

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ имени М. В. ЛОМОНОСОВА  
ФАКУЛЬТЕТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ

*На правах рукописи*



**Суздалева Ангелина Владимировна**

**Структура порового пространства в системе «почва – растение –  
микроорганизмы» (модельные эксперименты)**

4.1.5. Мелиорация, водное хозяйство и агрофизика

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук,  
профессор Е. В. Шеин

Москва – 2022

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	4
ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ .....	13
<b>1.1. Структурная организация почвы</b> .....	13
<i>1.1.1. Современные представления о почвенной структуре и поровом пространстве</i> .....	13
<i>1.1.2. Поровое пространство и распределение пор по размерам</i> .....	16
<b>1.2. Метод компьютерной томографии в почвоведении</b> .....	20
<i>1.2.1. История возникновения метода</i> .....	20
<i>1.2.2. Базовые принципы томографии</i> .....	20
<i>1.2.3. Морфометрические показатели, которые можно рассчитать по результатам томографической съемки</i> .....	25
<i>1.2.4. Применение метода компьютерной томографии в почвоведении</i> .....	26
<i>1.2.5. Система «почва – корневая система – микроорганизмы» как объект для исследований с помощью метода компьютерной томографии</i> .....	29
<b>1.3. Корнеобитаемый слой почвы и микробиологическое сообщество</b> .....	34
<i>1.3.1. Ризосфера</i> .....	34
<i>1.3.2. Микроорганизмы и структура почвы</i> .....	38
<i>1.3.3. Микробиом и архитектура корневой системы</i> .....	43
<i>1.3.4. Микробный комплекс различных типов почв</i> .....	49
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ .....	58
<b>2.1. Объекты исследования</b> .....	58
<i>2.1.1. Серая лесная почва</i> .....	60
<i>2.1.2. Дерново-подзолистая почва</i> .....	62
<i>2.1.3. Чернозем южный</i> .....	63
<b>2.2. Методы исследования</b> .....	66
<i>2.2.1. Физическая модель семенного ложа</i> .....	66
<i>2.2.2. Томографическая съемка, реконструкция и обработка объемных данных</i> .....	68
<i>2.2.3. Определение состава микробного сообщества</i> .....	73
<i>2.2.4. Методы определения основных физических и химических свойств</i> .....	74
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ .....	76

<b>3.1. Характеристика объектов исследования</b> .....	76
<b>3.2. Томографическое изучение изменения порового пространства в семенном ложе</b> .....	79
3.2.1. Коэффициент пористости .....	79
3.2.2 Распределение пор по размерам .....	88
3.2.3. Основные максимумы в распределении пор .....	97
3.2.4. Исследование формирования корневой системы прорастающего семени при одновременном томографическом контроле динамики порового пространства почв (на примере дерново-подзолистых, черноземов южных, серых лесных почв).....	100
<b>3.3. Структура микробного сообщества почв в модельном семенном ложе серой лесной, дерново-подзолистой почвах и черноземе южном</b>	110
3.3.1. Динамика изменения биоразнообразия и численности микробного сообщества по данным метода газовой хроматографии – масс-спектрометрии (ГХ-МС).....	110
3.3.2. Структура микробных сообществ почв модельного семенного ложа в разные периоды прорастания семян ячменя и на примере дерново-подзолистых, черноземов южных, серых лесных почв .....	112
3.3.3. Динамика численности видов с целлюлозолитической активностью в семенном ложе ячменя.....	116
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	121
<b>ВЫВОДЫ</b> .....	122
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</b> .....	124
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ</b> .....	156

## ВВЕДЕНИЕ

### **Актуальность**

Поровое пространство почвы является как депозитарием для воды, воздуха и веществ, так и проводящей системой для движения воды, воздуха, агрохимикатов. Но, кроме того, поровое пространство является почвенным объемом, в котором живут и растут корни растений, обитает почвенная биота. Взаимодействия в этом сложном консорциуме «почвенная среда – растение – микроорганизмы» и его функционирование являются предметом интереса широкого круга исследований с целью улучшения роста и продуктивности растений. В поровом пространстве происходят основные процессы, определяющие биосферные функции почв, – движение и сохранение воды, воздуха, веществ, объем для жизни и функционирование почвенной биоты и корневых систем растений. Большое значение имеет плотность почвы (Вершинин и др., 1959; Tracy et al., 2012; Tracy et al., 2015). При укладке семян в переуплотненную почву ухудшается баланс воздуха и воды в зоне прорастания, что приводит к появлению ослабленных ростков или к их гибели и снижению урожайности (Медведев, 1988; Зайдельман, 2017).

Также поровое пространство почвы вокруг корней имеет большое значение для роста и развития растений, обеспечения их питательными веществами, формирования гидрофизических свойств почвы, газопроницаемости и среды обитания микроорганизмов (Carson et al., 2010; White et al. 2013; Suzdaleva et al., 2021). Не только вопрос взаимодействия корней с почвенной структурой (Moreno-Espíndola et al., 2007; George et al., 2014), но и вопрос влияния физических почвенных свойств на рост и развитие растений актуален в особенности в отношении почв, испытывающих химическое истощение, засоление или действие иных лимитирующих факторов (Белоусов, 2020; Carminati, 2010, Hall, 2010; Wu, 2011; De Smet et al., 2012; Carminati, 2012; George, 2014; Kopittke et al., 2019).

Ризосферные явления широко исследуются, однако закономерности перераспределения пор и динамика изменения пористости, изменения структуры порового пространства и корневой системы растения в семенном ложе в настоящем

времени прорастания представляет наибольший интерес, т.к. именно в этот период закладывается фундамент продуктивности растений. Немедицинские рентгеновские компьютерные томографы доступны по более низкой стоимости оборудования по сравнению с оборудованием для МРТ (Atkinson, 2019), благодаря чему метод рентгеновской компьютерной томографии (КТ) успешно применяется в почвоведении, геологии и ряде других естественных наук. Рентгеновская КТ имеет потенциал для широкого спектра применений в области исследования нативных процессов взаимодействия в системе «почва – растения – микроорганизмы», а также в фенотипировании растений по признакам корневой системы. Разрабатываются методики по фенотипическому выявлению наиболее устойчивых к экологическим стрессам культур при помощи рентгеновской компьютерной томографии, на основе анализа архитектуры корневой системы (Richards, Passioura, 1989; Mooney et al., 2012; Chimungu et al., 2015). Современные достижения в этой области позволяют заявлять о возможности выбирать растения по признакам корневой архитектуры для оптимизации урожайности злаковых растений (Maqbool et al., 2022).

Исследования по мезоморфологии и биологическим свойствам системы «почва – прорастающее семя – микроорганизмы» с помощью современных методов (томография и хромато-масс-спектрометрические методы) позволят исследовать и представить особенности функционирования и динамику действительных физических величин пористости на начальном этапе развития семени, формирования микробного комплекса и изменения порового пространства почв.

### **Степень разработанности темы исследования**

Обзор исследований, посвященных структуре порового пространства почвы, показал высокий интерес широкого круга ученых в вопросах взаимодействия корневой системы и почвенных агрегатов (Вершинин и др., 1959; Карпачевский, 2012; Hochholdinger, 2004; Hochholdinger, 2008; Péret 2009; Zobel, 2010; Hamada et al., 2012; Bao 2014; Metzner, 2014; Dinneny, 2019). Применение методов неразрушающей визуализации в отношении этой темы берет свое начало в 2000

годах, хотя по отдельности почвенная структура под влиянием различных факторов (Anderson et al, 1992; Hopmans et al., 1992; Lynch, 1995; Bonser, 1996; Zeng et al., 1996; Heeraman et al., 1997; Macedo, 1999; Perret et al. 1999; Mooney, 2002; Gantzer Anderson, 2002; Rogasik et al., 2003; Cruvinel 2006, Pedrotti 2005; Nunan et al., 2006; Pires et al., 2007; Pires 2010; Peth et al., 2010; Peth et al., 2010; Pires et al, 2010; Helliwell et al. 2013) и корневая архитектура (Watanabe et al., 1992 ; Jenneson et al., 1999; McNeill and Kolesik, 2004 ; Kaestner et al., 2006;) рассматривались с самого начала применения метода в почвоведении.

Почвенная структура, как базовое агрофизическое свойство почвы, и структура порового пространства, как неотъемлемая часть почвенной структуры, на сегодняшний день исследуется комплексно благодаря заслугам многих почвоведов (А.Д. Воронин, П.В. Вершинин, W. Kubiёna, R. Brewer, С. А. Захаров; Dexter; Е.В. Шеин; Lal и др.). Современное понимание структуры почвы и её неотъемлемой части – структуры порового пространства – связано с работами Сергеева, 1971; Умаровой, 2011; Скворцовой, 2013; Totsche et al., 2010; Vacq-Labreuil et al., 2018; Juval et al., 2019; Kleber et al., 2021; Vogel et al., 2022.

Применение метода неинвазивной трехмерной визуализации почвы позволило изучить корневые системы при различных воздействиях (Bonser, 1996; Hodge, 2004; Péret, 2014; Khare, 2017; Bao, 2014; Rogers, 2016; Dinneny, 2019), а также отследить влияние корневой системы на почвенную структуру и функции (Dorioz et al., 1993; Mao 2015; Yang, 2017; Koebernick et al., 2017; Aravena 2014; Helliwell, 2019; Zhang, 2019; Koebernick, 2019; Phalempin et al., 2021), в том числе через стимулирование развития специфического микробиома (Golchin, 1994; Czarnes, 2000; Feeney, 2006; Gregory, 2006; Zhang, 2021). Сообщается, что проведено мало работ с применением метода рентгеновской компьютерной томографии в отношении связи почвенной структуры и деятельности микроорганизмов (Hou et al., 2022).

Метод газовой хроматографии – масс-спектрометрии (ГХ-МС), качественное и количественное определение маркерных веществ систем микроорганизмов (альдегидов, спиртов, жирных кислот, стероидов и др.) непосредственно в

исследуемом материале. Прерогатива данного метода – возможность описать таксономическое разнообразие микроорганизмов, не выделяющихся классическим посевом на питательные среды, определить наиболее экологически устойчивые консорциумы (Верховцева и др., 2015). Метод имеет широкое применение не только в почвоведении (Пашкевич, 2004; Писанов и др., 2020; Селиверстова и др., 2008; Селиверстова, Верховцева, 2011), но и в медицине (Полякова и др., 2021).

### **Цель и задачи исследования**

Цель работы – изучить закономерности динамики структуры порового пространства почв, корневых систем проростков ячменя (*Hordeum vulgare* L.) и состава микробного комплекса в пахотном горизонте серой лесной, дерново-подзолистой почвы и чернозема южного в процессе прорастания семян в модельном физическом эксперименте с помощью современных методов (томография и хромато-масс-спектрометрический методы).

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. В краткосрочных (12 сут) физических модельных экспериментах по прорастанию корневой системы ячменя (*Hordeum vulgare* L.) изучить изменение структуры порового пространства исследуемых почв, динамику объемов пор различного диаметра (при объеме почвенного образца 2,5 см<sup>3</sup>).
2. Исследовать количественные закономерности роста и распределения корней разного диаметра в период формирования корневой системы совместно с динамикой распределения пор по размерам.
3. Изучить состав почвенной биоты и закономерности его изменения в процессе роста и развития корневой системы на образцах трех тяжелосуглинистых почв.

Эти задачи решались экспериментально на примере физической модели системы «почва – растение – почвенные микроорганизмы», направленной на динамические исследования структуры порового пространства почв, формирования корневой системы и особенностей состава почвенного микробного комплекса в процессе прорастания и формирования архитектуры корней растений

ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в первые 12 сут после посева. Образец почвы сформирован в основном агрегатами 3–5 мм, которые по мнению ряда авторов являются наиболее информативными, в частности, в черноземах (Фомин, 2022).

### **Научная новизна**

Впервые проведено комплексное исследование трансформации порового пространства семенного ложа в период начального развития (с 1-х по 12-е сут) корневой системы ячменя. Получены количественные характеристики порового пространства (параметры томографической пористости, распределения пор по размерам и др.) исследуемых почв (при влажности почвы близкой к наименьшей влагоемкости (НВ) и при прорастании корней ячменя (*H. vulgare* L.).

Впервые на реальных почвенных объектах с помощью последовательных томографических исследований показано изменение структуры (объемов и диаметров капилляров) порового пространства исследуемых почв, рост корней разного диаметра в период формирования корневой системы.

Показано, что биологический фактор вступает в активное взаимодействие со структурой порового пространства, проявляя максимум трансформационной активности к 7-м сут, на что указывает максимальное количество численности микроорганизмов и увеличение доли тонких корней к этому моменту.

Изучен состав почвенной биоты в указанных образцах почв и его динамика в процессе роста, развития корней и формирования корневой ризосферы. Доминирующими филумами на протяжении всего периода развития корневой системы являлись Actinobacteria и Proteobacteria, описано специфическое сообщество бактерий с активным гидролитическим комплексом в отношении сложных углеводов. Показана существенная роль анаэробной составляющей почвенной биоты.

Научная новизна обусловлена разработкой и проведением динамических экспериментов на модельных почвенных объектах, позволяющих вести сравнительное изучение структуры порового пространства почв, корней и состава почвенной биоты.

## **Теоретическая и практическая значимость**

Полученные в работе результаты могут быть использованы при комплексном анализе формирования почвенной структуры, создании методик совместного томографического изучения порового пространства почв и корневой системы растений

В процессе разработки и проведения модельного физического опыта были обоснованы:

- методические основы томографических экспериментальных исследований и расчетов порового пространства почв, динамики прорастания семян и развития корневой системы зерновых сельскохозяйственных культур;

- методические особенности численных расчетов (объемы и диаметры развивающихся корней) и количественных наблюдений за ростом и развитием корневой системы с помощью томографического метода;

- закономерности динамики микробиологического состава околосеменного пространства почв, в котором характерным является преобладание комплекса микроорганизмов с целлюлозолитической активностью;

- существенная роль анаэробно-аэробных микроорганизмов с гидролитической активностью в отношении сложных углеводов в процессе развития растения ячменя из семени.

Знания, полученные в данном исследовании, могут быть полезными в области сельского хозяйства при разработке методов, направленных на улучшение агрофизических условий начального роста и дальнейшего развития корневых систем растений.

Методические материалы послужили основой для создания учебно-методического комплекса «Метод рентгеновской компьютерной томографии в физике почв», разрабатываемого в рамках учебного плана аспирантуры.

## **Методология и методы исследования**

Изучение вопроса основано на применении принципов и идей системного подхода изучения почвенной структуры, теоретические основы которого изложены в трудах А.Г. Дояренко (1924), Н.А. Качинского (1965), И.Б. Ревута (1969), А.Д. Воронина (1984), Е.В. Шеина (1988, 2005), A.R. Dexter (1988), Lal R. (1991), А.Б. Умаровой (2011) в сочетании с современными подходами к исследованию структуры порового пространства почв и современными микробиологическими методами анализа. Систематизацию и обобщение накопленного экспериментального материала проводили математическими методами в пакете программ MS Excel и STATISTICA.

## **Защищаемые положения**

1. По мере роста корневой системы ячменя (*H. vulgare* L.) тренд на увеличение доли макропор наблюдался во всех трех зональных тяжелосуглинистых почвах до 7-х суток, особенно - в черноземе южном. В дальнейшем в серой лесной почве отмечался тренд на увеличение доли мезопор, а в черноземе южном и дерново-подзолистой почве – макропор.

2. Закономерности распределения диаметров корней ячменя схожи для всех почв – максимальное количество корней (35–50 %) имели одинаковый размер в диапазоне диаметров 0,2–0,6 мм, причем в серой лесной почве к концу эксперимента рост доли тонких корней диаметром 0,07–0,16 мм согласуется с увеличением количества мезопор.

3. В процессе роста корневой системы ячменя доминируют целлюлозолитические микроорганизмы одновременно со снижением объема семени, подтверждаемым томографической съемкой.

## **Место выполнения работы**

Работа выполнена на базе кафедры физики и мелиорации почв факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова. Микробиологические исследования проводились на базе кафедры

агрохимии и биохимии растений факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова. Томографическая съемка выполнялась с привлечением оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием «Функции и свойства почв и почвенного покрова» Почвенного института имени В.В. Докучаева.

### **Степень достоверности, апробация результатов и публикации**

Все полученные экспериментальные результаты являются оригинальными, воспроизводимыми, их достоверность определяется достаточным объемом исследований, обработкой общепринятыми статистическими методами. Степень достоверности подтверждается публикациями в рецензируемых научных журналах.

Результаты работы и основные положения были представлены на 6 конференциях: III Молодежная конференция «Почвоведение: Горизонты будущего» Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Москва, 13–15 февраля 2019 года; Международная научная конференция XXII Докучаевские молодежные чтения «Почва как система функциональных связей в природе», Санкт-Петербург, Россия, 25 февраля – 2 марта 2019 г.; Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов–2019», Москва, Россия, 11 апреля 2019 г.; Всероссийская конференция «Проблемы агрохимии и экологии – от плодородия к качеству почвы», МГУ имени М.В. Ломоносова, Россия, 7–8 сентября 2021 г.; III Международная научная конференция «Тенденции развития агрофизики: от актуальных проблем земледелия и растениеводства к технологиям будущего» 14–15 сентября 2021 г., Санкт-Петербург, Россия, 14–15 сентября 2021 г.; VIII съезд Общества почвоведов им. В.В. Докучаева и Школы молодых ученых по морфологии и классификации почв, 10–14 августа 2022, Сыктывкар, Россия.

По теме диссертации опубликовано 3 статьи в журналах, рекомендованных для защиты в МГУ имени М.В. Ломоносова и индексируемых базами Web of Science и Scopus, и 6 статей в других научных изданиях, в том числе в сборниках материалов конференций и тезисов докладов.

### **Структура и объём работы**

Диссертационная работа общим объемом 164 страницы состоит из введения, 3 глав (обзора литературы, материалов и методов исследования, результатов и их обсуждения), заключения, выводов, списка литературы из 324 источников, 10 приложений, 16 таблиц и 38 рисунков.

### **Личный вклад автора**

Личный вклад автора заключается в подборе и анализе литературы по теме исследования, в разработке методики исследования, в проведении всех экспериментов, в интерпретации полученных данных. Автор описывал полученные результаты в печатных работах и представлял их на конференциях. В работах, опубликованных в соавторстве, основополагающий вклад принадлежит соискателю.

### **Благодарности**

Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю профессору д.б.н. Евгению Викторовичу Шеину за мудрое руководство, ценные наставления и замечания, поддержку и консультации на всех этапах работы, кафедре физики и мелиорации почв факультета почвоведения за обсуждения и советы по работе, заведующей кафедрой А.Б. Умаровой, доценту к.б.н. М.А. Бутылкиной, к.б.н. А.В. Дембовецкому. Автор глубоко признателен профессору д.б.н. Верховцевой Надежде Владимировне, за введение во все тонкости проведения ГХ-МС исследования и консультирование по вопросам в области микробиологии. Отдельную благодарность автор выражает Константину Николаевичу Абросимову, с.н.с. отдела физики, гидрологии и эрозии почв «Почвенного института» им. В.В. Докучаева за помощь в организации и проведении экспериментов и обсуждении всех вопросов, возникающих в ходе работы. А также автор благодарит учителей, коллег и соратников к.б.н. Л.В. Галактионову, д.б.н. А.М. Русанова, д.б.н. Пашкевич, к.т.н. Н.В. Чухраева, к.б.н. А.А. Романычеву, П.С. Агудина, Н.В. Сорокину, д.б.н. Г.В. Харитонову, к.б.н. Н.В. Костину и многих других за вдохновляющие беседы, помощь и поддержку.

## ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

### 1.1 Структурная организация почвы

#### *1.1.1 Современные представления о почвенной структуре и поровом пространстве*

Изучение порового пространства как основной области обитания корней неразрывно связано с пониманием почвенной структуры. Структура почвы – важнейшее качество почв, оказывающее влияние на другие ее свойства: тепловой, водный и воздушный режимы, устойчивость к эрозионным процессам и сельскохозяйственной нагрузке, формирование порового пространства, которое в свою очередь является депозитарием почвенной влаги, воздуха, питательных веществ для растений, микроорганизмов и почвенной фауны, а также является миграционным пространством для переноса влаги и растворенных поллютантов в грунтовые воды, оказывает влияние на урожайность и, в конечном итоге, является экологическим связующим звеном. Исследователи, занимающиеся изучением почвы и ее характеристик, имеют схожее мнение относительно признания важности такого качества почвы, как ее структурности и необходимости ее исследования для понимания почвенных процессов. Ухудшение структуры почвы – общепризнанная форма физической деградации почвы (Chan, 2003). Варьирование соотношения агрегатов разного размера может изменять продуктивность почвы в несколько раз, подробно описано влияние агрегатного состава на урожай в опытах В.В. Медведева, А.И. Ахромейко (Медведев, 1988; Ахромейко, 1930).

К настоящему моменту понятие почвенной структуры стало комплексным и рассматривает как почвенные агрегаты, поровое пространство, занятое твердой фазой, водой и воздухом, так и их взаимодействие. Такой подход к пониманию почвенной структуры был не всегда, некоторые авторы (W. Kubiěna, R. Brewer, С. А. Захаров и др.) определяли структуру почвы как морфологическое понятие, с этой точки зрения бесструктурных почв, или почв с «плохой/хорошей» структурой, не может быть. Другие авторы (Н.А. Качинский, П.В. Вершинин и др.) придерживались агрофизической точки зрения и агрономически ценной почвенной

структурой называли агрегаты 0,25–10 мм. Исторически в почвоведении сложилось понимание почвенной структуры как внешнего строения почвы на уровне горизонта и отражающее размер, форму, происхождение и характер взаимодействия элементарных почвенных частиц (ЭПЧ) и их механических свойств – водопрочности, пористости, прочности (Качинский, 1965; Кауричев, Гречин, 1969; Воронин, 1986; Методическое руководство по изучению почвенной структуры, 1969) – или форму и размер структурных отдельностей в виде макроагрегатов (педов) (Ревут, 1969; Шеин, 2005). В этом случае важно упомянуть и микроагрегатный состав почвы, состоящий из ЭПЧ наиболее прочных размером менее 0,25 мм. Эти частицы (<0.25 мм) были отнесены К.К. Гедройцем к микроагрегатам (Шеин, 2005). Исходя из этого понимания необходимо описывать и функциональные свойства структуры почвы, такие как количественное соотношение пор почвы, агрегатов разного размера и пр. (Сергеев, 1971). Функции почвенной структуры, такие как конфигурация (геометрия, распределение пор по размерам) порового пространства, прочность и сопротивление нагрузке, трудно делимы от понятия структуры почвы и входят в само это понятие (Воронин, 1984).

Ряд авторов рассматривает структуру почвы как отношение размера, формы и расположения твердых частиц и пустот, непрерывности пор и их способность удерживать и пропускать жидкость, органические и неорганические вещества, способность поддерживать активный рост и развитие корней (Lal, 1991).

