

УДК 631.48:930.26

ОБЗОР ОСНОВНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП МИКРООРГАНИЗМОВ В ПОЧВАХ ЗОНАЛЬНОГО РЯДА ПО ДАННЫМ МЕТАГЕНОМНОГО АНАЛИЗА И ФЛУОРЕСЦЕНТНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ *IN SITU*

© 2022 г. Д. А. Юршенас¹, *, Н. Н. Каширская¹

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ФИЦ “Пушинский научный центр биологических исследований РАН”, Пушкино, Московская обл., Россия

*e-mail: dasha_ometova@mail.ru

Поступила в редакцию 11.04.2022 г.

После доработки 23.06.2022 г.

Принята к публикации 23.06.2022 г.

Изучение таксономического разнообразия почвенной микробиоты имеет большое теоретическое значение для понимания структуры микробного сообщества и участия микроорганизмов в процессах почвообразования. До сих пор остается актуальным установление взаимосвязи микробного разнообразия с типом почвы и особенностями ландшафта. Цель исследования — обзор экологически значимых таксономических групп прокариот в почвах зонального ряда и сравнение результатов, полученных нами для южного чернозема методом FISH (fluorescence *in situ* hybridization), с литературными данными о таксономическом разнообразии микробных сообществ черноземов. Показано, что в почвах лесной зоны преобладают Proteobacteria, ответственные за разложение легкодоступного органического вещества, и Acidobacteria, способные утилизировать труднодоступное органическое вещество почвы в условиях низких значений pH. В степной зоне — с более теплым климатом и щелочными почвами — в качестве преобладающей группы гидролитического микробного комплекса выделялись Actinobacteria. Обнаружена отрицательная корреляция ($r = -0.77$) между величинами относительного обилия Actinobacteria и Proteobacteria в ряду зональных почв. В мерзлотных, лесных и степных почвах в ряде случаев отмечалось высокое относительное обилие Verrucomicrobia. В пустынных почвах доля этой таксономической группы не превышала 5%. В большинстве палеопочв различного возраста доля Verrucomicrobia была в 2–4 раза меньше, чем в современных почвах. Исследованный нами южный чернозем Воронежской обл. характеризовался повышенной долей Acidobacteria, низкой долей Actinobacteria и значительным сходством относительного обилия Archaea, Proteobacteria и Verrucomicrobia, по сравнению с данными, известными для южных черноземов. Проведенное исследование позволило обобщить полученные в последние десятилетия данные о распространении основных таксономических групп прокариот в почвах лесных и степных экосистем.

Ключевые слова: микробные сообщества, метагеном, таксономические группы, Archaea, Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria, Verrucomicrobia

DOI: 10.31857/S0042132422060102

ВВЕДЕНИЕ

С 1880-х гг., когда Жан-Жак Шлезинг и Ахилл Мюнц впервые установили взаимосвязь процесса нитрификации с деятельностью почвенных микроорганизмов, и до настоящего времени продолжается развитие представлений о важнейшей роли почвенной микробиоты в процессах почвообразования (Омелянский, 1940). Число публикаций, посвященных таксономическому разнообразию почвенных микроорганизмов, неуклонно растет в последние десятилетия (Манучарова и др., 2020; Чернов, Железова, 2020; Wellington et al., 2003; Thomson et al., 2010; Delgado-Baquerizo et al., 2018). Анализ почвенного метагенома или рибо-

сомальной РНК *in situ* позволяет идентифицировать таксономические группы микроорганизмов, установить взаимосвязи между таксономической структурой и экологическими функциями микробного сообщества (Wellington et al., 2003), выявить место тех или иных таксономических групп в пищевых сетях и их участие в разложении органического вещества почвы. Изучение бактериального разнообразия на основе 16S рРНК позволило установить, что почва является одной из самых насыщенных прокариотами сред обитания на Земле. Несмотря на то, что сам ген 16S составляет примерно 0.05% среднего прокариотического генома, анализ этого участка рибосомальной

РНК дает ценную информацию о разнообразии микробных популяций (Steele, Streit, 2005). Идентификация 16S рРНК до сих пор остается мощным инструментом микробной экологии. Одним из эффективных современных методов является метод *in situ* гибридизации с рРНК-специфичными флуоресцентно-мечеными олигонуклеотидными зондами — FISH (fluorescence *in situ* hybridisation) (Манучарова, 2010; Amann et al., 1995).

Однако, несмотря на огромное разнообразие прокариот, их значимые экологические группы в почвах нашей планеты составляют сравнительно немногочисленные филоотипы, около 2% от общего разнообразия (Delgado-Baquerizo et al., 2018). Наиболее распространенные из этих филоотипов относятся к следующим филумам: Alphaproteobacteria (*Bradyrhizobium*, *Sphingomonas*, *Rhodoplanes*), Betaproteobacteria (*Methylobium*, *Ramlibacter*), Acidobacteria (*Solibacter*), Actinobacteria (*Streptomyces*, *Salinibacterium*, *Mycobacterium*). К достаточно распространенным таксономическим группам почвенных микроорганизмов относятся также Verrucomicrobia. Несмотря на низкую частоту встречаемости представителей этого филума в большинстве исследований, целенаправленный поиск позволяет выявлять более 20% Verrucomicrobia в почвах (Чернов, 2016; Janssen, 2006; Hansel et al., 2008; Bergmann et al., 2011). Отдельную нишу в исследованиях микробного разнообразия почв занимают Archaea. Вклад этой группы прокариот в микробные сообщества различных местообитаний может варьировать от долей процента до половины всей численности, как это было показано для олиготрофных болот (Панкратов, 2007).

Соотношение основных таксономических групп характеризуется широкой изменчивостью даже в пределах одного почвенного типа. Так, в различных черноземах доли Proteobacteria, Acidobacteria, Actinobacteria и Verrucomicrobia варьировали соответственно в пределах 8–36% (Чернов и др., 2018; Манучарова и др., 2020), 4–11% (Манучарова и др., 2020; Горбачева, 2016), 15–35% (Горбачева, 2016; Мельничук и др., 2018), 1.4–21% (Мельничук и др., 2018; Чернов и др., 2018). На таксономическую структуру микробных сообществ существенно влияет состав растительности. При исследовании почв зонального ряда для учета различий таксономической структуры в пределах одной природной зоны необходимо принимать во внимание взаимосвязи между растениями и микроорганизмами.

Метаболические особенности представителей некоторых филогенетических групп нередко перекрываются, однако существует возможность установить их преимущественную экологическую роль, поскольку микроорганизмы различных групп, разлагающие органическое вещество почвы, вступают в процессы его переработки на

разных стадиях, с различной интенсивностью, играя свою роль в зависимости от условий среды. К существенным сезонным изменениям таксономической структуры микробных сообществ может приводить сельскохозяйственное использование почв. Так, в конце вегетации культуры увеличивается доля Actinobacteria, поскольку микробное сообщество нуждается в разрушении трудно гидролизующего органического вещества, накопившегося в виде пожнивных остатков. В середине вегетации на разных фазах роста растений могут доминировать другие группы. При этом использование удобрений увеличивает количество копитрофных и снижает долю олиготрофных микроорганизмов (Semenov, 2021).

В связи с множеством публикаций, посвященных таксономическому разнообразию микробных сообществ в почвах различных природных зон, появилась необходимость в обобщении и структуризации этих данных. Цель исследования — обзор экологически значимых таксономических групп прокариот в почвах зонального ряда и сравнительный анализ результатов, полученных нами для южного чернозема методом FISH, с данными о таксономическом разнообразии типичных и южных черноземов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Статистическую обработку данных по 40 почвам из 23 литературных источников проводили в программе Excel с помощью построения диаграмм box plot (Krzywinski, Altman, 2014) и в программе STATISTICA методом главных компонент.

