

Технические культуры и секвестрация

УДК 633.522:581.1:631.46

doi: 10.15389/agrobiology.2025.1.110rus

**РОСТ РАСТЕНИЙ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
МИКРОБИОТЫ ПОЧВЫ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ ТЕХНИЧЕСКОЙ
КОНОПЛИ *Cannabis sativa* L. В МОДЕЛЬНОМ ОПЫТЕ В УСЛОВИЯХ
ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ***А.Р. КАМАЛОВА , Н.В. ДАНИЛОВА, П.А. КУРЫНЦЕВА, П.Ю. ГАЛИЦКАЯ,
С.Ю. СЕЛИВАНОВСКАЯ

Глобальное изменение климата Земли и вызванные им экологические, экономические и социальные риски связывают с накоплением в атмосфере парниковых газов, особенно CO₂. В качестве эффективного способа снижения (секвестрации) содержания CO₂ в воздухе рассматривается использование растений-суперпоглопителей CO₂, из которых в последнее время наибольшее внимание привлекает техническая конопля *Cannabis sativa* L. Для этой культуры характерен быстрый рост, устойчивость к факторам окружающей среды, низкие затраты при культивировании и многоцелевое использование получаемой биомассы в качестве сырья для различных отраслей промышленности. В России в настоящее время отсутствуют программы и регламенты применения технической конопля для секвестрации CO₂ атмосферы. При разработке таких программ следует учитывать способность растений изменять состав и функциональную активность почвенной микробиоты, что, в свою очередь, может повлиять на скорость роста растений, показатели почвенного плодородия, эмиссию CO₂ почвенным покровом. Кроме того, важно определить, сохранится ли высокая эффективность секвестрации CO₂ в экосистеме растения—почва—микроорганизмы в условиях глобального повышения температур и как при этом изменится состояние почвы и ее микробной компоненты. Для этих целей в модельном опыте в условиях вегетационного домика мы оценили воздействие температур (15 °С — характерна для вегетационного сезона в средней полосе России, тогда как 20 °С и 30 °С — повышенные температуры) на рост технической конопля и содержание хлорофилла, накопление углерода в почве под растениями, биоразнообразие и функциональную активность почвенной микробиоты, в частности на способность микроорганизмов разлагать углеродсодержащие субстраты, оцененное с помощью системы Biolog EcoPlates™. Все измерения, кроме количества углерода в почве, морфометрических характеристик растений конопля и содержания хлорофилла, выполняли в динамике — на 7-е, 28-е, 56-е и 98-е сут (в среднем продолжительность сезона вегетации в средней полосе России). Содержание углерода в почве под растениями определяли в 1-е и на 98-е сут, хлорофилла — на 28-е, 56-е и 98-е сут, морфометрические измерения выполняли на 98-е сут (окончание эксперимента). Исследования проводили с 14 марта по 19 июня в оранжерее ФГАОУ ВО К(П)ФУ (г. Казань) в 2023 году. Результаты исследования показали, что техническая конопля демонстрирует максимальный рост как надземной, так и подземной частей при температуре 30 °С, где высота растений составила 64,57 см, а корней — 25,27 см. В сравнении с температурой 20 °С, где наблюдались минимальные показатели (36,70 см и 14,36 см соответственно), рост при 30 °С оказался на 76 % выше ($p < 0,05$). Содержание хлорофилла в листьях конопля варьировало в зависимости от времени и температурного режима; на 28-е сут были выявлены достоверные различия в содержании хлорофилла ($p < 0,05$) для всех температур, а максимальные значения наблюдались только на 56-е сут эксперимента. К концу эксперимента количество хлорофилла снизилось во всех вариантах и не имело статистически значимых различий ($p > 0,05$). Установлено, что при одной и той же температуре образцы с почвой без конопля и с коноплей достоверно не различались по почвенной микробной биомассе: при 15 °С анализируемый показатель составил соответственно 0,92-0,64 и 0,96-0,62 мг/кг, при 20 °С — 1,92-0,84 и 1,74-1,03 мг/кг, при 30 °С — 3,58-2,06 и 3,08-2,24 мг/кг ($p > 0,05$). Повышение температуры приводит к увеличению микробной биомассы как при отсутствии, так и при наличии растений (3,58 и 3,08 мг/кг на 7-е сут, соответственно, $p < 0,05$). Функциональная активность микроорганизмов, установленная на основании среднего потребления 31 субстрата (параметр AWCD, average well-color development), при всех температурах инкубации на 28-е сут эксперимента в образцах без растений (0,49; 0,66; 0,54) и с растениями (0,29; 0,64; 0,30) и на 98-е сут эксперимента в образцах без растений (0,13; 0,36; 0,14) и с растением (0,55; 1,17; 0,54) достоверно не различалась ($p > 0,05$). Однако на 7-е сут повышение активности микроорганизмов отмечено в образцах с растениями, особенно при температуре 20 °С и 30 °С (1,23; 0,89; $p < 0,05$). Аналогичные закономерности на 7-е сут были установлены при оценки альфа-разнообразия (индекс Шеннона) микробных сообществ почв: наибольшее разнообразие отмечали при 15 °С, 20 °С и 30 °С как в образцах без растений (2,31; 1,90 и 1,60), так и с растениями (2,58; 2,46 и 2,32, $p < 0,05$). Наиболее востребованным углеродсодер-

* Работа выполнена за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания в сфере научной деятельности, проект № FZSM-2022-0003.

жащим субстратом (SWCD, substrate well-color development) для микробного сообщества контрольных образцов оказалась D-ксилоза, особенно при температуре 20 °C (1,89-3,53, $p < 0,05$), и ее потребление увеличивалось на протяжении всего эксперимента. В образцах с растениями также отмечалась высокая скорость потребления D-ксилозы при температуре 20 °C с максимальными значениями на 7-е сут эксперимента (3,33, $p < 0,05$). Результаты сравнения бета-разнообразия бактериального сообщества почвы (на основании данных SWCD) методом NMDS (non-metric multidimensional scaling) показали отсутствие различий между почвами (без растений и с растениями), инкубированными при разных температурах и отобранными на 7-е и 28-е сут. Образцы, инкубированные при всех трех температурах и отобранные под растениями на 98-е сут, образовывали отдельную группу, то есть имели большее единообразие микробных сообществ. Содержание Собщ. и Сорг. в почве изменялось в пределах ошибки и не зависело от присутствия растений или температуры ($p > 0,05$). Таким образом, показано, что у конопли при повышении температуры в период вегетации увеличивается длина надземных и подземных частей растения, что приводит к повышению эффективности секвестрации углерода атмосферы. При этом в почве изменяется количество микробной биомассы, а метаболическая активность микроорганизмов повышается уже на 7-е сут эксперимента. Представленная модельная система может использоваться для оценки эффективности секвестрации и состояния функциональных групп почвенного микробного сообщества при разработке программ выращивания технической конопли *C. sativa* в качестве растения-суперпоглопителя, в том числе при повышенных температурах, когда важно сохранить разнообразие почвенного микробиоты.

Ключевые слова: секвестрация, растения-суперпоглопители, микробная биомасса, техническая конопля, углеродные субстраты, функциональная активность микроорганизмов.

Экологические, экономические и социальные риски происходящего глобального потепления климата Земли остаются цивилизационной угрозой для человечества и требуют принятия мер по смягчению последствий таких изменений (1).

Глобальное потепление связывают с воздействием антропогенных факторов, в частности с накоплением в атмосфере парниковых газов, особенно CO₂ (2, 3). Естественная трансформация CO₂ воздуха в углерод органического вещества почвы (секвестрация CO₂) осуществляется с участием растений, использующих углекислый газ в процессе фотосинтеза, и микроорганизмов. На этом основаны разрабатываемые технологии высадки растений — суперпоглопителей CO₂ для предотвращения климатических изменений, связанных с выбросами углекислого газа в атмосферу. В качестве наиболее эффективных поглотителей CO₂ рассматриваются бамбук (4), мискантус (5), просо прутковидное (6). Но наибольший интерес в последнее время привлекает техническая конопля *Cannabis sativa* L. (7, 8), что обусловлено биологическими особенностями этого растения (быстрый рост, устойчивость к условиям окружающей среды (7, 9), низкими затратами при выращивании (10) и широкими возможностями применения этой промышленной культуры (11) — от эффективной секвестрации CO₂ (12) и биоремедиации почв (8-13) до разработки новых строительных материалов (14), получения биотоплива (9, 10), использования в бумажной, текстильной промышленности, при производстве фармацевтических препаратов и функциональных продуктов питания (10, 15-18). Техническая конопля — один из лучших преобразователей CO₂ в биомассу растений (надземную и корневую), посевы этой культуры поглощают от 10 до 22 т CO₂ на гектар за сезон вегетации 160 сут (12-19). Для сравнения леса в среднем улавливают от 0,93 до 10 т CO₂ на гектар в год в зависимости от вида, возраста деревьев и климата региона (20).

