

ФУНКЦІОНАЛЬНА СТРУКТУРА МІКРОБНИХ УГРУПОВАНЬ ЧОРНОЗЕМУ ГЛИБОКОГО ЗА ВПЛИВУ ГІДРОТЕРМІЧНИХ І ТРОФІЧНИХ ЧИННИКІВ

О.С. Дем'янюк, О.В. Шерстобоєва, Є.Д. Ткач

*Інститут агроекології і природокористування НААН України,
вул. Метрологічна, 12, Київ, 03143, Україна
e-mail: ovsher@ukr.net*

Мета. Проаналізувати функціональну структуру мікробного угруповання чорнозему глибокого залежно від впливу гідротермічних і трофічних чинників. **Методи.** Загальноприйняті у мікробіології методи висіву послідовних розведень ґрунтової суспензії на стандартні поживні середовища для визначення чисельності мікроорганізмів різних функціональних груп мікробіоценозу. Метод кореляційних плеяд для встановлення наслідків впливу різних чинників на зв'язки між такими групами мікроорганізмів у ґрунті. **Результати.** У чорноземному ґрунті агроєкосистеми без удобрення та з унесенням лише мінеральних добрив відбувається зниження загальної кількості мікроорганізмів, які тісно взаємодіють між собою в угрупованні, порівняно з ґрунтом перелогу. Незалежно від гідротермічного режиму внесення органічних та органо-мінеральних добрив підвищує активність ґрунтової мікробіоти. Найуразливішими до дії погодних чинників є мікробіоценоз ґрунту без удобрення та за внесення мінеральних добрив, про що свідчать розімкнуті структури кореляційних плеяд із невеликою кількістю зв'язків і низькими значеннями кореляції ($r < 0,7$). Унесення в ґрунт органічних речовин зміцнює всі зв'язки у мікробіоценозі. Його функціональна структура наближається за будовою до структури ґрунту природної екосистеми. **Висновки.** Встановлено високу залежність функціональної структури мікробіоценозу ґрунту і взаємодії між мікроорганізмами різних груп від гідротермічних умов і внесених добрив. Неприятливі гідротермічні умови справляли значний вплив на функціональну структуру мікробіоценозу чорнозему, порушуючи трофічні зв'язки між фізіологічними групами мікроорганізмів. За дії підвищених температур повітря та нестачі вологи або її надлишку в ґрунті спостерігали зниження міцності або розрив зв'язків у мікробіоценозі. ґрунту природної екосистеми характерна збалансованість і стійкість функціональної структури мікробіоценозу щодо дії гідротермічних чинників. Для агроєкосистеми характерна менш стійка функціональна структура мікробіоценозу ґрунту з низькою кількістю зв'язків і з високим ступенем кореляції та спрощеною структурою плеяд у несприятливі за погодними умовами періоди.

Ключові слова: мікробне угруповання, чорнозем глибокий, функціональна структура, кореляційна плеяда, гідротермічні чинники, система удобрення.

Глобальним екологічним проблемам людства – наразі змінам клімату та їх впливу на існування і функціонування наземних екосистем [1], у т.ч. і на ґрунтову систему [2] та її мікробну складову [3–6], в наукових дослідженнях відводиться не останнє місце.

Мікробне угруповання ґрунту є складною організованою на трофічних і екологічних взаємодіях системою організмів, надзвичайно різноманітною і багаточисельною за кількістю видів, виконуваних функцій та від-

ношенням до чинників навколишнього середовища [7–12]. Проте, досі до кінця не вивчено та не визначено, як мікробні угруповання ґрунту будуть залежати від порушень, очікуваних зі змінами параметрів кліматичної системи. Це істотна прогалина у розумінні того, як стійкість мікробних угруповань, що визначається здатністю угруповань протистояти і відновлюватися після будь-яких порушень, буде мати наслідки для функціонування екосистем загалом.

Тому з огляду на наявні зміни клімату, розуміння структури та стану мікробних угруповань у нових умовах матиме важливе значення, передусім, розроблення ефективних заходів збереження і підвищення ґрунтової родючості та зниження емісії парникових газів під час ведення сільськогосподарської діяльності. Цим і визначається теоретичне та прикладне значення екологічних досліджень мікробних угруповань ґрунту, їх структури і активності за впливу екологічних та антропогенних чинників.

Мета роботи – дослідити функціональну структуру мікробного угруповання чорнозему глибокого залежно від гідротермічних і трофічних (різних видів добрив) чинників.

Матеріали і методи. Для вивчення функціональної структури мікробіоценозу ґрунту за впливу різних чинників використано експериментальні дані мікробіологічних досліджень лабораторії екології мікроорганізмів Інституту агроєкології і природокористування НААН України. Зразки ґрунту відібрано в стаціонарному польовому досліді Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла НААН України у варіантах із різними системами удобрення: 1 – контроль (без добрив), 2 – мінеральна (NPK), 3 – органічна (гній), 4 – органо-мінеральна (гній + NPK) та у ґрунті прилеглої території – природна екосистема (переліг). Тип ґрунту – чорнозем глибокий малогумусний слабовилугований середньосуглинковий з умістом гумусу – 4,18%, сполук нітрогену, що легко гідролізуються – 109–133 мг/кг ґрунту, рухомого фосфору – 128–189 мг/кг ґрунту, обмінного калію – 95–127 мг/кг ґрунту, рН 5,2–6,7. Відбір зразків ґрунту для мікробіологічних досліджень проводили із орного шару 0–20 см пшениці озимої у липні місяці, коли система досягала клімаксу – стійкого, рівноважного стану [7].

