
AUXILIARY DISCIPLINES

DOI: <https://doi.org/10.23649/jae.2022.2.22.13>

Riksen V.S.^{1*}, Korobova L.N.², Lomova T.G.³

¹ ORCID: 0000-0001-9898-4754;

² ORCID: 0000-0003-4192-6734;

³ ORCID: 0000-0001-9865-0412;

^{1,2} Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia;

^{1,3} Siberian Federal Scientific Centre of Agro-BioTechnologies of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Russia

* Corresponding author (Riclog[at]mail.ru)

Received: 28.03.2022; Accepted: 17.05.2022; Published: 20.06.2022

VARIABILITY OF THE BACTERIAL COMMUNITY OF MIDDLE SOLONETZ IN RESPONSE TO CULTIVATION WITH PHYTOMELIORATION

Research article

Abstract

The biological properties of the soil are an important indicator of the impact of phytomelioration on the restoration of the fertility of saline lands. This aspect was studied at the station of the Siberian Federal Scientific Centre of Agro-BioTechnologies of the Russian Academy of Sciences on the example of the middle Baraba solonetz, which has been being occupied by fodder crops for more than 30 years. Cultivation of sweet clover crop rotation on middle solonetz and post-rotation grassing with brome and alfalfa led to an increase in the representation of bacterial classes and orders in the microbiome, associated with the mineralization activity of the soil in relation to nitrogen-containing substances and nitrogen fixation. The differences between the two variants of phytomelioration were manifested in the low bacterization of the grassed soil with verrucomicrobes and its similarity to virgin soil in the content of the main dominant *Acidobacteria*.

Keywords: middle solonetz, phytomelioration, grassing, microbiome, 16S rRNA.

Риксен В. С.^{1*}, Коробова Л. Н.², Ломова Т. Г.³

¹ ORCID: 0000-0001-9898-4754;

² ORCID: 0000-0003-4192-6734;

³ ORCID: 0000-0001-9865-0412;

^{1,2} Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия;

^{1,3} Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, Краснообск, Россия

* Корреспондирующий автор (Riclog[at]mail.ru)

Получена: 28.03.2022; Доработана: 17.05.2022; Опубликована: 20.06.2022

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БАКТЕРИАЛЬНОГО СООБЩЕСТВА СОЛОНЦА СРЕДНЕГО В ОТВЕТ НА ОКУЛЬТУРИВАНИЕ ФИТОМЕЛИОРАЦИЕЙ

Научная статья

Аннотация

Биологические свойства почвы являются важным показателем влияния фитомелиорации на восстановление плодородия засоленных земель. Этот аспект изучен на стационаре Сибирского ФНЦА РАН на примере солонца среднего Барабы, более 30 лет занятого кормовыми культурами. Возделывание донникового севооборота на солонце среднем и постсевооборотное залужение кострцом и люцерной привело к возрастанию в микробиоме представительства классов и порядков бактерий, связанных с минерализационной активностью почвы в отношении азотсодержащих веществ и азотфиксацией. Различия двух вариантов фитомелиорации проявились в низкой обсемененности залуженной почвы веррукомикробиями и ее сходстве с целиной в содержании основного доминанта *Acidobacteria*.

Ключевые слова: солонец средний, фитомелиорация, залужение, микробиом, 16S р-РНК.

1. Введение

В мире более 800 миллионов гектар почв входят в разряд засоленных, что составляет 6 % общей площади земель. Засоленные почвы, в том числе солонцы и солонцеватые, распространены на территории более чем 75 стран,

преимущественно в южных засушливых областях (Пакистан, Индия, Китай и др.) [1]. В России наибольшая площадь солонцовых почв и их комплексов находится на юге Западной Сибири. В Новосибирской и Омской областях они занимают 17,6 % земель, из которых 8,4 % – пахотные [2].

В настоящее время для засоленных почв (отличающихся по генезису и свойствам) разработаны разнообразные направления восстановления или улучшения: дренаж, промывка, использование сорбентов, глубокое рыхление, химическая мелиорация, фитомелиорации [3]. Из них на современном этапе хозяйствования актуальны наиболее экономичные. С этой точки зрения фитомелиорацию кормовыми травами можно отнести к экономически предпочтительным способам улучшения солонцов. Она позволяет сочетать положительный эффект рассоления почвы с получением прибыли от животноводства. Способ важен и с экологической точки зрения: травы трансформируют сельскохозяйственную экосистему так, что приближают ее по биологическим характеристикам и продуктивности к лучшим зональным луговым экосистемам [4].

