. – С. 25-27.
70. Тихонович, И.А. Сельскохозяйственная микробиология как основа экологически устойчивого агропроизводства: фундаментальные и прикладные аспекты / И.А.Тихонович, Н.А. Проворов // Сельскохозяйственная биология. – 2011. – № 3. – С. 3-9.
71. Тихонович, И.А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего / И.А. Тихонович, Н. А. Проворов. – СПб.: Изд-во С-Пб. Ун-та, 2009. – 210 с.
72. Чекаленко, А.Ф. Пути повышения продуктивности бессменных посевов кукурузы в условиях южной части Центральной лесостепи УССР: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.01/ А.Ф. Чекаленко. – Каменец-Подольский, 1984.- 18 с.
73. Шапошников, А.И. Механизмы антагонистического действия бактерий на фитопатогенные грибы в ризосфере овощных культур: дис.... канд. биол. наук: 03. 00. 07 / А.И. Шапошников. – М.: РГБ, 2003. – 163 с.

74. Шевцова, Л.К. Гумусное состояние и азотный фонд основных типов почв при длительном применении удобрений: дис.... д.-ра биол. наук: 06.01.04/ Л.К. Шевцова. – Москва, 1988 – 460 с.
75. Шеин, Е.В. Агрофизика / Е.В. Шеин, В.М. Гончаров.— Ростов-на-Дону: Феникс, 2006. — 400 с.
76. Широких, И.Г. Изменение структуры ризосферного комплекса актиномицетов в онтогенезе озимой ржи / И.Г. Широких, О.В. Мерзаева, Г.М. Зенова // Почвоведение. – 2006. – № 6. – С. 721-725.
77. Шпаар, Д. Кукурудза / Д. Шпаар, В. Шлапунов, В. Щербаков, К. Ястер; под общ. ред. В.А. Щербакова. – Мн.: Беларуская навука, 1998. – 200 с.
78. Щербаков, А. П. Агроэкологический биомониторинг: влияние удобрений на структуру комплекса микромицетов чернозёма / А.П. Щербаков, И.Д. Свистова, Н. В. Малыгина // Вест. ВГУ. Сер. Химия, биология. – 2001. – № 2. – С. 168-171.
79. Alguacil, M.M. The impact of tillage practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in subtropical crops. / M.M. Alguacil, E. Lumini, A. Roldan, J.R. Salinas–Garcia, P. Bonfante, V. Bianciotto // Ecological Applications. – 2008. – № 18. – P. 527–536.
80. Arendas, T. Research promoting the sustainability of maize production in Martonvasar / T. Arendas, Z. Berzsenyi, P. Bonis // 60 Years of Hungarian Hybrid Maize. – 2013 Hungarian Science Festival, Hybrid Maize Conference. – 2013. – P. 17–21.
81. Bais, H.P. The role of root exudates in rhizosphere interactions wit plants and other organisms / H.P. Bais, L.W. Tiffany, G.P. Laura, S. Gilroy, J.M. Vivanco // Annual Review of Plant Biology. – 2006. – № 57. – P. 233–266.
82. Barber, S.A. Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach. / S.A. Barber. – N.Y., USA: John Wiley & Sons, 1995. – 414 p.

83. Barefoot, S. F. Process for inhibiting the growth of bacteria using bacteriocins produced by *Propionibacterium jensenii* strain ATCC 4872 / S. F. Barefoot, D. A. Grinstead // United State Patent. Patent Number 5,639,659. – 1997.
84. Bashan, Y. Proposal for the division of plant growth–promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol–PGPB (plant growth–promoting bacteria) and PGPB / Y. Bashan, G. Holguin // Soil Biology and Biochemistry. – 1998. – № 30. – P. 1225–1228.
85. Benz, M. Humic acid reduction by *Propionibacterium freudenreichii* and other fermenting bacteria / M. Benz, B. Schink, A. Brune // Applied and Environmental Microbiology. – 1998. – Vol. 64. – № 11. – P. 4507–4512.
86. Bevivino, A. Efficacy of Burkholderia cepacia MCI 7 in disease suppression and growth promotion of maize / A. Bevivino, C. Dalmastri, S. Tabacchioni, L. Chiarini // Biology and Fertility of Soils. – 2000. – Vol. 31. – № 3/4. – P. 225–231.
87. Bouhot, D. Etude de la fatigue des sols dans les aspergeraies et les pépinières d'asperge. / D. Bouhot // La fatigue des sols. Colloques INRA. – 1983. – № 17. – P. 61–64.
88. Bowen, G. D. The rhizosphere and its management to improve plant growth / G. D. Bowen, A. D. Rovira // Advances in Agronomy. – 1999. – № 66. – P. 1–102.
89. Capehart, T. Feed Outlook No. (FDS–14D) / T. Capehart, E. Allen, J. K. Bond // Economic Research Service, USDA. – April 2014. – P. 17.
90. Carson, J. K. Altering the mineral composition of soil causes shift in microbial community structure / J. K. Carson, D. Booney, D. B. Cleeson, N. Clipson // FEMS Microbiology Ecology. – 2007. – Vol. 61. – № 3. – P. 414–423.
91. Chauhan, P.S. Uncultured bacterial diversity in tropical maize (*Zea mays* L.) rhizosphere / P.S. Chauhan, V. Chaudhry, S. Mishra, C.S. Nautiyal // Journal of Basic Microbiology. – 2011. – № 51. – P. 15–32.

92. Chelius, M. K. The Diversity of Archaea and Bacteria in Association with the Roots of *Zea mays* L / M. K. Chelius, E. W. Triplett // *Microbial Ecology*. – 2001. – № 41(3). – P. 252–263.
93. Chelius, M. K. Immunolocalization of dinitrogenase reductase produced by *Klebsiella pneumoniae* in association with *Zea mays* L. / M. K. Chelius, E. W. Triplett // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2000. – № 66. – P. 783–787.
94. Collins, H.P. Soil carbon dynamics in corn-based agroecosystems: results from carbon-13 natural abundance / H.P. Collins, R.L. Blevins, L.G. Bundy // *Soil Science Society of America Journal*. – 1999. – № 63. – P. 584–591.
95. Cook, R. J. Advances in plant health management in the twentieth century / R. J. Cook // *Annual Review of Phytopathology*. – 2002. – № 38. – P. 95–116.
96. Daberkow, S. Comparing Continuous Corn and Corn–Soybean Cropping Systems / S. Daberkow, J. Payne, J. Schepers // *Western Economics Forum*, Spring 2008. – 2008. – 13 P.
97. Dalmastri, C. Soil type and maize cultivar affect the genetic diversity of maize root-associated *Burkholderia cepacia* populations. / C. Dalmastri, L. Chiarini, C. Cantale, A. Bevivino, S. Tabaccioni // *Microbial Ecology*. – 1999. – № 38. – P. 273–284.
98. De Leij, F.A.A.M. Characterization of phytosiderophore secretion under Fe-deficiency stress in *Festuca rubra* / F.A.A.M. De Leij, L.M. Whipps, J.M. Lynch // *Microbial Ecology*. – 1994. – № 27. – P. 81–97.
99. Di Cello, F. Biodiversity of a *Burkholderia cepacia* population isolated from the maize rhizosphere at different plant growth stages. / F. Di Cello, A. Bevivino, L. Chiarini, R. Fani, D. Paffetti, S. Tabacchioni, C. Dalmastri // *Applied and Environmental Microbiology*. – 1997. – № 63. – P. 4485–4493.

100. Egamberdieva, D. Colonization of *Mycobacterium phlei* in the rhizosphere of wheat grown under saline conditions / D. Egamberdieva // Turkish Journal of Biology. – 2012. – № 36. – P. 487–492.
101. El-Mehalawy, A.A. Influence of Maize Root Colonization by the Rhizosphere Actinomycetes and Yeast Fungi on Plant Growth and on the Biological Control of Late Wilt Disease / A.A. El-Mehalawy, N. M. Hassanein, H. M. Khater, E. A. Karam El-Din, Y. A. Youssef // International Journal Of Agriculture and Biology. – 2004. – Vol. 6. – № 4. – P. 599–605.
102. El-Tarabily, K.A. The potential for the biological control of cavity-spot disease of carrots, caused by *Pythium coloratum*, by streptomycete and non-streptomycete actinomycetes / El-Tarabily K.A., GEstJ Hardy, K. Sivasithamparam, A.M. Hussein, D.I. Kurtböke // New Phytologist. – 1997. – Vol.137. – P. 495–507.
103. Enwall, K. Activity and Composition of the Denitrifying Bacterial Community Respond Differently to Long-Term Fertilization / K. Enwall, L. Philippot, S. Hallin // Applied and Environmental Microbiology. – 2005. – № 71. – P. 8335–8343.
104. Flessa, H. Storage and stability of organic matter and fossil carbon in a Luvisol and Phaeozem with continuous maize cropping: A synthesis / H. Flessa, W. Amelung, M. Helfrich, G.L.B. Wiesenberger et al. // Journal of Plant Nutrition and Soil Science. – 2008. – № 171. – P. 36–51.
105. Francis A. The iripsacinae: an interdisciplinary review of maize (*Zea mays*) and its relatives / A. Francis. – Helsinki, 1990. – 51 p.
106. Fuchs, J. G. Evaluation of the causes of legume yield depression syndrome using an improved diagnostic tool / J. G. Fuchs, B. Thueriga, R. Brandhuber, C. Bruns, M. R. Finckh, A. Fließbach, P. Mäder, H. Schmid, W. Vogt-Kauf, K. Wilbois, T. Lucius // Applied Soil Ecology. – 2014. – № 79. – P. 26–36.

