

УДК 631.46

## УПРАВЛЕНИЕ ПОЧВЕННЫМИ МИКРОБНЫМИ СООБЩЕСТВАМИ: ВОЗМОЖНОСТИ И ПЕРСПЕКТИВЫ (ОБЗОР)

© 2021 г. Т. И. Чернов<sup>а</sup>, \*, М. В. Семенов<sup>а</sup><sup>а</sup>Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Пыжжевский пер., 7, стр. 2, Москва, 119017 Россия

\*e-mail: chern-off@mail.ru

Поступила в редакцию 30.04.2021 г.

После доработки 30.05.2021 г.

Принята к публикации 01.06.2021 г.

Рассмотрены возможности регулирования почвенных микробных сообществ при помощи различных сельскохозяйственных практик и внесения микробных препаратов. С помощью агроприемов можно регулировать общую биомассу, разнообразие и активность микроорганизмов, а также интенсивность отдельных процессов, например, превращений азота. Проблемой остается комплексное, неизбирательное влияние этих приемов на микробное сообщество, а также высокая вариабельность их воздействия. Эффективность микробных препаратов определяется выживаемостью вносимых микроорганизмов в почве, разнообразием почвенно-климатических условий и конкуренцией с нативными почвенными микроорганизмами. Необходима более строгая проверка эффективности микробных препаратов и биоудобрений по аналогии с медицинскими препаратами. Для разработки действенных микробиологических препаратов требуется интеграция агроботехнологий с современными концепциями микробной экологии на базе молекулярно-биологических методов исследования почвенных микробных сообществ.

*Ключевые слова:* вспашка, севооборот, микробные инокулянты, биоудобрения, органические удобрения, минеральные удобрения, цикл азота, плодородие почвы, стимуляторы роста, супрессивность почвы

DOI: 10.31857/S0032180X21120029

### ВВЕДЕНИЕ

Сообщества почвенных микроорганизмов, насчитывающие тысячи видов и достигающие численности миллиардов клеток в грамме почвы, осуществляют множество биологических процессов, критически важных для агроэкосистем и биосферы в целом. Они принимают участие в глобальных циклах углерода, азота, фосфора и других важнейших биофильных элементов, регулируя их содержание в почве и доступность для растений; определяют состав почвенного органического вещества через синтез одних и разложение других соединений; непосредственно влияют на питание и здоровье растений в качестве симбионтов, паразитов и их антагонистов; влияют на состав атмосферы и климат за счет эмиссии и поглощения газов [2, 3]. Когда открытия почвенной микробиологии сделали очевидной важность микробных сообществ в жизни почвы и экосистем, человека стала привлекать возможность управления их составом и активностью.

Одной из наиболее важных целей регуляции активности микроорганизмов в почве является управление их влиянием на онтогенез сельско-

хозяйственных растений. Определенные группы микроорганизмов напрямую участвуют в питании растений в качестве симбионтов, например, микоризные грибы и клубеньковые бактерии. Сообщества бактерий, обитающие в ризосфере, способствуют росту и развитию растений при помощи синтеза фитогормонов и витаминов. Они получили общее название ризобактерий, способствующих росту растений (Plant-Growth-Promoting Rhizobacteria, PGPR). Другие микроорганизмы могут регулировать доступность питательных веществ для растений за счет разложения органических остатков, трансформации соединений азота, фосфора и других элементов. Помимо питания, микроорганизмы почвы активно влияют на здоровье растений. С одной стороны, в почве способны накапливаться многие фитопатогенные грибы, бактерии и вирусы. С другой, активность нативного почвенного микробного сообщества способствует самоочищению почвы от патогенной микрофлоры за счет супрессирующей активности. Создание условий для ее повышения рассматривается как метод естественной биологической защиты растений и снижения пестицидной нагрузки, в том числе как часть органической системы земледелия.

лия. Как правило, высокие общая биомасса/численность, активность и разнообразие почвенных микроорганизмов рассматриваются как положительные черты для обеспечения плодородия почвы, питания и здоровья растений.

Почвенные микроорганизмы влияют и на физические свойства почвы. Вещества микробного происхождения считаются структурообразующими агентами, скрепляющими частицы почвы между собой. На роль такого “органического клея” претендуют, например, полисахариды капсул бактерий, относящиеся к гломалину почвенные белки (GRSP), а также мицелий грибов [47]. Хотя конкретные механизмы участия микроорганизмов в образовании почвенной структуры остаются дискуссионными, их возможное регулирование представляется весьма многообещающим.

Способность почвенных микроорганизмов разрушать широкий спектр органических соединений различной природы востребована для очищения почвы от органических загрязнителей: нефтепродуктов, гербицидов, пестицидов, ПАВ и других ксенобиотиков. Внимание исследователей привлекает как повышение гидролитической активности нативных почвенных микробных сообществ, так и внесение в почву специфических штаммов микроорганизмов, активно разлагающих целевые вещества. Использование микроорганизмов рассматривается как “естественный” способ рекультивации наземных экосистем от загрязнения.

В контексте глобального изменения климата большое внимание привлекает роль почвы как источника или, наоборот, поглотителя парниковых газов. Микроорганизмы способны как потреблять органическое вещество почвы с высвобождением значительных запасов углекислого газа, так и закреплять в почве углерод в виде труднорастворимых веществ (секвестрация углерода). Археи-метаногены в анаэробных условиях переувлажненных почв синтезируют метан, а денитрифицирующие бактерии – оксиды азота, которые также являются значимыми парниковыми газами. Объектом внимания многих исследований является управляемый сдвиг баланса этих микробиологических процессов в сторону уменьшения эмиссии парниковых газов и увеличения накопления углерода и азота в почве.

Стратегии управления микробными сообществами почвы для всех перечисленных целей можно разделить на два основных подхода. Первый – это изменение почвенных условий с целью регуляции биомассы, разнообразия и активности тех или иных групп микроорганизмов. Прежде всего, к таким условиям относится изменение влажности и степени аэрации почвы, pH, доступности и разнообразия питательных веществ. Такая регуляция может осуществляться при помощи различных агротехнологических приемов: механиче-

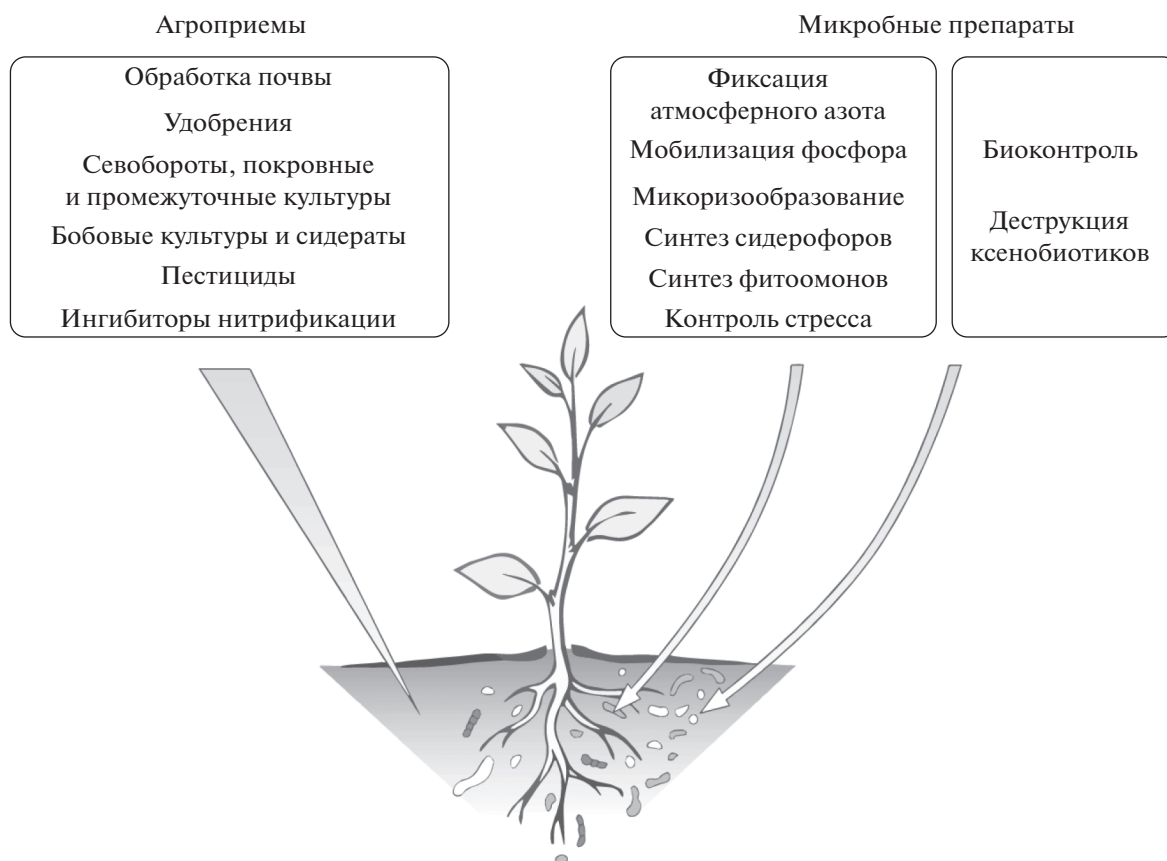
ской обработки почвы, внесения органических и минеральных удобрений, смены систем землепользования и диверсификации севооборотов. Второй подход заключается в направленном внесении в почву микроорганизмов, способных активно осуществлять или стимулировать определенные процессы, например, питание и рост растений, фиксацию азота, растворение фосфатов или разложение ксенобиотиков. Этот подход выражается в разработке различных биоудобрений, или микробных инокулянтов – препаратов, состоящих из одного или нескольких штаммов микроорганизмов, в том числе полученных методом селекции, способных осуществлять требуемые процессы.

В настоящем обзоре рассмотрен механизм действия, эффективность и перспективы конкретных методов регуляции почвенных микробных сообществ в рамках обоих подходов (рис. 1).

## РЕГУЛЯЦИЯ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВЫ ПРИ ПОМОЩИ АГРОПРИЕМОВ

**Принципы регуляции условий жизни микроорганизмов в почве.** Сообщества почвенных микроорганизмов чувствительно реагируют на изменения физических и химических условий в почве, таких как влажность, аэрированность, pH, содержание органических веществ и биофильных элементов. Поскольку многие приемы обработки и мелиорации почвы влияют на эти и другие свойства почвы, они также приводят к изменениям в численности, разнообразии и активности почвенных микроорганизмов. Действие сельскохозяйственных практик на биомассу и разнообразие в основном проявляется в долгосрочной динамике, а краткосрочный эффект они оказывают лишь на общую или ферментативную активность микроорганизмов [12]. Агроприемы могут использоваться непосредственно для стимулирования или подавления определенных микробиологических процессов, либо оказывать влияние на микробные сообщества в качестве “побочного эффекта”.