Чувствительным индикатором почвенной среды является микробное сообщество, чью деятельность и разнообразие относят к экофакторам, влияющим на качество и функционирование почвы. Микробиом контролирует разложение органических веществ, круговорот азота и других питательных элементов, быстро реагирует на агроприемы и восстановление пастбищ [5], [6], [7]. Но вопрос, что происходит в почвенном микробиоме при рассолении солонцов кормовыми травами, остается в значительной степени неизученным [8].

Цель данной работы – выявить характер изменений в таксономической структуре микробиома солонца среднего Барабы при длительном возделывании донникового севооборота и постсевооборотном залужении кострцом и люцерной.

2. Методы и принципы исследования

Работу выполнили на стационаре СФНЦА РАН (СибНИИКормов), где исследования по влиянию фитомелиорации на свойства солонцов ведутся с 1987 года [9], [10]. Стационар расположен в Барабинской лесостепи Новосибирской области. Географические координаты: 55,389° с.ш., 78,927° в.д. Объект исследования – солонец средний высокостолбчатый среденатриевый содово-сульфатного типа засоления тяжелого гранулометрического состава. Изучались варианты:

- 1) целина;
- 2) донник желтый в севообороте: донник с покровной культурой суданской травой – донник второго года жизни – овес на зерносеяж (к моменту отбора образцов севооборот возделывался 33 года);
- 3) последствие севооборота на залужении кострцом и люцерной (травосмесь высеяна 13 лет назад через 20 лет существования севооборота).

Почву отбирали в первой декаде августа 2020 года из слоя 0–20 см (в целине до 15 см) на нечетных делянках размером 200 м² в 6-ти повторениях буром. Таксономическую принадлежность микроорганизмов выявляли метагеномным анализом последовательностей генов 16S рРНК. Анализ выполнен на базе ИХБФМ СО РАН (г. Новосибирск) в ЦКП «Геномика». ДНК бактерий выделяли из 0,5 г почвы в 4 повторениях для варианта. Экстрагировали ДНК при помощи наборов Spin Kit for Soil (Mo-Bio, Калифорния, США) и QIAAMP DNA STool MINI KIT по протоколам производителей. Для обработки образцов применяли гомогенизатор TissueLyser II (45 с, 5000 об/мин.). Качество извлеченной ДНК оценивали электрофорезом в 1% агарозном геле. Полученный препарат ДНК использовался как матрица в ПЦР с применением праймеров к участку V3-V4 генов 16S рРНК F343 (5'-CTCTACGGRRSGCAGCAG-3') и R806 (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3') в сочетании с адаптерными последовательностями Illumina и Barcode на праймерах. ПЦР-амплификация проводилась в объеме 50 мкл реакционных смесей. Пробы подготавливались и секвенировались на приборе MiSeq (Illumina, США) в соответствии с рекомендациями производителя. Секвенированные последовательности анализировались в программе USEARCH. В ходе анализа выполнялась проверка качества секвенирования, фильтрация последовательностей нуклеотидов по длине и качеству, отбрасывание синглтонов, химер, объединение последовательностей в операционные таксономические единицы OTE (виды) на основе порога сходства генов, равном 97%. Последовательности OTE были отнесены к таксонам с помощью SINTAX [11]. Таксономическую структуру бактерий отразили через процентное представительство отдельных таксонов в общем числе нуклеотидных последовательностей.

3. Результаты

Наиболее часто биоценоз характеризуют по спектру таксонов, численно преобладающих в сообществе, что напрямую связано с изменением окружающей среды. Единственно меняющимся параметром среды в наших исследованиях было возделывание кормовых трав. В одном случае это был агробиологический метод мелиорации – многолетнее использование севооборота с обработкой почвы, в другом – постсевооборотное тринадцатилетнее залужение травами. Однако это не повлияло на набор доминирующих типов домена *Bacteria*. Наиболее многочисленными филумами как в солонце среднем целины, так и измененном фитомелиорацией были 7 доминантов: *Acidobacteria*, *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *unc_Bacteria*, *Verrucomicrobia*, *Bacteroidetes* и *Gemmatimonadetes* (рис. 1–3). Одинаково преобладала в изученных вариантах фила ацидобактерия. При этом выравненность сообществ, судя по численности первых доминантов, оказалась разной. В вариантах «целина» и «постсевооборотное залужение» соотношение ацидобактерий и протеобактерий было близким и составило 3,1 и 2,9, в то время как в варианте с севооборотом лишь 1,8, т. е. выравненность последнего сообщества повысилась. Высокую выравненность принято считать эквивалентом высокому разнообразию [12].