Чисельність основних функціональних груп мікроорганізмів визначали загальноприйнятими у ґрунтовій мікробіології методами висіву послідовних розведень ґрунтової суспензії на стандартні поживні середовища [13, 14]: евтрофних органотрофів (ЕО) – мікроорганізмів, які використовують нітроген органічних сполук, – на м'ясо-пептонному агарі; евтрофних мікроорганізмів (ЕМ), що використовують нітроген мінеральних сполук, і стрептоміцетів – на крохмально-аміачному агарі; педотрофів (ПТ) – на ґрунтовому агарі; азотофіксувальних бактерій (АФ) – на безазотному середовищі Виноградського; оліготрофних мікроорганізмів (ОТ) – на голодному агарі; целюлозолітичних мікроорганізмів (ЦЛ) – з целюлозою на середовищі Виноградського у модифікації Пушкінської; нітрифікувальних (НТ) – на голодному агарі з амонійно-магнієвою сіллю; мікроміцетів – на середовищі Чапека при рН 5,0.

Для оцінювання функціональної структури мікробіоценозу ґрунту залежно від гідротермічних і трофічних чинників використано модифікований метод кореляційних плеяд [15] та відповідну комп'ютерну програму їх побудови, розроблену в Гарвардському університеті [16]. Математичне оброблення та статистичний аналіз одержаних результатів досліджень проводили згідно з рекомендаціями посібників із статистичного аналізу результатів експерименту та комп'ютерних програм «Статистика», Microsoft Office Excel.

Для характеристики гідротермічного режиму вегетаційного періоду використано дані Київської обласної метеостанції, причому обрано роки досліджень, для яких характерна контрастність літніх перепадів температури повітря та суми опадів у період визначення кількісних характеристик мікробного угруповання ґрунту, а саме роки з гідротермічними коефіцієнтами (ГТК) літнього періоду: 0,4; 1,0; 1,8.

Результати. Аналіз результатів проведених нами досліджень засвідчив, що для ґрунту природної екосистеми характерна збалансованість і стійкість функціональної структури мікробіоценозу щодо дії гідротермічних чинників (рис. 1). Про це свідчить наявність зв'язків між мікроорганізмами всіх блоків – автохтонного, евтрофного, оліготрофного і педотрофного з високими значеннями коефіцієнтів кореляції.

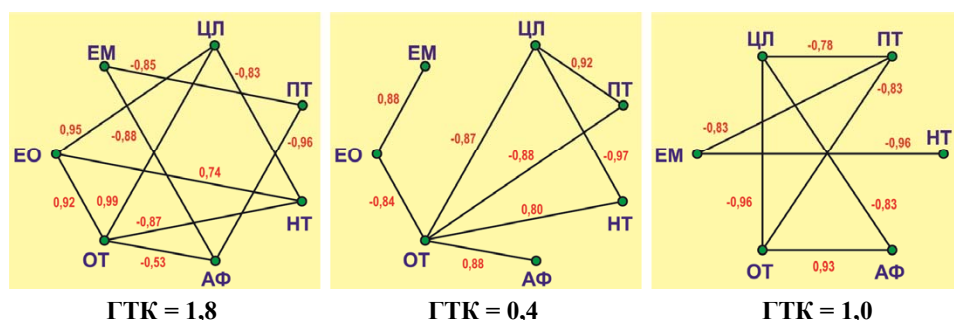


Рис. 1. Кореляційні плеяди зв'язків фізіологічних груп мікроорганізмів у чорноземі природної екосистеми: ЕО – евтрофи, що використовують органічний нітроген; ЕМ – мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген; ОТ – оліготрофи; АФ – азотофіксувальні; ПТ – педотрофі; НТ – нітрифікувальні; ЦЛ – целюлозолітичні

Повністю зімкнуту, а отже збалансовану взаємодію всіх трофічних груп мікроорганізмів у мікробіоценозі, спостерігали за ГТК = 1,8, тобто за умов температури, близької до середньобагаторічних, та підвищеної вологості. Кореляційна плеяда складалася з двох блоків: чотирикутника та трикутника. Плеяду у вигляді чотирикутника утворювали чотири фізіологічні групи, які мали по три кореляційні зв'язки, а оліготрофні – чотири, пов'язуючи два блоки мікробного угруповання (рис. 1). Чотирикутник утворювали евтрофні та целюлозоруйнівні мікроорганізми з коефіцієнтом кореляції (r) 0,95, нітрифікувальні та оліготрофні ($r = -0,87$). Активізація евтрофних органотрофів та целюлозоруйнівних мікроорганізмів сприяла активізації й оліготрофів ($r = 0,92$ і 0,99). Збільшення чисельності

целюлозоруйнівних мікроорганізмів негативно впливало на нітрифікувальну мікробіоту ($r = -0,83$); чисельність оліготрофних також перебувала в оберненій від'ємній кореляції із чисельністю нітрифікуючих. Таке співвідношення між фізіологічними групами мікроорганізмів у мікробіоценозі пояснюється процесом трансформації наявної органічної речовини в природній екосистемі та свідчить про наявність нітрогенвмісних сполук. Другий блок мікробного угруповання, який представлено трикутником, утворювали педотрофні, азотофіксувальні та мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген. Два блоки мікробного угруповання поєднував зв'язок між оліготрофними та азотофіксувальними мікроорганізмами ($r = -0,53$).

Несприятливі погодні умови, а саме низька кількість опадів (ГТК = 0,4), спричинили втрату зв'язків між фізіологічними групами, що вказує на розбалансованість функціонування мікробіоценозу. Зв'язок втратили мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген із азотофіксувальними та педотрофними, але зміцнили взаємодію із евтрофними мікроорганізмами ($r = 0,88$). Виник зв'язок між целюлозоруйнівними та педотрофними ($r = 0,92$) мікроорганізмами, а від'ємний зв'язок змінився на позитивний між оліготрофними та азотофіксувальними мікроорганізмами ($r = 0,88$). Така взаємодія може бути пояснена з точки зору трофічних і енергетичних шляхів у мікробіоценозі. Тобто поживні речовини, що утворюються під час трансформації органічної речовини в ґрунті перелогу, а саме: кореневі виділення, рослинна та мікробна мортмаса, гумусові сполуки, забезпечують середовище низькомолекулярними сполуками, а дефіцит мінеральних сполук нітрогену сприяє процесу його фіксування з атмосфери та вилучення з гумусових сполук.

