



Ризосферный бактериобиом и продукция томатов при внесении минеральных удобрений в условиях открытого грунта на юге Западной Сибири

© 2025 Н. Б. Наумова ¹, Т. В. Нечаева ¹, О. А. Батурина ², А. А. Кирпиков¹, О. А. Савенков ¹,
М. Р. Кабилов ²

¹ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, проспект Академика Лаврентьева, 8/2,
г. Новосибирск, 630090, Россия. E-mail: naumova.issa-siberia@mail.ru

²ФГБУН Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН, проспект Академика
Лаврентьева, 8, г. Новосибирск, 630090, Россия

Цель исследования. Изучение влияния внесения минеральных удобрений на продукционные показатели томата и биоразнообразие микробиома его ризосферы на фоне градиента почвенно-экологических условий, сформированного четырьмя опытными участками, расположенными в лесостепной зоне Западной Сибири.

Место и время проведения. Микрополевые опыты по выращиванию томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.) сорта Зырянка проведены на четырёх участках с агросерыми почвами в Новосибирской области в 2021 году. Опыты включали два варианта в трёхкратной повторности: без удобрений (Контроль) и с внесением полного минерального удобрения в дозе, эквивалентной N60P60K60. Географические координаты месторасположения опытных участков варьировали в пределах от 55°15'40" до 54°47'09" с.ш. и от 83°31'42" до 82°37'56" в.д.

Методы. В данной работе вместо традиционного временного градиента (3–4 года проведения опыта на одном участке), используемого для учёта влияния разных погодных условий, с этой же целью применили пространственный градиент, позволивший дополнительно оценить влияние варьирования свойств почв на опытных участках. Отобранные до закладки и по окончании опыта почвенные образцы проанализировали на содержание органического вещества, нитратного азота, легкоподвижного фосфора, обменных калия, кальция и магния, а также определили кислотность почвы ($pH_{вод}$). В ходе опыта автоматически регистрировали температуру воздуха и почвы. Во время уборки урожая томата учитывали количество и массу плодов на каждой делянке, надземную и подземную фитомассу. Состав и структуру бактериобиома почвы ризосферы томата оценивали с помощью 16S-метабаркодинга. Для статистической обработки полученных данных применили анализ дисперсии, главных компонент и двухблоковой множественной регрессии методом частных наименьших квадратов, для чего использовали пакеты программ Statistica v.13.1 и PAST 4.16.

Основные результаты. Всего в почве ризосферы томата выявлено 7935 операционных таксономических единиц, подавляющее число которых (45% видового богатства бактерий) представляли тип *Pseudomonadota*. По относительному обилию последовательностей безусловным доминантом был тип *Actinomycetota* ($\geq 33\%$). Другими крупными (относительное обилие $>10\%$) доминантами были *Pseudomonadota*, *Bacillota* и *Acidobacteriota*. Внесение удобрений на 15% повысило обилие *Actinomycetota*. Среди доминантных родов некоторые (*Pseudarthrobacter*, *Streptomyces*) увеличили обилие в 2,3 раза, а другие роды (относящиеся к *Acidobacteria*_Gp6, *Hyphomicrobiales*, *Mucosoccales* и *Iamiaeae*), наоборот, при внесении NPK уменьшили свое относительное обилие. Всего из 880 выявленных родов у 252 относительное обилие изменилось под влиянием внесения NPK, но за исключением шести доминантных родов, они были минорными или редкими. Удобрения немного, но статистически значимо снизили величину индексов α -биоразнообразия Шеннона и Симпсона, несколько повысив индексы доминирования Бергера-Паркера и D-Симпсона. Последние имели тенденцию к положительной корреляции с продукционными характеристиками растений томата, а индексы Шеннона, Симпсона – с почвенными свойствами. В среднем по всем опытным участкам, то есть на фоне заметного варьирования почвенных свойств, внесение минеральных удобрений увеличило продукционные показатели томата (количество и массу плодов, надземную и подземную фитомассу); при этом статистически значимой корреляции между этими показателями и свойствами почвы перед началом опыта не выявлено.

Заключение. Бактериобиом ризосферы является динамичным и варьирует под действием различных факторов, в том числе внесения минеральных удобрений. Это свидетельствует о возможности целенаправленной модификации бактериобиома ризосферы в частности и агромикробиома в целом в более благоприятную сторону для роста и развития растений. С потеплением климата и удлинением безморозного периода на юге Западной Сибири, мелко- и среднемасштабное производство томатов в открытом грунте выглядит перспективным даже при использовании небольших доз минеральных удобрений. Понимание и учёт влияния удобрений и их доз на агромикробиом и продукционные особенности

сельскохозяйственных культур в современных условиях будут способствовать поддержанию здоровья почвы и растений, а, следовательно, и повышению качества растительной продукции.

Ключевые слова: агросерая почва; минеральные удобрения; томат; 16S-метабаркодинг; почвенно-экологические условия.

Цитирование: Наумова Н.Б., Нечаева Т.В., Батурина О.А., Кирпиков А.А., Савенков О.А., Кабилов М.Р. Ризосферный бактериобиом и продукция томатов при внесении минеральных удобрений в условиях открытого грунта на юге Западной Сибири // Почвы и окружающая среда. 2025. Том 8. № 3. e336. DOI: [10.31251/pos.v8i3.336](https://doi.org/10.31251/pos.v8i3.336)

ВВЕДЕНИЕ

Численность мирового населения по прогнозам вырастет к 2030 г. до 8,5 млрд человек (United Nations..., 2023), что обусловит необходимость повышения производства растениеводческой продукции. Последнее нельзя достичь без расширения ассортимента удобрений и поиска оптимальных их доз. Применение минеральных удобрений в настоящее время обеспечивает более половины продовольствия на планете. Хотя разрабатываются новые виды удобрений, обеспечивающие замедленное или контролируемое высвобождение питательных элементов, применяются специальные штаммы/консорциумы микроорганизмов, способствующие улучшению минерального питания растений, комбинируются различные минеральные, органические и микробные агенты в комплексных препаратах, используются почвоулучшители (Shanmugavel et al., 2023), рынок минеральных удобрений, в целом, будет расти (International Fertilizer Association (IFA)..., 2023) и применение традиционных форм минеральных удобрений в кратко- и среднесрочной перспективе будет увеличиваться. Это особенно актуально и перспективно в нашей стране, являющейся крупнейшим производителем минеральных удобрений и обладающей большой площадью сельскохозяйственных угодий. Несмотря на то, что площадь пахотных земель отнюдь не является лимитирующим фактором продовольственной безопасности страны, качество почвы имеет важное значение.

Ключевым агентом и компонентом, обеспечивающим качество и здоровье почвы, является микробиота (Berendsen et al., 2012; Araújo et al., 2025). Почвенный и растительный микробиом играет огромную роль в поглощении растениями питательных элементов из почвы, устойчивости сельскохозяйственных культур к заболеваниям и стрессам. Поэтому в контексте изменения климата, с одной стороны, и относительной доступности экологических геномных технологий (баркодинга, метабаркодинга), с другой стороны, нельзя переоценить важность каталогизации почвенного, ризосферного и эндогенного микробиома сельскохозяйственных растений, его временной/фенологической динамики и изменения при разных агрономических приемах. В настоящее время метабаркодинг широко используют для оценки биоразнообразия в микробиомах (Hassan et al., 2022). Метод основан на амплификации различных фрагментов генома и высокопроизводительном секвенировании полученных ампликонов, которые соответствуют определенным маркерам (ДНК-баркодам) и получены с тотальной геномной ДНК, выделенной из исследуемых образцов (микробиомов). Для изучения таксономического разнообразия прокариот анализируют ген 16S рРНК, в случае грибов маркером выступает ITS, для микроводорослей это ген 18S рРНК и т.д. Метабаркодинг широко используют как в экологических работах по анализу болот, почв, водоемов и рек, воздуха (Семенов, 2019; Уманская и др., 2023; Pawlowski et al., 2022), так и при изучении микробиомов, ассоциированных с макроорганизмами, в том числе, растениями (Rai et al., 2022). Сегодня не вызывает сомнения, что информация о составе, структуре и ключевых компонентах микробиома в зоне влияния корней растений важна для повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к стрессам (Singh et al., 2023), патогенам (Chen et al., 2023), изменению климата (Raza, Bebbber, 2022), для модификации микробиома ризосферы (Afridi et al., 2022), выявления роли редких компонентов микробиоты в продуцировании агроактивных метаболитов (Oyedoh et al., 2023) и других аспектов; однако такого рода исследования в настоящее время еще находятся на начальных стадиях.

Знания об изменении агромикробиома при внесении в почву удобрений позволят оценить потенциал направленной модификации естественного почвенного/ризосферного/эндофитного микробиома с целью снижения присутствия патогенов и повышения полезных микроорганизмов путем варьирования состава и доз удобрений и/или пространственно-временной диверсификации культур (покровные культуры, севообороты).

Томат является одной из основных овощных культур в мире, в том числе и в России. Ежегодное производство томатов всеми типами хозяйств нашей страны составляет около трех миллионов тонн: по данным Международной сельскохозяйственной и продовольственной организации ООН (FAOSTAT ..., 2024) в 2023 г. Россия вырастила 2,7 млн тонн томатов, заняв двенадцатое место в мире, после стран

с более теплым климатом (Китай, Индии, Турции, США, Египта, Италии, Мексики, Бразилии, Испании, Нигерии и Ирана).

В последние годы возрос интерес к томату как основе для разработки новых функциональных продуктов питания. Для этого особенно важно сбалансированное обеспечение растений томата питательными элементами, что можно осуществить путем внесения минеральных удобрений. Так, ранее в микрополевом опыте в пределах одного участка показано, что внесение минеральных удобрений (NPK) привело к изменению бактериобиома и микобиома корней и ризосферы томата (Naumova et al., 2022). В данной статье приведены результаты микрополевого опыта, проведенного по одинаковой схеме на четырех участках с агросерыми почвами в лесостепной зоне Западной Сибири, с целью изучения влияния почвенно-экологических условий и действия минеральных удобрений на продукционные показатели томата и состав бактериобиома его ризосферы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспериментальные участки. Микрополевым опытом провели в 2021 г. на четырех участках (далее обозначенных У-1, У-2, У-3 и У-4) в различных административных районах Новосибирской области в лесостепной зоне Западной Сибири: У-1 – 55.091594° с.ш., 83.020692° в.д., У-2 – 54.965379° с.ш., 83.219413° в.д.; У-3 – 54.982721° с.ш., 82.379481° в.д.; У-4 – 55.260964° с.ш., 83.528411 в.д. Почвы – агросерые среднесуглинистые (Классификация..., 2004), длительное время (30 лет и более) находящиеся в сельскохозяйственном использовании и по своим свойствам (табл. 1), в целом, благоприятные для выращивания овощных культур. Проведение опыта на участках с исходно различающимися почвенными свойствами позволяет установить не только действие внесения минеральных удобрений на продукцию томата и состав микробиома его корневой зоны, но и распространить полученный результат на другие почвы со свойствами в пределах изученного в опыте диапазона.

Таблица 1

Свойства почв опытных участков до начала опыта (среднее ± стандартное отклонение)

Показатель	Опытный участок			
	У-1	У-2	У-3	У-4
pH _{вод}	7,2 ± 0,2 b*	7,5 ± 0,1 c	8,0 ± 0,1 d	6,8 ± 0,1 a
C _{орг} , %	4,1 ± 0,1 a	9,3 ± 1,7 c	11,2 ± 0,2 c	7,4 ± 0,1 b
C _{неорг} , %	0,2 ± 0,0 a	0,5 ± 0,0 a	1,7 ± 0,6 b	0,3 ± 0,0 a
NO ₃ , мг/кг	452 ± 80 b	429 ± 40 b	243 ± 35 a	239 ± 13 a
P ₂ O ₅ , мг/кг	8,0 ± 1,6 bc	15,8 ± 9,9 c	34,8 ± 2,7 d	1,1 ± 0,1 ab
K, мг/100 г	22 ± 1 b	18 ± 3 a	19 ± 1 ab	28 ± 1 c
Ca, мг/100 г	336 ± 9 a	568 ± 57 c	814 ± 76 d	489 ± 9 bc
Mg, мг/100 г	23 ± 1 a	38 ± 5 b	57 ± 5 d	46 ± 1 c

Примечание.

*Разные буквы в строках обозначают различие между значениями (на уровне P = 0,05, тест Фишера).

Схема опыта. Опыт проводили с томатом (*Lycopersicon esculentum* Mill.) сорта Зырянка селекции Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск). Использовали два варианта опыта: без удобрений (Контроль) и с внесением полного минерального удобрения в дозе, эквивалентной N60P60K60 (далее – NPK) с дробным внесением в течение сезона. Опыт проводили по одинаковой схеме на четырёх участках в трёхкратной повторности. На микроделянку размером 0,5×0,5 м в начале июня высадили по одному растению томата возрастом 50 дней. Применяли удобрение Нитрофоска (ООО «Агросинтез», Кемерово, Россия): первую дозу внесли через неделю после высадки рассады и повторяли это каждые две недели в течение вегетации (вплоть до начала сентября). Всего за вегетацию внесли по 6 г N, P и K на 1 м², что эквивалентно 60 кг/га. Дозы минеральных удобрений выбрали на основе рекомендуемых под томаты на черноземных почвах: 60–90 кг/га N и K₂O, 90–120 кг/га P₂O₅ (Минеев, 2006, с. 625). На всех опытных участках агротехника в течение вегетационного сезона была одинаковой.