107. Gavito, M.E. Changes in mycorrhiza development in maize induced by crop management practices. / M.E. Gavito, M.H. Miller // *Plant Soil*. – 1998. – № 198. – P. 185–192.
108. Garbeva, P. Rhizosphere microbial community and its response to plant species and soil history / P. Garbeva, J. D. van Elsas, J. A. van Veen // *Plant Soil*. – 2008. – № 302. – P. 19–32.
109. Ganeshamurthy, A.N. Contribution of potassium from non-exchangeable sources in soil to crops / A.N. Ganeshamurthy, C.R. Biswas // *Journal of the Indian Society of Soil Science*. – 1985. – Vol. 33. – № 1. – P. 60–66.
110. Gentry, L.F. Identifying Factors Controlling the Continuous Corn Yield Penalty / L.F. Gentry, M.L. Ruffo, F.E. Below // *Agronomy Journal*. – 2013. – Vol. 105. – № 2. – P. 295–303.
111. Giorgi, A. Farmers Ditch Wheat to Chase the Corn Boom // *Businessweek*. 2014. – 18 августа [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.businessweek.com/articles/2014-08-18/corn-fuels-a-farmland-boom-in-the-northern-plains> (дата обращения: 02.09.2014).
112. Goel, R. Implication of *Arthrobacter* and *Enterobacter* species for polycarbonate degradation / R. Goel, M.G.H. Zaidi, R. Soni, K. Lata, Y. S. Shouche // *International Biodeterioration & Biodegradation*. – 2008. – Vol. 61. – № 2. – P. 167–172.
113. Gomes, N. C. M. Bacterial diversity of the rhizosphere of maize (*Zea mays*) grown in tropical soil studied by temperature gradient gel electrophoresis / N. C. M. Gomes, H. Heuer, J. Schonfeld, R. Costa, L. Mendonca-Hagler, K. Smalla // *Plant and Soil*. – 2001. – Vol. 232. – № 1–2. – P. 167–180.
114. Gomes, N.C.M. Dynamics of fungal communities in bulk and maize rhizosphere soil in the tropics. / N.C.M. Gomes, O. Fagbola, R. Costa, N.G. Rumjanek, A. Buchner, L. Mendona-Hagler, K. Smalla // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2003. – № 69. – P. 3758–3766.

115. Grayston, S.J. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. / S.J. Grayston, S. Wang, C.D. Campbell, A.C. Edwards // *Soil Biology & Biochemistry*. – 1998. – № 30. – P. 369–378.
116. Gregorich, E.G. Changes in soil carbon under long-term maize in monoculture and legume-based rotation / E.G. Gregorich, C.F. Drury, J.A. Baldock // *Canadian Journal of Soil Science*. – 2001. – № 81. – P. 21–31.
117. Gryndler, M. Organic fertilization changes the response of mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi and their sporulation to mineral NPK supply. / M. Gryndler, H. Hrselova, M. Vosatka, J. Votruba, J. Klir // *Folia Microbiology*. – 2001. – № 46. – P. 540–542.
118. Gyorffy, B. Crop rotation – diculture – monoculture. (Vetesforgo – vetesvaltas – monokultura.) / B. Gyorffy // *Agrartud. Kozl.* – 1975. – № 34. – P. 61–90.
119. Gyorffy, B. Effect of Crop Rotation and Fertilisation on Maize and Wheat Yields and Yield Stability in a Long-term Experiment / B. Gyorffy, Z. Berzsenyi, D.Q. Lap // *European Journal of Agronomy*. – 2000. – № 13. – P. 225–244.
120. Gyorffy, B. Fruchtfolge und Monokultur im Maisanbau / B. Gyorffy // *Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR*. – 1984. – Vol. 224. – № 1. – P. 119–123.
121. Hamel, C. Plant development in mycorrhizal field-grown mixture / C. Hamel, D. L. Smith // *Soil Biology & Biochemistry*. – 1991. – № 1. – P. 661–665.
122. Hamzah, A. Isolation and characterization of bacteria degrading sumandak and south angsi oils / A. Hamzah, A. Rabu, R. F. Hanim, R. Azmy, N. A. Yusoff // *Sains Malaysiana*. – 2010. – № 39(2). – P. 161–168.
123. Hijri, I. Communities of arbuscular mycorrhizal fungi in arable soils are not necessarily low in diversity. / I. Hijri, Z. Sýkorová, F. Oehl, K. Ineichen, P. Mäder, A. Wiemken, D. Redecker // *Molecular Ecology*. – 2006. – № 15. – P. 277–289.

124. Hipp, B.W. 35 years of farming systems research in the Texas Blackland / B. W. Hipp, B. J. Simpson. – Tex.: Texas Agricultural Experiment Station, Texas A & M University System, 1988. – 26 P.
125. Huang, C.J. Suppression of southern corn leaf blight by a plant growth–promoting rhizobacterium *Bacillus cereus* C1L / C.J. Huang, K.H. Yang, Y.H. Liu, Y.J. Lin, C.Y. Chen // *Annals of Applied Biology*. – 2010. – Vol. 157. – № 1. – P. 45–53.
126. Jandl, G. Origin and fate of soil lipids in a Phaeozem under rye and maize monoculture in Central Germany / G. Jandl, P. Leinweber, H. R. Schulten // *Biology and Fertility of Soils*. – 2007. – Vol. 43. – № 3. – P. 321–332.
127. Jefwa, J.M. Diversity of glomale mycorrhizal fungi in maize/sesbania intercrops and maize monocrop systems in southern Malawi. / J.M. Jefwa, R. Sinclair, J.A. Maghembe // *Agroforestry Systems*. – 2006. – № 67. – P. 107–114.
128. Jensen, A. The occurrence of vesicular–arbuscular mycorrhiza in barley and wheat grown in some Danish soils with different fertilizer treatments. / A. Jensen, I. Jakobsen // *Plant Soil*. – 1980. – № 55. – P. 403–414.
129. Jones, D.L. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition / D.L. Jones, A. Yjdge, Y. Kuzyakov // *New Phytologist*. – 2004. – Vol. 163. – P. 459–480.
130. Kapkiyai J.J. Soil organic matter and nutrient dynamics in a Kenyan nitisol under long–term fertilizer and organic input management / J.J. Kapkiyai, N.K. Karanja, J.N. Qureshi, P.C. Smithson, P.L. Woomer // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – № 31. – P. 1773–1782.
131. Khan, S. A. The Myth of Nitrogen Fertilization for Soil Carbon Sequestration / S. A. Khan, R. L. Mulvaney, T. R. Ellsworth, C. W. Boast // *Journal of Environmental Quality*. – 2007. – № 36. – P. 1821–1832.
132. Kimanya, M.E. Fumonisin exposure from freshly harvested and stored maize and its relationship with traditional agronomic practices in Rombo district, Tanzania / M.E. Kimanya, B. De Meulenaer, B. Tiisekwac, C. Ugulluma // *Food Additives & Contaminants*. – 2009. – Vol. 26. – № 8. – P. 1199–1208.

133. Kloepper, F. J. W. Plant growth-promoting rhizobacteria on radishes / F. J. W. Kloepper, M. N. Schroth // Proceedings of the 4th International Conference on Plant Pathogenic Bacteria (Station de Pathologie Vegetale et Phytobacteriologie, INRA, Angers, France). – 1978. – № 2. – P. 879–882.
134. Kristiansen, S.M. Natural ¹³C abundance and carbon storage in Danish soils under continuous silage maize / S.M. Kristiansen, E.M. Hansen, L.S. Jensen, B.T. Christensen // European Journal of Agronomy. – 2005. – № 22. – P. 107–117.
135. Kurle, J.E. Arbuscular mycorrhizal fungus spore populations respond to conversions between low-input and conventional management practices in a corn-soybean rotation. / J.E. Kurle, F.L. Pflieger // Agronomy Journal. – 1994. – № 86. – P. 467–475.
136. Kuske, C. R. Comparison of Soil Bacterial Communities in Rhizospheres of Three Plant Species and the Interspaces in an Arid Grassland / C.R. Kuske, L.O. Ticknor, M. E. Miller, J. M. Dunbar, J.A. Davis, S. M. Barns, J. Belnap // Applied and Environmental Microbiology. – 2002. – Vol. 68. – № 4. – P. 1854–1863.
137. Lal, R. Long-term tillage and maize monoculture effects on a tropical Alfisol in western Nigeria. II. Soil chemical properties / R. Lal // Soil and Tillage Research. – 1997. – Vol. 42. – № 3. – P. 161–174.
138. Lalande, R. Soil microbial biomass and enzyme activity following liquid hog manure application in a long-term field trial / R. Lalande, B. Gagnon, R. R. Simard, D. Côté // Canadian Journal of Soil Science. – 2000. – № 80(2). – P. 263–269.
139. Le Floch, D. La monoculture du maïs est-elle possible. Contraintes et limites de la monoculture du maïs grain ou ensilage en France / D. Le Floch // Les relations cerealieri intensives. – 1986. – P. 365–390.
140. Lee, S.H. Members of the phylum Acidobacteria are dominant and metabolically active in rhizosphere soil. / S.H. Lee, J.O. Ka, J.C. Cho // FEMS Microbiology Letters. – 2008. – № 285. – P. 2263–2269.

141. Li, C.S. Modeling carbon biogeochemistry in agricultural soils / C.S. Li, S. Frolking, R. Harriss // *Global Biogeochemical Cycles*. – 1994. – № 8. – P. 237–254.
142. Li, L.F. Differences of arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community between a cultivated land, an old field, and a never-cultivated field in a hot and arid ecosystem of southwest China. / L.F. Li, T. Li, Z.W. Zhao // *Mycorrhiza*. – 2007. – № 17. – P. 655–665.
143. Li, F. Changes in Soil Microbial Biomass and Bacterial Community in a Long-term Fertilization Experiment During the Growth of Maize / F. Li, W. Liang, X. Zhang, Y. Jiang, J. Wang // *Advances in Environmental Biology*. – 2008. – № 2(1). – P. 1–8.
144. Liao, M. Implication of *Arthrobacter* and *Enterobacter* species for polycarbonate degradation / M. Liao, X. Xie, A. Subhan, S. Klose // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2002. – Vol. 12. – № 3. – P. 219–228.
145. Lind, H. Antifungal properties of dairy propionibacteria. Doctoral thesis // Uppsala : Sveriges lantbruksuniversitet, Acta Universitatis agriculture Sueciae. – 2010. – 44 p.
146. Liu, A. Acquisition of Cu, Zn, Mn and Fe by mycorrhizal maize (*Zea mays* L.) grown in soil at different P and micronutrient levels / A. Liu, C. Hamel, R.I. Hamilton, B.L. Ma, D.L. Smith // *Mycorrhiza*. – 2000. – Vol. 9. – № 6. – P. 331–336.
147. Lynch, J.M. Substrate flow in the rhizosphere / J.M. Lynch, J.M. Whipps // *Plant and Soil*. – 1990. – № 129. – P. 1–10.
148. Lynch, J.M. *The Rhizosphere* / J.M. Lynch. – John Wiley and Sons Ltd, 1990.
149. Ma, J.F. Characterization of phytosiderophore secretion under Fe deficiency stress in *Festuca rubra* / J.F. Ma, H. Ueno, D. Ueno, A.D. Rombola, T. Iwashita // *Plant and Soil*. – 2003. – № 256. – P. 131–137.