При разработке технологии выращивания агрокультур важно учитывать взаимное влияние элементов системы растения—почва—микроорганизмы и то, как оно изменяется в зависимости от внешних условий (21-23). Взаимодействия между растениями и микробным сообществом ризосферы, с одной стороны, влияют на рост, развитие и здоровье растений (24-26), с другой — могут модулировать численный состав и биоразнообразие почвенной

микробиоты (27), эмиссию CO₂ почвенным покровом (28), накопление углерода в почве (29, 30). При этом почвенные микроорганизмы чувствительны к составу органических субстратов (31-33), включая корневые экссудаты. Характерный для вида растения состав корневых экссудатов, которые служат для микроорганизмов источником органических кислот (лимонная, яблочная, янтарная, щавелевая, пировиноградная), углеводов (глюкоза, ксилоза, фруктоза, мальтоза, сахароза, рибоза), аминокислот, жирных кислот, белков, ферментов, витаминов (34, 35), способен изменять профили метаболической активности и структуру ризосферной микробиоты (36, 37).

Температура — один из факторов, влияющий как на рост растения, так и на формирование почвенной микробиоты (37, 38). Поскольку эффективная секвестрация обеспечивается только при значительном накоплении растительной биомассы культурой-суперпоглотителем CO₂, важно определить, сохранит ли эта культура такую способность при повышении температуры в условиях глобального потепления и как при этом изменится состояние почвы и микробной компоненты экосистемы.

В России в настоящее время отсутствуют программы и регламенты использования технической конопли для секвестрации CO₂ атмосферы. Нами впервые изучено влияние повышенных температур на рост растений, содержание хлорофилла в листьях, накопление углерода, биоразнообразие и функциональную активность микробиоты в почве под технической коноплей в модельном вегетационном опыте.

Целью работы было создание модельной системы для оценки в условиях вегетационного домика влияния температуры, характерной для средней полосы России (15 °C за сезон вегетации), и повышенных температур на развитие технической конопли, функциональные характеристики микробных сообществ почвы под растениями и накопление углерода почвы.

Методика. Для вегетационного эксперимента в теплице использовали серую лесную почву, отобранную с участка у с. Нармонка Лаишевского района (55.502299° N, 49.297227° E, Республика Татарстан). Ранее на этой почве конопля не произрастала. Семена технической конопли (*C. sativa*) сорта Надежда (элита, ГОСТ Р 52325-2005, урожай 2023 года), предоставленные ФГБНУ Федеральный научный центр лубяных культур, проращивали на вермикулите до стадии ростков (7 сут), по три ростка высаживали в ящики с 40 кг почвы (объем почвы, который требуется для обеспечения роста корневой системы технической конопли в течение полного цикла вегетации, определяли предварительно). Дизайн эксперимента включал контроль (почва без растений) и опыт (почва с растениями), для образцов во всех вариантах период наблюдений составил 98 сут, что примерно соответствует средней продолжительности сезона вегетации технической конопли. Использовали три температурных режима — 15 °C, 20 °C и 30 °C, по три повторности для каждого режима в каждом варианте (П15, П20, П30 — опыт, почва с растениями; К15, К20, К30 — контроль, почва без растений).

Содержание общего (C_{общ.}) и органического (C_{орг.}) углерода измеряли на термоградиентном анализаторе углерода LECO RC 612 («LECO Instruments», США) согласно ISO 10694:1995 (39).

На 98-е сут определяли морфометрические показатели растений (длина корня, длина стебля), на 28-е, 56-е и 98-е сут — содержание хлорофилла в эпидерме листьев с использованием портативного флавоноид- и хлорофиллометра Dualex Scientific™ («FORCE-A», Франция). До начала измерений у каждого из трех исследуемых растений были помечены маркером три верхних листа, затем прибор располагали таким образом, чтобы эмиттер и сенсор контактировали с участком листа без центральной и крупных

боковых жилок. Результаты измерений содержания хлорофилла (мкг/см²) получали в режиме реального времени (0,5 с).

Почвенные образцы (по 50 г) отбирали на 1-е, 7-е, 14-е, 28-е, 42-е, 56-е, 70-е, 84-е и 98-е сут согласно рекомендациям (40). Микробную биомассу определяли на 7-е, 28-е и 98-е сут вегетационного опыта согласно ISO 14240-1:1997 (Part 1) с использованием газового хроматографа Nexis GC-2030 («Shimadzu», Япония) и программного обеспечения Lab Solution («Shimadzu», Япония) (41). Навеску почвы массой 1 г и 10 мг D-глюкозы в качестве легкодоступного субстрата помещали в хроматографическую вialу и инкубировали в течение 24 ч при температуре 20 °С. Увеличение концентрации CO₂ (ppm) детектировали на капиллярной колонке Rt-Q-BOND 30 m с диаметром 0,53 мм и толщиной слоя фазы (100 % дивинилбензола) 20 мкм (Restek, США). Скорость потока гелия высокой чистоты (марка 6.0, 99.9999 %) — 10 мл/мин, объем пробы — 10 мкл, общее время измерения — 5 мин на образец.

Метаболическую активность почвенного микробного сообщества оценивали на 7-е, 28-е и 98-е сут с помощью системы Biolog EcoPlates™ с набором углеродосодержащих субстратов («Biolog, Inc.», США) по методике производителя. Из каждого контейнера отбирали 5 г почвы и готовили почвенные суспензии в соотношении 1:10 в стерильной водопроводной воде и встряхивали 30 мин при 160 об/мин. Разводили суспензии в соотношении 1:30 стерильной водой, тщательно взбалтывая перед использованием. Переносили 140 мкл разведенной суспензии в каждую лунку 96-луночного планшета Biolog Ecoplate. Закрывали планшет и инкубировали в термостате при 25 °С в течение 120 ч. Оптическую плотность измеряли на планшетном фотометре Multiskan FC («Thermo Scientific», США) при λ = 590 нм каждые 24 ч в течение 5 сут. В качестве показателя метаболической активности использовали значение индекса средней окрашенности ячеек AWCD (average well-color development), который рассчитывали по формуле

$$AWCD = \sum(C_i - R)/31,$$

где C_i — величина поглощения образца в лунке при λ = 590 нм, R — поглощение в контроле. В случаях, когда $C_i - R < 0$, AWCD считался равным нулю.

Также оценивали степень потребления отдельных групп субстратов SWCD (substrate well color development): полимеры — Tween 40, Tween 80, α-циклодекстрин, гликоген; карбоновые кислоты — γ-гидроксимасляная кислота, α-кетомасляная кислота, D-галактуроновая кислота, D-глюкозаминовая кислота, итаконовая кислота, D-яблочная кислота, метиловый эфир пировиноградной кислоты; амины — фенилэтиламин, путресцин; фенолы — 2-гидроксibenзойная кислота, 4-гидроксibenзойная кислота; углеводы — D-целлобиоза, эритритол, D-галактонозная кислота, γ-лактон, N-ацетил-D-глюкозамин, глюкоза-1-фосфат, β-метил-D-глюкозид, D,L-α-глицеролфосфат, α-D-лактоза, D-маннитол, D-ксилоза; аминокислоты — L-аргинин, L-аспарагин, глицил-L-глутаминовая кислота, L-фенилаланин, L-серин, L-треонин.

На основании данных AWCD рассчитывали индекс видового разнообразия Шеннона (альфа-разнообразие, H), характеризующий разнообразие и выравненность в структуре сообщества (42, 43) согласно формуле

$$H = \sum P_i \times \ln P_i,$$

где $P_i = (C_i - R) / \sum(C_i - R)$, представляющий отношение разницы оптической плотности (ОП) для образца в лунке к общей разнице ОП по всему планшету (44, 45).