В то же время вариант с залужением культурными травами (но с отсутствием обработки почвы, как в севообороте) отличался от целины, т. к. был достоверно детерминирован в отношении филумов *Actinobacteria*, *Verrucomicrobia*, *Bacteroidetes* и *Gemmatimonadetes*. Этот эффект будет показан ниже, после подробного рассмотрения представительства акцидобактерий и протеобактерий.

В целинном солонце среднем на долю *Acidobacteria* приходилось 42,3 % сообщества, на участке залужения травосмесью 45,5 %, а под кормовым севооборотом с донником лишь 33 % или на 22–27,5 % меньше.

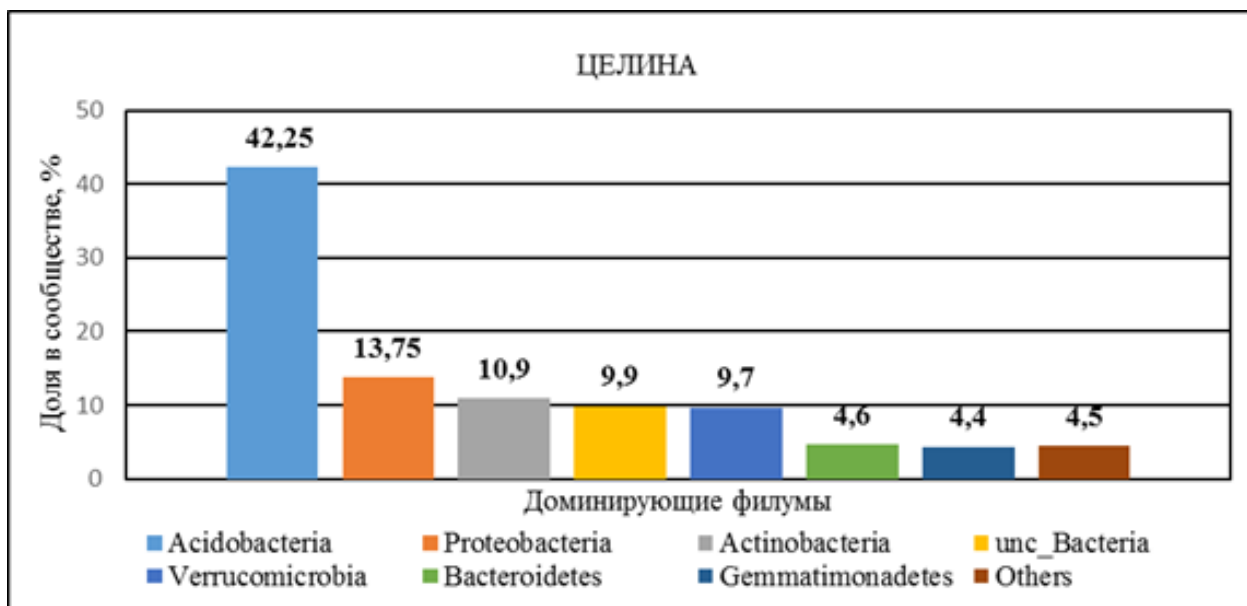


Рис. 1 – Изменение состава и доли доминирующих филумов бактерий солонца среднего при его трансформации травами на целине