Сегодня можно встретить как термин «структура», так и «архитектура» почвы. Это является следствием того, что имеется взаимосвязь между тем, как расположены поры и частицы почвы с теми функциями, которые в результате этого могут быть осуществлены (Yang et al., 2018). Следует отметить, что обычно архитектура связана с наличием пространства для транспорта внутри исследуемого пространства, т.е с транспортными путями для воды, воздуха, питательных веществ и пр. Такое понимание архитектуры порового пространства в настоящее время развито в отношении макропор как пространства для «преимущественных

потоков» влаги, т.е. макропор (Умарова, 2011) или в качестве характеристики путей для транспорта воды, воздуха (Helliwell et al., 2013).

В настоящее время исследователи изучают совокупность порового пространства и твердых частиц как трехмерную структурную сетку чередования пор. Такое трехмерное строение создается благодаря процессам, происходящим по мере роста корней, деятельности педобионтов и чередования температурных режимов в почве. Считается, что данные процессы происходят в совокупности первичного порового пространства, которое разделяют почвенные агрегаты, скрепленные как органическим веществом, так и физико-химическими взаимодействиями (Vogel et al., 2022). Различные процессы ведут к формированию определенной почвенной структуры в той или иной точке, влияя на это в большей или меньшей степени. Формирующаяся под влиянием определенных условий почва как совокупность пор и твердых частиц представляет собой ареал для многих организмов, жизнь которых связана с почвой. Структура почвы – неотъемлемое условие осуществления перемещения воды, минеральных солей, питательных веществ в различных направлениях, а также удержания воды, поэтому по некоторым представлениям структура почвы – сложная гетерогенная биогеохимическая граница (Totsche et al., 2010; Kleber et al., 2021), в результате формирования которой становится возможно осуществить все функции, присущие почве. Например, сюда входит прорастание семян, аккумуляция воды, участие в круговороте веществ и энергии, деградация ксенобиотиков.

Среди исследователей имеется единодушное мнение по поводу того, что структура почвы крайне важна и, в частности, как организация порового пространства. В то же время существуют диаметрально разные взгляды и предпочтения ученых относительно того, каким методом наиболее оптимально исследовать архитектуру почвы, ее формирование и процесс постоянного изменения (Vasq-Labreuil et al., 2018).

Так, существуют два совершенно противоположных мнения относительно подходов. Первое – это поровый подход. Он основан на том, что изучается, главным образом, структура пор и граница раздела поры–твердое тело в образцах,

которые изучаются в их природном состоянии. Второе основывается на том, что именно почвенные частицы являются основой для имеющейся почвенной архитектуры. Такой подход получил название комплексного. Данные подходы разрабатываются уже не одно десятилетие, и они продолжают применяться при исследовании почв (Juyal et al., 2019; Yudina, Kuzyakov 2019; Vogel et al., 2022).

На современном этапе изучается применение новых подходов и техник исследованию структуры почвы. Ученые всё чаще говорят о том, что почвы должны рассматриваться во взаимосвязи «строение–функция», то есть большое внимание уделяется более целостному анализу функционирования почвы, основанного на процессах (Or et al., 2021).

На сегодняшний день комплексный подход изучения почвенной структуры включает морфометрические (форма, размер, характер поверхности), геометрические (строение порового пространства), энергетические (тип структурных связей, энергия межчастичных взаимодействий, связанность и доступность почвенной влаги, выраженные в виде давления или потенциала почвенной влаги) и др. признаки.

### *1.1.2 Поровое пространство и распределение пор по размерам*

Поровое пространство можно рассматривать как объем пор между агрегатами и внутри агрегатов (Шеин, 2005). Понятие дифференциальной пористости как об объемах пор, принадлежащих отдельным агрегатам и педам, межагрегатному (межпедному) пространству (Дояренко, 1924; Качинский, 1965; Шеин, 1988) предложено А.Г. Дояренко и развито Н.А. Качинским. Это были первые физически обоснованные количественные характеристики порового пространства почвы. В настоящее время они активно применяются в современных предиктивных математических моделях, описывающих перенос веществ через макропоры и трещины, или предпочтительные потоки (Иванов и др., 2019). В 1864 году Schumacher отметил, что «проницаемость почвы во время инфильтрации в основном контролируется большими порами, в которых вода не удерживается под действием капиллярных сил» и предложил делить порозность на общую,

капиллярную и некапиллярную (Schumacher, 1864; Wittenberg, 2019). Vageler P., Sekera F. и Н.А. Качинский развили представление об активных и неактивных порах (Vageler, 1930; Sekera, 1931; Качинский, 1934). К первым отнесли поры крупных размеров, полагая, что в них размещается капиллярная и гравитационная вода, а ко вторым – поры, занятые связанной водой. Однако эти классификации были чисто качественными, не связанными с размером пор.

Наиболее часто в физике почв используют классификацию размеров пор по функциям, которая приведена в Таблице 1, составленной по данным Бревера, (Шейн, 2005 с.22).

Таблица 1 – Классификация пор по размерам и функциям (по Brewer, 1964)

Класс пор	Подкласс	Диаметр, мкм (мм)	Функции соответствующего класса пор	Критические значения порозности соответствующего класса пор, см <sup>3</sup> /см <sup>3</sup>
Макропоры	Грубые	>5000 (>5)	Быстрое стекание влаги, дренирование почвы;	>0.1
	Средние	2000–5000	Аэрация	
	Тонкие	1000–2000	Рост корней (для большинства пропашных культур требуются поры диаметром > 200 мкм)	
	Очень тонкие	75–1000 (0.075–1)		
Мезопоры		30–75	Сохранение доступных для растений запасов влаги и веществ	>0.15
Микропоры		5–30	Запасы труднодоступных воды и веществ; жизненное пространство микроорганизмов	<0.2
Ультрамикропоры		0.1–5	Недоступные запасы воды	
Криптопоры		<0.1		

(Поры, которые были визуализированы в эксперименте в текущей работе с помощью томографической съемки, относились к категории микропор, мезопор,

очень тонких и тонких макропор, которые несут важнейшие почвенные функции сохранения запасов влаги и питательных веществ и роста корней).

Параллельно с развитием учения о дифференциальной пористости происходило развитие морфометрического анализа шлифов и цифровой обработки изображений. Количественную оценку позволяет осуществлять параметр «фактор формы» (F), предложенный Скворцовой (Скворцова, 2013) для анализа сканированных изображений шлифов, позволяет выделить макропоры от трещиновидных до округлых. Недавно была предложена улучшения классификация, различающая все типы пор благодаря параметру выпуклости (Miao, 2017; Абросимов, 2021).

В 1921 году Keen В.А. представил способ расчета распределения объемов пор по размерам с помощью зависимости между давлением почвенной влаги и ее содержанием (Keen, 1921). Этот способ был применен Richards L. A. в 1928 году (Richards, 1928). Интересная работа по определению дифференциальной пористости таким методом была проведена Дояренко А.Г. (Дояренко, 1941).

Распределение пор по размерам может представлять более детальные свойства почв, например, гистерезис удержания почвенной воды (Nimmo, 2004), а также связь этого параметра порового пространства связано с другими свойствами почвы, что указывает на сложность функционирования структуры, причем более детально, чем только пористость. При одной и той же пористости, в зависимости от преобладания того или иного размера пор, может быть разной скорость миграции водного потока, воздушные свойства, жизнь и развитие биоты и корней растений. Не только общее количество пор, но и еще два их свойства – распределение пор по размерам и извилистость – влияют на фильтрацию (Шеин, 2005). Именно поэтому визуализация порового пространства представляет особый интерес для почвоведов.

Применение метода сканирующей электронной микроскопии позволяет увидеть двумерные изображения поверхности почвенного образца или тонких срезов, которых недостаточно для представления об исходной трехмерной конфигурации. Трехмерную информацию о структуре почвенных объектов можно

получить, разрезав их на очень тонкие срезы, которые затем можно визуализировать в световом микроскопе и интерполировать двумерную информацию в трехмерную модель структуры. В таком случае может быть потеряна значительная часть структуры в ходе подготовки срезов, а сам метод очень громоздкий (SkyScan Desktop X-ray Microtomograph Instruction Manual, 2005, p.3.).

## 1.2 Метод компьютерной томографии в почвоведении

### *1.2.1 История возникновения метода*

Рентгеновская компьютерная микротомография в почвоведении – это неинвазивный, неразрушающий метод визуализации внутренней структуры пористых, многофазных объектов, основанный на компьютерной визуализации серии рентгеновских снимков, полученных при прохождении рентгеновских лучей сквозь объект под разными углами и в разных плоскостях.

Прообраз компьютерной томографии был заложен еще в 1826 году норвежским ученым Абелем, а математические основы методов восстановления изображений по проекциям разработаны в 1917 году австрийцем Радоном. Однако в современном представлении только два человека, имена которых связаны с изобретением компьютерной томографии, были удостоены Нобелевской премии по физиологии и медицине в 1979 году – Аллан Маклеод Кормак (1924–1998) и Годфри Ньюболд Хаунсфилд (1919–2004). Компьютерный томограф впервые был представлен в конце 60-х, начале 70-х годов XX века Годфри Хаунсфилдом (Hounsfield, 1973). В своем первом сканере Хаунсфилд использовал алгоритм реконструкции, который сегодня известен как метод алгебраической реконструкции. В 1963 г. американский физик А. Cormack решил задачу томографического восстановления изображений (Cormack, 1963; Cierniak, 2011).

### *1.2.2 Базовые принципы томографии*

Принцип томографии основан на облучении какого-либо вещества рентгеновскими лучами. Энергия рентгеновского излучения выше, чем диапазона UV, но менее энергии  $\gamma$ -лучей. Длина волн имеет размерность в 8–10 см. Особенностью метода является возможность изучения порового пространства в нативном виде, без его разрушения и подготовки с помощью химических веществ. Рентгеновские фотоны с большей длиной волны имеют меньшую энергию, чем фотоны с более короткой длиной волны (Hsieh, 2003; Bouxsein et al., 2010; Савицкий, 2015).

На свойствах рентгеновского излучения основано несколько методов исследования: рентгенофазный анализ, рентгеноспектральный анализ и метод рентгеновской компьютерной томографии (Савицкий, 2015).

*Рентгеновская система позволяет получить двумерные теневые изображения полных внутренних трехмерных структур, но в одной двумерной теневой проекции информация о глубине полностью смешивается. Только рентгеновская томография позволяет визуализировать и измерять полные трехмерные структуры объектов без пробоподготовки (SkyScan Desktop X-ray Microtomograph Instruction Manual, 2005, p.3).*

*Двумерные поперечные сечения объекта могут быть восстановлены по одномерным теневым линиям в разных видах. Большинство источников рентгеновского излучения не способны генерировать параллельные пучки. В реальном случае будет использоваться точечный источник, который создает конусообразный рентгеновский луч в области объекта. Для томографической реконструкции эта задача решается путем переупорядочения информации о теневых проекциях. (SkyScan Desktop X-ray Microtomograph Instruction Manual, 2005, p.4).*

Основными узлами современного микротомографа являются: 1 – источник излучения рентгеновская микрофокусная трубка с высоковольтным источником питания, 2 – вращающийся предметный столик для образцов и 3 – детектор излучения в виде прибора с зарядовой связью (ПЗС) (Рисунок 1) двумерная рентгеновская CCD-камера. Для индукции рентгеновского излучения требуется присутствие двух электродов. Электродами выступают нити, выполненные из вольфрама. Они заключены в специальное устройство, откуда откачивается воздух. Вольфрамовая нить является отрицательным катодом, и положительным анодом. Последний выполнен в виде пластинки, закрепленной в определенном положении. При подаче тока на катод из вольфрама вылетают электроны. Их движение направлено к аноду. Происходит снижение их скорости движения, в итоге испускаются рентгеновские лучи. При этом существует система улавливания лучей и направления их на интересующий объект (Савицкий, 2015).

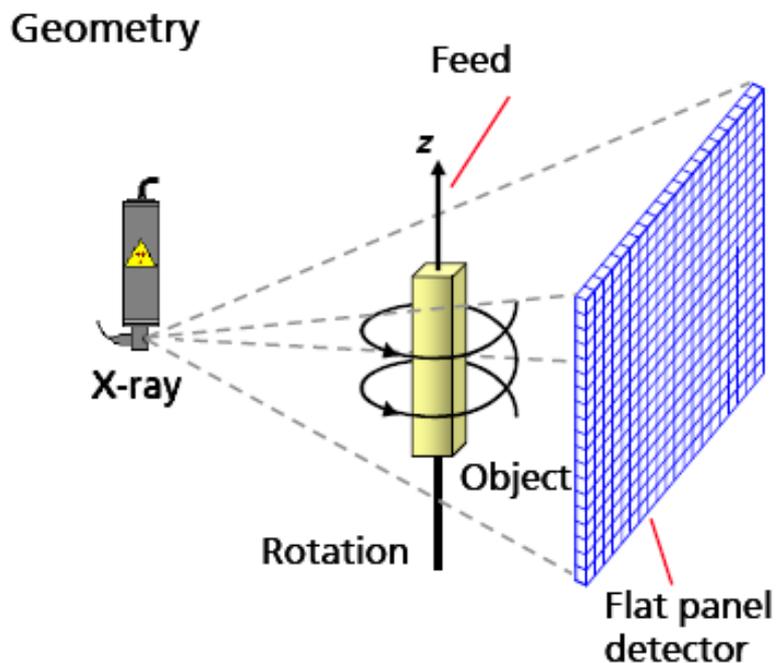


Рисунок 1 – Схема томографа с ротационным принципом (из лекций Е.В. Шеина, с его персонального разрешения).

Физической основой метода рентгеновской компьютерной томографии является экспоненциальный закон ослабления излучения (Абросимов, 2021). В случае получения рентгеновского снимка изображение содержит информацию о снижении интенсивности внутри трехмерного объекта. Линейная информация поглощения из теневого изображения может быть восстановлена с применением логарифма.

Поглощение, определяемое плотностью и атомным числом материала, описывается законом Бугера-Ламберта-Бэра:

$$I(l) = I_0 e^{-k_\lambda l} \quad (1),$$

$$k_\lambda = x_\lambda \cdot C \quad (2),$$

где  $I$  – Интенсивность после прохода через среду

$I_0$  – Интенсивность входящего пучка света

$x_\lambda$  – Показатель поглощения раствора единичной концентрации

$C$  – Концентрация растворённого вещества

$k_\lambda$  – Показатель поглощения (коэффициент поглощения)

$x$  – Толщина слоя вещества, через которое проходит свет

Во время съемки объект вращается на 180 или 360 градусов с фиксированным шагом вращения, при этом на каждом градусе будет фиксироваться теневое изображение или теневая проекция, изображение может варьировать от белого (максимальное взаимодействие луча) до черного (отсутствие взаимодействия луча), проходя через различные оттенки серого в зависимости от промежуточных степеней взаимодействия объекта с лучом. Матрица, которая собирает все лучи, сохраняет все эти проекционные изображения в виде 16-битных TIFF-файлов на диске. При помощи компьютерного обеспечения происходит представление массива данных без обработки. Они требуют применения специального алгоритма для предоставления понятных данных. Необработанные данные представляют собой матрицу, содержащую значения поглощения в реконструированном поперечном сечении. Значения этой матрицы преобразуются в 8 битные изображения с 256 значениями серого цвета. Набор данных после сканирования проходит процесс реконструкции, в результате которого получается серия двумерных снимков, чья совокупность в итоге образует трехмерную модель объекта. Минимальные элементы пространства носят название пиксел в отношении двумерного изображения. К 3D модели применяется понятие воксел (англ. voxel – образовано из слов: объёмный (англ. volumetric) и пиксель (англ. pixel) – элемент объёмного изображения с конечными размерами  $x$ ,  $y$  и  $z$ . Воксели являются аналогами двумерных пикселей для трёхмерного пространства.

В одном вокселе может содержаться информация о разных средах внутренней структуры, поэтому на следующем этапе сегментации важно подобрать алгоритмы, которые позволят наиболее точно выделить объект, внутри которого будут проводиться расчеты. Теневая проекция представляет собой растровое изображение, которое необходимо перевести в бинарное, в котором каждый пиксель содержит только информацию о фоне или изображенном на нем объекте. Процесс перехода от обычных растровых изображений к бинарным называется бинаризацией. Алгоритмы бинаризации более автоматические по сравнению с алгоритмами для сегментации. Сегментацией называется процесс выставления

порогового значения для выделения одного объекта от другого, объекта от фона, жидких, твердых и газообразных сред, позволяющий сделать объекты доступными для морфометрического анализа, поэтому выполняется сегментация и бинаризация всегда до проведения расчетов (Ардесов, 2017).

Метод рентгеновской компьютерной томографии на сегодняшний день находит свое активное применение в почвоведении. Трехмерные данные о почвенной структуре позволили улучшить точность гидрологических моделей, воздушных свойств почвы, почвенных свойств, изображать данные мониторинга изменений почвы в результате техногенной и антропогенной нагрузки и процессов восстановления почвенного плодородия. Все это стало возможно благодаря ряду неоспоримых преимуществ метода: неинвазивность, возможность анализа образца в нативном состоянии, визуализация пространственного строения объекта с возможностью выбора фокусировки внимания на пустотном пространстве либо на матрице образца благодаря различиям в значениях ослабления рентгеновского излучения, высокая скорость получения результатов, реализация точного и количественного трехмерного мониторинга с высоким разрешением изменения строения образца под влиянием различных воздействующих факторов. При выборе этого метода необходимо учитывать возможные трудности: определение порога фазового раздела, где немаловажным является и отсутствие стандартных методик.; ограничения, связанные с поиском компромисса между объемом образца и расширением: маленький размер образца не позволяет изучать крупные образцы в естественном виде (только репрезентативные модели), слишком большой размер образца не позволит визуализировать внутреннее строение объекта с высокой точностью, из-за чего возникает плохой контраст между корнями, почвой и органическим веществом.

### *1.2.3 Морфометрические показатели, которые можно рассчитать по результатам томографической съемки*

Результатом томографической съемки является визуальная трехмерная модель составляющих структур, которую можно описать количественно по томографическим характеристикам.

Современное программное обеспечение позволяет проанализировать морфометрические параметры для 3D и для 2D измерений. Важно выбрать способ оценки, ведь возможности программ позволяют оценить объекты в выбранной области все вместе и тогда результаты будут интегрированы. Например, это могут быть такие характеристики, как средняя толщина, общий объем или расчет всех поверхностей. Иной способ сосредоточен на дискретных объектах с выводом результатов вычислений для каждого объекта. В результате томографической съемки можно количественно охарактеризовать 3D и 2D объекты вместе или по отдельности, расчеты выполняются по выбранной области или заданному объему.

Локальная толщина для точки – независимая от модели истинная толщина трехмерного объекта. Локальной толщиной признается диаметр наибольшей сферы, удовлетворяющей двум условиям: 1) ее края касаются твердой фазы; 2) сфера охватывает точку (Hildebrand, 1997). Локальная толщина рассчитывается с помощью центральной линии («скелетной»), имитирующей оси всех структур, вокруг которой вписываются сферы (Chiang et al., 2009). Результатом служит карта локальной толщины порового пространства, разделенного на диапазоны, доли объема, занятые сферами определенного размерного диапазона (Абросимов, 2021). Основой этого расчета является метод преобразования расстояний, предложенный Remy и Thiel (2002) (Remy, 2002).

Открытая пористость – это пространство внутри твердого объекта, которое имеет сообщение с внешним пространством. Процент открытой пористости – это объем открытых пор в процентах от общего объема (SkyScan Morphometric parameters measured by Skyscan CTanalyser software. User Guide, 2017).

Закрытая пористость – это пространство внутри твердого объекта, окруженное со всех сторон в 3D белыми (сплошными) вокселями, может

выражаться в процентном соотношении от общего объема твёрдого объекта в сумме с объемом закрытых пор в пределах расчётной области. Следует учитывать, что эти параметры зависят напрямую от размеров образца: больший размер и грубое разрешение съемки увеличивают объем закрытых пор (Абросимов и др., 2019).

Общая пористость – это объем всех открытых и закрытых пор в процентах от общего объема. (SkyScan Morphometric parameters measured by Skyscan CTanalyser software. User Guide: Bruker microCT, 2017). Надо отметить, что томографическая пористость с обязательной процедурой бинаризации, практически всегда не сходится с пористостью, определенной классическими методами (Шеин и др., 2016)

Число Эйлера-Пуанкаре – показатель связности трехмерной структуры, мера того, сколько соединений в структуре может быть разорвано, прежде чем структура распадется на две отдельные части. Он измеряет то, что можно назвать «избыточной связностью» – степень, в которой части объекта многократно связаны (Odgaard et al., 1993; SkyScan Morphometric parameters measured by Skyscan CTanalyser software. User Guide: Bruker microCT, 2017).

Принципы КТ подробно рассмотрены в превосходных обзорных статьях Wildenschild et al. (2002), Taina et al. (2008), Pires et al. (2010) и Helliwell et al. (2013).

#### *1.2.4 Применение метода компьютерной томографии в почвоведении*

Применение компьютерной томографии (КТ) в почвоведении обусловлено неоспоримыми преимуществами метода – неинвазивностью, возможностью создавать трехмерную визуализацию, а с помощью активно развивающихся математических методов обработки томографических изображений – получение количественных характеристик сканируемых объектов.

Метод КТ в почвоведении берет свое начало с работы Petrovic et al в статье «Анализ объемной плотности почвы в трех измерениях с помощью компьютерной томографии», в которой показана линейная зависимость между объемной плотностью почвы и затуханием рентгеновских лучей и сделан вывод о том, что

пространственное разрешение или способность различать два объекта в плоскости сканирования – потенциально многообещающий инструмент для исследований в области уплотнения, обработки почвы и ее окультуривания (Petrovic et al., 1982).

Исследование пространственного распределения воды в почве также привлекло внимание ученых, Hainsworth и Aylmore (1983) впервые оценили потенциал метода КТ для решения задач с передвижением влаги в почве, их интерес подхватили и Crestana с соавторами (1985) в попытке оценить не только распределение, но и содержание влаги в почве (Hainsworth, Aylmore, 1983; Crestana et al., 1985). Сочетание метода РКТ и магнитно-резонансной томографии для изучения влажности в почве применял коллектив авторов в 1989 (Anderson, Gantzer, 1989). В СССР работы с томографом отмечались уже в 1985 году для изучения пористости пород-коллекторов, при этом используемые алгоритмы реконструкции – метод обратного проецирования с фильтрацией двойным дифференцированием (ОПФДД), в 1987 году исследовалась микроструктура почвы (Вайнберг, 1985; Sasov, 1987). Дальнейшие исследования были сосредоточены на поиске способов адаптации метода под задачи почвоведения. Были исследованы способы сегментации и обработки данных (Otsu, 1979), сравнивались результаты съемки методом КТ и МРТ образцов с разной влажностью и плотностью (Anderson, Gantzer, 1989) и режимы сканирования (Cruvinel et al., 1990).