Кроме того, используя данные SWCD для почвенной микробиоты, сравнивали бета-разнообразие, позволяющее выявить сходство или различие видового состава. Анализ степени сходства микробных сообществ почв

осуществляли на основе расчета индекса сходства Брэя-Кертиса. По полученной матрице сходства проводили ординацию образцов методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS, non-metric multidimensional scaling) для выявления общих тенденций в распределении сообществ (46, 47).

Все измерения выполняли не менее чем в 3-кратной повторности. Для статистической обработки применяли программное обеспечение Microsoft Office Excel 2021. Все графические данные представлены в виде средних значений (M) и их стандартной ошибки ($\pm SEM$). Достоверность различий между средними оценивали с помощью LSD-теста (тест Фишера) при $p < 0,05$.

Результаты. На 98-е сут вегетационного опыта мы определили длину корня и высоту растений технической конопли (рис. 1).

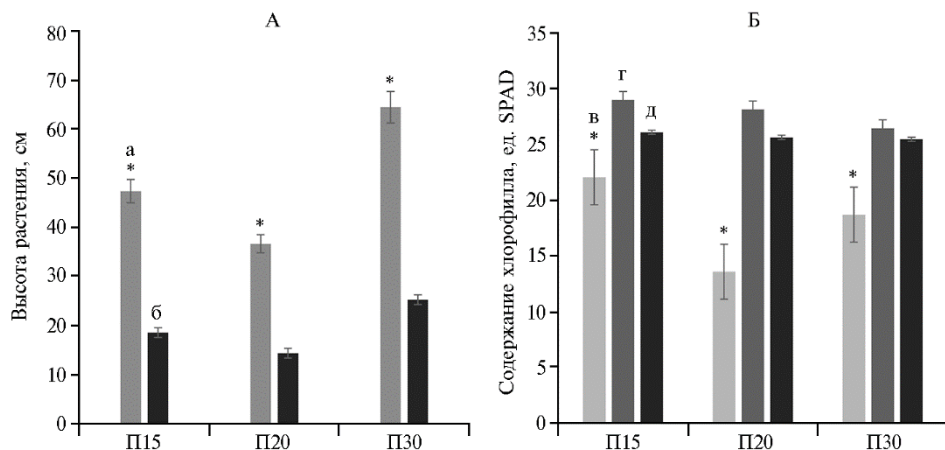


Рис. 1. Высота растений (а), длина корней (б) на 98-е сут (А, $n = 9$) и общее содержание хлорофилла в листьях на 28-е (в), 56-е (г) и 98-е сут (д) (Б, $n = 27$) у технической конопли *Cannabis sativa* L. сорта Надежда в вегетационном опыте в зависимости от температуры инкубации (15 °С, 20 °С или 30 °С, соответственно варианты П15, П20, П30) ($M \pm SEM$; вегетационный опыт в оранжерее, г. Казань, 2023 год).

* Различия растений по высоте (А) и содержанию хлорофилла в листьях (Б) в зависимости от температуры статистически значимы при $p < 0,05$.

Максимальным ростом стеблей и корней характеризовались растения, выращенные при 30 °С (П30) (соответственно 64,57 и 25,27 см), минимальным — растения при 20 °С (П20) (36,70 и 14,36 см) (см. рис. 1, А). Длина надземной и подземной частей растений в условиях повышенной температуры (30 °С) была на 76 % больше (для обоих показателей), чем при 20 °С ($p < 0,05$), и на 36 % больше (для обоих показателей), чем при пониженной температуре (15 °С). При оценке длины надземной части растений при разных температурных режимах установлены достоверные различия ($p < 0,05$). Действительно, в работе Д.Р. Исламгулова с соавт. (48) отмечается теплолюбивость конопли, которая требует для полноценного роста и развития умеренно теплого климата (оптимальная температура 30–35 °С).

Накопление хлорофилла растениями в значительной степени связано с их развитием и продуктивностью (49). Мы определили содержание хлорофилла в листьях технической конопли на 28-е, 56-е и 98-е сут (см. рис. 1, Б). Достоверные различия в содержании хлорофилла в листьях ($p < 0,05$) были выявлены только на 28-е сут для всех температур. Максимальные значения на 56-е сут при всех температурных режимах, вероятно, обусловлены совпадением с фазой интенсивного роста и развития растения. Однако к концу эксперимента содержание хлорофилла во всех вариантах снизилось и при разных температурах достоверно не различалось ($p > 0,05$).

Анализ содержания общего ($S_{\text{общ.}}$) и органического ($S_{\text{орг.}}$) углерода в контрольной почве на 1-е сут показал, что показатели были стабильными и составили соответственно 3,82 и 3,03 % для К15, 3,98 и 3,26 % для К20 и 3,76 и 3,06 % для К30. На 98-е сут изменений в количестве общего и органического углерода в контрольной почве отмечено не было, как и влияния разных температурных режимов (соответственно 3,74 и 3,11 % для К15, 3,82 и 3,10 % для К20 и 3,93 и 3,13 % К30). В почве под технической коноплей на 1-е сут содержание $S_{\text{общ.}}$ и $S_{\text{орг.}}$ составило 3,55 и 2,96 % для П15, 3,63 и 2,89 % для П20 и 3,73 и 2,97 % для П30. На 98-е сут содержание $S_{\text{общ.}}$ и $S_{\text{орг.}}$ было равно 3,65 и 2,86 % для П15, 3,73 и 2,99 % для П20 и 3,83 и 3,02 % для П30. Эти значения в использованной модельной системе изменялись в пределах ошибки и достоверно не различались в почве под растениями или при воздействии разных температур ($p > 0,05$).

Углерод микробной биомассы ($S_{\text{мик.}}$) формируется за счет почвенных микроорганизмов, активно участвующих в процессах разложения и синтеза органических соединений, и представляет собой чувствительную к внешним воздействиям форму (50). $S_{\text{мик.}}$ служит ключевым показателем качества и здоровья почвы, используется для оценки динамики почвенного углерода, при изучении процессов секвестрации углерода в почве по отдельным пулам (51). Микробная биомасса тесно связана с рН, количеством и составом органического вещества почвы, ее структурой, влажностью, температурным режимом (52-54). Растения и их экссудаты стимулируют активность почвенных микроорганизмов (55, 56). В нашем опыте количественные различия микробной биомассы при одной и той же температуре инкубации образцов в контроле (почва без растений) и в опыте (почва под растениями технической конопли) не были статистически значимыми ($p > 0,05$) (рис. 2).

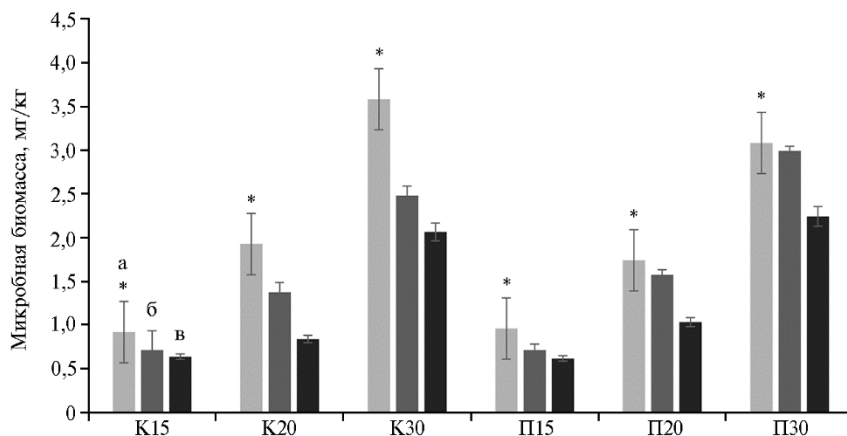


Рис. 2. Микробная биомасса почвы на 7-е сут (а), 28-е сут (б) и 98-е сут (в) в зависимости от температуры инкубации образцов в вегетационном опыте: варианты П15, П20, П30 — почва под растениями технической конопли *Cannabis sativa* L. сорта Надежда соответственно при 15 °С, 20 °С и 30 °С, варианты К15, К20, К30 — без растений (контроль) ($n = 27$, $M \pm SEM$; вегетационный опыт в оранжерее, г. Казань, 2023 год).