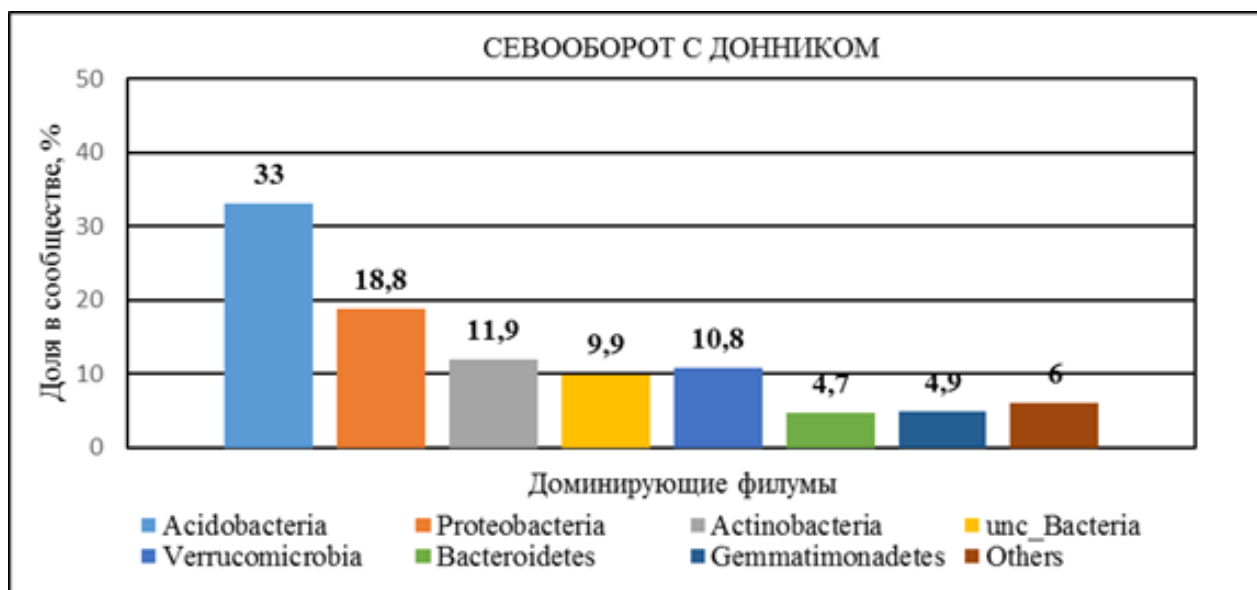


Рис. 2 – Изменение состава и доли доминирующих филумов бактерий солонца среднего при его трансформации травами при севообороте с донником

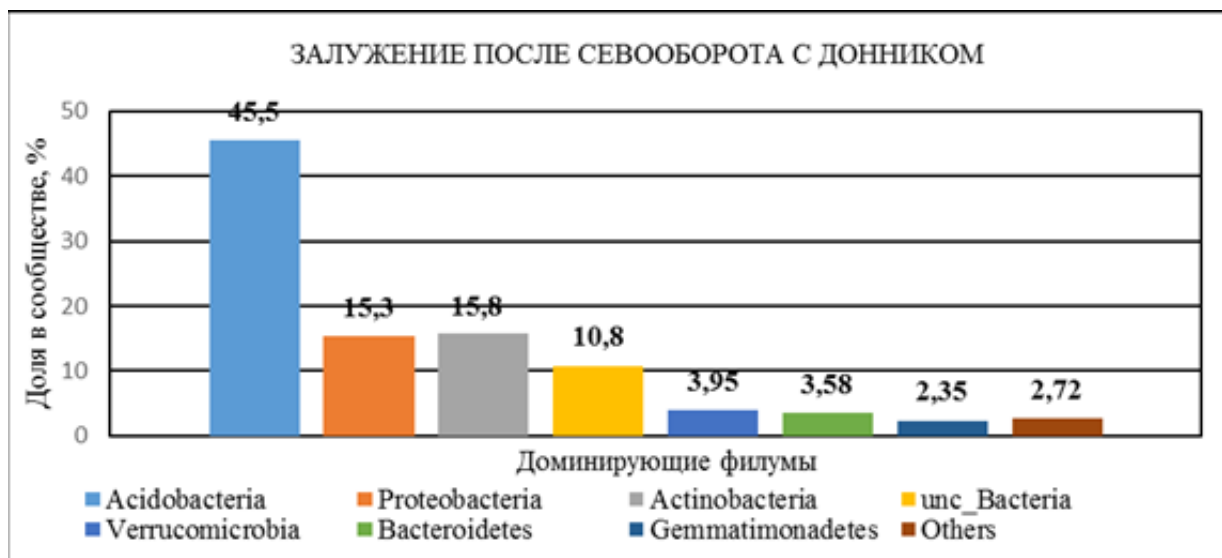


Рис. 3 – Изменение состава и доли доминирующих филумов бактерий солонца среднего при его трансформации травами при залужении после севооборота с донником