Більш сприятливі погодні умови (ГТК = 1,0) дали можливість сформувати плеяду взаємодій у мікробному угрупованні за кількістю та спрямованістю близькою до структури із значенням ГТК = 1,8. Тому цілком закономірно, що целюлозоруйнівні мікроорганізми корелювали з автотонними мікроорганізмами: від'ємно з педотрофними ($r = -0,78$), азотофіксувальними ($r = -0,83$) та оліготрофними ($r = -0,96$). Крім того, педотрофні корелювали з мікроорганізмами, що використовують нітроген мінеральних сполук. Усі кореляційні зв'язки в мікробіоценозі пояснюються тим, що зимогенні мікроорганізми забезпечують живі компоненти екосистеми продуктами розкладу високомолекулярних речовин, у т.ч. і мінеральними компонентами.

Мікробіологічний аналіз ґрунту агроекосистеми з контрольного варіанту за умов ГТК = 1,8 показав, що мікробний ценоз утворювали лише чотири еколого-трофічні групи мікроорганізмів (мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген, педотрофні, азотофіксувальні, оліготрофні) (рис. 2). Плеяда, що характеризує структуру мікробіоценозу, була представлена у замкненій формі чотирикутника з двома діагоналями.

Отже, кожна фізіологічна група мікроорганізмів взаємодіяла з трьома іншими. Тобто в контрольному варіанті формувався мікробний ценоз із меншою кількістю фізіологічних груп з високими кореляційними зв'язками ($r > 0,96$), що пов'язано з низькою забезпеченістю поживними речовинами. За посухи (ГТК = 0,4) ситуація в мікробному ценозі погіршувалась. Кількість тісних зв'язків між мікроорганізмами була меншою.

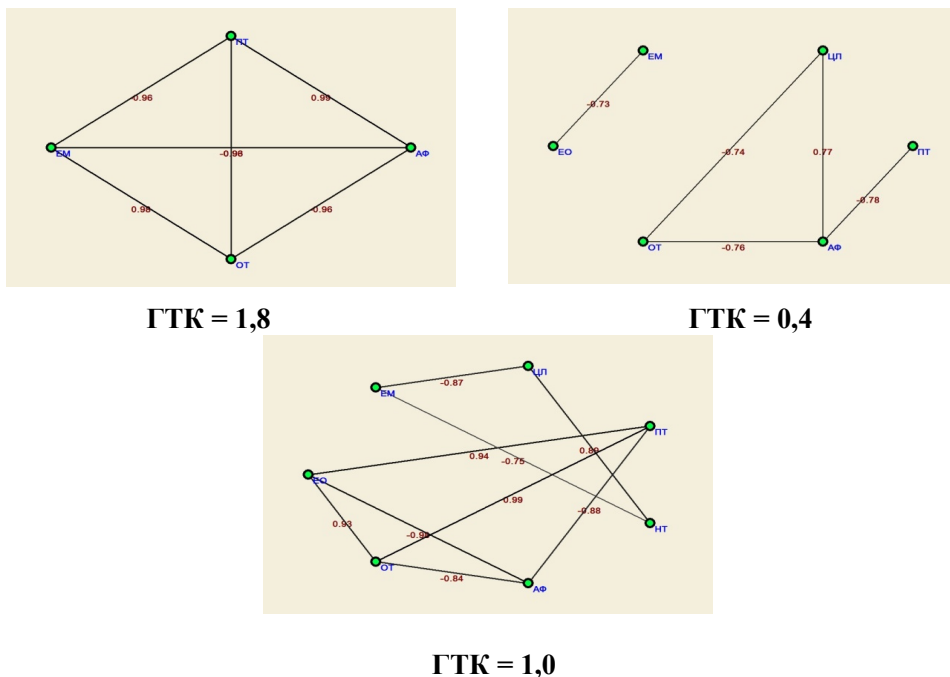


Рис. 2. Кореляційні плеяди зв'язків фізіологічних груп мікроорганізмів у чорноземі контрольного варіанту

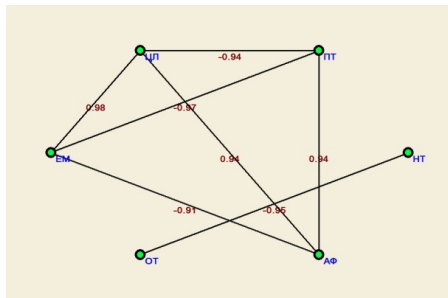
Відповідно плеяда мала вигляд трикутника, який утворювали оліготрофні, целюлозоруйнівні та азотофіксувальні мікроорганізми ($r = |0,74 \div 0,77|$). У мікробному угрупованні відокремились дві групи евтрофних мікроорганізмів із високим рівнем від'ємної кореляції між ними ($r = -0,73$).

За умови достатньої вологості (ГТК = 1,0) збільшувалось різноманіття мікробного угруповання до семи еколого-трофічних груп, які утворювали два незалежних замкнених блоки. Перший блок мав вигляд чотирикутника, другий – трикутника. Чотирикутник утворювали зимогенні – евтрофи, що використовують органічний нітроген, автохтонні – педотрофні та азотофіксувальні, і оліготрофні мікроорганізми. Кожна з груп мікробного угруповання утворювала по кілька кореляційних зв'язків. Наприклад, евтрофні мікроорганізми корелювали з іншими трьома групами на рівні $r = 0,93$, тобто діяльність мікроорганізмів цієї групи забезпечує ґрунтовий розчин поживними елементами для розвитку інших. Трикутник формували целюлозоруйнівні мікроорганізми та мікроорганізми, які використовують мінеральний нітроген ($r = -0,87$), що забезпечується процесом деструкції органічної речовини в екосистемах.