150. Mader, P. "Arbuscular mycorrhizae in a long-term field trial comparing low-input (organic, biological) and high-input (conventional) farming systems in a crop rotation. / P. Mader, S. Edenhofer, T. Boller, A. Wiemken, U. Niggli // *Biology and Fertility of Soils*. – 2000. – № 31. – P. 150–156.
151. Mader, P. Soil fertility and biodiversity in organic farming. / P. Mader, A. Fliessbach, D. Dubois, L. Gunst, P. Fried, U. Niggli // *Science*. – 2002. – № 296. – P. 1694–1697.
152. Marschner, H. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. / H. Marschner, B. Dell // *Plant Soil*. – 1994. – № 159. – P. 89–102.
153. Mathimaran, N. *Glomus intraradices* dominates arbuscular mycorrhizal communities in a heavy textured agricultural soil. / N. Mathimaran, R. Ruh, P. Vulloud, E. Frossard, J. Jansa // *Mycorrhiza*. – 2005. – № 16. – P. 61–66.
154. Mathimaran, N. Impact of agricultural management on arbuscular mycorrhizal fungal communities in Kenyan ferralsol. / N. Mathimaran, R. Ruh, B. Jama, L. Verchot, E. Frossard, J. Jansa // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. – 2007. – № 119. – P. 22–32.
155. McGonigle, T.P. Effect of degree of soil disturbance on mycorrhizal colonization and phosphorus absorption by maize in growth chamber and field experiments. / T.P. McGonigle, D.G. Evans, M.H. Miller // *New Phytologist*. – 1990. – № 116. – P. 629–636.
156. McNear Jr, D.H. The Rhizosphere. – Roots, Soil and Everything In Between / D.H. McNear Jr. // *Nature Education Knowledge*. – 2013. – № 4(3). – P. 1.
157. Merbach, W. Long-term field experiments. – museum relics or scientific challenge? / W. Merbach, A. Deubel // *Plant, Soil and Environment*. – 2008. – № 5. – P. 219–226.
158. Merbach, W. The Long-Term Fertilization Trials in Halle (Saale): A Tool for Sustainable and Environmentally Compatible Land Management. – Contributions

- of Plant Nutrition Science in Halle 13 / W. Merbach, A. Deubel. – Wiesbaden : Deutscher Universitäts-Verlag, 2007. – 199 p.
159. Miles, R. The Sanborn Field Experiment: Implications for Long-Term Soil Organic Carbon Levels / R. Miles, J. Brown // *Agronomy Journal*. – 2011. – Vol. 103. – № 1. – P. 268–278.
 160. Miller, H. J. Variation and composition of bacterial populations in the rhizospheres of maize, wheat, and grass cultivars. / H. J. Miller, G. Henken, Van Veen J. A. // *Canadian Journal of Microbiology*. – 1989. – № 35. – P. 656–660.
 161. Mrkovacki, N. Dynamics of the number of microorganisms and dehydrogenase activity in the rhizosphere of maize in long-term monoculture / N. Mrkovacki, I. Đalovic, Đ. Jockovic // *Journal of Agricultural Science*. – 2012. – № 44(2). – P. 192–197.
 162. Na Bhadalung, N. Effects of long-term NP-fertilization on abundance and diversity of arbuscular mycorrhizal fungi under a maize cropping system / N. Na Bhadalung, A. Suwanarit, B. Dell, O. Nopamornbodi, A. Thamchaipenet, J. Rungchuang // *Plant and Soil*. – 2005. – Vol. 270. – № 1. – P. 371–382.
 163. Narwal, S. S. Role of allelopathy in crop production / S. S. Narwal, R. Palaniraj, S. C. Sati // *Herbologia*. – 2005. – Vol. 6. – № 2. – P. 1–66.
 164. Nevens, F. Crop rotation versus monoculture; yield, N yield and ear fraction of silage maize at different levels of mineral N fertilization / F. Nevens, D. Reheul // *Netherlands Journal of Agricultural Science*. – 2001. – № 49. – P. 405–425.
 165. Odell, R. T. The Morrow plots : a century of learning / R. T. Odell. – Urbana, Ill. – Agricultural Experiment Station, College of Agriculture, University of Illinois at Urbana-Champaign., 1982. – 22 p.
 166. Oehl, F. Impact of land use intensity on the species diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in agroecosystems of central Europe. / F. Oehl, E. Sieverding, K. Ineichen, P. Mader, T. Boller, A. Wiemken // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2003. – № 69. – P. 2816–2824.

167. Oehl, F. Impact of long-term conventional and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. / F. Oehl, E. Sieverding, K. Ineichen, P. Mader, D. Dubois, T. Boller, A. Wiemken // *Oecologia*. – 2004. – № 138. – P. 574–583.
168. Oliveira, C.A. Assessment of the mycorrhizal community in the rhizosphere of maize (*Zea mays* L.) genotypes contrasting for phosphorus efficiency in the acid savannas of Brazil using denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE). / C.A. Oliveira, N.M.H. Sa, E.A. Gomes, I.E. Marriell, M.R. Scotti, C.T. Guimaraes, R.E. Schaffert, V.M.C. Alves // *Applied Soil Ecology*. – 2009. – № 41. – P. 249–258.
169. Parke, J.L. Diversity of the Burkholderia cepacia complex and implications for risk assessment of biological control strains / J.L. Parke, D. Gurian-Sherman // *Annual Review of Phytopathology*. – 2001. – № 39. – P. 225–258.
170. Peiffer, J.A. Diversity and heritability of the maize rhizosphere microbiome under field conditions / J.A. Peiffer, A. Spor, O. Koren et al.. // *PNAS*. – 2013. – Vol. 110. – № 16. – P. 6548–6553.
171. Picard C. Frequency and biodiversity of 2,4-diacetylphloroglucinol-producing bacteria isolated from the maize rhizosphere at different stages of plant growth. / C. Picard, F. Di Cello, M. Ventura, R. Fani, A. Guckert // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2000. – № 66. – P. 948–955.
172. Pierzynski, G. M. Crop, Soil, and Management Effects on Phosphorus Soil Test Levels: A Review / G. M. Pierzynski, T. J. Logan // *Journal of Production Agriculture*. – 1993. – Vol. 6. – № 4. – P. 513–520.
173. Plénet, D. Évolution à long terme du statut carboné du sol en monoculture non irriguée du maïs (*Zea mays* L) / D. Plénet, E. Lubet, C. Juste // *Agronomie*. – 1993. – № 13. – P. 685–698.
174. Plourde, J. Evidence of increased monoculture cropping in the Central United States. / J. Plourde, B. Pijanowski, B. Pekin // *Agriculture, Environment and Ecosystems*. – 2013. – № 165. – P. 50–59.

175. Price, A.E. Corn Monoculture: No Friend of Biodiversity / A.E. Price // Journalism & Mass Communications: Student Media. – 2008. – № 16. – P. 42–45.
176. Puget, P. Stock and distribution of total and corn-derived soil organic carbon in aggregate and primary particle fractions for different land use and soil management practices / P. Puget, R. Lal, C. Izaurrealde, M. Post, L. Owens // Soil Science Society of America Journal. – 2005. – № 170. – P. 256–279.
177. Puget, P. Total and young organic matter distributions in silty cultivated aggregates of soils / P. Puget, C. Chenu, J. Balesdent // European Journal of Soil Science. – 1995. – № 46. – P. 449–459.
178. Punja, Z.K. Comparative efficacy of bacteria, fungi and yeasts as biological control agents for diseases of vegetable crops / Z.K. Punja // Canadian Journal of Plant Pathology. – 1997. – № 19. – P. 315–323.
179. Riley I.T. Isolation and characterization of *Clavibacter tritici* associated with *Anguina tritici* in wheat from Western Australia. / I.T. Riley, T.B. Reardon // Plant Pathology. – 1995. – № 44. – P. 805–810.
180. Rinaudo, V. Mycorrhizal fungi suppress aggressive agricultural weeds. / V. Rinaudo, P. Bàrberi, M. Giovannetti, M.G. van der Heijden // Plant Soil. – 2010. – № 333. – P. 7–20.
181. Robinson, C.A. Cropping system and nitrogen effects on Mollisol organic carbon / C.A. Robinson, R.M. Cruse, M. Ghaffarzadeh // Soil Science Society of America Journal. – 1996. – № 60. – P. 264–269.
182. Rosenblueth, M. Bacterial endophytes and their interactions with hosts. / M. Rosenblueth, E. Martinez. – Romero // Molecular Plant–Microbe Interactions. – 2006. – № 19. – P. 827–837.
183. Rosenblueth, M. Environmental Mycobacteria: A Threat to Human Health? / M. Rosenblueth, J.C. Martinez–Romero, M. Reyes–Prieto, M.A. Rogel, E. Martinez–Romero // Dna and cell biology. – 2011. – Vol. 30. – № 9. – P. 633–640.

184. Ryan, R.P. Bacterial endophytes: recent developments and applications. / R.P. Ryan, K. Germaine, A. Franks // FEMS Microbiology Letters. – 2008. – № 278. – P. 1–9.
185. Sanchez–Contreras, M. Quorum–sensing regulation in rhizobia and its role in symbiotic interactions with legumes. / M. Sanchez–Contreras, W.D. Bauer, M. Gao // Philosophical Transactions of the Royal Society B. – 2007. – № 362. – P. 1149–1163.
186. Sanon, A. Comparison of Soil Bacterial Communities in Rhizospheres of Three Plant Species and the Interspaces in an Arid Grassland / A. Sanon, Z.N. Andrianjaka, Y. Prin et al. // Plant and Soil. – 2009. – Vol. 321. – № 1–2. – P. 259–278.
187. Sapers, G.M. The Produce Contamination Problem: Causes and Solutions / G.M. Sapers, E. Solomon, K.R. Matthews. – Academic Press, 2009. – 496 P.
188. Sarwar, M. Biofumigation potential of brassicas. III. In vitro toxicity of isothiocyanates to soil–borne fungal pathogens / M. Sarwar, J. A. Kirkegaard, P. T. W. Wong, J. M. Desmarchelier // Plant and Soil. – 1998. – № 201. – P. 103–112.
189. Sasvari, Z. The community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of maize grown in a 50–year monoculture / Z. Sasvari, L. Hornok, K. Posta // Biology and Fertility of Soils. – 2011. – Vol. 47. – № 2. – P. 167–176.
190. Schmalenberger, A. Bacterial community composition in the rhizosphere of a transgenic, herbicide–resistant maize (*Zea mays*) and comparison to its non–transgenic cultivar Bosphore. / A. Schmalenberger, C.C. Tebbe // FEMS Microbiology Ecology. – 2002. – № 40. – P. 29–37.
191. Seldin, L. Comparison of *Paenibacillus azotofixans* strains isolated from rhizoplane, rhizosphere, and non–root–associated soil from maize planted in two different Brazilian soils. / L. Seldin, A. S. Rosado, D. W. Da Cruz, A. Nobrega, J. D. Van Elsas, E. Paiva // Applied and Environmental Microbiology. – 2000. – № 64. – P. 3860–3868.

