

Влияние органических удобрений на структуру и состав почвенных микробных сообществ в агроценозах средней тайги (на примере Республики Коми)

© 2020. Е. М. Лаптева¹, к. б. н., доцент, зав. отделом,
Ю. А. Виноградова¹, к. б. н., н. с., С. И. Лоскутов², к. б. н., н. с.,
Я. В. Пухальский², м. н. с., Е. М. Перминова¹, м. н. с.,
В. А. Ковалева¹, м. н. с., Н. Т. Чеботарев³, д. с.-х. н., г. н. с.,

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

²Институт озероведения Российской академии наук,
196105, Россия, Санкт-Петербург, ул. Севастьянова, д. 9,

³Институт агробиотехнологий им. А. В. Журавского
Коми научного центра уральского отделения РАН,
167023, Россия, г. Сыктывкар, ул. Ручейная, д. 27,
e-mail: lapteva@ib.komisc.ru

В долговременном (более 40 лет) полевом эксперименте изучено последствие внесения двух доз (40 и 80 т/га) торфяно-возного компоста (ТНК) в шестипольном кормовом севообороте, насыщенном однолетними и многолетними травами. Контролем служила почва без удобрений. Установлено, что применяемый севооборот и используемые дозы ТНК позволяют поддерживать гумусное состояние почв в агроценозах, но не восполняют вынос с урожаем элементов питания (калия) и не обеспечивают сохранение кислотно-основного статуса. Внесение ТНК влияет на состав и структуру микробных комплексов. Под влиянием двойной дозы ТНК (80 т/га) в почвах возросла величина микробной биомассы до 655–683 мг/г (в контроле 324–335 мг/г) за счёт активизации роста мицелия грибов. Таксономический состав прокариотного комплекса в агродерново-подзолистых почвах представлен 9 филумами: *Acidobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Chloroflexi*, *Firmicutes*, *Gemmatimonadetes*, *Planctomycetes*, *Proteobacteria* и *Verrucomicrobia*. На участках с внесением ТНК в дозе 80 т/га отсутствуют представители филумов *Verrucomicrobia* и *Gemmatimonadetes*, снижена доля бактерий из филумов *Proteobacteria* (52%) и *Bacteroidetes* (5%), в контроле соответственно 58% и 7%, на участках с низкими дозами ТНК – 64% и 10%. На фоне внесения органических удобрений отмечено возрастание доли бактерий филума *Actinobacteria* (в контроле 22%, при внесении 40 т/га ТНК – 23%, 80 т/га ТНК – 29%) и *Firmicutes* (соответственно 1,9; 0,5 и 5,8%).

Ключевые слова: агродерново-подзолистые почвы, органические удобрения, почвенные микробные сообщества, микробная биомасса, метагеномный анализ.

Influence of organic fertilizers on the structure and composition of soil microbial communities in agrocenoses of the middle taiga (on the example of the Komi Republic)

© 2020. E. M. Lapteva¹ ORCID: 0000-0002-9396-7979¹

Yu. A. Vinogradova¹ ORCID: 0000-0003-4891-4904¹, S. I. Loskutov² ORCID: 0000-0002-8102-2900²

Ya. V. Puhalsky² ORCID: 0000-0001-5233-3497², E. M. Perminova¹ ORCID: 0000-0002-8650-2524¹

V. A. Kovaleva¹ ORCID: 0000-0001-5465-6134¹, N. T. Chebotarev³ ORCID: 0000-0002-7074-2734³

¹Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of RAS,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

²St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences – Institute of
Limnology of the Russian Academy of Sciences,
9, Sevastyanova St., St. Petersburg, Russia, 196105,

³Institute of Agrobiotechnology named A. V. Zhuravsky
of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of RAS,
27, Rucheynaya St., Syktyvkar, Russia, 167023,
e-mail: lapteva@ib.komisc.ru

In a long-term (more than 40 years) field experiment, the effect of organic fertilizers on soils and soil microbial complex (Komi Republic, subzone of the middle taiga) was investigated. We studied the aftereffect of introducing two doses (40 and 80 ton/ha) of peat-manure compost (PMC) in a six-field forage crop rotation saturated with annual and perennial grasses. The soil that did not receive fertilizers served as a control. It is shown that the applied crop rotation and the used doses of PMCs allow maintaining the humus state of agro-soddy-podzolic soils, but do not replenish the removal of nutrients (primarily potassium) with the harvest and do not ensure the preservation of the acid-base state of soils at the initial level. It was found that the introduction of PMC promotes a change in the composition and structure of microbial complexes. Under the influence of a double dose of PMC (80 ton/ha), the value of microbial biomass in soils increases up to 655–683 $\mu\text{g/g}$ of soil (in the control 324–335 $\mu\text{g/g}$), which is primarily due to an increase in mycelium of fungi. The taxonomic composition of the prokaryotic complex in agro-soddy-podzolic soils is represented by 9 phyla: *Acidobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Chloroflexi*, *Firmicutes*, *Gemmatimonadetes*, *Planctomycetes*, *Proteobacteria*, and *Verrucomicrobia*. In the experimental plots with the introduction of PMC at a dose of 80 ton/ha, a decrease in the proportion of bacteria from the phyla *Proteobacteria* (52%) and *Bacteroidetes* (5%) was observed relative to the control plot (58% and 7%, respectively) and areas with low doses of PMC (64% and 10%), the absence of representatives of the phyla *Verrucomicrobia* and *Gemmatimonadetes* in the structure of the soil bacterial complex. The introduction of organic fertilizers contributes to a relative increase in the contribution of bacteria of the phylum *Actinobacteria* (respectively, in the control 22%, at 40 ton/ha TNK – 23%, at 80 ton/ha TNK – 29%) and *Firmicutes* (respectively 1.9, 0.5 and 5.8%) into the taxonomic structure of prokaryotes.