Материал экспериментального исследования — верхний горизонт чернозема южного (Богучарский р-он Воронежской обл.). Образцы отбирались в июне 2021 г. В этом году почва после многолетней регулярной распашки впервые перестала использоваться. Начался переход пахотной почвы в залежное состояние. Растительное сообщество было представлено сурепкой *Barbarea vulgaris*, проективное покрытие составляло 100%. Проведена оценка относительного обилия метаболически активных клеток микроорганизмов различных таксономических групп с использованием рРНК-специфичных олигонуклеотидных зондов, меченных Су-3, в трех независимых повторностях (Манучарова, 2010): Archaea ARCH915, Alphaproteobacteria ALFlb, Betaproteobacteria BET42a, Actinobacteria HGC69a, Acidobacteria HoAc, Verrucomicrobia Ver138. При этом общую численность микробного сообщества почвы оценивали в тех же образцах с использованием акридина оранжевого. Статистическая обработка данных проводилась стандартными методами (Дмитриев, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Относительное обилие основных таксономических групп микробных сообществ в верхних горизонтах почв зонального ряда приведено в табл. 1.

Оценка таксономической структуры методом FISH проводилась в 10% выборки, остальные 90% результатов были получены с помощью метагеномного анализа.

Одна из самых распространенных микробных групп во многих почвах — Proteobacteria, что подтверждается как молекулярными методами, так и методами культивирования. Эта таксономическая группа в совокупности обладает широким спектром метаболических возможностей, включая копитрофных, метилотрофных, азотфиксирующих, сульфат- и железоредуцирующих бактерий (Zhang, Xu, 2008). Большинство представителей Proteobacteria относятся к копитрофам, участвующим в разложении легкодоступной органики (Eilers et al., 2010; Goldfarb et al., 2011).

В почвах зонального ряда выявлено широкое варьирование относительного обилия Proteobacteria (рис. 1).

В степных почвах доля Proteobacteria снижается, по сравнению с лесными почвами, до 14–36% в черноземах и до 12–31% в почвах зоны сухих степей. При этом в коричневой почве содержание Proteobacteria в микробном пуле выше, чем в каштановой почве, а средние и медианные величины этого показателя соответствуют солонцам. Широкий разброс относительного обилия Proteobacteria отмечен в почвах пустынь — от 25 до 51%. Здесь наиболее высокий процент этой группы выявлен в биогенных горизонтах пустынных почв Восточного Казахстана (Кутюва и др., 2015). Необходимо отметить, что механизмы адаптации к высыханию для большинства Proteobacteria до сих пор остаются неразгаданными, однако они нередко составляют высокую долю в микробном разнообразии пустынь (Heulin et al., 2017).

В отдельных случаях отмечаются низкие величины относительного содержания Proteobacteria — в темно-серой лесной почве Белгородской обл., в черноземе типичном Воронежской обл. (Чернов и др., 2018) и в почве пустыни Атакама в Чили (Neilson et al., 2012). В целом, тенденция снижения содержания Proteobacteria в микробных сообществах отмечена в зональном ряду от почв лесной зоны к почвам сухостепной зоны.

Обилие таксонов Proteobacteria обычно уменьшается с глубиной (Steger et al., 2019). Однако в микробных сообществах глубоких почвенных горизонтов известны случаи резкого увеличения доли этой таксономической группы. Так, в нижнем горизонте солонца на границе с почвообразующей породой их содержание в микробном пуле достигает почти 100% (Чернов, 2016). Эти данные согласуются с недавно полученными нами результатами

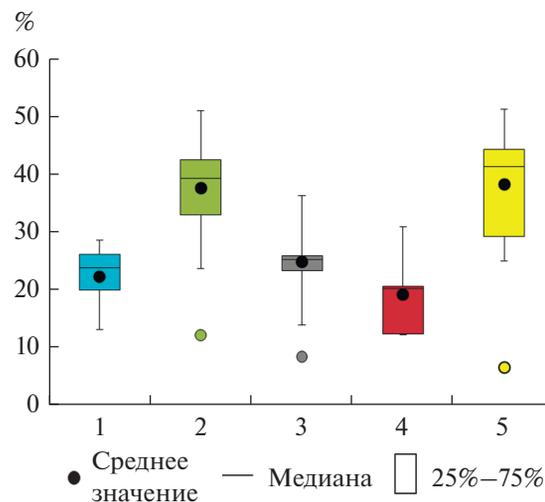


Рис. 1. Относительное обилие Proteobacteria в верхних горизонтах почв зонального ряда: 1 — вечномёрзлые почвы ($n = 4$), 2 — почвы лесной зоны ($n = 12$), 3 — черноземы ($n = 10$), 4 — почвы сухостепной зоны ($n = 7$), 5 — пустынные почвы ($n = 6$).

о значительном увеличении доли сапротрофных микроорганизмов с глубиной в современных и погребенных почвах (Юршенас, Каширская, 2022). Кроме того, высокое обилие Proteobacteria в глубоких горизонтах почв может быть связано с разнообразием этой группы и присутствием среди ее представителей сульфат- и железоредуцирующих бактерий. Известно, что в поверхностных горизонтах преобладают Alphaproteobacteria, а в более глубоких слоях — Betaproteobacteria (Steger et al., 2019). Отмечены случаи увеличения относительного обилия Betaproteobacteria в нарушенных почвах (Кондакова, 2019; Labbé et al., 2007). Считается, что представители данной группы могут вести себя как олиготрофы.

Следующая экологически значимая группа микроорганизмов, имеющая повсеместное распространение в почвах Земного шара, — Acidobacteria. Большинство представителей этой группы — ацидофильные хемогетеротрофы, растущие аэробно в мезофильных условиях (Zhang, Xu, 2008), они связаны с трансформацией органического вещества почвы (Banerjee et al., 2016). Acidobacteria принимают участие в регуляции биогеохимических циклов, секретируют экзополисахариды и стимулируют рост растений (Kalam et al., 2020). Они активно участвуют в утилизации труднодоступного органического вещества, образующегося при отмирании растений, грибов и насекомых (Kalam et al., 2020). Некоторые представители Acidobacteria, синтезируя широкий спектр гликозидгидролаз, способны к расщеплению сложных углеводных полимеров: ксилана, целлюлозы, гемицеллюлозы, пектина, крахмала и хитина (Ward et al., 2009; Belova et al., 2018). Исследования предполагают

Таблица 1. Относительное обилие Proteobacteria (1), Acidobacteria (2), Actinobacteria (3) и Verrucomicrobia (4) в верхних горизонтах некоторых зональных и интразональных почв