На участках были установлены автоматические регистраторы, записывающие температуру каждые два часа в тени в приземном (2 м от поверхности) слое воздуха, а также в почве на глубине 5 и 15 см (по два на каждом участке). После обработки записанных показаний по окончании опыта были рассчитаны суммы дневных, ночных и суточных температур (табл. 2) за период вегетации растений томата (с 2–5 июня по 2–5 сентября 2021 года).

Таблица 2

Суммы температур (°C·сут) воздуха и почвы на опытных участках
(среднее ± стандартное отклонение, n = 3)

Показатель	Опытный участок			
	У-1	У-2	У-3	У-4
Воздух (2 м от поверхности)				
Сумма ночных температур	518 ± 7	472 ± 12	503 ± 26	509 ± 27
Сумма дневных температур	1240 ± 21	1139 ± 74	1278 ± 90	1164 ± 23
Сумма температур	1758 ± 14	1611 ± 82	1763 ± 91	1667 ± 32
Почва, глубина 5 см				
Сумма ночных температур	604 ± 6	644 ± 13	607 ± 22	663 ± 23
Сумма дневных температур	1114 ± 32	1010 ± 14	1028 ± 26	1059 ± 42
Сумма температур	1717 ± 38	1654 ± 19	1635 ± 16	1722 ± 64
Почва, глубина 15 см				
Сумма ночных температур	652 ± 7	646 ± 10	632 ± 6	667 ± 3
Сумма дневных температур	1040 ± 20	1011 ± 36	984 ± 7	1026 ± 4
Сумма температур	1691 ± 26	1657 ± 44	1616 ± 6	1693 ± 7

Отбор и анализ почвенных образцов. Образцы почвы из слоя 0–20 см отбирали в начале опыта перед внесением удобрений и высадкой рассады томата, а также по окончании опыта. Содержание органического ($C_{орг}$) и неорганического ($C_{неорг}$) углерода в почве рассчитали по потере массы при ступенчатом прокаливании (Wang et al., 2011). Образцы почвы анализировали стандартными почвенно-агрохимическими методами (Практикум по агрохимии..., 2001): содержание нитратного азота и легкоподвижного фосфора определяли в вытяжке 0,015 М K_2SO_4 при соотношении почва:экстрагент равном 1:5; обменных калия (К), кальция (Са) и магния (Mg) – атомно-абсорбционным методом в вытяжке 1 М CH_3COONH_4 (почва:экстрагент = 1:10); кислотность ($pH_{вод}$) – потенциометрическим методом (почва:вода = 1:2,5). Содержание углерода и макроэлементов рассчитали на сухую массу почвы (105°C в течение 24 часов). Свойства почвы, отобранной перед началом опыта, представлены в таблице 1.

Отбор растительных образцов. Плоды томата собирали по мере достижения технической зрелости и сразу взвешивали. По окончании вегетации растения выкапывали и отрезали надземную часть, которую взвешивали. Корни осторожно встряхивали, после чего оставшуюся на корнях почву тщательно собирали в полиэтиленовые пакеты как почву ризосферы (Barillot et al., 2013) и сразу помещали в холодильник для хранения при –20 °C до выделения ДНК. После отбора почвы корни отмывали водопроводной водой, высушивали в тени и взвешивали. Величины массы плодов, средней и максимальной массы, а также надземной и подземной фитомассы томата даны в сырой массе.

Экстракция, амплификация и секвенирование ДНК. Выделение ДНК из собранных образцов почвы ризосферы томата проводили с помощью набора ZymoBIOMICS DNA Microprep Kit (Zymo Research) в соответствии с инструкцией производителя. Для механического разрушения образца использовали TissueLyser II (Qiagen) 10 мин при 30 Герц. Качество ДНК оценивали с помощью электрофореза в 1% агарозном геле, а количество – на Qubit (Life Technologies) и на Nanodrop (Thermo Fisher Scientific).

Регион V3-V4 гена 16S рРНК был амплифицирован с помощью праймеров 343F (5'-CTCTACGGRRSGCAGCAG-3') и 806R (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3'); праймеры содержали адаптерные последовательности (Illumina), линкер и баркод (Fadrosh, 2014).

Амплификацию проводили в 50 мкл реакционной смеси, содержащей 0,7 U Phusion Hot Start II High-Fidelity и 1× Phusion GC buffer (Thermo Fisher Scientific), по 0,2 мкМ прямого и обратного праймеров, 10 нг ДНК, 2,3 мМ $MgCl_2$ (Sigma-Aldrich) и 0,2 мМ dNTP (Life Technologies). Условия термоциклирования: первый шаг: денатурация 98°C – 1 мин., далее 30 циклов: 98°C – 15 сек, 62°C – 15 сек, 72°C – 15 сек, последний шаг: 72°C – 10 мин. Ампликоны смешивали по 200 нг каждый и чистили в 1% агарозном геле с помощью набора MinElute Gel Extraction Kit (Qiagen). Секвенирование полученных ДНК-библиотеки проводили в ЦКП “Геномика” (ИХБФМ СО РАН) на секвенаторе MiSeq (Illumina), используя набор Reagent Kit v3 (2×300, Illumina). Полученные последовательности размещены в открытом доступе в Архиве прочтений последовательностей (Sequence Reads Archive, SRA); ссылка: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/?term=PRJNA1346536>, номер проекта PRJNA1346536.

Биоинформатический анализ. Полученные парные последовательности анализировали с помощью UPARSE скриптов (Edgar, 2013), используя Usearch v11.0.667 (Edgar, 2010). Биоинформатическая обработка включала перекрывание парных ридов, фильтрацию по качеству и длине, учет одинаковых последовательностей, отбрасывание синглетонов, удаление химер и получение OTU с помощью алгоритма кластеризации UPARSE (Edgar, 2016a). Таксономическая принадлежность последовательностей OTU определялась с помощью SINTAX (Edgar, 2016b) и референсной базы 16S RDP training set v19 (Wang et al., 2007).

Статистический анализ. Статистический анализ проводили с помощью пакета программ Statistica v.13.3 (TIBCO Software Inc., Palo Alto, CA, USA) и PAST v.4.16 (Hammer et al., 2001). В общей линейной модели дисперсионного анализа внесение удобрений считали фиксированным фактором, а удаленные друг от друга экспериментальные участки рассматривали как случайный фактор. Двухблоковые регрессионные модели строили методом частных наименьших квадратов (Partial Least Squares, PLS).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Продукционные характеристики растений томата. Дисперсионный анализ выявил отсутствие статистически значимого влияния фактора «опытный участок» на все изученные показатели продукции томата (табл. 3), хотя этот фактор обусловил значительную часть дисперсии подземной фитомассы и максимальной массы плода. Напомним, что фактор «опытный участок» является комбинированным, то есть включает совокупность разных факторов окружающей среды (от почвенных свойств до погодных условий) на каждом участке. Фактор «удобрение» оказал влияние на количество и массу плодов, а также на надземную, подземную и общую фитомассу растения; вероятность отсутствия влияния этого фактора на среднюю массу плода считаем незначительной ($0,05 \leq p \leq 0,10$).

Таблица 3

Вклад факторов (%) в дисперсию показателей продукции томата

Показатель	Фактор		
	Опытный участок (У)	Удобрение (Уд)	Взаимодействие У × Уд
Количество плодов	18,2 (0,206)*	36,6 (0,025)	6,4 (0,474)
Масса плодов	17,5 (0,115)	51,5 (0,007)	3,7 (0,557)
Максимальная масса плода	78,0 (0,002)	0,7 (0,210)	0,9 (0,874)
Средняя масса плода	29,3 (0,225)	25,5 (0,079)	11,1 (0,196)
Надземная фитомасса	20,5 (0,103)	47,0 (0,009)	3,9 (0,552)
Подземная фитомасса	49,7 (0,021)	21,6 (0,017)	2,8 (0,637)
Общая фитомасса	15,3 (0,091)	54,5 (0,004)	2,6 (0,680)

Примечание.

*В скобках указана вероятность (p) отсутствия влияния фактора.

Внесение минеральных удобрений увеличило в 1,5 раза число плодов томата и в 1,8 раза – массу плодов с одного растения (табл. 4), не повлияв при этом на максимальную и почти не повлияв на среднюю массу плода. Надземная и общая фитомасса растений томата под влиянием удобрений увеличилась в 1,8 раза, подземная фитомасса – в 2,3 раза.

По некоторым показателям разница между опытными участками была довольно значительной. Так, по массе плодов с одного растения размах средних значений составил 1,7–2,7 кг, по максимальной массе плода с одного растения – 59–172 г (табл. 5).

Взаимосвязь свойств почвы и продукции томата. Статистически значимой корреляции (ни Пирсона, ни Спирмена) между свойствами почвы перед началом опыта и продукционными показателями растений томата выявлено не было (данные не приведены).

Бактериобиом почвы ризосферы томата. Всего в исследовании было выявлено 7935 операциональных таксономических единиц (ОТЕ) из 880 родов, 386 семейств, 199 порядков, 104 классов и 30 типов бактерий. Некоторые кластеры последовательностей были идентифицированы только до уровня *Bacteria*. Значительная часть ОТЕ (1807, или 45% общего числа) представляла тип *Pseudomonadota*. К типу *Bacillota* относились 1182 ОТЕ (15%). Третьим по числу ОТЕ оказался тип *Actinomycetota* с 826 ОТЕ (10,4%), далее шел *Bacteroidota* с 630 (8%), следом за ним *Acidobacteriota* с 605 ОТЕ (8%) и *Planctomycetota* с 581 ОТЕ (7%). Остальные типы в общее число ОТЕ вносили менее 5% каждый.

Таблица 4

Структура продукции томата
(среднее по всем участкам $\pm$ стандартное отклонение, $n = 12$ для каждого варианта опыта)

Показатель	Удобрение		Величина p
	Контроль	NPK	
Количество плодов, шт./растение	31 ± 11	47 ± 10	0,001
Масса плодов, г/растение	1583 ± 580	2813 ± 663	0,000
Максимальная масса плода, г/растение	106 ± 51	114 ± 50	0,456
Средняя масса плода, г/растение	51 ± 6	61 ± 12	0,079
Надземная фитомасса, кг/растение	434 ± 199	795 ± 202	0,000
Подземная фитомасса, кг/растение	35 ± 29	79 ± 54	0,002
Общая фитомасса, кг/растение	2052 ± 736	3686 ± 821	0,000
Отношение надземной фитомассы к массе плодов	$0,28 \pm 0,10$	$0,29 \pm 0,07$	0,742

Таблица 5

Структура продукции томата на разных опытных участках
(среднее по обоим вариантам опыта на участке $\pm$ стандартное отклонение, $n = 6$ для каждого участка)

Показатель	Опытный участок			
	У-1	У-2	У-3	У-4
Количество плодов, шт./растение	42 ± 13 ab	34 ± 11 a	34 ± 14 a	47 ± 13 b
Масса плодов, кг/растение	$2,66 \pm 0,86$ b	$1,71 \pm 0,61$ a	$2,03 \pm 1,10$ ab	$2,39 \pm 0,76$ b
Максимальная масса плода, г/растение	$172,3 \pm 41,7$ c	$59,3 \pm 5,9$ a	$124,2 \pm 24,2$ b	$83,9 \pm 10,9$ a
Средняя масса плода, г/растение	$64,6 \pm 10,8$ b	$51,3 \pm 5,4$ a	$56,3 \pm 13,9$ ab	$50,7 \pm 4,5$ a
Надземная фитомасса, г/растение	534 ± 184 a	492 ± 314 a	629 ± 282 a	802 ± 228 c
Подземная фитомасса, кг/растение	38 ± 55 a	24 ± 17 a	55 ± 23 a	112 ± 39 b
Общая фитомасса, кг/растение	$3,24 \pm 1,08$ b	$2,23 \pm 0,92$ a	$2,71 \pm 1,39$ ab	$3,30 \pm 1,01$ b
Отношение надземной фитомассы к массе плодов	$0,20 \pm 0,02$ a	$0,27 \pm 0,11$ ab	$0,32 \pm 0,07$ b	$0,34 \pm 0,03$ b

Примечание.

*Разные буквы в строках обозначают различие между значениями (на уровне $P = 0,05$, тест Фишера).

По относительному обилию нуклеотидных последовательностей безусловным доминантом был тип *Actinomycetota*, в обоих вариантах опыта составивший более трети общего числа последовательностей (табл. 6). Другими крупными (т.е. с относительным обилием $>10\%$) доминантами были *Pseudomonadota*, *Bacillota* и *Acidobacteriota*.

Как и в случае продукционных показателей растений томата, основной вклад в дисперсию относительного обилия доминантных типов и родов бактерий вносил фактор «опытный участок» (см. табл. 6); при этом у других таксонов картина была такая же, поэтому полученные для них результаты по вкладу факторов в дисперсию не приведены.