Keywords: agro-soddy-podzolic soils, organic fertilizers, soil microbial communities, microbial biomass, metagenomic analysis.

Ведущую роль в поддержании и воспроизводстве почвенного плодородия в агроценозах играет внесение оптимальных и сбалансированных доз органических и минеральных удобрений [4]. Особенно эффективно применение органических удобрений в северных регионах, где в сельскохозяйственное производство включены подзолистые почвы с низким уровнем природного плодородия [2, 3]. Известно, что внесение удобрений оказывает разнонаправленное влияние на комплекс почвенной микробиоты как стимулируя его развитие, так и подавляя численность и жизнедеятельность микроорганизмов (МО), состав и функциональная активность которых определяют «здоровье» (качество) почвы [4]. Именно поэтому при оценке способов повышения плодородия почв как в России [5–7], так и в других странах [8, 9] особое внимание уделяется изучению ответной реакции почвенных МО на внесение различных доз и применение разных систем удобрений. В Республике Коми вопросам оценки биологического состояния пахотных почв, выявлению закономерностей изменения почвенных микробных сообществ при использовании различных систем земледелия уделяется недостаточное внимание [10].

Цель данной работы – выявить закономерности изменения почвенных микробных сообществ под влиянием внесения экологически безопасных доз органических удобрений (торфонавозного компоста) в агроэкосистемах Республики Коми.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили на землях Института агробиотехнологий им. А.В. Жу-

равского Коми НЦ УрО РАН, где в условиях длительного (более 40 лет) стационарного опыта изучается влияние различных систем удобрений (органических, минеральных и органоминеральных) на продуктивность растений в кормовом севообороте и на плодородие агродерново-подзолистых почв, сформированных на покровных суглинках [3]. Объект исследования расположен в окрестностях г. Сыктывкара (Республика Коми, подзона средней тайги). На момент начала эксперимента (1978 г.) почва опытного поля характеризовалась низким содержанием гумуса (2,1–2,5%), средне- и слабокислой реакцией среды ($\text{pH}_{\text{KCl}} = 4,8\text{--}5,6$), имела средний и повышенный уровень обеспеченности обменными основаниями (10,3–16,8 смоль/кг почвы), высокий – подвижными формами фосфора ($\text{P}_2\text{O}_5 = 180\text{--}240$ мг/кг почвы) и обменными формами калия ($\text{K}_2\text{O} = 146\text{--}190$ мг/кг почвы). Чередование культур в севообороте: картофель; викоовсяная смесь + многолетние травы; многолетние травы 1 года пользования (г. п.); многолетние травы 2 г. п.; викоовсяная смесь; картофель. В качестве органических удобрений 2 раза за ротацию севооборота (под картофель) вносят торфонавозный компост (ТНК). Последнее внесение ТНК было осуществлено в 2012 г.

Схема опыта: контроль (без удобрений), ТНК в дозе 40 т/га (ТНК-40), ТНК в дозе 80 т/га (ТНК-80). Площадь опытных делянок 100 м² (12,5 x 8 м), повторность опыта четырёхкратная. Образцы почв отбирали на глубину корнеобитаемого слоя (0–20 см) в 2018 г. перед посевом (весна) и после уборки (осень) однолетних культур (*Avena sativa* L. сорт Горизонт, *Vicia sativa* L. сорт Львовская 22). Пробы для

микробиологических исследований отбирали с соблюдением условий, препятствующих их контаминации. Смешанные образцы почв составляли из 5 индивидуальных проб, отобранных методом конверта с каждой опытной делянки. До начала микробиологических исследований образцы почв хранили при температуре -18 – -20 °С. Учитывая год отбора проб, в данном исследовании оценивали влияние последствий ТНК на почвы и почвенную микробиоту.

Физико-химические показатели почв определяли с использованием общепринятых в почвоведении методов анализа [41]. При проведении микробиологических исследований в почвах оценивали численность бактерий и спор грибов, длину мицелия методом прямого микрофотографирования с использованием флуорохромных красителей и последующим расчётом величины их биомассы [42]. Для одного образца готовили 12 препаратов. Препараты для подсчёта бактерий и мицелия актиномицетов окрашивали раствором акридина оранжевого (1 : 10000) в течение 2–3 мин, для учёта спор и мицелия грибов – калькофлуором белым в течение 15 мин. Просмотр препаратов проводили на микроскопе Zeiss (Axiovert 200).