КТ широко используется в исследованиях **почвенной структуры** (Pires et al., 2010; Cruvinel, 2006; Pedrotti et al., 2005; Macedo et al., 1999). Несомненно, многих ученых вдохновляла мысль, высказанная в статье Grevers et al, об исследовании порового пространства: *«Информация о трехмерном расположении системы пор почвы может быть получена из измерений фактической морфологии пор почвы вместо того, чтобы выводить систему пор почвы из динамики потока и идеализированных измерений диаметра пор (Grevers et al., 1989)»*. Исследовалась почвенная структура под влиянием различных факторов окружающей среды: уплотнения, орошения, осушения (Pires et al., 2007; Peth et al., 2010); проводилась оценка извилистости порового пространства (Mooney, 2002; Perret et al., 1999; Normans et al., 1992), макропористости (Nunan et al., 2006; Rogasik et al., 2003),

диаметра пор и их формы (Anderson et al., 1992; Zeng et al., 1996; Gantzer, Anderson, 2002; Peth et al., 2010). Превосходные обзорные статьи Pires et al. и Helliwell et al. (Pires et al, 2010; Helliwell et al. 2013) показывают, насколько разнообразны исследования, связанные с почвенной структурой. Множество исследований подчеркивают важность изучения особенностей взаимодействия корней и почвенной структуры (Beudez, 2013).

Однако проведенный литературный обзор показывает, что исследование структуры порового пространства, распределения пор по размерам в динамических экспериментах, когда этот параметр измеряется по мере развития корневой системы при постоянном контроле влажности, является незавершенным.

До тех пор, пока томографическая съемка ограничивалась разрешением  $>100$  мкм, визуализация **биологических объектов** в почве считалась одной из самых сложных задач в томографии почв в связи с трудностями в выделении органических частей и корней от почвенных частиц (Watanabe et al., 1992; Heeraman et al., 1997 ; Jenneson et al., 1999 ; McNeill and Kolesik, 2004 ; Kaestner et al., 2006). Современные томографы позволяют выставлять разрешение  $<500$  нм, что позволяет различать даже самые тонкие корни и скрытые процессы в почве (Tracy et al., 2010). Однако, несмотря на совершенствование программ и технических возможностей, остается мало подробной информации о воздействии микроорганизмов на почву. Метод КТ все еще имеет ограничения в предоставлении подобной информации и требует сочетания с подходящими методами для получения согласованных данных (Mao et al., 2015).

Начиная с 2006 года, фокус исследований сместился больше в сторону агрофизических вопросов взаимодействия корней растений и почвы. Mooney S.J. et al впервые исследовали процессы взаимосвязи поровой структуры и распространения корней злаковых, в том числе ячменя (Mooney et al., 2006). Авторы установили, что нарушения положения стеблей вызывают изменения в распространении корней, приводит к значительному увеличению пористости и размера пор на макроуровне и в результате к потерям урожая (Mooney et al., 2006). **Вопросом взаимодействия почвенной структуры со строением корневой**

**системы** занимались Garbout A., Hargreaves C (Hargreaves et al., 2009; Garbout et al., 2012). Технология сегментации и визуализации корневой системы в почве по томографическим данным прорабатывалась авторами Kaestner A, Lontoc-Roy M. (Kaestner et al, 2006; Lontoc-Roy et al, 2006). Предположение о том, что рентгеновское излучение может иметь угнетающее влияние на рост и развитие корней (Zappala et al. 2013) было опровергнуто не только теоретически (дозы пренебрежительно малы), но и в серии экспериментов, в том числе и авторами предположения (Flavel et al., 2012, van Dusschoten et al, 2016), также была определена чувствительность разных культур в отношении разных доз рентгеновского излучения, в том числе ячменя (Blaser, 2018).

#### *1.2.5 Система «почва – корневая система – микроорганизмы» как объект для исследований с помощью метода компьютерной томографии*

Этот сложный консорциум – «почва – корни – микроорганизмы» – отличается от биома всей почвы благодаря специфическим трофическим цепям, распределению потенциала влаги и окислительно-восстановительным реакциям. Активность и функционирование, локализация в пределах корневой системы биоты ризосферы разнообразны и динамичны.

Корни – жизненно важные органы растений, обеспечивающие механическую функцию закрепление в субстрате, поглощение растворенных питательных веществ и воды из почвы, взаимодействия с окружающей средой (Фёдоров, 1962). На эффективность выполнения этих функций оказывает влияние пространственное распределение типов корней одного растения (первичные, они же стержневые, боковые, корневые волоски) (Hochholdinger et al., 2004; Hochholdinger, 2008, Péret et al., 2009; Zobel, 2010; Coudert et al., 2010), которое в литературе определяется как корневая архитектура растений – архитектура корневой системы растений (the root system architecture (RSA)) (Lynch, 1995; Zobel, 2010). У злаковых появление первичных корней приходится на 2-й – 3-й день после набухания семени (Hamada et al., 2012), при этом различить стержневой и базальные корни сложно из-за схожего диаметра и одновременного появления. Пшеница, кукуруза и ячмень

образуют первичный корень и различное количество боковых корней, возникающих из щиткового зародышевого узла (Marcon et al., 2013; Maqbool et al., 2022).

В различных условиях корневая система будет давать ответ своей формой. Так может ограничиваться рост корней в зоне с токсичным эффектом в почве, вызванным тяжелыми металлами (в зоне с низким питательным запасом (Péret et al., 2014; Bonser et al., 1996) или, напротив, усиливаться рост биомассы в зонах с локальным увеличением удобрений (Hodge, 2004) или влаги (Bao et al., 2014; Dinneny, 2019). Существует мнение, что архитектура корневой системы – результат взаимодействия генотипа и условий роста (Bao et al., 2014). Например, обнаружено, что у риса существует специфичный для роста отклик на изменение почвенной структуры (Rogers et al., 2016). Это позволяет надеяться на то, что условия роста корней, в частности, распределение пор по размерам, будет оказывать определенные изменения в формировании архитектуры корней.

Этому и были в основном посвящены эксперименты данной работы, в которой была поставлена задача *одновременного изучения распределения почвенных пор по размерам при количественном изучении распределения корней по их размерам*. Эта задача связана с определенной агрофизической проблемой пронизывания корнями разного диаметра почвы по её поровому пространству. **Задача** формулировалась следующим образом: *изучить динамику структуры порового пространства почв одновременно со структурой формирующейся архитектуры корней в динамических экспериментах с контролем влажности почвы и на некоторых типах тяжелосуглинистых зональных почв (для образцов пахотных горизонтов)*.

Известно, что морфология корней также влияет на урожайность, стрессоустойчивость к таким факторам, как засуха, уплотнение почвы, дефицит питательных веществ (Metzner et al., 2014).

Корни растений оказывают большое влияние на физические и биохимические свойства окружающей почвы. С помощью рентгеновской томографии установлено, что корневая система может оказывать влияние на

**гидравлическую проводимость почвы** и потоки влаги, регулируя распределение грунтовых вод (Yang et al., 2017a; Zhang, 2019).

Корни стимулируют рост и активность **микроорганизмов** и, как результат, влияют на регуляцию разложения органического вещества почвы (Gregory, 2006). Описанное выше изменение гидравлической проводимости является результатом деятельности микроорганизмов, так как в ходе деятельности последней увеличивается доля тонких пор, менее 60 мкм (Zhang, 2021). Отмечается, что деятельность микроорганизмов вокруг корня увеличивает пористость почвы и может оказывать влияние на форму пор и их геометрию (Feeney, 2006). Более того, стимулирование микробной деятельности выделениями корневых волосков способствует улучшению агрегированности почвы из-за улучшения склеивания почвенных педов (Golchin, 1994; Czarnes, 2000).

Пространственно-временная динамика процессов, протекающих в почве в реальном времени, осложняется как непрозрачностью почвы, так и чувствительностью корней к извлечению из почвы, повреждением мелких боковых корней. Влияние корневой системы на структуру порового пространства коллектив авторов продемонстрировал в эксперименте, показавшем, как корни усиливают слияние существующих агрегатов благодаря механическому давлению (Aravena, 2014). То есть плотность грунта вокруг корней выше, чем в окружающей почве (Doriot et al., 1993; Mao et al., 2015; Koebernick et al., 2017; Phalempin et al., 2021). При этом потенциально увеличивается число пор, проводящих воду и создание каналов для воздухообмена. Что касается границы корней и почвы, то на ней из-за перемещения корнями почвенных частиц увеличивается пористость – к такому выводу пришли некоторые авторы (Helliwell, 2019; Koebernick, 2019).

Со своей стороны **структура порового пространства** вокруг корней **имеет большое значение** для роста и развития растения, обеспечения питательными веществами, формирования гидрофизических свойств почвы, газопроницаемости и среды обитания микроорганизмов (Carson et al., 2010; White et al. 2013; Suzdaleva et al., 2021). На благоприятное развитие растений оказывают влияние множество физических параметров (De Smet et al., 2012; Carminati, 2012; Carminati et al., 2010;

Hall, 2010; Wu et al., 2011). Требования растений к почвенным условиям могут выражаться через такие физические параметры, как плотность, объемное распределение пор по их диаметрам и соотношение воды и воздуха внутри пор. Известно, что растения хорошо развиваются в почве с плотностью в диапазоне от 1.15 до 1.45 г/см<sup>3</sup> или пористостью в диапазоне от 45 до 50 % (George et al., 2014; Белоусов, 2020; Suzdaleva et al., 2021). Имеются данные о том, что корневые волоски могут активно распространяться лишь в порах с диаметром крупнее 0,01 мм, а корешки – в порах крупнее 0,1 мм (Губов, 2014, 45 с.). Однако отмечено, что корневые волоски увеличивают агрегацию почвы (Moreno-Espíndola et al., 2007) и тесно связаны с формированием ризосферы (George et al., 2014). Имеющиеся в почве биопоры, если они менее 2 мм в диаметре, могут оказывать благоприятное воздействие на рост и развитие корневой системы (Xiong, 2022). Коллектив авторов изучал влияние плотности почвы на развитие корневой системы *Triticum aestivum* L. и установил, что при развитии корневой системы в почве плотностью 1,5 г/см<sup>3</sup> значения плотности и диаметра корней выше, чем при плотности почвы 1,1 г/см<sup>3</sup>, а вот длина корней меньше, пористость почвы со временем прорастания увеличивалась в неуплотненной почве (Tracy et al., 2012). Продолжая исследования с корнями томатов при плотностях почвы 1,2 г/см<sup>3</sup> и 1,6 г/см<sup>3</sup>, выявили, что плотность корней также оказалась выше в более уплотненной почве, обнаружилось увеличение кончика корня, а в супесчаной почве выявлена большая извилистость (Tracy et al., 2015).

Из приведенного обзора литературы следует, что поровое пространство (его структура, наличие, мезо- и макропор, объемы пор) существенно влияют на распределение корней и формирование их архитектуры. Однако в этом процессе многое остается малоизученным; распространение корней в слоистых почвах, их развитие в динамическом аспекте, когда меняется и пористость почв, и концентрация корней, и распределение по их диаметрам. Перечисленные вопросы составили задачу работу, которую мы попытались решать с применением томографического метода исследований.

Следующим вопросом, имеющим целенаправленное агрофизическое значение было исследование динамических **закономерностей формирования почвенного микробного комплекса**. В некоторых работах показано, что структура порового пространства также может определять биоразнообразие микробного сообщества, в частности, такой параметр, как связность пор, был предложен в качестве объяснения биоразнообразия микроорганизмов в почве (Carson et al., 2010). Ряд авторов предположили объяснение различий бактериального сообщества в зависимости от размеров агрегатов (Rabbi et al., 2016). Отмечалось, что агрегаты с более высокой площадью поверхности и большей пористостью наиболее благоприятны для развития микробного сообщества (Voltolini et al., 2017). Rabbi et al. исследовали методом КТ геометрию пор и скорость бактериального разложения углерода, обнаружили сильную корреляцию между концентрацией содержания углерода и разнообразием бактерий (Rabbi et al., 2016). Аналогичный вывод сделали авторы, исследовавшие структуру микробиологического сообщества методом ГХ-МС в масштабной выборке различных типов почв (Верховцева и др., 2008), однако примеров совмещения этих методов компьютерной томографии и ГХ-МС в современной литературе нет.

Отметим, что в приведённом анализе литературы по вопросу динамики микробного комплекса в процессе прорастания семени и формирования его корневой системы многое остается неясным. Неясно, в частности, как меняется состав почвенной биоты в процессе прорастания семени, отслаивания его оболочки, при формировании архитектуры корневой системы на первых стадиях развития (в пределах 2-х недель).

## 1.3 Корнеобитаемый слой почвы и микробиологическое сообщество

### 1.3.1 Ризосфера

С точки зрения практического применения накопленных данных исследования почв семенного ложа имеют особое значение для агрофизики. Правильно подготовленное семенное ложе, глубина заделки семян и равномерность их распределения обеспечивает благоприятный водный, воздушный и тепловой режим. Ризосферные явления широко исследуются, однако закономерности перераспределения пор и динамика изменения пористости, изменения структуры порового пространства и корневой системы растения в семенном ложе в реальном времени в прорастания представляет наибольший интерес, т.к. именно в этот период закладывает фундамент продуктивности растений (Суздалева и др., 2021; Suzdaleva et al., 2021).

Ризосферой принято называть тонкий слой почвы вокруг корней со специфическими почвенно-биологическими свойствами, испытывающий на себе влияние корней растений.

Все растворенные вещества и влага поступают в растение, проходя именно через эту зону, поэтому в процессе формирования растения, определенно, ризосфера оказывает влияние. Исследовать этот слой почвы в нативном виде с точки зрения сложения почвенных агрегатов позволяют неразрушающие методы визуализации, о которых речь шла в предыдущих подглавах.

Lorenz Hiltner (1862–1923) в 1904 году ввел термин «ризосфера» и подчеркнул важность роли микробиологической активности в формировании этого слоя и питания растений, тем самым определив на будущее два направления исследований: 1) влияние ризосферы на питание, рост и развитие растений и 2) влияние явлений ризосферы на патогены и патогенез (Curl, 1986). Многолетние исследования показывают, что корни растений создают динамическую среду, в которой взаимодействуют микробиологические, физические и химические факторы, оказывающую влияние на рост и развитие, а также продуктивность растений наряду с биологическими факторами (такими как фотосинтез,

транспирация и другие физиологические процессы растения). Все это создает особые условия для микробоценоза, находящегося в биохимическом взаимодействии с растениями (Селиверстова, Верховцева, 2011).

Все перечисленные свойства сделали ризосферу предметом многих исследований, с привлечением неинвазивных методов объемной визуализации (Mooney, 2012; Lafond, 2015). Неинвазивный метод компьютерной томографии применялся в сочетании с микродиализом для определения особенностей поглощения форм азота в ризосфере. Такая комбинация комплементарных методов обеспечивает уникальную способность измерять доступные корням питательные вещества без разрушения и почти в реальном времени (Brackin, 2017).

Почва, находящаяся в непосредственной близости (до 2 мм) от корня, испытывает на себе его особенное влияние и отличается от основной массы почвы (Dexter, 1972; Gregory, 2006; Hinsinger et al., 2009) в том числе и структурой (Dexter, 1988; Whalley et al., 2005), водными (Aravena et al., 2011) и механическими свойствами (Czarnes et al., 2000).

Эмпирические и экспериментальные модели давали представление о том, что во время роста корневой системы движение корней заставляет почвенные частицы сближаться, усиливается контакт между корнями и почвенными агрегатами, увеличивая плотность почвы и уменьшая размер пор (Raney, 1965; Chapman, 1965; Dexter, 1972), что в результате сказывается на потоке влаги в почве (Aravena, 2011, 2014)

Таким образом, ризосфера – это та часть почвенной экосистемы, где корни растений, почва и почвенная биота активно взаимодействуют друг с другом. Эти взаимодействия часто приносят пользу растениям, повышают плодородие почвы и способствуют разложению токсичных химических веществ (Lynch, 2001). Исследование этой системы с помощью томографических методов и методов ГХ-МС может позволить ответить на ряд вопросов по формированию почвенной биоты, её изменяющейся структуры в процессе прорастания семени ячменя и его корневого роста.

Ризосфера – поле исследования для ряда естественных наук, таких как земледелие, физика почв, микробиология, биофизика, биотехнология, молекулярная биология, экология и другие с интегрированными между собой комплексными фундаментальными и прикладными аспектами. Одним из важных начальных этапов жизни растения, играющих центральную роль в формировании урожая зерновых культур, является процесс прорастания семени. В этот период семя теряет состояние покоя, активируются генетические программы на развитие зародыша, мобилизуются запасы питательных веществ. Показано, что это строго координированный биохимический процесс (He et al., 2016; Kai Shu et al., 2016). Важную роль в этой координации играют и сообщества микроорганизмов, которые находятся и на поверхности, и внутри семени (Artursson et al., 2006), участвуя в гидролизе слоев семенной оболочки. Разнообразные ткани семени состоят из материалов, которые отличаются не только химическим составом, но и специфическими особенностями водопоглощения и влагопроводности (Steinbrecher, 2017). Научные проблемы, возникающие в этой определенной в пространстве и во времени системе «почва – растение», являются весьма востребованными и информативными в отношении дальнейшей судьбы развития и роста растений, их функционирования, формирования продуктивности и ряда других биологических особенностей. Анализ системы «почва – растение – почвенная биота» является одной из задач современной агрофизики. В центре динамических взаимоотношений почва – микроорганизмы – растение находятся вопросы и физики, и биофизики почв, так как структура семенного ложа и формирование корневой системы являются важнейшими параметрами, которые необходимо учитывать при совершенствовании агротехнологий (Круглов и др., 2012; Mawodza et al., 2020). Именно в связи с этими особенностями формирования взаимодействий органов растений с окружающей почвенной средой в настоящее время указанная проблематика является активно исследуемым направлением в агробиологии и, соответственно, в агрофизике и биофизике (Mawodza et al., 2020; Li et al., 2014; Daly et al., 2018). Почвенная структура и архитектура порового пространства представляет собой арену для развития почвенных процессов

физического и биологического характера. В этой системе оказывают влияние на почвенную биоту как агрегаты, так и почвенные микроорганизмы участвуют в их формировании (Zhou et al., 2012). Отмечена необходимость сочетания томографического подхода с химическим и биологическим анализом. К такому выводу пришли Voltolini с соавторами, исследуя потенциально благоприятные для развития микроорганизмов агрегаты с точки зрения морфологической доступности (Voltolini, et al., 2017). Следует отметить, что особое внимание в процессе формирования взаимоотношений прорастающего семени с окружающей почвой уделяется проблемам образования и развития вокруг него специфического микробного комплекса (Marilley et al., 1999). Считается, что группы микроорганизмов могут локально заселять корневую систему (Yang, 2000), иметь различный состав и существенную динамичность распределения вокруг прорастающего семени и развивающихся корней. Эта особенность – трудная для экспериментального исследования, в частности количественное ее решение в динамическом аспекте. Действительно, на данный момент практически не существует неразрушающих методов одновременного исследования формирования корневых систем, ризосферы и состава микробного комплекса в этой зоне. Отдельные попытки такого рода исследований пока лишь внушают надежду на проведение количественных экспериментов и получения стабильных взаимосвязей, в частности использование неразрушающих методов рентгеновской томографии (Gerke et al., 2012; Jiang et al., 2017; Ivanov et al., 2019; Mawodza et al., 2020). Однако, даже применяя компьютерную томографию, остаются вопросы количественной характеристики распространения корней растений на начальном этапе, а также проблемы фиксации изменения микробиологической взаимосвязанной системы вокруг прорастающего семени и формирующейся ризосферы, что чрезвычайно важно для изучения и понимания проблем современной агробиологии, микробиологии и физики почв. Количественное решение обозначенных выше задач, особенно в их динамическом аспекте, – чрезвычайно сложная методическая проблема. В данной работе предпринята попытка методами рентгеновской компьютерной томографии изучить рост корней

проростков ячменя на ранних стадиях развития при одновременном исследовании изменения численности и доминирующих групп микроорганизмов.

### *1.3.2 Микроорганизмы и структура почвы*

Рассмотрение таких проблем, как распределение микроорганизмов корня, как пространственное расположение изменяется при развитии растения и формировании корневой системы, представляет собой крайне интересные и непростые задачи, стоящие перед почвоведом и специалистами смежных областей. При этом изучение динамики процессов с помощью современных методов исследования с использованием последних достижений науки имеет определяющее значение для понимания того, как происходит изменение микробного сообщества при развитии растений и других биологических процессах (Kuzyakov, Vlagodatskaya, 2015).

Почвенные процессы, вызванные деятельностью микроорганизмов, давно являются предметом изучения (Mooney et al., 2012). Это обусловлено тем, что деятельность почвенных микроорганизмов влияет на рост и развитие растений на всех этапах его жизненного цикла, создавая благоприятную среду. Также отметим, что микроорганизмы непосредственно влияют на почвенную структуру так же, как и корневая система растений (Amézqueta, 1999, 2008; Six et al., 2004; Bronick, 2005). В связи с этим развиваются и методы исследования почвенной структуры, обладающие большими возможностями. Так, до 2010 годов КТ не применялась для отслеживания воздействия микробиологического фактора, хотя в начале 2000-х Feeney D. с соавторами отмечали необходимость изучения пространственного распределения микроорганизмов и их влияние на почву (Feeney, 2006).

В исследовании Crawford J. et al. (2012) продемонстрирована модель, доказывающая взаимодействие микроструктуры почвы с микробной активностью, а также влияние на гидрологические, физические и химические свойства почвы при постоянной влажности.

Hassink J. с соавторами (2018) показали, что доступный объем почвенных пор коррелирует с биомассой бактерий. Известно, что бактерии составляют самый

большой пул почвенной биомассы, в то время как грибы, простейшие и нематоды вместе – лишь 10% от общей биомассы. Им также было показано, что в суглинистых и глинистых почвах большинство пор имеют диаметр  $<0,2$  мкм и от 0,2 до 1,2 мкм, тогда как в песчаных грунтах большинство пор имеют диаметр от 6 до 30 и от 30 до 90 мкм. В ходе исследования была обнаружена тесная положительная корреляция между биомассой бактерий и объемом пор диаметром 0,2–1,2 мкм почвы, а также между биомассой нематод и объемом пор почвы диаметром 30–90 мкм. Биомасса же грибов и простейших не имела связи с определенным диапазоном пор.