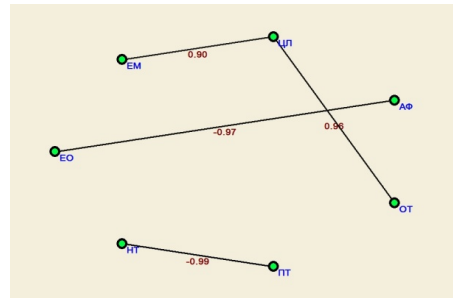
Отже, мікробний ценоз у ґрунті контрольного варіанту характеризувався стійкими зв'язками між його елементами за низької чисельності мікроорганізмів у трофічних групах. Зміна гідротермічних умов спричинювала перебудову мікробного угруповання чорноземного ґрунту з відповідним домінуванням тих чи інших фізіологічних груп мікроорганізмів.

За більш сприятливих погодних умов (ГТК = 1,8) та внесення мінеральних добрив ядро плеяди зв'язків у мікробіоценозі формувало шість фізіологічних груп мікроорганізмів (рис. 3). Чотири групи мікроорганізмів – мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген, целюлозо-

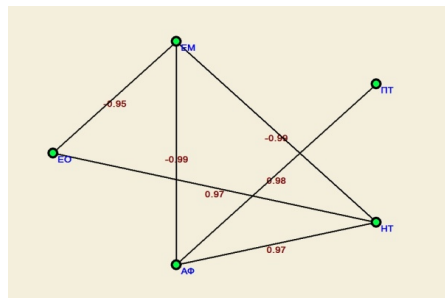
руйнівні, педотрофні та азотофіксувальні мікроорганізми – утворювали чотирикутник із двома діагоналями. Слід зазначити, що всі фізіологічні групи мікроорганізмів корелювали між собою із високим коефіцієнтом кореляції. Дві групи мікроорганізмів (оліготрофні та нітрифікувальні) виокремились у мікробіоценозі, що свідчить про достатню забезпеченість екзомінеральними низькомолекулярними речовинами, а не продуктами перетворення речовин мікроорганізмами.



ГТК = 1,8



ГТК = 0,4



ГТК = 1,0

Рис. 3. Кореляційні плеяди зв'язків фізіологічних груп мікроорганізмів чорноземного ґрунту з мінеральною системою удобрення

За несприятливих гідротермічних умов (ГТК = 0,4) та внесення легкодоступних біогенних елементів у вигляді мінерального добрива спричинило повне розбалансування взаємозв'язків у мікробному угрупованні ґрунту. Всі фізіологічні групи мікроорганізмів, які утворювали мікробіоценоз, відокремились одна від одної, що добре графічно характеризує кореляційна плеяда. Це вказує на розбалансування досліджуваного мікробного угруповання за перенесення стресових умов. Збільшення чисельності евтрофних мікроорганізмів спричинило пригнічення розвитку азотофіксувальних мікроорганізмів ($r = -0,97$). Отже, в агроecosystemі відбувалися процеси амоніфікації. Накопичення в середовищі амонійної та нітратної форм нітрогену інгібувало активність азотофіксаторів. Іншу групу у мікробному угрупованні формували нітрифікувальні та педотрофні мікроорганізми з коефіцієнтом кореляції $r = -0,99$.

Внесення мінеральних добрив закономірно активізувало розвиток мікроорганізмів, що використовують мінеральний нітроген. Зростання чисельності останніх сприяло розвитку целюлозоруйнівних мікроорганізмів ($r = 0,90$). Активний перебіг процесів мінералізації органічних сполук

в екосистемі сприяв і збільшенню кількості оліготрофної групи мікроорганізмів, які належать до k -стратегів і розвиваються в екосистемах на останніх етапах мінералізаційних процесів.

Відновлення погодних умов до рівня середньобагаторічних даних (ГТК = 1,0) дало змогу структурувати мікробне угруповання і зміцнити зв'язки в ньому. Кореляційна плеяда мала вигляд двох трикутників із загальною основою, яку утворювали мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген, та нітрифікувальні мікроорганізми ($r = -0,99$). Це пов'язано з тим, що в ґрунт агроекосистеми вносили мінеральне добриво. Крім того, чисельність нітрифікаторів корелювала з чисельністю евтрофних органотрофів та азотофіксувальних мікроорганізмів ($r = 0,97$), які є ключовими учасниками кругообігу нітрогену в екосистемах. Зростання в мікробному угрупованні чисельності мікроорганізмів, що використовують мінеральний нітроген, сприяло зниженню активності азотофіксувальної мікробіоти ($r = -0,99$), яка теж переходить на живлення низькомолекулярними зв'язаними формами нітрогену.

Внесення органічної речовини в чорноземний ґрунт спричинило розгруповання мікробного угруповання за умов його перезволоження (ГТК = 1,8) і утворення двох непов'язаних між собою блоків (рис. 4).

Перший блок мав вигляд трикутника, який утворювали мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген (які корелювали з відокремленою групою евтрофних мікроорганізмів, $r = 0,97$) і педотрофні та нітрифікувальні мікроорганізми, коефіцієнт кореляції останньої групи становив $r = -0,93$. Зростання чисельності мікроорганізмів, що використовують мінеральний нітроген, сприяло зростанню у мікробному ценозі нітрифікувальної мікробіоти ($r = 0,75$), надлишок мінеральної форми ні-