192. Šeremešić, S. Maize (*Zea mays* L.) yield stability dependence on crop rotation, fertilization and climatic conditions in a long-term experiment on Haplic Chernozem. / S. Šeremešić, I. Đalović, D. Milošev, Đ. Jocković, B. Pejić // *Žemdirbystė (Agriculture)*. – 2013. – Vol. 100. – № 2. – P. 137–142.
193. Shenk, S. Broad antifungal activity of beta-isoxazolinonyl-alanine, a nonprotein amino-acid from roots of pea (*Pisum sativum* L.) seedlings / S. Shenk, F. Lambein, D. Werner // *Biology and Fertility of Soils*. – 1991. – № 11. – P. 203–209.
194. Simic, M. Effects of fertilising systems on maize production in longterm monoculture / M. Simic, V. Dragicevic, I. Spasojevic, D. Kovacevic, M. Brankov, Z. Jovanovic // *IV International Symposium "Agrosym 2013"*. – 2013. – P. 153–160.
195. Smith, S.E. Mycorrhizal symbiosis. / S.E. Smith, D.J. Read. – London, 2008. – 800 P.
196. Söderberg, K. The microbial community in the rhizosphere determined by community-level physiological profiles (CLPP) and direct soil- and cfu-PLFA techniques / K. Söderberg, A. Probanza A. Jumpponen, E. Bååth // *Applied Soil Ecology*. – 2004. – № 25(2). – P. 135–145.
197. Stojanovic, M. Rezultati ispitivanja uticaja dubrenja na prinose pšenice 1 kukuruza u dugotrajnoj monoculture / M. Stojanovic // *Agrohemija*. – 1985. – № 3. – P. 173–181.
198. Sylvia, D.M. Fundamentals and applications of arbuscular mycorrhizae: A "biofertilizer" perspective / D.M. Sylvia // *Soil Fertility, Biology, and Plant Nutrition Interrelationships*. – 1999. – P. 705–723.
199. Tian, H. Spatio-temporal dynamics of an indigenous arbuscular mycorrhizal fungal community in an intensively managed maize agroecosystem in North China/ H. Tian, R.A. Drijber, X.S. Niu, J.L. Zhang, X.L. Li // *Applied Soil Ecology*. – 2011. – Vol. 47. – № 3. – P. 141–152.

200. Theuri, S. Laccases: toward disentangling their diversity and functions in relation to soil organic matter cycling. / S. Theuri, F. Buscot // *Biology and Fertility of Soils*. – 2010. – № 46. – P. 215–226.
201. Timonen, S. Mycorrhizosphere concept / S. Timonen, P. Marschner // *Soil Biology*. – 2006. – № 7. – P. 155–172.
202. Toljander, J.F. Community analysis of arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria in the maize mycorrhizosphere in a long-term fertilization trial / J.F. Toljander, J.C. Santos-González, A. Tehler, R.D. Finlay // *FEMS Microbiol Ecol*. – 2008. – № 65(2). – P. 323–338.
203. van Loon, L.C. Induced resistance in plants and the role of pathogenesis-related proteins / L.C. van Loon // *European Journal of Plant Pathology*. – 1997. – № 103. – P. 753–765.
204. Vanotti, M.B. Nitrogen fertilizer and legume-cereal rotation effects on soil productivity and organic matter dynamics in Wisconsin / M.B. Vanotti, L.G. Bundy, A.E. Peterson. In E.A. Paul et al. (ed.). – CRC Press, Boca Raton, FL., 1997. – P. 105–119
205. Varvel, G.E. Soil organic carbon changes in diversified rotations of the western Corn Belt / G.E. Varvel // *Soil Science Society of America Journal*. – 2006. – № 70. – P. 426–433.
206. Vejsadova, H. Influence of bacteria on growth and phosphorus nutrition of mycorrhizal corn / H. Vejsadova, V. Catska, H. Heselova, M. Gryndler // *Journal of Plant Nutrition*. – 1993. – Vol. 16. – № 9. – P. 1857–1866.
207. Vestberg, M. Mycotrophy of crops in rotation and soil amendment with peat influence the abundance and effectiveness of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi in field soil. / M. Vestberg, K. Saari, S. Kukkonen, T. Hurme // *Mycorrhiza*. – 2005. – № 15. – P. 447–458.

208. Videnovic, Z. Effect of long term crop rotation and fertilizer application on maize productivity / Z. Videnovic, Z. Jovanovic, M., Srdic, J. Srdic, V. Dragicevic, I. Spasojevic // *European Journal of Soil Science*. – 2013. – № 18(2). – P. 233–237.
209. Vyn T.J. Making the best of corn–corn monoculture in the Eastern Corn–Belt // *Indiana Crop Adviser Conference Proceedings*. – [Электронный ресурс]. – Indianapolis. – IN. – 2006. – URL: <http://www.agry.purdue.edu/cca/2006/pdf/vyn.pdf> (дата обращения: 02.09.2014)
210. Wang, Y.Y. Diversity and infectivity of arbuscular mycorrhizal fungi in agricultural soils of the Sichuan Province of mainland China. / Y.Y. Wang, M. Vestberg, C. Walker, T. Hurme, X. Zhang, K. Lindstrom // *Mycorrhiza*. – 2008. – № 18. – P. 59–68.
211. Whipps J.M. Developments in the biological control of soil–borne plant pathogens / J.M. Whipps // *Advances in Botanical Research*. – 1997. – № 26. – P. 129–134.
212. Wilhelm, W. Corn Stover to Sustain Soil Organic Carbon Further Constrains Biomass Supply / W. Wilhelm, J. Johnson, D. Karlen, D. Lightle // *Agronomy Journal*. – 2007. – Vol. 99. – № 6. – P. 1665–1667.
213. Wilts, A. R. Long–term corn residue effects: Harvest alternatives, soil carbon turnover, and root–derived carbon / A. R. Wilts, D. C. Reicosky, R. R. Allmaras, C. E. Clapp. // *Soil Science Society of America Journal*. – 2005. – № 68. – P. 1342–1351.
214. Wolcott, R. Analyzing the challenge ahead of us / R. Wolcott // *EPA Journal*. – 1988. – № 14(3). – P. 31–34.
215. World Agricultural Supply and Demand Estimates (WASDE–530) // USDA: Washington, DC; June, 2014. – 40 c
216. Xie, H. Isolation and characterization of mutants of the plant growth promoting rhizobacterium *Pseudomonas putida* GR12–2 that overproduce indoleacetic acid. /

- H. Xie, J.J. Pasternak, B.R. Glick // *Current Microbiology*. – 1996. – № 32. – P. 67–71.
217. Yang, X.M. Long-Term Effects of Fertilization on Soil Organic Carbon Changes in Continuous Corn of Northeast China: RothC Model Simulations / X.M. Yang, X.P. Zhang, H.J. Fang, P. Zhu, J. Ren, L.C. Wang // *Environmental Management*. – 2003. – Vol. 32. – № 4. – P. 459–465.
218. Zhang, T.Q. Changes of Soil Phosphorous Fractions under Long-Term Corn Monoculture / T.Q. Zhang, A.F. MacKenzie // *Soil Science Society of America Journal*. – 1997. – Vol. 61. – № 2. – P. 485–493.
219. Zhang, Z.Y. Effects of continuous cropping on bacterial community diversity in rhizosphere soil of *Rehmannia glutinosa* / Z. Y. Zhang, H. Chen, Y. H. Yang, T. Chen, R. Y. Lin, X. J. Chen, W. X. Lin // *The Journal of Applied Ecology*. – 2010. – № 21(11). – P. 2843–2848.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица П1

Группы сканируемых ионов, маркеров и соответствующих микроорганизмов
(Проблемы аналитической химии, 2010)

Группа	Начало, мин	Ионы	Вещества	Микроорганизмы
1	3,0 мин Перед C10	87,1 175,2 243,3 75,1 90,1	общий ЖК от C10- до C16:Δ11 3h12, 3h13, hi13 2h12 i,a15a, Жирные альдегиды C13CD ₃	<i>Rhodococcus terrae</i> , <i>Propionibacterium</i> , <i>Arthrobacter</i> , <i>Clostridium</i> , <i>Methylococcus</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Peptostreptococcus</i> spp., <i>Nocardia carnea</i> , <i>Nocardiosis</i> , <i>Pseudonocardia</i> , АМ-грибы и др., <i>Cyanobacteria</i> <i>Pseudomonas putida</i> , <i>Pseudomonas vesicularis</i> , <i>Bacteroides hypermegas</i> , <i>Xanthomonas</i> , <i>FeRed</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i> <i>Propionibacterium</i> , <i>Eubacterium</i> spp., <i>Butyrivibrio</i> spp. Дейтеротридекановая кислота, внутренний стандарт
2	12,3 мин После C16:1	271,2 175,2 315,3 75,1	2h14 3h14 3hi14 Жирные альдегиды	<i>Sphingomonas capsulata</i> <i>Aeromonas hydrophila</i> <i>Enterobacteriaceae</i> <i>Eubacterium lentum</i>
3	12,8 мин После 3h14	87,1 285,2 250,2 298,3 175,2 75,1	i,a,n17:0; 10Me16 10Me17; 18:1 Δ11 18:2 2h15, 2hi15 17сус, i17:1 и 17:1 i18 3h общий Жирные альдегиды	<i>Corynebacterium</i> , <i>Propionibacterium</i> , <i>Rhodococcus equi</i> , <i>Lactobacillus</i> , <i>Corynebacterium</i> sp., <i>Actinomadura roseola</i> , <i>Nitrobacter</i> , сапротрофные грибы <i>Sphingomonas adgesiva</i> , <i>Sphingobacterium spiritovorum</i> <i>Enterobacteriaceae</i> , <i>Desulfovibrio</i> , <i>Mycobacterium</i> <i>Clostridium difficile</i> <i>Cytophaga</i> , <i>Bacteroides ruminicola</i> <i>Eubacterium</i> spp., <i>Acetobacterium</i> , <i>Propionibacterium freudenreichii</i>
4	15,0 мин После 18:1Δ11	273,3 87,1 75,1 399,3 175,1 312,3 383,3	10h18 ЖК (общий) i20, 20:1d11, 10h16 Жирные альдегиды hi20, h20 3h16, 3h17, h16 10Me18:1 2h22	<i>Clostridium perfringens</i> <i>Bacillus subtilis</i> , <i>Caulobacter</i> , <i>Agrobacterium radiobacter</i> , <i>Actinomyces</i> , <i>Glomus etunicatum</i> , <i>Gigaspora albida</i> (<i>gigantea</i> , <i>rosea</i>), дрожжи <i>Bifidobacterium</i> <i>Chlamidia</i> <i>Acetobacter</i> , <i>Bacteroides fragilis</i> , <i>WolInella</i> - <i>Acholeplasma</i> - <i>Roseomonas</i> - <i>Burkholderia</i> <i>Mycobacterium</i> Микроскопические грибы, <i>Riemirella</i>
5	23,0 мин После h22	411,3 370,3 363,3 343,3 396,3	2h24 Копростанол Эргостерол Кампестерол β-ситостерол	Микроскопические грибы <i>Eubacterium</i> spp. Микроскопические грибы Микроскопические грибы Растения