Для изучения таксономического состава прокариот использовали молекулярно-генетические методы. Выделение тотальной ДНК проводили из навески почвы массой 0,2 г в соответствии с [43], очищали ДНК от примесей методом электрофореза в 1% агарозном геле. Количественную оценку содержания генов 16S рПНК бактерий и архей осуществляли методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) в реальном времени (температурный профиль: 95 °С – 30 с, 50 °С – 30 с, 72 °С – 30 с; всего 30 циклов). В качестве матрицы при конструировании и секвенировании ампликонных библиотек использовали очищенные препараты ДНК (10–15 нг) с добавлением полимеразы Encuslo («Евроген», Россия) и пары универсальных праймеров к варибельному участку V4 гена 16S рПНК – F515 (GTGCCAGCMGCCGCGGTAA) и R806 (GGACTACVSGGGTATCTAAT) [44]. Анализ нуклеотидной последовательности V4 гена 16S рПНК проводили с помощью секвенатора MySeq («Illumina», США) на базе ресурсного центра «Генетические технологии» Санкт-Петербургского государственного университета. Таксономическую идентификацию последовательностей ДНК и сравнительный анализ микробных сообществ выполняли с использованием программных пакетов Bioconda

[45], QIIME [46], PAST Paleo [47] и базы данных RDP (Ribosomal Database Project, <http://rdp.cme.msu.edu/>). Математическую обработку полученных данных выполняли с использованием пакета программ Microsoft Excel и Statistica.

Результаты и обсуждение

Во всех биоклиматических зонах Республики Коми основным фактором, улучшающим режимы и структурное состояние пахотных почв, является внесение больших доз органических удобрений – до 100–200 т/га [2]. При низкой обеспеченности органическим веществом важное значение приобретают севообороты с высокой насыщенностью однолетними и многолетними травами [48]. Применение на агродерново-подзолистых почвах средней тайги такого шестипольного севооборота без внесения известковых мелиорантов привело к возрастанию кислотности почв как в контроле, так и на фоне внесения ТНК в дозах 40 и 80 т/га (табл. 1). За 40-летний период при отсутствии значимых изменений в содержании обменных оснований величина обменной кислотности изменилась на 0,9–1,1 ед. рН, гидролитическая кислотность возросла в 1,5–1,9 раза (табл. 1). Существенное снижение подвижных форм калия в почвах (в 1,5–2,1 раза), особенно при внесении ТНК в дозе 80 т/га, связано, по всей видимости, с активным выносом калия с урожаем культур. В частности, по данным 2018 г. урожайность зелёной массы однолетних трав в вариантах с внесением органических удобрений составила 13,2–17,2 т/га, что превысило контроль на 41,9–84,9%.

Внесение ТНК в дозах 40 и 80 т/га не привело к существенному изменению гумусного состояния пахотных почв (табл. 1). Как в контроле, так и в вариантах опыта ТНК-40 и ТНК-80 состав гумуса сохраняет гуматно-фульватный характер. Однако внесение максимальных доз ТНК (80 т/га) и возрастание на этом фоне количества возвращающихся в почву растительных остатков [3] способствовало увеличению в почве гумуса в 1,3 раза по сравнению с контролем и вариантами опыта, где доза ТНК составляла 40 т/га. С увеличением общего количества почвенного органического вещества сопряжено возрастание в его составе биологически доступных компонентов, оцениваемых по величине углерода органических соединений, извлекаемых водными вытяжками [49], и играющих важную роль

Таблица 1 / Table 1

Влияние органических удобрений на физико-химические показатели агродерново-подзолистой почвы в долговременном эксперименте с применением кормового севооборота
The influence of organic fertilizers on the physico-chemical parameters of sod-podzolic soil in a long-term experiment using forage crop rotation

Вариант Variant	Год Year	pH _{KCl}	Hr ¹	S ²	P ₂ O ₅ ³	K ₂ O ³	Гумус Humus	C _{ГР} :C _{ФР} ⁴ C _{НА} :C _{ФА} ⁴	C _{ВОВ} ⁵ C _{WSOM} ⁵	
			смоль/кг cmol/kg	мг/кг mg/kg	%	мг/кг mg/kg			% от C _{орг} % of C _{org}	
Контроль Control	1978	5,5	3,1	9,2	223	146	2,1	н/о ⁶	н/о	н/о
	2018	4,4	6	9,7	185	98	2,6	0,93	92	0,6
ТНК-40 РМС-40	1978	5,2	3,7	11,6	211	148	2,5	н/о	н/о	н/о
	2018	4,2	6	12,9	143	104	2,8	0,83	80	0,6
ТНК-80 РМС-80	1978	5,3	3,8	9,8	201	170	2,4	н/о	н/о	н/о
	2018	4,4	5,8	10,1	231	82	3,5	0,98	123	0,6

Примечание: ¹Hr – гидролитическая кислотность; ²S – сумма обменных оснований; ³ – подвижные формы фосфора и калия; ⁴C_{ГР}:C_{ФР} – отношение углерода гуминовых кислот к углероду фульвокислот; ⁵C_{ВОВ} – содержание углерода водорастворимых органических веществ; ⁶н/о – не определяли.