Оценка влияния тех или иных факторов на микробные сообщества сложна по нескольким причинам. Во-первых, из-за географического разнообразия почвенно-климатических условий одни и те же методы обработки могут оказывать разное (порой разнонаправленное) влияние на микробные сообщества в зависимости от особенностей почвы и климата. Во-вторых, сельскохозяйственные приемы могут стимулировать одни группы микроорганизмов и подавлять другие, что усложняет оценку их влияния на интегральные показатели, такие как общая микробная биомасса или активность. Наконец, неоднородность почвенного покрова, сложность почвенных систем и высокая чувствительность микробных сообществ к множеству факторов среды значительно влияют на достовер-



**Рис. 1.** Основные способы управления микробными сообществами почвы при помощи агроприемов и функции микробных препаратов.

ность и воспроизводимость полевых исследований по оценке микробиологических параметров.

В связи с этим влияние сельскохозяйственных факторов на микробные сообщества нельзя оценивать на основе результатов единичных экспериментальных работ. Поэтому в данном разделе мы опирались в первую очередь на обзорные работы и метаанализы, использующие результаты десятков экспериментальных исследований для статистической оценки влияния сельскохозяйственных практик на параметры микробных сообществ почвы (табл. 1).

**Механическая обработка почвы.** Значительное число исследований посвящено влиянию вспашки почвы на ее микробные сообщества. Давно замечено, что механическая обработка почвы, как правило, приводит к снижению биомассы микроорганизмов. В ряду систем землепользования пастбище—no-till—пашня уменьшается не только общая биомасса, но и общая микробная и ферментативная активность, а также содержание органического углерода [45]. Наиболее сильно эффект вспашки наблюдается для поверхностного слоя почвы. По сравнению с нулевой обработкой

(no-till), вспашка стабильно приводит к уменьшению микробной биомассы и ферментативной активности [117]. Примечательно, что этот эффект наблюдается для вспашки отвальными и дисковыми плугами, а при чизельной (безотвальной) вспашке микробная биомасса не отличается от таковой при no-till. Метаболический коэффициент  $qCO_2$ , как правило, больше при использовании вспашки, чем при нулевой обработке [45, 117].

Влияние обработки почвы на микробиологические процессы цикла азота во многом определяется изменением влажности и аэрированности почвы. Почвозащитная обработка почвы (минимизация вспашки, оставление стерни) обычно увеличивает нодуляцию (образование клубеньков) у бобовых и активность фиксации атмосферного азота за счет увеличения влажности, но при этом иногда может и уменьшать их за счет сопутствующего уплотнения почвы и подкисления pH [100]. Денитрификация, как анаэробный восстановительный процесс, увеличивается при высокой влажности почвы. Соответственно, развитие денитрифицирующих микроорганизмов стимулируется теми агроприемами, которые повышают

**Таблица 1.** Влияние сельскохозяйственных практик на микробное сообщество (на основе метаанализов и обзоров)

Обработка	Микробная биомасса	Общая/ферментативная активность	Разнообразие	Денитрификация	Число работ	Ссылка
Вспашка*	Снижает	Снижает			62	[117]
				Снижает	Обзор	[14]
Минеральные удобрения	Повышает**	Повышает		Снижает	57	[110]
				Снижает	67	[42]
				Снижает	Обзор	[28]
				Снижает	82	[102]
				Снижает	Повышает****	206
Органические удобрения	Повышает	Снижает		Снижает	349	[116]
				Не влияет	31	[22]
				Повышает	74	[109]
				Обзор	[28]	
				Повышает	103	[82]
				Повышает	41	[52]
				Повышает	50	[61]
Севооборот	Повышает			Повышает	41	[115]
				Повышает	31	[22]
				Навоз повышает; биочар снижает	85	[94]
				Повышает или не влияет	122	[69]
Культивирование бобовых растений	Не влияет	Повышает***			27	[108]
				Повышает или не влияет	122	[69]
				Не влияет	57	[63]
					27	[108]

\* По сравнению с пастбищами, сниженной обработкой или no-till.

\*\* В длительных сельскохозяйственных опытах при pH > 5.

\*\*\* Только азот микробной биомассы.

\*\*\*\* Также повышает нитрификацию.

объемную влажность почвы, например, введением no-till, парованием или орошением [14]. Как следствие, использование минимальной обработки почвы и no-till за счет повышения влажности и плотности почвы может приводить к увеличению интенсивности денитрификации [16, 106].

Большинство исследований подтверждают, что переход к no-till значительно увеличивает активность денитрификации, численность и активность денитрифицирующих бактерий, преимущественно за счет увеличения плотности и влажности почвы [110]. Особенно данный эффект выражен для сухого климата. Повышение денитрификации при no-till происходит с преимущественным образованием N<sub>2</sub>O, что подтверждается как прямыми измерениями, так и соотношением количества генов (nirK + nirS)/nosZ в почве.

Нитрификация, напротив, при введении no-till может уменьшаться [59].

Необходимо отметить, что механическая обработка почвы преимущественно оказывает долгосрочное влияние на микробные сообщества. Кратковременный (в течение нескольких дней) эффект вспашки может сопровождаться изменением интенсивности процессов азотного цикла и повышением эмиссии углекислого газа и оксидов азота, однако общая активность микроорганизмов при этом может не изменяться [49]. Кратковременный эффект обработки почвы на биомассу и разнообразие микроорганизмов, как правило, отсутствует [25].

**Минеральные удобрения.** Применение минеральных удобрений – мощный эколого-трофический фактор, который не может не оказывать воз-

действия на микробные сообщества почвы. Влияние удобрений на микроорганизмы может быть как прямым — за счет изменения содержания легкодоступных питательных веществ, так и косвенным — за счет изменения (обычно уменьшения) рН, повышения продуктивности растений и поступления в почву органических веществ. Кроме того, азотные удобрения могут значительно воздействовать на активность групп микроорганизмов, осуществляющих ключевые процессы азотного цикла. Видимо, косвенные эффекты минеральных удобрений на микробные сообщества почвы (особенно изменение рН) обычно более значимы, чем их прямое влияние как источника питательных веществ для микроорганизмов [28, 116].

Внесение минеральных удобрений, особенно на необрабатываемых землях, как правило, снижает микробную биомассу почв [28, 42]. В метаанализе, содержащем в основном исследования необрабатываемых земель, показано уменьшение микробной биомассы почв при внесении азота в среднем на 15%. Причем этот эффект был сильнее при увеличении дозы удобрений и при увеличении продолжительности их внесения [102]. Также показано снижение почвенного дыхания, и автор предполагает, что применение азотных удобрений в таком случае является одним из способов уменьшения эмиссии углекислого газа. В обширном метаанализе 206 исследовательских работ показано уменьшение микробной биомассы из-за внесения азотных удобрений в среднем на 5.8% [65]. Однако другой метаанализ показывает, что долговременное внесение минеральных удобрений на сельскохозяйственных землях может повышать микробную биомассу почв в среднем на 15%, а также ферментативную активность и количество органического углерода на 8.5% [42]. Этот эффект имеет несколько ограничений: во-первых, он зависит от рН: при значениях <5 внесение удобрений уменьшает микробную биомассу. Очевидно, в таком случае косвенный отрицательный эффект от снижения рН перевешивает положительное влияние удобрений на микробное сообщество. Во-вторых, влияние удобрений на микробную биомассу имеет накопительный характер: наибольший эффект отмечается при 20-летнем внесении и более. Краткосрочного эффекта на микробную биомассу почв применение азотных удобрений часто не имеет, а в случае менее 10 лет внесения обычно приводит к ее снижению. Исходя из этого, авторы объясняют положительное влияние минеральных удобрений, прежде всего, косвенным эффектом — увеличением поступления углерода растительных остатков в почву за счет повышения урожайности растений [42]. Таким образом, внесение дополнительного азота, как правило, снижает микробную биомассу, особенно при низких значениях рН, на необрабатываемых землях и в случае не-

продолжительного применения. Но долговременное внесение азота на сельскохозяйственных землях с низким естественным плодородием и при возделывании культур с большим количеством растительных остатков может приводить к повышению биомассы и активности почвенных микроорганизмов.

Внесение минеральных удобрений может незначительно повышать функциональное разнообразие микроорганизмов, и не влиять на их таксономическое  $\alpha$ -разнообразие [22]. Низкое влияние минеральных удобрений на таксономическую структуру микробиома показано для черноземных почв [13]. В то же время по результатам длительного микрополевого опыта на агросерой почве, минеральные удобрения оказывали определяющее влияние на прокариотное и грибное сообщество не только самой почвы, но и ризосферы разных сельскохозяйственных культур [6, 93]. Наиболее крупный на данный момент метаанализ показывает, что минеральные удобрения значительно влияют на структуру микробного сообщества, причем азотные удобрения вызывают снижение микробного  $\alpha$ -разнообразия, а внесение фосфора — не влияют или повышают  $\alpha$ -разнообразие [116]. Авторы заключают, что, скорее всего, основную роль во влиянии на микробное  $\alpha$ -разнообразие играет изменение рН.

Очень велико влияние азотных удобрений на активность микробных процессов азотного цикла. Внесение азотных удобрений значительно повышает активность нитрификации (на 154%) и денитрификации (на 84%) в почве за счет увеличения содержания аммония и нитратов — субстрата для этих процессов [65]. Увеличение дозы азотных удобрений приводит к экспоненциальному росту интенсивности денитрификации [109]. Однако эффект повышения дозы удобрений прослеживается до 250 кг/га, при более высоких дозах интенсивность денитрификации может, наоборот, снизиться.

**Органические удобрения.** В качестве одного из способов улучшения микробиологических свойств почвы часто предлагается органическое земледелие. Постулируется, что органическое земледелие повышает биомассу, активность и разнообразие микроорганизмов в почве [63, 81]. Однако органическое земледелие не является отдельным фактором, меняющим условия жизни микроорганизмов в почве. Это нечеткий, “зонтный” термин, объединяющий набор конкретных сельскохозяйственных приемов, многие из которых давно известны влиянием на микробное сообщество. Рассмотрим наиболее значимые из них — внесение органических удобрений (животного и растительного происхождения), введение севооборотов, применение покровных культур и культивирование бобовых растений.