Агрохимические свойства почвы
метод Варда
Евклидово расстояние

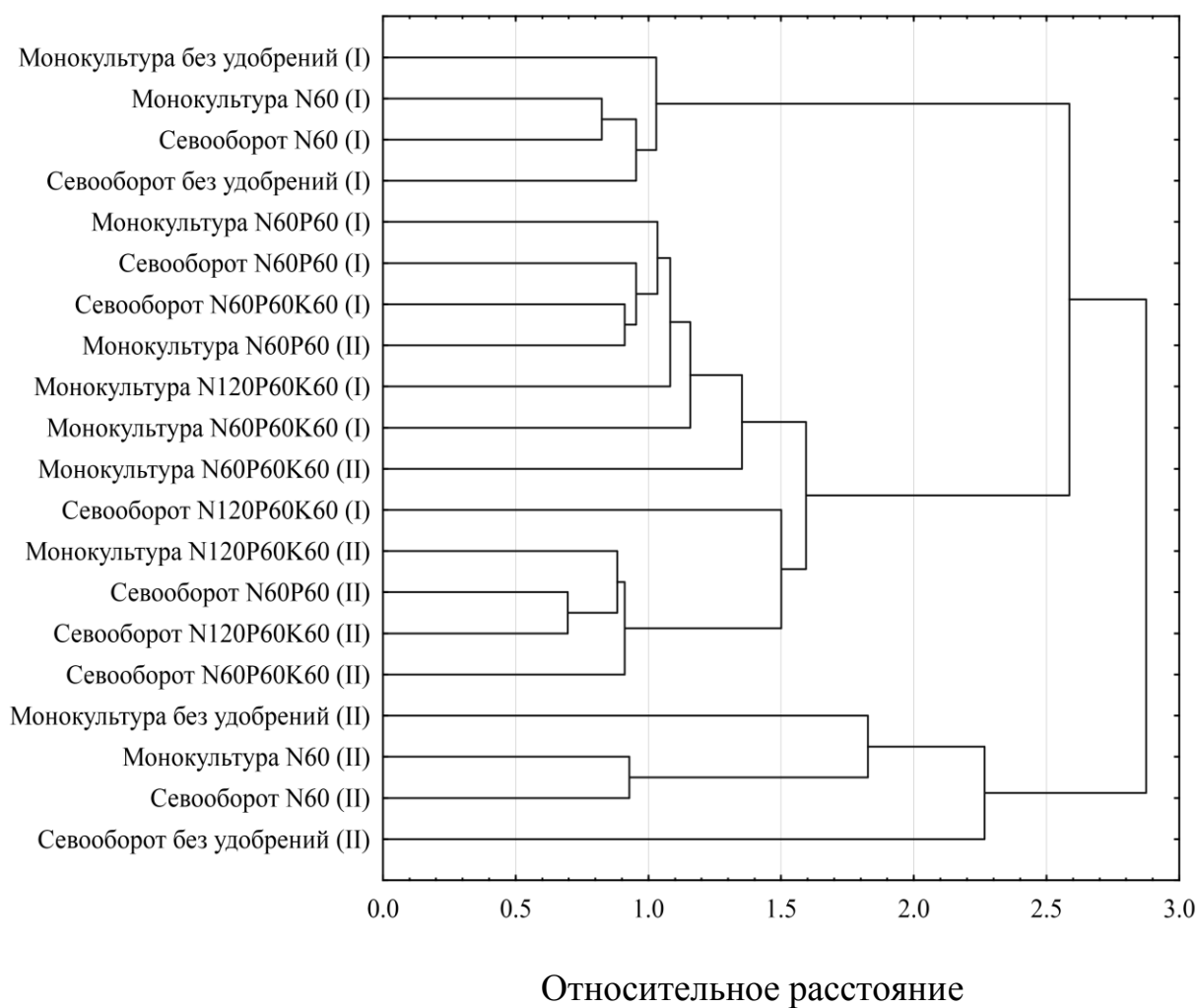


Рис. П. 1. Дендрограммы сходства вариантов, май (I) и сентябрь(II) 2012 – 2013 гг.

Таблица П2.

Видовой состав микробного комплекса и численность микроорганизмов под *Zea mays* L. после вико-овса (*Vicia sativa*- *Avena sativa*) и черного пара в мае (I) и в сентябре (II) по данным ГХ-МС

Микроорганизмы			Год, численность микроорганизмов, $\times 10^6$ кл/г							
			Севооборот				Пар			
			(I) 2012	(II) 2012	(I) 2013	(II) 2013	(I) 2012	(II) 2012	(I) 2013	(II) 2013
PROTEOBACTERIA	1	<i>Acetobacter</i> sp.	0,70	1,41	0,44	0,36	0,15	0,29	1,07	0,28
	2	<i>Aeromonas hydrophila</i>	0,00	0,74	0,39	0,00	0,00	0,26	0,91	0,00
	3	<i>Agrobacterium radiobacter</i>	0,44	0,27	0,00	0,20	0,36	0,02	0,08	0,31
	4	<i>Caulobacter</i> sp.	0,18	0,54	0,49	0,56	1,10	0,43	0,85	0,72
	5	<i>Desulfovibrio</i> sp.	0,35	0,45	0,47	0,66	0,00	0,18	0,99	0,30
	6	<i>Methylococcus</i> sp.	0,00	0,22	0,05	0,61	0,10	0,38	0,59	0,19
	7	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	0,76	0,98	0,81	0,78	0,91	0,17	0,73	0,48
	8	<i>Pseudomonas putida</i>	0,13	0,45	0,32	0,25	0,44	0,12	0,43	0,19
	9	<i>Pseudomonas vesicularis</i>	0,05	0,17	0,01	0,00	0,47	0,03	0,08	0,01
	10	<i>Sphingomonas adgesiva</i>	0,51	0,56	0,26	0,30	0,73	0,08	0,20	0,20
	11	<i>Sphingomonas capsulata</i>	0,68	0,67	0,36	0,39	1,03	0,09	0,31	0,23
	12	<i>Xanthomonas</i> sp.	0,18	0,40	0,23	0,15	0,65	0,10	0,32	0,11
	13	WARB*	0,08	0,25	0,16	0,08	0,64	0,07	0,28	0,03
	14	FeRed	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,01	0,03	0,00
	15	<i>Nitrobacter</i> sp.	0,46	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00
	16	<i>Enterobacteriaceae</i>	0,66	0,29	0,19	0,30	0,29	0,00	0,00	0,27
		Общее количество	5,18	7,51	4,18	4,66	11,87	2,23	6,85	3,32
ACTINOBACTERIA	17	<i>Actinomadura roseola</i>	0,52	0,51	0,34	0,37	0,63	0,02	0,47	0,38
	18	<i>Bifidobacterium</i> sp.	0,01	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,01
	19	<i>Corynebacterium</i> sp.	0,42	0,06	0,12	0,10	0,73	0,03	0,39	0,15
	20	<i>Nocardiosis</i> sp.	0,20	0,16	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00
	21	<i>Mycobacterium</i> sp.	5,00	9,20	4,60	4,89	11,81	0,57	0,00	4,84
	22	<i>Propionibacterium</i> sp.	0,67	0,27	0,68	0,68	0,66	0,25	0,64	0,99
	23	<i>Propionibacterium jensenii</i>	2,14	2,48	0,88	1,04	2,37	0,43	1,14	1,01
	24	<i>Propionibacterium freudenreichii</i>	0,59	2,47	1,26	0,71	0,00	0,11	0,62	1,93
	25	<i>Pseudonocardia</i> sp.	0,11	0,22	0,36	0,00	0,22	0,00	0,32	0,28
	26	<i>Rhodococcus equi</i>	0,73	0,50	0,26	0,25	0,39	0,10	0,76	0,37
	27	<i>Rhodococcus terrae</i>	0,00	0,93	1,63	0,99	0,00	0,45	0,22	0,92
	28	<i>Nocardia carnea</i>	0,00	0,00	0,00	0,08	0,19	0,00	0,18	0,00
	29	<i>Arthrobacter</i> sp.	1,64	0,95	0,86	0,76	1,65	0,23	1,13	0,75
		Общее количество	12,03	17,76	10,99	9,87	18,84	2,20	5,87	11,64
FIRMICUTES	30	<i>Acetobacterium</i> sp.	0,18	0,00	0,00	0,00	0,41	0,00	0,10	0,00
	31	<i>Bacillus subtilis</i>	0,24	0,40	0,26	0,20	0,51	0,13	0,44	0,39
	32	<i>Bacillus</i> sp.	0,38	0,59	0,39	0,40	0,93	0,16	0,44	0,41
	33	<i>Butyrivibrio</i> 1-4-11	0,00	1,39	0,91	0,68	0,00	0,53	0,00	0,83
	34	<i>Butyrivibrio</i> 7S-14-3	0,00	1,17	0,28	0,23	0,00	0,21	0,67	0,42
	35	<i>Eubacterium</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	36	<i>Eubacterium lentum</i>	0,10	0,28	0,09	0,08	0,17	0,21	0,14	0,13
	37	<i>Clostridium pasteurianum</i>	0,00	0,22	0,05	0,61	0,10	0,38	0,59	0,19
	38	<i>Clostridium perfringens</i>	0,01	0,01	0,01	0,01	0,04	0,00	0,01	0,01
	39	<i>Butyrivibrio</i> 1-2-13	0,19	0,00	0,00	0,00	0,44	0,00	0,09	0,00
		Общее количество	1,10	4,05	1,99	2,20	2,60	1,63	2,49	2,38