Таблица 6

Вклад факторов (%) в дисперсию относительного обилия доминантных типов и родов бактерий в почве ризосферы томата

Таксон	Фактор		
	Опытный участок (У)	Удобрение (Уд)	Взаимодействие У × Уд
Тип бактерий			
<i>Actinomycetota</i>	54 (0,093)**	10 (0,164)	9 (0,174)
<i>Pseudomonadota</i>	11 (0,718)	4 (0,495)	22 (0,169)
<i>Bacillota</i>	66 (0,024)	1 (0,603)	4 (0,536)
<i>Acidobacteriota</i>	55 (0,077)	14 (0,112)	8 (0,173)
<i>Bacteroidota</i>	49 (0,031)	1 (0,569)	4 (0,734)
<i>Verrucomicrobiota</i>	84 (0,004)	0 (0,900)	1 (0,863)
<i>Planctomycetota</i>	68 (0,019)	2 (0,267)	4 (0,563)
<i>Chloroflexota</i>	76 (0,005)	1 (0,393)	2 (0,768)
<i>Gemmatimonadota</i>	86 (0,022)	2 (0,414)	5 (0,030)
некл.* <i>Bacteria</i>	35 (0,055)	10 (0,072)	4 (0,737)
Род бактерий			
<i>Pseudarthrobacter</i>	45 (0,211)	10 (0,266)	16 (0,069)
<i>Acidobacteria</i> Gp6	53 (0,101)	18 (0,104)	10 (0,086)
<i>Acidobacteria</i> Gp16	79 (0,003)	2 (0,149)	1 (0,762)
<i>Gaiella</i>	88 (0,003)	1 (0,182)	1 (0,606)
<i>Nocardioideis</i>	41 (0,101)	10 (0,142)	8 (0,428)
<i>Microlunatus</i>	99 (0,000)	0 (0,892)	1 (0,069)
<i>Streptomyces</i>	55 (0,007)	10 (0,020)	1 (0,883)
<i>Mycobacterium</i>	90 (0,008)	0 (0,553)	3 (0,158)
<i>Flavobacterium</i>	11 (0,492)	3 (0,432)	11 (0,531)
<i>Ilumatobacter</i>	79 (0,039)	3 (0,346)	7 (0,038)
некл. <i>Actinomycetota</i>	59 (0,000)	1 (0,054)	0 (0,993)
некл. <i>Hyphomicrobiales</i>	82 (0,023)	5 (0,185)	5 (0,053)
некл. <i>Hyphomicrobiaceae</i>	79 (0,000)	2 (0,264)	2 (0,720)
некл. <i>Actinobacteria</i>	66 (0,005)	4 (0,073)	1 (0,848)
некл. <i>Solirubrobacterales</i>	85 (0,004)	1 (0,298)	2 (0,570)
некл. <i>Ilumatobacteraceae</i>	71 (0,027)	5 (0,194)	5 (0,310)
некл. <i>Betaproteobacteria</i>	48 (0,052)	7 (0,149)	5 (0,554)
некл. <i>Micromonosporaceae</i>	70 (0,002)	1 (0,159)	1 (0,914)
некл. <i>Spartobacteria</i> gis	96 (0,000)	0 (0,367)	1 (0,629)
некл. <i>Bacillota</i>	63 (0,021)	1 (0,259)	1 (0,964)
некл. <i>Intrasporangiaceae</i>	59 (0,102)	9 (0,220)	11 (0,067)
некл. <i>Bacillaceae</i>	84 (0,014)	0 (0,896)	4 (0,228)
некл. <i>Мухосcoccales</i>	59 (0,101)	11 (0,189)	11 (0,057)
некл. <i>Iamiaceae</i>	74 (0,000)	6 (0,003)	0 (0,982)
некл. <i>Thermoleophilia</i>	49 (0,037)	7 (0,117)	4 (0,648)

Примечание.

*«некл.» обозначает «неклассифицированные».

**В скобках указана вероятность (p) отсутствия влияния фактора.

Внесение минеральных удобрений повысило на 15% обилие *Actinomycetota* – основного доминантного типа в почве ризосферы томата на всех участках и снизило на 20% обилие другого доминанта – *Acidobacteriota* (табл. 7).

Среди доминантных кластеров последовательностей уровня родов несколько кластеров изменили свое относительное обилие (табл. 8). Так, *Pseudarthrobacter* при внесении NPK увеличил свое обилие в 2,3 раза, *Streptomyces* – в 1,3 раза, а относящийся к семейству *Intrasporangiaceae* кластер – в 1,7 раза. У других кластеров – представителей *Acidobacteria* Gp6, *Hyphomicrobiales*, *Мухосcoccales* и *Iamiaceae* – относительное обилие при внесении NPK снизилось в 1,1–1,3 раза. Всего же из 880 выявленных на уровне родов кластеров, у 252 относительное обилие изменилось под влиянием внесения NPK, но, за исключением шести доминантных родов (см. табл. 8), это были минорные или редкие роды.

Таблица 7

Относительное обилие доминантных типов бактерий в почве ризосферы томата
(среднее по всем участкам $\pm$ стандартное отклонение, $n = 12$ для каждого варианта опыта)

Показатель	Удобрение		Величина p
	Контроль	NPK	
<i>Actinomycetota</i>	$34,1 \pm 5,2$	$39,2 \pm 9,9$	0,023
<i>Pseudomonadota</i>	$22,9 \pm 2,4$	$21,6 \pm 3,7$	0,300
<i>Bacillota</i>	$13,3 \pm 4,1$	$12,8 \pm 3,3$	0,621
<i>Acidobacteriota</i>	$12,8 \pm 3,0$	$10,2 \pm 3,7$	0,007
<i>Bacteroidota</i>	$2,0 \pm 0,6$	$2,2 \pm 0,6$	0,681
<i>Verrucomicrobiota</i>	$2,6 \pm 1,8$	$2,6 \pm 1,6$	0,920
<i>Planctomycetota</i>	$1,5 \pm 1,0$	$1,3 \pm 0,8$	0,271
<i>Chloroflexota</i>	$1,1 \pm 0,6$	$1,0 \pm 0,7$	0,548
некл.* <i>Bacteria</i>	$5,2 \pm 1,0$	$4,3 \pm 1,7$	0,095

Примечание.

*«некл.» обозначает «неклассифицированные».

Таблица 8

Относительное обилие доминантных родов бактерий в почве ризосферы томата
(среднее по всем участкам $\pm$ стандартное отклонение, $n = 12$ для каждого варианта опыта)

Показатель	Удобрение		Величина p
	Контроль	NPK	
<i>Pseudarthrobacter</i>	$3,1 \pm 2,3$	$7,1 \pm 8,7$	0,034
некл.* <i>Acidobacteria Gp6</i>	$5,6 \pm 1,5$	$4,2 \pm 1,6$	0,002
некл. <i>Acidobacteria Gp16</i>	$3,8 \pm 2,0$	$3,3 \pm 1,9$	0,246
<i>Gaiella</i>	$5,0 \pm 2,2$	$4,5 \pm 2,4$	0,189
<i>Nocardioideis</i>	$1,3 \pm 0,8$	$2,0 \pm 0,6$	0,068
<i>Microtholunatus</i>	$1,5 \pm 1,4$	$1,6 \pm 1,6$	0,806
<i>Streptomyces</i>	$0,8 \pm 0,3$	$1,0 \pm 0,3$	0,049
<i>Mycobacterium</i>	$1,0 \pm 0,5$	$0,9 \pm 0,5$	0,363
<i>Flavobacterium</i>	$0,7 \pm 0,6$	$1,1 \pm 1,3$	0,440
некл. <i>Actinomycetota</i>	$3,4 \pm 1,1$	$3,2 \pm 1,4$	0,607
некл. <i>Hyphomicrobiales</i>	$4,8 \pm 0,2$	$4,4 \pm 0,1$	0,008
некл. <i>Hyphomicrobiaceae</i>	$2,3 \pm 1,1$	$2,0 \pm 0,8$	0,264
некл. <i>Actinobacteria</i>	$2,2 \pm 0,6$	$2,0 \pm 0,7$	0,181
некл. <i>Solirubrobacterales</i>	$1,7 \pm 0,7$	$1,5 \pm 0,8$	0,312
некл. <i>Flummatobacteraceae</i>	$1,7 \pm 0,6$	$1,4 \pm 0,7$	0,076
некл. <i>Betaproteobacteria</i>	$1,5 \pm 0,5$	$1,2 \pm 0,6$	0,120
некл. <i>Micromonosporaceae</i>	$1,3 \pm 0,6$	$1,2 \pm 0,7$	0,452
некл. <i>Spartobacteria gis</i>	$1,3 \pm 1,6$	$1,2 \pm 1,4$	0,427
некл. <i>Bacillota</i>	$1,2 \pm 0,7$	$1,2 \pm 0,7$	0,681
некл. <i>Intrasporangiaceae</i>	$0,9 \pm 0,5$	$1,5 \pm 1,3$	0,018
некл. <i>Bacillaceae</i>	$1,1 \pm 0,6$	$1,1 \pm 0,5$	0,859
некл. <i>Mycococcales</i>	$1,2 \pm 0,5$	$0,9 \pm 0,3$	0,009
некл. <i>Iamiaceae</i>	$1,0 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,3$	0,045
некл. <i>Thermoleophilia</i>	$1,0 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,2$	0,122

Примечание.

*«некл.» обозначает «неклассифицированные».

Между участками выявлены различия по относительному обилию таксон-специфичных последовательностей; величины относительного обилия доминантных типов и родов бактерий в почве ризосферы томата приведены в таблицах 9 и 10. Примечательно, что у второго по величине относительного обилия на всех участках типа *Pseudomonadota* не было статистически значимых различий между участками.

Таблица 9

Относительное обилие доминантных типов бактерий в почве ризосферы томата на разных участках (среднее по всем вариантам опыта на участке $\pm$ стандартное отклонение, $n = 6$ для каждого участка)

Показатель	Опытный участок			
	У-1	У-2	У-3	У-4
<i>Actinomycetota</i>	44,0 $\pm$ 10,7 с*	37,0 $\pm$ 4,3 b	27,6 $\pm$ 2,5 a	38,0 $\pm$ 1,8 b
<i>Pseudomonadota</i>	22,4 $\pm$ 5,0	20,9 $\pm$ 3,3	23,7 $\pm$ 2,0	22,1 $\pm$ 0,6
<i>Bacillota</i>	10,5 $\pm$ 1,9 a	13,3 $\pm$ 2,4 b	17,6 $\pm$ 3,3 c	10,6 $\pm$ 0,7 a
<i>Acidobacteriota</i>	8,8 $\pm$ 3,5 a	15,6 $\pm$ 3,6 c	11,4 $\pm$ 0,6 b	10,1 $\pm$ 0,3 ab
<i>Bacteroidota</i>	4,1 $\pm$ 1,5 a	2,5 $\pm$ 2,4 a	6,4 $\pm$ 1,2 b	4,3 $\pm$ 0,5 a
<i>Verrucomicrobiota</i>	2,2 $\pm$ 1,0 b	0,9 $\pm$ 0,5 a	2,4 $\pm$ 0,5 b	5,0 $\pm$ 0,7 c
<i>Planctomycetota</i>	1,5 $\pm$ 1,0 b	0,2 $\pm$ 0,1 a	1,8 $\pm$ 0,4 b	2,1 $\pm$ 0,3 b
<i>Chloroflexota</i>	0,6 $\pm$ 0,3 a	1,8 $\pm$ 0,5 c	1,3 $\pm$ 0,2 b	0,7 $\pm$ 0,1 a
некл.** <i>Bacteria</i>	3,6 $\pm$ 1,0 a	5,6 $\pm$ 2,2 b	5,4 $\pm$ 0,2 b	4,4 $\pm$ 0,3 ab

Примечание.

*Разные буквы в строках обозначают различие между значениями (на уровне $P = 0,05$, тест Фишера); отсутствие букв означает отсутствие статистически значимой разницы (здесь и далее в табл. 10).

**«некл.» обозначает «неклассифицированные».

Таблица 10

Относительное обилие доминантных родов бактерий в почве ризосферы томата на разных участках (среднее по всем вариантам опыта на участке $\pm$ стандартное отклонение, $n = 6$ для каждого участка)