Note: ¹Hr – hydrolytic acidity; ²S – sum of exchangeable bases; ³ – mobile forms of phosphorus and potassium; ⁴C_{ГР}:C_{ФР} – the ratio of carbon of humic acids to carbon of fulvic acids; ⁵C_{WSOM} – content of water-soluble organic matter carbon; ⁶н/о – not determined.

в функционировании почвенных микробных комплексов. Однако, несмотря на различия в абсолютных значениях, относительное содержание C_{ВОВ} в вариантах с внесением ТНК идентично контрольному участку (табл. 1).

Оценка численности МО с использованием люминесцентной микроскопии показала, что бактерии и грибы характеризуются разной реакцией на внесение и последствие ТНК. В весенний период максимальная численность бактерий (0,83±0,73 млрд кл./г) зафиксирована в почве делянок, где вносились двойная доза ТНК – 80 т/га (рис. 1А). После уборки однолетников на первое место по количеству бактерий выходит почва делянок, где использовались низкие дозы ТНК (40 т/га). В вариантах опыта без внесения ТНК и с внесением ТНК в дозе 80 т/га численность бактерий в осенний период была в 2,4–2,5 раза ниже. При применении двойной дозы ТНК отмечена тенденция к снижению численности прокариот в осенний период (после уборки урожая), а в вариантах опыта без удобрений (контроль) и на фоне внесения ТНК в дозе 40 т/га – к её возрастанию (рис. 1А). Такая картина в динамике численности бактерий, возможно, обусловлена спецификой ответной реакции эукариотного комплекса на применяемую систему удобрений. Повышенные дозы органических удобрений стимулируют рост и развитие растений и обуславливают поступление в почву более значительного, чем в контроле, количества корневых и пожнивных остатков [20]. Это не только способствует активизации

жизнедеятельности почвенных микроскопических грибов, о чём свидетельствуют возрастание длины мицелия, особенно на участках с внесением двойной дозы ТНК (80 т/га) (рис. 1С), и снижение в почвах количества спор грибов (рис. 1В), но и приводит к определённым перестройкам в структуре эукариот. Как видно (рис. 1С), в варианте опыта ТНК-80 во все сроки присутствуют два типа гиф – с размерами 2 и 3 мкм. В контроле и при низких дозах ТНК в образцах почв зафиксирован мицелий только одного размерного ряда – с шириной гиф 3 мкм. Активизация жизнедеятельности микроскопических грибов при внесении ТНК, по-видимому, сопряжена со снижением численности прокариот, которые находятся с грибами в конкурентных отношениях за источники энергии.

Различия в численности бактерий, спор грибов и длине их мицелия нашли своё отражение в изменении величины и структуры микробной биомассы в пахотных горизонтах почв опытных делянок (табл. 2). Внесение ТНК в дозах 40 и 80 т/га способствовало возрастанию величины микробной биомассы по сравнению с контролем в 1,3 и 2,0 раза. Причём, во все сроки наблюдений суммарная микробная биомасса в каждом конкретном варианте опыта сохранялась на одном и том же уровне, менялась только её структура. В контроле и при низких дозах ТНК (40 т/га) в осенний период возрастал вклад прокариот и спор грибов при снижении роли мицелия грибов. При внесении ТНК в дозе 80 т/га в почве