Органические удобрения, как и минеральные, воздействуют на микробные сообщества почвы двумя путями: прямо, как источник дополнительных питательных веществ, и косвенно, за счет повышения продуктивности растений [28]. Но в отличие от минеральных удобрений, органические удобрения обеспечивают почвенное сообщество дополнительным источником легкодоступного углерода, дефицит которого характерен для пахотных почв. Применение навоза крупного рогатого скота повышает содержание микробной биомассы на 40% по сравнению с применением минеральных удобрений [82]. Также увеличивается доля микробной биомассы от общего содержания органического вещества почвы. В другом метаанализе показано повышение микробной биомассы при внесении навоза на 36% по сравнению с минеральными удобрениями [52]. Главным фактором, определяющим изменение микробной биомассы, является тип удобрения: навоз крупного рогатого скота обеспечивает больший прирост биомассы, чем свиной или птичий. Почвенно-климатические условия и тип землепользования играют второстепенную роль [52].

Положительное влияние на микробную биомассу имеют не только органические удобрения животного происхождения. Известно, что заделка стерни значительно увеличивает биомассу микроорганизмов [80]. Мульчирование почвы растительными остатками вносит добавочный эффект в увеличение биомассы и активности микроорганизмов от органического земледелия [103]. Показано положительное влияние на микробную биомассу внесения биочара [61], однако его эффект по сравнению с удобрениями животного происхождения менее значителен.

Влияние органических удобрений на активность микроорганизмов не так однозначно, как на биомассу. Показано, что замена минеральных удобрений на комплексные (включающие вермикомпост или навоз) приводит к увеличению общей активности микроорганизмов и ферментативной активности, даже в краткосрочном периоде (3 мес.) и без увеличения урожайности растений [58]. При этом удельная активность микробных сообществ может снижаться при использовании как органических, так и минеральных удобрений [28].

Хотя обогащение почвы углеродом с органическими удобрениями теоретически должно положительно сказываться на азотфиксации, внесение дополнительного источника доступного азота как с органическими удобрениями животного происхождения, так и с зелеными удобрениями и мульчированием, может подавлять интенсивность фиксации азота [44]. Как и в случае с минеральными азотными удобрениями, внесение навоза стимулирует активность денитрификации. Какой

вариант внесения дополнительного азота – с органическими или минеральными удобрениями – сильнее повышает активность денитрификации, зависит от множества условий. В среднем при внесении навоза денитрификация с образованием  $N_2O$  на 32.7% больше, чем при внесении минеральных азотных удобрений [115]. Но в то время, как органические удобрения животного происхождения однозначно увеличивают интенсивность денитрификации и эмиссию закиси азота, другие органические соединения могут уменьшать ее. Согласно метаанализу 85 полевых экспериментов, внесение навоза повышает эмиссию  $N_2O$  в среднем на 17.7%, применение биочара уменьшает ее в среднем на 19.7% [94].

Внесение органических удобрений повышает разнообразие почвенных микроорганизмов более значительно, чем внесение минеральных удобрений [22]. Внесение органических удобрений влияет и на многие другие микробиологические свойства почвы, например, может подавлять развитие патогенов и снижать заболеваемость растений [28], что может быть следствием увеличения численности и разнообразия микроорганизмов и, соответственно, развития супрессивной активности микробного сообщества почвы [24, 105].

**Севообороты, покровные культуры и культивирование бобовых.** Состав выращиваемых культур сельскохозяйственных растений также является значимым фактором, воздействующим на микробные сообщества почвы. Механизмами, обеспечивающими это влияние, является количество и состав выделяемых корнями растений органических веществ, симбиотические связи между растением и определенными группами микроорганизмов, поддержание специфических условий в ризосфере растений и определенных режимов (водного, воздушного, теплового) почвы покровными культурами.

Использование севооборота (по сравнению с монокультурой) обычно рассматривается как действенный способ сокращения количества обитающих в почве фитопатогенов. Но севооборот оказывает значительное влияние на все микробное сообщество. Состав севооборота, внесение органических удобрений и культивирование бобовых являются главными факторами роста биомассы и активности микроорганизмов при введении органического земледелия [63]. Некоторые факторы при этом влияют только совокупно, например, культивирование бобовых (в качестве зеленых удобрений, покровных или основных культур) увеличивает содержание азота микробной биомассы при органическом земледелии сильнее, чем при традиционном, или чем органическое земледелие без культивирования бобовых. Введение севооборота повышает как содержание микробной биомассы, так и общее содержание C и N органи-

ческого вещества [69], при этом предполагается, что именно увеличение микробной биомассы является причиной накопления органического вещества в почве. В отличие от общего С и N, микробная биомасса слабо зависит от вида монокультуры или использования покровных культур (в том числе бобовых) в севообороте [69]. Использование севооборота может как увеличивать, так и не влиять на микробное  $\alpha$ -разнообразие, а влияние введения в севооборот бобовых на общее разнообразие микроорганизмов, как правило, не существенно [108]. Введение покровных культур не обязательно приводит к повышению общей микробной биомассы, однако обычно стимулирует развитие отдельных групп микроорганизмов, например, сапротрофных грибов [66].

**Применение пестицидов.** Применение гербицидов, инсектицидов и фунгицидов может по-разному влиять на микробные сообщества почвы в зависимости от действующего вещества. Применение гербицидов в основном негативно отражается на ферментативной активности почвы [28]. Инсектициды могут иметь значительный эффект на почвенный микробиом: наиболее агрессивные из них снижают не только ферментативную, но и общую микробную активность, а также биомассу микроорганизмов. Хотя фунгициды применяются для контроля конкретных фитопатогенных грибов, их влияние может распространяться на другие группы, в том числе на сапротрофные почвенные грибы [50]. Особенно значимо влияние медьсодержащих фунгицидов, которые обладают пролонгированным эффектом за счет накопления меди в почве и приводят к уменьшению микробной биомассы почв [28]. Помимо влияния на жизнь самих микроорганизмов, пестициды оказывают влияние на активность многих ключевых ферментов микробного происхождения. Инсектициды и гербициды могут как подавлять, так и стимулировать активность ферментов, а фунгициды имеют в основном отрицательное влияние на ферментативную активность [83]. В целом пестициды снижают численность и разнообразие нативного микробного сообщества, особенно в отношении бактерий [51]. Сокращение использования пестицидов, а также их замену на биологические способы контроля численности патогенов растений часто предлагаются в качестве составляющих рационального и экологически чистого земледелия.

**Ингибиторы нитрификации.** Микробные процессы цикла азота возможно регулировать при помощи избирательно действующих веществ, к которым относятся, например, ингибиторы нитрификации. Как правило, они представляют собой производные пиридина, пиримидина, тиазола и некоторых других веществ, которые способны подавлять активность аммиачной монооксигеназы — фермента нитрифицирующих бактерий и ар-

хей. Ингибиторы нитрификации, вносимые обычно вместе с азотными удобрениями, замедляют активность нитрификации, а при повышенных дозах в определенных условиях — и денитрификации [16]. Эффективность ингибиторов нитрификации сильно варьирует в зависимости от применяемого вещества и почвенно-климатических условий, но в целом с их помощью возможно уменьшение эмиссии  $N_2O$  примерно на 35% [90].

## ВНЕСЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПОЧВУ

**Механизмы воздействия микробных препаратов на растения и почвенный микробиом.** Альтернативой изменению почвенно-экологических условий обитания нативного почвенного микробиома служит целенаправленное внесение в почву новых микроорганизмов в качестве биоудобрений. Микроорганизмы можно вносить непосредственно в почву, обычно вместе с органическими субстратами (торфом или органическими удобрениями), либо наносить на поверхность гранул удобрений и семян растений. Концепция применения микроорганизмов в качестве регуляторов превращения питательных элементов в почве и источника физиологически-активных соединений для повышения продуктивности растений насчитывает более 120 лет [72]. Первым подобным препаратом стал нитрагин, который был разработан в 1896 г. на основе клубеньковых бактерий, выделяемых с корней бобовых растений. По предложению академика С.П. Костычева и его сотрудников с 30-х годов XX в. начали применять удобрительный препарат, содержащий культуру *Azotobacter chroococcum*, азотобактерин [4]. На основе торфа и клубеньковых бактерий *Rhizobium* был разработан ризоторфин. Разработка бактериальных удобрений и препаратов, стимуляторов роста, получила новое развитие в последние 20–30 лет. Это обусловлено необходимостью сокращения удобрительных нагрузок на почвы и экосистемы в одних случаях или недостатком промышленных видов удобрений в хозяйствах — в других.

Большинство бактерий и грибов, используемых в биоудобрениях для сельского хозяйства, относят к группе PGPM, то есть микроорганизмов, обеспечивающих рост растений. По своим функциям эти микроорганизмы можно разделить на три группы: 1) обеспечивающие растения питательными веществами или повышающие плодородие почвы за счет фиксации атмосферного азота, развития микоризы, синтеза сидерофоров и гломаллина, мобилизации фосфора; 2) стимулирующие рост растений и их устойчивость к абиотическим стрессам путем синтеза фитогормонов; 3) воздействующие на почвенный микробиом — чаще всего путем синтеза антимикробных соединений и подавления фитопатогенов (табл. 2). Обычно микробиологические препараты состоят

**Таблица 2.** Некоторые почвенные микроорганизмы, представляющие интерес для разработки биоудобрений (на основе данных [21, 32, 55])