Почва (источник)	Растительность	pH	Относительное обилие таксономических групп, %			
			1	2	3	4
FISH						
Почва тундры, Сибирь (Гродницкая и др., 2017; Kobabe et al., 2004)	Мхи, осоки	7.8–8.2	13.0	–	–	–
Торфяная почва, Тверская обл. (Конова, 2013)	Мхи, разнотравье	–	20.0	–	14.0	–
Дерново-луговая почва, Московская обл. (Конова, 2013)	Злаки, разнотравье	–	39.0	26.0	–	–
Чернозем типичный, Воронежская обл. (Манучарова и др., 2020)	Древесная растительность (<i>Quercus robur</i> , <i>Acer</i> sp.)	7.5	36.0	4.0	28.0	4.0
Метагеном						
Вечномерзлые почвы						
Почвы Антарктиды (Rinnan et al., 2009; Yergeau et al., 2012)	<i>Empetrum rubrum</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Usnea antarctica</i>	4.8	–	25.0	29.7	10.0
Арктическая почва, Шпицберген (Schostag et al., 2015)	<i>Salix polaris</i> , <i>Luzula arguata</i>	4.6–5.6	22.0	17.0	22.0	20.0
Торфяная почва, Большеземельская тундра (Лаптева и др., 2017)	<i>Betula nana</i> , <i>Ledum decumbens</i> , <i>Cladonia</i> sp.	2.6–3.4	28.0	30.0	29.0	3.0
Почвы лесной зоны						
Почва boreального леса, Финляндия (Sietio et al., 2019)	Хвойный лес (<i>Pinus sylvestris</i>)	4.1	39.6	26.6	16.5	4.0
Лесная почва, Чехия (Lladó et al., 2016)	Хвойный лес (<i>Picea abies</i>)	–	45.0	38.0	5.7	4.3
Дерново-подзолистая почва, Чувашия (Чернов и др., 2018)	Смешанный хвойно-широколиственный лес	–	26.3	11.3	16.5	29.8
Дерново-подзолистая почва, Московская обл. (Чернов, 2016)	Смешанный елово-широколиственный лес	6.7	42.3	9.1	24.0	3.2
Дерново-подзолистая почва, Московская обл. (Zhelezova et al., 2022)	Смешанный елово-широколиственный лес	–	42.0	19.0	–	–
Серая лесная почва, Московская обл. (Чернов, 2016)	Широколиственный лес	5.5	50.6	7.0	24.6	6.0
Темно-серая почва, Белгородская обл. (Чернов и др., 2018)	Широколиственный лес (<i>Tilia</i> sp., <i>Quercus</i> sp.)	5.5	12.0	7.0	11.5	22.8
Темно-серая лесная почва, Красноярский край (Кондакова, 2019)	Смешанный лес (<i>Pinus</i> sp., <i>Betula</i> sp.)	5.6	23.5	–	8.0	4.3

Таблица 1. Продолжение

Почва (источник)	Растительность	рН	Относительное обилие таксономических групп, %			
			1	2	3	4
Темно-серая лесная нарушенная почва (Кондакова, 2019)	Смешанный лес (<i>Pinus</i> sp., <i>Betula</i> sp.)	5.6	15.8	–	10.0	5.4
Лесная почва в горах Китая (Chen et al., 2021)	Альпийский лес (<i>Picea crassifolia</i>)	7.35	34.4	17.6	21.7	2.6
Черноземы						
Чернозем типичный, пашня, Воронежская обл. (Чернов, 2016)	Агроценоз (<i>Triticum aestivum</i>)	6.6	26.2	9.2	24.3	6.1
Чернозем типичный, пашня, Воронежская обл. (Чернов и др., 2018)	Агроценоз (<i>Triticum aestivum</i>)	–	8.3	5.3	18.5	21.0
Чернозем типичный, пашня, Курская обл. (Горбачева, 2016)	Агроценоз (<i>Triticum aestivum</i>)	–	25.5	11.0	15.0	–
Чернозем, целина, Курская обл. (Проценко и др., 2012; Горбачева, 2016)	Ковыльная степь (<i>Stipa pennata</i>)	5.3	21.6	0.9	17.0	–
Чернозем типичный, Курская обл. (Семенов и др., 2020)	Ковыльная степь (<i>Stipa pennata</i>)	7.1	13.7	10.0	20.0	20.9
Чернозем южный, пашня, Крым (Мельничук и др., 2018)	Агроценоз (<i>Triticum aestivum</i> , <i>Sorghum bicolor</i>)	–	25.6	7.1	34.0	4.4
Чернозем южный, целина, Крым (Мельничук и др., 2018)	Типчаково-ковыльная степь (<i>Festuca</i> sp., <i>Stipa</i> sp.)	–	23.1	5.4	35.4	1.4
Почвы сухих степей						
Каштановая почва, Прикаспий (Чернов, 2016)	Типчак, польнь (<i>Festuca</i> sp., <i>Artemisia</i> sp.)	7.3	12.2	5.6	44.8	3.6
Коричневая почва, Крым (Чернов, 2016)	Ксерофитный лес (<i>Juniperus</i> sp.)	7.3	30.6	6.0	48.4	4.3
Почвы пустынь						
Восточный Казахстан (Кутовая и др., 2015)	Пустынная растительность (<i>Ilynia regelii</i>), крайнеаридная почва на засоленных пролювиальных отложениях (Solonchak)	8.7–9.1	43.9	1.2	9.5	1.1
Восточный Казахстан (Кутовая и др., 2015)	Пустынная растительность (<i>Ilynia regelii</i>), крайнеаридная почва на незасоленных гипсоносных пролювиальных отложениях (Gypsisol)	8.8–8.9	50.8	2.0	10.0	3.0

Таблица 1. Окончание

Почва (источник)	Растительность	рН	Относительное обилие таксономических групп, %			
			1	2	3	4
Пустыня Табернас, Испания (Maier et al., 2014)	Пустынная растительность (<i>Psora desipiens</i>)	7.1–7.4	24.8	3.8	–	3.4
Пустыня Атакама, Чили (Neilson et al., 2012) рН	Пустынная растительность (<i>Cistanthe salsoloides</i>)	7.9–8.1	6.4	0.3	77.0	–
Пустыня Сахара, г. Тагавин, Тунис (Chanal et al., 2006)	–	–	41.0	17.0	25.0	–
Субтропические почвы						
Китай, провинция Фуцзянь, чайная плантация 0 лет (Li et al., 2016)	Агроценоз (<i>Camellia sinensis</i>)	5.1	33.3	26.7	11.7	–
Китай, провинция Фуцзянь, чайная плантация 10 лет (Li et al., 2016)	Агроценоз (<i>Camellia sinensis</i>)	3.8	47.3	20.7	11.7	–
Китай, пшенично-рисовое поле (Wang et al., 2016)	Агроценоз (<i>Triticum aestivum</i> , <i>Oryza sativa</i>)	5.0–6.6	34.0	8.8	5.9	–
Инграциональные почвы						
Лугово-каштановая, Прикаспийская низменность (Тихонович и др., 2018)	Злаки, разнотравье	6.2	12.0	–	–	–
Солонец, Прикаспийская низменность (Чернов, 2016)	Типчак, польнь (<i>Festuca</i> sp., <i>Artemisia</i> sp.)	7.2	20.4	6.2	31.8	7.9
Палеопочвы						
Дерново-подзолистая почва, 2 тыс. л. н. (Чернов и др., 2018)	–	–	23.5	6.0	17.5	0.5
Темно-серая почва, 2.6–2.4 тыс. л. н. (Чернов и др., 2018)	–	–	15.3	13.5	22.8	0.9
Чернозем, 3.7–3.5 тыс. л. н. (Чернов и др., 2018)	–	–	15.0	7.0	27.5	1.3
Чернозем, 33–24 тыс. л. н. (Семенов и др., 2020)	–	7.6	–	–	–	1.5
Чернозем, 105–95 тыс. л. н. (Семенов и др., 2020)	–	8.1	–	–	32.7	0.7
Чернозем, 130–117 тыс. л. н. (Семенов и др., 2020)	–	7.6	–	20.0	9.0	21.0