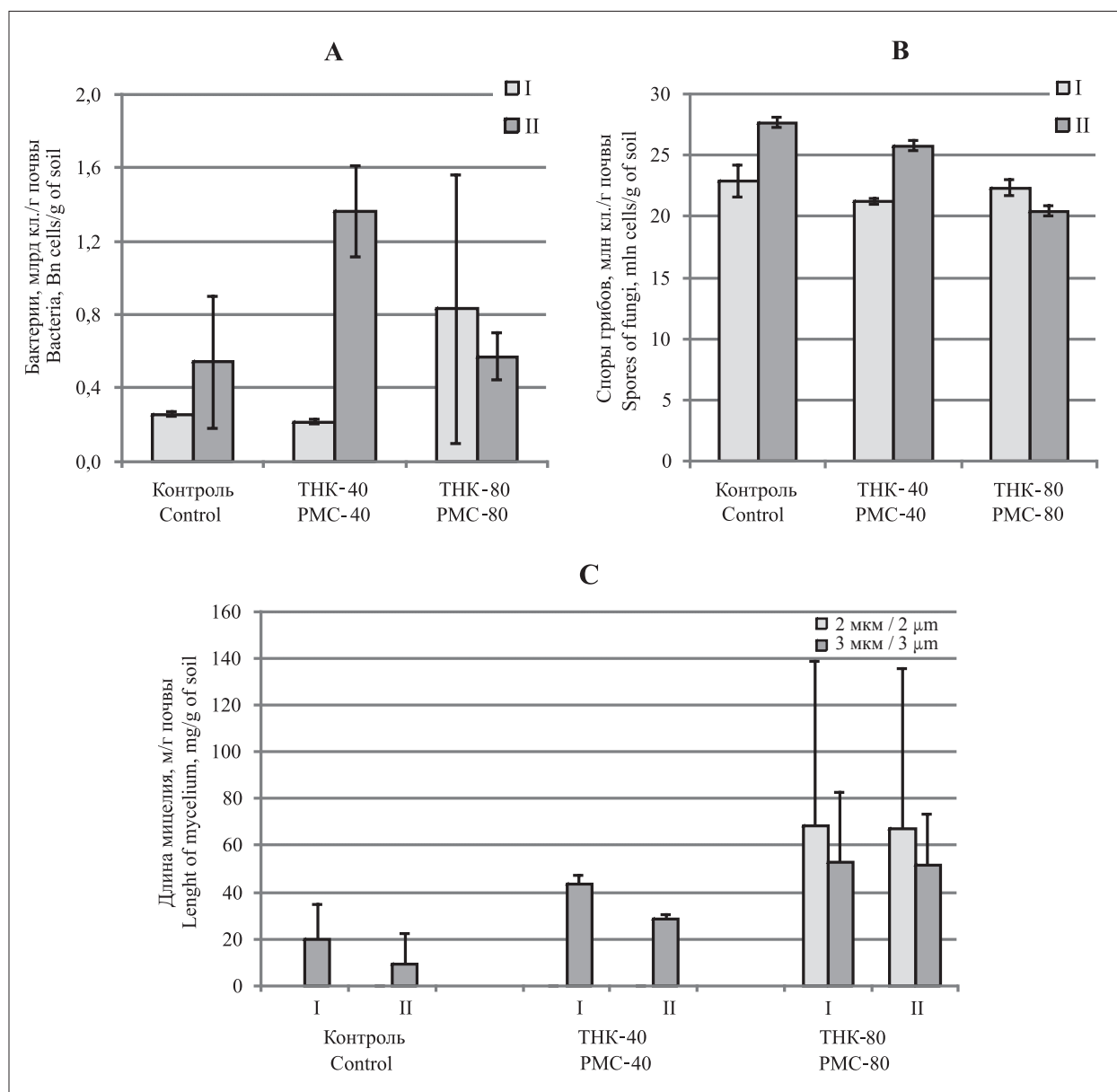


Рис. 1. Численность бактерий (А), спор грибов (В) и величина длины мицелия (С) с шириной гиф 2 и 3 мкм в почвах опытных делянок без внесения удобрений (Контроль) и с разными дозами внесения торфомазового компоста – 40 (ТНК-40) и 80 т/га (ТНК-80) в весенний период (I) и после уборки урожая (II) однолетних трав.

Fig. 1. Number of bacteria (A), spores of fungi (B) and length of mycelium (C) with the sizes of hyphae 2 and 3 μm in the soils of experimental plots without fertilization (Control) and with the application of different doses of peat-manure compost – 40 (PMC-40) and 80 ton/ha (PMC-80) in the spring (I) and after harvesting (II) annual grasses. The error bars show the value of the standard square deviation

опытных делянок в осенний период снижалась доля биомассы прокариот и возрастала – мицелия грибов, в основном за счёт развития гиф грибов более крупного размера (3 мкм). Таким образом, внесение двойной дозы ТНК (80 т/га) более значимо меняет структуру микробной биомассы в агродерново-подзолистых почвах средней тайги, чем применение ТНК в дозе 40 т/га.

Согласно результатам количественной ПЦР, численность рибосомальных генов бак-

терий в изученных нами почвах варьирует в пределах 10^6 – 10^8 на 1 г сухой почвы. Близкие количества копий генов 16S рРНК получены для образцов пахотного горизонта в контроле и в варианте опыта с внесением повышенных доз ТНК (80 т/га), соответственно $8 \cdot 10^7$ и $10 \cdot 10^7$, в варианте с низкими дозами ТНК (40 т/га) количество копий генов на порядок ниже – $14 \cdot 10^6$. Полученные нами данные по числу копий на три-шесть порядков ниже по

Таблица 2 / Table 2

Влияние органических удобрений на величину и структуру микробной биомассы в почвах опытных делянок: в числителе – абсолютные значения (мкг/г), в знаменателе – относительные (%)
 The influence of organic fertilizers on the size and structure of microbial biomass in the soils of experimental plots: in the numerator – absolute values (µg/g), in the denominator – relative (%)

Вариант Variant	Срок отбора Sampling time	Биомасса / Biomass				Сумма Sum
		бактерии bacteria	споры spores of fungi	мицелий / mycelium		
				2 мкм 2 µm	3 мкм 3 µm	
Контроль (без удобрений) Control (without fertilizers)	весна spring	<u>5,1±0,2</u> 1,5	<u>217±3</u> 64,9	0	<u>112±159</u> 33,6	<u>335</u> 100
	осень autumn	<u>11±7</u> 3,3	<u>261±4</u> 80,6	0	<u>52±4</u> 16,0	<u>324</u> 100
ТНК-40 (40 т/га) РМС-40 (40 ton/ha)	весна spring	<u>4,3±0,2</u> 1,0	<u>180±20</u> 42,1	0	<u>244±173</u> 56,9	<u>429</u> 100
	осень autumn	<u>27±5</u> 6,3	<u>244±61</u> 56,5	0	<u>161±12</u> 37,3	<u>432</u> 100
ТНК-80 (80 т/га) РМС-80 (80 ton/ha)	весна spring	<u>17±15</u> 2,4	<u>194,2±0,8</u> 28,4	<u>172±177</u> 25,2	<u>300±125</u> 43,9	<u>683</u> 100
	осень autumn	<u>11,5±2,5</u> 1,8	<u>183±50</u> 28,0	<u>168±173</u> 25,7	<u>292±122</u> 44,6	<u>655</u> 100