Функция	Механизм действия	Представляющие интерес группы микроорганизмов
Обеспечение биологическим азотом	Симбиотическая фиксация азота в бобово-ризобийных симбиозах либо свободноживущая азотфиксация	<i>Rhizobium</i> sp., <i>Bradyrhizobium</i> sp., <i>Mesorhizobium</i> sp., <i>Sinorhizobium</i> sp., <i>Pararhizobium</i> sp., <i>Arthrobacter</i> sp., <i>Flavobacterium</i> sp., <i>Agrobacterium</i> sp., <i>Azotobacter chroococcum</i> , <i>Azospirillum diazotrophicus</i> , <i>Azospirillum brasilense</i> , <i>Bacillus</i> sp., <i>Beijerinckia indica</i> , <i>Rhodospirillum</i> sp.
Обеспечение фосфором, цинком и калием	Растворение фосфатов и малорастворимых солей калия и цинка	<i>Bacillus megaterium</i> , <i>Paenibacillus polymyxa</i> , <i>Pantoea agglomerans</i> , <i>Pseudomonas azotoformans</i> , <i>Ps. aeruginosa</i> , <i>Ps. fluorescens</i> , <i>Frateuria aurantia</i> , <i>Thiobacillus thiooxidans</i>
Обеспечение железом	Синтез сидерофоров	<i>Burkholderia</i> sp., <i>Enterobacter</i> sp., <i>Grimontella</i> sp., <i>Rhizobium radiobacter</i> , <i>Streptomyces tendae</i>
Обеспечение водой и питательными веществами	Образование микоризы	Арбускулярно-микоризные грибы ( <i>Glomeromycotina</i> и <i>Mucoromycotina</i> )
Стимуляция роста	Синтез ауксинов, гибберелинов, цитокининов, brassиностероидов, стриголактонов, абсцизовой кислоты, окиси азота и полиамины	<i>Azospirillum lipoferum</i> , <i>Bacillus subtilis</i> , <i>B. pumilus</i> , <i>Bradyrhizobium japonicum</i> , <i>Dietzia natronolimnaea</i> , <i>Enterobacter</i> sp., <i>Frankia casuarinae</i> , <i>F. inefficax</i> , <i>F. irregularis</i> , <i>F. saprophytica</i> , <i>Mesorhizobium loti</i> , <i>Pantoea allii</i> , <i>Paenibacillus polymyxa</i> , <i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Ps. putida</i> , <i>Rhizobium leguminosarum</i> , <i>Rhizobium phaseoli</i> , <i>Sinorhizobium meliloti</i>
Регуляция устойчивости к абиотическому стрессу	Синтез АЦК-дезаминазы, контролирующей количество этилена	<i>Achromobacter piechaudii</i> , <i>Azospirillum brasilense</i> , <i>Bacillus subtilis</i> , <i>Burkholderia</i> sp., <i>Enterobacter hormaechei</i> , <i>Paenibacillus polymyxa</i> , <i>Phyllobacterium brassicacearum</i> , <i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Rhizobium tropici</i>
Биоконтроль и биозащита	Синтез антибиотиков, лизирующих ферментов, летучих органических соединений, конкуренция	<i>Pseudomonas chlororaphis</i> , <i>Agrobacterium radiobacter</i> , <i>Bacillus aerius</i> , <i>B. cereus</i> , <i>B. endophyticus</i> , <i>B. firmus</i> , <i>B. oryzicola</i> , <i>B. subtilis</i> , <i>B. pumilus</i> , <i>B. thuringiensis</i> , <i>Paenibacillus xylanexedens</i> , <i>Paraburkholderia phytofirmans</i> , <i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Ps. protegens</i> , <i>Streptomyces tendae</i> , <i>Streptomyces violaceusniger</i> , <i>Stenotrophomonas rhizophila</i>
Биоремедиация	Биоразложение ксенобиотиков или накопление тяжелых металлов	<i>Bacillus cereus</i> , <i>B. megaterium</i> , <i>B. subtilis</i> , <i>Pseudomonas aeruginosa</i> , <i>Ps. diminuta</i> , <i>Ps. moraviensis</i> , <i>Ps. putida</i> , <i>Ps. riboflavin</i> , <i>Ps. veronii</i>

из целой группы микробных штаммов, выполняющих сразу несколько перечисленных функций [23, 101].

*Микроорганизмы, обеспечивающие питание растений.* Первую группу составляют микроорганизмы, обеспечивающие растений питательными веществами. Среди них часто речь идет об азотфик-

сирующих бактериях. Биологическая фиксация атмосферного азота – главный природный источник пополнения азотного пула биосферы и второй после фотосинтеза процесс, обеспечивающий синтез первичной продукции [5, 9–11]. Количество биологически фиксируемого азота оценивается в 20 млн т N в год [112]. Увеличение



доли биологического азота (соответственно снижение количества азота, вносимого с минеральными удобрениями) является одним из первоочередных приоритетов устойчивого и ресурсосберегающего земледелия.

Фиксация атмосферного азота осуществляется многими группами свободноживущих автотрофных и гетеротрофных прокариот, в бобово-ризобийных и азоло-цианобактериальных симбиозах, злаково-ассоциативных и злаково-эндодитных консорциумах [11, 34]. Наиболее значима для агроэкосистем бобово-ризобийная фиксация азота, ее средние объемы в 10–50 раз больше фиксации свободноживущими, ассоциативными и эндодитными бактериями [78]. Наиболее известным примером симбиотической азотфиксации служат клубеньковые бактерии бобовых растений *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Mesorhizobium* и *Pararhizobium*, однако в настоящее время известно как минимум 18 родов бактерий, способных формировать клубеньки на корнях бобовых растений [95]. В основном это представители класса  $\alpha$ -Proteobacteria, виды родов *Agrobacterium*, *Azospirillum*, *Devosia*, *Herbaspirillum*, *Phyllovacterium*, *Ralstonia* и других [98, 112]. Некоторые представители класса  $\beta$ -Proteobacteria также способны формировать клубеньки, например, *Burkholderia* и *Cupriavidus* [17, 95]. Разнообразие свободноживущих или ассоциированных азотфиксаторов велико и включает в себя представителей классов  $\alpha$ -Proteobacteria,  $\beta$ -Proteobacteria,  $\gamma$ -Proteobacteria  $\delta$ -Proteobacteria, Firmicutes, Cyanobacteria, а также некоторых архей [96]. В качестве азотфиксирующих инокулянтов чаще всего используют бактерии родов *Azorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Rhizobium*, *Azospirillum*, *Azotobacter* [21].

Растения преимущественно используют фосфор из одновалентных ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) или двухвалентных ( $\text{H}_2\text{PO}_4^{2-}$ ) соединений. Однако большая часть фосфора в почве находится в малорастворимом и недоступном для растений состоянии ( $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ,  $\text{FePO}_4$ ,  $\text{AlPO}_4$ ). Многие почвенные и ризосферные бактерии и грибы способны переводить соединения фосфора в доступную для растений форму путем синтеза органических кислот или выделения ионов  $\text{OH}^-$  [31, 97]. Этот процесс описан у десятков бактериальных родов, таких как *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Pantoea*, *Pseudomonas*, *Rhodococcus* и др. [97]. Значительную роль в переводе соединений фосфора в растворимую форму играют как свободноживущие, так и формирующие арбускулярную микоризу почвенные грибы родов *Arthrobotrys*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizoctonia*, *Trichoderma* и др. [70].

Железо – важный для растений микроэлемент, который в аэробных условиях находится в виде малорастворимых  $\text{Fe}^{3+}$ -соединений. Микро-

организмы разработали стратегии мобилизации соединений железа благодаря синтезу сидерофоров – низкомолекулярных веществ, способных связывать и переносить сквозь мембрану внутрь клеток ионы  $\text{Fe}^{3+}$  [57, 97]. Способность к синтезу сидерофоров описана у всех основных родов почвенных бактерий, но наибольшая активность этого процесса среди ассоциированных с растениями бактерий выявлена у *Burkholderia*, *Enterobacter* и *Grimontella* [32]. Выделение бактериями сидерофоров, способствуя питанию растений, предположительно препятствует развитию фитопатогенов за счет секвестрации железа из окружающей среды, снижая его доступность для патогенных микроорганизмов [97]. Кроме того, синтез сидерофоров дает конкурентные преимущества эндодитным бактериям для колонизации тканей растений и, тем самым, исключения других микроорганизмов из этой экологической ниши [62].

Значительную роль в поддержании плодородия почв и питания растений играют микоризные грибы. В контексте микробных инокулянтов и препаратов речь идет об арбускулярной микоризе – мутуалистической ассоциации, образующейся между корнями 70–90% наземных видов растений и грибами *Glomeromycotina* и *Mucoromycotina* [27, 39]. Арбускулярно-микоризные грибы (АМГ) улучшают снабжение растения-хозяина водой и труднодоступными питательными веществами, а растение в свою очередь передает грибам до 20% связанного углерода в виде простых сахаров и жирных кислот [26, 77]. АМГ оказывают воздействие не только на растения, но и на почву, способствуя формированию устойчивых почвенных агрегатов благодаря своей обширной системе гиф [86, 87]. Предполагается, что АМГ продуцируют относящиеся к гломалину почвенные белки (GRSP) [47], которые играют важную роль в накоплении почвенного органического вещества и придают устойчивость почвенным агрегатам [47, 85].

*Микроорганизмы, стимулирующие рост и устойчивость растений к стрессам.* Ко второй группе по выполняемым функциям относятся микроорганизмы, синтезирующие фитогормоны, стимулирующие рост и развитие растений, либо повышающие их устойчивость к абиотическим стрессам. Наиболее изученными фитогормонами являются ауксины, гибберелины, цитокинины, брассиностероиды, стриголактоны, абсцизовая кислота, окись азота и полиамины [37]. Синтезировать фитогормоны способны как минимум 80% ризосферных микроорганизмов [32].

При абиотических стрессах (переувлажнение, засуха, засоление или загрязнение) в растениях образуется этилен – фитогормон стресса [36]. Этилен блокирует рост листьев и корней, ингибирует деление клеток, замедляя развитие растения. Почвен-

ные и ризосферные микроорганизмы способны регулировать уровень этилена в клетках растений, синтезируя ряд ферментов, одним из которых является 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат-дезаминаза (АЦК-дезаминаза) [43, 97]. АЦК — непосредственный предшественник биосинтеза этилена у высших растений, значительное количество которого может выделяться из корней. Почвенные микроорганизмы поглощают АЦК как источник азота и гидролизуют его ферментом АЦК-дезаминазой, тем самым уменьшая количество АЦК в окружающей среде [43]. АЦК-дезаминаза синтезируется многими видами родов *Burkholderia*, *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Ochrobactrum* и *Pseudomonas* [97].

*Микроорганизмы, контролирующая численность патогенов.* К третьей группе относятся микроорганизмы, которые воздействуют непосредственно на почвенный микробиом, осуществляя биоконтроль в отношении целевых групп вредителей и фитопатогенов. В основе биоконтроля лежит антагонизм — тип несимбиотических взаимоотношений микроорганизмов, при котором один или несколько штаммов полностью подавляют или замедляют рост другого. Антагонизм может осуществляться за счет синтеза антибиотиков, лизирующих ферментов и летучих органических соединений, паразитизма либо прямой конкуренции за экологические ниши. Данные процессы постоянно протекают в почве, и их баланс формирует супрессивную активность почвы — способность подавлять и/или элиминировать из педоценоза отдельных видов патогенов [8]. Помимо микробного антагонизма, такие бактерии, как *Bacillus thuringiensis*, способны синтезировать белковые токсины (например,  $\delta$ -эндотоксин), которые проявляют инсектицидное действие по отношению к гусеницам многих представителей насекомых отрядов чешуекрылых и жесткокрылых, личинкам москитов и нематодам.

