

**Микробно-растительные ассоциации нетрадиционных сахароносов и продуцентов натуральных подсластителей**

© 2016. И. Д. Свистова<sup>1</sup>, д. б. н., профессор, Н. М. Кувшинова<sup>1</sup>, аспирант, Н. Н. Назаренко<sup>2</sup>, к. б. н., доцент,

Воронежский государственный педагогический университет, 394043, Россия, г. Воронеж, ул. Ленина, 86, Воронежский государственный аграрный университет им. императора Петра I, 394087, Россия, г. Воронеж, ул. Мичурина, 1, e-mail: i.svistova@mail.ru, natali\_7.09@mail.ru, talalajko@mail.ru

Исследована микробная сукцессия чернозёма под влиянием ризодепозитов разных групп растений-подсластителей. Установлено, что нетрадиционные сахароносы (топинамбур клубненосный, якон осотolistный, чужфа) усиливают минерализационные процессы в почве при снижении иммобилизации азота, в то время как продуценты сладких гликозидов (стевия медовая, солодка голая) не меняют трофическую структуру микробного сообщества (МСО) почвы. Видовая структура МСО изучена на примере комплекса микромицетов. Общей тенденцией является снижение видового разнообразия грибов по сравнению с целинным чернозёмом. В прикорневой зоне сахароносов возрастала доля грибов-копиотрофов и видов рода *Aspergillus*, а продуценты гликозидов стимулировали накопление токсигенных видов микромицетов.

Сделан вывод о том, что ризодепозиты усиливают не только трофические, но и «метаболитные» взаимодействия растений с МСО почвы. Накопление токсигенных видов грибов повышает фитотоксическую активность почвы и усиливает обратные «метаболитные» связи МСО с растениями. Предложены индикаторные виды грибов для микробиомониторинга чернозёма при выращивании разных групп растений-подсластителей.

**Ключевые слова:** растения-подсластители, ризодепозиты, микробное сообщество почвы, комплекс микромицетов, микробиомониторинг.

**Plant-microbe associations of the non-traditional sugar plants and the producers of natural sweeteners**

I. D. Svistova<sup>1</sup>, N. M. Kuvshinova<sup>1</sup>, N.N. Nazarenko<sup>2</sup>,

<sup>1</sup> Voronezh State Pedagogical University, 86 Lenin St., Voronezh, Russia, 394043,

<sup>2</sup> Voronezh State Agrarian University named after Emperor Peter I, 1 Michurin St., Voronezh, Russia, 394087,

e-mail: i.svistova@mail.ru, natali\_7.09@mail.ru, talalajko@mail.ru

Soil microbial succession in chernozem under the influence of rhizodeposits of different groups of plants-sweeteners was investigated. It is found out that non-traditional sugar plants (*Helianthus tuberosus*, *Smallanthus sonchifolius*, *Cyperus esculentus*) enhance mineralization processes and reduce nitrogen immobilization, while producers of sweet glycosides (*Stevia rebaudiana*, *Glycyrrhiza glabra*) do not change the trophic structure of soil microbial society. The species structure of microbial society was studied by the example of a complex of micromycetes. The general trend is decline in fungi species diversity as compared with virgin chernozem. In the root zone of sugar plants a portion of copiotrophic fungi and species of the genus *Aspergillus* increased. Producers of sweet glycosides stimulated accumulation of toxigenic micromycete species.

It is concluded that rhizodeposits cause the increase not only in trophic, but also in «metabolite» interaction of plants with soil microbial society. Accumulation of toxigenic fungi species increases phytotoxic activity of soil that is the reverse «metabolite» impact of microbial society to plants. Indicator species of fungi are suggested to microbial monitoring of chernozem at growing different groups of plants-sweeteners.

**Keywords:** plants-sweeteners, rhizodeposits, soil microbial society, complex of micromycetes, microbial monitoring.

В функционировании системы почва – микробное сообщество (МСО) – растения важнейшую роль играют ризодепозиты. Это корневые экссудаты (сахара, аминокислоты, спирты, гормоны, витамины), полисахаридные слизи (муцигель), ферменты, летучие органические вещества, а также корневой опад (слущивающиеся клетки корневого чехлика и корневые волоски) [1, 2]. По современным оценкам, более 40% углерода, фиксированного в процессе фотосинтеза, теряется здоровым растением в виде ризодепозитов в почву [3].