Из 5 известных сегодня классов этого типа в солонцевой почве было обнаружено 3: *Acidobacteria*, *Blastocatellia*, *Vicinamibacteria*. В целине обилие класса ацидобактерий составило 37 %, бластокателлий 2,2 %, вицинамибактерий 0,1 %. Под донником представительство первого класса снизилось до 28,3 %, второго класса (бластокателлий), наоборот, увеличилось до 3,9 % (в 1,8 раза), *Vicinamibacteria* встречено не было. Известно, что первые 2 класса демонстрируют разные предпочтения условий среды обитания [13]. Бластокателлии преобладают в почвах с нейтральным или слегка щелочным pH [14], ацидобактерии – в старопахотных почвах, и они отрицательно коррелируют с доступностью углерода [15]. Исходя из этого, можно считать, что в среднем солонце, трансформированном донником, где увеличилась численность бластокателлий, изменился кислотно-щелочной баланс. Он сместился в сторону нейтральных значений pH. При этом, судя по уменьшению класса *Acidobacteria* в 1,3 раза, в фитомелиорируемой почве в сравнении с целиной возросла быстро минерализуемая фитомасса.

На залужении комплекс ацидобактерий был на 42% представлен изолятами класса *Acidobacteria*, на 1,3 % классом *Blastocatellia* и на 0,001 % *Vicinamibacteria*. Это достаточно близко по первым двум классам к целине, и дает основание считать, что 13-летнее залужение (с отсутствием механического рыхления почвы и дополнительного аэрирования за счет этого) постепенно возвращает сообщество *Bacteria* по содержанию основного доминанта в состоянии, сходное с целиной.

При этом сохраняется одно существенное отличие. Это снижение в трансформированной залужением солонцевой почве излишней увлажненности, присущей целине. О возрастании сухости свидетельствует сокращение представительства филы *Gemmatimonadetes* [16] и класса *Vicinamibacteria* у ацидобактерий [14]. В варианте с залужением среднего солонца численность гемматимонадет падает в сравнении с целиной почти в 2 раза (рис. 1, рис. 3), а *Vicinamibacteria* на 2 порядка.

Особенности целинного бактериального сообщества также характеризует одна из многочисленных бактериальных групп – тип *Verrucomicrobia* с представительством 9,7 %. Из литературы известно, что его разнообразие (как и у *Acidobacteria*), представлено медленно растущими олиготрофами, численность которых уменьшается при увеличении органического вещества почвы [17]. По нашим данным, в залуженном солонце численность веррукомикробий оказалась в 2,5 раза ниже, чем в целине и в 2,7 раза ниже, чем в трансформированной донниковым севооборотом почве. Следовательно, уменьшение обилия *Verrucomicrobia* под постоянной травосмесью костреца и люцерны может косвенно говорить об обогащении почвы азотом.

Кроме этого, в варианте «постсевооборотное залужение» отмечено увеличение в сравнении с севооборотом на 24,7 % численности филы актинобактерий. Это вызвано, по-видимому, уменьшением в составе растительных остатков содержания сложных органических соединений типа целлюлозы, гемицеллюлозы, лигнина, кумариновой кислоты и др. Также к разрушителям биомассы на основе сложных углеводов относятся *Bacteroidetes*, обязательно встречающиеся в ризосфере [18]. Их представительство в варианте с залужением тоже уменьшилось в сравнении с севооборотом на 24%.

При этом выше в фитомелиорируемом солонце на залужении и под севооборотом стало представительство *Firmicutes*, находящихся в списке доминирующих бактерий на 13 месте. Это почвенные сапрофиты, включающие семейство бацилл – одно из главных минерализаторов азотсодержащих веществ и продуцентов в почве стимуляторов роста растений. Численность *Firmicutes* в целине составила 0,08 %, на залужении возросла в сравнении с целиной в 2,9 раз, под севооборотом в 3,8 раза.

Что касается второго доминирующего филума – протеобактерий, то обсеменённость ими солонца в варианте с залужением оказалось чуть выше, чем в целине. И еще выше она была под донником (рис.1). Различия численности преимущественно были обусловлены изменениями в классах альфа-, бета- и дельта-протеобактерий (табл. 1).