Микроорганизмы, относящиеся к группе PGPR, способны синтезировать летучие органические соединения, которые выполняют большое количество функций в отношении растений и других почвенных микроорганизмов [40, 104]. Летучие органические соединения ответственны за стимуляцию роста растений [75, 104], супрессивную активность в отношении фитопатогенов [40], повышение доступности соединений фосфора и железа [74, 84]. Часто одно такое соединение выполняет сразу несколько разных функций. Например, летучий N, N-диметилгексадециламин, продуцируемый ризобактериями *Arthrobacter agilis*, подавляет рост и активность фитопатогенов *Botrytis cinerea* и *Phytophthora cinnamomi*, но в то же время индуцирует механизмы поглощения железа проростками растений в условиях его дефицита [74]. Синтезируемый микроорганизмами диметилдисульфид может способствовать росту растений, стимулировать за-

щитные реакции у растений, а также проявлять супрессивные свойства в отношении фитопатогенов [89]. Использование потенциала летучих органических соединений считается одним из наиболее перспективных способов повышения урожаев и здоровья растений за счет управления почвенным микробиомом [40, 104].

*Микроорганизмы для биоремедиации.* Препараты на основе культур микроорганизмов могут использоваться не только для повышения почвенного плодородия и роста растений, но и для нужд биоремедиации при очистке почв от ксенобиотиков и контаминантов [48, 60, 113]. Микроорганизмы характеризуются наличием специфических ферментативных систем и способностью синтезировать поверхностно-активные вещества, что дает им возможность поглощать и утилизировать трудно-разлагаемые соединения — нефтепродукты и другие углеводороды, пестициды и пластмассы [48].

**Проблема эффективности микробных препаратов при внесении в почву.** На сегодняшний день множество компаний производит и продает широкий ассортимент семенных инокулянтов и других микробных препаратов для использования в земледелии и садоводстве [19, 20, 29, 76]. Размер рынка препаратов на основе бактерий, стимулирующих рост растений (PGPR), в 2016 г. оценивался в 6.0 млрд \$ США и по прогнозам достигнет 14.6 млрд \$ США к 2023 г. [20]. За последние 20 лет только на английском языке было опубликовано около тысячи индексируемых в Scopus исследований, посвященных применению микробных инокулянтов для задач природопользования и сельского хозяйства [30], среди них более 600 работ в области повышения почвенного плодородия и продуктивности растений [92]. Анализ публикаций показывает, что в подавляющем числе исследований выявлен положительный эффект (в среднем 10–20%) микробных инокулянтов на урожаи сельскохозяйственных культур [1, 20, 30, 53, 91, 92]. Некоторые исследования для почв Африки и Азии демонстрируют еще более впечатляющий эффект от микробиологических препаратов на продуктивность растений: декларируемая прибавка к урожаю может достигать более 80% [15, 38, 46, 114].

Несмотря на столь впечатляющие результаты в экспериментальных работах, вопрос об эффективности влияния микробиологических препаратов и удобрений на повышение урожаев и плодородия почв остается дискуссионным [53, 76]. Производители и исследователи биопрепаратов, как и многие научные журналы, заинтересованы в публикации исследований с положительными результатами, то есть тех, в которых выявлен значительный эффект от применения микробных препаратов. Строгая валидация или даже простое подтверждение результатов ранее опубликованных исследований

имеют низкий приоритет в современных реалиях науки [18, 30]. Исследования, которые пытаются проверить заявленную эффективность коммерческих микробных инокулянтов, часто не наблюдают никакого эффекта, например, прибавки к урожаю [1, 23, 33, 53, 54, 73]. Результаты по оценке эффективности микробных препаратов чаще всего не воспроизводятся при переходе от лабораторных опытов и теплиц к реальным полевым условиям [18, 71, 76, 99].

В отличие от селекции культур, в которой целевые характеристики (например, урожайность) давно учитываются наряду с экологической совместимостью, экология почвенных микроорганизмов очень слабо интегрирована в технологии разработки и производства микробных инокулянтов. Прежде всего, практически не рассматриваются вопросы выживаемости, адаптации и роста вносимых микроорганизмов в конкретных почвенных условиях, а также их взаимодействие с нативным почвенным микробиомом [30, 53]. Как следствие, привнесенные микроорганизмы могут погибать в почве, так как текущие условия оказались для них неблагоприятны, либо проигрывать конкуренцию почвенным микроорганизмам за экологические ниши [53, 73]. Эффективность одних и тех же микроорганизмов существенно варьирует в зависимости от климатических и погодных условий, типа почвы, ее влажности и pH, вида и сорта сельскохозяйственных растений [35]. Метаанализ показал, что влияние привнесенных растворяющих фосфор микроорганизмов и АМГ на урожаи значительно уменьшается с ростом запасов органического вещества почвы, либо при более влажных климатических условиях [92]. Наконец, как показывает предыдущий раздел, одна и та же функция обычно может выполняться сразу множеством таксонов почвенных микроорганизмов, часто филогенетически отдаленных. Это явление известно как “функциональная избыточность” почвенного микробиома [64]. Таким образом, внесение микроорганизмов, выполняющих определенную функцию, может быть малоэффективным, поскольку в почве уже содержится много микробных групп, которые способны осуществлять эту функцию.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на длительную историю исследований и большое количество публикаций с положительными результатами, внесение микроорганизмов в почву в качестве удобрений, источника физиологически активных веществ или биологических средств защиты растений по-прежнему не дает стабильного и ощутимого эффекта на рост и развитие сельскохозяйственных растений или почвенный микробиом. Прежде всего, необходима более строгая проверка и валидация

результатов, использование множественных контролей, проведение многолетних полевых опытов на разных почвах при разных климатических условиях. Публикации с отрицательными результатами должны приветствоваться редакциями журналов, чтобы помочь определить ограничения работоспособности микробных препаратов. В данном случае уместно сравнивать прикладную почвенную микробиологию и медицину: микробные инокулянты выступают в роли “лекарств” для повышения здоровья почвы и растений и нуждаются в столь же тщательной проверке эффективности, как и фармакологические препараты. Также появляется понимание, что микробные препараты должны включать в себя не единичные штаммы, а целые консорциумы из разных групп микроорганизмов [53]. Примером могут служить микробные препараты Soil-Life™ (ActivFert) и Nutri-Life Platform® (Nutri-Tech Solutions®), которые включают в себя *Lactobacillus*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Streptomyces*, фотосинтезирующие бактерии, а также штаммы дрожжей, *Trichoderma* и арбускулярно-микоризных грибов *Glomeromycota* [23]. Комбинирование бактерий *Bacillus amyloliquefaciens* и мицелиального гриба *Trichoderma virens* позволило повысить эффективность препарата QuickRoots® (Monsanto BioAg Alliance) [76].

Ключевым фактором успешной разработки микробных препаратов является активная интеграция экологии почвенных микроорганизмов [30, 53, 76]. Должны быть детально изучены вопросы выживаемости привнесенных микроорганизмов в почвенных условиях и их взаимоотношения с нативным почвенным микробиомом. Помимо основных почвенных обитателей (бактерии, грибы, археи), на почвенное микробное сообщество и микробные инокулянты существенно влияют почвенные простейшие, микрофауна и даже вирусы [6, 41, 111]. Для оценки межтаксоновых связей микробных инокулянтов с этими почвенными организмами и их выживаемости в почве необходимо использовать молекулярно-генетические методы – количественный ПЦР в реальном времени, метабаркодинг и метагеномный анализ [6, 68, 88]. Чтобы отслеживать способность микробных инокулянтов колонизировать корни растений, предлагается применять также методы визуализации: микроскопию (модификации CLSM, FISH и TRIS) и магнитно-резонансную томографию [67, 79, 88, 107]. Тем не менее, даже столь подробное изучение микробной экологии не гарантирует создание универсальных микробиологических инокулянтов, эффективных для разных растений и почв. Стартап Indigo Agriculture, являющийся в настоящее время наиболее успешным проектом в применении микроорганизмов для нужд сельского хозяйства, продемонстрировал, что для воспроизводимого эффекта микробных инокулянтов в каждом случае требуется по-

дробный анализ физико-химических свойств и микробиома почвы, климатических условий и с учетом физиологии возделываемых видов и сортов сельскохозяйственных культур [118].

В почве обычно существует значительная функциональная избыточность, поскольку в ней обитает большое количество микроорганизмов с пересекающимися функциями [64]. Поэтому более простым и в то же время эффективным способом управления таксономической структурой и функциями почвенного микробиома по-прежнему является изменение условий обитания микроорганизмов, то есть использование собственного потенциала почв и ее микробиома. Для этого необходимо развитие агробиотехнологий на основе внесения органических удобрений и других органических субстратов, определения способов и сроков оптимальной обработки почвы, диверсификации севооборотов с введением бобовых сидератов или покровных культур, сокращения использования химических средств защиты и др. При этом комбинированное использование микробных инокулянтов с агробиотехнологиями на основе внесения органических субстратов может оказаться решением проблемы низкой эффективности привнесенных микроорганизмов. Примером может служить микробный препарат Optimize® (Monsanto BioAg Alliance) на основе клубеньковых бактерий *Bradyrhizobium*, эффективность и стабильность которого значительно возросли из-за включения в его состав липохитоолигосахаридов [76].

Управление почвенным микробиомом является одним из перспективных путей повышения почвенного плодородия и здоровья растений в рамках рационального и экологически безопасного земледелия. Для разработки действенных микробиологических препаратов и стратегии использования сельскохозяйственных приемов требуется интеграция агробиотехнологий и современных концепций микробной экологии с применением молекулярно-биологических методов исследования почвенных микробных сообществ.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 20-116-50004 “Экспансия”.

Acknowledgments: The reported study was funded by RFBR, project number № 20-116-50004.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алферов А.А.* Ассоциативный азот, урожай и устойчивость агроэкосистемы. М.: РАН, 2020. 184 с.