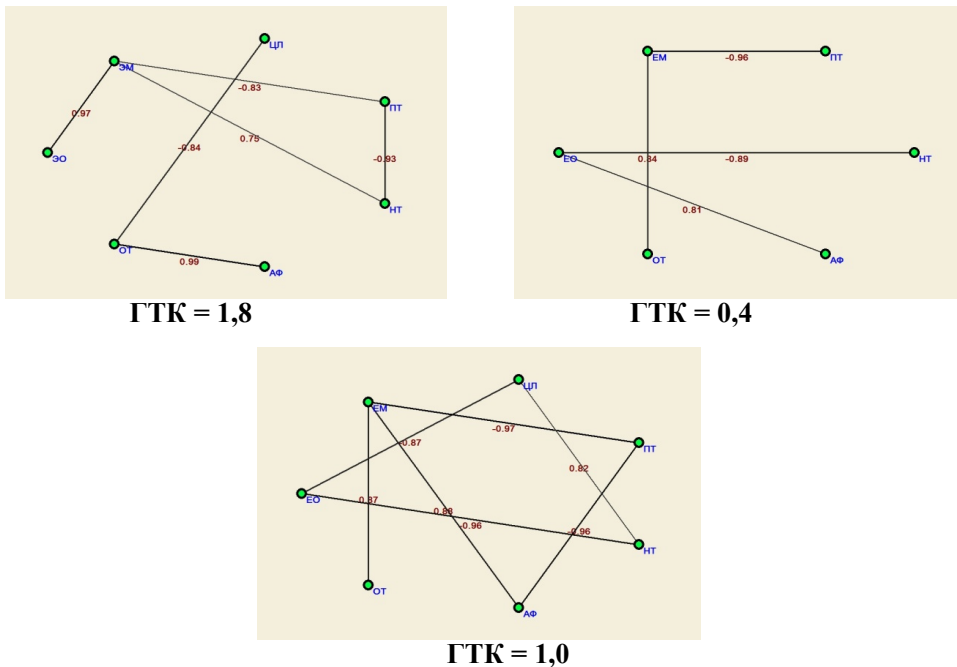


Рис. 4. Кореляційні плеяди зв'язків фізіологічних груп мікроорганізмів чорноземного ґрунту з органічною системою удобрення

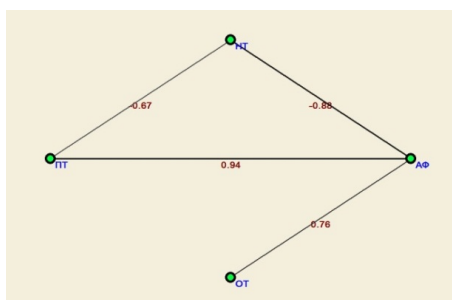
трогену виводиться з екосистеми. Зростання представників педотрофної мікробіоти, які в метаболічні шляхи включають водорозчинні елементи органічної речовини, спричиняє зниження чисельності мікроорганізмів, що використовують мінеральний нітроген ($r = -0,83$).

Другий блок мікробного угруповання представлено у вигляді відкритого трикутника без однієї сторони. Цю частину мікробіоценозу формували целюлозоруйнівні, оліготрофні і азотофіксувальні мікроорганізми. Зростання чисельності целюлозоруйнівних мікроорганізмів, основних деструкторів органічної речовини, затримувало розвиток оліготрофів ($r = -0,84$), які в свої метаболічні шляхи включають речовини низької молекулярної маси ґрунтового розчину. Поряд із активізацією оліготрофного блоку мікробного угруповання відбувався розвиток азотофіксувальних мікроорганізмів ($r = 0,99$). Проте у цьому варіанті дослідження не виявлено кореляційної залежності між целюлозоруйнівними та азотофіксувальними мікроорганізмами.

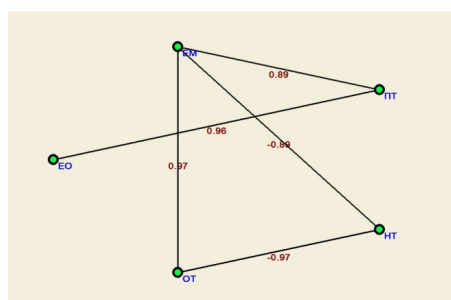
Зростання температури та низька кількість опадів (ГТК = 0,4) у поєднанні з унесенням у ґрунт органічних добрив спричинило диспропорцію в організації мікробного угруповання, що наочно демонструє вищенаведений рисунок. Евтрофи та мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген, утворили два незалежні між собою осередки, що вказує на забезпеченість ґрунту агроекосистеми поживними елементами. Перший осередок представлено евтрофними, нітрифікувальними та азотофіксувальними мікроорганізмами. Збільшення чисельності в мікробному угрупованні евтрофних мікроорганізмів сприяло розвитку азотофіксувальних мікроорганізмів ($r = 0,81$), але затримувало розвиток нітрифікувальних ($r = -0,89$). Це пояснюється послідовним перебігом процесів, що формують цикл нітрогену. Другий осередок мікробіоценозу утворювали мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген, педотрофна та оліготрофна мікробіота. Розвиток мікроорганізмів, що використовують мінеральний нітроген, активізував зростання представників оліготрофного блоку ($r = 0,84$). Домінування у мікробному угрупованні цих мікроорганізмів призводило до зниження чисельності педотрофних ($r = -0,96$). Отже, ґрунт агроекосистеми достатньо добре забезпечений поживними речовинами, а речовини низьких концентрацій були лімітуючим фактором, оскільки в агроекосистемі активно проходив процес трансформації внесених органічних речовин із добривами.

Сприятливі умови гідротермічного режиму (ГТК = 1,0) дали змогу врегульованому перебігу мікробіологічних процесів та стабілізації взаємодії між фізіологічними групами мікроорганізмів. Таким чином, у чорноземному ґрунті за умови внесення органічного добрива було сформовано стійке мікробне угруповання із двох плеяд груп мікроорганізмів, які графічно мали будову трикутників. Перший трикутник мікробного угруповання характеризувався взаємодією целюлозоруйнівних, евтрофних та нітрифікувальних мікроорганізмів ($r > 0,82-0,87$). Другий трикутник формували мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген, педотрофні та азотофіксувальні мікроорганізми. Коефіцієнт кореляції між кожною із зазначених груп становив $-0,96$. Крім того, мікроорганізми, що використовують мінеральний нітроген, утворювали єдиний зв'язок із групою оліготрофних ($r = 0,86$).