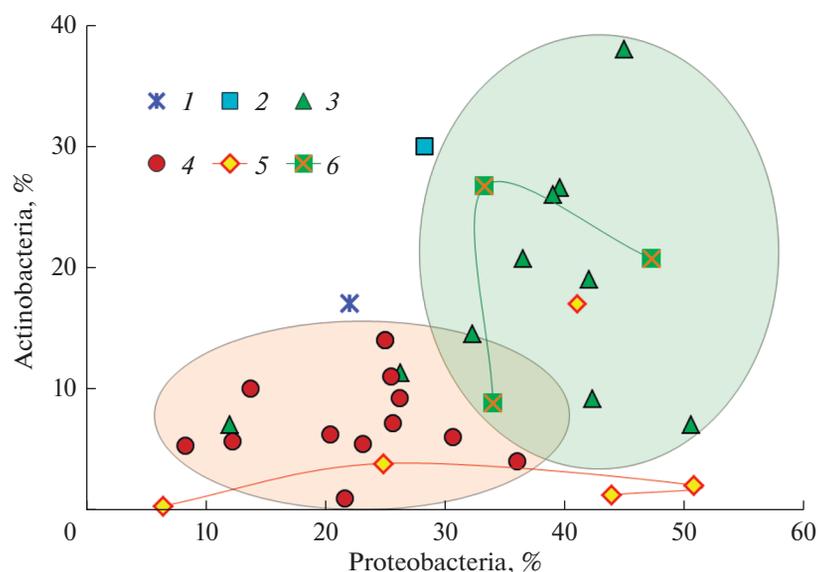


Рис. 2. Соотношение Proteobacteria и Acidobacteria в верхних горизонтах почв зонального ряда: 1 – арктическая почва, 2 – торфяная почва тундры, 3 – лесные почвы, 4 – степные почвы, 5 – почвы пустынь, 6 – субтропические почвы.

взаимосвязь генных модулей, кодирующих эти ферменты, с устойчивостью Acidobacteria к высыханию. Все культивируемые Acidobacteria являются граммотрицательными, не образуют спор и демонстрируют олиготрофный способ питания. Отсутствие роста на обычных питательных средах у большинства представителей данной группы может быть связано с их олиготрофной природой или экологической К-стратегией (Ward et al., 2009).

На рис. 2 представлено соотношение Proteobacteria и Acidobacteria в верхних горизонтах почв зонального ряда. В почвах лесных экосистем относительное обилие как Proteobacteria, так и Acidobacteria, было в большей части случаев заметно выше, чем в степных почвах. Это может быть связано с преобладанием процессов разложения органического вещества в лесных почвах, тогда как почвы степной зоны характеризуются большей интенсивностью накопления органики, высокой емкостью катионного обмена и формированием почвенных микроагрегатов. Установлено, что в микроагрегатах представители Acidobacteria содержатся в меньшем количестве, по сравнению с макроагрегатами (Mummey et al., 2006).

Преобладание Acidobacteria отмечено в микробных сообществах субтропических почв чайных плантаций Китая (Li et al., 2016). Известно, что в тропических почвах с недостатком питательных веществ представители Acidobacteria получают преимущество, благодаря высокой способности адаптироваться к разложению сложных субстратов (Ward et al., 2009).

Пустынные почвы в большей части случаев характеризовались широким варьированием отно-

сительного обилия Proteobacteria и низкими величинами доли Acidobacteria, за исключением почвы пустыни Сахара, где доля последних достигала 17%.

Важную роль в процессах минерализации почвенного органического вещества играют Actinobacteria, способные разлагать различные его формы, включая труднодоступные. В этом аспекте Actinobacteria могут выполнять ту же экологическую функцию, что и рассмотренная ранее группа Acidobacteria, но преимущество они получают при других условиях. Большинство представителей Actinobacteria предпочитают значения pH = 6–9 и умеренную температуру – 25–30°C. Богатые органическим веществом щелочные почвы оптимальны для их развития (Hazarika, Thakur, 2020). В зональном ряду при снижении кислотности и увеличении температуры почв доля Actinobacteria увеличивается с уменьшением доли Acidobacteria.

Поиск взаимосвязи между относительным обилием Actinobacteria и Proteobacteria в верхних горизонтах почв зонального ряда представлен на рис. 3. Эти таксономические группы показали здесь отрицательную корреляцию с коэффициентом $r = -0.77$. Наибольшее содержание Actinobacteria и наименьшее – Proteobacteria отмечено в почве пустыни Атакама в Чили, которая известна как самая сухая пустыня земного шара (Neilson et al., 2012). Почва отличается высоким pH и достаточно развитым растительным покровом, представленным преимущественно *Cistanthe sal-soioides*. Подобные условия приемлемы для устойчивых к высыханию, способных к образованию спор представителей Actinobacteria, относительное обилие которых здесь достигает 77%. Известно, что устойчивость микроорганизмов к обезво-

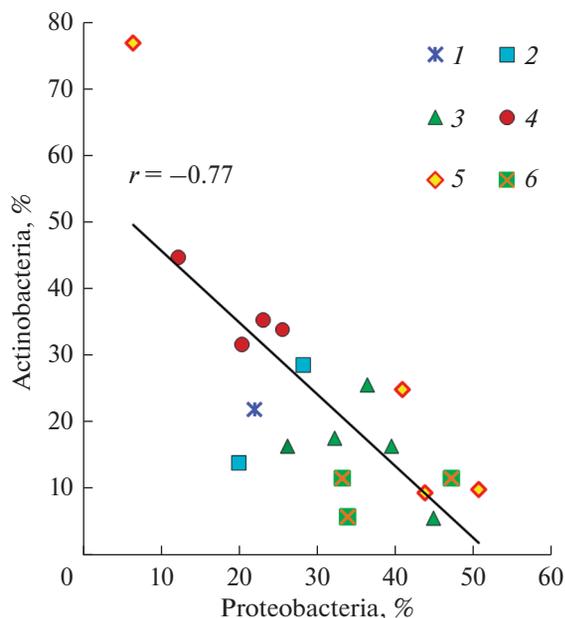


Рис. 3. Взаимосвязь относительного обилия Proteobacteria и Actinobacteria в верхних горизонтах почв зонального ряда: 1 – арктическая почва, 2 – торфяная почва тундры, 3 – лесные почвы, 4 – степные почвы, 5 – почвы пустынь, 6 – субтропические почвы.

живанию – наиболее существенный адаптивный признак для засушливых местообитаний (Heulin et al., 2017). Кроме того, преобладание Actinobacteria в почвах, растительный покров которых представлен ксерофитами, связано с их способностью перерабатывать труднодоступное органическое вещество.

Увеличение относительного обилия Actinobacteria в микробном сообществе, сопровождающееся уменьшением доли Proteobacteria, наблюдается в щелочных почвах степной зоны. В лесных и вечномёрзлых почвах с низкими значениями pH доля Actinobacteria уменьшается, поскольку преимущество здесь получают другие представители гидролитического микробного комплекса. Наименьшие значения относительного обилия Actinobacteria на фоне высокого обилия Proteobacteria отмечены в лесной почве Чехии (Lladó et al., 2016), пустынных почвах Казахстана (Кутюва и др., 2015) и кислых тропических почвах Китая (Li et al., 2016; Wang et al., 2016).

В погребенных палеопочвах содержание Actinobacteria в некоторых случаях сохраняется на уровне выше 30% от общего пула микроорганизмов (Семенов и др., 2020). В коллювиальных почвах Южной Моравии, Чешская Республика наибольшее их относительное обилие отмечено на глубине 250–350 см в погребенном гумусовом горизонте палеочернозема (Sagova-Mareckova et al., 2016). По-видимому, рассматриваемый горизонт изначально был богат органическим веществом,

обеспечившим высокую исходную численность этой характерной для черноземов группы гидролитического микробного комплекса. С другой стороны, доля Actinobacteria нередко увеличивается с глубиной, поскольку они способны к олиготрофному способу питания. Закономерные изменения в зависимости от глубины почвенного слоя для Actinobacteria обычно не выявляются (Eilers et al., 2012).