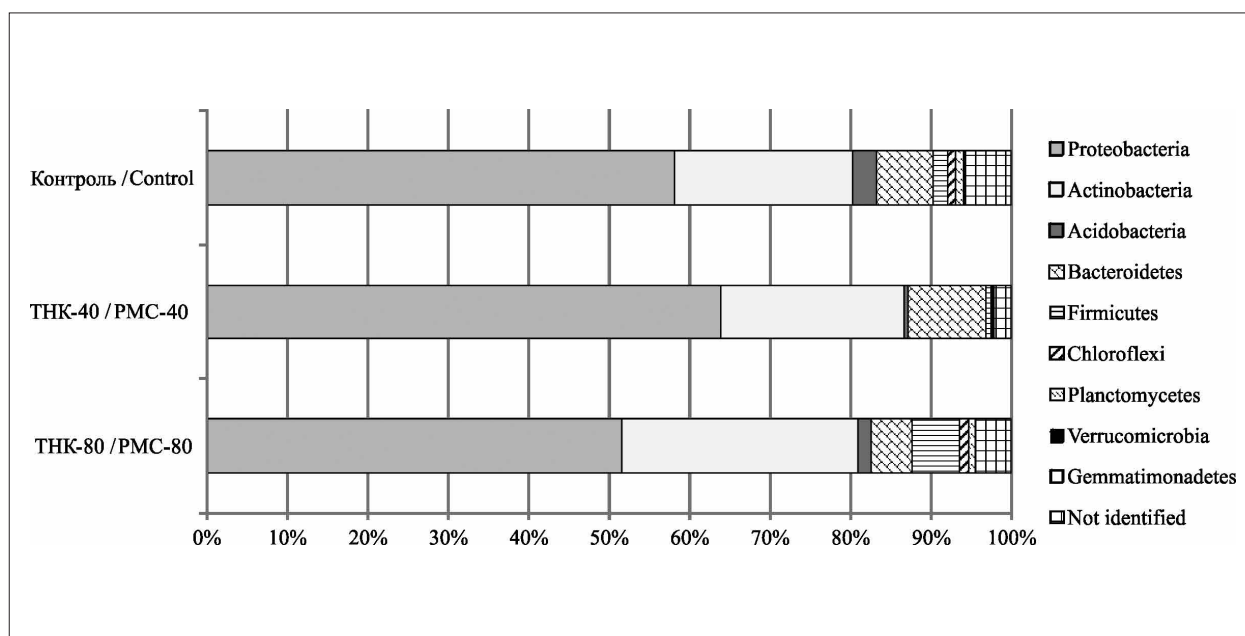


Рис. 2. Таксономическая структура (на уровне филумов) прокариотных комплексов в пахотных горизонтах агродерново-подзолистых почв. Варианты опыта те же, что на рисунке 1
 Fig. 2. Taxonomic structure of microbiomes of arable horizons of agrosod-podzolic soils at the phylum level. Variants of experimental plots are the same as in Figure 1

сравнению с почвами более южных регионов – дерново-подзолистыми, тёмно-серыми, чернозёмами и каштановыми [21, 22]. Это подтверждает представления о более низкой биогенности северных почв.

Комплекс бактерий в почвах опытных участков сформирован преимущественно представителями девяти филумов: *Acidobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Chloroflexi*,

Firmicutes, *Gemmatimonadetes*, *Planctomycetes*, *Proteobacteria* и *Verrucomicrobia* (рис. 2). Практически во всех микробиомах доминируют *Proteobacteria*, на долю которых приходится 50,6–63,8%. Второе место в сообществах пахотных почв занимают представители филума *Actinobacteria* (21,9–28,9%). Эти филумы доминируют во многих типах почв, в том числе и в дерново-подзолистых и тёмно-серых поч-

вах [21]. В солонцах и каштановых почвах *Actinobacteria* занимают ведущие позиции в поверхностных горизонтах, *Proteobacteria* – в нижних горизонтах почвенных профилей [22]. В криолитозоне представители этих филумов приурочены к самым верхним, наиболее прогреваемым слоям торфяных почв [22].

На третьем месте в почвах опытных участков находится филум *Bacteroidetes* (5,1–9,7%), его представители также широко распространены в почвах. Типичными обитателями кислых почв являются бактерии филума *Acidobacteria* [23], однако в почвах кормового севооборота, несмотря на их значительную кислотность ($pH_{КСЛ} = 4,2–4,4$), доля бактерий этого филума невысока – 0,4–3,0%. На долю представителей филумов *Chloroflexi* и *Planctomycetes* приходится около 1%. Численность прокариот остальных филумов в сообществах не достигает 1%.