В научной литературе принята точка зрения, что неоднородность пор почвы есть важный фактор формирования микробного сообщества почвы. Размер и расположение пор в почве не только регулируют распределение веществ, необходимых для микроорганизмов (например, вода, воздух, минеральные соли, органические вещества), но также ограничивают случайное рассеивание и хемотаксис микроорганизмов (Ding et al, 2016; Degruene et al., 2017; Wilpieszski et al., 2019). Важность неоднородного распределения пор в пространстве и их разных размеров для нормального функционирования микробного почвенного сообщества давно признана, в частности, в отношении видового богатства, т. е. количества различных видов в сообществе (Heijnen, Veen, 1991). Исследования показали, что почвы с преимущественно порами большого диаметра, как правило, имеют больше свободной воды, что положительно влияет на разнообразие микробного комплекса почвы (Carson et al., 2010; Chau et al., 2011). Это, вероятно, связано с тем, что водные пленки на частицах почвы с большими порами становятся тоньше и более несвязанными, по сравнению с более мелкими порами. К тому же, по мере высыхания почвы и снижения водного потенциала это приводит к снижению микробной активности и впоследствии микробных конкурентных взаимодействий.

Xia Q. с соавторами считают, что распределение почвенных пор по размерам, которое описывает относительную распространенность пор каждого размера в объеме почвы, накладывается на многие другие свойства почвы и, таким образом, представляет собой комплексный фактор, характеризующий микробное

сообщество почвы. Однако ощущается недостаток в научных трудах по данному вопросу (Xia et al. 2022).

Понимание распределения микроорганизмов, связанных с почвенными порами, на нынешний момент в основном строится на знании морфологии микроорганизмов и их взаимоотношениях с другими представителями почвенного микробиома (Hassink et al., 1993; Wright et al., 1995; Sleutel et al., 2012). Принято считать, что прокариоты в основном населяют микропоры, тогда как грибы часто встречаются в макропорах (Тесон, Ор, 2017). Такие предпочтения в распределении, взаимосвязанные с диаметром пор, с одной стороны, объясняются морфологическими различиями между царствами, когда бактерии обнаруживают тенденцию прикрепляться к поверхности частиц почвы, а грибы растут вдоль почвенных частиц или через пустоты (Huang, 2002; Sessitsch et al., 2002). Кроме того, мицелиальные грибы испытывают меньшее влияние факторов окружающей среды, например, таких как количество свободной воды, изменение рН и недостаток микроэлементов, в то время как прокариоты более подвержены им (Rousk et al., 2010; Sleutel et al., 2012). С другой стороны, хищники, например, простейшие в крупных порах >30 мкм, могут осуществлять строгий нисходящий контроль над бактериями, что приводит к общему снижению численности бактерий и, тем не менее, к увеличению количества ювенильных бактерий с большей активностью (Hassink et al., 1993; Wright et al., 1995).

Распределение микроорганизмов на основе размера пор также можно вывести из текстуры и моделей распределения микроорганизмов, связанных с агрегатами (Немкемейер et al., 2018; Xia et al., 2020), поскольку оба свойства связаны с распределением почвенных пор по размерам с точки зрения водоудерживающих характеристик (Adessi et al., 2018). Например, считалось, что *Betaproteobacteria* часто встречаются в крупных порах из-за наблюдаемой положительной связи с содержанием песка (Xia et al., 2020). Относительно *Bacteroidetes* и *Alphaproteobacteria* также считалось, что их встречаемость в порах большого диаметра основана на их предпочтении образования сообщество на поверхности частиц почвы большого размера (Немкемейер et al., 2018). В тоже

время показано, что бактерии, относящиеся к *Actinobacteria* и *Chloroflexi*, чаще всего выделяются из почвы, насыщенной глиной и илом (Seaton et al., 2020). Тем не менее, несмотря на наличие таких исследований, необходима более подробная информация о распределении микроорганизмов с учетом почвенной пористости, учитывая, что заключения, строящиеся на основе изучения текстуры и агрегатов не всегда являются достаточными.

Микробные сообщества в почве предъявляют различные требования к питательным веществам и субстрату для роста и развития, также на это влияют микробные взаимодействия, например конкуренции, симбиоз или хищничество (Deveau et al., 2018; McCully et al., 2019). Например, для разложения сложного органического материала может потребоваться, чтобы микроорганизмы продуцировали различные внеклеточные ферменты для разложения органических веществ – гетерополимеров (Folse, Allison, 2012). Отметим, что поры разного размера различаются по доступности органического вещества, которое может быть использовано микроорганизмами в процессе своей жизнедеятельности (Negassa et al., 2015; Quigley et al., 2018).

Учитывая, что легкодоступного углерода, например, взвешенного органического вещества, в макропорах часто больше, чем в микропорах (Quigley et al., 2018; Semenov et al., 2020), можно предположить, что почвы с относительно высокой долей крупных пор не только способствуют размножению быстрорастущих микроорганизмов, но также влияют и на видовую структуру бактерий.

В исследовании Xia Q. с соавторами было обнаружено, что представители семейства Burkholderiales отряда Betaproteobacteria больше всего находилось в почвах с большой долей макро- и мезопор. Эти данные хорошо согласуются с данными по взаимосвязи структуры почвы и микробных таксонов (Xia et al., 2020), показывая, что представители Betaproteobacteria положительно связаны с почвами с грубой структурой.

В других исследованиях сообщалось, что по мере увеличения доступного в почве азота относительная численность олиготрофных ацидобактерий снижалась, а протеобактерий увеличивалась (Zhou et al., 2017; Wang et al., 2018).

Стоит подчеркнуть важность влияния распределения диаметра пор почвы и заполненного водой порового пространства на расположение в пространстве почвенных бактериальных и грибковых сообществ. Так, продемонстрированы различные эффекты различного распределения пор по размерам. Во-первых, было обнаружено, что распределение почвенных пор по размерам и заполненное водой поровое пространство играют более важную роль в воздействии на бактерии, чем на грибы. Увлажнение почвы способствовало увеличению альфа-разнообразия всего бактериального сообщества, особенно в почвах с большим количеством макропор, и уменьшалось в почвах с большим количеством микропор. Во-вторых, влияние распределения размера пор почвы и связности пор варьировалось в зависимости от микроорганизмов с разными морфологическими признаками, т.е. нитей по сравнению с кокками и бациллами. Грибоподобные актинобактерии и некоторые грибы (*Ascomycota subtaxa*) были более многочисленны в более сухих условиях для почв с большим количеством микропор, в то время как другие бактерии были более многочисленны при увлажнении. В-третьих, в почвах с большим количеством микропор было меньше микробных ассоциаций. Вероятно, это было связано с физической изоляцией микропор и ограничением диффузии питательных веществ (Vamforth, 1988).

Обитаемое поровое пространство представлено, как полагают исследователи, лишь малой частью общего порового пространства и влияет на распределение микро- и макрофауны в почвах. Микроорганизмам и небольшим педобионтам для жизнедеятельности необходима несвязанная вода, поэтому разложение органического вещества, преимущественно, происходит в порах, заполненных водой (Vamforth, 1988). Бактерии, вероятно, предпочитают образовывать сообщества в порах небольшого размера. Такие поры дольше удерживают воду в засушливых условиях и могут обеспечить лучшую защиту от хищников, чем более крупные поры (Vargas, Nattori, 1986).

Поскольку существует соотношение между диаметром пор и диаметром бактерий примерно 3:1 (Kilbertus, 1980), большая часть бактерий может занимать поры диаметром менее 2,4 мкм. Такой малый размер пор может ограничивать хищничество в отношении прокариот некоторыми представителями фауны, такими как нематоды и крупные инфузории. Однако некоторые мелкие простейшие могут занимать поры диаметром до 2 мкм (Vamforth, 1985), что позволяет им эффективно питаться многими бактериями. Бактерии же, населяющие поры размером менее 2 мкм, оказываются словно защищены от хищничества простейших.

Теоретически наименьший размер пор, которые могут населять прокариоты, составляет 0,75 мкм в диаметре, но наиболее активные бактерии предпочитают жить в порах, в два-три раза превышающих их диаметр (Kilbertus, 1980). На сегодняшний день попыток определить фактическое распределение бактерий в почвах после инокуляции не предпринималось. Тем не менее, Vargas R. и Hattori T. (1986) обнаружили, что 50% *Aerobacter*, внесенных в стерильную супесчаную почву, содержались в порах с эффективным диаметром пор <2,5 мкм. Ими было показано, что диаметр пор в 2,0 мкм был наиболее предпочтительным размером пор для бактерий. Был сделан вывод, что поры диаметром от 0,75 до 2,0 мкм были доступны только бактериям, и, следовательно, это представляло собой так называемое защищенное поровое пространство для бактерий (Vargas, Hattori 1986).

В другом исследовании было показано, что поскольку бактерии и простейшие живут в пленках воды (Vamforth, 1985), то максимальный размер пор, которые могут занимать эти организмы, составляет менее 9,7 мкм в диаметре, то есть это максимальный диаметр пор, заполненных водой. Таким образом, поры диаметром от 2,0 до 9,7 мкм считаются доступными как для бактерий, так и для простейших и, как следствие, представляют собой незащищенное местообитание.

### *1.3.3 Микробиом и архитектура корневой системы*

Изучение взаимосвязи особенностей корневой архитектуры и микробиома имеет большое практическое значение, так как это необходимые знания, помогающие получать высокий урожай применяемые растений, для размножения

хозяйственно важных генотипов бактерий и для использования инокулятов бактерий как удобрений.

В связи с этим напомним определение корневая архитектуры. Согласно Bardgett с соавторами, под этим понимается пространственная конфигурация всей корневой системы и сюда же включаются такие характеристики, как длина корневой системы, плотность корней, ветвление и интенсивность ветвления корней, угол наклона корней и биомасса (Bardgett et al., 2014).

Таким образом, стоит подчеркнуть нередко упускаемую из виду важность изучение архитектуры корней в обеспечении полезных взаимодействий растений и микроорганизмов. Для описания распределения корней растений наиболее подходит термин архитектура как закономерно связанная система проводящих и сорбирующих каналов. Безусловно, создание, развитие и функционирование этой корневой архитектуры происходит при активном участии почвенной биоты. Следовательно, почвенную биоту необходимо изучать также в динамике, учитывая определенную изменчивость состава этой биоты в связи с определенными формирующими архитектуру корней функциями почвенной биоты.

Морфология корней влияет на микробиом ризосферы, напрямую изменяя интерфейс взаимодействия растений и микроорганизмов. На клеточном уровне бактериальная колонизация, чаще всего, осуществляется вблизи границ клеток корня, так как на них имеются борозды, которые обеспечивают накопление питательных веществ и физическую защиту от хищников (Schmidt et al., 2018). Это обусловлено и тем, что на молекулярном уровне поверхность клеток корней содержит много важных компонентов, необходимых для прикрепления бактериальных клеток, формирования биопленки и роста (Wheatley and Poole, 2018).

Морфология корней также видоизменяет ризосферу, влияя на органическое вещество почвы и доступность питательных веществ, увеличивая или уменьшая доступность ресурсов. Например, большая удельная длина корня снижает количество доступного азота в ризосфере и, следовательно, снижает биомассу микроорганизмов (Wan et al., 2021).

С другой стороны, имеются исследования о том, что бактериальные сообщества изменяют структуру корней. Так, данные исследований инокуляции штамма ризосферных бактерий выявили способность изменять архитектуру и морфологию корней за счет секреции различных фитогормонов, в частности, ауксинов и цитокининов (Grover et al., 2021).

Два недавних эксперимента продемонстрировали способность бактерий рода *Bacillus* при их инокуляции в почву положительно влиять на длину и ветвистость корней пшеницы и сои (Cataldi et al., 2020; Araujo et al., 2021), и этот эффект был обнаружен не только в отношении данного вида микроорганизмов. На сегодняшний день известно более 70 бактериальных штаммов, которые способны изменять архитектуру корней растений (Grover et al., 2021).

Известно, что диаметр корня является важной характеристикой для понимания стратегии питания растений, транспортировки воды, поглощения питательных веществ, его строения и других морфологических признаков корней (Porova et al., 2016; Ma et al., 2018). Диаметр корня можно измерить по пороговому значению толщины и тонкости, которое определяется для каждого вида отдельно как средний диаметр корня одного сорта по сравнению с другим, или по порядку ветвления (Pervaiz et al., 2020). То есть, тонкие корни – это относительный термин, описывающий самые тонкие корни системы, исключая корневые волоски. Предыдущие исследования подтвердили, что диаметр корня может влиять на разнообразие ризобактерий. Например, различные бактериальные сообщества были исследованы в ризосфере растений салата и пшеницы, которые имели различный диаметр корней (Schreiter et al., 2014; Kavamura et al., 2020).

Также в последние годы появляется все больше свидетельств того, что меньший диаметр корня положительно коррелирует с разнообразием микробного комплекса ризосферы. Это было обнаружено в отношении акации, тополя, а также таких сельскохозяйственных культур, как кукуруза и пшеница (Wang et al., 2020; Pervaiz et al., 2020; Zai et al., 2021).

Видовое богатство микробного сообщества в ризосфере оказывает большое влияние на жизнедеятельность растений; биоразнообразие усиливает

вмешательство и конкуренцию с патогенами растений (Hu et al., 2018) и напрямую связано с предотвращением негативного влияния патогенов (Jousset et al., 2011; van Elsas et al., 2012; Yang et al., 2017). Поскольку увеличение микробного разнообразия часто оказывает положительное влияние на рост и продуктивность сельскохозяйственных культур (Berg et al., 2017; Mendes et al., 2018; Saleem et al., 2019), диаметр корней будет иметь важное значение для стимулирования полезных для растений микробных взаимодействий, если это может качественно и количественно повлиять на видовое разнообразие микробного сообщества. Таким образом, крайне важно выяснить, как диаметр корня влияет на развитие ризосферы, то есть на колонизацию и активность бактерий, стимулирующих рост растений, чтобы эти знания можно было использовать в селекции растений для повышения урожайности. Тонкие корни, то есть ограниченная поверхность корня, улучшенная корневая экссудация и обогащение питательными веществами пространства вокруг корней могут положительно влиять на разнообразие и активность бактерий в ризосфере.

Показано, что тонкие корни могут влиять на развитие и активность ризосферы, стимулируя метаболическую активность в окружающей почве. Это связано с тем, что тонкие корни имеют более короткую продолжительность жизни, имеют повышенный оборот и способны ускорять круговорот углерода по сравнению с корнями большего диаметра (Endo et al., 2019). Тонкие корни также способствуют увеличению активности растительных ферментов в отношении циклов углерода, азота и фосфора (Ma et al., 2018a). Эти механизмы могут увеличить количество метаболически значимых соединений, особенно углерода, в ризосфере, которые становятся доступны для микробного использования, что потенциально может влиять на численность и видовое разнообразие микробного сообщества ризосферы. Отмечается, что в реальных почвенных системах увеличение содержания органического углерода в почве является ключевым фактором, способствующим как разнообразию почвенных микробных сообществ, так и метаболическому разнообразию. Действительно, повышенная доступность углерода, непосредственно стимулируемая деградацией тонких корней, была

связана с повышенной метаболической активностью микроорганизмов в ризосфере, по данным исследования de Graaff M. с соавторами (2013). Все вышесказанное, таким образом, показывает потенциальное влияние цикла углерода, управляемого корнями, на микробиом ризосферы (de Graaff et al., 2013).

Таким образом, данные микробиологии и науки о растениях подтверждают гипотезу о том, что корневая структура влияет на видовое разнообразие микроорганизмов в ризосфере. Отметим, что все перечисленные процессы взаимодействия корней растений и почвенной биоты происходят в динамике, взаимосвязанно. Этот динамический аспект взаимосвязи требует от исследователей изучения прикорневых процессов в динамике.

Интересно исследование Martínez-Romero E. с соавторами (2020), которое строилось на гипотезе о том, что одомашнивание позволило отобрать подходящие растения для сельскохозяйственного использования человеком. Всё это оказало влияние на микроорганизмы ризосферы растений, что оказывает заметное влияние на рост и здоровье растений. Так, одомашнивание изменило архитектуру корней, экссудацию и защитные реакции, которые в свою очередь, повлияли на сообщество прокариот в ризосфере. Известны данные о микробном комплексе широко потребляемых злаков и бобовых и их предков, показывающие, что в некоторых случаях в микробиомах домашних и диких растений были обнаружены разные бактерии. В связи с этим изучение микробиомов диких растений оказывается ценным ресурсом неиспользуемых полезных бактерий для сельскохозяйственных культур (Martínez-Romero et al., 2020).

Некоторые исследователи склонны считать, что сходство в микробном составе между растениями одного и того же вида в значительной степени связывается с избирательным набором веществ, выделяемых растением в окружающую среду, и регулируется процессами, связанными с физиологическими, морфологическими и генетическими признаками видов растений (Yeoh et al., 2017; Nassani et al., 2018). Однако это объяснение справедливо только в том случае, если все почвы содержат все микроорганизмы (или их большинство), которые могут принимать участие в функционировании микробиома ризосферы. Кроме того, этот

аргумент игнорирует потенциальный вклад семян в сборку микробиома растений, что объясняет сходство в микробиоме растений независимо от местного пула источников. Хотя информации о микробиоме семян недостаточно по сравнению с данными о ризосфере и филлосфере: проведенные исследования дали противоречивые результаты. Некоторые исследования показывают, что поверхностной стерилизации было достаточно для получения семян без микроорганизмов (Vai et al., 2015), в то время как в других были обнаружены как невысокая численность видов микроорганизмов (Newcombe et al., 2018) так и большое микробное разнообразие, включая грибы, бактерий и архей (Solanki et al., 2019; Wassermann et al., 2019), которые при стерилизации поверхности оставались на семени.

Сообщалось, что независимо от количества потенциальных видов бактерий, различные ткани семян (например, семенная кожура, зародыш, эндосперм и перисперм) содержат различные микробные сообщества (Shade et al., 2017). Также была предложена классификация микроорганизмов, связанных с семенами, на 1) транзиторные – обнаруживаемые в семенах, но не обязательно передающиеся развивающимся проросткам, и 2) стойкие, или передающиеся, – обнаруживаемые в семенах и передающиеся развивающимся проросткам (Shade et al., 2017).

Известно, что структура и состав микробных сообществ, связанных с растениями (микробиом растений), могут влиять на здоровье растений, при этом микробиом растений способен влиять на рост растений, устойчивость к засухе, устойчивость к болезням и время цветения среди других. Несмотря на важность микроорганизмов для растений, до сих пор отсутствует полное понимание движущих сил формирования растительного микробиома, отчасти из-за сильного и весьма изменчивого влияния окружающей среды. В частности, сегодня ощущается недостаток сведений о том, как изменчивость почвенных микроорганизмов сообщества обуславливают различия при формировании микробиома растений и в какой степени микробиом почвы и семян вносит свой вклад в формирующийся микробиом растений. В то время как большая часть предыдущих работ была сосредоточена на микробиомах, связанных со взрослыми

растениями, воздействие микроорганизмов может быть особенно важным на самых ранних стадиях развития растений, поскольку прорастание семян и рост проростков являются уязвимыми стадиями развития, которые влияют на популяции растений и продуктивность сельского хозяйства.

#### 1.3.4 Микробный комплекс различных типов почв

Изучение структуры микробного сообщества и качественных взаимоотношений в системе «почва – микроорганизмы» является первоосновой для понимания процессов прорастания семян, формирования микробиома ризосферы и жизнедеятельности растений.

При этом микроорганизмы различных почв имеет характеристики, отличающиеся друг от друга. Также различается структура микробоценоза почвы в зависимости от степени окультуренности, выращиваемой культуры, дозы вносимых удобрений и др.

Так, в исследовании Е.Б. Пашкевич (2004) было показано, что для дерново-подзолистой почвы с викоовсяной смесью в структуре микробного сообщества доминируют анаэробные бактерии рода *Clostridium*, а содоминантом является *Rhodococcus rhodochrous*. При чередовании культур на поле, каждый год происходит изменение структуры бактериального сообщества. В почвах с посевами ячменя доминирует аэробная бактерия *Arthrobacter globiformis*. К ней приурочены микроскопические грибы. *Arthrobacter Globiformis* обладает ферментами, расщепляющими органические вещества (Пашкевич, 2004).

По данным А.Ю. Колодяжного с соавторами (Колодяжный, 2014), внесение соломы в дерново-подзолистую почву приводило к повышению численности аммонифицирующих и амилалитических микроорганизмов в 2,5 раза и снижению численности олиготрофов и педотрофов в 1,5 раза.

Долгое время преобладающим методом для изучения видовой разнообразия почвенного микробного сообщества оставался высев на плотные питательные среды, являющиеся селективными для разных физиологических групп микроорганизмов. Однако в последние десятилетия получили развитие новые

методы исследования, в числе которых – метагеномные методы и газовой хромато-масс-спектрометрии. Первый метод основан на анализе таксономического состава микробиома на основе результатов пиросеквенирования фрагментов генов 16S рРНК. Второй – основан на использовании метода капиллярной газовой хроматографии и масс-спектрометрии. В основе метода лежит изучение маркеров присутствия бактерий и микроскопических грибов в нативном материале. Маркерами могут быть продукты жизнедеятельности, специфические запасные питательные вещества и др. Прерогатива данного метода – возможность описать таксономическое разнообразие микроорганизмов, не выделяющихся классическим посевом на питательные среды, определить наиболее экологически устойчивые консорциумы (Верховцева и др., 2015).

Газовая хроматография является перспективной в плане идентификации и изучения обмена веществ в бактериальных клетках. С её помощью можно комплексно оценивать показатели метаболизма в различных средах (например, содержимого кишечника макроорганизма или микробного сообщества почв).

В масштабном исследовании структуры микробценоза разных типов почв Н.В. Верховцева и соавторы установили, что целинные почвы по численности микроорганизмов значительно (в 2–3 раза) превосходят почвы, вовлеченные в сельскохозяйственное использование, при этом во всех типах почвы доминируют аэробно-анаэробные консорциумы бактерий, нокардиоформных актиномицетов и арбускулярных микромицетов (Верховцева и др., 2008).

Количественные и качественные показатели метаболизма у бактерий и грибов имеют свои видовые и родовые характеристики, с помощью которых их можно идентифицировать. Lundberg D. S. с соавторами (2012) исследовал метагеномный профиль дерново-подзолистой почвы. Он выявил преобладание бактерий, в то же время археи составляли более 10 % всех обнаруженных микроорганизмов. Среди них доминировали *Crenarchaeota*. При изучении ризосферы дерново-подзолистых почв и черноземов было показано, что преимущественно обнаруживаются представители филумов *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*. В ризосфере также присутствуют *Verrucomicrobia*,

*Acidobacteria* и *Crenarchaeota* (Lundberg et al., 2012). Данные таксоны присутствуют и в других почвах.

В дерново-подзолистой почве часто доминирующими видами становятся представители филума Bacteroidetes и Proteobacteria, особенно на границе почва-корни. Ученые полагают, что в ризосфере складываются свои, уникальные сообщества, отличные от таковых во внекорневом пространстве. Например, в ризосфере ячменя, по некоторым сообщениям, велика численность *Comamonadaceae*.

Манучарова Н.А. с соавторами (2017) исследовала бактериальные сообщества лесных серых почв. При высеве на плотные питательные среды численность бактерий обнаруживалась в количестве десятки и сотни миллионов. Наиболее многочисленными были бактерии филума Firmicutes (более 65 % всех обнаруженных бактерий) и Proteobacteria (более 21 %) (Манучарова и др., 2017).