BACTEROIDETES	Таблица П2 (продолжение)									
			Севооборот				Пар			
			(I) 2012	(II) 2012	(I) 2013	(II) 2013	(I) 2012	(II) 2012	(I) 2013	(II) 2013
	40	<i>Bacteroides hypermegas</i>	0,04	0,03	0,01	0,01	0,05	0,00	0,01	0,01
	41	<i>Bacteroides ruminicola</i>	0,07	0,18	0,04	0,06	0,38	0,01	0,08	0,03
	42	<i>Cytophaga</i> sp.	0,06	0,20	0,08	0,03	0,45	0,04	0,16	0,02
	43	<i>Riemirella</i> sp.	0,00	0,30	0,00	0,00	0,00	0,04	0,16	0,00
	44	<i>Sphingobacterium spiritovorum</i>	0,30	0,36	0,27	0,28	0,38	0,05	0,20	0,19
	Общее количество	0,47	1,07	0,39	0,39	1,27	0,15	0,60	0,25	
	Суммарное количество	18,79	30,39	17,55	17,12	29,58	6,20	15,80	17,59	

Таблица ПЗ.

Видовой состав микробного комплекса и численность микроорганизмов под монокультурой *Zea mays* L. в мае (I) и в сентябре (II) 2012 г. по данным ГХ-МС

Микроорганизмы			Год, численность микроорганизмов, $\times 10^6$ кл/г							
			2012(I)				2012(II)			
			N	NP	NPK	N120PK	N	NP	NPK	N120PK
PROTEOBACTERIA	1	<i>Acetobacter</i> sp.	0,44	0,27	0,59	0,39	0,00	0,24	0,75	0,40
	2	<i>Aeromonas hydrophila</i>	0,27	0,03	0,06	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00
	3	<i>Agrobacterium radiobacter</i>	0,12	0,19	0,32	0,15	0,99	0,23	0,83	0,49
	4	<i>Caulobacter</i> sp.	0,24	0,31	0,40	0,84	0,17	0,06	0,66	0,69
	5	<i>Desulfovibrio</i> sp.	0,37	0,34	0,56	0,04	2,68	0,20	1,86	0,84
	6	<i>Methylococcus</i> sp.	0,47	0,00	0,20	0,00	0,08	0,54	1,50	4,40
	7	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	0,26	0,23	0,41	0,89	0,00	0,30	1,82	0,97
	8	<i>Pseudomonas putida</i>	0,17	0,12	0,33	0,43	0,00	0,13	0,22	0,18
	9	<i>Pseudomonas vesicularis</i>	0,07	0,02	0,07	0,00	0,00	0,01	0,00	0,04
	10	<i>Sphingomonas adgesiva</i>	0,09	0,07	0,26	0,36	0,03	0,10	0,76	0,49
	11	<i>Sphingomonas capsulata</i>	0,12	0,10	0,20	0,59	0,00	0,30	1,48	0,65
	12	<i>Xanthomonas</i> sp.	0,17	0,11	0,17	0,13	0,00	0,09	0,17	0,14
	13	WARB*	0,12	0,06	0,12	0,04	0,00	0,08	0,00	0,01
	14	FeRed	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,09	0,13
	15	<i>Nitrobacter</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,32	0,52	0,14
	16	<i>Enterobacteriaceae</i>	0,03	0,00	0,25	0,11	0,00	0,11	1,31	0,63
		Общее количество	2,94	1,86	3,92	4,22	3,95	2,71	11,97	10,19
ACTINOBACTERIA	17	<i>Actinomadura roseola</i>	0,00	0,02	0,30	0,25	0,53	0,23	0,66	0,52
	18	<i>Bifidobacterium</i> sp.	0,05	0,00	0,01	0,04	1,23	0,00	0,12	0,06
	19	<i>Corynebacterium</i> sp.	0,17	0,00	0,22	0,14	0,24	0,00	0,39	0,26
	20	<i>Nocardiopsis</i> sp.	0,00	0,00	0,16	0,00	0,06	0,00	0,48	0,09
	21	<i>Mycobacterium</i> sp.	0,85	0,87	3,83	5,96	0,80	0,00	12,80	10,61
	22	<i>Propionibacterium</i> sp.	0,51	0,63	0,64	0,50	0,00	0,85	0,67	0,59
	23	<i>Propionibacterium jensenii</i>	0,49	0,98	1,25	0,64	2,65	1,08	4,11	2,05
	24	<i>Propionibacterium freudenreichii</i>	0,00	0,94	0,38	1,54	1,36	0,47	5,54	2,95
	25	<i>Pseudonocardia</i> sp.	0,37	0,13	0,10	0,00	5,49	0,25	0,36	0,08
	26	<i>Rhodococcus equi</i>	0,22	0,08	0,47	0,70	0,44	0,28	0,66	0,41
	27	<i>Rhodococcus terrae</i>	0,00	0,00	0,94	0,62	0,00	0,00	1,61	0,08
	28	<i>Nocardia carnea</i>	0,00	0,00	0,08	0,00	0,21	0,00	0,00	0,00
	29	<i>Arthrobacter</i> sp.	0,73	0,44	0,87	0,80	0,00	0,45	1,65	0,98
		Общее количество	3,40	4,10	9,25	11,18	13,00	3,60	29,06	18,67
FIRMICUTES	30	<i>Acetobacterium</i> sp.	0,18	0,00	0,10	0,08	4,70	0,00	0,30	0,24
	31	<i>Bacillus subtilis</i>	0,22	0,18	0,20	0,24	0,13	0,17	0,40	0,30
	32	<i>Bacillus</i> sp.	0,30	0,30	0,12	0,69	0,07	0,44	0,33	0,34
	33	<i>Butyrivibrio 1-4-11</i>	0,01	1,06	0,00	0,10	0,61	2,34	0,00	0,00
	34	<i>Butyrivibrio 7S-14-3</i>	0,51	0,47	0,00	0,57	0,83	0,51	1,54	0,81
	35	<i>Eubacterium</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	36	<i>Eubacterium lentum</i>	0,20	0,17	0,13	0,20	0,51	0,20	0,34	0,27
	37	<i>Clostridium pasteurianum</i>	0,47	0,00	0,20	0,00	0,08	0,54	1,50	4,40

		Таблица ПЗ (продолжение)								
			2012(I)				2012(II)			
			N	NP	NPK	N120PK	N	NP	NPK	N120PK
	38	<i>Clostridium perfringens</i>	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,01	0,01
	39	<i>Butyrivibrio 1-2-13</i>	0,07	0,00	0,14	0,09	0,33	0,00	0,36	0,20
	Общее количество	1,97	2,18	0,90	1,98	7,26	4,20	4,77	6,58	
BACTEROIDETES	40	<i>Bacteroides hypermegas</i>	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00	0,04
	41	<i>Bacteroides ruminicola</i>	0,05	0,04	0,09	0,08	0,00	0,00	0,14	0,08
	42	<i>Cytophaga</i> sp.	0,07	0,04	0,10	0,03	0,00	0,03	0,02	0,03
	43	<i>Riemirella</i> sp.	0,07	0,05	0,09	0,05	0,08	0,00	0,13	0,07
	44	<i>Sphingobacterium spiritovorum</i>	0,07	0,06	0,10	0,29	0,00	0,09	0,77	0,31
		Общее количество	0,27	0,20	0,40	0,46	0,08	0,11	1,07	0,53
		Суммарное количество	8,57	8,34	14,46	17,83	24,28	10,62	46,86	35,97

Таблица П4.

Видовой состав микробного комплекса и численность микроорганизмов под монокультурой *Zea mays* L. в мае (I) и в сентябре (II) 2013 г. по данным ГХ-МС