Состав ризодепозитов значительно варьирует у растений разных семейств и определяет состав и структуру почвенного МСО. Выделение ризодепозитов изменяет микроокружение почвы вблизи корней растений, формируя зону ризосферы с повышенной активностью микробиологических процессов [4-6], что способствует улучшению роста и защите растений [7, 8]. Биодинамика почвенной микрофлоры при разложении растительных остатков также зависит от состава растительных биополимеров [3].

Регуляцию функционирования системы почва – МСО – растения традиционно объясняют трофическими связями компонентов [2]. Другим механизмом регуляции могут быть «метаболитные» связи с помощью биологически активных вторичных метаболитов [9–11]. Как показано нами ранее, «метаболитная» регуляция наиболее выражена у лекарственных растений, которые накапливают биологически активные вещества (БАВ): гормоны, алкалоиды, гликозиды, эфирные масла, дубильные вещества, фенолы, флавоноиды [12].

Широкое применение в диетическом питании находят растения, синтезирующие натуральные подсластители. К ним относятся растения разных семейств [13], а вещества сладкого вкуса могут быть различной химической природы, и относиться как к сахарам (но

не глюкоза), так и к неметаболизируемым гликозидам. По нашему предположению, выделение подсластителей может заметно изменять активность микробиологических процессов в прикорневой зоне почвы.

Целью работы было изучение направленности микробной сукцессии в прикорневой зоне растений-подсластителей.

### Материалы и методы

На территории ботанического сада им. Б. А. Келлера Воронежского государственного аграрного университета был заложен полевой мелкоделяночный опыт, где в монокультуре в течение 4-х лет выращивали растения, содержащие натуральные подсластители. Изучали представителей двух групп растений: нетрадиционных сахароносов и продуцентов натуральных подсластителей (табл. 1).

Почва опытного участка – чернозём выщелоченный малогумусный среднемогучный среднесуглинистый. Содержание гумуса 4,4–5,2%; рН<sub>водн</sub> 6,0–6,2; рН<sub>сол</sub> 5,5–5,7; Нг 2,4–3,1 мг·экв/100 г, сумма поглощённых оснований 27,1–29,4 мг·экв/100 г, степень насыщенности катионами 74–80%. Образцы почвы отбирали под растениями из слоя 0–20 см методом конверта в пяти точках на каждой делянке, анализировали среднюю пробу. Пробы отбирали в динамике трижды за сезон, представлены средние данные за три года. Контролем служили два варианта опыта: без растений и необрабатываемая почва того же участка под естественной злаково-разнотравной растительной ассоциацией (разнотравье).

Численность эколого-трофических групп почвенных микроорганизмов определяли методом посева на агаризованные среды: аммонификаторов – на среде бобово-пептонный агар, иммобилизаторов азота – на среде крахмало-аммиачный агар. В качестве показателей трофической структуры МСО ис-

Таблица 1

Растения-подсластители и их метаболиты со сладким вкусом

Растения-продуценты		Подсластители	
Семейство	Вид	Вещества	Класс
Asteraceae	стевия медовая <i>Stevia rebaudiana</i> Bertoni	стевиозид ребаудиозид	гликозиды
	топинамбур клубненосный <i>Helianthus tuberosus</i> L.	инулин фруктоза	углеводы
	якон осотolistный <i>Smallanthus sonchifolius</i> (Poepp.) H. Rob.		
Cyperaceae	чуфа <i>Cyperus esculentus</i> L.	крахмал сахароза	углеводы
Fabaceae	солодка голая <i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	глицерризин	гликозид

Таблица 2

Трофическая структура микробного сообщества чернозёма в вариантах опыта

Вариант опыта	Численность, млн. КОЕ/г почвы		K <sub>имм</sub>
	аммонификаторы	иммобилизаторы азота	
Без растений	10,2	24,3	2,38
Разнотравье	28,2*	45,6*	1,60
Стевия	29,5*	43,3*	1,47
Топинамбур	63,1*	47,7*	0,76
Якон	69,3*	49,7*	0,72
Чуфа	63,4*	47,5*	0,75
Солодка	46,7*	68,2*	1,43

Примечание: \* – статистически достоверные различия при  $P_{0,05}$  с вариантом без растений.