* Различия между микробной биомассой в зависимости от температурного режима статистически значимы при $p < 0,05$.

Повышение температуры (до 30 °С) приводило к увеличению микробной биомассы как в опыте, так и в контроле. При этом показатели в начале выращивания (7-е сут) и в опыте, и в контроле были выше, чем в остальные сроки (28-е и 98-е сут) (см. рис. 2) ($p < 0,05$). Так, на 7-е сут микробная биомасса в контрольных вариантах (К15, К20, К30) увеличивалась в

среднем соответственно на 36, 85 и 59 %, тогда как в почве под растениями технической конопли этот показатель в те же сроки был выше в среднем на 45 % (П15), 39 % (П20) и 20 % (П30). В литературе часто приводятся сведения об увеличении микробной биомассы при культивировании почвы с растениями в сравнении с почвой без растений (57-60), в то же время есть публикации, в которых сообщается об отсутствии такого увеличения или лишь кратковременных изменениях (61, 62). Следует, однако, отметить, что при том же количестве микробной биомассы дыхательная активность микроорганизмов значительно возросла в вариантах с растениями в сравнении с контрольными (без растений) (см. рис. в дополнительных материалах на сайте <http://www.agrobiology.ru>). Таким образом, в нашем случае растительные экссудаты стимулировали не увеличение биомассы почвенных микроорганизмов, а их активность.

Функциональная активность микроорганизмов может быть описана разными способами. Один из них — оценка способности микроорганизмов потреблять различные субстраты. Метод, основанный на использовании технологии Biolog EcoPlates™, позволяет выявить множество метаболических активностей микроорганизмов (63, 64). Мы применили Biolog EcoPlates™, чтобы проанализировать способность микробных сообществ аэробно разлагать 31 углеродсодержащий субстрат (65). В качестве функциональных характеристик микробного сообщества использовали усредненный показатель общей активности микроорганизмов, установленный на основании показателей AWCD, потребление отдельных видов субстратов, оцененное по окрашиванию определенных ячеек Biolog EcoPlates™, индексы альфа-разнообразия микробных сообществ (индекс Шеннона) и бета-разнообразия микробных сообществ, рассчитанного методом NMDS.

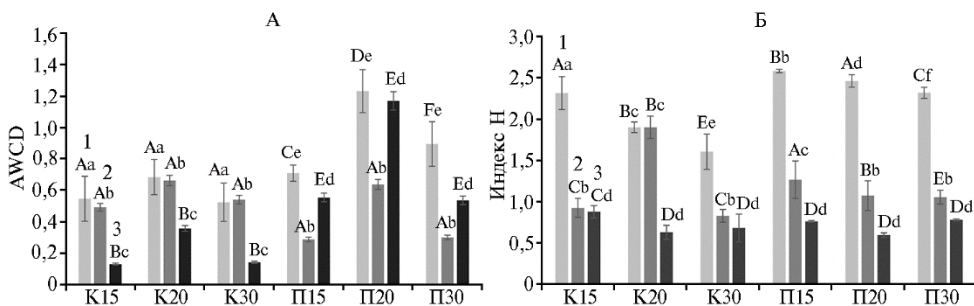


Рис. 3. Изменение потребления углеродсодержащих субстратов (AWCD, average well-color development; метод Biolog EcoPlates™) (А) и индекса функционального альфа-разнообразия Шеннона H (Б) на 7-е сут (1), 28-е сут (2) и 98-е сут (3) в зависимости от температуры инкубации образцов в вегетационном опыте: варианты П15, П20, П30 — почва под растениями технической конопли *Cannabis sativa* L. сорта Надежда соответственно при 15 °С, 20 °С и 30 °С, варианты К15, К20, К30 — без растений (контроль) ($n = 27$, $M \pm SEM$; вегетационный опыт в оранжерее, г. Казань, 2023 год).

Разными строчными буквами обозначены статистически значимые различия между вариантами контроля и почвы с растениями при одной и той же температуре инкубации при $p < 0,05$. Разными прописными буквами обозначены статистически значимые различия между показателями в вариантах контроля и почвы с растениями при разной температуре инкубации при $p < 0,05$.

На 7-е сут значения AWCD во всех вариантах почвы с растениями различались статистически значимо ($p < 0,05$) (рис. 3, А). Увеличение активности микроорганизмов на 7-е сут в вариантах П20 и П30, вероятно, связано со стимулирующим действием одновременно двух факторов — состава и количества секретируемых корневых экссудатов и повышения тем-

пературы, ускоряющего биохимические процессы (66, 67). Наблюдаемое на 28-е сут снижение метаболической активности в вариантах почвы без растений при 15 °С и 20 °С (на 98-е сут — снижение во всех вариантах без растения), а также в образцах с технической коноплей, вероятно, связано с фазой роста растений и характерными для микробиологических процессов синусоидными колебаниями, которые под воздействием растений и температуры происходили в вариантах несинхронно ($p > 0,05$) (68, 69).

Результаты оценки альфа-разнообразия микробных сообществ проб почв (см. рис. 3, Б) показали, что из всех вариантов наибольшим разнообразием выделялись сообщества на 7-е сут ($p < 0,05$). Возможно, рыхление и полив в начале эксперимента привели к активизации микроорганизмов (70). Несколько более высокое разнообразие в вариантах под растениями можно объяснить наличием микроорганизмов, привносимых растениями в почву из семени при прорастании (71). Наблюдаемое на 28-е сут (за исключением варианта К20, $p > 0,05$) и 98-е сут снижение микробного разнообразия, вероятно, связано со стабилизацией сообщества в результате его адаптации к условиям окружающей среды и возврату многих видов в неактивное состояние, хотя эти значения достоверно не различались ($p > 0,05$) (72, 73).

Анализ показателя SWCD позволил выявить субстраты, которым отдают предпочтение одни сообщества микроорганизмов, тогда как другие их не потребляют (см. рис. в дополнительных материалах на сайте <http://www.agrobiology.ru>). Так, показатель в контрольных вариантах (на 7-е, 28-е и 98-е сут) варьировался от 0,19 до 2,88 для К15, от 0,29 до 3,53 для К20, от 0,23 до 2,98 для К30; в вариантах с технической коноплей от 0,17 до 2,32 для П15, от 0,18 до 3,33 для П20 и от 0,16 до 2,28 для П30. При этом максимальные значения потребления субстрата (3,53) относились к D-ксилозе и были отмечены в варианте К20 (98-е сут), а минимальные (0,16) — к фенилэтиламину в образце П30 (98-е сут) ($p < 0,05$).

Установлено, что в контрольном варианте почвы при пониженной температуре (К15) микроорганизмы на протяжении всего эксперимента в основном потребляли D-ксилозу (максимум потребления на 28-е и 98-е сут), D-маннитол, L-аспарагин и L-аргинин. При этом тенденция потребления D-ксилозы оставалась постоянной и усиливалась с течением времени. Вероятно, эти субстраты были более предпочтительны в качестве источников углерода для микробных сообществ. В меньшем количестве потреблялась 2-гидроксibenзойная кислота, β-метил-D-глюкозид и α-кетомалонат. Для микробного сообщества в варианте К30 более предпочтительным субстратом также оказалась D-ксилоза (максимум потребления на 28-е и 98-е сут), а на 7-е сут — γ-гидроксимасляная кислота. Относительно низкими уровнями потребления характеризовались α-кетомасляная кислота, итаконовая кислота, метиловый эфир пировиноградной кислоты, фенилэтиламин, путресцин и 2-гидроксibenзойная кислота.

В варианте П15 отмечалась высокая скорость потребления D-ксилозы с максимумом на 98-е сут. Метиловый эфир пировиноградной кислоты в значительно большем количестве использовался на 28-е и 98-е сут, что, вероятно, связано с активной фазой роста растения. Кроме того, имело место заметное потребление L-аспарагина и N-ацетил-D-глюкозамина в течение всего эксперимента, тогда как утилизация D-целлюлозы и α-кетомалоната, наоборот, оказалась минимальной. Такое различие в потреблении субстратов на 7-е сут и на 28-е и 98-е сут указывает на то, что некоторые из них стали более востребованы микроорганизмами в течение эксперимента.