Свидетельства широкого распространения и многочисленности Verrucomicrobia в почвах указывают на значимую роль этих микроорганизмов, хотя конкретная экологическая их функция до сих пор не установлена (Zhang, Xu, 2008). Доля представителей этого филума в микробных сообществах современных почв редко превышает 5%, однако существует вероятность значительной их недооценки, поскольку большинство используемых праймеров не обеспечивают в достаточной мере амплификацию генов 16S рРНК Verrucomicrobia (Bergmann et al., 2011). Долгое время считалось, что они олиготрофны и могут расти при низкой доступности углерода (Eilers et al., 2012). Выявлено увеличение относительного обилия данной группы с повышением концентраций нитратного и аммонийного азота, что подтверждает идею о способности развиваться при низких концентрациях углерода, используя для получения энергии неорганические соединения (Steger et al., 2019). Тем не менее, методом метабаркодинга показана взаимосвязь большей части Verrucomicrobia с верхними горизонтами почвы, что указывает на их потребность в высоком содержании органического вещества (Семенов и др., 2020). В пахотных почвах, в ответ на снижение содержания органического углерода после вспашки, численность Verrucomicrobia резко уменьшается (Семенов, 2021).

На рис. 4 представлено относительное обилие Verrucomicrobia в верхних горизонтах современных почв зонального ряда и в погребенных почвах. Среди вечномёрзлых почв данные по относительному обилию Verrucomicrobia получены для торфяной почвы Большеземельской тундры (Лаптева и др., 2017), антарктической почвы Фолклендских островов (Yergeau et al., 2012) и арктической почвы Шпицбергена (Schostag et al., 2015). Значения этого показателя составляют здесь 3, 10 и 20% соответственно. В современных лесных, степных и пустынных почвах относительное обилие Verrucomicrobia, как правило, варьирует в близком диапазоне от 1.1 до 7.9%. В палеопочвах представленность этой таксономической группы снижается в 2–4 раза, по сравнению с современными почвами. При этом Verrucomicrobia – индикаторы разновозрастных погребенных палеопочв, где их распространённость в ряде случаев на порядок ниже, чем в современных почвах (Чернов и др., 2018). Однако единичные случаи экстремально высоких величин относительного обилия Verrucomicrobia в пределах 20–30% отмечены

как в современных почвах, так и в погребенных палеопочвах.

Сравнительный анализ относительного обилия четырех таксономических групп в микробных сообществах верхних горизонтов лесных и степных почв проводился с помощью метода главных компонент (рис. 5). На диаграмме рассеяния представлены 81.7% различий между шестнадцатью вариантами, семь из которых относятся к степным почвам и девять — к почвам лесной зоны. К группе лесных почв отнесены две палеопочвы, погребенные 2 тыс. л. н. и 2.6–2.4 тыс. л. н., к группе степных почв — одна палеопочва, погребенная 3.7–3.5 тыс. л. н. Увеличение доли *Acidobacteria* смещает координаты на факторной плоскости в положительном направлении по оси O_x (фактор 1), а увеличение доли *Verrucomicrobia* — в положительном направлении по оси O_y (фактор 2). Умеренная положительная корреляция с коэффициентом 0.5 выявлена между группами *Acidobacteria* и *Proteobacteria*, умеренная отрицательная корреляция с коэффициентом -0.6 — между группами *Acidobacteria* и *Actinobacteria*. Увеличение относительного обилия *Proteobacteria* смещает координаты в положительном направлении по фактору 1 и в отрицательном — по фактору 2, а рост относительного обилия *Actinobacteria* — в отрицательном направлении по обоим осям.

Таким образом, для большинства почв лесной зоны характерны высокие показатели *Acidobacteria* и *Proteobacteria*, а в степных почвах преобладающая группа — *Actinobacteria*. Значительное увеличение *Verrucomicrobia* отмечено в единичных случаях как в лесных, так и в степных почвах. Палеопочвы характеризуются низким содержанием *Verrucomicrobia*, по сравнению с большей частью современных почв.

На рис. 6 представлены результаты экспериментальной работы: численность и относительное обилие основных таксономических групп микробного сообщества в черноземе южном Богучарского р-на Воронежской обл. Общая численность микробных клеток, окрашенных акридином оранжевым, достигает в верхнем горизонте 3.42×10^8 кл./г. Гибридизация с олигонуклеотидными зондами позволяет выявить около 60% микробного сообщества. Численность отдельных таксономических групп варьирует от 0.14×10^8 до 0.59×10^8 кл./г. Максимальную долю микробного сообщества представляют *Alphaproteobacteria* — 17%, а минимальную — *Verrucomicrobia* — 4% от общей численности микробных клеток, окрашенных акридином оранжевым. Сумма *Alphaproteobacteria* и *Betaproteobacteria* составляет 26%, что согласуется с результатами по обилию *Proteobacteria* в южных черноземах, где, по данным метагеномного анализа, эта группа микроорганизмов варьирует в пределах 23–26%, увеличиваясь

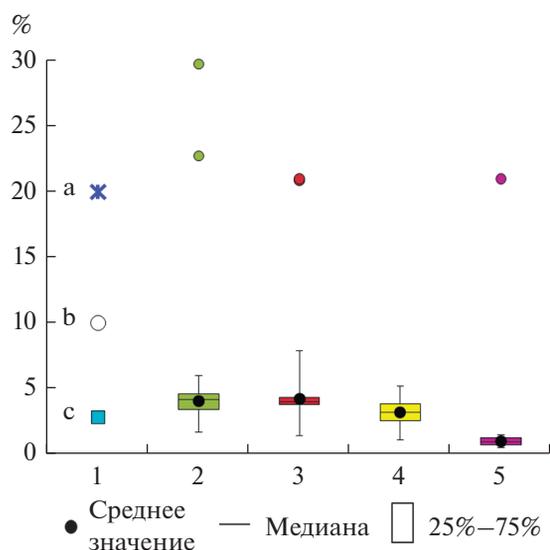


Рис. 4. Относительное обилие *Verrucomicrobia* в верхних горизонтах почв зонального ряда и погребенных почв: 1 — вечномёрзлые почвы (а — арктическая почва, b — почва Антарктиды, c — торфяная почва тундры) ($n = 3$), 2 — почвы лесной зоны ($n = 10$), 3 — почвы степной зоны ($n = 9$), 4 — пустынные почвы ($n = 5$), 5 — погребенные почвы ($n = 6$).

при оптимальной сельскохозяйственной обработке (Мельничук и др., 2018).

Значительную долю микробного сообщества — 13% составляют *Acidobacteria*, что наиболее близко к значению, обнаруженному в верхнем слое пахотного чернозема Курской обл. (Горбачева, 2016), где содержание данной группы достигает 11%. В пахотных почвах варьирование численности *Actinobacteria* и *Acidobacteria* может быть обусловлено сезонными изменениями. В конце вегетации культуры преобладание какой-либо из этих групп гидролитического микробного комплекса, принимающих участие в утилизации пожнивных остатков, зависит от pH и температуры почвы. Зима 2020/2021 гг. признана самой холодной за последние 10 лет, а исследуемый нами чернозем южный только в 2021 г. начал переход из состояния пахотной почвы в залежное. Здесь могла сохраниться высокая доля *Acidobacteria*, поскольку их представители более устойчивы к низким температурам, по сравнению с *Actinobacteria*, доля которых, по данным нашего исследования составляет 8%, что в 2–4.5 раза меньше, чем в черноземах, исследованных ранее (Горбачева, 2016; Мельничук и др., 2018). При этом значения относительного обилия *Archaea* и *Verrucomicrobia* составляют 8 и 4% соответственно, подтверждая данные метагеномного анализа, полученные для южных черноземов (Мельничук и др., 2018).