Таблица 3

Численность и видовая структура комплекса микромицетов чернозёма в вариантах опыта (среднее по сезону и по годам)

Вариант опыта	Численность, тыс. КОЕ/г	Общее количество видов	Количество типичных видов	Доля типичных видов, %
Без растений	22,5	26	12	46
Разнотравье	32,7*	29	17	59
Стевия	22,4	14	8	57
Топинамбур	26,3	11	6	55
Якон	27,3	10	7	60
Чуфа	77,2*	9	5	56
Солодка	22,9	15	11	79

Примечание: \* – статистически достоверные различия при  $P_{0,05}$  с вариантом без растений.

пользовали коэффициент иммобилизации азота ( $K_{имм}$ ) [14].

Видовую структуру МСО характеризовали по комплексу микромицетов. Грибы выделяли на среде Чапека рН 4,5, изоляты идентифицировали до вида с помощью определителей для разных классов грибов. Видовую структуру микромицетов определяли согласно критериям [15].

Экспериментальные данные обрабатывали стандартными методами статистического анализа с использованием программ Excel.

### Результаты

В почве под действием микроорганизмов осуществляются различные, часто противоположные процессы. Соотношение экологотрофических групп, минерализующих азотистые органические соединения и связывающих минеральные соединения азота в своей биомассе, характеризует направленность процессов круговорота азота, а значит, и плодородие почвы. Известно, что иммобилизованный в микробной биомассе азот в последующем используется значительно легче, чем почвенные органические соединения [16].

В почве без растений численность всех групп МСО, участвующих в мобилизационно-

иммобилизационных превращениях азотсодержащих веществ, была минимальной (табл. 2). В этом варианте опыта продолжается активная минерализация трудно разлагаемых растительных остатков прошлых лет и почвенного органического вещества, однако в отсутствие конкуренции со стороны растений за пул доступных соединений азота активизируются процессы его запасаения в почве и микробной биомассе ( $K_{имм}$  максимальный).

Растительные ризодепозиты резко интенсифицируют процессы превращения азота в прикорневой зоне. Численность как аммонификаторов, так и иммобилизаторов азота достоверно возрастала по сравнению с почвой без растений, однако в разной степени. Сахароносы значительно сильнее стимулировали рост численности аммонификаторов, чем растения – продуценты сладких гликозидов или злаково-разнотравная целинная ассоциация.

Численность микроскопических грибов (микромицетов) несколько возрастала на целине по сравнению с почвой без растений. Наибольшая численность выявлена в почве под чуфой (табл. 3).

На примере комплекса микромицетов нами были изучены нарушения видового состава и структуры почвенного МСО под влия-

Таблица 4

Показатели видового разнообразия комплекса микромицетов чернозёма

Вариант опыта	Плотность типичных видов, %	Индекс разнообразия Шеннона H	Индекс доминирования Симпсона С	Коэффициент сходства Сьёренсена
Без растений	43	3,42	0,10	1,00
Разнотравье	60	3,64	0,08	0,82
Стевия	88	2,78	0,17	0,53
Топинамбур	81	2,52	0,20	0,44
Ячон	74	2,35	0,23	0,41
Чуфа	86	2,56	0,21	0,37
Солодка	92	3,11	0,13	0,62

Таблица 5

Изменение видового состава комплекса микромицетов почвы под целинным разнотравьем по сравнению с почвой без растений

Группы видов	Микромицеты
Чувствительные	<i>T. pseudokoningii</i> , <i>A. clavatus</i> , <i>A. ustus</i> , <i>A. terreus</i>
Индикаторные	<i>M. hiemalis</i> *, <i>Rh. stolonifer</i> , <i>H. grisea</i> , <i>Stach. chartarum</i> , <i>S. piluliferum</i> , <i>P. notatum</i> , <i>B. cinerea</i> *, <i>D. sorokiniana</i> *, <i>St. botryosum</i> *, <i>Cl. herbarum</i> *

Примечание: \* – не выделяются в контроле.

нием растений-сахароносов и продуцентов натуральных подсластителей.