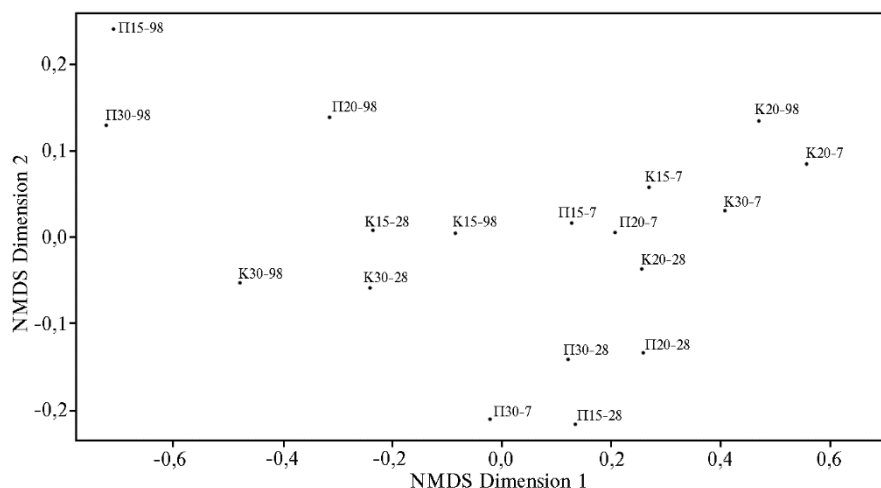


Рис. 4. Сходство и различие микробных сообществ по функциональным свойствам в зависимости от температуры инкубации образцов на 7-е, 28-е и 98-е сут вегетационного опыта: варианты П15, П20, П30 — почва под растениями технической конопли *Cannabis sativa* L. сорта Надежда соответственно при 15 °С, 20 °С и 30 °С, варианты К15, К20, К30 — без растений (контроль) ($n = 27$, $M \pm SEM$; вегетационный опыт в оранжерее, г. Казань, 2023 год). Анализ показателей SWCD выполнен методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS, nonmetric multidimensional scaling).

На заключительных этапах мы оценили, насколько сообщества микроорганизмов различались по вариантам в течение опыта, используя для этого метод NMDS (рис. 4). Точки в системе координат соответствуют сообществам микроорганизмов в разных образцах в определенные сроки эксперимента (если точки расположены близко друг к другу, сообщества имеют значительное сходство, если далеко друг от друга — сходство между такими сообществами невелико). Видно, что почвенные образцы, инкубированные при всех трех температурах и отобранные под растениями в конце эксперимента (П15-98, П20-98 и П30-98), образуют отдельную группу. Возможно, большее единообразие микробных сообществ в этом случае связано с длительным влиянием растений (вероятно, через экссудаты) на функциональные характеристики микробиоты почвы, тогда как неодинаковая температура не привела к различиям между сообществами. Точки, характеризующие сообщества на 7-е сут эксперимента (как в контроле, так и в почве с растениями), можно объединить в еще одну группу, но они расположены менее кучно. Сходства между всеми сообществами под растениями и контрольными вариантами (на 7-е и 28-е сут) обусловлены тем, что в эксперименте использована одна и та же почва, обладающая одним и тем же исходным микробным пулом и обработанная одинаковым образом. Таким образом, различий между почвами (в совокупности), отобранными на 7-е и 28-е сут при различных температурах инкубации, выявлено не было. Однако исключением стали образцы с растениями, отобранные на 98-е сут, что, вероятно, связано с накопительным эффектом при длительном выращивании растений, но не с температурой инкубации.

Полученные нами в этом пилотном исследовании результаты, рассматриваемые как предварительные, в целом подтвердили пригодность предложенной модельной системы для оценки параметров (рост растений, накопление и функциональная активность микробной биомассы в почве, содержание углерода в почве), значимых для разработки программ выращивания конопли как эффективного секвестратора CO₂. Также предложенная модельная система может быть полезна для получения новых данных о зако-

номерностях взаимного влияния растений, почвы и микроорганизмов в агро- и экосистемах. Эти исследования будут продолжены как на больших выборках, так и в полевых экспериментах с целью оценки воздействия других абиотических и биотических факторов на эффективность улавливания углекислого газа атмосферы фитомассой технической конопли — растения-суперпоглопителя CO₂.

Итак, в условиях модельного опыта мы показали, что на рост надземной и подземной части растений технической конопли за 98 сут более выраженное влияние оказала повышенная температура (30 °С, соответственно 64,57 и 25,27 см, $p < 0,05$). Минимальные значения зафиксированы для образцов при 20 °С (соответственно 36,70 и 14,36 см, $p < 0,05$). При оценке содержания хлорофилла в листьях растений на 28-е, 56-е и 98-е сут достоверные различия были выявлены только на 28-е сут для всех температур (15 °С, 20 °С, 30 °С). Максимальные значения (29 ед. SPAD) были установлены на 56-е сут при всех температурных режимах ($p > 0,05$). Выращивание технической конопли на почвах, где ранее эту культуру не возделывали, не привело к изменению микробной биомассы ($p > 0,05$), но с повышением температуры воздуха биомасса микроорганизмов увеличилась. В контрольных и в опытных вариантах на 7-е сут значения показателя были выше, чем в остальные сроки (соответственно в 2,9 и в 2,5 раза, $p < 0,05$). Метаболическая активность почвенных микробных сообществ (AWCD, average well-color development) зависела от наличия или отсутствия растений, особенно на 7-е сут: в их присутствии она была выше (0,7 для почвы с растением при 15 °С, 1,23 для почвы с растением при 20 °С и 0,89 для почвы с растением при 30 °С; $p < 0,05$). Результаты оценки альфа-разнообразия микробных сообществ почв (индекс Шеннона) показали, что из всех вариантов наибольшим разнообразием выделялись сообщества на 7-е сут ($p < 0,05$). Разнообразие потребляемых почвенными микроорганизмами углеродсодержащих субстратов (SWCD, substrate well color development) зависело и от времени от начала эксперимента, и от наличия растений, особенно в конце вегетации. Активнее всего микробным сообществом потреблялась D-ксилоза (3,53) в контрольном варианте при 20 °С (на 98-е сут), меньше всего — фенилэтиламин в образцах с растениями при 30 °С (на 98-е сут) ($p < 0,05$). Метод неметрического многомерного шкалирования (NMDS, non-metric multidimensional scaling) не выявил различий между почвами (контроль и почва с растениями) при разных температурных режимах на 7-е и 28-е сут, тогда как образцы под технической коноплей, отобранные на 98-е сут, различались. В этом случае выраженное влияние оказала длительность роста растений, но не температура. Содержание Собщ. и Сорг. достоверно не различалось под воздействием растений или при изменении температуры ($p > 0,05$).

*Кафедра прикладной экологии,
Институт экологии и природопользования,
Казанский (Приволжский) федеральный университет,
420008 Россия, г. Казань, ул. Кремлевская, 18,
e-mail: akhtjamovaalina07@gmail.com ✉, natasha-danilova91@mail.ru,
polinazwerewa@yandex.ru, gpolina33@yandex.ru,
Svetlana.Selivanovskaya@kpfu.ru*

*Поступила в редакцию
15 апреля 2024 года
Принята к публикации
1 июня 2024 года*

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2025, V. 60, № 1, pp. 110-124

TECHNICAL HEMP *Cannabis sativa* L. GROWTH AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF SOIL MICROBIOTA IN A MODEL CULTIVATION UNDER ELEVATED AIR TEMPERATURES

Department of Applied Ecology, Institute of environmental sciences, Kazan (Volga region) Federal University, 18, Kremlevskaja, Kazan, 420008 Russia, e-mail akhtjamovaalina07@gmail.com (✉ corresponding author), natasha-danilova91@mail.ru, polinazwerewa@yandex.ru, gpolina33@yandex.ru, Svetlana.Selivanovskaya@kpfu.ru

ORCID:

Kamalova A.R. orcid.org/0000-0002-7857-8756

Galitskaya P.Yu. orcid.org/0000-0002-5070-786X

Danilova N.V. orcid.org/0000-0001-8750-0929

Selivanovskaya S.Yu. orcid.org/0000-0001-6379-7166

Kuryntseva P.A. orcid.org/0000-0002-9274-7077

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Funded by the subsidy allocated to Kazan Federal University for the state assignment in the sphere of scientific activities, project № FZSM-2022-0003

Final revision received April 15, 2024

doi: 10.15389/agrobiol.2025.1.110eng

Accepted June 01, 2024

Abstract

Global climate change on Earth and the resulting ecological, economic, and social risks are linked to the accumulation of greenhouse gases in the atmosphere, particularly CO₂. The use of CO₂ super-absorbing plants is considered an effective method for reducing (sequestering) CO₂ levels in the air, with technical hemp (*Cannabis sativa* L.) recently attracting significant attention. This crop is characterized by rapid growth, resilience to environmental factors, low cultivation costs, and versatile biomass use as raw material for various industries. Currently, there are no programs or regulations in Russia for using technical hemp to sequester atmospheric CO₂. When developing such programs, it is essential to consider the ability of plants to alter the composition and functional activity of soil microbiota, which can, in turn, affect plant growth rates, soil fertility indicators, and CO₂ emissions from the soil cover. Additionally, it is important to determine whether the high efficiency of CO₂ sequestration in the plant-soil-microorganism ecosystem will persist under global temperature increases and how soil conditions and its microbial components will change. To address these objectives, we conducted a model experiment in a greenhouse setting to evaluate the impact of temperatures (15 °C is typical for the growing season in central Russia; 20 °C and 30 °C are elevated temperatures) on the growth of technical hemp and chlorophyll content, carbon accumulation in the soil beneath plants, biodiversity, and functional activity of soil microbiota. This included assessing microorganisms' ability to decompose carbon-containing substrates using Biolog EcoPlates™. All measurements, except for soil carbon content, morphometric characteristics of hemp plants, and chlorophyll content, were carried out dynamically on 7th, 28th, 56th, and 98th days (average duration of the growing season in central Russia). Soil carbon content was determined on 1st and 98th days; chlorophyll content on 28th, 56th, and 98th days; and morphometric measurements were made on 98th day (end of the experiment). The research was conducted from March 14 to June 19 in a greenhouse at Kazan Federal University in 2023. The results showed that technical hemp exhibited maximum growth for both aboveground and underground parts at 30 °C, with plant height reaching 64.57 cm and root length 25.27 cm. In comparison to 20 °C where minimum values were observed (36.70 cm and 14.36 cm, respectively) growth at 30 °C was 76 % higher ($p < 0.05$). Chlorophyll content in hemp leaves varied with time and temperature; significant differences in chlorophyll content ($p < 0.05$) were found on 28th day for all temperatures, with maximum values observed only on 56th day of the experiment. By the end of the experiment, chlorophyll levels decreased across all variants without statistically significant differences ($p > 0.05$). At the same temperature, samples with soil without hemp did not significantly differ from those with hemp concerning soil microbial biomass: at 15 °C, values were respectively 0.92-0.64 mg/kg and 0.96-0.62 mg/kg; at 20 °C 1.92-0.84 mg/kg and 1.74-1.03 mg/kg; at 30 °C 3.58-2.06 mg/kg and 3.08-2.24 mg/kg ($p > 0.05$). Increased temperatures led to higher microbial biomass both in the absence and presence of plants (3.58 mg/kg and 3.08 mg/kg on 7th day, respectively; $p < 0.05$). Functional activity of microorganisms was assessed based on average consumption of 31 substrates (AWCD, average well-color development) on 28th day for samples without plants (0.49; 0.66; 0.54) and with plants (0.29; 0.64; 0.30), as well as on 98th day for samples without plants (0.13; 0.36; 0.14) and with plants (0.55; 1.17; 0.54), which did not show significant differences ($p > 0.05$). However, on 7th day an increase in microbial activity was noted in samples with plants, especially at temperatures of 20 °C and 30 °C (1.23; 0.89; $p < 0.05$). Similar patterns on 7th day were established when assessing the alpha diversity (Shannon index) of soil microbial communities: the highest diversity was noted at 15 °C, 20 °C, and 30 °C both in samples without plants (2.31; 1.90; and 1.60) and with plants (2.58; 2.46; and 2.32; $p < 0.05$). The most sought-after carbon-containing substrate for the microbial communities (SWCD, substrate well-color development) in control samples was D-xylulose, particularly at 20 °C (1.89-3.53; $p < 0.05$), with its consumption increasing throughout the experiment. The results of comparison of beta diversity of the soil bacterial community (based on SWCD) using the NMDS (non-metric multidimensional scaling) method showed no differences between soils (without and with plants) incubated at different temperatures and sampled on the 7th and 28th days. Samples incubated under plants at all three temperatures on 98th day formed a separate group, indicating greater uniformity in microbial communities. The contents of total organic carbon (TOC) and soil organic carbon (SOC)

in the soil remained within error margins and did not depend on the presence of plants or temperature ($p > 0.05$). Thus, it has been shown that in hemp, with an increase in temperature during the growing season, the length of the above-ground and underground parts of the plant increases, which leads to an increase in the efficiency of atmospheric carbon sequestration. The amount of microbial biomass in the soil changes, and the metabolic activity of microorganisms increases already on the 7th day of the experiment. The presented model system can be used to assess the efficiency of sequestration and the state of functional groups of the soil microbial community when developing programs for growing industrial hemp (*C. sativa* L.) as a superabsorbent plant, including at elevated temperatures, when it is important to maintain the diversity of soil microbial community.

Keywords: sequestration, carbon superabsorbent plants, microbial biomass, technical hemp, carbon substrates, microbial functional activity.

REFERENCES

1. Abbass K., Qasim M.Z., Song H., Murshed M., Mahmood H., Younis I. A review of the global climate change impacts, adaptation, and sustainable mitigation measures. *Environmental Science and Pollution Research*, 2022, 29(28): 42539-42559 (doi: 10.1007/s11356-022-19718-6).
2. Han J., Tan Z., Chen M., Zhao L., Yang L., Chen S. Carbon footprint research based on input–output model — a global scientometric visualization analysis. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2022, 19(18): 11343 (doi: 10.3390/ijerph191811343).
3. Stips A., MacIas D., Coughlan C., Garcia-Gorriz E., Liang X.S. On the causal structure between CO₂ and global temperature. *Scientific Reports*, 2016, 6: 21691 (doi: 10.1038/srep21691).
4. Devi A.S., Singh K.S. Carbon storage and sequestration potential in aboveground biomass of bamboos in North East India. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 837 (doi: 10.1038/s41598-020-80887-w).
5. McCalmont J.P., Hastings A., McNamara N.P., Richter G.M., Robson P., Donnison I.S., Clifton-Brown J. Environmental costs and benefits of growing Miscanthus for bioenergy in the UK. *GCB Bioenergy*, 2017, 9(3): 489-507 (doi: 10.1111/gcbb.12294).
6. Bai J., Luo L., Li A., Lai X., Zhang X., Yu Y., Wang H., Wu N., Zhang L. Effects of biofuel crop switchgrass (*Ranicum virgatum*) cultivation on soil carbon sequestration and greenhouse gas emissions: a review. *Life*, 2022, 12: 2105 (doi: 10.3390/life12122105).
7. Hourfane S., Mechqoq H., Bekkali A.Y., Rocha J.M., El Aouad N. A comprehensive review on *Cannabis sativa* ethnobotany, phytochemistry, molecular docking and biological activities. *Plants*, 2023, 12(6): 1245 (doi: 10.3390/plants12061245).
8. Shen Z., Tiruta-Barna L., Hamelin L. From hemp grown on carbon-vulnerable lands to long-lasting bio-based products: Uncovering trade-offs between overall environmental impacts, sequestration in soil, and dynamic influences on global temperature. *Science of the Total Environment*, 2022, 846: 157331 (doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.157331).
9. Parvez A.M., Lewis J.D., Afzal M.T. Potential of industrial hemp (*Cannabis sativa* L.) for bioenergy production in Canada: status, challenges and outlook. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2021, 141: 110784 (doi: 10.1016/j.rser.2021.110784).
10. Ahmed A.T.M.F., Islam M.Z., Mahmud M.S., Sarker M.E., Islam M.R. Hemp as a potential raw material toward a sustainable world: A review. *Heliyon*, 2022, 8(1): e08753 (doi: 10.1016/j.heliyon.2022.e08753).
11. Rehman M., Fahad S., Du G., Cheng X., Yang Y., Tang K., Liu L., Liu F.H., Deng G. Evaluation of hemp (*Cannabis sativa* L.) as an industrial crop: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, 28(13): 1-12 (doi: 10.1007/s11356-021-16264-5).
12. Madden S.M., Ryan A., Walsh P. A systems thinking approach investigating the estimated environmental and economic benefits and limitations of industrial hemp cultivation in Ireland from 2017-2021. *Sustainability (Switzerland)*, 2022, 14: 4159 (doi: 10.3390/su14074159).
13. Scalabrin E., Radaelli M., Capodaglio G., Pierobon M., Vecchio S. Del, Buffa G. Hemp cultivation opportunities for marginal lands development. *PLoS ONE*, 2024, 19(3): e0299981 (doi: 10.1371/journal.pone.0299981).
14. Rivas-Aybar D., John M., Biswas W. Environmental life cycle assessment of a novel hemp-based building material. *Materials*, 2023, 16: 7208 (doi: 10.3390/ma16227208).
15. Schluttenhofer C., Yuan L. Challenges towards revitalizing hemp: a multifaceted crop. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(11): 917-929 (doi: 10.1016/j.tplants.2017.08.004).
16. Odiaka A.E., Obuzor G.U., Oyediji A.O., Gondwe M., Hosu Y.S. The medicinal natural products of *Cannabis sativa* Linn.: a review. *Molecules Journal*, 2022, 27(5): 1689 (doi: 10.3390/molecules27051689).
17. Cerino P., Buonerba C., Cannazza G., D’Auria J., Ottoni E., Fulgione A., Di Stasio A., Pierri B., Gallo A. A review of hemp as food and nutritional supplement. *Cannabis and cannabinoid research*, 2021, 6(1): 19-27 (doi: 10.1089/can.2020.0001).
18. Crini G., Lichtfouse E., Chanet G., Morin-Crini N. Applications of hemp in textiles, paper industry, insulation and building materials, horticulture, animal nutrition, food and beverages,