2. *Благодатская Е.В., Семенов М.В., Якушев А.В.* Активность и биомасса почвенных микроорганизмов в изменяющихся условиях окружающей среды. М.: КМК, 2016. 243 с.
3. *Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г., Чернов И.Ю., Головченко А.В., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Манучарова Н.А., Марфенина О.Е., Полянская Л.М., Степанов А.Л., Умаров М.М.* Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1087–1096. <https://doi.org/10.7868/S0032180X15090038>
4. *Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М.* Биология почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2005. 445 с.
5. *Семенов В.М.* Функции углерода в минерализационно-иммобилизационном обороте азота в почве // Агрохимия. 2020. № 6. С. 78–96.
6. *Семенов М.В.* Метабаркодинг и метагеномика в почвенно-экологических исследованиях: успехи, проблемы и возможности // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. № 6. С. 403–417.
7. *Семенов М.В., Никитин Д.А., Степанов А.Л., Семенов В.М.* Структура бактериальных и грибных сообществ ризосферного и внекорневого локусов серой лесной почвы // Почвоведение. 2019. № 3. С. 355–369. <https://doi.org/10.1134/S0032180X19010131>
8. *Соколов М.С., Марченко А.И., Санин С.С., Торопова Е.Ю., Чулкина В.А., Захаров А.Ф.* Здоровье почвы агроценозов как атрибут ее качества и устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам // Известия ТСХА. 2009. № 1. С. 13–22.
9. *Тихонович И.А., Завалин А.А.* Перспективы использования азотфиксирующих и фитостимулирующих микроорганизмов для повышения эффективности агропромышленного комплекса и улучшения агроэкологической ситуации в РФ // Плодородие. 2016. № 5. С. 28–31.
10. *Умаров М.М.* Азотфиксация в ассоциациях организмов // Проблемы агрохимии и экологии. 2009. № 2. С. 22–26.
11. *Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А.Л.* Микробиологическая трансформация азота в почве. М.: Геос, 2007. 137 с.
12. *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>
13. *Чернов Т.И., Тхакахова А.К., Иванова Е.А., Кутюва О.В., Турусов В.И.* Сезонная динамика почвенного микробиома многолетнего агрохимического опыта на черноземах Каменной Степи // Почвоведение. 2015. № 12. С. 1483–1488. <https://doi.org/10.7868/S0032180X15120059>
14. *Aguilera E., Lassaletta L., Sanz-Cobena A., Garnier J., Vallejo A.* The potential of organic fertilizers and water management to reduce N<sub>2</sub>O emissions in Mediterranean climate cropping systems. A review // Agric. Ecosyst. Environ. 2013. V. 164. P. 32–52. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.09.006>
15. *Argaw A., Mnalku A.* Effectiveness of native Rhizobium on nodulation and yield of faba bean (*Vicia faba* L.)

- in Eastern Ethiopia // Archives of Agronomy and Soil Science. 2017. V. 63. № 10. P. 1390–1403.
16. *Aulakh M.S., Doran J.W., Mosier A.R.* Soil Denitrification—Significance, Measurement, and Effects of Management. N.Y.: Springer, 1992. 57 p. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2844-8\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2844-8_1)
  17. *Bahulikar R.A., Torres-Jerez I., Worley E., Craven K., Udvardi M.K.* Diversity of nitrogen-fixing bacteria associated with switchgrass in the native tallgrass prairie of northern Oklahoma // Appl. Environ. Microbiol. 2014. T. 80. № 18. P. 5636–5643.
  18. *Bashan Y., Kloepper J.W., de Bashan L.E., Nannipieri P.* A need for disclosure of the identity of microorganisms, constituents, and application methods when reporting tests with microbe-based or pesticide-based products // Biol. Fertil. Soils. 2016. V. 52. P. 283–284.
  19. *Bashan Y., de-Bashan L.E., Prabhu S.R., Hernandez J.P.* Advances in plant growth-promoting bacterial inoculant technology: formulations and practical perspectives (1998–2013) // Plant and Soil. 2014. V. 378. № 1. P. 1–33.
  20. *Bashan Y., Prabhu S.R., de-Bashan L.E., Kloepper J.W.* Disclosure of exact protocols of fermentation, identity of microorganisms within consortia, formation of advanced consortia with microbe-based products // Biol. Fertil. Soils. 2020. V. 56. P. 443–445.
  21. *Basu A., Prasad P., Das S.N., Kalam S., Sayyed R.Z., Reddy M.S., El Enshasy H.* Plant Growth Promoting Rhizobacteria (PGPR) as Green Bioinoculants: Recent Developments, Constraints, and Prospects // Sustainability. 2021. V. 13. № 3. P. 1140.
  22. *Bebber D.P., Richards V.R.* A meta-analysis of the effect of organic and mineral fertilizers on soil microbial diversity // bioRxiv. 2020. <https://doi.org/10.1101/2020.10.04.325373>
  23. *Berg S., Dennis P.G., Paungfoo-Lonhienne C., Anderson J., Robinson N., Brackin R., Royle A., DiBella L., Schmidt S.* Effects of commercial microbial biostimulants on soil and root microbial communities and sugarcane yield // Biol. Fertil. Soils. 2019. V. 56. P. 565–580.
  24. *Bonanomi G., Antignani V., Capodilupo M., Scala F.* Identifying the characteristics of organic soil amendments that suppress soilborne plant diseases // Soil Biol. Biochem. 2010. V. 42. P. 136–144.
  25. *Bottrill D., Ogbourne S.M., Citerne N., Smith T., Farrar M.B., Hu H.W., Omidvar N., Wang J., Burton J., Kämper W., Bai S.H.* Short-term application of mulch, roundup and organic herbicides did not affect soil microbial biomass or bacterial and fungal diversity // Chemosphere. 2020. V. 244. P. 125436. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.125436>
  26. *Bravo A., Brands M., Wewer V., Dörmann P., Harrison M.J.* Arbuscular mycorrhiza-specific enzymes FatM and RAM 2 fine-tune lipid biosynthesis to promote development of arbuscular mycorrhiza // New Phytologist. 2017. V. 214. № 4. P. 1631–1645.
  27. *Brundrett M.C., Tedersoo L.* Evolutionary history of mycorrhizal symbioses and global host plant diversity // New Phytologist. 2018. V. 220. № 4. P. 1108–1115.
  28. *Bünemann E.K., Schwenke, G.D., van Zwieten L.* Impact of agricultural inputs on soil organisms — a review // Soil Res. 2006. V. 44. № 4. P. 379–406. <https://doi.org/10.1071/SR05125>
  29. *Calvo P., Nelson L., Kloepper J.W.* Agricultural uses of plant biostimulants // Plant and Soil. 2014. V. 383. № 1. P. 3–41.
  30. *Canfora L., Costa C., Pallottino F., Mocali S.* Trends in Soil Microbial Inoculants Research: A Science Mapping Approach to Unravel Strengths and Weaknesses of Their Application // Agriculture. 2021. V. 11. № 2. P. 158.
  31. *Chen Y., Fan J.B., Du L., Xu H., Zhang Q.Y., He Y.Q.* The application of phosphate solubilizing endophyte *Pantoea dispersa* triggers the microbial community in red acidic soil // Appl. Soil Ecol. 2014. V. 84. P. 235–244.
  32. *Costa P.B., Granada C.E., Ambrosini A., Moreira F., Souza R., Passos J.F.M., Arruda L., Passaglia L.M.P.* A model to explain plant growth promotion traits: A multivariate analysis of 2,211 bacterial isolates // PLoS One. 2014. V. 9. № 12. P. e116020.
  33. *De Bruin J.L., Pedersen P., Conley S.P., Gaska J.M., Naeve S.L., Kurle J.E., Elmore R.W., Giesler L.J., Abendroth L.J.* Probability of yield response to inoculants in fields with a history of soybean // Crop Sci. 2010. V. 50. P. 265–272.
  34. *Dixon R., Kahn D.* Genetic regulation of biological nitrogen fixation // Nat Rev Microbiol. 2004. V. 2. P. 621–631.
  35. *do Amaral F.P., Pankiewicz V.C.S., Aristi A.C.M., de Souza E.M., Pedrosa F., Stacey G.* Differential growth responses of *Brachypodium distachyon* genotypes to inoculation with plant growth promoting rhizobacteria // Plant Mol. Biol. 2016. V. 90. P. 689–697.
  36. *Dubois M., Van den Broeck L., Inzé D.* The pivotal role of ethylene in plant growth // Trends in Plant Science. 2018. V. 23. № 4. P. 311–323.
  37. *Egamberdieva D., Wirth S.J., Alqarawi A.A., Abd Allah E.F., Hashem A.* Phytohormones and beneficial microbes: essential components for plants to balance stress and fitness // Frontiers in Microbiology. 2017. V. 8. P. 2104.
  38. *Ferri G.C., Braccini A.L., Anghinoni F.B.G., Pereira L.C.* Effects of associated co-inoculation of Bradyrhizobium japonicum with Azospirillum brasilense on soybean yield and growth // African J. Agric. Res. 2017. V. 12. № 1. P. 6–11.
  39. *Field K.J., Pressel S.* Unity in diversity: structural and functional insights into the ancient partnerships between plants and fungi // New Phytologist. 2018. V. 220. № 4. P. 996–1011.
  40. *Garbeva P., Weiszkopf L.* Airborne medicine: bacterial volatiles and their influence on plant health // New Phytologist. 2020. V. 226. № 1. P. 32–43.
  41. *Geisen S., Mitchell E.A., Adl S., Bonkowski M., Dunthorn M., Ekelund F., Fernández L.D., Jousset A., Kraševska V., Singer D., Spiegel F.W., Walochnik J., Lara E.* Soil protists: a fertile frontier in soil biology research // FEMS Microbiol. Rev. 2018. V. 42. № 3. P. 293–323.