Внесение в почву двойной дозы ТНК (80 т/га) способствовало снижению в структуре прокариот доли генов *Proteobacteria* (52%) и *Bacteroidetes* (5%) относительно контрольного участка (соответственно 58 и 7%) и участков с внесением низких доз ТНК (64 и 10%). Внесение органических удобрений привело также к возрастанию доли генов бактерий филума *Actinobacteria* (соответственно 22% – в контроле, 23% – при дозе ТНК 40 т/га, 29% – при дозе 80 т/га ТНК) и *Firmicutes* (соответственно 1,9, 0,5 и 5,8%).

В вариантах опыта с внесением ТНК в дозе 80 т/га, несмотря на более высокую (по данным люминесцентной микроскопии) численность прокариот, таксономическое разнообразие бактерий ниже, чем в контроле и на участках с дозой ТНК 40 т/га. В частности, в почвенном микробиоме участков ТНК-80 не обнаружены копии генов бактерий из филумов *Gemmatimonadetes* и *Verrucomicrobia*, представленность которых (особенно, последних) достаточно высока в почвах южных регионов [20].

Заключение

Таким образом, впервые в агроэкосистемах Республики Коми исследовано влияние насыщенного однолетними и многолетними травами шестипольного кормового севооборота и внесения двух доз (40 и 80 т/га) торфо-навозного компоста на свойства агродерново-подзолистых почв и их микробные комплексы. Показано, что применяемая агротехническая система позволяет получать высокие урожаи

однолетних культур без ухудшения гумусного состояния почв, но не позволяет в биоклиматических условиях средней тайги стабилизировать кислотно-основное состояние пахотных почв и обеспечить бездефицитный баланс в них элементов питания (в первую очередь, калия) без внесения известковых мелиорантов и минеральных удобрений. Внесение ТНК в дозе 80 т/га и его последствие приводят к значимой перестройке микробных комплексов в почвах агроэкосистем, проявляющейся в возрастании абсолютных значений микробной биомассы, активизации жизнедеятельности почвенных микроскопических грибов, снижении доли прокариот в структуре микробной биомассы. Низкие дозы ТНК (40 т/га) способствуют поддержанию численности отдельных групп почвенных микробных сообществ на уровне контрольного участка (без внесения удобрений), за исключением осеннего периода, когда на фоне поступления в почву корней и пожнивных остатков отмечается возрастание численности бактерий, сопряжённое со снижением длины мицелия грибов.

Молекулярно-генетические исследования выявили низкий уровень биогенности пахотных почв агроэкосистем Севера. В них число копий рибосомальных генов бактерий составляет $10^6–10^8$ на 1 г сухой почвы, что на 3–6 порядков меньше по сравнению с почвами более южных регионов. Показано, что таксономический состав прокариотного комплекса в пахотных горизонтах исследованных почв представлен филумами: *Acidobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Chloroflexi*, *Firmicutes*, *Gemmatimonadetes*, *Planctomycetes*, *Proteobacteria* и *Verrucomicrobia*. Органические удобрения неоднозначно воздействуют на разные группы прокариот. Внесение ТНК в дозе 80 т/га приводит к снижению таксономического разнообразия прокариот на уровне филумов относительно контрольного участка (без органических удобрений), уменьшению доли бактерий из филумов *Proteobacteria* и *Bacteroidetes*, возрастанию роли *Actinobacteria* и выпадению из состава бактериальных комплексов представителей филумов *Verrucomicrobia* и *Gemmatimonadetes*.

*Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Республики Коми в рамках научного проекта № 20-44-110009 p_a «Влияние инвазии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) на плодородие почв и состав почвенных микробных сообществ в постагрогенных экосистемах Европейского*

Северо-Востока (на примере средней тайги Республики Коми)».