Показатель	Опытный участок			
	У-1	У-2	У-3	У-4
<i>Pseudarthrobacter</i>	12,4 $\pm$ 10,3 b*	3,3 $\pm$ 1,5 a	2,2 $\pm$ 1,0 a	2,3 $\pm$ 0,5 a
некл.* <i>Acidobacteria</i> Gp6	3,6 $\pm$ 1,7 a	5,9 $\pm$ 1,7 b	6,3 $\pm$ 0,5 b	3,8 $\pm$ 0,2 a
некл. <i>Acidobacteria</i> Gp16	3,0 $\pm$ 0,8 a	6,5 $\pm$ 1,7 b	2,5 $\pm$ 0,2 a	2,3 $\pm$ 0,3 a
<i>Gaiella</i>	2,6 $\pm$ 0,8 a	5,3 $\pm$ 1,5 b	3,1 $\pm$ 0,3 a	8,0 $\pm$ 0,4 c
<i>Nocardioidea</i>	2,9 $\pm$ 1,2 b	2,6 $\pm$ 2,3 b	1,1 $\pm$ 0,3 a	0,6 $\pm$ 0,2 a
<i>Microtholus</i>	0,7 $\pm$ 0,2 a	0,8 $\pm$ 0,2 a	0,7 $\pm$ 0,1 a	4,0 $\pm$ 0,2 b
<i>Streptomyces</i>	1,0 $\pm$ 0,3 b	0,6 $\pm$ 0,3 a	0,8 $\pm$ 0,1 a	1,2 $\pm$ 0,2 b
<i>Mycobacterium</i>	1,2 $\pm$ 0,2 c	0,7 $\pm$ 0,2 b	0,5 $\pm$ 0,1 a	1,6 $\pm$ 0,1 d
<i>Flavobacterium</i>	0,8 $\pm$ 0,7	1,0 $\pm$ 1,9	1,3 $\pm$ 0,5	0,4 $\pm$ 0,1
некл. <i>Actinomycetota</i>	2,0 $\pm$ 0,5 a	4,6 $\pm$ 1,6 c	3,4 $\pm$ 0,3 b	3,2 $\pm$ 0,1 a
некл. <i>Hyphomicrobiales</i>	2,1 $\pm$ 0,9 a	2,4 $\pm$ 0,6 a	2,1 $\pm$ 0,2 a	4,6 $\pm$ 0,3 b
некл. <i>Hyphomicrobiaceae</i>	2,0 $\pm$ 0,5 b	3,4 $\pm$ 0,8 c	2,2 $\pm$ 0,2 b	1,1 $\pm$ 0,1 a
некл. <i>Actinobacteria</i>	1,8 $\pm$ 0,4 a	3,0 $\pm$ 0,8 b	1,7 $\pm$ 0,2 a	1,9 $\pm$ 0,1 a
некл. <i>Solirubrobacterales</i>	1,2 $\pm$ 0,4 ab	1,5 $\pm$ 0,3 b	1,0 $\pm$ 0,1 b	2,7 $\pm$ 0,3 c
некл. <i>Ilumatobacteraceae</i>	1,4 $\pm$ 0,4 b	2,1 $\pm$ 0,6 c	2,0 $\pm$ 0,2 c	0,7 $\pm$ 0,1 a
некл. <i>Betaproteobacteria</i>	0,9 $\pm$ 0,4 a	1,8 $\pm$ 0,7 b	1,7 $\pm$ 0,4 b	0,9 $\pm$ 0,1 a
некл. <i>Micromonosporaceae</i>	1,4 $\pm$ 0,5 b	0,5 $\pm$ 0,1 a	1,6 $\pm$ 0,5 b	1,5 $\pm$ 0,2 b
некл. <i>Spartobacteria</i> gis	0,8 $\pm$ 0,3 b	0,1 $\pm$ 0,1 a	0,4 $\pm$ 0,1 ab	3,6 $\pm$ 0,6 c
некл. <i>Bacillota</i>	1,9 $\pm$ 0,6 b	0,9 $\pm$ 0,4 a	1,5 $\pm$ 0,4 b	0,6 $\pm$ 0,1 a
некл. <i>Intrasporangiaceae</i>	2,5 $\pm$ 1,3 b	1,1 $\pm$ 0,6 a	0,7 $\pm$ 0,2 a	0,4 $\pm$ 0,1 a
некл. <i>Bacillaceae</i>	0,6 $\pm$ 0,3 a	1,5 $\pm$ 0,2 b	1,6 $\pm$ 0,3 b	0,5 $\pm$ 0,1 a
некл. <i>Myxococcales</i>	1,0 $\pm$ 0,4 a	0,8 $\pm$ 0,3 a	1,6 $\pm$ 0,4 b	0,9 $\pm$ 0,1 a
некл. <i>Iamiaeae</i>	0,5 $\pm$ 0,1 a	1,1 $\pm$ 0,2 b	1,0 $\pm$ 0,1 b	1,0 $\pm$ 0,1 b
некл. <i>Thermoleophilia</i>	0,8 $\pm$ 0,2 ab	1,1 $\pm$ 0,2 c	1,0 $\pm$ 0,1 bc	0,7 $\pm$ 0,1 a

Примечание.

*«некл.» обозначает «неклассифицированные».

Внесение минеральных удобрений немного, но статистически значимо снизило величину интегральных индексов Шеннона и Симпсона, несколько повысив связанный с последним индекс доминирования (табл. 11).

Таблица 11

Индексы α -биоразнообразия бактериобиома почвы ризосферы растений томата (среднее по всем участкам $\pm$ стандартное отклонение, $n = 12$ для каждого варианта опыта)

Индекс	Удобрение		Величина p
	Контроль	NPK	
Число ОТЕ	2639 $\pm$ 302	2437 $\pm$ 450	0,101
Као-1	3862 $\pm$ 337	3680 $\pm$ 557	0,211
Симпсона (S)	0,996 $\pm$ 0,001	0,995 $\pm$ 0,002	0,041
Шеннона	6,72 $\pm$ 0,18	6,58 $\pm$ 0,25	0,018
Выравненность	0,32 $\pm$ 0,05	0,30 $\pm$ 0,04	0,135
Равномерность	0,85 $\pm$ 0,02	0,85 $\pm$ 0,02	0,079
Доминирование (1-S)	0,004 $\pm$ 0,001	0,005 $\pm$ 0,002	0,039
Бергер-Паркера	0,032 $\pm$ 0,01	0,039 $\pm$ 0,01	0,080

По всем рассчитанным индексам α -биоразнообразия выявлены различия между некоторыми участками (табл. 12); чаще всего отличия были между участком с наибольшим содержанием органического углерода и доступных растениям форм фосфора, кальция и магния (участок У-3, см. табл. 1) и другими участками.

Таблица 12

Индексы α -биоразнообразия бактериобиома почвы ризосферы растений томата (среднее по всем вариантам опыта для каждого участка $\pm$ стандартное отклонение, $n = 6$)

Показатель	Опытный участок			
	У-1	У-2	У-3	У-4
Число ОТЕ	2573 $\pm$ 508 ab*	2131 $\pm$ 152 a	2780 $\pm$ 191 ab	2668 $\pm$ 293 b
Као-1	3812 $\pm$ 554 b	3266 $\pm$ 214 a	4120 $\pm$ 258 b	3887 $\pm$ 288 b
Симпсона (S)	0,995 $\pm$ 0,002 a	0,994 $\pm$ 0,001 a	0,997 $\pm$ 0,000 b	0,995 $\pm$ 0,000 a
Шеннона	6,62 $\pm$ 0,25 b	6,46 $\pm$ 0,14 a	6,93 $\pm$ 0,04 c	6,58 $\pm$ 0,05 a
Выравненность	0,30 $\pm$ 0,03 a	0,30 $\pm$ 0,02 a	0,37 $\pm$ 0,03 b	0,27 $\pm$ 0,02 a
Равномерность	0,85 $\pm$ 0,01 a	0,84 $\pm$ 0,01 a	0,88 $\pm$ 0,01 b	0,84 $\pm$ 0,01 a
Доминирование (1-S)	0,005 $\pm$ 0,002 b	0,006 $\pm$ 0,001 b	0,003 $\pm$ 0,000 a	0,005 $\pm$ 0,000 b
Бергер-Паркера	0,041 $\pm$ 0,015 b	0,039 $\pm$ 0,010 b	0,023 $\pm$ 0,090 a	0,038 $\pm$ 0,002 b

Примечание.

*Разные буквы в строках обозначают различие между значениями (на уровне $P=0,05$, тест Фишера).

Взаимосвязь свойств почвы по окончании опыта и разнообразия бактериобиома ризосферы томата. Как отмечено выше, фактор «опытный участок» вносил значительный вклад в дисперсию относительного обилия последовательностей бактериальных таксонов разного уровня. Двухблочный анализ ковариации изученных переменных был проведен путем экстракции новых переменных (на основе максимизации ковариации) и регрессии значений этих новых переменных между блоком 1 и блоком 2 методом **частных наименьших квадратов (ЧНК)**, используя в качестве первого блока почвенные свойства по окончании опыта и продукционные характеристики растений томата, а в качестве второго блока – относительное обилие таксонов. Результаты, полученные для типов и родов бактерий, представлены на рисунке 1: расположение участков, представленное на панелях А и Б, типично и для других таксонов.

Осевые нагрузки, т.е. коэффициенты корреляции исходных переменных с выделенными осями, максимизирующими ковариацию, представлены на рисунке 1, В и Г. Приблизительно половина доминантных типов бактерий в почве ризосферы расположена ближе к продукционным свойствам томатов; оставшаяся половина находится ближе к почвенным свойствам (см. рис. 1, В). Заметим, что здесь проанализированы и представлены свойства почвы, отобранной по окончании опыта. Расположение родов бактерий в плоскости первых двух осей, совместно отвечающих за 78% общей ковариации, тяготеет больше к продукционными характеристикам растений томата (см. рис 1, Г)

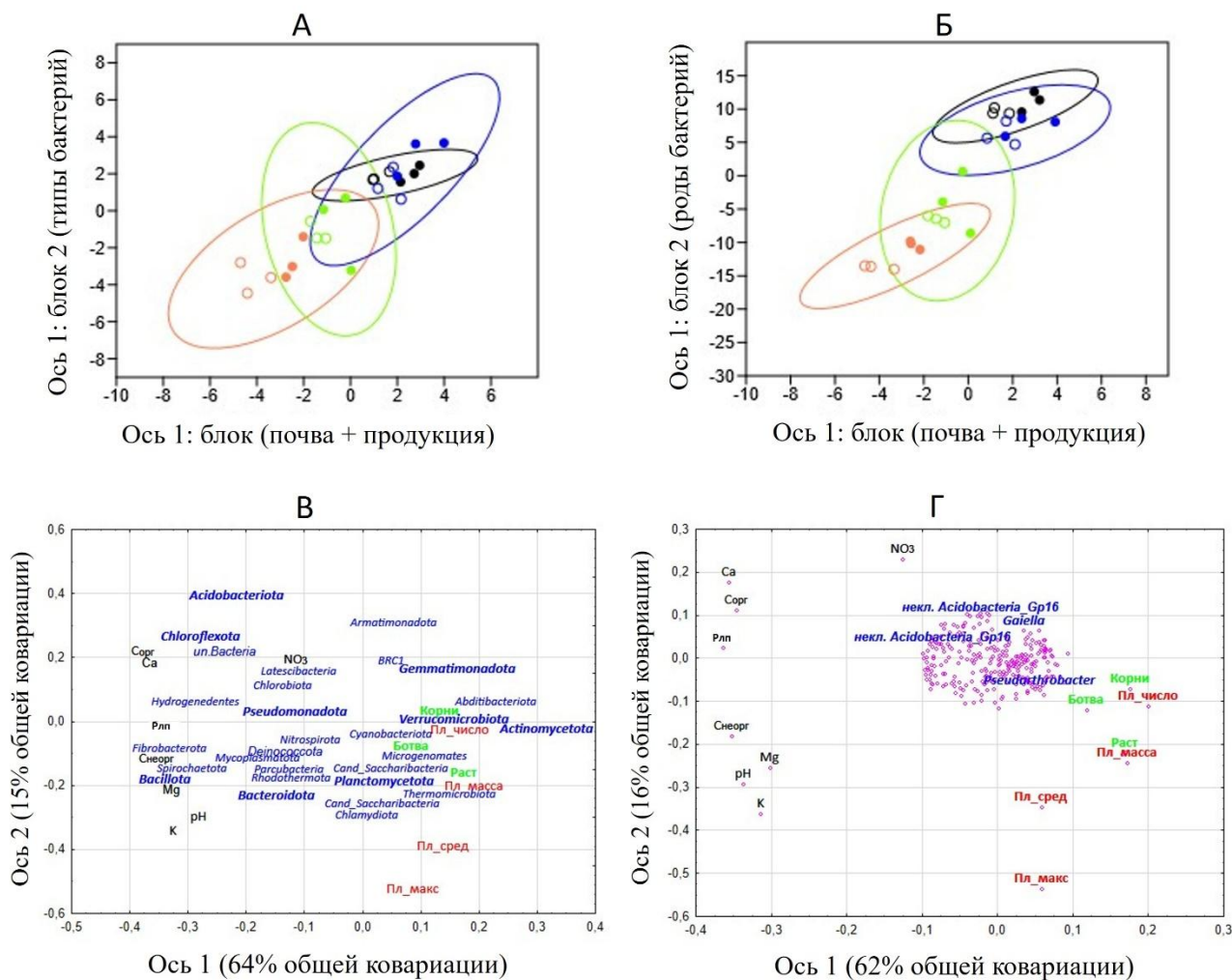


Рисунок 1. Расположение образцов почвы в плоскости блока 1 и блока 2 первой оси двухблокового метода частных наименьших квадратов (А – типы, Б – роды) и расположение переменных в плоскости первых двух осей (В – типы, Г – роды). Обозначения: $C_{орг}$ и $C_{неорг}$ – содержание органического и неорганического углерода в почве; $P_{лп}$ – легкоподвижного фосфора; K , Ca и Mg – обменных калия, кальция и магния. Открытые кружки обозначают вариант без удобрений (Контроль). Жирным шрифтом обозначены доминантные таксоны. На графике Г подписаны названия основных доминантов (с относительным обилием последовательностей более 3%), а облако сиреневых точек обозначает расположение всех остальных родов бактерий. Эллипсы ограничивают плотность 95% вероятности.

Результаты анализа индексов α -биоразнообразия методом двухблокового ЧНК представлены на рисунке 2; значения блока 2 не сильно варьируют между образцами, а основное варьирование идет по оси 1. Расположение исходных переменных, т.е. переменных анализа, в плоскости первых двух осей, довольно четко показывает положительную корреляцию индексов доминирования и Бергер-Паркера с продукционными характеристикам растений и содержанием нитратного азота в почве, а индексов, характеризующих выравненность, равномерность, а также индексы Шеннона и Симпсона – с почвенными свойствами. Интересно, что ось 1 отвечает практически за всю ковариацию исходных переменных.