Микроорганизмы			Год, численность микроорганизмов, $\times 10^6$ кл/г							
			2013(I)				2013(II)			
			N	NP	NPK	N120PK	N	NP	NPK	N120PK
PROTEOBACTERIA	1	<i>Acetobacter</i> sp.	0,14	0,44	0,90	1,34	1,73	0,34	1,84	1,45
	2	<i>Aeromonas hydrophila</i>	0,00	0,27	0,70	0,00	0,09	0,00	0,00	0,16
	3	<i>Agrobacterium radiobacter</i>	0,06	0,12	0,00	0,87	1,16	0,63	1,01	0,85
	4	<i>Caulobacter</i> sp.	0,30	0,24	0,21	0,42	0,55	0,55	2,07	0,74
	5	<i>Desulfovibrio</i> sp.	0,59	0,37	0,14	1,47	1,29	0,46	2,62	1,41
	6	<i>Methylococcus</i> sp.	0,57	0,47	0,49	0,97	0,62	1,07	0,34	0,00
	7	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	0,50	0,26	1,59	0,95	1,03	0,70	0,99	0,89
	8	<i>Pseudomonas putida</i>	0,16	0,17	1,02	0,41	0,51	0,17	0,39	0,45
	9	<i>Pseudomonas vesicularis</i>	0,00	0,07	0,00	0,04	0,07	0,00	0,08	0,08
	10	<i>Sphingomonas adgesiva</i>	0,13	0,09	0,27	0,32	0,35	0,39	0,30	0,31
	11	<i>Sphingomonas capsulata</i>	0,25	0,12	0,58	0,56	0,59	0,68	0,55	0,72
	12	<i>Xanthomonas</i> sp.	0,08	0,17	0,32	0,34	0,38	0,15	0,29	0,43
	13	WARB*	0,03	0,12	0,14	0,22	0,34	0,02	0,26	0,18
	14	FeRed	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,04
	15	<i>Nitrobacter</i> sp.	0,35	0,00	0,37	0,00	0,88	0,50	0,00	0,00
	16	<i>Enterobacteriaceae</i>	1,55	0,03	0,34	0,33	0,00	0,75	0,04	0,03
		Общее количество	4,71	2,94	7,07	8,23	9,60	6,42	10,79	7,74
ACTINOBACTERIA	17	<i>Actinomadura roseola</i>	0,31	0,00	0,43	0,84	1,03	0,68	0,95	0,96
	18	<i>Bifidobacterium</i> sp.	0,00	0,05	0,06	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
	19	<i>Corynebacterium</i> sp.	0,13	0,17	0,34	0,73	0,96	0,24	0,66	0,77
	20	<i>Nocardiosis</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	21	<i>Mycobacterium</i> sp.	4,33	0,85	7,13	1,13	1,72	7,87	1,02	1,65
	22	<i>Propionibacterium</i> sp.	0,71	0,51	0,64	1,60	1,91	1,26	1,40	1,17
	23	<i>Propionibacterium jensenii</i>	0,49	0,49	1,89	2,55	7,61	2,66	3,93	3,03
	24	<i>P. freudenreichii</i>	0,23	0,00	1,62	1,20	3,27	2,19	2,20	2,73
	25	<i>Pseudonocardia</i> sp.	0,12	0,37	0,14	0,60	0,55	0,17	0,62	0,50
	26	<i>Rhodococcus equi</i>	0,30	0,22	0,29	0,59	0,63	0,39	0,74	0,55
	27	<i>Rhodococcus terrae</i>	0,28	0,00	2,14	1,59	2,41	2,95	1,62	1,62
	28	<i>Nocardia carnea</i>	0,09	0,00	0,15	0,23	0,00	0,06	0,30	0,00
	29	<i>Arthrobacter</i> sp.	1,16	0,73	1,37	1,90	2,34	0,93	1,89	1,71
		Общее количество	8,14	3,40	16,21	12,96	22,43	19,41	15,33	14,69
FIRMICUTES	30	<i>Acetobacterium</i> sp.	0,00	0,18	0,09	0,28	0,34	0,00	0,30	0,27
	31	<i>Bacillus subtilis</i>	0,26	0,22	0,34	0,77	0,81	0,38	1,15	0,78
	32	<i>Bacillus</i> sp.	0,26	0,30	0,42	0,79	0,67	0,21	0,76	0,41
	33	<i>Butyrivibrio</i> 1-4-11	0,43	0,01	0,30	0,00	0,00	0,99	0,00	0,00
	34	<i>Butyrivibrio</i> 7S-14-3	0,15	0,51	0,96	1,43	1,96	0,56	2,10	1,24
	35	<i>Eubacterium</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	36	<i>Eubacterium lentum</i>	0,07	0,20	0,08	0,30	0,41	0,20	0,30	0,41
	37	<i>Clostridium pasteurianum</i>	0,57	0,47	0,49	0,97	0,62	1,07	0,34	0,00
	38	<i>Clostridium perfringens</i>	0,00	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,02	0,02
	39	<i>Butyrivibrio</i> 1-2-13	0,00	0,07	0,00	0,22	0,25	0,00	0,26	0,16
		Общее количество	1,75	1,97	2,68	4,78	5,07	3,42	5,24	3,30

Таблица П4 (продолжение)										
			2013(I)				2013(II)			
			N	NP	NPK	N120PK	N	NP	NPK	N120PK
BACTEROIDETES	40	<i>Bacteroides hypermegas</i>	0,01	0,00	0,01	0,02	0,03	0,03	0,02	0,02
	41	<i>Bacteroides ruminicola</i>	0,02	0,05	0,10	0,09	0,11	0,05	0,11	0,17
	42	<i>Cytophaga</i> sp.	0,00	0,07	0,30	0,18	0,21	0,00	0,23	0,21
	43	<i>Riemirella</i> sp.	0,00	0,07	0,00	0,17	0,27	0,00	0,23	0,22
	44	<i>Sphingobacterium spiritovorum</i>	0,24	0,07	0,53	0,34	0,38	0,36	0,31	0,35
		Общее количество	0,27	0,27	0,94	0,81	0,99	0,45	0,90	0,97
		Суммарное количество	14,86	8,57	26,91	26,79	38,09	29,70	32,27	26,70

Таблица П5.

Видовой состав микробного комплекса и численность микроорганизмов под *Zea mays* L. после вико-овса (*Vicia sativa*- *Avena sativa*) в мае (I) и в сентябре (II) 2012 г. по данным ГХ-МС

Микроорганизмы			Год, численность микроорганизмов, $\times 10^6$ кл/г							
			2012(I)				2012(II)			
			N	NP	NPK	N120PK	N	NP	NPK	N120PK
PROTEOBACTERIA	1	<i>Acetobacter</i> sp.	0,23	0,21	0,74	0,56	0,22	0,25	0,94	0,57
	2	<i>Aeromonas hydrophila</i>	0,03	0,00	0,12	0,16	0,00	0,00	0,00	0,00
	3	<i>Agrobacterium radiobacter</i>	0,25	0,27	0,20	0,17	0,38	0,31	0,95	0,62
	4	<i>Caulobacter</i> sp.	0,46	0,36	0,00	0,42	0,51	0,45	0,59	0,79
	5	<i>Desulfovibrio</i> sp.	0,39	0,07	0,22	0,13	0,60	0,48	1,53	0,60
	6	<i>Methylococcus</i> sp.	0,00	0,27	0,85	0,42	4,73	0,00	0,60	0,64
	7	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	0,30	0,27	0,70	0,79	0,36	0,35	1,62	1,69
	8	<i>Pseudomonas putida</i>	0,11	0,07	0,22	0,32	0,08	0,15	0,25	0,19
	9	<i>Pseudomonas vesicularis</i>	0,01	0,00	0,06	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00
	10	<i>Sphingomonas adgesiva</i>	0,15	0,08	0,43	0,40	0,13	0,13	0,67	0,70
	11	<i>Sphingomonas capsulata</i>	0,15	0,14	0,80	0,69	0,25	0,19	1,14	1,00
	12	<i>Xanthomonas</i> sp.	0,11	0,05	0,20	0,16	0,07	0,10	0,23	0,18
	13	WARB*	0,05	0,01	0,14	0,09	0,00	0,02	0,08	0,00
	14	FeRed	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,07	0,10
	15	<i>Nitrobacter</i> sp.	0,20	0,12	0,30	0,15	0,33	0,31	0,51	0,00
	16	<i>Enterobacteriaceae</i>	0,00	0,05	0,33	0,22	0,14	0,07	1,49	0,50
		Общее количество	2,45	1,95	5,30	4,76	7,79	2,80	10,67	7,57
ACTINOBACTERIA	17	<i>Actinomadura roseola</i>	0,04	0,04	0,33	0,29	0,02	0,34	0,94	0,65
	18	<i>Bifidobacterium</i> sp.	0,03	0,00	0,01	0,02	0,65	0,00	0,09	0,05
	19	<i>Corynebacterium</i> sp.	0,09	0,03	0,24	0,19	0,07	0,00	0,55	0,31
	20	<i>Nocardiosis</i> sp.	0,00	0,00	0,19	0,10	0,00	0,00	19,27	0,00
	21	<i>Mycobacterium</i> sp.	0,05	1,05	3,42	4,69	1,57	0,20	9,07	11,31
	22	<i>Propionibacterium</i> sp.	0,72	0,69	0,24	0,37	0,90	0,78	0,55	0,75
	23	<i>Propionibacterium jensenii</i>	0,75	0,33	1,61	1,12	1,60	1,70	0,77	3,09
	24	<i>Propionibacterium freudenreichii</i>	1,16	0,56	0,00	0,77	1,95	2,71	2,26	0,67
	25	<i>Pseudonocardia</i> sp.	1,05	0,00	0,09	0,04	0,08	0,00	2,47	0,00
	26	<i>Rhodococcus equi</i>	0,10	0,22	0,79	0,74	0,25	0,33	0,16	0,88
	27	<i>Rhodococcus terrae</i>	0,00	0,00	0,48	0,55	0,00	0,00	2,03	0,96
	28	<i>Nocardia carnea</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,63	0,33
	29	<i>Arthrobacter</i> sp.	0,57	0,55	0,96	0,88	0,87	0,71	0,52	1,20
		Общее количество	4,56	3,46	8,37	9,78	7,96	6,77	39,28	20,20
FIRMICUTES	30	<i>Acetobacterium</i> sp.	0,00	0,00	0,15	0,12	0,00	0,00	0,38	0,15
	31	<i>Bacillus subtilis</i>	0,21	0,20	0,11	0,17	0,26	0,25	0,00	0,38
	32	<i>Bacillus</i> sp.	0,45	0,42	0,19	0,44	0,33	0,37	0,34	0,33
	33	<i>Butyrivibrio 1-4-11</i>	0,91	0,90	0,00	0,05	0,68	1,43	0,60	0,07
	34	<i>Butyrivibrio 7S-14-3</i>	0,99	0,43	0,00	0,28	0,74	0,59	0,01	0,62
	35	<i>Eubacterium</i> sp.	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
	36	<i>Eubacterium lentum</i>	0,39	0,18	0,09	0,14	0,11	0,33	0,02	0,28
	37	<i>Clostridium pasteurianum</i>	0,00	0,27	0,85	0,42	4,73	0,00	0,08	0,64
	38	<i>Clostridium perfringens</i>	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,01
	39	<i>Butyrivibrio 1-2-13</i>	0,00	0,00	0,13	0,11	0,00	0,00	0,19	0,14
		Общее количество	2,94	2,40	1,54	1,76	6,85	2,98	1,69	2,62

Таблица П5 (продолжение)										
			2012(I)				2012(II)			
			N	NP	NPK	N120PK	N	NP	NPK	N120PK
BACTEROIDETES	40	<i>Bacteroides hypermegas</i>	0,00	0,00	0,03	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02
	41	<i>Bacteroides ruminicola</i>	0,04	0,04	0,11	0,09	0,04	0,06	3,85	0,15
	42	<i>Cytophaga</i> sp.	0,02	0,02	0,10	0,06	0,02	0,03	0,00	0,04
	43	<i>Riemirella</i> sp.	0,04	0,04	0,18	0,11	0,04	0,07	0,00	0,10
	44	<i>Sphingobacterium spiritovorum</i>	0,09	0,07	0,20	0,24	0,11	0,10	0,00	0,43
		Общее количество	0,19	0,16	0,62	0,54	0,22	0,25	3,85	0,74
CHLAMYDIAE	45	<i>Chlamydia</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,22	0,00
		Суммарное количество	10,13	7,98	15,83	16,83	22,82	12,81	55,72	31,13

Таблица П6.