42. *Geisseler D., Scow K.M.* Long-term effects of mineral fertilizers on soil microorganisms – a review // *Soil Biol. Biochem.* 2014. V. 75. P. 54–63. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.03.023>
43. *Glick B.R.* Modulation of plant ethylene levels by the bacterial enzyme ACC deaminase // *FEMS Microbiol. Lett.* 2005. V. 251. P. 1–7.
44. *Hatch D.J., Goodlass G., Joynes A., Shepherd M.A.* The effect of cutting, mulching and applications of farmyard manure on nitrogen fixation in a red clover/grass sward // *Bioresour. Technol.* 2007. V. 98. P. 3243–3248. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2006.07.017>
45. *Haynes R.J.* Size and activity of the soil microbial biomass under grass and arable management // *Biol. Fertil. Soils.* 1999. V. 30. P. 210–216. <https://doi.org/10.1007/s003740050610>
46. *He Y., Pantigoso H.A., Wu Z., Vivanco J.M.* Co-inoculation of *Bacillus* sp. and *Pseudomonas putida* at different development stages acts as a biostimulant to promote growth, yield and nutrient uptake of tomato // *J. Appl. Microbiol.* 2019. V. 127. № 1. P. 196–207.
47. *Holátko J., Brtnický M., Kučerík J., Kotianová M., Elbl J., Kintl A., Kynický J., Benada O., Datta R., Jansa J.* Glomalin – Truths, myths, and the future of this elusive soil glycoprotein // *Soil Biol. Biochem.* 2021. V. 153. P. 108116. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108116>
48. *Hussain I., Aleti G., Naidu R., Puschenreiter M., Mahmood Q., Rahman M. M., Wang F., Shaheen S., Syed J.H., Reichenauer T.G.* Microbe and plant assisted-remediation of organic xenobiotics and its enhancement by genetically modified organisms and recombinant technology: a review // *Sci. Total Environ.* 2018. V. 628. P. 1582–1599.
49. *Jackson L.E., Calderon F.J., Steenwerth K.L., Scow K.M., Rolston D.E.* Responses of soil microbial processes and community structure to tillage events and implications for soil quality // *Geoderma.* 2003. V. 114. P. 305–317. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(03\)00046-6](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(03)00046-6)
50. *Johnsen K., Jacobsen C.S., Torsvik V., Sørensen J.* Pesticide effects on bacterial diversity in agricultural soils – a review // *Biol. Fertil. Soils.* 2001. V. 33. № 6. P. 443–453. <https://doi.org/10.1007/s003740100351>
51. *Kalia A., Gosal S.K.* Effect of pesticide application on soil microorganisms // *Arch. Agron. Soil Sci.* 2011. V. 57. № 6. P. 569–596. <https://doi.org/10.1080/03650341003787582>
52. *Kallenbach C., Grandy A.S.* Controls over soil microbial biomass responses to carbon amendments in agricultural systems: A meta-analysis // *Agric. Ecosyst. Environ.* 2011. V. 144. P. 241–252. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.08.020>
53. *Kaminsky L.M., Trexler R.V., Malik R.J., Hockett K.L., Bell T.H.* The inherent conflicts in developing soil microbial inoculants // *Trends in Biotechnology.* 2019. V. 37. № 2. P. 140–151.
54. *Karamanos R., Flore N., Harapiak J.* Re-visiting use of *Penicillium bilaii* with phosphorus fertilization of hard red spring wheat // *Can. J. Plant Sci.* 2010. V. 90. P. 265–277.
55. *Khatoon Z., Huang S., Rafique M., Fakhar A., Kamran M.A., Santoyo G.* Unlocking the potential of plant growth-promoting rhizobacteria on soil health and the sustainability of agricultural systems // *J. Environ. Management.* 2020. V. 273. P. 111118.
56. *Köhl J., Kolnaar R., Ravensberg W.J.* Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: relevance beyond efficacy // *Frontiers Plant Sci.* 2019. V. 10. P. 845.
57. *Krewulak H.D., Vogel H.J.* Structural biology of bacterial iron uptake // *Biochim. Biophys. Acta.* 2008. V. 1778. P. 1781–804.
58. *Lazcano C., Gómez-Brandón M., Revilla P., Domínguez J.* Short-term effects of organic and inorganic fertilizers on soil microbial community structure and function: A field study with sweet corn // *Biol. Fertil. Soils.* 2013. V. 49. P. 723–733. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0761-7>
59. *Li S., Jiang X., Wang X., Wright A.L.* Tillage effects on soil nitrification and the dynamic changes in nitrifying microorganisms in a subtropical rice-based ecosystem: A long-term field study // *Soil Till. Res.* 2015. V. 150. P. 132–138. <https://doi.org/10.1016/j.still.2015.02.005>
60. *Liu H., Tan X., Guo J., Liang X., Xie Q., Chen S.* Bioremediation of oil-contaminated soil by combination of soil conditioner and microorganism // *J. Soils Sediments.* 2020. V. 20. № 4. P. 2121–2129.
61. *Liu S., Zhang Y., Zong Y., Hu Z., Wu S., Zhou J., Jin Y., Zou J.* Response of soil carbon dioxide fluxes, soil organic carbon and microbial biomass carbon to biochar amendment: a meta-analysis // *GCB Bioenergy.* 2016. V. 8. P. 392–406. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12265>
62. *Loaces I., Ferrando L., Scavino A.F.* Dynamics, diversity and function of endophytic siderophore-producing bacteria in rice // *Microbial Ecology.* 2011. V. 61. № 3. P. 606–618.
63. *Lori M., Symnaczyk S., Mäder P., De Deyn G., Gattinger A.* Organic farming enhances soil microbial abundance and activity – a meta-analysis and meta-regression // *PLoS One.* 2017. V. 12. P. e0180442. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0180442>
64. *Louca S., Polz M.F., Mazel F., Albright M.B., Huber J.A., O'Connor M.I., Ackermann M., Hahn A.S., Srivastava D.S., Crowe S.A., Doebeli M., Parfrey L.W.* Function and functional redundancy in microbial systems // *Nature Ecology Evolution.* 2018. V. 2. № 6. P. 936–943.
65. *Lu M., Yang Y., Luo Y., Fang C., Zhou X., Chen J., Yang X., Li B.* Responses of ecosystem nitrogen cycle to nitrogen addition: a meta-analysis // *New Phytol.* 2011. V. 189. P. 1040–1050. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03563.x>
66. *Martínez-García L.B., Korthals G., Brussaard L., Jørgensen H.B., De Deyn G.B.* Organic management and cover crop species steer soil microbial community structure and functionality along with soil organic matter properties // *Agric. Ecosyst. Environ.* 2018.

- V. 263. P. 7–17.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.04.018>
67. *Massalha H., Korenblum E., Malitsky S., Shapiro O.H., Aharoni A.* Live imaging of root–bacteria interactions in a microfluidics setup // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2017. V. 114. P. 4549–4554.
  68. *Mawarda P.C., le Roux X., Van Elsas J.D., Salles J.F.* Deliberate introduction of invisible invaders: a critical appraisal of the impact of microbial inoculants on soil microbial communities // *Soil Biol. Biochem.* 2020. V. 148. P. 107874.
  69. *McDaniel M.D., Tiemann L.K., Grandy A.S.* Does agricultural crop diversity enhance soil microbial biomass and organic matter dynamics? A meta-analysis // *Ecol. Appl.* 2014. V. 24. P. 560–570.  
<https://doi.org/10.1890/13-0616.1>
  70. *Mehta P., Sharma R., Putatunda C., Walia A.* Endophytic fungi: role in phosphate solubilization. *Advances in Endophytic Fungal Research.* Cham.: Springer, 2019. P. 183–209.
  71. *Naveed M., Mitter B., Yousaf S., Pastar M., Afzal M., Sessitsch A.* The endophyte *Enterobacter* sp. FD17: a maize growth enhancer selected based on rigorous testing of plant beneficial traits and colonization characteristics // *Biol. Ferti. Soils.* 2014. V. 50. P. 249–262
  72. *Nobbe F., Hiltner L.* Inoculation of the Soil for Cultivating. US Patent 570813. Washinton, DC: United States Patent and Trademark Office. 1896.
  73. *Nuzzo A., Satpute A., Albrecht U., Strauss S.L.* Impact of soil microbial amendments on tomato rhizosphere microbiome and plant growth in field soil // *Microbial Ecology.* 2020. V. 80. № 2. P. 398–409.
  74. *Orozco-Mosqueda M., Velazquez-Becerra C., Macías-Rodríguez L.I., Santoyo G., Flores-Cortez I., Alfaro-Cuevas R., Valencia-Cantero E.* *Arthrobacter agilis* UMCV2 induces iron acquisition in *Medicago truncatula* (strategy I plant) in vitro via dimethylhexadecylamine emission // *Plant and Soil.* 2013. V. 362. № 1. P. 51–66.
  75. *Park Y.S., Dutta S., Ann M., Raaijmakers J.M., Park K.* Promotion of plant growth by *Pseudomonas fluorescens* strain SS101 via novel volatile organic compounds // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2015. V. 461. № 2. P. 361–365.
  76. *Parnell J.J., Berka R., Young H.A., Sturino J.M., Kang Y., Barnhart D.M., DiLeo M.V.* From the lab to the farm: an industrial perspective of plant beneficial microorganisms // *Frontiers in Plant Sci.* 2016. V. 7. P. 1110.
  77. *Parniske M.* Arbuscular mycorrhiza: the mother of plant root endosymbiosis // *Nature Rev. Microbiol.* 2008. V. 6. № 10. P. 763–775.
  78. *Peoples M.B., Herridge D.E., Ladha J.K.* Biological nitrogen fixation: an efficient source of nitrogen for sustainable agricultural production? // *Plant and Soil.* 1995. V. 174. P. 3–28.
  79. *Pflugfelder D., Metzner R., van Dusschoten D., Reichel R., Jahnke S., Koller R.* Non-invasive imaging of plant roots in different soils using magnetic resonance imaging (MRI) // *Plant Methods.* 2017. V. 13. P. 102.
  80. *Powlson D.S., Prookes P.C., Christensen B.T.* Measurement of soil microbial biomass provides an early indication of changes in total soil organic matter due to straw incorporation // *Soil Biol. Biochem.* 1987. V. 19. P. 159–164.  
[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(87\)90076-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(87)90076-9)
  81. *Reeve J.R., Schadt C.W., Carpenter-Boggs L., Kang S., Zhou J., Reganold J.P.* Effects of soil type and farm management on soil ecological functional genes and microbial activities // *ISME J.* 2010. V. 4. P. 1099–1107.  
<https://doi.org/10.1038/ismej.2010.42>
  82. *Ren F., Sun N., Xu M., Zhang X., Wu L., Xu M.* Changes in soil microbial biomass with manure application in cropping systems: A meta-analysis // *Soil Tillage Res.* 2019. V. 194. P. 104291.  
<https://doi.org/10.1016/j.still.2019.06.008>
  83. *Riah W., Laval K., Laroche-Ajzenberg E., Mougin C., Latour X., Trinsoutrot-Gattin I.* Effects of pesticides on soil enzymes: a review // *Environ. Chem. Lett.* 2014. V. 12. № 2. P. 257–273.  
<https://doi.org/10.1007/s10311-014-0458-2>
  84. *Rijavec T., Lapanje A.* Hydrogen cyanide in the rhizosphere: not suppressing plant pathogens, but rather regulating availability of phosphate // *Frontiers in Microbiology.* 2016. V. 7. P. 1785.
  85. *Rillig M.C., Ramsey P.W., Morris S., Paul E.A.* Glomalin, an arbuscular-mycorrhizal fungal soil protein, responds to land-use change // *Plant and Soil.* 2003. V. 253. № 2. P. 293–299.
  86. *Rillig M.C.* Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation // *Can. J. Soil Sci.* 2004. V. 84. P. 355–363.  
<https://doi.org/10.4141/S04-003>
  87. *Rillig M.C., Mardatin N.F., Leifheit E.F., Antunes P.M.* Mycelium of arbuscular mycorrhizal fungi increases soil water repellency and is sufficient to maintain water-stable soil aggregates // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42. P. 1189–1191.
  88. *Rilling J.I., Acuña J.J., Nannipieri P., Cassan F., Maruyama F., Jorquera M.A.* Current opinion and perspectives on the methods for tracking and monitoring plant growth–promoting bacteria // *Soil Biol. Biochem.* 2019. V. 130. P. 205–219.
  89. *Rojas-Solís D., Zetter-Salmon E., Contreras-Perez M., del Carmen Rocha-Granados M., Macías-Rodríguez L., Santoyo G.* *Pseudomonas stutzeri* E25 and *Stenotrophomonas maltophilia* CR71 endophytes produce antifungal volatile organic compounds and exhibit additive plant growth-promoting effects // *Biocatal. Agric. Biotechnol.* 2018. V. 13. P. 46–52.
  90. *Ruser R., Schulz R.* The effect of nitrification inhibitors on the nitrous oxide (N<sub>2</sub>O) release from agricultural soils – a review. // *J. Plant Nutrition Soil Sci.* 2015. V. 178. P. 171–188.  
<https://doi.org/10.1002/jpln.201400251>
  91. *Santos M.S., Nogueira M.A., Hungria M.* Microbial inoculants: reviewing the past, discussing the present and previewing an outstanding future for the use of beneficial bacteria in agriculture // *AMB Express.* 2019. V. 9. № 1. P. 205.
  92. *Schütz L., Gattinger A., Meier M., Müller A., Boller T., Mäder P., Mathimaran N.* Improving crop yield and nutrient use efficiency via biofertilization – a global