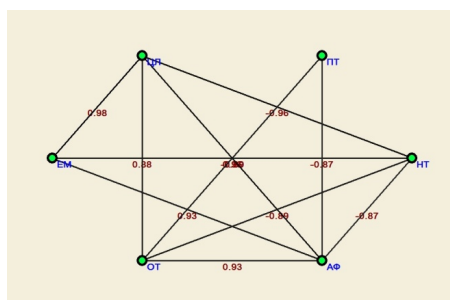
За органо-мінеральної системи удобрення також спостерігали розбалансування мікробіоценозу в агроєкосистемі чорноземного ґрунту (рис. 5). За перезволоження (ГТК = 1,8) у мікробному угрупованні ґрунту, як і за посухи, спостерігали певне розбалансування трофічних зв'язків та спрощення структури кореляційної плеяди. Внаслідок унесення значної кількості поживних речовин із органічними і мінеральними добривами тісно взаємодіяли представники автохтонної і зимогенної (відповідно й аллохтонної) мікробіоти. Азотофіксувальні мікроорганізми мали тісний зв'язок із оліготрофами ($r = 0,76$), що пояснюється активізацією мікроорганізмів обох фізіологічних груп за умов низьких концентрацій поживних речовин у ґрунтовому розчині та безпосередньою функцією азотофіксаторів фіксувати нітроген із повітря.



ГТК = 1,8



ГТК = 0,4



ГТК = 1,0

Рис. 5. Кореляційні плеяди зв'язків фізіологічних груп мікроорганізмів чорноземного ґрунту за органо-мінеральної системи удобрення

Недостатній рівень зволоження (ГТК = 0,4) пригнічував розвиток азотофіксувальних мікроорганізмів та активізував зимогенний блок мікробного угруповання, а саме: евтрофних мікроорганізмів та мікроорганізмів, що використовують мінеральний нітроген. Чисельність мікроорганізмів, що використовують мінеральний нітроген, корелювала з чисельністю мікроорганізмів автохтонного блоку ($r = 0,89$). Кількість евтрофів у мікробному угрупованні корелювала з чисельністю педотрофних мікроорганізмів ($r = 0,96$). Активність розвитку групи оліготрофних мікроорганізмів напряму залежала від активності розвитку мікроорганізмів, що використовують мінеральний нітроген ($r = 0,97$). За умови зростання

чисельності нітрифікувальних мікроорганізмів зменшувалась активність розвитку оліготрофних ($r = -0,97$), що підтверджується принципом зміни та чергування мікробних угруповань.

Погодні умови (ГТК = 1,0) на рівні середньобогаторічних активізували взаємодію між усіма фізіологічними групами мікробіоценозу. Кореляційну плеяду формувало шість фізіологічних груп мікробного угруповання за відсутності лише представників евтрофних мікроорганізмів. Усі групи мікроорганізмів взаємодіяли між собою. Таких взаємодій нараховувалось від двох до п'яти залежно від трофічної орієнтованості групи. Целюлозоруйнівні мікроорганізми, представники зимогенної мікробіоти впливали на розвиток оліготрофних ($r = 0,88$); мікроорганізмів, що використовують мінеральний нітроген ($r = 0,98$); нітрифікаторів ($r = -0,96$) та азотофіксаторів ($r = 0,95$). За зростання кількості азотофіксувальних мікроорганізмів спостерігали: в одному випадку зростання чисельності оліготрофних і мікроорганізмів, що використовують мінеральний нітроген ($r = 0,93$), а в іншому – зниження чисельності педотрофних і нітрифікуючих мікроорганізмів ($r = -0,87$).

Обговорення. Активність і спрямованість основних мікробіологічних процесів у ґрунті залежать від умов навколишнього природного середовища, в яких і формується мікробний ценоз. Зміни кліматичних параметрів впливають на розподіл видів організмів та взаємодію між ними. У наземних екосистемах цей діапазон змін залежить від взаємодії наземних і ґрунтових угруповань організмів, які впливають на видовий склад, кількісні характеристики, екосистемні процеси, а також на зв'язки всередині угруповань і екосистем [17]. Своєю чергою, зрушення у взаємодії видів у відповідь на зміни клімату будуть мати значний вплив саме на біорізноманіття та функції наземних екосистем [12, 17–19]. Зокрема, вологість і хімічний склад ґрунту, мікроклімат, фітоценоз визначають характер накопичення органічної речовини та швидкість розкладання рослинної мортмаси, її мінералізацію і вивільнення нітрогену та карбону з гумусу в придатні для засвоєння рослинами розчинні форми [3, 20].

Кореляційні плеяди зв'язків між мікроорганізмами різних екологічних груп у ґрунті наочно показують вплив екологічних біотичних і абіотичних чинників на спрямованість та міцність зв'язків у функціональній структурі мікробіоценозу ґрунту. Їх широко використовують у дослідженнях [7, 21].

Несприятливі гідротермічні умови справляли значний вплив на функціональну структуру мікробіоценозу ґрунту, порушуючи трофічні зв'язки між певними фізіологічними групами мікроорганізмів [22]. За дії підвищених температур та нестачі вологи або її надлишку спостерігається зниження міцності або розрив зв'язків (рис. 1-5).

Для ґрунту природної екосистеми характерна збалансованість, а отже і вища стійкість функціональної структури мікробіоценозу до дії несприятливих гідротермічних чинників. Це наочно відображено більш замкненою будовою структури, наявністю зв'язків між мікроорганізмами всіх блоків – зимогенного, автохтонного, евтрофного і оліготрофного з високими коефіцієнтами кореляції.

Повністю зімкнута, а отже найбільш збалансована взаємодія всіх трофічних груп мікроорганізмів у мікробіоценозі, відмічена за надмірної зволоженості ґрунту (ГТК = 1,8). За сприятливих погодних умов центром, що зв'язує екологічну та трофічну взаємодію окремих фізіологічних груп мікроорганізмів, є *r*-стратегі, а кожна група виконує свою функцію в ґрунтовому мікробіоценозі, тісно взаємодіючи з ними. Така кореляційна плеяда має вигляд замкнутого багатокутника.