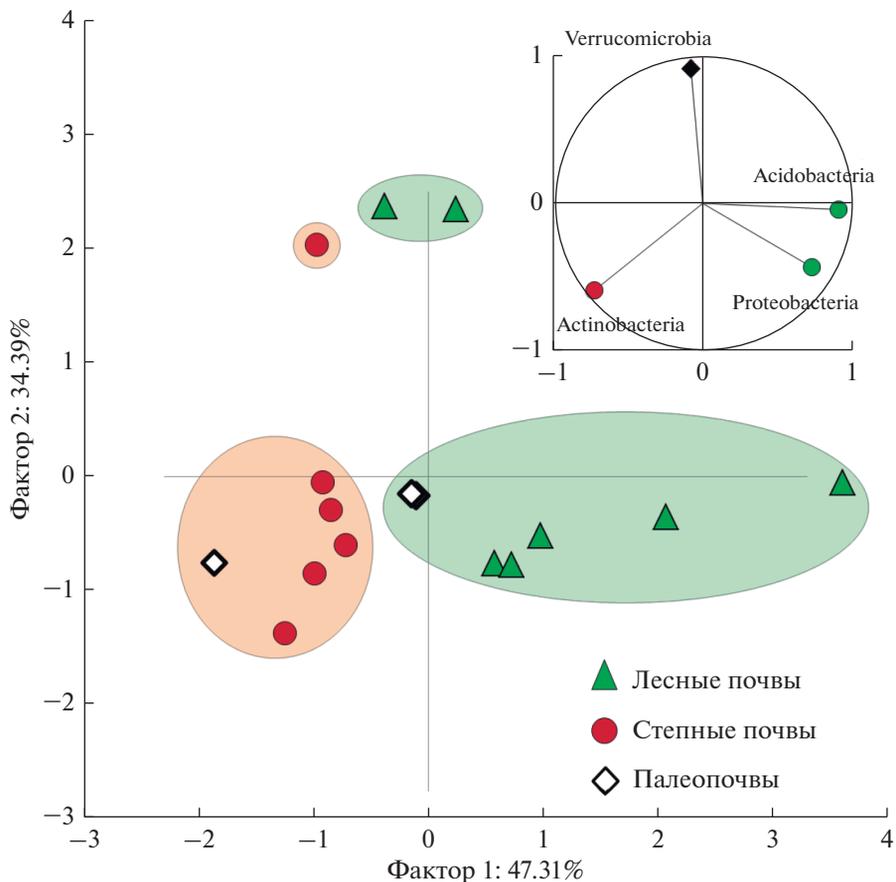


Рис. 5. Анализ содержания Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria и Verrucomicrobia в микробных сообществах верхних горизонтов лесных ($n = 8$) и степных ($n = 7$) почв с помощью метода главных компонент.

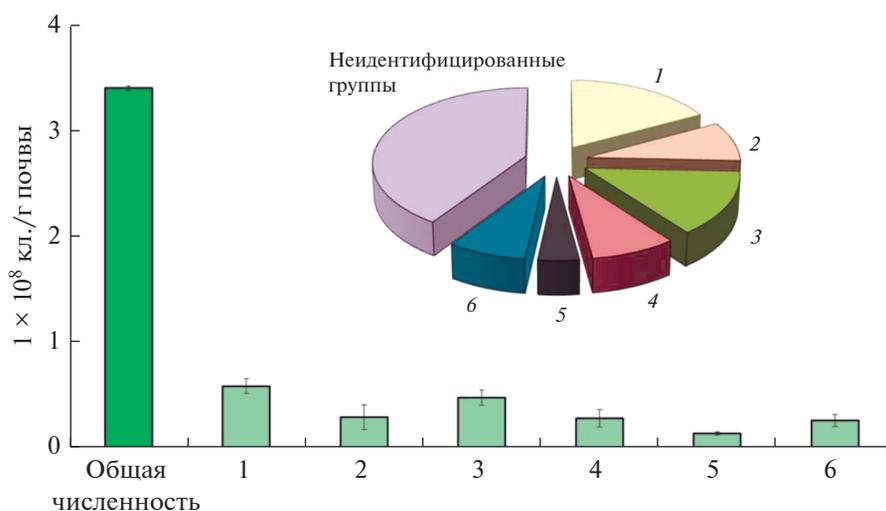


Рис. 6. Численность и относительное обилие таксономических групп микробного сообщества в верхнем слое южного чернозема Богучарского р-на Воронежской обл.: 1 – Alphaproteobacteria, 2 – Betaproteobacteria, 3 – Acidobacteria, 4 – Actinobacteria, 5 – Verrucomicrobia, 6 – Archaea.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщение данных по содержанию экологически значимых таксономических групп микробных сообществ в верхних горизонтах зональных почв выявило различия между почвами лесных и степных экосистем. В почвах лесной зоны преобладают Proteobacteria, принимающие участие в разложении легкодоступного органического вещества, и Acidobacteria, способные усваивать труднодоступное органическое вещество при низких значениях pH. В степной зоне с более теплым климатом и щелочными почвами в качестве преобладающей группы гидrolитического микробного комплекса выделены Actinobacteria.

В ряду зональных почв выявлена отрицательная корреляция с коэффициентом $r = -0.77$ между величинами относительного обилия Actinobacteria и Proteobacteria. При этом для обеих групп отмечена высокая устойчивость к засушливым условиям.

Хотя случаи экстремально высокого содержания Verrucomicrobia наблюдаются как в современных почвах, так и в палеопочвах, для большей части палеопочв различного возраста характерно существенное уменьшение относительного обилия данной группы, по сравнению с современными почвами.

В южном черноземе Богучарского р-на Воронежской обл. выявлены повышенная доля Acidobacteria и низкая доля Actinobacteria. По-видимому, баланс между этими двумя таксономическими группами здесь еще не успел восстановиться после длительного периода сельскохозяйственного использования и холодной зимы. При этом относительное обилие Archaea, Verrucomicrobia и Proteobacteria показывают значительное сходство с результатами метагеномных исследований южных черноземов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проведены при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-18-00406.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горбачева М.А. Анализ микробиома чернозема в России // С.-х. науки агропром. компл. на рубеже веков. 2016. № 17. С. 6–11.

Гродницкая И.Д., Сорокин Н.Д., Евграфова С.Ю. и др. Микробиологическая трансформация углерода CH_4 и CO_2 в криогенных почвах тундровых и лесных экосистем Сибири // Лесоведение. 2017. № 2. С. 111–127.

Дмитриев Е.А. Математическая статистика в почвоведении. М.: МГУ, 1995. 320 с.

Кондакова О.Э. Использование микроорганизмов для выращивания хвойных и улучшения биогенности почв в лесных питомниках Сибири: Дис... канд. биол. наук. Томск: ТГУ, 2019. 257 с.

Конова И.А. Наночастицы бактерий в некоторых почвах России: Дис... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2013. 119 с.