Таблица 1 – Процентное представительство групп *Proteobacteria* в целинном и трансформированном травами солонце среднем

Классы и порядки	Целина	Севооборот с донником	Пост-севооборотное залужение
<i>Alphaproteobacteria</i>	7,5a	9,3b	8,5a
из них <i>Rhizobiales</i>	4,4a	4,5a	7,2b
<i>Betaproteobacteria</i>	3,9a	5,3b	2,9d
из них <i>Burkholderiales</i>	0,9b	2,1c	0,3a
<i>Deltaproteobacteria</i>	1,6a	2,4c	2,8b
из них <i>Mycococcales</i>	1,0a	1,9b	1,9b

Примечание: разными буквами обозначены средние значения вариантов, существенно различающиеся между собой при $p < 0,05$

В порядке *Rhizobiales*, связанным с азотфиксацией, разница в обилии бактерий в целинном солонце и трансформированном постсевооборотным залужением составила 1,6 раза. В порядке *Mycococcales*, отличающимся многочисленными экзоферментами (лизоцимом, протеазами, целлюлазами) и активностью разрушения органических субстратов, разница составила 1,9 раз. И только обилие бактерий из *Burkholderiales* на участке с залужением оказалось ниже, чем в целине. Под севооборотом с донником представителей этого порядка было больше в 2,3 раза, чем в исходном солонце, микрококков больше в 1,9 раза.

4. Заключение

Таким образом, возделывание кормовых трав в составе донникового севооборота на солонце среднем Барабинской низменности (агробиологический метод мелиорации) или в виде постсевооборотного залужения кострцом и люцерной привело к существенному изменению бактериального сообщества, прежде всего, связанного с круговоротом азота. При этом оба варианта фитомелиорации способствовали конвергенции прокариотных комплексов. В них примерно в 3–4 раза возросло обилие фирмикутов, в 1,5–1,8 раз дельта-протеобактерий и в 1,6 и 2,3 раза число фиксаторов атмосферного азота. Под севооборотом с донником это были представители *Burkholderiales*, в варианте с постмелиоративным залужением *Rhizobiales*. Это говорит о повышении минерализационной активности бактериального сообщества в отношении азотсодержащих веществ и его азотфиксирующей активности.

Различия в домене бактерий на 2-х вариантах фитомелиорации проявились в низкой обсемененности залуженной почвы веррукомикробиями (она больше была обогащена азотом), а также в сравнимом с целиной содержании основного доминанта *Acidobacteria* под постоянной травосмесью кострца и люцерны. Это свидетельствует о возврате бактериального сообщества при длительном залужении к состоянию, сходному с целиной.

Funding

The reported study was funded by RFBR according to the research project 20–34–90096.

Финансирование

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20–34–90096.

Conflict of Interest

None declared.

Конфликт интересов

Не указан.

References

- Gao W. Prokaryotic community assembly after 40 years of soda solonetz restoration by natural grassland and reclaimed farmland / W. Gao, J. Xu, J. Zhao et al. // European Journal of Soil Biology. – 2020. – V. 100. – P. 103213.
- Семендяева Н.В. Вторичное засоление химически мелиорированных солонцов и его последствия / Н.В. Семендяева, Н.И. Добротворская, Н.В. Елизаров // Почвоведение. – 2019. – № 11. – С. 1373–1382.
- Сейтказиев А.С. Методы улучшения продуктивности засоленных земель / А.С. Сейтказиев, А.И. Мусаев // Гидрометеорология и экология. – 2010. – № 3 (58). – С. 163–173.
- Денисов К. Е. Оценка фитомелиоративной эффективности *Kochia scoparia* (L.) schrad / К.Е. Денисов, П.В. Тарасенко, И.С. Полетаев и др. // Аграрный научный журнал. – 2019. – № 12. – С. 15–18.
- Leff J.W. Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe / J.W. Leff, S.E. Jones, S.M. Prober et al. // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. – 2015. – V. 112. – pp.10967–10972.
- Ding X.L. Changes of microbial residues after wetland cultivation and restoration / X.L. Ding, B. Zhang, T.R. Filley et al. // Biol. Fert. Soils. – 2019. – V. 55. – pp. 405–409.
- Wu L. Changes in soil bacterial community and enzyme activity under five years straw returning in paddy soil / L. Wu, H. Ma, Q. Zhao et al. // European Journal of Soil Biology. – 2020. – V. 100. – P. 103215.
- Ломова Т.Г. Фитомелиоративное окультуривание солонцов Барабы и его влияние на биологическую активность почвы / Т.Г. Ломова, Л.Н. Коробова // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2015. – № 1(242). – С. 12–18.
- Коробова Л.Н. Влияние фитомелиоративных севооборотов на микрофлору мелкого и среднего солонца Барабы / Л.Н. Коробова // Плодородие почв и оценка продуктивности земледелия: Материалы научно-производственной

конференции с международным участием. – Тюмень: Государственный аграрный университет Северного Зауралья, 2018. – С. 425–431.