Из почвы без растений нами были выделены 26 видов грибов. Доминантами были представители семейства Moniliaceae: *Cephalosporium acremonium* Corda, *Paecilomyces lilacinim* Thom., *Acremonium alternatum* Lk. ex Fries, *Penicillium tardum* Thom. – олиготрофные психрофильные виды, стенотопные для степной зоны. В ранге типичных видов выделены *Trichoderma koningii* Oudem, *Sporotrichum piluliferum* Link et Fries, *Penicillium funiculosum* Thom., *P. daleae* Zaleski, *Aspergillus terreus* Thom., *A. niger* v. Tiegh, *A. ustus* (Bain) Thom. et Church., *Fusarium solani* (Mart) Appl. Более половины всех видов грибов относились к рангу случайных, плотность их достигала 54%. В ранге случайных видов выделяли *Aspergillus clavatus* Desmaz., *Alternaria alternata* Ness., *Trichoderma pseudokoningii* Rifai, *T. album* Preuss, *P. notatum* West., *Rhizopus stolonifer* (Ehrenb. Ex Link) Lind, *Gliocladium virens* Miller, Giddens et Foster, *Botryotrichum piluliferum* Sacc. et March., *Rhizoctonia solani* Kuhn., *Mucor ramosissimus* Samutsevitch, *Aureobasidium pululans* (DB) Arnaud., *Fusarium oxysporum* Snyd et Hans, *Stachybotrys chartarum* (Ehrenb. ex Link) Hugnes, *Humicola grisea* Traaen.

Комплекс микромицетов отличался высокими показателями  $\alpha$ -разнообразия и выравниваемости, что отражает микрозональность строения чернозёма (табл. 4).

Направленность грибной сукцессии в прикорневой зоне растений зависела от типа

фитоценоза. Виды, частота встречаемости которых в прикорневой зоне заметно снижалась, считали чувствительными, а виды, частота встречаемости которых возрастала – индикаторными для этих растений.

На целине видовое богатство почвенных микромицетов и индекс разнообразия Шеннона были максимальными. В группу индикаторных для данного фитоценоза видов входят целлюлозоразрушающие грибы *S. piluliferum*, *H. grisea*, *Ch. piluliferum*, *G. virens*, копитрофы *Mucor hiemalis* Wehmer, *Rh. stolonifer* и фитопатогены *Botrytis cinerea* Persoon ex Fries, *Drechslera sorokiniana* Sacc. Subram, *Stemphylium botryosum* Wallr., *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link (табл. 5).

В прикорневой зоне растений-продуцентов натуральных подсластителей наблюдали значительные изменения видового состава почвенных микромицетов и снижение  $\alpha$ -разнообразия комплексов почвенных грибов. Видовое богатство уменьшалось до 9–15 видов, наиболее сильно под монокультурами нетрадиционных сахароносов. Типичные в контроле виды почвенных грибов переходили в ранг редких или случайных, часто вообще не выделялись. Обнаружено резкое возрастание плотности типичных видов грибов с 46 до 60–79% за счёт элиминации не только случайных, но и многих типичных в контроле видов. Это ведёт к заметному снижению показателя видового разнообразия комплекса микромицетов – индекса Шеннона и росту индекса доминирования Симпсона.

Средние и низкие значения коэффициентов сходства Сьёренсена свидетельствуют о значительных отличиях от контроля видового состава и структуры комплексов микромицетов в вариантах опыта. Однако грибная сукцессия в двух исследованных группах растений была разнонаправленной.

Под монокультурами растений-нетрадиционных сахароносов в ранге доминантов и часто встречающихся видов выделяли представителей группы «сахарных» грибов-копиотрофов: *Rh. stolonifer*, *M. hiemalis*; или быстро растущих гидролитиков: *Trichoderma harzianum* Rifai; широко представлены виды рода *Aspergillus*: *A. terreus* Thom., *A. ochraceus* Wilhelm, *A. fisheri* Thom. et Church., *A. alliaceus* Thom. et Church., *A. wentii* Wehmer, многие из этих видов в контроле не выделялись (табл. 6).

В прикорневой зоне растений-продуцентов сладких гликозидов, напротив, частота встречаемости копиотрофов и фитопатогенов снижалась, а среди доминантов были нехарактерные для чернозёма виды грибов: представители рода *Penicillium*: *P. lanosum* Westling, *P. restrictum* Gilb. et Abb., *P. canescens* Sopp., *P. viridicatum* Westling, *P. janthinellum* Biorge и *Talaromyces flavus* (Klocker) Stolk et Samson (табл. 7).