В рамках диссертации стоит обратить внимание на результаты исследований в работе З. Сираевой (2021), в которой с помощью метагеномного анализа исследовалось разнообразие микробного сообщества серой лесной почвы с посевной культурой – ячмень яровой (*Hordeum vulgare* L.), сорта НУР. В почвенных образцах доминировали представители типичных сапротрофов рода *Bacillus* и филума Actinobacteria. Отмечено постепенное снижение целлюлозоразрушающих бактерий по всему почвенному профилю. Изучение структуры микробного комплекса по горизонтов выделило филумы Actinobacteria (36–56%) и Proteobacteria (31–43%), в меньшей степени (ниже 5,0%) присутствовали представители филумов Acidobacteria, Bacteroidetes, Chloroflexi, Firmicutes (Сираева, 2021).

Обратим внимание, что бактериальные таксоны в почвах перспективно исследовать с применением молекулярных методов. Наиболее подходящим для этого является метод газовой хроматографии – масс-спектрометрии (ГХ – МС). Основанные на выявлении состава жирных кислот у бактерий он способствует их быстрой идентификации. С помощью метода определяют принадлежность микроорганизмов к тем или иным таксонам. Селиверстова О. с соавторами (2011)

при использовании ГХ-МС показали, что бактериальное сообщество серых лесных почв довольно разнообразно. Ею было идентифицировано 43 вида, относящимися к 32 родам. При этом внесении химикатов и сезон года влияли на число видов, встречающихся в почве. При отсутствии химикатов в почвах численность бактерий оставалась на постоянном уровне и весной, и летом. Если же в почву вносили подкормки, то численность микроорганизмов повышалась, по сравнению с контрольными почвами. Однако излишне большое применение удобрений оказывало обратно пропорциональное действие. Внесение азота, фосфора и калия в высоких дозах уменьшало присутствие бактерий в почве, а также уменьшало встречаемость видов (Селиверстова и др., 2011).

Несмотря на внедрение новых методов, применяемых в описанных выше исследованиях, классические методы микробиологии остаются популярными, что обуславливается их простотой и доступностью. Например, в работе Т.В. Кузнецовой с соавторами (2016) было показано, что в образцах серой лесной почвы в контрольных образцах почв довольно высокая численность микроорганизмов (до  $10^7$  КОЕ/г). В составе сообществ преобладали сапротрофные микроорганизмы и бактерии, использующие минеральные формы азота (актиномицеты). Численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов составляла 24–26 тыс. КОЕ/г. Количество же микроскопических грибов было на три порядка ниже численности бактерий – 38–67 тыс. КОЕ/г. Следует отметить, что Т.В. Кузнецовой определялось низкое содержание бактерий-нитрификаторов в серой лесной почве. При этом в исследуемых образцах функциональные группы микроорганизмов в порядке убывания представляли последовательность: сапротрофы > бактерии, использующие минеральные формы азота >> микроскопические грибы (Кузнецова, 2016).

При исследовании же черноземных почв, в частности, чернозема южного, Т.В. Кузнецовой с соавторами было показано, что в агроценозах численность микроорганизмов исследуемых групп отличалась от целинной почвы и зависела от внешних условий. Например, при выпадении большого количества осадков осенью, отмечалось увеличение численности аммонификаторов, амилолитиков и

азотфиксаторов. Также было показано, что численность целлюлозолитических микроорганизмов увеличивалась под влиянием систем земледелия. Метагеномный анализ чернозема южного позволил установить представителей 12 фил, среди которых 11 бактерий и 1 архей. В агроценозах отмечено снижение представителей *Acidobacteria*, *Actinobacteria* и *Verrucomicrobia* и увеличение *Firmicutes*, *Proteobacteria*. Минорные доли выявлены у представителей *Chloroflexi* и *Planctomycetes*. Количество целлюлозолитических микроорганизмов увеличивалось под влиянием систем земледелия в сравнении с почвой целины. Применение микробных препаратов способствовало повышению численности микроорганизмов эколого-трофических групп и представителей большинства фил, которое зависело и от системы земледелия грибы (Кузнецова, 2016).

Схожие результаты были получены и в работе Т. Мельничук (2018) с соавторами. Традиционные системы земледелия изменяли структуру микробиологического сообщества таким образом, что доля *Actinobacteria* уменьшалась, а доля *Bacteroidetes* и *Proteobacteria* увеличивались после внесения микробных препаратов. Влияние систем земледелия и внесения микробных препаратов на структуру микробного сообщества в данном исследовании отслеживалось по результатам анализа метагенома 16S рРНК.

При всем разнообразии (455 семейств) типичными представителями микробиома чернозема южного, которые не реагируют на изменения системы земледелия, авторы исследования назвали семейства *Sinobacteraceae* и *Bradyrhizobiaceae*. Так же были определены виды, реагирующие на внесение минеральных удобрений, или режим сельскохозяйственного использования. Стоит отметить, что показателем благоприятных почвенных условий названы бактерии семейства *Chthoniobacteraceae* (Мельничук и др., 2018).

Исследователи полагают, что при изучении метагенома почв можно устанавливать влияние факторов окружающей среды на бактерии. Тихонович И.А. с соавторами (2018) провели исследование, которое позволило установить наличие корреляции между присутствием в почве определенных бактериальных таксонов и особенностями профиля почвы. Ученые выявили, что флуктуации содержания

крупных таксонов бактерий в почвах определяется их происхождением. Отмечено, что происходит снижение численности *Acidobacteria* и повышение доли *Actinobacteria* в верхних горизонтах. Эти особенности связывают с неоднородностью почв. То есть, применение современных молекулярных подходов к изучению прокариотного сообщества почв есть перспективный метод изучения взаимоотношения бактерий с факторами окружающей среды (Тихонович, 2017).

Известно, что прокариотное сообщество почв образует тесные связи с растительными организмами, как симбиотические, так и антагонистические. Это связано с тем, что бактерии, находящиеся на поверхности растений и в околокорневой зоне, имеют разные присущие им особенности жизнедеятельности, а также обусловлено разнообразием самих растений, с которым устанавливаются связи. Кроме того, бактерии и микроскопические грибки влияют на почвенную структуру, наличие питательных веществ, что опосредованно оказывает влияние на растительные организмы.

Поэтому, внимание ученых давно приковано к изучению процессов, происходящих в околокорневом пространстве растений. Ризосфера является уникальным образованием, компонентами которого являются и микроорганизмы, её населяющие. Причем для каждого вида растения характерно наличие микробного сообщества, отличного от такового у других видов растений. В ризосфере присутствуют вещества, которые продуцируют растения, что определяет видовой состав микроорганизмов. Эти экссудаты позволяют растению модулировать состав ризосферного прокариотного сообщества, регулируя его численность и видовое разнообразие. Микробное сообщество ризосферы препятствует развитию патогенов, помогает переживать сложные условия внешней среды. Своеобразие состава бактериального сообщества ризосферы определяется фазой роста растения, выделяемыми биологическими веществами (Qu et al., 2020).

Ризосферный эффект подразумевает под собой модулирование разнообразия и численности прокариотного сообщества в зоне корней. Ризосферный эффект специфичен и зависит от таксономической принадлежности растения, его фазы

роста, типов почв. На структуру сообщества микроорганизмов в ризосфере влияет и степень окультуренности растений. Ученые исследовали данное явление среди широкого круга растений. Одним из наиболее часто используемых объектов для этого являются злаки. Например, рис, который имеет важное значения как продукт питания во многих странах мира. Показано, что ризосферный эффект является специфичным для каждого вида и даже сорта растения (Schneijderberg et al., 2020).

Сегодня ученые используют различные модели для изучения разнообразия прокариот, обитающих в зоне корней. Чаще всего в качестве модельных растений используют *A. thaliana* (Bakker et al., 2013) или *Zea mays* (Bonkowski et al., 2021). Однако существует потребность в более детальном выявлении особенностей ризосферного эффекта у злаковых растений. Так, например, для ячменя данное явление практически не изучено.

Ячмень (*Hordeum vulgare*) является популярной культурой в мире, находясь на четвертом месте по занимаемым площадям. Люди начали выращивать его задолго до начала новой эры. Первоначально дикий ячмень (*Hordeum vulgare* ssp. *spontaneum*) в дальнейшем был окультурен (около 100 веков назад) вот уже многие тысячелетия по праву занимает одно из главных мест в сельском хозяйстве (Lake et al., 2011).

При изучении качественных и количественных показателей прокариот, обитающих в прикорневом пространстве ячменя, было показано, что представленность видов для разных генотипов растений примерно одинаково.

Однако генотип растения обуславливает влияние на их встречаемость, что было показано при изучении различных таксонов ячменя (Bulgarelli et al., 2015). В работе Bulgarelli D. с соавторами (2015) таксономическая классификация последовательностей генома микроорганизмов, на уровне типа показала, что представители *Actinobacteria*, *Bacteroidetes* и *Proteobacteria* чаще всего были обнаружены в ризосфере и в корнях ячменя. При этом, такие часто встречающиеся почвенные обитатели, как *Firmicutes* и *Chloroflexi*, практически не встречались в околокорневой зоне изучаемого злака. Интересным является тот факт, что присутствие бактерий типа *Bacteroidetes* было значительно выше в прикорневой

зоне, что отличало ризосферу от других почвенных образцов. В ризосфере злака доминировали представители семейств *Comamonadaceae*, *Flavobacteriaceae* и *Rhizobiaceae*, которые являются типичными для микробного сообщества корневой зоны ячменя (Bulgarelli et al., 2015).

Bulgarelli D. с соавторами (2015) полагают, что для ризосферы и прикорневой зоны злаков, в отличие от почвенного контрольного образца, характерно доминирование микроорганизмов из семейств *Comamonadaceae*, *Flavobacteriaceae* и *Rhizobiaceae*, а также крайне малое число бактерий типов *Firmicutes* и *Chloroflexi*. Это связано с тем, что в прикорневой зоне растений происходят процессы, приводящие к изменению соотношений групп внутри микробного сообщества. Такие отличия обнаруживаются и на уровне тканей корня, что в свою очередь, еще больше отличается от зоны вокруг корня. При этом, повышение встречаемости *Microbacteriaceae*, как считают авторы, представляет собой характерный признак микробного комплекса корня ячменя (Bulgarelli et al., 2015).

Таким образом, микроорганизмы, присутствующие в почве, являются консервативным компонентом совокупности живых объектов в почве. Это утверждение справедливо и для почв, которые используются в сельском хозяйстве. Микробное сообщество почв является крайне чувствительным показателем процессов, протекающих в почвах. По его количественному и качественному изменению можно отслеживать влияние антропогенной деятельности на почвы и её продуктивность. Использование современных микробиологических методов позволяет оценить разнообразие прокариотных сообществ в реальном времени. Это позволяет отслеживать все имеющиеся тенденции изменения численности и качества сообществ микроорганизмов в почвах, в том числе и в ризосфере растений.

Итак, в данной работе, была поставлена цель изучить закономерности динамики структуры порового пространства почвы пахотного горизонта дерново-подзолистых, серых лесных почв и чернозема южного в процессе прорастания семян в модельном физическом эксперименте с помощью современных методов (томография и хромато-масс-спектрометрические методы).

Для решения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. В краткосрочных (12 сут) физических модельных экспериментах по прорастанию корневой системы семени ячменя (*H. vulgare* L.) изучить изменение структуры порового пространства исследуемых почв, динамику объемов пор различного диаметра (при объеме почвенного образца 2,5 см<sup>3</sup>).

2. Исследовать количественные закономерности роста и распределения корней разного диаметра в период формирования корневой системы совместно с динамикой распределения пор по размерам.

3. Изучить состав почвенной биоты и закономерности его изменения в процессе роста и развития корневой системы на образцах трех тяжелосуглинистых почв.

Эти задачи решались экспериментально с помощью физической модели (объем почвы сформатирован в основном агрегатами 3–5 мм) системы «почва – корневая система – почвенные микроорганизмы», направленной на динамические исследования структуры порового пространства почв, формирования корневой системы и особенности состава почвенного микробного комплекса в процесса прорастания и формирования архитектуры корней растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в первые 12 сут после посева.

## ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ<sup>1</sup>

### 2.1. Объекты исследования

Объектами исследования являлись просеянные агрегаты 5–3 мм пахотных горизонтов агродерново-подзолистой, агросерой лесной почвы и чернозема южного, координаты и местоположение отбора проб приведены в Таблице 2, погодно-климатические условия приведены в Таблице 3, 4 и 5.

В ряде работ показано, что гумусовые горизонты почв состоят преимущественно из мелких (~3 мм) агрегатов, характеризующихся высокой пористостью и содержанием органического углерода (Horn, Smucker, 2005; Gajic et al., 2010; Фомин, 2022).

В качестве биологического объекта использовали семена ячменя *Hordeum vulgare* L. сорт Михайловский.

Таблица 2 – Характеристика почв.

Образец	Классификация по WRB 2014 г. (версия 2015 г.)	Координаты отбора образцов	Местность
Серая лесная	Albic Luvisols / Grey-Luvic Phaeozems	56°41'74" N, 40°42'67" E.	Суздальский р-н Владимирской обл.
Дерново-подзолистая	Albic Glossic Retisols (Lomic, Cutanic)	56°07'23" N, 37°48'16" E.	с. Ельдигино, Московская область
Чернозем южный	Calcic Chernozem	51°58'12" N, 55°19'15" E.	Соль-Илецкий р-н Оренбургской обл.

<sup>1</sup> Методика проведения эксперимента обсуждалась в следующих научных статьях автора в журналах, индексируемых в базах данных WoS, Scopus и RSCI, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова:

1. Суздалева А.В., Шеин Е.В., Абросимов К.Н., Дембовецкий А.В. Структура порового пространства почв, прорастающих корней и микробного сообщества в консорциуме «почва-растения-микроорганизмы» в почвах модельного семенного ложа ячменя // Проблемы агрохимии и экологии. – 2022. – №2. – С.45-50. IF (РИНЦ 2018): 0,298 DOI: 10.26178/AE.2022.19.44.001 IF 0,298

2. Суздалева А. В. и др. Физико-томографическая характеристика и структура бактериального сообщества агрофизической системы прорастающие корни–поровое пространство почв (модельные физические экспериментальные исследования) // Почвоведение. – 2021. – Т. 55. – №. 9. – С. 1124-1132. IF (РИНЦ 2021 с учетом переводной версии): 2,865 DOI: 10.31857/S0032180X21090112

3. Шеин Е. В. и др. Рентгеновская компьютерная томография структуры корней и динамика почвенной биоты на ранних стадиях роста ячменя (*Hordeum vulgare* L.) // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2021. – №. 53. – С. 6-21. IF (РИНЦ 2018): 0,621 DOI: 10.17223/19988591/53/1

Таблица 3 – Погодные условия Московской области.

	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Средний температура (°С)	-7,7	-7,2	-2,3	5,9	13,3	17,1	20,1	18	12,4	5,7	-0,5	-4,5
Минимум температура (°С)	-10,3	-10,2	-6	0,8	7,8	12,1	15,5	13,7	8,7	3,2	-2,5	-6,6
Максимум температура (°С)	-5,6	-4,8	1	10,4	17,7	21	23,9	21,9	15,8	8,2	1,3	-2,6
Норма осадков (мм)	48	41	40	42	60	76	84	76	64	66	52	48
Влажность (%)	85%	83%	79%	68%	63%	64%	68%	70%	75%	79%	83%	86%
Дождливые дни	9	8	7	7	9	9	10	8	7	9	8	9

Таблица 4 – Погодные условия Владимирской области.

	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Средний температура (°С)	-8,5	-7,9	-3,1	5,4	12,9	16,7	19,8	17,7	12	5,2	-1,1	-5,3
Минимум температура (°С)	-11,1	-10,9	-6,8	0,1	7,2	11,6	15	13,3	8,3	2,7	-3	-7,4
Максимум температура (°С)	-6,3	-5,4	0,2	9,9	17,3	20,6	23,7	21,6	15,4	7,7	0,6	-3,3
Норма осадков (мм)	47	39	39	46	60	82	80	74	64	68	53	51
Влажность (%)	85%	83%	80%	69%	64%	67%	69%	71%	75%	79%	83%	85%
Дождливые дни	9	8	7	8	8	9	9	9	8	9	8	9

Таблица 5 – Погодные условия Оренбургской области.

	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Средний температура (°С)	-11,6	-10,5	-3,8	7,7	15,8	21,1	23,5	22,4	15,3	6,5	-1,8	-8,2
минимум температура (°С)	-14,7	-14	-8,1	1,5	9,2	14,5	17,3	16,3	10	2,5	-4,6	-11,1
максимум температура (°С)	-8,8	-7,4	-0,1	13,1	21,1	26,1	28,5	27,6	20,3	10,4	0,9	-5,7
Норма осадков (мм)	41	34	40	38	40	41	40	32	31	42	39	43
Влажность (%)	84%	84%	84%	60%	52%	46%	47%	45%	51%	63%	77%	81%
Дождливые дни (Д)	8	6	7	6	6	6	5	4	5	6	7	7

### 2.1.1. Серая лесная почва

Одним из объектов исследования выступили агросерые почвы (Классификация и диагностика почв России, 2004) Владимирского ополья, (сельскохозяйственное поле Владимирского НИИСХ, г. Суздаль).

Овальное по форме ополье расположено в 200-300 м над уровнем моря, является высоким плато, простирается с понижением к юго-востоку и имеет размеры 70 км в длину и 30 км по ширине (Модель адаптивно-ландшафтного земледелия Владимирского ополья, 2004). Строение профиля имеет следующую схему:  $A_{\text{пах}} - AEL - (ELB_t) - Vt - VtC_{(ca)} - C_{(ca)}$

Гумусово-аккумулятивный пахотный горизонт  $A_{\text{пах}}$  мощностью от 10 до 30 см имеет ярко-выращенный окрас серого или темно-серого цвета, зачастую комковато-порошистой или зернистой структуры. За ним следует гумусово-элювиальный горизонт AEL с характерной белесовато-серой окраской за счет присыпки, комковато-плитчатой или ореховато-комковатой с признаками горизонтальной делимости структуры.  $ELB_t$  темно-бурого с белесой присыпкой, мелкоореховатый; текстурного горизонта  $V_t$  бурой окраски, ореховато-призматической структуры с хорошо выраженными по граням структурных отдельностей илювиальными темно-серыми глянцевитыми гумусово-глинистыми пленками. Все ближе к почвообразующей породе  $VtC$ , окраска светлеет, а структура становится призматической. В нижней части профиля (на глубине 120–200 см) встречается присутствие карбонатов в виде прожилок и твердых конкреций.

Грибной микробиом, лесная подстилка, особенности гумусообразования обеспечивают кислую или слабокислую реакцию верхней части профиля и нейтральную или слабощелочную нижней. Емкость поглощения колеблется от 10–15 до 25–45 ммоль (экв)/100 г почвы, степень насыщенности основаниями 60–95%. Содержание гумуса в горизонте А 3–8 (12)% с преобладанием фульвокислот, в горизонтах AEL или ELBt увеличивается доля кальциевых гуматов (Национальный Атлас почв Российской Федерации, 2011).

По климатическим, растительным и почвенным показателям Владимирское ополье обладает специфическими характеристиками, отличающимися от иных ландшафтной этой природной зоны, в первую очередь благодаря карбонатным лессовидным суглинкам.

Весьма типичный умеренно-континентальный климат правит на этой территории с умеренными летними и зимними сезонами, яркими весенним и осенним периодом. В целом, климат характерен для средней полосы Европейской части России, однако, с некоторыми особенностями, обусловленными открытостью и безлесьем ополья (резкие сезонные и суточные изменения погоды). Климатические показатели приведены в Таблице 4. (Модель адаптивно-ландшафтного земледелия, 2004).

Рельеф Владимирского ополья представлен обширными водоразделами с выположенными вершинами и пологими протяженными склонами. Особенной характеристикой ополья стали западины и свойства микрорельефа, представленного сочетанием мелких овальных понижений и слабовыраженными возвышениями, чередующихся по неправильной многоугольной сетке. Несмотря на такие специфические черты, ополья относятся к серым лесным почвам. Однако для почв в повышениях и понижениях созданы два генетически связанных типа – ополец и ополица, чей генезис связан с древними пойменными процессами (Ополья Центральной России и их почвы, 1971). Л.С. Долгова (1964), Л.П. Рубцова (1974) объясняют специфику почв Владимирского ополья со слабой расчлененностью территории в прошлом и образование понижений благодаря выщелачиванию карбонатов из почвообразующей породы. Ряд авторов сошлись во мнении, что реликтовый микрорельефа криогенного происхождения присущ для большой территории Русской равнины (Бердников, 1976; Симакова, 1983; Алифанов и др., 1981; Величко и др., 1996).

В Таблице 6 представлены основные почвенные свойства агросерой почвы. В исследовании использовались образцы агросерой почвы из горизонта  $A_{\text{пах}}$ .

Таблица 6 – Основные почвенные свойства агросерой почвы (по данным Шеина с соавторами (Шеин и др., 2001; Шеин и др., 2009).

Название почвы	Горизонт, см	Слои почвы, см	$P_b$ , г/см <sup>3</sup>	C, %
Агросерая слабооподзоленная	$A_{\text{пах}}$ (0–26) $B$ (26–49)	0–15	1,36	0,98
		15–30	1,46	0,75
		30–40	1,51	0,38
		40–70	1,47	0,17
		> 70	1,5	0,05

### 2.1.2. Дерново-подзолистая почва

Образцы были отобраны на агроландшафте опытного поля Зеленоградского опорного пункта Почвенного института им. В.В. Докучаева, с. Ельдигино Пушкинского района Московской области. Почвенный покров опытного поля представлен тяжелосуглинистыми агродерново-подзолистыми почвами разной степени оглеения на покровных суглинках, подстилаемых на глубине 2–3 м некарбонатной мореной (по классификации WRB 2014 г. (версия 2015 г.) – Albic Glossic Retisols (Lomic, Cutanic) (Муромцев, Анисимова, 2015).

Гумусово-элювиальный горизонт  $A_{\text{пах}}$  5–15 см обладает светло-серой или буровато-серой окраской, структура преимущественно мелкокомковатая, элювиальный горизонт EL белесой окраски, часто с сероватым или палевым оттенком, плитчато-листоватой структуры, сильно варьирующей мощности (от 10–30 до 40–50 см). Он сменяется переходным горизонтом  $ELB_t$ , состоящим из бурых и белесых фрагментов. Ниже выделяется текстурный горизонт  $B_t$  плотный, бурый с красноватым или желтоватым оттенком, ореховато-призматической структуры с четкими признаками иллювиирования глинистого и тонкопылеватого вещества в виде кутан, постепенно через горизонт  $B_tC$  он переходит в почвообразующую породу C. Благодаря ярко-выраженному дерновому процессу эти почвы отличаются хорошим плодородием.