10. Риксен В.С. Изменение микробиома мелкого солонца под действием длительного возделывания донника / В.С. Риксен, Л.Н. Коробова, Т.Г. Ломова // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: Естественные и технические науки. – 2021. – № 10. – С. 54–58.

11. Edgar R.C. SINTAX, a Simple Non-Bayesian Taxonomy Classifier for 16S and ITS Sequences / R.C. Edgar // bioRxiv preprint. – 2016. – V. 9. – P. 074161.

12. Meyer K.M. Use of RNA and DNA to identify mechanisms of bacterial community homogenization / K.M. Meyer, I.A. Petersen, E. Tobi et al. // Frontiers in microbiology. – 2019. – P. 2066.

13. Ivanova A.A. Linking ecology and systematics of acidobacteria: Distinct habitat preferences of the Acidobacteriia and Blastocatellia in tundra soils. / A.A. Ivanova, A.D. Zhelezova, T.I. Chernov et al. // PLoS ONE. – 2020. – V. 15(3): e0230157.

14. Huber K. J. Differential response of Acidobacteria to water content, soil type, and land use during an extended drought in African savannah soils. / K.J. Huber, S. Vieira, J. Sikorski et al. // Frontiers in Microbiology. – 2022. – V.13. – P. 247.

15. Jones R. A comprehensive survey of soil acidobacterial diversity using pyrosequencing and clone library analyses / R. Jones, M. Robeson, C. Lauber et al. // ISME J 3. – 2009. – pp. 442–453.

16. DeBruyn J. Global Biogeography and Quantitative Season Dynamics of Gemmatimonadetes in Soil / J. DeBruyn, L. Nixon, M. Fawaz et al. // Appl. Environ. Microbiol. – 2011. – V. 77, № 17. – pp. 6295–300.

17. Шахназарова В.Ю. Изменения таксономического состава и структуры прокариотного сообщества агродерново-подзолистой почвы при внесении биоугля / В.Ю. Шахназарова, Н.Е. Орлова, Е.Е. Орлова и др. // С.-х. биол. – 2020. – Т. 55. – №1. – С. 163–173. DOI: 10.15389/agrobiology.2020.1.163rus.

18. Larsbrink J. Bacteroidetes bacteria in the soil: Glycan acquisition, enzyme secretion, and gliding motility / J. Larsbrink, L.S. McKee // Advances in applied microbiology. – 2020. – V. 110. – pp. 63–98.

References in English

1. Gao W. Prokaryotic community assembly after 40 years of soda solonchek restoration by natural grassland and reclaimed farmland / W. Gao, J. Xu, J. Zhao et al. // European Journal of Soil Biology. – 2020. – V. 100. – P. 103213.

2. Semendyaeva N.V. Vtorichnoe zasolenie himicheski meliorirovannykh soloncov i ego posledstviya [Secondary salinization of chemical reclaimed salt pans and its consequences] / N.V. Semendyaeva, N.I. Dobrotvorskaya, N.V. Elizarov // Pochvovedenie [Soil science]. – 2019. – № 11. – pp. 1373–1382. [in Russian]

3. Sejtkaev A.S. Metody uluchsheniya produktivnosti zasolennykh zemel' [Methods of improving the productivity of saline lands] / A.S. Sejtkaev, A.I. Musaev // Gidrometeorologiya i ekologiya [Gidrometeorology and ecology]. – 2010. – № 3 (58). – pp. 163–173. [in Russian]

4. Denisov K. E. Ocenka fitomeliorativnoj effektivnosti Kochia scoparia (L.) schrad [Evaluation of phytomeliorative efficacy of Kochia scoparia (L.) schrad] / K.E. Denisov, P.V. Tarasenko, I.S. Poletaev et al. // Agrarnyj nauchnyj zhurnal [Agrarian Scientific Magazine]. – 2019. – № 12. – pp. 15–18. [in Russian]

5. Leff J.W. Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe / J.W. Leff, S.E. Jones, S.M. Prober et al. // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. – 2015. – V. 112. – pp.10967–10972.

6. Ding X.L. Changes of microbial residues after wetland cultivation and restoration / X.L. Ding, B. Zhang, T.R. Filley et al. // Biol. Fertil. Soils. – 2019. – V. 55. – pp. 405–409.