### Обсуждение

В почве, лишённой растений в течение 4-х лет, завершается минерализация трудно разлагаемых компонентов растительных остатков,

возрастает иммобилизация азота в микробной биомассе, а следовательно, и потенциальное почвенное плодородие, накапливается олиготрофная «микофлора рассеяния». Отмечается стабильность показателей по годам, сезонная биодинамика определялась, в основном, гидротермическим режимом почвы. Согласно предложенным грациям реакции почвенной биоты на внешние воздействия [2], состояние МСО чернозёма в контроле соответствует адаптивной зоне «гомеостаза».

Сукцессия МСО в прикорневой зоне растений зависела от состава их ризодепозитов. На целине под разнотравно-злаковой климаксовой растительной ассоциацией в почву поступают разнокачественные ризодепозиты, которые стимулируют минерализационные процессы, повышая эффективное почвенное плодородие. В комплексе микромицетов расширяется спектр видов грибов за счёт целлюлолитиков, копиотрофов и фитопатогенов, отмечается перегруппировка типичных для чернозёма видов по степени доминирования. Реакция МСО чернозёма соответствует адаптивной зоне «стресса» [2].

Изменения МСО в прикорневой зоне растений-продуцентов натуральных подсластителей разнонаправленные, отмечена более выраженная зависимость от состава ризодепозитов, чем от таксономической принадлежности растений.

У нетрадиционных сахароносов (чуфа, якон, топинамбур) в прикорневой зоне меняется направленность микробиологических процессов (преобладание минерализации ор-

Таблица 6

Изменение видового состава комплекса микромицетов в прикорневой зоне нетрадиционных сахароносов

Группа видов	Микромицеты
Чувствительные	<i>C. acremonium</i> , <i>Acr. alternatum</i> , <i>Paec. lilacinum</i> , <i>T. koningii</i> , <i>T. pseudokoningii</i> , <i>T. album</i> , <i>P. tardum</i> , <i>P. notatum</i> , <i>P. daleae</i> , <i>S. piluliferum</i> , <i>A. ustus</i> , <i>A. clavatus</i> , <i>A. niger</i> , <i>Rhiz. solani</i> , <i>G. virens</i> , <i>B. piluliferum</i> , <i>Aur. pululans</i> , <i>H. grisea</i> , <i>St. chartarum</i> , <i>M. ramosissimus</i>
Индикаторные	<i>T. harzianum</i> *, <i>A. terreus</i> , <i>A. ochraceus</i> , <i>A. fisheri</i> *, <i>A. alliaceus</i> *, <i>A. wentii</i> *, <i>P. funiculosum</i> , <i>M. hiemalis</i> , <i>Rh. stolonifer</i>

Примечание: \* – не выделяются в контроле.

Таблица 7

Изменение видового состава комплекса микромицетов в прикорневой зоне продуцентов сладких гликозидов

Группа видов	Микромицеты
Чувствительные	<i>C. acremonium</i> , <i>Acr. alternatum</i> , <i>Paec. lilacinum</i> , <i>T. koningii</i> , <i>T. pseudokoningii</i> , <i>T. album</i> , <i>P. tardum</i> , <i>S. piluliferum</i> , <i>A. clavatus</i> , <i>A. niger</i> , <i>A. terreus</i> , <i>Rhiz. solani</i> , <i>F. solani</i> , <i>F. oxysporum</i> , <i>P. daleae</i> , <i>A. ustus</i> , <i>St. chartarum</i> , <i>M. hiemalis</i> , <i>M. ramosissimus</i> , <i>Rh. stolonifer</i> , <i>G. virens</i> , <i>Aur. pululans</i>
Индикаторные	<i>T. harzianum</i> *, <i>Tal. flavus</i> *, <i>A. ochraceus</i> , <i>P. notatum</i> , <i>P. lanosum</i> *, <i>P. restrictum</i> *, <i>P. canescens</i> *, <i>P. viridicatum</i> *, <i>P. janthinellum</i> *

Примечание: \* – не выделяются в контроле.

ганических соединений азота при снижении запаса азота в микробной биомассе,  $K_{\text{имм}}$  ниже единицы), что в многолетней монокультуре приведёт к прогрессивной потере потенциального плодородия почвы. Обращает на себя внимание более сильный эффект при выращивании чужбы, что подтверждает мощную экссудацию сахаров в составе ризодепозитов этой культуры с  $C_4$ -типом фотосинтеза. В отличие от этого растения, содержащие сладкие гликозиды (стевия и солодка), практически не меняли направленность процессов азотного обмена в почве по сравнению с целиной.