- meta-analysis // *Frontiers in Plant Science*. 2018. V. 8. P. 2204.
93. *Semenov M.V., Krasnov G.S., Semenov V.M., van Bruggen A.H.* Long-term fertilization rather than plant species shapes rhizosphere and bulk soil prokaryotic communities in agroecosystems // *Appl. Soil Ecology*. 2020. V. 154. P. 103641.
  94. *Shakoor A., Shahzad S.M., Chatterjee N., Arif M.S., Farooq T.H., Altaf M.M., Tufail M.A., Dar A.A., Mehmood T.* Nitrous oxide emission from agricultural soils: Application of animal manure or biochar? A global meta-analysis // *J. Environ. Manage.* 2021. V. 285. P. 112170.  
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112170>
  95. *Shamseldin A., Abdelkhalek A., Sadowsky M.J.* Recent changes to the classification of symbiotic, nitrogen-fixing, legume-associating bacteria: a review // *Symbiosis*. 2017. V. 71. № 2. P. 91–109.
  96. *Smercina D.N., Evans S.E., Friesen M.L., Tiemann L.K.* To fix or not to fix: controls on free-living nitrogen fixation in the rhizosphere // *Appl. Environ. Microbiol.* 2019. V. 85. № 6. P. e02546-18.
  97. *Souza R.D., Ambrosini A., Passaglia L.M.* Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils // *Genetics Molecular Biology*. 2015. V. 38. № 4. P. 401–419.
  98. *Tai X.S., Mao W.L., Liu G.X., Chen T., Zhang W., Wu X.K., Long H.Z., Zhang B.G., Zhang Y.* High diversity of nitrogen-fixing bacteria in the upper reaches of the Heihe River, northwestern China // *Biogeosciences*. 2013. V. 10. P. 5589–5600.
  99. *Thomsen C., Loverock L., Kokkoris V., Holland T., Bowen P.A., Hart M.* Commercial arbuscular mycorrhizal fungal inoculant failed to establish in a vineyard despite priority advantage // *Peer J*. 2021. V. 9. P. e11119.
  100. *Torabian S., Farhangi-Abriž S., Denton M.D.* Do tillage systems influence nitrogen fixation in legumes? A review // *Soil Tillage Res.* 2019. V. 185. P. 113–121.  
<https://doi.org/10.1016/j.still.2018.09.006>
  101. *Trabelsi D., Mhamdi R.* Microbial inoculants and their impact on soil microbial communities: a review // *BioMed Res. Int.* 2013. P. 863240.
  102. *Treseder K.K.* Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies // *Ecol. Lett.* 2008. V. 11. P. 1111–1120.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01230.x>
  103. *Tu C., Ristaino J.B., Hu S.* Soil microbial biomass and activity in organic tomato farming systems: Effects of organic inputs and straw mulching // *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38. P. 247–255.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.05.002>
  104. *Tyc O., Song C., Dickschat J.S., Vos M., Garbeva P.* The ecological role of volatile and soluble secondary metabolites produced by soil bacteria // *Trends in microbiology*. 2017. V. 25. № 4. P. 280–292.
  105. *Van Bruggen A.H.C., Finckh M.R.* Plant diseases and management approaches in organic farming systems // *Annu. Rev. Phytopathol.* 2016. V. 54. P. 25–54.
  106. *Van Bruggen A.H., He M., Zelenev V.V., Semenov V.M., Semenov A.M., Semenova E.V., Kuznetsova T.V., Khodzaeva A.K., Kuznetsov A.M., Semenov M.V.* Relationships between greenhouse gas emissions and cultivable bacterial populations in conventional, organic and long-term grass plots as affected by environmental variables and disturbances // *Soil Biol. Biochem.* 2017. V. 114. P. 145–159.
  107. *van Dusschoten D., Metzner R., Kochs J., Postma J.A., Pflugfelder D., Buehler J., Schurr U., Jahnke S.* Quantitative 3D analysis of plant roots growing in soil using magnetic resonance imaging // *Plant Physiology*. 2016. V. 170. № 3. P. 1176–1188.
  108. *Venter Z.S., Jacobs K., Hawkins H.J.* The impact of crop rotation on soil microbial diversity: A meta-analysis // *Pedobiologia*. 2016. V. 59. № 4. P. 215–223.  
<https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2016.04.001>
  109. *Wang J., Chadwick D.R., Cheng Y., Yan X.* Global analysis of agricultural soil denitrification in response to fertilizer nitrogen // *Sci. Total Environ.* 2018. V. 616. P. 908–917.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.229>
  110. *Wang J., Zou J.* No-till increases soil denitrification via its positive effects on the activity and abundance of the denitrifying community // *Soil Biol. Biochem.* 2020. V. 142. P. 107706.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107706>
  111. *Wei X., Ge T., Wu C., Wang S., Mason-Jones K., Li Y., Zhu Z., Hu Y., Liang C., Shen J., Wu J., Kuzyakov Y.* T4-like Phages Reveal the Potential Role of Viruses in Soil Organic Matter Mineralization // *Environ. Sci. Technol.* 2021.  
<https://doi.org/10.1021/acs.est.0c06014>
  112. *Wolinska A., Kuzniar A., Zielenkiewicz U., Banach A., Izak D., Stepniewska Z., Blaszczyk M.* Metagenomic analysis of some potential nitrogen-fixing bacteria in arable soils at different formation processes // *Microbial Ecology*. 2017. V. 73. № 1. P. 162–176.
  113. *Xenia M.E., Refugio R.V.* Microorganisms metabolism during bioremediation of oil contaminated soils // *J. Bioremed. Biodeg.* 2016. V. 7. № 2. P. 1000340.
  114. *Youseif S.H., El-Megeed A., Fayrouz H., Saleh S.A.* Improvement of faba bean yield using *Rhizobium/Agrobacterium* inoculant in low-fertility sandy soil // *Agronomy*. 2017. V. 7. № 1. P. 2.  
<https://doi.org/10.3390/agronomy7010002>
  115. *Zhou M., Zhu B., Wang S., Zhu X., Vereecken H., Brüggemann N.* Stimulation of N<sub>2</sub>O emission by manure application to agricultural soils may largely offset carbon benefits: a global meta-analysis // *Glob. Chang. Biol.* 2017. V. 23. P. 4068–4083.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.13648>
  116. *Zhou Z., Wang C., Luo Y.* Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality // *Nature Commun.* 2020. V. 11. P. 3072.  
<https://doi.org/10.1038/s41467-020-16881-7>
  117. *Zuber S.M., Villamil M.B.* Meta-analysis approach to assess effect of tillage on microbial biomass and enzyme activities // *Soil Biol. Biochem.* 2016. V. 97. P. 176–187.  
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.03.011>
  118. <https://www.indigoag.com/biologicals/for-farmers>



## Management of Soil Microbial Communities: Opportunities and Prospects (a Review)

T. I. Chernov<sup>1</sup>, \*, and M. V. Semenov<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow, 119017 Russia

\*e-mail: chern-off@mail.ru

Microbial communities play a key role in maintaining many soil functions. Managing the composition and activity of soil microorganisms is one of the promising ways to increase soil fertility, stimulate plant growth, productivity and resistance to adverse factors, as well as to regulate the cycles of chemical elements and land bioremediation. Microbial communities can be managed by changing the conditions of their habitat in the soil through agrotechnological methods such as soil tillage, fertilizer application, and cultivation of certain plant species. These methods can be used to regulate the total biomass, diversity and activity of microorganisms, as well as the intensity of individual processes, such as nitrogen transformations. In addition to manipulations with soil conditions, it is possible to directly change the composition of soil microbial communities through the use of biopreparations. In this case, microorganisms performing certain functions, such as nitrogen fixation, mycorrhiza formation, phosphate dissolution, phytohormone and siderophore synthesis, pathogen population control or soil remediation from contamination are introduced into the soil. The question remains debatable, which approach is more promising: selection of the optimal technologies of native microbial community regulating, or highly effective strains of microorganisms addition? This review examines the impact of different agricultural practices on the soil microbiome based on meta-analyses. The complex, indiscriminate impact of agricultural practices on the entire microbial community, as well as the large variability of their impact depending on local soil and climatic conditions, remains a challenge. The effectiveness of microbial inoculants is limited by the survival rate of introduced microorganisms in the soil, by the heterogeneity of soil and climatic conditions and by the competition with the native soil microorganisms. More rigorous testing of the microbial preparations and biofertilizers efficiency, similar to that of medical preparations, is needed. Integration of agrobiotechnologies with modern concepts of microbial ecology based on molecular-biological methods of investigation of soil microbial communities is required to develop effective microbial preparations.

*Keywords:* microbial inoculants, biopreparations, organic fertilizers, mineral fertilizers, nitrogen cycle, soil fertility, growth stimulants, soil suppressiveness