References

1. Sysuev V.A. Priorities and problems of agrarian science in the Euro-North-East of Russia // *Agrarian Science of the Euro-North-East*. 2015. No. 3 (46). P. 4–9 (in Russian).
2. Elkina G.Ya. Optimization of mineral nutrition of plants on podzolic soils. Ekaterinburg: Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2008. 277 p. (in Russian).
3. Chebotarev N.T., Yudin A.A., Oblizov A.V., Bulatova N.V., Konkin P.I., Mikusheva E.N. Organic and mineral fertilizers as factors of increasing the productivity of agrocenoses (on the example of the northern taiga of the Komi Republic). Syktyvkar: Komi Republican Academy of Public Service and Management, 2019. 130 p. (in Russian).
4. Kudeyarov V.N., Sokolov M.S., Glinushkin A.P. The current state of soils of agrocenoses in Russia, measures for their improvement and rational use // *Agrokhi-miya*. 2017. No. 6. P. 3–11 (in Russian). doi: 10.7868/S0002188117060014
5. Mineev V.G., Gomonova N.F., Ovchinnikova M.F. Fertility and biological activity of sod-podzolic soil with long-term use of fertilizers and their aftereffect // *Agrokhi-miya*. 2004. No. 7. P. 5–10 (in Russian).
6. Zavyalova N.Ye., Shirokikh I.G., Yamaltdinova V.R. Microbiological state of sod-podzolic soil of the Cis-Urals with long-term use of organic and mineral fertilizers // *Theoretical and Applied Ecology*. 2020. No. 1. P. 151–159 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4304-2020-1-151-159
7. Rusakova I.V. The influence of long-term use of straw and mineral fertilizers on the biological properties of sod-gilded soil // *Agrokhi-miya*. 2017. No. 8. P. 16–24 (in Russian). doi: 10.7868/S0002188117080026
8. Wolińska A., Kuźniar A., Zielenkiewicz U., Banach A., Izak D., Stepniewska Z., Błaszczak M. Metagenomic analysis of some potential nitrogen-fixing bacteria in arable soils at different formation processes // *Microbial Ecology*. 2017. V. 73. P. 162–176. doi: 10.1007/s00248-016-0837-2
9. Coonan E.C., Kirkby K.A., Kirkegaard J.A., Amidy M.R., Strong C.L., Richardson A.E. Microorganisms and nutrient stoichiometry as mediators of soil organic matter dynamics // *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 2020. V. 117. P. 273–298. doi: 10.1007/s10705-020-10076-8
10. Lapteva E.M., Kovaleva V.A., Vinogradova Yu.A., Perminova E.M., Elkina G.Ya., Chebotarev N.T. Influence of various fertilization systems on microbial biomass and the complex of cultivated sod micromycetes podzolic soil in the middle taiga subzone // *Agrokhimicheskiy byullyuten*. 2019. No. 6. P. 24–29 (in Russian).
11. Theory and practice of chemical analysis of soils / Ed. L.A. Vorobyova. Moskva: GEOS, 2006. 400 p. (in Russian)
12. Polyanskaya L.M., Zvyagintsev D.G. The content and composition of microbial biomass as an index of the ecological status of soil // *Eurasian Soil Science*. 2005. V. 38. No. 6. P. 625–633.
13. Andronov E.E., Pinaev A.G., Pershina E.V. Isolation of DNA from soil samples. Sankt-Peterburg: “Obyedinenie Venta” Production Cooperative, 2011. 27 p. (in Russian).
14. Bates S., Berg-Lyons D., Caporaso J.G., Walters W.A., Knight R., Fierer N. Examining the global distribution of dominant archaeal populations in soil // *The ISMEJ*. 2011. V. 5. P. 908–917.
15. Grüning B., Dale R., Sjödin A., Chapman B.A., Rowe J., Tomkins-Tinch C.H., Valieris R., Köster J., Bioconda T., Brueffer Ch. Bioconda: sustainable and comprehensive software distribution for the life sciences // *Nature Methods*. 2018. V. 15. P. 475–476.
16. Caporaso J.G., Kuczynski J., Stombaugh J., Bittinger K., Bushman F.D., Costello E.K., Fierer N., Pena A.G., Goodrich J.K., Gordon J.I., Huttley G.A., Kelley S.T., Knights D., Koenig J.E., Ley R.E., Lozupone C.A., McDonald D., Muegge B.D., Pirrung M., Reeder J., Sevinsky J.R., Turnbaugh P.J., Walters W.A., Widmann J., Yatsunenkov T., Zaneveld J., Knight R. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data // *Nature Methods*. 2010. V. 7. P. 335–336.
17. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. V. 4 (1). P. 9.
18. Dmitriev V.I. Annual forage crops in field fodder production in the Omsk region // *Vestnik Omskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2014. No. 2. P. 12–14 (in Russian).
19. Semenov V.M., Kogut B.M. Soil organic matter. Moskva: GEOS, 2015. 233 p. (in Russian).
20. Structural and functional organization of soils and soil cover of the European North-East. Sankt-Peterburg: Nauka, 2001. 224 p. (in Russian).
21. Chernov T.I., Zhelezova A.D., Kutovaya O.V., Tkhakakhova A.K., Bgazhba N.A., Kurbanova F.G., Makeev A.O., Puzanova T.A., Rusakov A.V., Khokhlova O.S. Comparative analysis of the structure of buried and surface soils by analysis of microbial DNA // *Microbiology (Mikrobiologiya)*. 2018. V. 87. No. 6. P. 833–841. doi: 10.1134/S0026261718060073
22. Chernov T.I., Tkhakakhova A.K., Lebedeva M.P., Zhelezova A.D., Bgazhba N.A., Kutovaya O.V. Microbiomes of the soils of solonchic complex with contrasting salinization on the Volga–Ural interfluvium // *Eurasian Soil Science*. 2018. V. 51. No. 9. P. 1057–1066. doi: 10.1134/S1064229318090041
23. Lapteva E.M., Vinogradova Yu.A., Chernov T.I., Kovaleva V.A., Perminova E.M. The structure and diversity of soil microbial communities in hilly bogs in the north-west of the Bolshezemelskaya tundra // *Izvestia of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. 2017. No. 4 (32). P. 5–14 (in Russian).