В почве под растениями наблюдали изменения видового состава комплекса почвенных микромицетов. К общим закономерностям относятся, во-первых, снижение видового разнообразия. Второй особенностью является «концентрация доминирования» нескольких видов грибов. Третьей закономерностью является нарушение видового состава почвенных грибов в прикорневой зоне растений по сравнению с контролем: не выделяются характерные для зоны психрофильные олиготрофные виды.

В прикорневой зоне сахароносов возрастает ранг копиотрофов и характерных для чернозёма токсигенных видов грибов. В прикорневой зоне продуцентов сладких гликозидов индикаторными являются заносные более южные токсигенные виды грибов. Такая реакция МСО, особенно во второй группе растений, соответствует адаптивной зоне «резистентности» и указывает на сильное внешнее воздействие [2].

### Заключение

На примере продуцентов натуральных подсластителей продемонстрировано, что функционирование системы *почва – МСО – растения* регулируется не только трофическими, но и «метаболическими» связями. Ризодепозиты нетрадиционных сахароносов, содержащие углеводы (но не глюкозу), вызывают изменение трофической структуры МСО чернозёма (соотношения групп бактерий, определяющих азотный режим почвы; доминирование копиотрофных видов грибов). Ризодепозиты растений-продуцентов неметаболизируемых сладких гликозидов не меняют трофическую структуру МСО, но усиливают «метаболические» связи, что проявляется в смене видового состава и нарушении структуры комплекса микромицетов чернозёма.

Реакция комплекса почвенных микромицетов на ризодепозиты растений-под-

сластителей превышает пределы не только адаптивной зоны «гомеостаза», но даже и зоны «стресса» и соответствует адаптивной зоне «резистентности», что подтверждает значимость действующего фактора. Обращает на себя внимание накопление видов грибов, продуцирующих микотоксины с фитотоксическим действием [11, 15, 17]. Подобные нарушения комплекса микромицетов свидетельствуют о том, что в системе *почва – МСО – растения-подсластители* усиливаются не только прямые воздействия (влияние растительных ризодепозитов в период вегетации на МСО), но и обратные связи (влияние микотоксинов на растения, развитие фитотоксикоза почвы).

К практическим рекомендациям относится вывод о целесообразности выращивания растений-подсластителей в многолетней монокультуре, требуется разработка специализированных севооборотов с учётом биодиагностики почвы. Комплекс микромицетов широко используется для мониторинга почвы [18]. Выявленные нами индикаторные виды грибов могут использоваться для микробиомониторинга почвы при выращивании разных групп растений-подсластителей, накопление этих видов свидетельствует о развитии почвоутомления.

### Литература

1. Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н. Лекции по прикладной микробиологии. М.: Наука, 2003. 348 с.
2. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Академия, 2004. 248 с.
3. Экология микроорганизмов / Под ред. А.И. Нетрусова. М.: Академия, 2004. 272 с.
4. Romanenko G.A. Plant – microbe interactions: fundamental and applied research in Russia // Biology of plant – microbe Interactions: proc. Int. Congr. S.-Peterburg St. Paul. USA. 2003. V. 4. P. 19–23.
5. Zhang F. Biological processes in the rhizosphere: a frontier in the future of soil science // The Future of Soil Science. Wageningen: IUSS, 2006. P. 155–157.
6. Пинчук И.П., Кириллова Н.П., Полянская Л.М., Звягинцев Д. Г. Численность, биомасса и размеры клеток бактерий в ризосфере и ризоплане некоторых растений // Теоретическая и прикладная экология. 2014. №3. С. 102–108.
7. Kent A.D., Triplett E.W. Microbial communities and their interactions in soil and rhizosphere ecosystems // Annual Review of Microbiology. 2002. V. 56. P. 211–236.
8. Lugtenberg B., Kamilova F. Plant-growth-promoting rhizobacteria // Annual Review of Microbiology. 2009. V. 63. P. 541–556.
9. Лукнер М. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. М.: Мир, 1979. 548 с.

10. Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1998. 512 с.

11. Свистова И.Д., Щербаков А.П., Фролова Л.О. Токсины микромицетов чернозёма: спектр антибиотического действия и роль в формировании микробного сообщества // Почвоведение. 2004. № 10. С. 1220–1227.