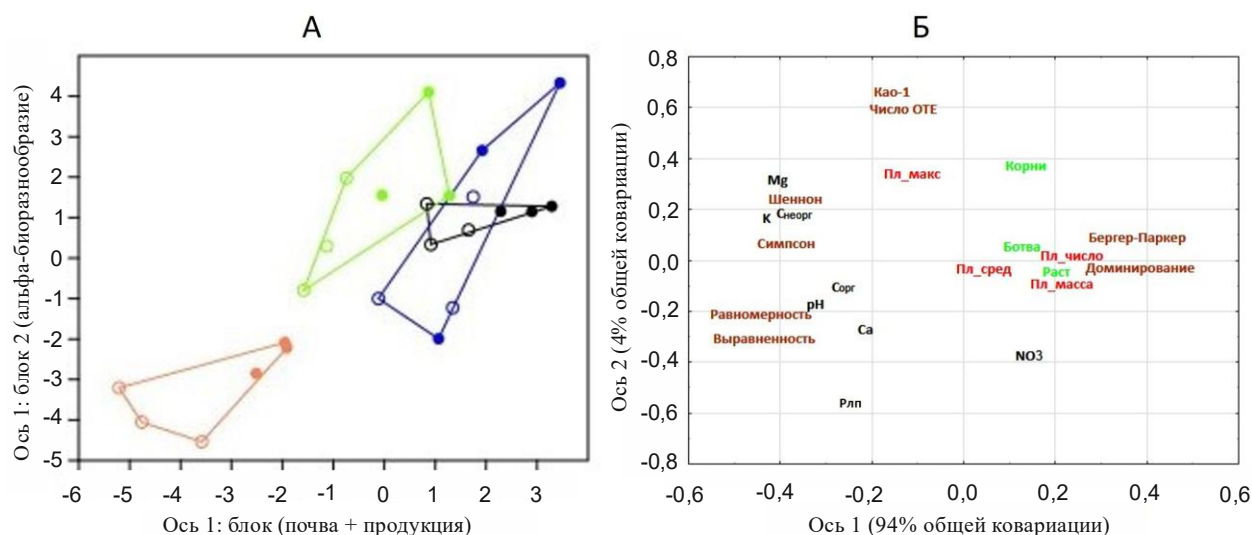


Рисунок 2. Расположение образцов почвы в плоскости блока 1 и блока 2 первой оси двухблокового метода частных наименьших квадратов (А) и расположение переменных в плоскости первых двух осей (Б). Обозначения: С_{орг} и С_{неорг} – содержание органического и неорганического углерода в почве; Р_{лп} – легкоподвижного фосфора; К, Са и Mg – обменных калия, кальция и магния.

ОБСУЖДЕНИЕ

Продукция томата. Средний по всем участкам и вариантам опыта урожай плодов томата составил $2,2 \pm 0,9$ кг на одно растение на делянке площадью $0,25 \text{ м}^2$, что эквивалентно $8,8 \text{ кг/м}^2$ или 88 т/га . Это существенно выше, чем средняя по всем хозяйствам страны урожайность в 2023 г., составившая $34,8 \text{ т/га}$ (FAOSTAT ..., 2024). Полученный в этом опыте урожай сравним с таковым в условиях открытого грунта в Китае (провинция Нинся, Ningxia Province, China), где получили 65 т/га в варианте без удобрения и $79\text{--}89 \text{ т/га}$ в вариантах с внесением минеральных удобрений, но в значительно больших дозах, а именно от 150 до 375 кг N/га (Mao et al., 2024). И в других странах в полевых опытах с внесением NPK как наименьшую часто используют дозу в 150 кг N/га , например, в Италии (Nasuelli et al., 2023; Novello et al., 2024). В нашем опыте в варианте без внесения удобрений урожайность плодов составила $1,6 \pm 0,6$ кг на одно растение с делянки площадью $0,25 \text{ м}^2$, что эквивалентно $6,4 \text{ кг/м}^2$ или 64 т/га . Эта урожайность томата близка к таковой (61 т/га) в условиях Поволжья в открытом грунте без удобрений (Вознесенская и др., 2024).

Как и ожидалось, внесение минеральных удобрений значительно (в среднем по всем участкам в 1,8 раза, см. табл. 4) повысило продуктивность томата, обеспечив в три раза (см. табл. 3) больший вклад в дисперсию этого основного показателя по сравнению с вкладом фактора «опытный участок». Интересным представляется отсутствие влияния удобрений на среднюю и максимальную массу плодов, которая является важным потребительским показателем. Размер плода зависит от числа клеток, которое увеличивается в течение $12\text{--}25$ дней после распускания цветка (Bertin et al., 2009), и размера клеток: эти свойства в значительной степени определены генетически (Takisawa et al., 2021). Поскольку мы использовали только один сорт, то последний фактор не мог влиять. Доза вносимых удобрений и густота стояния растений были на всех участках одинаковыми, поэтому и от этих факторов (Шетов и др., 2024) максимальная и средняя масса плода тоже не зависели. Известно, что размер плода увеличивается вплоть до начала его созревания, а его увеличение во второй половине этого периода сильно зависит от температуры (Takahashi et al., 2025). Поскольку на максимальную массу плода сильно влиял фактор «опытный участок» (вклад этого фактора в дисперсию максимальной массы был 78% , табл. 3), можно предположить, что варьирование солнечной радиации, как общей, так и фотосинтетически активной, определило максимальную массу плодов на каждом участке. Поскольку опыт проводили в открытых полевых условиях на удаленных друг от друга участках, то отсутствие данных о радиации и осадках (как, впрочем, и во многих других исследованиях), связанное с отсутствием соответствующих измерительных приборов, является недостатком нашего исследования, ограничивая возможность интерпретации результатов. Что касается массы корней (которая варьировала под действием обоих факторов, но больше в связи с фактором «опытный участок», чем в связи с внесением удобрений – 50 vs. 22% , см. табл. 3), то ее, возможно, в большей степени, чем

удобрения, определяло варьирование по участкам осадков. Поскольку корневая система имеет важное значение для формирования микробиома ризосферной почвы (Zhalnina et al., 2018; Park et al., 2023; Aгаџо et al., 2025), понимание причин ее варьирования необходимо для разработки агротехнологий с использованием направленной модификации бактериобиома, в частности, и микробиома, в целом. Основным инструментом, которым растение регулирует разнообразие микробиома своей ризосферы, являются корневые выделения и корневой опад (Zhalnina et al., 2018), количество которых, вероятно, тем больше, чем больше масса корней. Можно предположить, что стимулирование продукционного процесса растений удобрениями, стимулирует и рост подземной фитомассы, изменяя количество и качество корневых выделений, что приводит к сдвигам в составе и структуре бактериобиома.

Мы далеки от того, чтобы утверждать, что повышение продуктивности томата при внесении минеральных удобрений является новым фактом. Однако считаем нужным подчеркнуть, что выявление этого факта на фоне разных погодно-эдафических условий участков разной локализации позволяет распространить результаты на более широкий диапазон не только погодных (как при классическом требовании проведения полевых опытов минимум три года подряд), так и эдафических условий (например, Наумова и др., 2024). То есть, включение разнообразия местоположения опытных участков в проведение микрополевых агрохимических опытов – подобно полномасштабным полевым опытам, закладывавшихся по всей территории СССР в 1970–1980-х годах, некоторые из которых сохранились до сих пор (Мамбетов, 2015) – позволяет а) значительно сократить длительность исследования и б) расширить диапазон охватываемых условий. Такой методологический подход, т.е. замену временного градиента пространственным, давно используют в агрохимических исследованиях (Титлянова и др., 1988).

Бактериобиом почвы ризосферы томата. Сильное доминирование по относительному обилию (37% в среднем по всем вариантам опыта) последовательностей *Actinomyces* неудивительно, как для агросерых почв (Beule, Karlovsky, 2021; Qiu et al., 2021), так и для почв под томатом (Novello et al., 2024). В нашем опыте под влиянием внесения NPK обилие *Actinomyces* увеличилось (в 1,15 раза): это согласуется с результатами опыта с севооборотом, включающим картофель (т.е. паслёновую культуру), выявившими значительное повышение доли последовательностей *Actinomyces* – как и в нашем случае, также главного доминанта бактериобиома – при внесении NPK (Francioli et al., 2016). При этом в обоих исследованиях обилие *Acidobacteriota* уменьшилось (в нашем случае в 1,25 раза), что свидетельствует о чувствительности хотя бы одного из этих доминантных типов (подчеркнем, что речь идет о процентах) к прямому и/или опосредованному растениями действию удобрений (напомним, удобрения вносили раз в две недели в течение вегетационного периода).

Помимо типов бактерий, внесение минеральных удобрений повлияло и на обилие таксонов других уровней, в частности, на обилие более двух сотен родов, из которых шесть были доминантными. То есть, подавляющее большинство родов бактерий, изменивших свое относительное обилие под воздействием удобрений, было минорными или редкими, а собственно размер воздействия этого фактора на них (в единицах относительного обилия значительно меньше 0,1%) вряд ли можно считать экологически и агрономически значимым. Что касается основного доминантного рода *Pseudarthrobacter*, то его доминирующее положение в бактериобиоме исследованной почвы и заметное увеличение присутствия в вариантах опыта с внесением удобрений согласуется со способностью бактерий этого рода адаптироваться к условиям окружающей среды (González et al., 2025). Заметим, что увеличение обилия последовательностей *Pseudarthrobacter* при внесении удобрений выявлено и другими исследователями (Upadhyay et al., 2024). Недавно показано, что *Pseudarthrobacter* является одним из ключевых эндофитов корней томата (Fagnano et al., 2025), что может говорить о длительной взаимосвязи между растением-хозяином и бактерией-эндофитом, а также позволяет сделать вывод, что увеличение присутствия этих бактерий, выявленное в нашем опыте при внесении минеральных удобрений, способствовало росту и развитию растений томата. Примечательно, что на одном из участков проведения этого опыта был дополнительно проанализирован и бактериобиом корней томата; хотя *Pseudarthrobacter* sp. являлся основным доминантом в почве ризосферы с 3,6% обилия, тем не менее, в корнях его не выявили (Naumova et al., 2022).

Корни растений томата выделяют специализированные метаболиты, в частности, стероидные сапонины, которые влияют на структуру бактериобиома ризосферы (Sugiyama, 2021; Nakayasu et al., 2023a). Например, α -томатин увеличивает присутствие бактерий рода *Sphingobium* (Nakayasu et al., 2023b). Этот род выявили в ризосфере томата и другие исследователи (Антонов и др., 2025). В нашем исследовании обнаружено всего пять ОТЕ, относящихся к этому роду, относительное обилие последовательностей которого в среднем по всем участкам и вариантам удобрения составило $0,25 \pm 0,1\%$. Фактор «опытный участок» оказал влияние ($p=0,027$) на относительное обилие

Sphingobium-специфичных последовательностей: оно было наименьшим (0,8%) на участке с наименьшей массой корней (24 г/растение). Этот результат согласуется с установленной взаимосвязью между томатином и бактериями рода *Sphingobium*, поскольку выделение томатина корнями, вероятнее всего, пропорционально их массе. Однако по всем участкам корреляция оказалась статистически незначимой ($R_s=0,39$).

Внесение удобрений лишь немного снизило α -биоразнообразие бактериобиома (в среднем по всем опытным участкам индекс Шеннона с 6,72 до 6,58, при увеличении индекса доминирования Симпсона с 0,004 до 0,005, см. табл. 11). Подчеркнем, что влияние внесения минеральных удобрений на α -биоразнообразие ризосферного бактериобиома неоднозначно: опубликованы результаты как о его снижении (Novello et al., 2024), так и о повышении (Uradhyay et al., 2024) при внесении минеральных удобрений. Выявленная приуроченность индексов доминирования к продукционным показателям растений томата свидетельствует, вероятнее всего, что корневые выделения более продуктивных растений своим количеством и/или качеством благоприятствуют развитию некоторых бактерий, увеличивая их доминирование в бактериобиоме. Так, внесение в почву глюкозы повышало относительное обилие определенных бактерий в лабораторном опыте, моделирующем поступление корневых выделений (Falcini et al., 2003). Поскольку продукционные показатели в этом опыте связаны с внесением минеральных удобрений, то этот результат, как и увеличение относительного обилия *Pseudarthrobacter*, говорит о возможности агрономически благоприятной модификации бактериобиома ризосферы путем манипулирования удобрениями и, весьма вероятно, их дозами. Заслуживает внимания и приуроченность индексов выравненности и равномерности бактериобиома к основным почвенным свойствам, а именно pH и содержанию органического углерода (см. рис. 2): это может отражать занятость всех доступных в почве экологических ниш для бактерий (подавляющее большинство которых в почве являются хемоорганотрофами, особенно в ризосфере). Интересной представляется и чувствительность таких интегральных (т.е. отражающих и состав и структуру бактериобиома) индексов α -биоразнообразия как индексы Шеннона и Симпсона к содержанию доступных щелочноземельных элементов и неорганического углерода; вероятно, что эти свойства почв расширяют доступное бактериям пространство возможностей.

Визуализация результатов, полученных методом двухблокового ЧНК, как и дисперсионный анализ, четко демонстрирует большее (по сравнению с внесением минеральных удобрений) влияние свойств опытных участков на относительное обилие таксонов разных иерархических уровней, что показано на примере типов и родов бактерий. Это свидетельствует о контекстно-экологическом характере формирования и поддержания структуры ризосферного бактериобиома, т.е. зависимости последнего от конкретного сочетания эдафических, погодных, биотических и антропогенных факторов. Такая контекстность может иметь заметные последствия, например, в плане различного потенциального влияния стимулирующих рост растений штаммов бактерий, и т.п.

При изучении бактерий в прикорневой зоне томата методом культивирования, доминирующими оказались такие виды как *Acinetobacter Iwofii* и *Pseudomonas pseudoalcaligenes* (Алексеева, Потатуркина-Нестерова, 2014). В нашем исследовании выявлено 14 ОТЕ *Pseudomonas*, при этом только одна из них классифицирована до вида (*Pseudomonas peli*). Однако относительное обилие последовательностей этой бактерии в нашем исследовании составило сотые доли процента и меньше, а всего рода 0,5% в среднем по всем участкам. Что касается *Acinetobacter*, то в нашем исследовании выявлено их пять ОТЕ, из которых две классифицированных до вида (*Acinetobacter calcoaceticus* и *Acinetobacter baumannii*), и также с практически ничтожным (0,002%) обилием всего рода в среднем по участкам. Несмотря на известные серьезные методологические расхождения методов культивирования и метагеномных, а также и агрономических контекстов нашего опыта и опыта Алексеевой и Потатуркиной-Нестеровой (2014), в нашем исследовании столь малозаметное (т.е. отнюдь не на доминантных позициях) присутствие таких довольно широко встречающихся и хорошо изученных бактерий (следовательно, и хорошо представленных в базах данных по генам 16S) как *Pseudomonas* и *Acinetobacter* несколько неожиданно.