7. Wu L. Changes in soil bacterial community and enzyme activity under five years straw returning in paddy soil / L. Wu, H. Ma, Q. Zhao et al. // European Journal of Soil Biology. – 2020. – V. 100. – P. 103215.

8. Lomova T.G. Fitomeliorativnoe okul'turivanie soloncov Baraby i ego vliyanie na biologicheskuyu aktivnost' pochvy [Phytomeliorative cultivation of Baraba salt pans and its effect on the biological activity of the soil] / T.G. Lomova, L.N. Korobova // Sibirskij vestnik sel'skohozyajstvennoj nauki [Siberian Bulletin of Agricultural Science]. – 2015. – № 1(242). – P. 12–18. [in Russian]

9. Korobova L.N. Vliyanie fitomeliorativnykh sevooborotov na mikrofloru melkogo i srednego solonca Baraby [The influence of phytomeliorative crop rotations on the microflora of small and medium-sized salt flats of Baraba] / L.N. Korobova // Plodorodie pochv i ocenka produktivnosti zemledeliya: Materialy nauchno-proizvodstvennoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem [Soil fertility and assessment of agricultural productivity: Materials of a scientific and industrial conference with international participation]. – Tyumen': Gosudarstvennyj agrarnyj universitet Severnogo Zaural'ya, 2018. – pp. 425–431. [in Russian]

10. Riksen V.S. Izmenenie mikiobioma melkogo solonca pod dejstviem dlitel'nogo vzdelyvaniya donnika [Changes in the microbiome of small saltpetre under the influence of long-term cultivation of sweet clover] / V.S. Riksen, L.N. Korobova, T.G. Lomova // Sovremennaya nauka: aktual'nye problemy teorii i praktiki. Seriya: Estestvennye i tekhnicheskie nauki [Modern science: actual problems of theory and practice. Series: Natural and Technical Sciences]. – 2021. – № 10. – pp. 54–58. [in Russian]

11. Edgar R.C. SINTAX, a Simple Non-Bayesian Taxonomy Classifier for 16S and ITS Sequences / R.C. Edgar // bioRxiv preprint. – 2016. – V. 9. – P. 074161.

12. Meyer K.M. Use of RNA and DNA to identify mechanisms of bacterial community homogenization / K.M. Meyer, I.A. Petersen, E. Tobi et al. // Frontiers in microbiology. – 2019. – P. 2066.

13. Ivanova A.A. Linking ecology and systematics of acidobacteria: Distinct habitat preferences of the Acidobacteriia and Blastocatellia in tundra soils. / A.A. Ivanova, A.D. Zhelezova, T.I. Chernov et al. // PLoS ONE. – 2020. – V. 15(3): e0230157.

14. Huber K. J. Differential response of Acidobacteria to water content, soil type, and land use during an extended drought in African savannah soils. / K.J. Huber, S. Vieira, J. Sikorski et al. // Frontiers in Microbiology. – 2022. – V.13. – P. 247.

15. Jones R. A comprehensive survey of soil acidobacterial diversity using pyrosequencing and clone library analyses / R. Jones, M. Robeson, C. Lauber et al. // ISME J 3. – 2009. – pp. 442–453.

16. DeBruyn J. Global Biogeography and Quantitative Season Dynamics of Gemmatimonadetes in Soil / J. DeBruyn, L. Nixon, M. Fawaz et al. // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2011. – V. 77, № 17. – pp. 6295–300.
17. Shahnazarova V.Yu. Izmeneniya taksonomicheskogo sostava i struktury prokariotnogo soobshchestva agrodernovo-podzolistoj pochvy pri vnesenii biouglya [Changes in the taxonomic composition and structure of the prokaryotic community of agrodernum-podzolic soil during the introduction of biochar] / V.Yu. Shahnazarova, N.E. Orlova, E.E. Orlova et al. // *S.-h. biol. [Agricultural Biology]* – 2020. – V. 55. – №1. – pp. 163–173. DOI: 10.15389/agrobiology.2020.1.163rus. [in Russian]
18. Larsbrink J. Bacteroidetes bacteria in the soil: Glycan acquisition, enzyme secretion, and gliding motility / J. Larsbrink, L.S. McKee // *Advances in applied microbiology.* – 2020. – V. 110. – pp. 63–98.