- nutraceuticals, cosmetics and hygiene, medicine, agrochemistry, energy production and environment: a review. *Environmental Chemistry Letters*, 2020, 18(5): 1451-1476 (doi: 10.1007/s10311-020-01029-2).
19. Vosper J. The role of industrial hemp in carbon farming. *GoodEarth Resources PTY LTD*, 2011: 1-6.
 20. Krasutskiy B.V. *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2018, 4(3): 57-68 (doi: 10.21684/2411-7927-2018-4-3-57-68) (in Russ.).
 21. Heinze J., Gensch S., Weber E., Joshi J. Soil temperature modifies effects of soil biota on plant growth. *Journal of Plant Ecology*, 2016, 1-14 (doi: 10.1093/jpe/rtw097).
 22. Nishar A., Bader M.K.F., O'Gorman E.J., Deng J., Breen B., Leuzinger S. Temperature effects on biomass and regeneration of vegetation in a geothermal area. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 249 (doi: 10.3389/fpls.2017.00249).
 23. Luo Y., Sherry R., Zhou X., Wan S. Terrestrial carbon-cycle feedback to climate warming: experimental evidence on plant regulation and impacts of biofuel feedstock harvest. *GCB Bioenergy*, 2009, 1(1): 62-74 (doi: 10.1111/j.1757-1707.2008.01005.x).
 24. Nazir N., Kamili A.N., Zargar M.Y., Khan I., Shah D., Parray J.A., Tyub S. Effect of root exudates on rhizosphere soil microbial communities. *Journal of Research & Development*, 2016, 16: 88-95.
 25. Berendsen R.L., Pieterse C.M.J., Bakker P.A.H.M. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(8): 478-486 (doi: 10.1016/j.tplants.2012.04.001).
 26. Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers J.M. The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Reviews*, 2013, 37(5): 634-63 (doi: 10.1111/1574-6976.12028).
 27. Sanon A., Andrianjaka Z.N., Prin Y., Bally R., Thioulouse J., Comte G., Duponnois R. Rhizosphere microbiota interferes with plant-plant interactions. *Plant and Soil*, 2009, 321: 259-278 (doi: 10.1007/s11104-009-0010-5).
 28. Chiamonte J.B., Mendes L.W., Mendes R. Rhizosphere microbiome and soil-borne diseases In: *Rhizosphere biology: interactions between microbes and plants*. V.V.S.R. Gupta, A.K. Sharma (eds.). Uttarakhand, India, 2021: 155-168 (doi: 10.1007/978-981-15-6125-2_7).
 29. Li Y.Z., Bao X.L., Tang S.X., Xiao K.Q., Ge C.J., Xie H.T., He H.B., Mueller C.W., Liang C. Toward soil carbon storage: the influence of parent material and vegetation on profile-scale microbial community structure and necromass accumulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 193: 109399 (doi: 10.1016/j.soilbio.2024.109399).
 30. Garcia Arredondo M., Fang Y., Jones M., Yabusaki S., Cardon Z., Keiluweit M. Resolving dynamic mineral-organic interactions in the rhizosphere by combining in-situ microsensors with plant-soil reactive transport modeling. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, 184: 109097 (doi: 10.1016/j.soilbio.2023.109097).
 31. Kuht J., Eremeev V., Talgre L., Loit E., Mäeorg E., Margus K., Runno-Paurson E., Madsen H., Luik A. Soil microbial activity in different cropping systems under long-term crop rotation. *Agriculture (Switzerland)*, 2022, 12(4): 532 (doi: 10.3390/agriculture12040532).
 32. Odlare M., Arthursen V., Pell M., Svensson K., Nehrenheim E., Abubaker J. Land application of organic waste — effects on the soil ecosystem. *Applied Energy*, 2011, 88(6): 2210-2218 (doi: 10.1016/j.apenergy.2010.12.043).
 33. Odlare M., Pell M., Svensson K. Changes in soil chemical and microbiological properties during 4 years of application of various organic residues. *Waste Management*, 2008, 28(7): 1246-1253 (doi: 10.1016/j.wasman.2007.06.005).
 34. Lugtenberg B. *Principles of plant-microbe interactions: microbes for sustainable agriculture*. Leiden, The Netherlands, 2015.
 35. Wutzler T., Reichstein M. Priming and substrate quality interactions in soil organic matter models. *Biogeosciences*, 2013, 10(3): 2089-2103 (doi: 10.5194/bg-10-2089-2013).
 36. Pantigoso H.A., Newberger D., Vivanco J.M. The rhizosphere microbiome: Plant—microbial interactions for resource acquisition. *Journal of Applied Microbiology*, 2022, 133(5): 2864-2876 (doi: 10.1111/jam.15686).
 37. Shree B., Jayakrishnan U., Bhushan S. Impact of key parameters involved with plant-microbe interaction in context to global climate change. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 1008451 (doi: 10.3389/fmicb.2022.1008451).
 38. Fang K., Kou Y.P., Tang N., Liu J., Zhang X.Y., He H.L., Xia R.X., Zhao W.Q., Li D.D., Liu Q. Differential responses of soil bacteria, fungi and protists to root exudates and temperature. *Microbiology Research*, 2024, 286: 127829 (doi: 10.1016/j.micres.2024.127829).
 39. *GOST ISO 10694:2024 Kachestvo pochvy. Opredelenie soderzhaniya organicheskogo i obshchego ugleroda posle sukhogo szhiganiya (elementnyy analiz)* [GOST ISO 10694:2024 Soil quality. Determination of organic and total carbon content after dry combustion (elemental analysis)]. Moscow, 2024 (in Russ.).
 40. Sun Z. C., Li G. T., Zhang C. L., Wang Z. M., Lin Q. M., Zhao X-R. Contrasting resilience of soil microbial biomass, microbial diversity and ammonification enzymes under three applied soil fumigants. *Journal of Integrative Agriculture*, 2020, 19(10): 2561-2570 (doi: 10.1016/S2095-