Общие замечания. Бактериобиом ризосферы играет исключительно важную роль в обеспечении роста и здоровья растений (Luo et al., 2024), а информация об основных агентах бактериального сообщества приобретает в последние годы все большую актуальность для разработки новых агробιοтехнологий. Полученные в нашем опыте, проведенном по одинаковой схеме на удаленных друг от друга опытных участках агросерой почве, сведения о составе и структуре бактериобиома ризосферы томата, являются, пусть и небольшим, но важным вкладом в изучение бактериобиома овощных культур в открытом грунте в условиях юга Западной Сибири.

Такого рода исследования с неизбежностью будут расширять и детализировать связи с фенологической и погодной динамикой, почвенными свойствами, агротехникой, генетикой возделываемых растений и т.п. В перспективе, с удешевлением стоимости высокопроизводительного секвенирования, будет происходить переход от метабаркодинга к метагеномному секвенированию почвенной ДНК, позволяющему анализировать не только таксономический состав, но и определять гены, продукты которых определяют почвенный метаболизм.

Поскольку редкие последовательности и, следовательно, редкие бактерии, вряд ли могут влиять на агрономический и экологический контекст почвенной среды (Brown et al., 2015), то нами были приведены результаты только по доминантным таксонам (т.е. таксонам с относительным обилием более 1% от общего числа последовательностей в образце), несмотря на более обширные спектры кластеров ОТЕ, по относительному обилию которых выявлены различия при внесении удобрений и/или между участками.

Подчеркнем также, что в опыте использовали только один сорт томата – Зырянку; полученные результаты как по ризосферному бактериобиому, так и по продукционным особенностям растений, относятся к этому сорту. Гетерогенность сортов по продукционным характеристикам и биохимическим свойствам растений может быть достаточно велика (Ierna et al., 2022; Nantongo et al., 2023). Учитывая огромное мировое разнообразие сортов томата – более 5000 (Food ..., 2023), учёт сортовой специфики имеет важное значение, как в проводимых исследованиях, так и в практическом растениеводстве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выращивание томатов требует больших площадей достаточно плодородных почв. С потеплением климата и удлинением безморозного периода на юге Западной Сибири мелко- и среднемасштабное производство томатов в открытом грунте выглядит перспективным даже с использованием небольших доз минеральных удобрений. Понимание и учёт влияния удобрений и их доз на агромикробиом и продукционные возможности сельскохозяйственных культур будет способствовать поддержанию здоровья почвы и растений, а, следовательно, и качества растительной продукции.

Бактериобиом ризосферы является динамичным и варьирует под действием разных факторов, в том числе и внесения минеральных удобрений. Это свидетельствует о возможности целенаправленной модификации бактериобиома ризосферы в частности и агромикробиома в целом в более благоприятную сторону для роста и развития растений. Разработка таких технологий должна быть основана на детальном изучении компонентов агромикробиома в зависимости от погодных и фенологических условий, видов, форм и доз удобрений методами с большей видовой разрешающей способностью, чем 16S-метабаркодинг.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Галине Александровне Бугровской и Анастасии Анатольевне Крыловой, ведущим инженерам лаборатории агрохимии ИПА СО РАН, за помощь в проведении полевых и лабораторно-аналитических работ. Авторы признательны Юрию Валентиновичу Фотеву, кандидату сельскохозяйственных наук, старшему научному сотруднику лаборатории интродукции пищевых растений Центрального Сибирского ботанического сада (г. Новосибирск), за любезно предоставленную рассаду томата для проведения опыта.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № 121031700309-1). Часть исследований (16S метабаркодинг) была поддержана в рамках государственного задания ИХБФМ СО РАН (проект № 125012300656-5).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева А.С., Потатуркина-Нестерова Н.И. Характеристика видового состава микробиоценоза прикорневой зоны *Lycopersicon esculentum* Mill // Ульяновский медико-биологический журнал. 2014. № 4. С. 129–132.
- Антонов А.А., Ванькова А.А., Баранова Е.Н., Куренина Л.В., Платонова Е.В. Структура бактериального сообщества ризосферы трансгенных растений томата (*Solanum lycopersicum* L.) // Теоретическая и прикладная экология. 2025. № 1. С. 151–157. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2024-4-151-157>

- Вознесенская Т.Ю., Можарова И.П., Трифонова А. В., Волкова М.А. Влияние регулятора роста растений Фитактив Экстра на урожайность и качество томата в условиях Поволжья // Плодородие. 2024. № 5. С. 55–59. <https://doi.org/10.25680/19948603.2024.140.12>
- Классификация и диагностика почв России / Авторы и составители: Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева, М.И. Герасимова. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Мамбетов К.Б. Влияние удобрений на накопление сухого вещества озимой пшеницей в севообороте на сероземно-луговых почвах Чуйской долины // Вестник Кыргызского национального аграрного университета им. К.И. Скрябина. 2015. № 1(33). С. 111–114.
- Минеев В.Г. Агрохимия: учебник. 3-е изд. Москва: Издательство Моск. ун-та; Наука, 2006. 720 с.
- Наумова Н.Б., Нечаева Т.В., Русалимова О.А., Савенков О.А., Якименко В.Н. Продуктивность и качество клубней картофеля при внесении калия и магния на фоне азотно-фосфорных удобрений // Почвы и окружающая среда. 2024. Том 7. № 2. с268. <https://doi.org/10.31251/pos.v7i2.268>
- Практикум по агрохимии. 2-е издание, переработанное и дополненное / Под ред. академика РАСХН В.Г. Минеева. Москва: Издательство МГУ, 2001. 689 с.
- Семенов М.С. Метабаркодинг и метагеномика в почвенно-экологических исследованиях: успехи, проблемы и возможности // Журнал общей биологии. 2019. Том 80. № 6. С. 403–417. <https://doi.org/10.1134/S004445961906006X>
- Титлянова А.А., Миронычева-Токарева Н.П., Наумова Н.Б. Круговорот углерода в травяных экосистемах при зарастании отвалов // Почвоведение. 1988. № 7. С. 164–174
- Уманская М.В., Горбунов М.Ю., Краснова Е.С., Тарасова Н.Г. Сравнительный анализ структуры сообщества цианобактерий участка равнинного водохранилища по результатам микроскопического учета и 16s-метабаркодирования // Биосфера. 2023. Том 15. № 3. С. 246–260. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v15i3.822>
- Шетов А.Х., Ахундзада М.Ш., Шибзухова З.С., Шибзухов З.С. Продуктивность плодов томата в зависимости от густоты стояния и доз минерального удобрения // Сельскохозяйственное землепользование и продовольственная безопасность: X Международная научно-практическая конференция, посвященная памяти Заслуженного деятеля науки РФ, КБР, Республики Адыгея, профессора Б.Х. Фиапшева (Нальчик, 22 марта 2024 г.). Нальчик: ФГБОУ ВО Кабардино-Балкарский ГАУ, 2024. Часть I. С. 156–160.
- Afridi M.S., Fakhar A., Kumar A., Ali S., Medeiros F.H.V., Muneer M.A., Ali H., Saleem M. Harnessing microbial multitrophic interactions for rhizosphere microbiome engineering // Microbiological Research. 2022. Vol. 265. Art. 127199. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.127199>
- Araujo A.S.F., Pereira A.P.A., de Medeiros E.V., Mendes L.W. Root architecture and the rhizosphere microbiome: Shaping sustainable agriculture // Plant Science: an international journal of experimental plant biology. 2025. Vol. 359. Art. 112599. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112599>
- Barillot C.D.C., Sarde C.O., Bert V. et al. A standardized method for the sampling of rhizosphere and rhizoplane soil bacteria associated to a herbaceous root system // Annals of Microbiology. 2013. Vol. 63. P. 471–476. <https://doi.org/10.1007/s13213-012-0491-y>
- Berendsen R.L., Pieterse C.M., Bakker P.A. The rhizosphere microbiome and plant health // Trends in Plant Science. 2012. Vol. 17. No. 8. P. 478–486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- Bertin N., Causse M., Brunel B., Tricon D., Genard M. Identification of growth processes involved in QTLs for tomato fruit size and composition // Journal of Experimental Botany. 2009. Vol. 60. P. 237–248. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern281>
- Beule L., Karlovsky P. Tree rows in temperate agroforestry croplands alter the composition of soil bacterial communities // PLoS ONE. 2021. Vol.16. No. 2. e0246919. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246919>
- Brown S.P., Veach A.M., Rigdon-Huss A.R., Grond K., Lickteig S.K., Lothamer K., Oliver A.K., Jumpponen A. Scraping the bottom of the barrel: are rare high throughput sequences artifacts? // Fungal Ecology. 2015. Vol. 13. P. 221–225. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.08.006>
- Chen W., Modi D., Picot A. Soil and Phytomicrobiome for Plant Disease Suppression and Management under Climate Change: A Review // Plants. 2023. Vol. 12. No. 14. 2736. <https://doi.org/10.3390/plants12142736>
- Edgar R.C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST // Bioinformatics. 2010. Vol. 26. No.19. P. 2460–2461. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461>
- Edgar R.C. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads // Nature Methods. 2013. Vol. 10. No. 10. P. 996–998. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2604>

- Edgar R.C. UNOISE2: Improved error-correction for Illumina 16S and ITS amplicon reads // BioRxiv. 2016a. P. 081257. <https://doi.org/10.1101/081257>
- Edgar R.C. SINTAX, a Simple Non-Bayesian Taxonomy Classifier for 16S and ITS Sequences // BioRxiv. 2016b. P. 074161. <https://doi.org/10.1101/074161>
- Fadrosh D.W. An improved dual-indexing approach for multiplexed 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform // Microbiome. 2014. Vol. 2. No. 1. P. 6. <https://doi.org/10.1186/2049-2618-2-6>
- Fagnano F.M., Ventorino V., Pasolli E., Romano I., Ambrosino P., Pepe O. From microbiome to biostimulants: unlocking the potential of tomato root endophytes // BMC Plant Biology. 2025. Vol. 25. Art. 427. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06447-4>
- FAOSTAT. Data. Crops and livestock products, tomatoes. Food and Agriculture organization of the United Nations, 2024. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL> (дата обращения 24.12.2024).
- Francioli D., Schulz E., Lentendu G., Wubet T., Buscot F. and Reitz T Mineral vs. Organic Amendments: Microbial Community Structure, Activity and Abundance of Agriculturally Relevant Microbes Are Driven by Long-Term Fertilization Strategies // Frontiers in Microbiology. 2016. Vol. 7. Art. 1446. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01446>
- González D., Bruna P., Contreras M.J., Leal K., Urrutia C.V., Núñez-Montero K., Barrientos L. Genome Mining of *Pseudarthrobacter* sp. So.54, a Rhizospheric Bacteria from *Colobanthus quitensis* Antarctic Plant // Biomolecules. 2025. Vol. 15. No. 4. P. 534. <https://doi.org/10.3390/biom15040534>
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. P. 9.
- Hassan S., Sabreena, Pocza P., Ganai B.A., Almalki W.H., Gafur A., Sayyed R.Z. Environmental DNA Metabarcoding: A Novel Contrivance for Documenting Terrestrial Biodiversity // Biology. 2022. Vol. 11. No. 9. 1297. <https://doi.org/10.3390/biology11091297>
- International Fertilizer Association (IFA). Public Summary. Short-Term Fertilizer Outlook 2023–2024. December 2023. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.fertilizer.org/market-intelligence/ifa-stat/> (дата обращения 24.12.2024).
- Luo C., He Y., Chen Y. Rhizosphere microbiome regulation: Unlocking the potential for plant growth // Current Research in Microbiological Science. 2024. Vol. 8. Art. 100322. <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2024.100322>
- Mao X., Gu J., Wang F., Wang K., Liu R., Hong Y., Wang Y., Han F. Yield, Quality, and Nitrogen Leaching of Open-Field Tomato in Response to Different Nitrogen Application Measures in Northwestern China // Plants. 2024. Vol. 13. No. 7. Art. 924. <https://doi.org/10.3390/plants13070924>
- Nakayasu M., Takamatsu K., Yazaki K., Sugiyama A. Plant specialized metabolites in the rhizosphere of tomatoes: secretion and effects on microorganisms // Bioscience, Biotechnology and Biochemistry. 2023a. Vol. 87. No. 1. P. 13–20. <https://doi.org/10.1093/bbb/zbac181>
- Nakayasu M., Takamatsu K., Kanai K., Masuda S., Yamazaki S., Aoki Y., Shibata A., Suda W., Shirasu K., Yazaki K., Sugiyama A. Tomato root-associated *Sphingobium* harbors genes for catabolizing toxic steroidal glycoalkaloids // MBio. 2023b. Vol. 14. No. 5. e00599-23. <https://doi.org/10.1128/mbio.00599-23>
- Naumova N., Baturina O., Nechaeva T., Kabilov M. Root and Rhizosphere Microbiome of Tomato Plants Grown in the Open Field in the South of West Siberia under Mineral Fertilization // Horticulturae. 2022. Vol. 8. Art. 1051. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8111051>
- Novello G., Bona E., Nasuelli M., Massa N., Sudiro C., Campana D.C., Gorrasi S., Hochart M.L., Altissimo A., Vuolo F., Gamalero E. The Impact of Nitrogen-Fixing Bacteria-Based Biostimulant Alone or in Combination with Commercial Inoculum on Tomato Native Rhizosphere Microbiota and Production: An Open-Field Trial // Biology. 2024. Vol. 13. No. 6. Art. 400. <https://doi.org/10.3390/biology13060400>
- Oyedoh O.P., Yang W., Dhanasekaran D., Santoyo G., Glick B.R., Babalola O.O. Rare rhizo-Actinomycetes: A new source of agroactive metabolites // Biotechnology Advances. 2023. Vol. 67. Art. 108205. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2023.108205>
- Park I., Seo Y.S., Mannaa M. Recruitment of the rhizo-microbiome army: assembly determinants and engineering of the rhizosphere microbiome as a key to unlocking plant potential // Frontiers in Microbiology. 2023. Vol. 14. Art.1163832. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1163832>
- Pawlowski J., Bruce K., Panksep K., Aguirre F.I., Amalfitano S., Apothéloz-Perret-Gentil L., Baussant T., Bouchez A., Carugati L., Cermakova K., et al. Environmental DNA metabarcoding for benthic monitoring: A review of sediment sampling and DNA extraction methods // Science of the Total Environment. 2022. Vol. 818. Art. 151783. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151783>