По всему профилю кислая среда почвенного раствора. Дерново-подзолистые почвы ярко дифференцированы по элювиально-иллювиальному содержанию илистой фракции и полуторных оксидов. В гумусовом горизонте преобладают фульвокислот, небольшое содержание гумуса (от 2 до 6%) контрастно снижается

вниз по профилю (EL 0,2–0,5%) (Национальный Атлас почв Российской Федерации, 2011). В данном исследовании использовались образцы пахотного горизонта с глубины 10–20 см, основные гидрологические свойства этих почв представлены в Таблице 7.

Таблица 7 – Некоторые гидрологические константы дерново-подзолистой почвы (по данным Агрофизической экспедиции Почвенного института имени В.В. Докучаева (Шеин и др., 2015)).

Глубина	НВ	НВЗ (повторность)	ВЗ (по ОГХ)	МГ (эксп)
0–5	31,1	26,4	15,7	7,5
5–10	27,4	25,0	15,7	7,7
10–15	26,8	24,0	14,3	6,4
15–20	26,1	23,1	14,3	6,8
20–30	24,2	20,2	14,0	7,2
30–40	21,3	19,3	15,1	7,7
40–50	23,7	19,6	15,8	7,7
50–60	24,3	19,3	15,0	7,7

### 2.1.3 Чернозем южный

Морфологическое строение профиля:

$A_{\text{пах}} — A_{(\text{ca})} — AB_{\text{ca}} — B_{\text{ca}} — BC_{\text{ca}} — C_{\text{cs(s)}}$

Южные черноземы отличаются бурой и каштановой окраской, укороченным гумусовым горизонтом 30–65 см, мощность которого убывает с севера на юг и с запада на восток. Горизонт  $AB_{\text{ca}}$  неоднороден по окраске, преобладают бурые тона, наблюдаются гумусовые затеки и прожилки карбонатов. Вскипание от  $HCl$  начинается в пределах гумусового горизонта, граница вскипания очень резкая и практически не подвержена сезонным колебаниям (Национальный Атлас почв Российской Федерации, 2011).

Встречаются карбонатные пятна белоглазки. Горизонт  $B_{\text{ca}}$  часто имеет слабые признаки солонцеватости из-за которых возникает призмовидно-ореховатая структура. Гипс и легкорастворимые солей встречаются выше, чем в черноземах обыкновенных, уже в пределах двухметровой толщи. Почвообразующие породы представлены главным образом лессом и лессовидными суглинками, богатыми карбонатом кальция, однако по мере увеличения

засушливости климата возрастает концентрация легкорастворимых солей, которая является постоянной угрозой осолонцевания в условиях неблагоприятного режима сельскохозяйственного использования этих земель. Южные черноземы имеют яркую особенность «физическую солонцеватость», которая проявляет агрофизические признаки засоления в отсутствие ионов натрия в ППК.

Более засушливые условия степей диктуют количественный и качественный состав растительности. Снижается общая биомасса дерново-злаковых сообществ, покров более разрежен, преобладание однолетников, выраженная аэробность среды, незавершенности циклов деятельности микроорганизмов в южных черноземах приводят к сниженным значениям содержания гумуса до 3–6%. Однако в составе гумуса основную часть составляют связанные с кальцием гуминовые кислоты, в пределах гумусового горизонта  $C_{гк}/C_{фк} > 1,5$ . Реакция среды по всему профилю нейтральная или слабощелочная. Емкость поглощения высокая, составляет 35–40 ммоль(экв.)/100г почвы. Численность микроорганизмов в почвах высока, но засуха приводит к уменьшению биологической активности (Единый государственный реестр почвенных ресурсов России, 2014).

Сельскохозяйственная освоенность южных черноземов высокая: в европейской части России она превышает 50%, с продвижением на восток распаханность снижается и увеличивается количество пастбищ. Основные выращиваемые культуры: зерновые (пшеница, кукуруза), бобовые; значительные площади занимают технические культуры (сахарная свекла, табак), овощные и бахчевые культуры. Увеличивается площадь посевов однолетних засухоустойчивых культур, преобладают яровым над озимыми. Распаханные почвы подвержены водной и ветровой эрозии, деградации структуры, слитизации при орошении. При сельскохозяйственном использовании большое значение имеют мероприятия по накоплению и сбережению влаги в почве и защите почв от эрозии, поэтому часто преобладают посевы с глубокопроникающими корневыми системами, углубление глубины посева. Эффективно совместное внесение минеральных и органических удобрений (Ступакова, 2019). Некоторые физические свойства чернозема южного представлены в Таблице 8.

Таблица 8 – Некоторые физические свойства чернозема южного

Горизонты, глубина	Плотность, г/см <sup>3</sup>	Плотность агрегатов, г/см <sup>3</sup> (размер 3–5 мм)	Содержание агрономически ценных агрегатов, % (по результатам сухого просеивания)	Коэффициент структурности $K_{ст} = \frac{\Sigma(10-0.25\text{мм})}{\Sigma(>10\text{мм}, <0.25\text{мм})}$	Водоустойчивость, % (по данным просеивания в стоячей воде по Савинову)
A <sub>пах</sub> 0–10 см	1,24	1,3355	62,2	5,5	52,3
A <sub>пах</sub> 10–20 см	1,31	1,36	65,1	3,0	44,8
AB 40–50 см	1,42	1,46	48,8	2,5	48,4

## 2.2. Методы исследования

### 2.2.1. Физическая модель семенного ложа

Физическая модель подразумевает использование природных образцов, отличающихся от естественных размерами, количеством, но в которых происходят процессы, аналогичные естественным природным системам. Известен метод ЭГДА (электрогидродинамических аналогий), когда течение воды в почве моделируется на электропроводной бумаге. Электрический ток в этой модели представлен аналогом водного потока, перепад потенциалов влаги – перепадом электрических потенциалов, а электропроводность – водопроницаемости (Вадюнина, Корчагина, 1973). В ряде случаев анализируемая система остается в целом аналогичной, но изменяется масштаб явления, предполагая, что изменение масштаба не приводит к изменению процессов в моделируемой системе (Nye, Tinker, 1977). В своем исследовании мы использовали этот же принцип, сконструировав модель семенного ложа из двух слоев почвы разной плотности и семени между ними. Конструкция размещена в пластиковом рентген-прозрачном цилиндре (бюксе) (Рисунок 2), пригодном для поэтапного томографического исследования в томографах 4-го поколения типа SkyScan 1172G где препарат (образец) расположен вертикально и вращается в процессе съемки.

Исходя из технических возможностей томографа нами использовались пластиковые цилиндрические бюксы, изготовленные из медицинских шприцов диаметром 1 см и высотой 4,5 см, что соответствует 5 сегментам вертикальной съемки на томографе SkyScan 1172G, в бюкс помещались почвенные агрегаты размерной фракции 5–3мм в два слоя, различающихся по плотности почвы. Нижний слой утрамбовывался до плотности 1,2 г/см<sup>3</sup>, верхний рыхлый слой состоял из агрегатов и не уплотнялся (равновесная плотность – 0,8 г/см<sup>3</sup>). На границе слоев мы разместили семя ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Михайловский. Малый диаметр шприца обусловлен ограничениями метода. Почва (минеральная фаза), поровое пространство (воздушная фаза) и проросшее семя (биологическая фаза) обладают разной степенью поглощения, но на фоне почвы

поры и семя могут сливаться в одну фазу и их сегментация крайне затруднительна. Особенно сильно это проявляется с увеличением диаметра образца, а следовательно, и с увеличением поглощения.

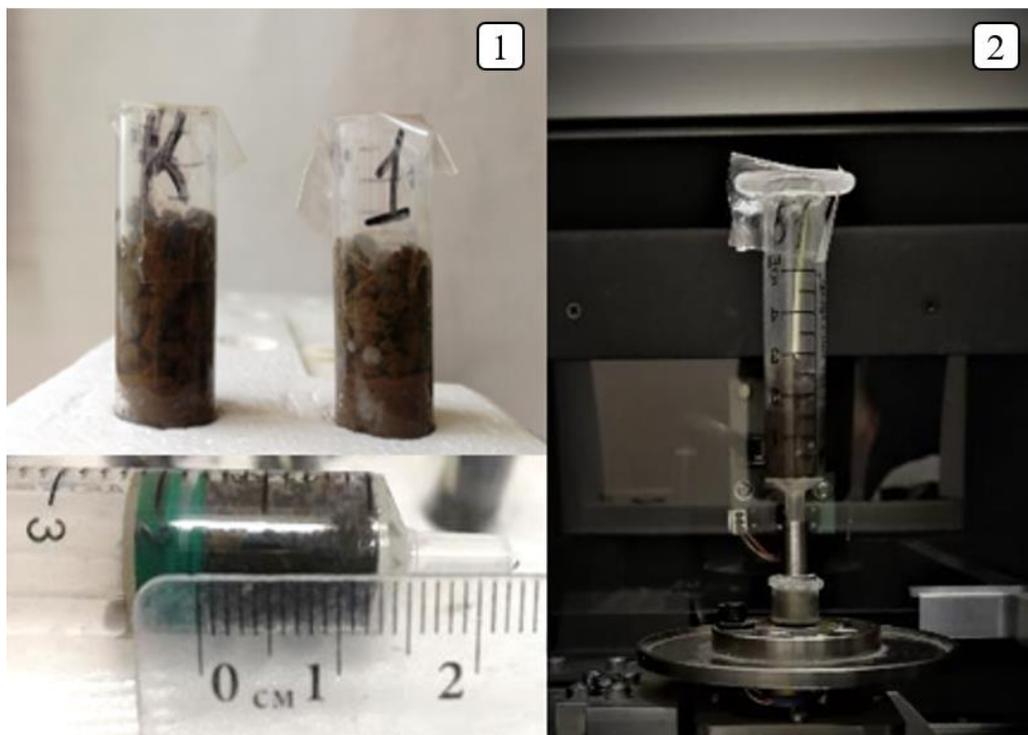


Рисунок 2 – Модели семенного ложа в рентген-прозрачном бьюксе. 1) В кассете, между этапами съемки, 2) в томографе.

Внутри бьюкса на протяжении всего эксперимента поддерживалась оптимальная влажность, близкая к наименьшей влагоемкости (НВ) для данной почвы. Именно такая влажность позволяет получить наилучшие результаты сегментации томографических данных на отдельные рентген-контрастные фазы (Zappala et al., 2013). Растения первоначально поливали сверху, избыток гравитационной воды свободно стекал через воронкообразное отверстие, после чего добавляли по 0,5 мл каждые 48 ч для поддержания воды на уровне, близком к НВ. Контроль влажности проводился с помощью взвешивания образцов. Температура в помещении составляла 26°C, прорастание семян происходило в условиях темноты.

### 2.2.2. Томографическая съемка, реконструкция и обработка объемных данных

На протяжении периода прорастания с 1-е по 12-е сут через равные промежутки времени проводилась томографическая съемка с помощью рентгеновского микротомографа «Bruker SkyScan 1172G» (Бельгия). Параметры съемки и реконструкции для образца данного типа и диаметра неоднократно опробованы в ряде томографических исследований почв в образцах, близким по габаритам и плотности к нашим моделям (Wildenschild, Sheppard, 2013; Müller et al., 2018; Skvortsova et al., 2018; Ivanov et al., 2019; Абросимов и др., 2019). Используемые нами параметры съемки и реконструкции в данном эксперименте указаны в Таблице 9. Они идентичны для всех задействованных в исследовании образцов с целью избежать методической ошибки при обработке данных. Время съемки для одного сегмента занимало 63 минуты.

Таблица 9 – Параметры съемки и реконструкции томографической съемки для всех моделей семенного ложа с исследуемыми почвами.

Параметры съемки	Параметры реконструкции
Scanner=Skyscan1172	Reconstruction Program=NRecon
Hardware version=G	Program Version=Version: 1,7,4,6
Source Type=Hamamatsu 100/250	Result File Type=BMP
Camera=SHT 11Mp camera	Result Image Width (pixels)=2000
Camera Pixel Size (um)= 9,01	Result Image Height (pixels)=2000
Number of Files= 902	Pixel Size (um)= 7,92
Source Voltage (kV)= 70	Angular Step (deg)=0,4000
Source Current (uA)= 129	Smoothing=8
Number of Rows= 1332	Smoothing kernel=0 (Asymmetrical boxcar)
Image Pixel Size (um)= 7,92	Ring Artifact Correction=14
Filter= Al,0,5 mm	Draw Scales=OFF
Image Format=TIFF	Object Bigger than FOV=OFF
Exposure (ms)= 60	Threshold for defect pixel mask (%)=3
Rotation Step (deg)=0,400	Beam Hardening Correction (%)=100
Frame Averaging=ON (3)	Minimum for CS to Image
Random Movement=ON (10)	Conversion=0,021363
Use 360 Rotation=yes	Maximum for CS to Image
	Conversion=0,320439

В процессе реконструкции и воссоздания объемной структуры с четко различимыми рентген-контрастными фазами удалось разделить почву, поровое пространство и биологические объекты (зерно с проростком и корнями).

Реконструкция – отдельный этап томографического исследования, при котором теневые проекции пересчитываются в набор горизонтальных томографических срезов по заранее выставленным настройкам (Таблица 9). В процессе реконструкции данных получается несколько тысяч томографических срезов для каждого образца, с разрешением 8 мкм и размером 2000×2000 пикселей. Расстояние между срезами равно разрешению съемки, т. е. позволяет воссоздать объемную структуру в градациях серого без пространственных искажений.

Для выделения рентген-контрастных фаз используется сегментация томографических данных. В нашем эксперименте цифровые шумы реконструированных изображений стали серьезной проблемой. Автоматическая сегментация фаз в таких условиях оказалась частично работоспособной. При высоком уровне шумов и задачи разделения данных на три фазы методом Оцу (Otsu, 1979; Abrosimov, 2021a; Абросимов, 2021a) успешно можно сегментировать только почву. В итоге нами было принято решение использовать ручную сегментацию после поэтапной обработки изображений и удаления шумов и артефактов. Обработка заключалась в: 1) огрублении разрешения (resize) в 3 раза до 24 мкм, 2) применении фильтров Median, Despeckle (в 3D режиме) к томографическим срезам в градациях серого и бинаризованным данным. Цифровые шумы скорректированы программными фильтрами (Smoothing) на основе сглаживания Гаусса. Это позволило разделить биологическую фазу и поровое пространство с высокой степенью достоверности, но при этом сам результат все еще требовал ручной доработки (удаления крупных одиночных артефактов, заведомо не являющихся частью проросшего семени) (Рисунок 3).

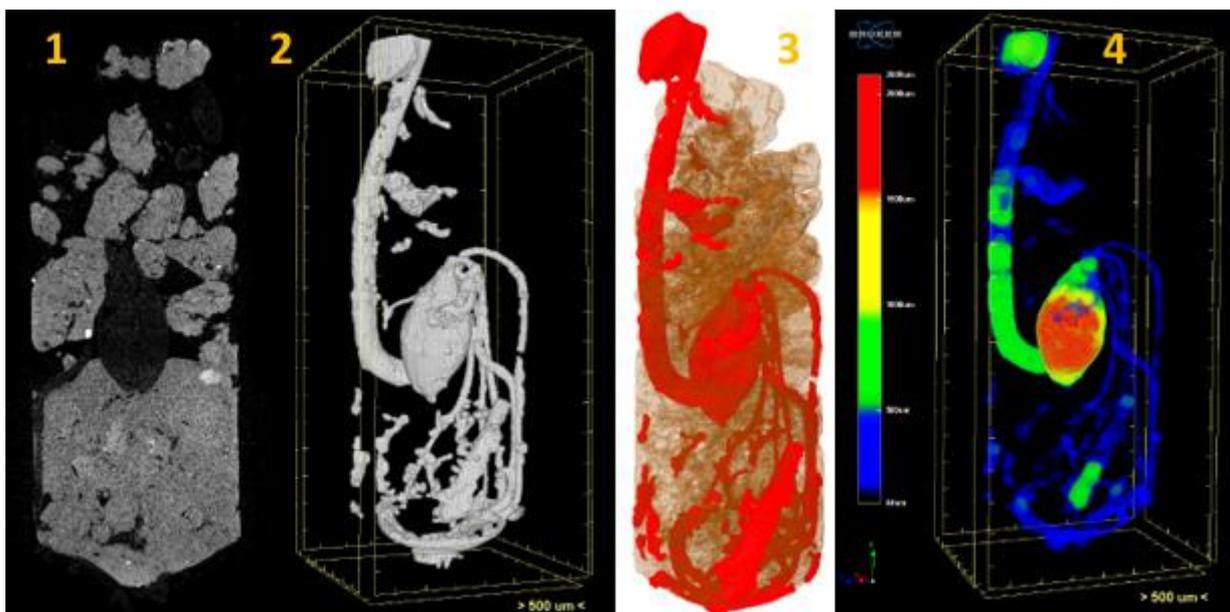


Рисунок 3 – Томографическое изображение проросшего зерна ячменя в почве. Слева направо: 1) вертикальный томографический срез в градациях серого (без сегментации фаз); 2) сегментация рентген-контрастной фазы соответствующая высокой концентрации органического вещества (проросшее семя); 3) взаимное расположение частиц твердой фазы (почвы) и органического вещества (проросшее семя), 4) толщина элементов проросшего зерна (распределение по локальной толщине).

Помимо визуализации объемной структуры проросшего семени реконструированные томографические данные позволяют получить ряд объемных параметров (показателей) – объем семени и корней на каждом этапе исследования при помощи программного обеспечения Bruker CT Analyzer (CTan), а также общую пористость почвы.

Автоматическое разделение биологической фазы на отдельные компоненты типа зерно / корни невозможно. Это сделано вручную в графическом редакторе послойно в каждом срезе. (с последующим расчетом объема удаленных областей и добавлением 50% этого объема к каждому из разделяемых объектов (зерно/корни или зерно/проросток), что продемонстрировано на Рисунке 4. После разделения одного объекта на 2 части меньший удалялся при помощи фильтра Despeckle (в 3D режиме). Расчеты выполнены при огрублении изображения до 24 мкм.

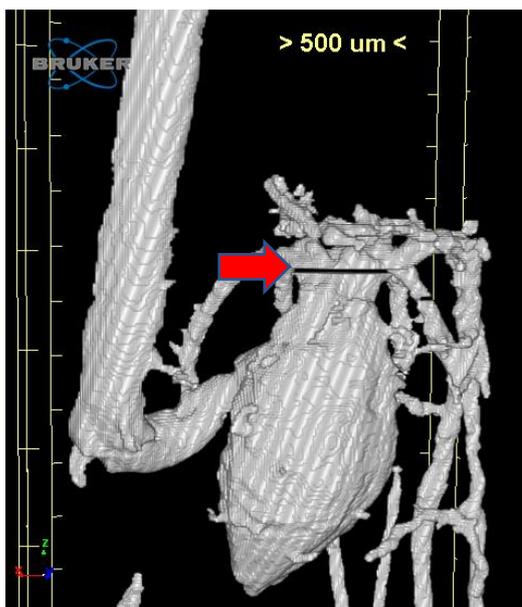


Рисунок 4 – Разделение структурных элементов проросшего семени (корней от зерна) для расчета объема каждого элемента. Стрелкой отмечена зона отделения.

Объемные модели структурных элементов сделаны с использованием программного обеспечения STan ©Bruker, после обработки и фильтрации генерировались стеки изображений, создавались отдельные слои. В программе STvol ©Bruker визуализировались объемные данные с совмещением отдельных структур – почвы и проростка (Рисунок 3.3). Одиночные структурные элементы (Рисунок 3.2) и их объемные карты размеров – размеры отдельных пор и толщина проростка ячменя (Рисунок 3.4) – воспроизводились в программе STvox ©Bruker.

Помимо объемных моделей сделаны отдельные томографические срезы (вертикальные и горизонтальные и развертки объемной структуры в виде сечений по вертикальным и горизонтальной осям в программе DataViewer ©Bruker (Рисунок 1П).

Для расчета размеров пор и толщины проростков использован инструмент в STan ©Bruker – Structure separation. Он представляет собой способ расчета локальной толщины объекта путем заполнения его виртуальными сферами изнутри. Локальная толщина объекта пор соответствует нижней границе распределения пор по размерам (Chiang et al., 2009). Из-за особенностей работы инструмента размеры фигур могут несколько отличаться от широко используемого «среднего диаметра» в сторону некоторого занижения показателей. (Рисунок 5).

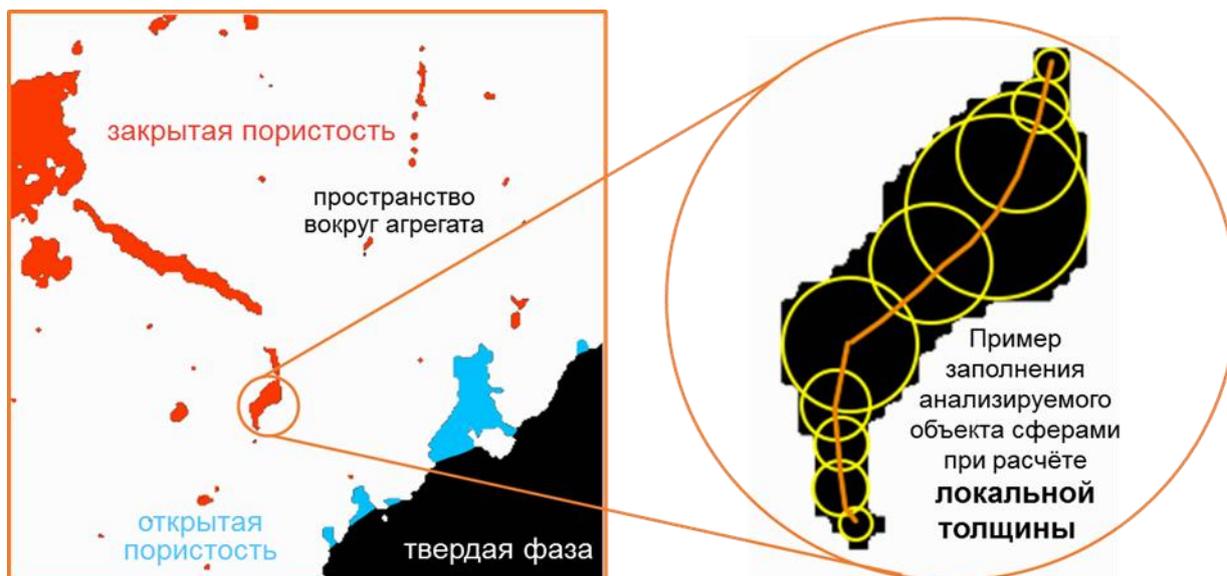


Рисунок 5 – Расчет локальной толщины объекта в объемной структуре (Yudina, Romanenko, 2019).