- 3119(20)63201-4).
41. ISO 14240-1:1997 *Soil quality — Determination of soil microbial biomass. Part 1: Substrate-induced respiration method*.
 42. Rutgers M., Wouterse M., Drost S.M., Breure A.M., Mulder C., Stone D., Creamer R.E., Winding A., Bloem J. Monitoring soil bacteria with community-level physiological profiles using Biolog™ ECO-plates in the Netherlands and Europe. *Applied Soil Ecology*, 2016, 97: 23-35 (doi: 10.1016/j.apsoil.2015.06.007).
 43. Zak J., Willig M., Moorhead D., Wildman H. Functional diversity of microbial communities: A quantitative approach. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26(9): 1101-1108 (doi: 10.1016/0038-0717(94)90131-7).
 44. Cheng C., Zhao D., Lv D., Shuang L., Du G. Comparative study on microbial community structure across orchard soil, cropland soil, and unused soil. *Soil and Water Research*, 2017, 12(4): 237-245 (doi: 10.17221/177/2016-SWR).
 45. Gomez E., Ferreras L., Toresani S. Soil bacterial functional diversity as influenced by organic amendment application. *Bioresource Technology*, 2006, 97: 1484-1489 (doi: 10.1016/j.biortech.2005.06.021).
 46. McCune B., Grace J.B., Urban D.L. *Analysis of ecological communities. MjM Software Design*, Oregon, 2002.
 47. Kruskal J.B., Wish M. *Multidimensional scaling and other structure search methods*. Sage, 1978.
 48. Islamgulov D.R., Bikbaeva G.G. Biologicheskie osobennosti konopli posevnoy. *Rossiyskiy elektronnyy nauchnyy zhurnal*, 2021, 3(41): 48-56 (doi: 10.31563/2308-9644-2021-41-3-48-56) (in Russ.).
 49. Baker N.R. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 89-113 (doi: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759).
 50. Shi W., Gao D., Zhang Z., Wang H., Hagedorn F., Ding J., Zhao C. Exploring global data sets to detect changes in soil microbial carbon and nitrogen over three decades. *Earth's Future*, 2024, 12: e2024EF004733 (doi: 10.1029/2024EF004733).
 51. Schmidt M.W.I., Reichstein M., Carvalhais N., Ciais P., Jiang L., Viatkin K., Vargas R., Yigini Y., Omuto C., Malik A.A. Microbial carbon use efficiency promotes global soil carbon storage. *Nature*, 2023, 618(7967): 1-5 (doi: 10.1038/s41586-023-06042-3).
 52. Prikhod'ko V.E., Sizemskaya M.L. *Pochvovedenie*, 2015, 8: 974-983 (doi: 10.7868/s0032180x15080043) (in Russ.).
 53. Sushko S.V., Anan'eva N.D., Ivashchenko K.V., Vasenev V.I., Sarzhanov D.A. *Agrofizika*, 2016, 4: 17-23 (in Russ.).
 54. Muraskienė M., Aleinikovienė J., Skuodienė R., Tomchuk D., Armolaitis K. Soil respiration and microbial biomass peculiarities as influenced by different land use intensity. *Zemdirbyste*, 2020, 107(1): 3-10 (doi: 10.13080/z-a.2020.107.001).
 55. De Deyn G.B., Cornelissen J.H.C., Bardgett R.D. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 2008, 11(5): 516-531 (doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01164.x).
 56. Blagodatskaya E.V., Semenov M.V. *Aktivnost' i biomassa pochvennykh mikroorganizmov v izmenyayushchikhsya usloviyakh okruzhayushchey sredy* [Activity and biomass of soil microorganisms under changing environmental conditions]. Moscow, 2016 (in Russ.).
 57. Dornbush M.E. Grasses, litter, and their interaction affect microbial biomass and soil enzyme activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(9): 2241-2249 (doi: 10.1016/j.soilbio.2007.03.018).
 58. Ajayi O.O., Dianda M. Plants and their microbes. In: *Symbiosis in nature*. E. Rigobelo (ed.). IntechOpen, London, UK, 2023 (doi: 10.5772/intechopen.109917).
 59. Chauhan P., Sharma N., Tapwal A., Kumar A., Verma G.S., Meena M., Seth C.S., Swapnil P. Soil microbiome: diversity, benefits and interactions with plants. *Sustainability (Switzerland)*, 2023, 15: 14643 (doi: 10.3390/su151914643).
 60. Yadav R. H. Soil-plant-microbial interactions for soil fertility management and sustainable agriculture. *Microbes in Land Use Change Management*, 2021, 341-362 (doi: 10.1016/B978-0-12-824448-7.00019-X).
 61. Xue R., Shen Y., Marschner P. Soil water content during and after plant growth influence nutrient availability and microbial biomass. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2017, 17(3): 702-715 (doi: 10.4067/S0718-95162017000300012).
 62. Rabary B., Sall S., Letourmy P., Husson O., Ralambofetra E., Moussa N., Chotte J.L. Effects of living mulches or residue amendments on soil microbial properties in direct seeded cropping systems of Madagascar. *Applied Soil Ecology*, 2008, 39(2): 236-243 (doi: 10.1016/j.apsoil.2007.12.012).
 63. Liu B., Li Y., Zhang X., Wang J., Gao M. Effects of chlortetracycline on soil microbial communities: Comparisons of enzyme activities to the functional diversity via Biolog EcoPlates™. *European Journal of Soil Biology*, 2015, 68: 69-76 (doi: 10.1016/j.ejsobi.2015.01.002).
 64. Garland J.L., Mills A.L. Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level sole-carbon-source utilization. *Applied and*

- Environmental Microbiology*, 1991, 57(8): 2351-2359 (doi: 10.1128/AEM.57.8.2351-2359.1991).
65. Rutgers M., Wouterse M., Drost S.M., Breure A.M., Mulder C., Stone D., Creamer R.E., Winding A., Bloem J. Monitoring soil bacteria with community-level physiological profiles using BiologTM ECO-plates in the Netherlands and Europe. *Applied Soil Ecology*, 2016, 97: 23-35 (doi: 10.1016/j.apsoil.2015.06.007).
 66. Bengtson P., Barker J., Grayston S.J. Evidence of a strong coupling between root exudation, C and N availability, and stimulated SOM decomposition caused by rhizosphere priming effects. *Ecology and Evolution*, 2012, 2(8): 1843-1852 (doi: 10.1002/ece3.311).
 67. Yin H., Li Y., Xiao J., Xu Z., Cheng X., Liu Q. Enhanced root exudation stimulates soil nitrogen transformations in a subalpine coniferous forest under experimental warming. *Global Change Biology*, 2013, 19(7): 2158-2167 (doi: 10.1111/gcb.12161).
 68. Fahad S., Hasanuzzaman M., Alam M., Ullah H., Saeed M., Ali I., Muhammad K. Plant-microbes interactions and functions in changing climate In: *Environment, climate, plant and vegetation growth*. S. Fahad et al. (eds.). Springer, 2020: 397-419 (doi: 10.1007/978-3-030-49732-3_16).
 69. Tyagi S., Plants A., Singh R. Effect of climate change on plant-microbe interaction: an overview. *European Journal of Molecular Biotechnology*, 2014, 5(3): 149-156 (doi: 10.13187/ejmb.2014.5.149).
 70. Markovskaya G.K., Chugunova O.A. *Izvestiya Samarskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii*, 2008, 3(4): 22-27 (in Russ.).
 71. Galieva G.Sh., Galitskaya P.Yu., Selivanovskaya S.Yu. *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta*, 2023, 165(2): 231-262 (doi: 10.26907/2542-064X.2023.2.231-262) (in Russ.).
 72. Tardy V., Mathieu O., L'Hyvque J., Terrat S., Chabbi A., Lemanceau P., Ranjard L., Maron P.A. Stability of soil microbial structure and activity depends on microbial diversity. *Environmental Microbiology Reports*, 2014, 6(2): 173-183 (doi: 10.1111/1758-2229.12126).
 73. Shilova A.V. *Filogeneticheskoe raznoobrazie i gidroliticheskiy potentsial bakterial'nogo soobshchestva sodovogo shlamokhranilishcha. Avtoreferat kandidatskoy dissertatsii* [Phylogenetic diversity and hydrolytic potential of the bacterial community of a soda sludge storage facility. PhD Thesis]. Perm', 2021 (in Russ.).