- Qiu L., Zhang Q., Zhu H., Reich P.B., Banerjee S., van der Heijden M.G.A., Sadowsky M.J., Ishii S., Jia X., Shao M., Liu B., Jiao H., Li H., Wei X. Erosion reduces soil microbial diversity, network complexity and multifunctionality // The ISME Journal. 2021. Vol. 15. No. 8. P. 2474–2489. <https://doi.org/10.1038/s41396-021-00913-1>
- Rai S., Omar A.F., Rehan M., Al-Turki A., Sagar A., Ilyas N., Sayyed R.Z., Hasanuzzaman M. Crop microbiome: their role and advances in molecular and omic techniques for the sustenance of agriculture // Planta. 2022. Vol. 257. No. 2. P. 27. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-04052-5>
- Raza M.M., Bebbler D.P. Climate change and plant pathogens // Current Opinion in Microbiology. 2022. Vol. 70. P. 102233. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2022.102233>
- Shanmugavel D., Rusyn I., Solorza-Feria O., Kamaraj S.K. Sustainable SMART fertilizers in agriculture systems: A review on fundamentals to in-field applications // The Science of the Total Environment. 2023. Vol. 904. P. 166729. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166729>
- Singh A., Mazahar S., Chapadgaonkar S.S., Giri P., Shourie A. Phyto-microbiome to mitigate abiotic stress in crop plants // Frontiers in Microbiology. 2023. Vol. 14. P. 1210890. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1210890>
- Sugiyama A. Flavonoids and saponins in plant rhizospheres: roles, dynamics, and the potential for agriculture // Bioscience, biotechnology, and biochemistry. 2021. Vol. 85. No. 9. P. 1919–1931. <https://doi.org/10.1093/bbb/zbab106>
- Takahashi M., Kawasaki Y., Naito H., Lee U., Yoshi K. Fruit size prediction of tomato cultivars using machine learning algorithms // Frontiers in Plant Science. 2025. Vol. 16. Art.1516255. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1516255>
- Takisawa R., Nishida A., Maai E., Nishimura K., Nakano R., Nakazaki T. Identification of Genetic Factors Affecting Fruit Weight in the Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Cultivar ‘Micro-Tom’ // The Horticulture Journal. 2021. Vol. 90. No. 2. P. 209–214. <https://doi.org/10.2503/hortj.UTD-252>
- United Nations: Global Issues. Population. 2023. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.un.org/en/global-issues/population#:~:text=The%20world%20population%20is%20projected,and%2010.4%20billion%20by%202100> (дата обращения 28.08.2025).
- Upadhyay P.K., Dey A., Singh V.K., Dwivedi B.S., Singh R.K., Rajanna G.A., Babu S., Rathore S.S., Shekhawat K., Rai P.K., Choudhury N.K., Budhlakoti N., Mishra D.C., Rai A., Singh A., Bhardwaj A.K., Shukla G. Changes in microbial community structure and yield responses with the use of nano-fertilizers of nitrogen and zinc in wheat–maize system // Scientific Reports. 2024. Vol. 14. No. 1. P. 1100. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-48951-3>
- Wang Q., Garrity G.M., Tiedje J.M., Cole J.R. Naïve Bayesian Classifier for Rapid Assignment of rRNA Sequences into the New Bacterial Taxonomy // Applied and Environmental Microbiology. 2007. Vol. 73. No.16. P. 5261–5267. <https://doi.org/10.1128/AEM.00062-07>
- Wang Q., Li Y., Wang Y. Optimizing the weight loss-on-ignition methodology to quantify organic and carbonate carbon of sediments from diverse sources // Environmental monitoring and assessment. 2011. Vol. 174. No. 1. P. 241–257. <https://doi.org/10.1007/s10661-010-1454-z>

Поступила в редакцию 17.09.2025

Принята 28.10.2025

Опубликована 30.10.2025

Сведения об авторах:

Наумова Наталья Борисовна – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории агрохимии ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия); naumova.issa-siberia@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0003-2354-5065>

Нечаева Таисия Владимировна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории агрохимии ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия); taya_inbox.ru; <https://orcid.org/0000-0003-4943-9439>

Батурина Ольга Анатольевна – младший научный сотрудник ЦКП «Геномика» ФГБУН Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН (г. Новосибирск, Россия); baturina@niboch.nsc.ru; <https://orcid.org/0000-0003-4115-7592>

Кирпиков Александр Александрович – техник-лаборант лаборатории агрохимии ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия); aakirpikov@gmail.com

Савенков Олег Александрович – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории агрохимии ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия); oleg.a.savenkov@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0001-9088-285X>

Кабиллов Марсель Расимович – кандидат биологических наук, руководитель ЦКП «Геномика» ФГБУН Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН (г. Новосибирск, Россия); kabilov@niboch.nsc.ru; <https://orcid.org/0000-0003-2777-0833>

Авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.



Статья доступна по лицензии [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

Rhizosphere bacteriobiome and tomato production under mineral fertilization in the open field in the south of West Siberia

© 2025 N. B. Naumova ¹, T. V. Nechaeva ¹, O. A. Baturina ², A. A. Kirpikov¹, O. A. Savenkov ¹,
M. R. Kabilov ²

¹Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Lavrentieva, 8/2, Novosibirsk, Russia. E-mail: naumova.issa-siberia@mail.ru

²Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Lavrentieva, 8, Novosibirsk, Russia

The aim of the study was to investigate the effect of mineral fertilization on the production properties of tomato plants and diversity of their rhizosphere bacteriobiome along a gradient of soil-ecological properties on four experimental sites, located in the forest-steppe zone of West Siberia.

Location and time of the study. The microplot field experiment for growing tomato *Lycopersicon esculentum* Mill. Of Zyryanka cultivar was performed on four experimental sites with agrogrey soils (Phaeozems) in the Novosibirsk Region in 2021. Two treatments each ted three times were used: no fertilization (No) and mineral fertilization (NPK) at the rate of N60P60K60. The geographical coordinates of the experimental sites ranged 55°15'40 – 54°47'09 NL and 83°31'42 – 82°37' 56 EL.

Methodology. The experiment was performed with the similar setup simultaneously on four experimental fields in order to substitute temporal gradient with a spatial one, which allowed to estimate the effect of weather and soil properties variation on the variables of interest in the study. Soil samples were collected prior to the start and at the completion of the experiment and analyzed for soil organic, nitrates, mobile phosphorus, exchangeable potassium, calcium and magnesium content, as well as pH. Air and soil temperature was recorded during the experiment. At the end of the experiment tomato fruit number and mass, as well as above – and below ground phytomass were determined on each plot. The composition and structure of the rhizosphere soil bacteriobiome was estimated by 16S-metabarcoding. Statistical analysis was performed by using analysis of variance, principal components extraction and two-blocks multiple regression by partial least squares with the help of Statistica v.13.1 and PAST v. 4.16.

Main results. Overall, tomato rhizosphere was found to have 7935 operational taxonomic units, the majority of them (more than 45% of species' richness) belonging to Pseudomonadota. The Actinomycetota phylum was the ultimate dominant in the sequence reads relative abundance with $\geq 33\%$. Other major dominants with relative abundance of $>10\%$ were Pseudomonadota, Bacillota and Acidobacteriota. Mineral fertilization increased Actinomycetota abundance by 15%. Some dominant genera changed increased (*Pseudarthrobacter*, *Streptomyces*), whereas the other (dominant genus-level clusters from *Acidobacteria* Gp6, *Hyphomicrobiales*, *Myxococcales* and *Iamiaceae*) decreased their relative abundance due to the NPK fertilization. Altogether, 252 of 880 genera detected in the study, had their abundance changed by NPK fertilization, but except six dominants, they were minor or rare. Although slightly, but fertilization decreased alpha-biodiversity indices of Shannon and Simpson, somewhat increasing Berger-Parker and D-Simpson indices. The latter tended to correlate positively with tomato production characteristics, whereas Shannon and Simpson tended to correlate with soil properties. As averaged over four experimental sites, mineral fertilization improved tomato production characteristics (fruit number and mass, above- and belowground phytomass) that showed no correlation with soil properties before the experiment.

Conclusions. Bacteriobiome of tomato rhizosphere soil, being a dynamic entity, can change due to the influence of various factors, including mineral fertilization at the moderate rate. This provides the potential for targeted modification of rhizosphere bacteriobiome in particular and agromicrobiome as a whole to benefit the growth and development of agricultural plants. With climate warming and increasing of the frost-free period in the south of West Siberia small- medium-size tomato production in the open field is perspective even under moderate fertilization. Understanding the effect of such fertilization on agromicrobiome and production properties of crops can help sustaining soils and crops health and hence the quality of produced yields.

Keywords: Phaeozem; mineral fertilization; tomato; 16S-metabarcoding; soil ecological conditions.

How to cite: Naumova N.B., Nechaeva T.V., Baturina O.A., Kirpikov A.A., Savenkov O.A., Kabilov M.R. Rhizosphere bacteriobiome and tomato production under mineral fertilization in the open field in the south of West Siberia. The Journal of Soils and Environment. 2025. 8(3). e336. DOI: [10.31251/pos.v8i3.336](https://doi.org/10.31251/pos.v8i3.336) (in Russian with English abstract).

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are very thankful to Galina Aleksandrovna Bugrovskaya and Anastasiya Anatolyevna Krylova, both Leading Engineers in the Institute of Soil Science and Agrochemistry (SB RAS, Novosibirsk, Russia) for helping with the field work and carrying out laboratory analyses. The authors also thank very much Yury Valentinovich Fotev, Candidate of Agricultural Sciences, enior Researcher with the Laboratory of Food Plants Introduction of the Central Siberian Botanical Garden (SB RAS, Novosibirsk, Russia), who provided tomato plants for the experiment.

FUNDING

The study was financially supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 121031700309-1). Part of this work (16S metabarcoding) was supported by the Russian state-funded project for ICBFM SB RAS (No. 125012300656-5).

REFERENCES

- Alekseeva A.S., Potaturkina-Nesterova N.I. The characteristic species composition of microbiocenosis basal area *Lycopersicon esculentum* Mill. Ulyanovsk Medico-Biological Journal. 2014. No. 4. P. 129–132. (in Russian).
- Antonov A.A., Vankova A.A., Baranova E.N., Kurenina L.V., Platonova E.V. Transgenic tomato (*Solanum lycopersicum* L.) rhizosphere bacterial community structure. Theoretical and Applied Ecology. 2015. No. 1. P. 151–157. (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2024-4-151-157>
- Voznesenskaya T.U., Mozharova I.P., Trifonova A.V., Volkova M.A. The effect of plant growth regulator Phytactive Extra on tomato yield and quality in the Volga region. Plodorodie. 2024. No. 5. P. 55–59. (in Russian). <https://doi.org/10.25680/19948603.2024.140.12>
- Classification and diagnostics of soils of Russian / Authors and compilers: L.L. Shishov, V.D. Tonkonogov, I.I. Lebedeva, M.I. Gerasimov. Smolensk: Oykumena Publ., 2004. 342 p. (in Russian).
- Mambetov K.B. Effect of fertilizers on the accumulation of dry matter by winter wheat in crop rotation on sierozem-meadow soils of the Chui Valley. Vestnik of the Kyrgyz national agrarian university K.I. Scriabin. 2015. No. 1(33). P. 111–114. (in Russian).
- Mineev V.G. Agrochemistry. 3rd ed. Moscow: Moscow Publishing House; Nauka Publ., 2006. 720 p. (in Russian).
- Naumova N.B., Nechaeva T.V., Rusalimova O.A., Savenkov O.A., Yakimenko V.N. Potato tuber yield and quality under potassium and magnesium addition on top of the nitrogen and phosphorus fertilization. The Journal of Soils and Environment. 2024. Vol. 7. No. 2. e268. (in Russian). <https://doi.org/10.31251/pos.v7i2.268>
- Agrochemistry Workshop. 2nd edition, revised and supplemented / V.G. Mineev (ed.). Moscow: Moscow State University Publishing House, 2001. 689 p. (in Russian).
- Semenov M.V. Metabarcoding and metagenomics in soil ecology research: achievements, challenges and prospects. Biology Bulletin Reviews. 2021. Vol. 11. No. 1. P. 40–53. <https://doi.org/10.1134/S2079086421010084>
- Titlyanova A.A., Mironycheva-tokareva N.P., Naumova N.B. Carbon cycle in the developing grass ecosystems of earth excavation. Pochvovedenie. 1988. No. 7. P. 164–174. (in Russian).
- Umanskaya M.V., Gorbunov M.Yu., Krasnova Ye.S., Tarasova N.G. Microscopic examination and 16s metabarcoding for comparative analysis of cyanobacteria community structure in a plainland reservoir. Biosfera. 2023. Vol. 15. No. 3. P. 246–260 (in Russian). <https://doi.org/10.24855/biosfera.v15i3.822>
- Shetov A.Kh., Akhundzada M.Sh., Shibzukhova Z.S., Shibzukhov Z.S. Productivity of tomato fruit depending on the density of standing and doses of mineral nutrition. In book: Agricultural land use and food security. X International scientific and practical conference dedicated to the memory of the Honored Scientist of the Russian Federation, the Kabardino-Balkarian Republic, the Republic of Adygea, Professor B.Kh. Fiapshev (Nalchik, 22 March, 2024). Nalchik: Kabardino-Balkarian SAU, 2024. Part I. P. 156–160. (in Russian).
- Afridi M.S., Fakhar A., Kumar A., Ali S., Medeiros F.H.V., Muneer M.A., Ali H., Saleem M. Harnessing microbial multitrophic interactions for rhizosphere microbiome engineering. Microbiological Research. 2022. Vol. 265. Art. 127199. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2022.127199>
- Araujo A.S.F., Pereira A.P.A., de Medeiros E.V., Mendes L.W. Root architecture and the rhizosphere microbiome: Shaping sustainable agriculture. Plant Science: an international journal of experimental plant biology. 2025. Vol. 359. Art. 112599. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112599>