Алгоритм работы можно описать так:

1. Система восстанавливает объемную структуру на основе загруженного стека томографических данных.
2. После бинаризации выбирается объект анализа.
3. Система находит все объемные объекты и строит их так называемый скелет (центральную ось, равноудаленную от краев) толщиной в 1 пиксель.
4. Пространство внутри объекта заполняется сферами разного диаметра с центром на линии скелета, а краем до границы объекта. По принципу «1 воксель скелета – 1 сфера». Поэтому при визуализации и увеличении масштаба свыше 100% вся модель выглядит несколько сглаженной без острых краев.

Модель сохраняется в виде стека данных (изображения в серых тонах), который при необходимости можно открыть в CTvox © Bruker и там же настроить цвета в зависимости от размерной шкалы.

О преимуществах метода определения распределения пор по размерам с помощью расчета локальной толщины объекта говорится во многих источниках, особенно выделяется способность этого алгоритма сохранять связность порового пространства (Chiang et al., 2009; Bonnassie et al., 2003; Abrosimov et al., 2021a).

В ряде работ сравнивались значения томографической пористости со значениями, полученными классическими методами физики почв. Отмечается, что значения различаются по той причине, что часть пор находится в области микро- и нанопор, то есть в значениях, меньших, чем разрешение томографической съемки (например 8 мкм на пиксел) (Nimmo, 2004; Shein et. al. 2016; Li, Shao, 2020).

### *2.2.3. Определение состава микробного сообщества*

Состав микробного сообщества реконструировали по микробным маркерам (жирным кислотам и их производным – жирным гидроксикислотам и альдегидам), которые определяли после кислого метанолиза почвенных образцов молекулярным методом газовой хроматографии – масс-спектрометрии (ГХ-МС) (Осипов, 1997). Видоспецифичность определенных жирных кислот, альдегидов, присутствующих как в клетках бактерий, так и в продуктах их метаболитов, позволяет определить структуру микробного сообщества как с количественной, так и с функциональной точки зрения при помощи баз этих микробных маркеров (Sherlock MIDI Inc (США) и Entire Collection (Швеция)).

Анализ проводили на ГХ-МС системе HP-5973 Agilent Technologies (США) (Осипов, 1997). Анализировали следующие образцы: контрольный образец – исходная почва, в которой не производилось выращивание ячменя; почва из образцов с прорастающим семенем ячменя на 5, 7, 10 и 12-е сут Измерения проводили в трехкратной повторности. Образцы, в которых проводился отбор проб для микробиологического исследования, разбирались для отделения почвы в зоне корней, порядка 1,5 г. В основном это были агрегаты, которые пронизаны корнями. Воздушно-сухой образец растирался в фарфоровой ступке пестиком с резиновым наконечником. Из этой почвы отбирались навески массой 0,1г для микробиологического анализа, масса навески определялась исходя из содержания органического вещества. Подробно методика анализа описана в следующих источниках Verkhovtseva, 2002, Shekhovtsova 2013 (Verkhovtseva et al., 2002; Shekhovtsova et al., 2013).

Отобранный образец помещался в специальные химические виалки, к нему приливалось 0,4 мл 1М соляной кислоты в метаноле, приливался стандарт тридекановая кислота меченая по углероду 300 нг плотно завинчивался крышкой и при 80°C выдерживался в течение 60 мин. В результате кислого метанолиза происходило освобождение жирных кислот и альдегидов из сложных липидов. В результате получали ЖК в виде метиловых эфиров (МЭЖК) и альдегиды в виде диметилацеталей (ДМА). Далее эти компоненты экстрагировали, применяя 0,4 мл гексана при встряхивании на приборе Vortex КА (Германия). Полученный экстракт высушивали при 80°C и сухой остаток обрабатывали 20 мкл N,O-бис(триметилсилил)-трифторацетамида в течение 15 мин при 80°C для получения триметилсилильных эфиров оксикислот, спиртов и стеринов.

Далее 1–2 мкл полученной реакционной смеси разбавляли гексаном до 100 мкл и вводили для анализа в инжектор хромато-масс-спектрометра (далее ГХ-МС). Для количественных измерений в качестве внутреннего стандарта использовали тридейтеро-тридеканонат.

Идентификацию жирных кислот, альдегидов, оксикислот проводили по масс-спектрам. Количественное содержание компонентов определяли с помощью интегратора по площадям хроматографических пиков с использованием внутреннего стандарта (Селиверстова, Верховцева, 2011). Далее интерпретировали результаты, выявляли таксономически значимые жирные кислоты и относили маркеры к конкретным микроорганизмам (Агрохимия и комплекс микроорганизмов в почве агроценоза, 2017; Проблемы аналитической химии, 2010).

#### *2.2.4 Методы определения основных физических и химических свойств*

**Определение влажности** в образцах проводилось на приборе анализатор влажности МХ–50 (Япония), термогравиметрическим методом.

**Определение плотности твердой фазы** – пикнометрическим методом (Практикум по физике твердой фазы почв, 2017). **Гранулометрический состав** почвы – методом лазерной дифракции на лазерном анализаторе размера частиц

Analysette 22 comfort (Fritsch, Германия). *Определение содержания углерода* в почвенных образцах проводили методом сухого сжигания в потоке воздуха на экспресс-анализаторе АН-7529 (Измеритель, Беларусь). Плотность почв, наименьшая влагоемкость, коэффициент фильтрации определялись традиционными классическими методами (Теории и методы физики почв, 2007) (в работе приведены данные Шеина и др., 2003; Милановский и др., 2005; Агрофизической экспедиции, 2002; Единого почвенного реестра. Почвенный институт имени В.В. Докучаева (Единый государственный реестр почвенных ресурсов России, 2014).

Для исследуемых семян устанавливались значения всхожести (она составляла 92%) и энергии прорастания составляли (61%) в соответствии с требованиями методики ГОСТ (Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести: ГОСТ 12038-84, 2011; Зерно. Методы определения энергии прорастания и способности прорастания: ГОСТ 10968-88, 2009).

## ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ<sup>2</sup>

### 3.1. Характеристика объектов исследования

Эксперимент проводился при постоянном контроле влажности с помощью взвешивания образцов и полива при необходимости на основании балансового принципа. Определение влажности в образцах проводилось на приборе анализатор влажности МХ–50 (Япония), термогравиметрическим методом, значения представлены на Рисунке 6, они колебались в пределах наименьшей влагоемкости (НВ), характерной для используемых в опыте почв.



Рисунок 6 – Значения влажности в почвах используемых в опытах моделей семенного ложа.

<sup>2</sup> Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в следующих научных статьях автора в том числе в журналах, индексируемых в базах данных WoS, Scopus и RSCI, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова:

1. Суздалева А.В., Шейн Е.В., Абросимов К.Н., Дембовецкий А.В. Структура порового пространства почв, прорастающих корней и микробного сообщества в консорциуме «почва-растения-микроорганизмы» в почвах модельного семенного ложа ячменя // Проблемы агрохимии и экологии. – 2022. – №2. – С.45-50.
2. Суздалева А. В. и др. Физико-томографическая характеристика и структура бактериального сообщества агрофизической системы прорастающие корни–поровое пространство почв (модельные физические экспериментальные исследования) // Почвоведение. – 2021. – Т. 55. – №. 9. – С. 1124-1132.
3. Шейн Е. В. и др. Рентгеновская компьютерная томография структуры корней и динамика почвенной биоты на ранних стадиях роста ячменя (*Hordeum vulgare* L.) // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2021. – №. 53. – С. 6-21.
4. Suzdaleva A. V. et al. Structure of the soil pore space in the seedling bed before the seedling stage: studies using the microtomography method // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – IOP Publishing, 2021. – Т. 862. – №. 1. – С. 012047. SJR: 0,170. DOI:10.1088/1755-1315/862/1/012047
5. Suzdaleva A. V. et al. Physical and microbiological aspects of the soil seed bed in the early formation of the barley root system (*Hordeum vulgare* L.): tomographic studies // IOP Conference Series: Materials Science and Engineering. – IOP Publishing, 2020. – Т. 941. – №. 1. – С. 012032.

Отметим, что в экспериментах использовались образцы указанных почв, отобранных из поверхностного горизонта, для которого в естественном состоянии и представлены основные агрохимические и агрофизические характеристики почв в Таблице 10 и 11.

Таблица 10 – Агрохимические характеристики почв (приведено по данным Единого почвенного реестра. Почвенный институт имени В.В. Докучаева, Единый государственный реестр почвенных ресурсов России, 2014)

	рН почвенного раствора, ед.	Степень насыщенности основаниями, %	Сумма поглощенных оснований, мг-экв/100 г почвы	Содержание гумуса в пахотном слое, %	Содержание общего азота, %	Содержание валового калия, %	Содержание валового фосфора, %	Содерж. Сорж, %
Дерново-подзолистая	4,5	60–70	11–28	2,5–4,0	0,2–0,8	0,6–1,5	0,08–0,18	1,37
Чернозем южный	7	100	45–47	3,0–4,0	0,29–0,45	2,0–2,5	0,1–0,12	2,95
Серая лесная	5,5–6,5	60–95	26–30	2,0–3,0	0,4–0,45	1,4–1,6	0,1–0,3	1,91

Таблица 11 – Некоторые характеристики почв (по данным Шеина и др., 2003; Милановский и др., 2005; по данным Агрофизической экспедиции, 2002).

Почвы	Плотность, г/см <sup>3</sup>	Плотность твердой фазы, г/см <sup>3</sup>	НВ, % масс	Гранулометрический состав			Коэф. фильтр., см/сут
				<0,002	0,002–0,05	>0,05	
Дерново-подзолистая	1,18	2,66	31,9	10,5	84,78	4,72	21,6
Чернозем южный*	1,18	2,61	31,6	12,6	82,12	5,28	33,6
Серая лесная**	1,08	2,64	31,2	17,39	80,66	1,95	60

На Рисунке 7 представлены томограммы контрольных образцов моделей семенного ложа. Отчетливо различимы контрастные рыхлый надсеменной и искусственно уплотненный подсеменной слои.

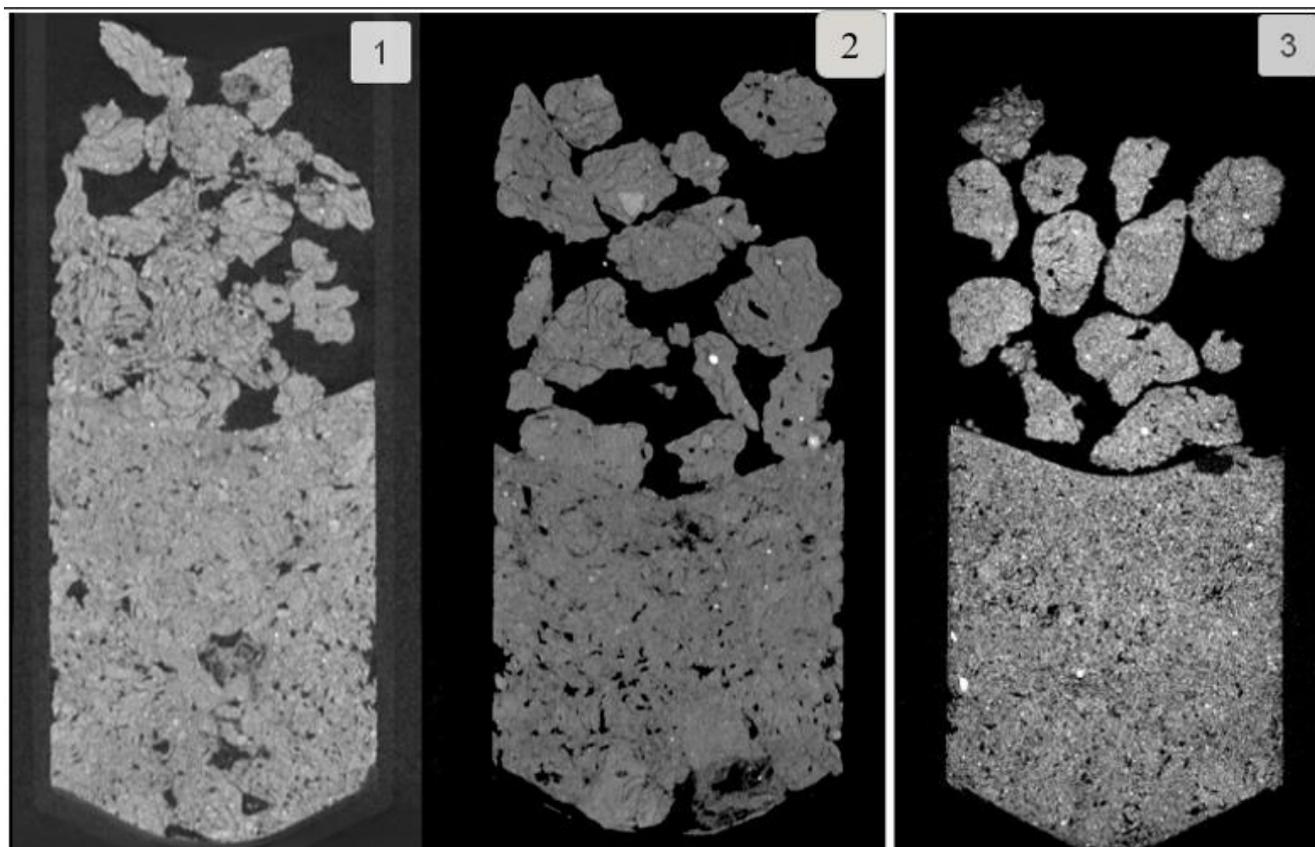


Рисунок 7 – Контрольные образцы модельного семенного ложа, слева направо: серая лесная почва Phaeozem Albic, дерново-подзолистая почва Albic Glossic Retisols (Lomic, Cutanic), чернозем южный Calcic Chernozems.

## 3.2. Томографическое изучение изменения порового пространства в семенном ложе

### 3.2.1. Коэффициент пористости

Пористость почвы (устаревшее «порозность почвы») [ $\text{см}^3/\text{см}^3$ ] – это отношение объема пор образца к объему всего образца. Этот параметр может существенно изменяться в зависимости от влажности почвы, так как меняется и объем пор, и объем всего образца при изменении влажности. Существует ряд работ, в которых подтверждается изменение характеристик структуры почвы и распределения пор по размерам в зависимости от влажности (Rabot et al., 2018). Поэтому при изучении характеристик пористости в зависимости от влажности лучше использовать понятие «коэффициент пористости» (см. ниже).

Коэффициент пористости [ $\text{см}^3/\text{см}^3$ ] – это отношение объема пор образца к объему твердофазных частиц. Этот коэффициент не зависит от влажности почвы. Именно поэтому его удобнее использовать при томографических исследованиях изменения пористости при изменении влажности почвы. Для описания изменения распределения пор по размерам в подсеменном слое использовался коэффициент пористости  $e$ , который определяется как отношение объема пор к объему твердой фазы:

$$e = \frac{V_{\text{пор}}}{V_s}, \quad (3)$$

где  $V_{\text{пор}}$  – объем, занятый порами [ $\text{см}^3$ ]

$V_s$  – объем, занятый твердой фазой [ $\text{см}^3$ ].

Такое представление данных необходимо по причине изменения порового пространства в результате процессов набухания и усадки, коэффициент пористости привязан к более стабильной характеристике образца – объему твердой фазы. Эти показатели высчитывались на основе томографической съемки и расчетных значений. Зоны, для которых проводился расчет показаны на Рисунке 8.

Значения плотности рассчитаны на основании измерений объема и массы почвы и составляли для подсеменного слоя 1,19–1,21 г/см<sup>3</sup>, для надсеменного – 0,7–0,8 г/см<sup>3</sup>.

Были рассчитаны значения пористости и томографической пористости, коэффициента пористости и коэффициента пористости по томографическим данным, эти значения указаны для всего слоя значения и представлены в Таблице 12 и 13, а далее значения коэффициента томографической пористости для каждого суток представлены на графиках ниже, Рисунки 9, 10 и 11. Разница в значениях, рассчитанных по классическим измерениям и томографическим объясняется тем, что часть пор находится в области микро- и нанопор, то есть в значениях, меньших, чем разрешение томографической съемки (8 мкм на пиксел) (Shein et. al. 2016). Также на точность определения значений влияет порог бинаризации. Дополнительно необходимо отметить, что расчет томографических показателей проводится для выделенной расчетной области (Рисунок 8). Абсолютные значения показателей внутри части образцов будет отличаться от значений всего образца.

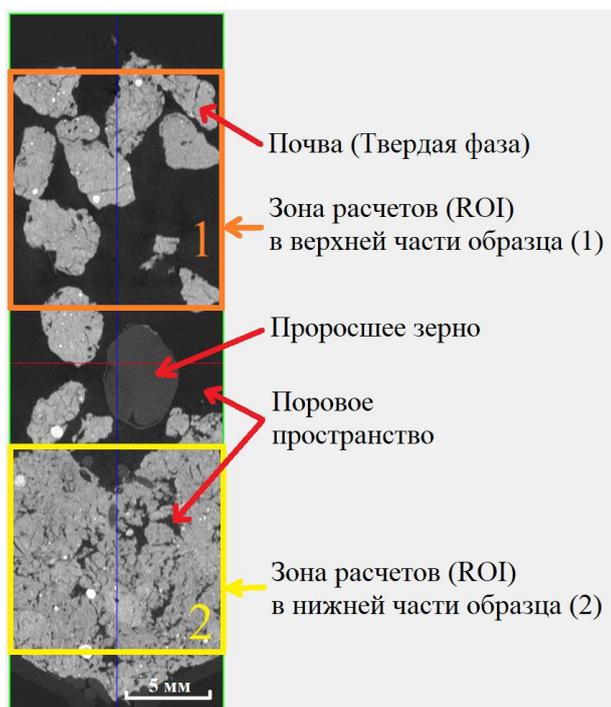


Рисунок 8 – Выделение зоны расчётов при анализе томографических изображений.

Таблица 12 – Значения плотности, пористости и коэффициента пористости для подсеменного и надсеменного слоев моделей семенного ложа

		Плотность, г/см <sup>3</sup>	Плотность тв. фазы, г/см <sup>3</sup>	Пористость см <sup>3</sup> /см <sup>3</sup>	Томогр. Пористость см <sup>3</sup> /см <sup>3</sup>	Кэфф. Пористости расч см <sup>3</sup> /см <sup>3</sup>	Томогр коэфф. пористости мм <sup>3</sup> /мм <sup>3</sup>	Объем расчетной обл мм <sup>3</sup>	Объем пор мм <sup>3</sup>	Объем тв фазы мм <sup>3</sup>	
Дерново-подзолистая	Надсеменной	Контроль	0,76	2,66	0,714	0,73	2,50	2,72	985	720	265
		3-и сут	0,76	2,66	0,71	0,50	2,50	1,20	1435	712	592
		5-е сут	0,76	2,66	0,714	0,49	2,50	1,13	1435	699	617
		7-е сут	0,76	2,66	0,714	0,52	2,50	1,25	1435	739	592
		10-е сут	0,76	2,66	0,714	0,55	2,50	1,38	1435	787	568
		12-е сут	0,76	2,66	0,714	0,55	2,50	1,40	1435	787	561
	Подсеменной	Контроль	1,17	2,66	0,56	0,10	0,876	0,11	1065	110	955
		3-и сут	1,17	2,66	0,56	0,02	1,28	0,02	1075	17	1016
		5-е сут	1,17	2,66	0,562	0,01	1,28	0,01	1075	15	1001
		7-е сут	1,17	2,66	0,562	0,02	1,28	0,02	1075	22	993
		10-е сут	1,17	2,66	0,562	0,03	1,28	0,03	1075	27	1004
		12-е сут	1,17	2,66	0,562	0,03	1,28	0,03	1075	27	1030
Серая лесная	Надсеменной	Контроль	0,68	2,64	0,742	0,21	2,88	0,27	997	212	785
		3-и сут	0,64	2,643	0,76	0,29	3,13	0,47	935	271	573
		5-е сут	0,64	2,64	0,757	0,29	3,13	0,49	935	271	556
		7-е сут	0,67	2,64	0,738	0,31	2,94	0,57	978	307	542
		10-е сут	0,69	2,64	0,746	0,24	2,82	0,38	897	220	585
		12-е сут	0,67	2,64	0,738	0,36	2,94	0,66	808	293	441
	Подсеменной	Контроль	1,10	2,64	0,583	0,01	1,4	0,01	1109	6	1102
		3-и сут	1,18	2,64	0,55	0,03	1,24	0,03	1151	31	1112
		5-е сут	1,17	2,64	0,615	0,03	1,25	0,03	1151	31	1099
		7-е сут	1,13	2,64	0,95	0,03	1,33	0,03	1153	37	1087
		10-е сут	1,18	2,64	0,553	0,02	1,24	0,02	1157	17	1085
		12-е сут	1,19	2,64	0,28	0,02	1,22	0,02	1119	23	1056
Чернозем южный	Надсеменной	Контроль	0,79	2,61	0,697	0,40	2,30	0,67	1431	572	860
		3-и сут	0,70	2,61	0,73	0,51	2,83	1,22	1484	757	622
		5-е сут	0,68	2,61	0,739	0,28	2,84	0,44	1139	320	724
		7-е сут	0,72	2,61	0,73	0,33	1,92	0,54	1371	452	831
		10-е сут	0,79	2,61	0,529	0,29	2,30	0,50	823	239	480
		12-е сут	0,78	2,61	0,70	0,41	2,34	0,82	972	398	488
	Подсеменной	Контроль	1,23	2,61	0,528	0,04	1,12	0,04	1251	47	1204
		3-и сут	1,19	2,61	0,54	0,06	1,19	0,01	1426	8	1397
		5-е сут	1,21	2,61	0,53	0,07	1,15	0,01	1554	11	1523
		7-е сут	1,22	2,61	0,34	0,08	1,14	0,01	1354	11	1316
		10-е сут	1,17	2,61	0,55	0,05	1,30	0,05	1191	57	1104
		12-е сут	1,24	2,61	0,53	0,03	1,10	0,03	1541	50	1463

В связи с неизменностью коэффициента пористости ( $e$ ) от влажности (которая может меняться во время томографии) и весьма заметными изменениями величины  $e$  от величины плотности почвы, в дальнейшем ее и использовали при томографических исследованиях прорастающих корней ячменя в модельных физических опытах.

Таблица 13 – Томографические характеристики исследуемых моделей семенного ложа, используемые при расчетах.