Кутюва О.В., Лебедева М.П., Тхакахова А.К. и др. Метагеномная характеристика биологического разнообразия крайнеаридных пустынных почв Казахстана // Почвоведение. 2015. № 5. С. 554. <https://doi.org/10.7868/S0032180X15050044>

Лантева Е.М., Виноградова Ю.А., Чернов Т.И. и др. Структура и разнообразие почвенных микробных сообществ в бугристых болотах северо-запада Большеземельской тундры // Изв. Коми НЦ УРО РАН. 2017. № 4 (32). С. 5–14.

Манушарова Н.А. Молекулярно-биологические аспекты исследований в экологии и микробиологии. М.: МГУ, 2010. 47 с.

Манушарова Н.А., Ксенофонтова Н.А., Каримов Т.Д. и др. Изменение филогенетической структуры метаболически активного прокариотного комплекса почв под влиянием нефтяного загрязнения // Микробиология. 2020. Т. 89. № 2. С. 222–234. <https://doi.org/10.31857/S0026365620020093>

Мельничук Т.Н., Абдурашитов С.Ф., Андронов Е.Е. и др. Изменение состава микробиома чернозема южного при влиянии систем земледелия и микробных препаратов // Таврич. вестн. агр. науки. 2018. № 4. С. 76–87. <https://doi.org/10.25637/TVAN2018.04.08>

Омелянский В.Л. Краткий курс общей и почвенной микробиологии. М.: Гос. изд-во, 1929. 184 с.

Панкратов Т.А. Бактериальные сообщества сфагновых болот и их участие в деструкции природных полимеров: Дис... канд. биол. наук. М.: ИНМИ РАН, 2007. 137 с.

Проценко А.А., Кузнецов А.Е., Миронов С.Ю. и др. Влияние режимов использования на свойства черноземов Центрально-Черноземного заповедника им. В.В. Алехина // Пробл. регион. экол. 2012. № 4. С. 23–26.

Семенов М.В., Чернов Т.И., Железова А.Д. и др. Микробные сообщества межледниковых и интерстадиальных палеопочв позднего плейстоцена // Почвоведение. 2020. № 6. С. 716–725. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20060106>

Тихонович И.А., Чернов Т.И., Железова А.Д. и др. Таксономическая структура прокариотных сообществ почв разных биоклиматических зон // Бюл. Почв. инст. им. В.В. Докучаева. 2018. № 95. С. 125–153. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2018-95-125-153>

Чернов Т.И. Метагеномный анализ прокариотных сообществ профилей почв европейской части России: Дис... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2016. 111 с.

Чернов Т.И., Железова А.Д. Динамика микробных сообществ почвы в различных диапазонах времени (обзор) // Почвоведение. 2020. № 5. С. 590–600. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20050044>

- Чернов Т.И., Железова А.Д., Кутовая О.В. и др. Сравнительная оценка структуры микробиомов погребенных и современных почв при помощи анализа микробной ДНК // *Микробиология*. 2018. Т. 87. № 6. С. 737–746.
<https://doi.org/10.1134/S0026365618060071>
- Юриенас Д.А., Каширская Н.Н. Динамика экологотрофической структуры микробных сообществ в профиле подкурганного чернозема эпохи бронзы и современного фонового чернозема // *Мат. Междунар. науч. конф. “XXV Докучаевские молодежные чтения”, посвященной 95-летию Почвенного института им. В.В. Докучаева и 100-летию кафедры почвоведения СПбГУ “Почва – жизнь”* (1–3 марта 2022, СПб.). СПб., 2022. С. 167–169.
- Amann R.I., Ludwig W., Schleifer K.H. Phylogenetic identification and *in situ* detection of individual microbial cells without cultivation // *Microbiol. Rev.* 1995. V. 59 (1). P. 143–169.
- Banerjee S., Kirkby C.A., Schmutter D. et al. Network analysis reveals functional redundancy and keystone taxa amongst bacterial and fungal communities during organic matter decomposition in an arable soil // *Soil Biol. Biochem.* 2016. V. 97. P. 188–198.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.03.017>
- Belova S.E., Ravin N.V., Pankratov T.A. et al. Hydrolytic capabilities as a key to environmental success: chitinolytic and cellulolytic Acidobacteria from acidic sub-arctic soils and boreal peatlands // *Front. Microbiol.* 2018. V. 9. P. 2775.
<https://doi.org/https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02775>
- Bergmann G.T., Bates S.T., Eilers K.G. et al. The under-recognized dominance of Verrucomicrobia in soil bacterial communities // *Soil Biol. Biochem.* 2011. V. 43 (7). P. 1450–1455.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.012>
- Chanal A., Chapon V., Benzerara K. et al. The desert of Tataouine: an extreme environment that hosts a wide diversity of microorganisms and radiotolerant bacteria // *Environ. Microbiol.* 2006. V. 8 (3). P. 514–525.
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00921.x>
- Chen L.F., He Z.B., Zhao W.Z. et al. Empirical evidence for microbial regulation of soil respiration in alpine forests // *Ecol. Indicat.* 2021. V. 126. P. 107710.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107710>
- Delgado-Baquerizo M., Oliverio A.M., Brewer T.E. et al. A global atlas of the dominant bacteria found in soil // *Science*. 2018. V. 359 (6373). P. 320–325.
<https://doi.org/10.1126/science.aap9516>
- Eilers K.G., Lauber C.L., Knight R., Fierer N. Shifts in bacterial community structure associated with inputs of low molecular weight carbon compounds to soil // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42 (6). P. 896–903.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.02.003>
- Eilers K.G., Debenpor S., Anderson S., Fierer N. Digging deeper to find unique microbial communities: the strong effect of depth on the structure of bacterial and archaeal communities in soil // *Soil Biol. Biochem.* 2012. V. 50. P. 58–65.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.03.011>
- Goldfarb K.C., Karaoz U., Hanson C.A. et al. Differential growth responses of soil bacterial taxa to carbon substrates of varying chemical recalcitrance // *Front. Microbiol.* 2011. № 2. P. 94.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2011.00094>
- Hansel C.M., Fendorf S., Jardine P.M., Francis C.A. Changes in bacterial and archaeal community structure and functional diversity along a geochemically variable soil profile // *Appl. Environ. Microbiol.* 2008. V. 74 (5). P. 1620–1633.
<https://doi.org/10.1128/AEM.01787-07>
- Hazarika S.N., Thakur D. Actinobacteria. Ch. 21 // *Beneficial microbes in agro-ecology. Bacteria and fungi* / Eds N. Amareesan, M.S. Kumar, K. Annapurna, K. Kumar, A. Sankaranarayanan. L.: Elsevier, 2020. P. 443–476.
<https://doi.org/10.1016/b978-0-12-823414-3.00021-6>
- Heulin T., Luca G.D., Barakat M. et al. Bacterial adaptation to hot and dry deserts // *Adaption of microbial life to environmental extremes* / Eds H. Stan-Lotter, S. Fendrihan Cham: Springer, 2017. P. 75–98.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-48327-6_4
- Janssen P.H. Identifying the dominant soil bacterial taxa in libraries of 16S rRNA and 16S rRNA genes // *Appl. Environ. Microbiol.* 2006. V. 72 (3). P. 1719–1728.
<https://doi.org/10.1128/AEM.72.3.1719-1728.2006>
- Kalam S., Basu A., Ahmad I. et al. Recent understanding of soil Acidobacteria and their ecological significance: a critical review // *Front. Microbiol.* 2020. V. 11. P. 580024.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.580024>
- Kobabe S., Wagner D., Pfeiffer E.M. Characterisation of microbial community composition of a Siberian tundra soil by fluorescence *in situ* hybridisation // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2004. V. 50 (1). P. 13–23.
<https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.05.003>
- Krzywinski M., Altman N. Visualizing samples with box plots // *Nat. Methods*. 2014. V. 11 (2). P. 119–120.
<https://doi.org/10.1038/nmeth.2813>
- Labbé D., Margesin R., Schinner F. et al. Comparative phylogenetic analysis of microbial communities in pristine and hydrocarbon-contaminated Alpine soils // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2007. V. 59 (2). P. 466–475.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00250.x>
- Li Y.C., Li Z., Li Z.W. et al. Variations of rhizosphere bacterial communities in tea (*Camellia sinensis* L.) continuous cropping soil by high-throughput pyrosequencing approach // *J. Appl. Microbiol.* 2016. V. 121 (3). P. 787–799.
<https://doi.org/10.1111/jam.13225>
- Lladó S., Žifčáková L., Větrovský T. et al. Functional screening of abundant bacteria from acidic forest soil indicates the metabolic potential of Acidobacteria subdivision 1 for polysaccharide decomposition // *Biol. Fertil. Soils*. 2016. V. 52 (2). P. 251–260.
<https://doi.org/10.1007/s00374-015-1072-6>
- Maier S., Schmidt T.S., Zheng L. et al. Analyses of dryland biological soil crusts highlight lichens as an important regulator of microbial communities // *Biodiv. Conserv.* 2014. V. 23 (7). P. 1735–1755.
<https://doi.org/10.1007/s10531-014-0719-1>
- Mummey D., Holben W., Six J., Stahl P. Spatial stratification of soil bacterial populations in aggregates of diverse soils // *Microb. Ecol.* 2006. V. 51 (3). P. 404–411.
<https://doi.org/10.1007/s00248-006-9020-5>
- Neilson J.W., Quade J., Ortiz M. et al. Life at the hyperarid margin: novel bacterial diversity in arid soils of the Atacama Desert, Chile // *Extremophiles*. 2012. V. 16 (3). P. 553–566.
<https://doi.org/10.1007/s00792-012-0454-z>
- Rinnan R., Rousk J., Yergeau E. et al. Temperature adaptation of soil bacterial communities along an Antarctic climate gradient: predicting responses to climate warming // *Glob. Change Biol.* 2009. V. 15 (11). P. 2615–2625.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01959.x>