Видовой состав микробного комплекса и численность микроорганизмов под *Zea mays* L. после вико-овса (*Vicia sativa*- *Avena sativa*) в мае (I) и в сентябре (II) 2013 г. по данным ГХ-МС

Микроорганизмы			Год, численность микроорганизмов, $\times 10^6$ кл/г							
			2013(I)				2013(II)			
			N	NP	NPK	N120PK	N	NP	NPK	N120PK
PROTEOBACTERIA	1	<i>Acetobacter</i> sp.	1,80	0,63	1,41	1,72	0,37	0,65	1,45	1,75
	2	<i>Aeromonas hydrophila</i>	1,41	0,00	0,00	0,26	0,00	0,00	0,00	0,23
	3	<i>Agrobacterium radiobacter</i>	0,00	1,07	1,09	1,19	0,78	0,71	1,38	1,17
	4	<i>Caulobacter</i> sp.	0,41	1,31	1,12	0,87	0,41	0,99	1,23	0,60
	5	<i>Desulfovibrio</i> sp.	0,28	2,23	1,62	1,49	0,33	1,18	2,61	1,90
	6	<i>Methylococcus</i> sp.	0,99	0,35	0,70	0,94	0,31	0,51	1,33	0,37
	7	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	3,18	1,57	1,35	1,68	1,02	0,74	1,72	1,85
	8	<i>Pseudomonas putida</i>	2,05	0,36	0,42	0,60	0,20	0,40	0,47	0,79
	9	<i>Pseudomonas vesicularis</i>	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02
	10	<i>Sphingomonas adgesiva</i>	0,53	0,50	0,39	0,48	0,49	0,33	0,48	0,40
	11	<i>Sphingomonas capsulata</i>	1,16	0,96	0,75	0,83	0,71	0,52	0,71	0,85
	12	<i>Xanthomonas</i> sp.	0,64	0,27	0,35	0,46	0,25	0,26	0,32	0,47
	13	WARB*	0,28	0,07	0,15	0,37	0,04	0,12	0,14	0,32
	14	FeRed	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,03	0,03
	15	<i>Nitrobacter</i> sp.	0,74	0,41	0,48	0,10	0,63	0,18	0,61	0,41
	16	<i>Enterobacteriaceae</i>	0,68	2,08	0,25	0,00	1,43	0,93	0,17	0,00
		Общее количество	14,14	11,82	10,09	11,02	6,98	7,53	12,67	11,17
ACTINOBACTERIA	17	<i>Actinomadura roseola</i>	0,86	1,00	1,07	0,98	0,80	0,72	1,45	1,00
	18	<i>Bifidobacterium</i> sp.	0,12	0,08	0,00	0,00	0,05	0,05	0,00	0,00
	19	<i>Corynebacterium</i> sp.	0,68	0,57	0,84	1,13	0,59	0,30	0,97	0,93
	20	<i>Nocardiopsis</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	21	<i>Mycobacterium</i> sp.	14,26	10,24	1,80	2,34	10,78	7,54	6,27	1,70
	22	<i>Propionibacterium</i> sp.	1,29	2,51	1,78	2,32	2,02	1,36	2,11	1,80
	23	<i>Propionibacterium jensenii</i>	3,79	4,69	4,35	5,95	5,26	2,31	4,24	5,36
	24	<i>Propionibacterium freudenreichii</i>	3,24	3,87	2,55	3,82	2,49	2,27	3,85	3,90
	25	<i>Pseudonocardia</i> sp.	0,29	0,59	0,68	0,83	0,34	0,20	0,84	0,76
	26	<i>Rhodococcus equi</i>	0,57	0,93	0,78	0,79	0,73	0,61	0,49	0,57
	27	<i>Rhodococcus terrae</i>	4,29	4,86	2,44	3,47	2,41	1,80	1,96	1,92
	28	<i>Nocardia carnea</i>	0,30	0,46	0,14	0,00	0,21	0,14	0,00	0,03
	29	<i>Arthrobacter</i> sp.	2,74	2,90	2,23	2,76	1,94	1,23	2,58	2,13
		Общее количество	32,43	32,72	18,64	24,38	27,63	18,52	24,76	20,10
FIRMICUTES	30	<i>Acetobacterium</i> sp.	0,17	0,18	0,26	0,37	0,17	0,01	0,14	0,20
	31	<i>Bacillus subtilis</i>	0,67	0,59	1,11	1,12	0,38	0,38	1,20	0,66
	32	<i>Bacillus</i> sp.	0,84	1,62	0,73	0,76	0,65	0,81	0,56	0,71
	33	<i>Butyrivibrio 1-4-11</i>	0,60	1,04	0,00	0,00	0,93	0,84	0,00	0,00
	34	<i>Butyrivibrio 7S-14-3</i>	1,91	1,36	1,87	1,84	0,66	0,97	3,14	1,65
	35	<i>Eubacterium</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
	36	<i>Eubacterium lentum</i>	0,16	0,30	0,38	0,49	0,18	0,18	0,45	0,33
	37	<i>Clostridium pasteurianum</i>	0,99	0,35	0,70	0,94	0,31	0,51	1,33	0,37
	38	<i>Clostridium perfringens</i>	0,02	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01	0,02	0,02
	39	<i>Butyrivibrio 1-2-13</i>	0,00	0,00	0,25	0,46	0,00	0,00	0,35	0,28
		Общее количество	5,36	5,45	5,31	6,01	3,29	3,71	7,20	4,24

Таблица П6 (продолжение)										
			2013(I)				2013(II)			
			N	NP	NPK	N120PK	N	NP	NPK	N120PK
BACTEROIDETES	40	<i>Bacteroides hypermegas</i>	0,02	0,04	0,02	0,02	0,02	0,02	0,06	0,04
	41	<i>Bacteroides ruminicola</i>	0,21	0,05	0,15	0,14	0,04	0,09	0,17	0,13
	42	<i>Cytophaga</i> sp.	0,59	0,01	0,17	0,20	0,00	0,05	0,22	0,23
	43	<i>Riemirella</i> sp.	0,00	0,00	0,19	0,27	0,00	0,00	0,20	0,26
	44	<i>Sphingobacterium spiritovorum</i>	1,07	0,62	0,35	0,41	0,50	0,35	0,45	0,44
		Общее количество	1,89	0,72	0,88	1,04	0,56	0,51	1,09	1,10
CHLAMYDIAE	45	<i>Chlamydia</i> sp.	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		Суммарное количество	53,82	50,70	34,93	42,46	38,46	30,27	45,72	36,61

Микробиологические свойства почвы
метод Варда
Евклидово расстояние

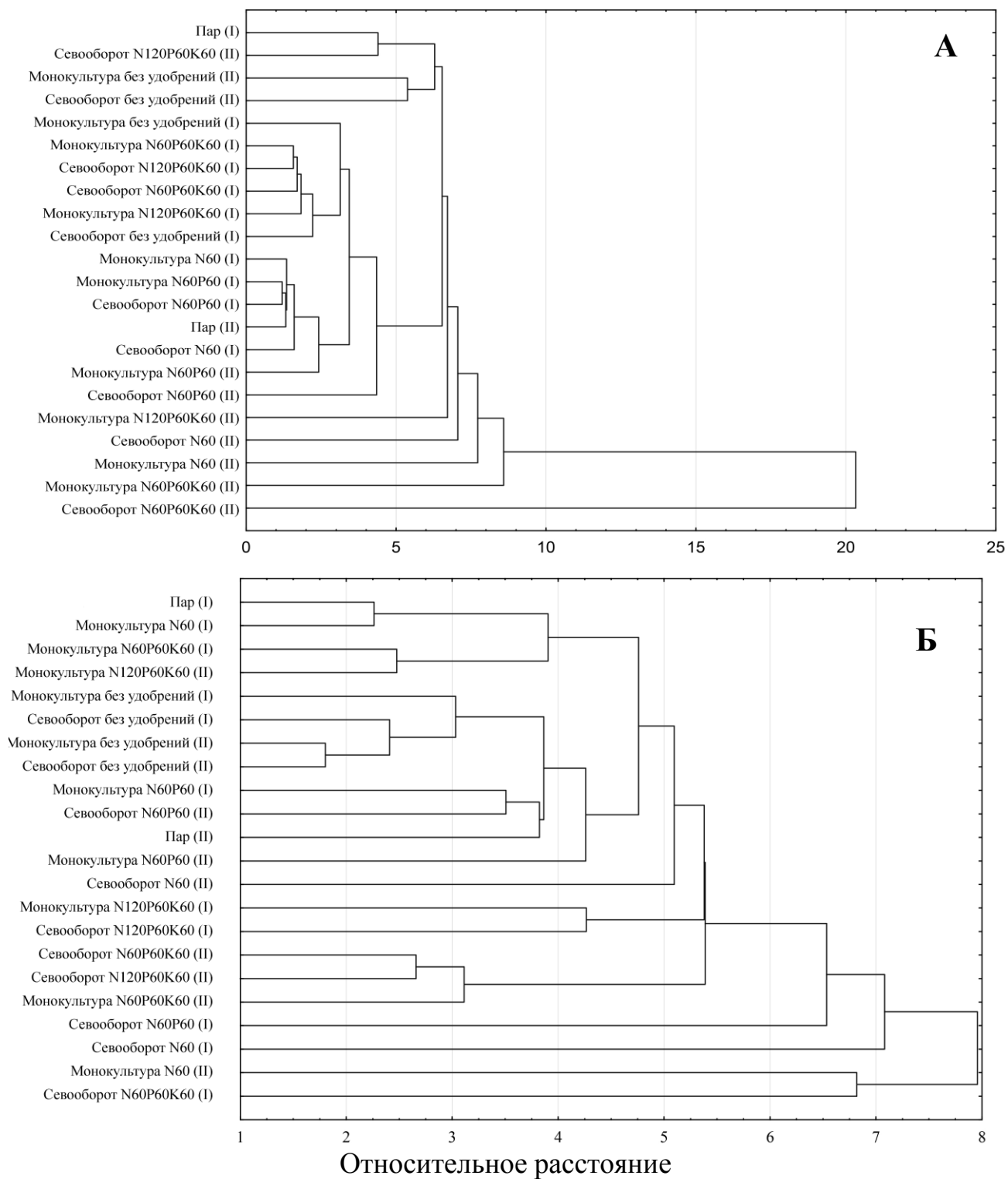


Рис. П. 2. Дендрограммы сходства вариантов, май (I) и сентябрь(II)
2012 (А) 2013(Б) гг.