- Barillot C.D.C., Sarde C.O., Bert V. et al. A standardized method for the sampling of rhizosphere and rhizoplane soil bacteria associated to a herbaceous root system. *Annals of Microbiology*. 2013. Vol. 63. P. 471–476. <https://doi.org/10.1007/s13213-012-0491-y>
- Berendsen R.L., Pieterse C.M., Bakker P.A. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*. 2012. Vol. 17. No. 8. P. 478–486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
- Bertin N., Causse M., Brunel B., Tricon D., Genard M. Identification of growth processes involved in QTLs for tomato fruit size and composition. *Journal of Experimental Botany*. 2009. Vol. 60. P. 237–248. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern281>
- Beule L., Karlovsky P. Tree rows in temperate agroforestry croplands alter the composition of soil bacterial communities. *PLoS ONE*. 2021. Vol.16. No. 2. e0246919. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246919>
- Brown S.P., Veach A.M., Rigdon-Huss A.R., Grond K., Lickteig S.K., Lothamer K., Oliver A.K., Jumpponen A. Scraping the bottom of the barrel: are rare high throughput sequences artifacts? *Fungal Ecology*. 2015. Vol. 13. P. 221–225. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.08.006>
- Chen W., Modi D., Picot A. Soil and Phytomicrobiome for Plant Disease Suppression and Management under Climate Change: A Review. *Plants*. 2023. Vol. 12. No. 14. 2736. <https://doi.org/10.3390/plants12142736>
- Edgar R.C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*. 2010. Vol. 26. No.19. P. 2460–2461. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461>
- Edgar RC. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads. *Nature Methods*. 2013. Vol. 10. No. 10. P. 996–998. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2604>
- Edgar R.C. UNOISE2: Improved error-correction for Illumina 16S and ITS amplicon reads. *BioRxiv*. 2016a. P. 081257. <https://doi.org/10.1101/081257>
- Edgar R.C. SINTAX, a Simple Non-Bayesian Taxonomy Classifier for 16S and ITS Sequences. *BioRxiv*. 2016b. P. 074161. <https://doi.org/10.1101/074161>
- Fadrosh D.W. An improved dual-indexing approach for multiplexed 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform. *Microbiome*. 2014. Vol. 2. No. 1. P. 6. <https://doi.org/10.1186/2049-2618-2-6>
- Fagnano F.M., Ventrino V., Pasolli E., Romano I., Ambrosino P., Pepe O. From microbiome to biostimulants: unlocking the potential of tomato root endophytes. *BMC Plant Biology*. 2025. Vol. 25. Art. 427. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06447-4>
- FAOSTAT. Data. Crops and livestock products, tomatoes. Food and Agriculture organization of the United Nations, 2024. [Electronic resource]. URL: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL> (accessed on 24.12.2024).
- Francioli D., Schulz E., Lentendu G., Wubet T., Buscot F. and Reitz T Mineral vs. Organic Amendments: Microbial Community Structure, Activity and Abundance of Agriculturally Relevant Microbes Are Driven by Long-Term Fertilization Strategies. *Frontiers in Microbiology*. 2016. Vol. 7. Art. 1446. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01446>
- González D., Bruna P., Contreras M.J., Leal K., Urrutia C.V., Núñez-Montero K., Barrientos L. Genome Mining of *Pseudarthrobacter* sp. So.54, a Rhizospheric Bacteria from *Colobanthus quitensis* Antarctic Plant. *Biomolecules*. 2025. Vol. 15. No. 4. P. 534. <https://doi.org/10.3390/biom15040534>
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. P. 9.
- Hassan S., Sabreena, Pocza P., Ganai B.A., Almalki W.H., Gafur A., Sayyed R.Z. Environmental DNA Metabarcoding: A Novel Contrivance for Documenting Terrestrial Biodiversity. *Biology*. 2022. Vol. 11. No. 9. 1297. <https://doi.org/10.3390/biology11091297>
- International Fertilizer Association (IFA). Public Summary. Short-Term Fertilizer Outlook 2023–2024. December 2023. [Electronic resource]. URL: <https://www.fertilizer.org/market-intelligence/ifastat/> (accessed on 24.12.2024).
- Luo C., He Y., Chen Y. Rhizosphere microbiome regulation: Unlocking the potential for plant growth. *Current Research in Microbiological Science*. 2024. Vol. 8. Art. 100322. <https://doi.org/10.1016/j.crmicr.2024.100322>
- Mao X., Gu J., Wang F., Wang K., Liu R., Hong Y., Wang Y., Han F. Yield, Quality, and Nitrogen Leaching of Open-Field Tomato in Response to Different Nitrogen Application Measures in Northwestern China. *Plants*. 2024. Vol. 13. No. 7. Art. 924. <https://doi.org/10.3390/plants13070924>
- Nakayasu M., Takamatsu K., Yazaki K., Sugiyama A. Plant specialized metabolites in the rhizosphere of tomatoes: secretion and effects on microorganisms. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*. 2023a. Vol. 87. No. 1. P. 13–20. <https://doi.org/10.1093/bbb/zbac181>

- Nakayasu M., Takamatsu K., Kanai K., Masuda S., Yamazaki S., Aoki Y., Shibata A., Suda W., Shirasu K., Yazaki K., Sugiyama A. Tomato root-associated *Sphingobium* harbors genes for catabolizing toxic steroidal glycoalkaloids. MBio 2023b. Vol. 14. No. 5. e00599-23. <https://doi.org/10.1128/mbio.00599-23>
- Naumova N., Baturina O., Nechaeva T., Kabilov M. Root and Rhizosphere Microbiome of Tomato Plants Grown in the Open Field in the South of West Siberia under Mineral Fertilization. Horticulturae. 2022. Vol. 8. Art. 1051. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8111051>
- Novello G., Bona E., Nasuelli M., Massa N., Sudiro C., Campana D.C., Gorrasi S., Hochart M.L., Altissimo A., Vuolo F., Gamalero E. The Impact of Nitrogen-Fixing Bacteria-Based Biostimulant Alone or in Combination with Commercial Inoculum on Tomato Native Rhizosphere Microbiota and Production: An Open-Field Trial. Biology. 2024. Vol. 13. No. 6. Art. 400. <https://doi.org/10.3390/biology13060400>
- Oyedoh O.P., Yang W., Dhanasekaran D., Santoyo G., Glick B.R., Babalola O.O. Rare rhizo-Actinomycetes: A new source of agroactive metabolites. Biotechnology Advances. 2023. Vol. 67. Art. 108205. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2023.108205>
- Park I., Seo Y.S., Manna M. Recruitment of the rhizo-microbiome army: assembly determinants and engineering of the rhizosphere microbiome as a key to unlocking plant potential. Frontiers in Microbiology. 2023. Vol. 14. Art.1163832. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1163832>
- Pawlowski J., Bruce K., Panksep K., Aguirre F.I., Amalfitano S., Apothéloz-Perret-Gentil L., Baussant T., Bouchez A., Carugati L., Cermakova K., et al. Environmental DNA metabarcoding for benthic monitoring: A review of sediment sampling and DNA extraction methods. Science of the Total Environment. 2022. Vol. 818. Art. 151783. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151783>
- Qiu L., Zhang Q., Zhu H., Reich P.B., Banerjee S., van der Heijden M.G.A., Sadowsky M.J., Ishii S., Jia X., Shao M., Liu B., Jiao H., Li H., Wei X. Erosion reduces soil microbial diversity, network complexity and multifunctionality. The ISME Journal. 2021. Vol. 15. No. 8. P. 2474–2489. <https://doi.org/10.1038/s41396-021-00913-1>
- Rai S., Omar A.F., Rehan M., Al-Turki A., Sagar A., Ilyas N., Sayyed R.Z., Hasanuzzaman M. Crop microbiome: their role and advances in molecular and omic techniques for the sustenance of agriculture. Planta. 2022. Vol. 257. No. 2. P. 27. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-04052-5>
- Raza M.M., Bebber D.P. Climate change and plant pathogens. Current Opinion in Microbiology. 2022. Vol. 70. P. 102233. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2022.102233>
- Shanmugavel D., Rusyn I., Solorza-Feria O., Kamaraj S.K. Sustainable SMART fertilizers in agriculture systems: A review on fundamentals to in-field applications. The Science of the Total Environment. 2023. Vol. 904. P. 166729. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166729>
- Singh A., Mazahar S., Chapadgaonkar S.S., Giri P., Shourie A. Phyto-microbiome to mitigate abiotic stress in crop plants. Frontiers in Microbiology. 2023. Vol. 14. P. 1210890. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1210890>
- Sugiyama A. Flavonoids and saponins in plant rhizospheres: roles, dynamics, and the potential for agriculture. Bioscience, biotechnology, and biochemistry. 2021. Vol. 85. No. 9. P. 1919–1931. <https://doi.org/10.1093/bbb/zbab106>
- Takahashi M., Kawasaki Y., Naito H., Lee U., Yoshi K. Fruit size prediction of tomato cultivars using machine learning algorithms. Frontiers in Plant Science. 2025. Vol. 16. Art.1516255. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1516255>
- Takisawa R., Nishida A., Maai E., Nishimura K., Nakano R., Nakazaki T. Identification of Genetic Factors Affecting Fruit Weight in the Tomato (*Solanum lycopersicum* L.) Cultivar ‘Micro-Tom’. The Horticulture Journal. 2021. Vol. 90. No. 2. P. 209–214. <https://doi.org/10.2503/hortj.UTD-252>
- United Nations: Global Issues. Population. 2023. [Electronic resource]. URL: <https://www.un.org/en/global-issues/population#:~:text=The%20world%20population%20is%20projected,and%2010.4%20billion%20by%202100> (accessed on 28.08.2025).
- Upadhyay P.K., Dey A., Singh V.K., Dwivedi B.S., Singh R.K., Rajanna G.A., Babu S., Rathore S.S., Shekhawat K., Rai P.K., Choudhury N.K., Budhlakoti N., Mishra D.C., Rai A., Singh A., Bhardwaj A.K., Shukla G. Changes in microbial community structure and yield responses with the use of nano-fertilizers of nitrogen and zinc in wheat–maize system. Scientific Reports. 2024. Vol. 14. No. 1. P. 1100. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-48951-3>
- Wang Q., Garrity G.M., Tiedje J.M., Cole J.R. Naïve Bayesian Classifier for Rapid Assignment of rRNA Sequences into the New Bacterial Taxonomy. Applied and Environmental Microbiology. 2007. Vol. 73. No.16. P. 5261–5267. <https://doi.org/10.1128/AEM.00062-07>
- Wang Q., Li Y., Wang Y. Optimizing the weight loss-on-ignition methodology to quantify organic and carbonate carbon of sediments from diverse sources. Environmental monitoring and assessment. 2011. Vol. 174. No. 1. P. 241–257. <https://doi.org/10.1007/s10661-010-1454-z>

Received 17 September 2025

Accepted 28 October 2025

Published 30 October 2025

About the authors:

Natalia B. Naumova – Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher in the Laboratory of Agrochemistry in the Institute of Soil Science and Agrochemistry, the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); naumova.issa-siberia@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0003-2354-5065>

Taisia V. Nechaeva – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher in the Laboratory of Agrochemistry in the Institute of Soil Science and Agrochemistry, the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); taya_@inbox.ru; <https://orcid.org/0000-0003-4943-9439>

Olga A. Baturina – Junior Researcher in Genomics Core Facility of Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); baturina@niboch.nsc.ru; <https://orcid.org/0000-0003-4115-7592>

Aleksandr A. Kirpikov – Laboratory Technician in the Laboratory of Agrochemistry in the Institute of Soil Science and Agrochemistry, the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); aakirpikov@gmail.com

Oleg A. Savenkov – Candidate of Biological Sciences, Researcher in the Laboratory of Agrochemistry in the Institute of Soil Science and Agrochemistry, the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); oleg.a.savenkov@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0001-9088-285X>

Marsel R. Kabilov – Candidate of Biological Science, Head of the Genomics Core Facility in the Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); kabilov@niboch.nsc.ru; <https://orcid.org/0000-0003-2777-0833>

The authors read and approved the final manuscript



The article is available under [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)