- Sagova-Mareckova M., Zádorová T., Penížek V. et al.* The structure of bacterial communities along two vertical profiles of a deep colluvial soil // *Soil Biol. Biochem.* 2016. V. 101. P. 65–73.
https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.06.026
- Schostag M., Stibal M., Jacobsen C.S. et al.* Distinct summer and winter bacterial communities in the active layer of Svalbard permafrost revealed by DNA- and RNA-based analyses // *Front. Microbiol.* 2015. V. 6. P. 399.
https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00399
- Semenov M.V.* Metabarcoding and metagenomics in soil ecology research: achievements, challenges, and prospects // *Biol. Bull. Rev.* 2021. V. 11 (1). P. 40–53.
https://doi.org/10.1134/S2079086421010084
- Sietiö O.M., Santalahti M., Putkinen A. et al.* Restriction of plant roots in boreal forest organic soils affects the microbial community but does not change the dominance from ectomycorrhizal to saprotrophic fungi // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2019. V. 95 (9). P. fiz133.
https://doi.org/doi.org/10.1093/femsec/fiz133
- Steele H.L., Streit W.R.* Metagenomics: advances in ecology and biotechnology // *FEMS Microbiol. Lett.* 2005. V. 247 (2). P. 105–111.
https://doi.org/10.1016/j.femsle.2005.05.011
- Steger K., Kim A.T., Ganzert L. et al.* Floodplain soil and its bacterial composition are strongly affected by depth // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2019. V. 95 (3). P. fiz014.
https://doi.org/10.1093/femsec/fiz014
- Thomson B.C., Ostle N.J., McNamara N.P. et al.* Effects of sieving, drying and rewetting upon soil bacterial community structure and respiration rates // *J. Microbiol. Methods.* 2010. V. 83 (1). P. 69–73.
https://doi.org/10.1016/j.mimet.2010.07.021
- Wang J., Xue C., Song Y. et al.* Wheat and rice growth stages and fertilization regimes alter soil bacterial community structure, but not diversity // *Front. Microbiol.* 2016. V. 7. P. 1207.
https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01207
- Ward N.L., Challacombe J.F., Janssen P.H. et al.* Three genomes from the phylum Acidobacteria provide insight into the lifestyles of these microorganisms in soils // *Appl. Environ. Microbiol.* 2009. V. 75 (7). P. 2046–2056.
https://doi.org/10.1128/AEM.02294-08
- Wellington E.M., Berry A., Krsek M.* Resolving functional diversity in relation to microbial community structure in soil: exploiting genomics and stable isotope probing // *Curr. Opin. Microbiol.* 2003. V. 6 (3). P. 295–301.
https://doi.org/10.1016/S1369-5274(03)00066-3
- Yergeau E., Bokhorst S., Kang S. et al.* Shifts in soil microorganisms in response to warming are consistent across a range of Antarctic environments // *ISME J.* 2012. V. 6 (3). P. 692–702.
https://doi.org/10.1038/ismej.2011.124
- Zhang L., Xu Z.* Assessing bacterial diversity in soil // *J. Soils Sedim.* 2008. V. 8 (6). P. 379–388.
https://doi.org/10.1007/s11368-008-0043-z
- Zhelezova A., Chernov T., Nikitin D. et al.* Seasonal dynamics of soil bacterial community under long-term abandoned cropland in boreal climate // *Agronomy.* 2022. V. 12 (2). P. 519.
https://doi.org/10.3390/agronomy12020519

Overview of the Main Taxonomic Groups of Microorganisms in Zonal Soils According to Metagenomic Analysis and Fluorescent *in situ* Hybridization

D. A. Yurshenas^a, * and N. N. Kashirskaya^a

^a*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino Scientific Center for Biological Research, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow Region, Russia*

*e-mail: dasha_ometova@mail.ru

The study of the microbial taxonomic diversity is of great theoretical importance for understanding the structure of the microbial community and the participation of microorganisms in the processes of soil formation. It is still relevant to establish the relationship of microbial diversity with soil type and landscape features. The aim of the study was to review the ecologically significant taxonomic groups of prokaryotes in the soils of the zonal series and compare the results obtained for the southern chernozem by fluorescence *in situ* hybridization (FISH) with the literature data on the taxonomic diversity of microbial communities of chernozems. It is shown that for steppe soils, the determining group with the maximum share in the microbial community were Actinobacteria, represented mainly by oligotrophs. The soils of the forest zone were dominated by taxonomic groups responsible for the decomposition of organic matter – Acidobacteria and Proteobacteria. A negative correlation ($r = -0.77$) was found between the relative abundance of Actinobacteria and Proteobacteria in a number of zonal soils. In permafrost, forest and steppe soils, in some cases, a high relative abundance of Verrucomicrobia was noted. In desert soils, the share of this taxonomic group did not exceed 5%. In most paleosols of various ages, the proportion of Verrucomicrobia was 2–4 times less than in modern soils. The southern chernozem of the Voronezh Region studied by us was characterized by an increased proportion of Acidobacteria, a low proportion of Actinobacteria and a significant similarity in the relative abundance of Archaea, Proteobacteria and Verrucomicrobia compared with the data known for southern chernozems. The study made it possible to summarize the results obtained in recent decades on the distribution of the main taxonomic groups of prokaryotes in the soils of forest and steppe ecosystems.

Keywords: microbial communities, metagenome, taxonomic groups, Archaea, Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria, Verrucomicrobia