В агроекосистемах спостерігали аналогічні ефекти, але ступінь їх прояву залежить від агрозаходів [3, 7, 10, 21, 23, 24]. Для агроекосистеми характерна менш стійка до негативних гідротермічних чинників функціональна структура мікробіоценозу. Це підтверджується меншою кількістю кореляційних зв'язків та спрощеною структурою плеяд у несприятливих за погодними умовами періоди. Найуразливішими до дії погодних чинників є мікробіоценоз ґрунту без удобрення та за внесення мінеральних добрив, про що свідчать розімкнуті структури кореляційних плеяд із невеликою кількістю зв'язків і більш низькими значеннями кореляції ($< 0,7$).

Внесення мінеральних добрив у ґрунт спричинило розрив зв'язків у мікробіоценозі, плеяда має спрощений вигляд, адже мікроорганізми переорієнтовуються на споживання легкодоступних біогенних елементів із добрив, іммобілізуючи їх у своїй біомасі.

Мікроорганізми, які можуть забезпечити себе поживними елементами, лише руйнуючи високомолекулярні сполуки, за відсутності внесених органічних речовин спростовують свою активність. При цьому мікроорганізми, які пристосовані до засвоєння органічних сполук ґрунту, активізуються. Така ситуація призводить до втрати органічної речовини ґрунту. За несприятливих погодних умов ефекти, що спостерігали, посилюються. Посуха (ГТК = 0,4) найбільше порушує трофічні зв'язки у мікробіоценозі. Мікробіоценоз чорноземного ґрунту порівняно з іншими, менш родючими ґрунтами, має високу адаптивність до умов існування та чинників навколишнього природного середовища, про що свідчать результати наших досліджень [8, 25]. Так, у ґрунті агроекосистеми за оптимальних параметрів гідротермічних чинників мікробне угруповання характеризується наявністю зв'язків між усіма дослідженими фізіологічними групами і тісною взаємодією між ними.

Унесення органічних речовин зміцнює всі зв'язки у мікробіоценозі. Його функціональна структура наближається до структури перелогу з великою кількістю міцних взаємодій та замкненою структурою кореляційної плеяди. Додавання мінеральних добрив до органічних також призводить до часткового порушення зв'язків у структурі ценозу порівняно із застосуванням лише органічних, але за сприятливих погодних умов та засвоєння мінеральних сполук біотою трофічні зв'язки відновлюються.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ЧЕРНОЗЕМА ГЛУБОКОГО ПОД ВЛИЯНИЕМ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИХ И ТРОФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Е.С. Демянюк, Е.В. Шерстобоева, Е.Д. Ткач

*Институт агроэкологии и природопользования НААН,
ул. Метрологическая, 12, Киев, 03143, Украина*

Резюме

Цель. Проанализировать функциональную структуру микробного сообщества чернозема глубокого в зависимости от влияния гидротермических и трофических факторов. **Методы.** Общепринятые в микробиологии методы высева последовательных разведений почвенной суспензии на стандартные питательные среды для определения численности микроорганизмов различных функциональных групп микробиоценоза. Метод корреляционных плеяд для установления последствий влияния различных факторов на связи между такими группами микроорганизмов в почве. **Результаты.** В черноземной почве агроэкосистемы без удобрения и с внесением только минеральных удобрений происходит снижение общего количества микроорганизмов, которые тесно взаимодействуют между собой в сообществе, по сравнению с почвой залежи. Независимо от гидротермического режима внесение органических и органо-минеральных удобрений повышает активность почвенной микробиоты. Наиболее уязвимыми к воздействию погодных факторов являются микробиоценозы почвы без удобрения и при внесении минеральных удобрений, о чем свидетельствуют разомкнутые структуры корреляционных плеяд с небольшим количеством связей и низкими значениями корреляции ($r < 0,7$). Внесение в почву органических веществ укрепляет все связи в микробиоценозе и его функциональная структура по строению приближается к структуре почвы природной экосистемы. **Выводы.** Установлена высокая зависимость функциональной структуры микробиоценоза почвы и взаимодействия между микроорганизмами различных групп от гидротермических условий и внесенных удобрений. Неблагоприятные гидротермические условия оказывали значительное влияние на функциональную структуру микробиоценоза чернозема, нарушая трофические связи между физиологическими группами микроорганизмов. При действии повышенных температур воздуха и недостатка влаги или ее избытка в почве наблюдали снижение прочности или разрыв связей в микробиоценозе. Почве природной экосистемы характерна сбалансированность и устойчивость функциональной структуры микробиоценоза к действию гидротермических факторов. Для агроэкосистемы характерна менее устойчивая функциональная структура микробиоценоза почвы с низким количеством связей и с высокой степенью корреляции и упрощенной структурой плеяд в неблагоприятные по погодным условиям периоды.

Ключевые слова: микробное сообщество, чернозем глубокий, функциональная структура, корреляционная плеяда, гидротермические факторы, система удобрения.

FUNCTIONAL STRUCTURE OF MICROBIAL COMMUNITIES OF DEEP CHERNOZEM UNDER THE INFLUENCE OF HYDROTHERMIC AND TROPHIC FACTORS

O. Demyanyuk, O. Sherstoboeva, Ye. Tkach

*Institute of Agroecology and Environmental Management, NAAS,
12 Metrologichna Str., Kyiv, 03143, Ukraine*