12. Свистова И.Д., Кувшинова Н.М., Назаренко Н.Н. Биотестирование чернозёма для разработки севооборотов лекарственных растений // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2014. № 4. С. 47–51.

13. Валягина Е.Т., Малютин А.И. Лекарственные растения. СПб: Специальная литература, 1996. 425 с.

14. Андреюк Е.И. Методологические аспекты изучения микробных сообществ почвы // Микробные сообщества и их функционирование в почве. Киев: Наукова думка, 1981. С. 13–23.

15. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.

16. Семенов В.М., Кузнецова Т.В., Кудеяров В.Н. Имобилизационно-минерализационные превращения азота в серой лесной почве // Почвоведение. 1995. № 4. С. 472–479.

17. Сенчакова Т.Ю., Свистова И.Д. Биотические связи микромицетов чернозёма в агроэкосистемах лесостепи. Елец: ЕГУ им. И.А. Бунина, 2011. 101 с.

18. Широких А.А., Колупаев А.В. Грибы в биомониторинге наземных экосистем // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 3. С. 4–14.

## References

1. Zavarzin G.A., Kolotilova N.N. Lectures on naturalists Microbiology. M.: Nauka, 2003. 348 p. (in Russian).

2. Zvyagintsev D.G., Babyeva B.G., Zenova G.M. Soil Biology. M.: Akademiya, 2004. 248 p. (in Russian).

3. Ecology of microorganisms / Ed A.I. Netrusov. M.: Akademiya, 2004. 272 p. (in Russian).

4. Romanenko G.A. Plant – microbe interactions: fundamental and applied research in Russia // Biology of plant – microbe Interactions: proc. Int. Congr. S.-Peterburg St. Paul. USA. 2003. V. 4. P. 19–23.

5. Zhang F. Biological processes in the rhizosphere: a frontier in the future of soil science // The Future of Soil Science. Wageningen: IUSS, 2006. P. 155–157.

6. Pinchuk I.P., Kirillova N.P., Polyanskaya L.M., Zvyagintsev D.G. Abundance, biomass, and size of bacteria cells in the rhizosphere and rhizoplane of some plants // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2014. № 3. P. 102–108 (in Russian).

7. Kent A.D., Triplett E.W. Microbial communities and their interactions in soil and rhizosphere ecosystems // Annual Review of Microbiology. 2002. V. 56. P. 211–236.

8. Lugtenberg B., Kamilova F. Plant-growth-promoting rhizobacteria // Annual Review of Microbiology. 2009. V. 63. P. 541–556.

9. Lukner M. Secondary metabolism in microorganisms, plants and animals. M.: Mir, 1979. 548 p. (in Russian).

10. Shilov I.A. Ecology. M.: Vysshaya shkola. 1998. 512 p. (in Russian).

11. Svistova I.D., Shcherbakov A.P., Frolova L.O. Toxins of chernozem micromycetes: the spectrum of antibiotic action and role in the microbial community // Pochvovedeniye. 2004. № 10. P. 1220–1227 (in Russian).

12. Svistova I.D., Kuvshinova N.M., Nazarenko N.N. Biotesting chernozems to develop crop rotation of medicinal plants // Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2014. № 4. P. 47–51 (in Russian).

13. Valyagina E.T., Malyutina A.I. Medicinal plants. SPb: Spetsialnaya literatura. 1996. 425 p. (in Russian).

14. Andreyuk E.I. Methodological aspects of study of microbial communities in soil // Mikrobnye soobshchestva i ikh funktsionirovaniye v pochve. Kiev: Naukova dumka. 1981. P. 13–23 (in Russian).

15. Mirchink T.G. Soil mycology. M.: MGU, 1988. 220 p. (in Russian).

16. Semenov V.M., Kuznetsova T.V., Kudeyarov V.N. Im-mobilization-mineralization conversion of nitrogen in gray forest soil // Pochvovedeniye. 1995. № 4. P. 472–479 (in Russian).

17. Senchakova T.Yu., Svistova I.D. Biotic links of chernozem micromycetes in forest-steppe agro-ecosystems. Elets: EGU, 2011. 101 p. (in Russian).

18. Shirokikh A.A., Kolupaev A.V. Fungi in biomonitoring of terrestrial ecosystems // Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya. 2009. № 3. P. 4–14 (in Russian).