Summary

The aim was to analyze the functional structure of microbiocenosis of deep chernozem, depending on the influence of hydrothermic and trophic factors. **Methods.** Common methods of microbiology for sowing successive dilutions of a soil suspension to standard nutrient media for determining the number of microorganisms of different functional groups of microbiocenosis. The method of correlation galaxies for determining the consequences of the influence of various factors on the relationship between such groups of microorganisms in soil. **Results.** In the chernozem of the agroecosystem without fertilizer and with the addition of mineral fertilizers, the total number of microorganisms that interact closely with each other in the community is reduced, as compared to the fallow soil. Regardless of the hydrothermal regime of the application of organic and organo-mineral fertilizers, the activity of the soil microbiota increases. The most vulnerable to weather effects are microbiocenoses of the soil without fertilization and under application of mineral fertilizers, as evidenced by the open structures of correlation galaxies with a small number of bonds and low correlation values ($r < 0.7$). The introduction of organic substances in soil strengthens all the links in microbiocenosis and its functional structure is approaching the structure of the soil of the natural ecosystem. **Conclusions.** The high dependence of the functional structure of microbiocenosis of the soil and the interaction between microorganisms of different groups on the hydrothermic conditions and the applied fertilizers has been established. Adverse hydrothermic conditions had a significant effect on the functional structure of microbiocenosis of the chernozem, breaking the trophic links between physiological groups of microorganisms. By the actions of elevated air temperatures and a lack of moisture or excess of it in soil, a decrease in strength or bond breakage was observed in microbiocenoses. The soil of the natural ecosystem is characterized by the balance and stability of the functional structure of microbiocenosis to the action of hydrothermal factors. For agroecosystems, a less stable functional structure of microbiocenosis with a low number of bonds and with a high degree of correlation and a simplified structure of the galaxies in unfavorable weather conditions is characteristic.

Keywords: microbial community, deep chernozem, functional structure, correlation galaxy, hydrothermic factors, fertilizer system.

1. Didukh Y. [Ecological Aspects of the Global Climate Changes: Reasons, Consequences and Actions]. *Visn. Nac. Akad. Nauk Ukr.* 2009; 2:34–44. Ukrainian.
2. Kudeyarov VN, Demkin VA, Gilichinskii DA. [et al.]. [Global Climate Changes and the Soil Cover]. *Eurasian Soil Science.* 2009; 42(9):953–966. Russian.
3. Patyka NV, Patyka VP. [Modern Problems of Biodiversity and Climate Fluctuations]. *News of Agrarian Sciences.* 2014; 6:5–10. Ukrainian.
4. Kardol P, Cregger MA, Campany CE, Classen AT. Soil Ecosystem Functioning Under Climate Change: Plant Species and Community Effects. *Ecology.* 2010; 9:767–781.

5. Steinweg JM, Dukes JS, Paul E, Wallenstein MD. Microbial Responses to Multi-factor Climate Change: Effects on Soil Enzymes. *Front Microbiol.* 2013; 4:146.
6. de Vries FT, Shade A. Controls on Soil Microbial Community Stability Under Climate Change. *Front Microbiol.* 2013; 4:265.
7. Andreyuk EA, Iutynska GO, Antipchuk AF. [Functioning of Microbial Cenoses in Conditions of Anthropogenic Loading]. Kyiv: Oberehy; 2001. 240 p. Ukrainian.
8. Sherstoboeva OV, Demyanyuk OS. [Taxonomic and Functional Structure of the Microbic Communities of Dark Gray Soil]. *Agricultural Microbiology.* 2016; 24:43–51. Ukrainian.
9. Paul EA. *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry.* Academic press. 2014; 573 p.
10. Lazcano C, Gomez-Brandon M, Revilla P, Dominguez J. Short-term Effects of Organic and Inorganic Fertilizers on Soil Microbial Community Structure and Function. *Biology and Fertility of Soils.* 2013; 49(6):723–733.
11. Nannipieri P, Ascher J, Ceccherini MT. [et al.]. Microbial Diversity and Soil Functions. *European Journal of Soil Science.* 2017; 68(1):12–26.
12. Schulz S, Brankatschk R, Dümig A. The Role of Microorganisms at Different Stages of Ecosystem Development for Soil Formation. *Biogeosciences.* 2013; 10(6):3983–3996.
13. Volkohon VV, Nadkernychna OV, Tokmakova LM. [et al.]. [Experimental Soil Microbiology]. Kyiv: Agrarian Science; 2010. 464 p. Ukrainian.
14. Zviahyntsev DH. [Methods of Soil Microbiology and Biochemistry]. Moscow: MSU; 1991. 308 p. Russian.
15. Rostova NS. [Correlations: Structure and Variability]. Saint Petersburg: 2002. 308 p. Russian.
16. Noor W, Mrvar A, Batagelj V. *Exploratory Network Analysis with Pajek.* Cambridge University Press; 2005. 334 p.
17. van der Putten WH. Climate Change, Aboveground-belowground Interactions and Species Range Shifts. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 2012; 43:365–383.
18. Gottfried M, Paul H, Futsch A. [et al.]. Continent-wide Response of Mountain Vegetation to Climate Change. *Nature Climate Change.* 2012; 2:111–115.
19. Xiong JB, Sun H, Peng F. [et al.]. Characterizing Changes in Soil Bacterial Community Structure in Response to Short-term Warming. *Federation of European Microbiological Societies. Microbiology Ecology.* 2014; 89:281–292.
20. Kurdish IK. [The Role of Microorganisms in Rehabilitation of Soil Fertility]. *Sil's kogospodars'ka mikrobiologia.* 2009; 9:7–32. Ukrainian.
21. Iutinskaya GA, Ostapenko AD, Andreyuk EA. [Structure of Correlation Galaxies as an Index of Peculiarities of Microbic Communities of Dark-Grey Forest Soil]. *Mikrobiol Z.* 1993; 2:7–12. Russian.
22. de Vries FT, Griffiths RI, Bailey M. [et al.]. Soil Bacterial Networks are Less Stable Under Drought Than Fungal Networks. *Nature Communications.* 2018; 9:3033.
23. Smith CR, Blair PL, Boyd C. [et al.]. Microbial Community Responses to Soil Tillage and Crop Rotation in a Corn/Soybean Agroecosystem. *Ecology and Evolution.* 2016; 6(22): 8075–8084.

24. Mathew RP, Feng Y, Githinji L. [et al.]. Impact of No-Tillage and Conventional Tillage Systems on Soil Microbial Communities. *Applied and Environmental Soil Science*. 2012; e548620.
25. Demyanyuk OS, Bunas OA, Sherstoboeva OV. [Influence on Weather Conditions Functional Structure Microbiocenosis in Soddy Podzolic Soils]. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*. 2016; 26.7:186–194. Ukrainian.

Отримана 20.03.2018