Серая лесная, надсеменной слой		контроль	3-и сут	5-е сут	7-е сут	10-е сут	12-е сут
Объем расчетной области	мм <sup>3</sup>	997,4	935,2	935,2	978,9	897,5	808,1
Объем тв.фазы	мм <sup>3</sup>	785,2	573,3	556,1	541,6	584,9	441,1
Объем пор	мм <sup>3</sup>	212,2	270,5	270,5	306,8	219,6	293,1
Пористость общая	%	21,3	28,9	28,9	31,3	24,5	36,3
Пористость открытая	%	21,1	28,7	28,7	31,1	24,1	35,9
Пористость закрытая	%	0,2	0,2	0,2	0,2	0,4	0,3
Число контактов между порами		18657	18896	18896	18891	42847	21518
Euler number (для пор)		8802	22599	22599	38358	55751	51411
Серая лесная, подсеменной слой		контроль	3-и сут	5-е сут	7-е сут	10-е сут	12-е сут
Объем расчетной области	мм <sup>3</sup>	1108,7	1150,8	1150,8	1153,4	1156,9	1119,2
Объем тв.фазы	мм <sup>3</sup>	1102,2	1112,2	1099,1	1087,3	1085,4	1055,8
Объем пор	мм <sup>3</sup>	6,5	31,1	31,1	37,2	17,3	23,1
Пористость общая	%	0,6	2,7	2,7	3,2	1,5	2,1
Пористость открытая	%	0,5	2,3	2,3	2,7	1,0	1,4
Пористость закрытая	%	0,1	0,4	0,4	0,6	0,5	0,7
Число контактов между порами		7335	31204	31204	26495	26194	36149
Euler number (для пор)		1214	-12831	-12831	655	17274	7211
Дерново-подзолистая, подсеменной слой		контроль	3-и сут	5-е сут	7-е сут	10-е сут	12-е сут
Объем расчетной области	мм <sup>3</sup>	1064,6	1075,2	1075,2	1075,2	1075,2	1075,2
Объем тв.фазы	мм <sup>3</sup>	955,0	1016,3	1000,7	993,0	1003,9	1029,9
Объем пор	мм <sup>3</sup>	109,6	17,3	14,8	22,4	27,0	27,0
Пористость общая	%	10,3	1,6	1,4	2,1	2,5	2,5
Пористость открытая	%	8,5	1,2	1,1	1,8	2,1	2,1
Пористость закрытая	%	1,8	0,4	0,3	0,3	0,4	0,4
Число контактов между порами		7160	11107	4894	9316	15374	15374
Euler number (для пор)		9528	-104	-231	-466	-2002	-2002

Продолжение таблицы 13

Дерново-подзолистая, надсеменной слой		контроль	3-и сут	5-е сут	7-е сут	10-е сут	12-е сут
Объем расчетной области	мм <sup>3</sup>	985,1	1435,5	1435,5	1435,5	1435,5	1435,5
Объем тв.фазы	мм <sup>3</sup>	265,0	592,3	616,9	591,8	568,0	561,1
Объем пор	мм <sup>3</sup>	720,0	712,0	698,6	739,1	786,7	786,7
Пористость общая	%	73,1	49,6	48,7	51,5	54,8	54,8
Пористость открытая	%	73,0	49,6	48,6	51,5	54,7	54,7
Пористость закрытая	%	0,09	0,03	0,04	0,02	0,07	0,07
Число контактов между порами		2116	7999	2129	4697	5976	5976
Euler number (для пор)		493	13174	4786	6906	4	9028,00
Чернозем южный, подсеменной слой		контроль	3-и сут	5-е сут	7-е сут	10-е сут	12-е сут
Объем расчетной области	мм <sup>3</sup>	1251,1	1426,2	1554,7	1354,1	1190,9	1541,1
Объем тв.фазы	мм <sup>3</sup>	1203,7	1396,7	1522,6	1315,8	1103,6	1462,8
Объем пор	мм <sup>3</sup>	47,4	7,8	11,4	11,0	56,9	50,0
Пористость общая	%	3,8	0,6	0,7	0,8	4,8	3,2
Пористость открытая	%	3,8	0,4	0,6	0,4	4,7	3,1
Пористость закрытая	%	0,0	0,2	0,2	0,4	0,1	0,2
Число контактов между порами		15208	9915	10301	11461	28236	21608
Euler number (для пор)		-9225	272	1202	-5585	-15831	-6819
Чернозем южный, надсеменной слой		контроль	3-и сут	5-е сут	7-е сут	10-е сут	12-е сут
Объем расчетной области	мм <sup>3</sup>	1431,6	1483,6	1138,9	1371,6	832,5	972,1
Объем тв.фазы	мм <sup>3</sup>	859,6	622,0	723,6	831,2	480,1	487,7
Объем пор	мм <sup>3</sup>	572,1	757,1	320,0	452,2	239,4	398,0
Пористость общая	%	40,0	51,0	28,1	33,0	28,8	40,9
Пористость открытая	%	39,9	51,0	27,6	32,8	28,5	40,8
Пористость закрытая	%	0,0	0,1	0,5	0,2	0,2	0,1
Число контактов между порами		89286	20846	16417	19671	30378	21074
Euler number (для пор)		-80877	-8778	-2166	-11458	-15520	-6763

Для того чтобы рассчитать коэффициент пористости для пор определенного диаметра, объем пор и объем твердой фазы высчитывались, исходя из данных томографической пористости, объема твердой фазы (с учетом объема, занимаемого растением), объема порового пространства и объема, занимаемого растением (Таблица 13).

На Рисунках 9, 10 и 11 представлены зависимости коэффициента пористости ( $\epsilon$ , в долях от единицы) для пор различного диаметра (диаметр, мм).

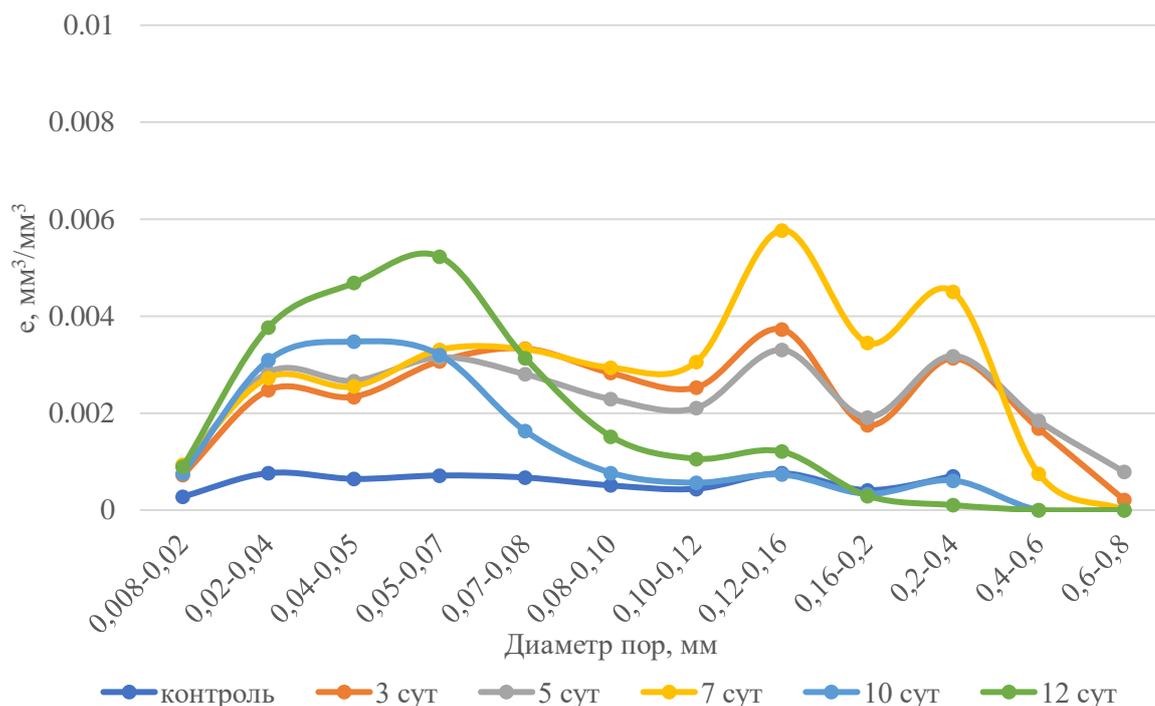


Рисунок 9 – Изменение коэффициента пористости  $e$  ( $\text{мм}^3$  пор почвы/ $\text{мм}^3$  твердой фазы почвы) в соответствии с диаметром пор (мм) на серой лесной почве.

В серой лесной почве зависимость коэффициента пористости от диаметра пор в контрольном образце имеет максимум коэффициента пористости в области диаметров 0,02–0,05 мм (мезопоры). Начиная с 3-х по 7-е сут максимальные значения смещаются в сторону более крупных пор, а в более поздние сроки (10–12-е сут) максимальные значения смещаются в область более тонких пор. В подсмennom слое в модели семенного ложа на серой лесной почве в контрольном образце коэффициент пористости имеет значения, приближенные между собой и составляющие около 0,0007, за исключением диапазона самых тонких пор, который имеет значение коэффициента пористости в 2 раза ниже. В области пор до 0,12 мм на 3-и, 5-е и 7-е сут аналогичны не только пиковые точки, но и абсолютная величина коэффициента пористости, которая приближена к 0,003.

Для пор из диапазона диаметров 0,12–0,8 мм в указанный период совпадают пиковые значения коэффициента пористости для пор 0,12–0,4 мм. Тренды имеют схожее распределение, отличаются только величины коэффициента пористости: для 7-х сут его значения достигают 0,006 для пор диаметром 0,12–0,16 мм. Это

самое высокое значение коэффициента пористости для всего образца за весь период. Для 3-х и 5-х сут пиковые значения коэффициента пористости составляют 0,003 и 0,0037.

На 10-е и 12-е сут коэффициент пористости имеет максимально значение среди микропор, то есть поры диаметром меньше 0,075 мм. Наибольшее значение коэффициента пористости достигается в области пор 0,05–0,07 мм на 12-е сут и составляет 0,005.

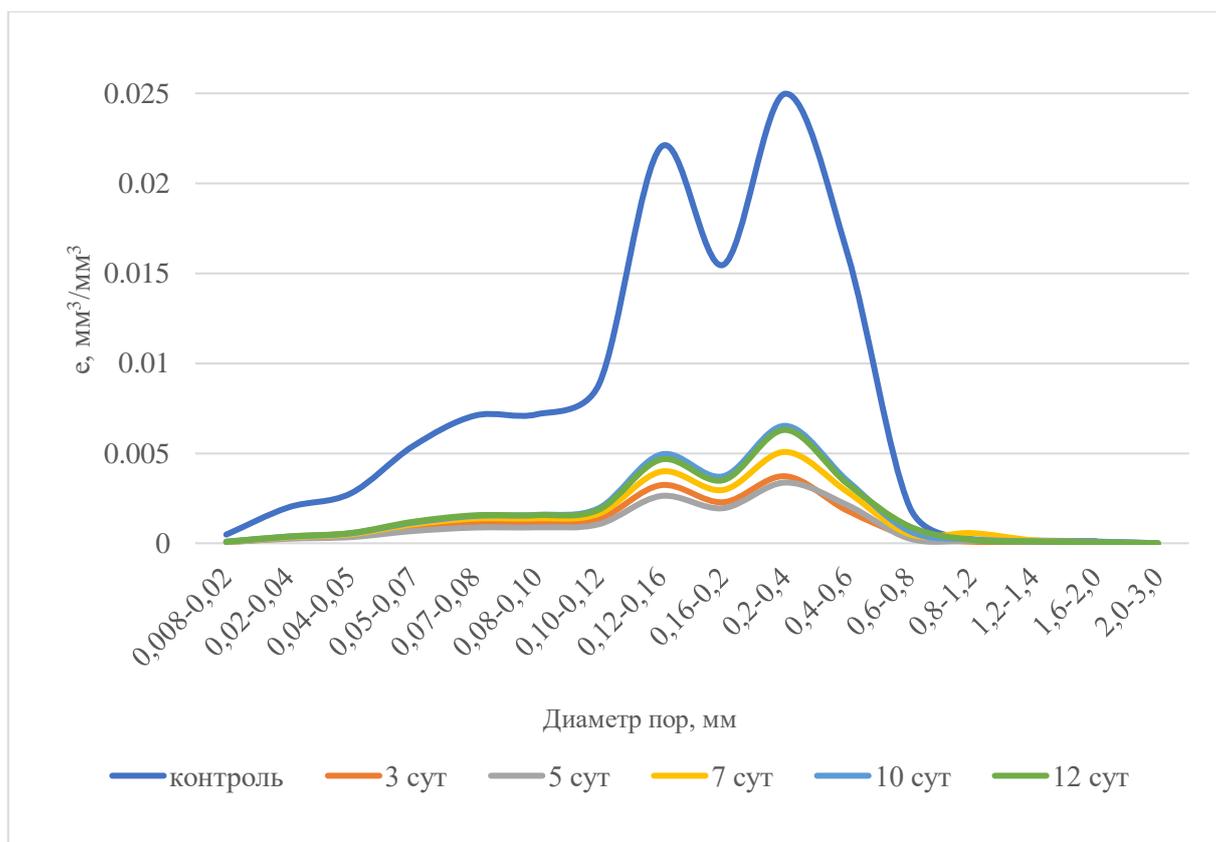


Рисунок 10 – Изменение коэффициента пористости  $e$  (мм<sup>3</sup> пор почвы/мм<sup>3</sup> твердой фазы почвы) в соответствии с диаметром пор (мм) на дерново-подзолистой почве.

В дерново-подзолистой почве характер распределения порового пространства по порам разного диаметра имеет самый схожий между собой тренд. Отчетливо прослеживаются пиковые значения коэффициента пористости для пор 0,12–0,4 мм. В целом, по графику заметно, что по мере развития корневой системы в дерново-подзолистой почве линии, отражающие коэффициент пористости, лежат друг над другом с характерным трендом. Это указывает, на увеличение

коэффициента пористости в области 0,12–0,6 мм и на то, что поровое пространство в дерново-подзолистой почве перераспределяется в сторону увеличения доли более крупных пор. Значения коэффициента пористости для контрольного образца выше, чем для образцов с прорастающей корневой системой.

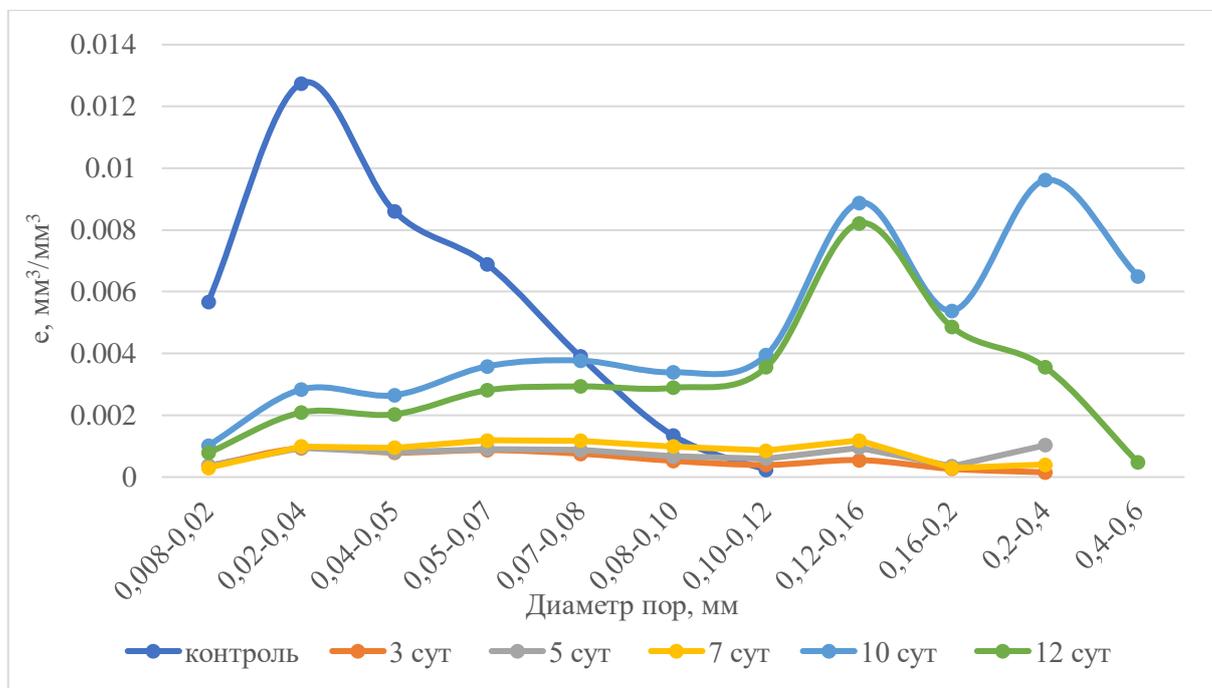


Рисунок 11 – Изменение коэффициента пористости  $e$  (мм<sup>3</sup> пор почвы/мм<sup>3</sup> твердой фазы почвы) в соответствии с диаметром пор (мм) на черноземе южном.

Из Рисунка 11 видно, что почва варианта «контроль» имела характерное распределение величины коэффициента пористости для пор разного диаметра с максимум для пор диаметром около 0,04 мм (мезопоры). Почва контрольного образца уже содержала меньшие объемы пор более крупного диаметра, а поры диаметрами 0,1 мм и больше вообще занимали весьма малые, стремящиеся к нулю, объемы. В то же время к 10–12-м суткам сформировались заметные объемы пор с диаметрами >0,16 мм, они образовали максимумы в распределении пор по объемам. Связано это было с развитием корневых систем прорастающего ячменя, которые именно к 10–12-м суткам способствовали перераспределению порового пространства, формируя максимум пор в области 0,16–0,4 мм, т.е. пор, приближающихся в градации к макропорам.

В подсеменном слое в модели семенного ложа на черноземе южном в контрольном образце коэффициент пористости имел максимальные значения в области микро- и мезопор (менее 0,0075 мм) для пор из диапазона 0,02–0,07 мм и составляет  $e = 0,009$ .

По мере прорастания семени появляются поры с более крупным диаметром. На 3-и сутки значения коэффициента пористости для пор диаметром от 0,04 до 0,16 мм приближены между собой и составляют около 0,001.

Начиная с 5-х суток заметно укрупнение размеров пор. Для 5-х и 7-х суток наибольшие значения коэффициента пористости соответствуют порам диаметром от 0,1 до 0,4 мм. На этапах прорастания семени для каждого суток хорошо заметны пиковые значения коэффициентов пористости для пор 0,12 – 0,16 мм и 0,2 – 0,4 мм.

Такая тенденция прослеживается и для 10-х и 12-х суток, при этом значения коэффициента пористости для пор диаметром от 0,1 до 0,4 мм, приобретает самое высокое значение за исследуемый период.

На каждом этапе прорастания семян в поровом пространстве прослеживаются пиковые значения коэффициента пористости в области пор диаметром 0,12–0,4 мм. К 12-м суткам отмечено не только увеличение значений коэффициента пористости для крупных пор, также появляются поры с наибольшим диаметром (0,4–0,6 мм) за весь период изучения.

Таким образом, для всех изученных типов почвы коэффициент пористости реагирует на изменение порового пространства, прослеживаются пиковые значения для одних и тех диаметров пор, что указывает на схожие процессы распределения пор в поровом пространстве по мере роста семени. Однако исходное распределение пор по размерам может оказывать существенное влияние на динамику коэффициента пористости (как в дерново-подзолистой почве), что указывает на важную роль этой почвенно-физической характеристики (распределения коэффициента пористости по диаметрам и его первоначальная динамика). Характер динамики распределения пор по мере развития корневой системы подробнее рассмотрен в следующем разделе.

### 3.2.2 Распределение пор по размерам

Для удобства интерпретации данных распределение пор по размерам представлено в виде дифференциального и линейчатого с группировкой видами графиков. На линейчатом графике поровое пространство на каждом этапе выделено особым цветом и в сумме показывает 100% порового пространства в подсеменном слое модели семенного ложа. На оси ординат выделены диапазоны диаметров пор. В таком виде удобно проследить динамику каждого диапазона пор по суткам. На Рисунке 12 представлен график такого вида для черноземной почвы, графики такого формата для всех типов почв приведены в Приложении на рисунках 2П, 3П, 4П.

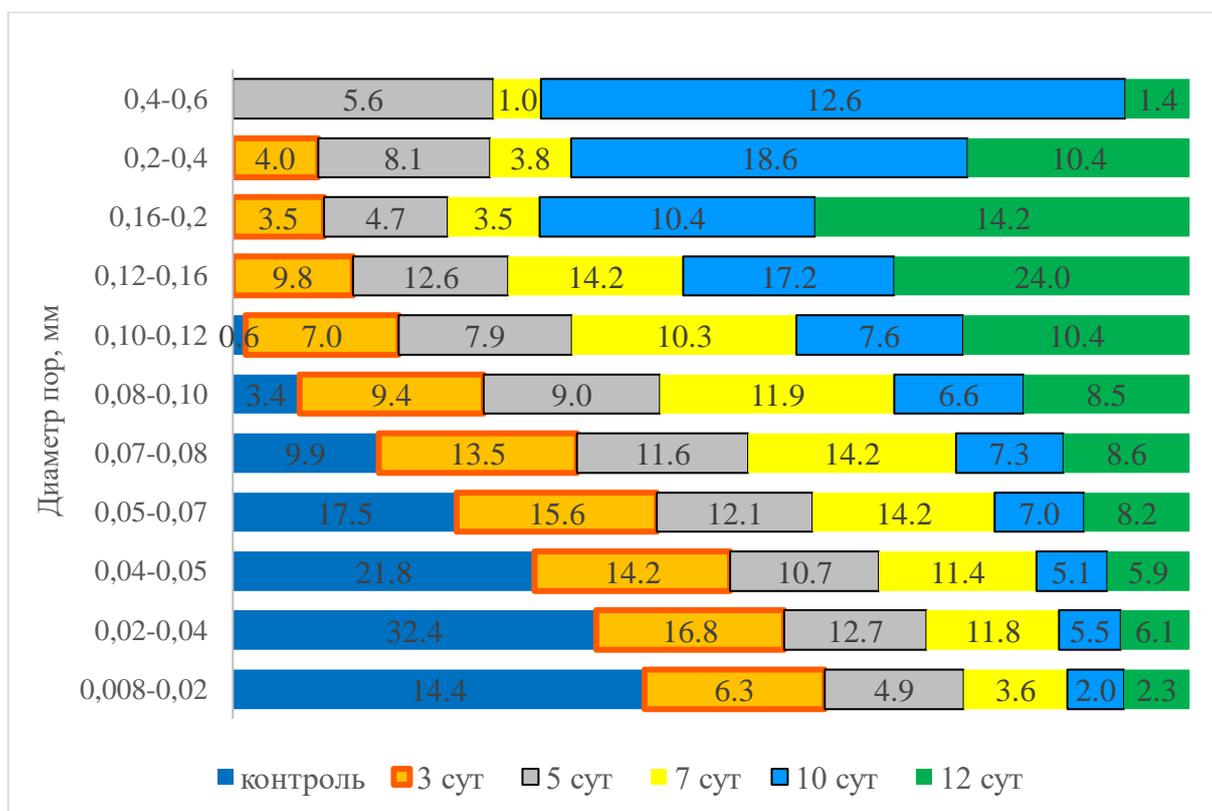


Рисунок 12 – Распределение пор по размерам в виде линейчатого графика (чернозем южный).

На графике с дифференциальным распределением каждый временной этап обозначен линией определенного цвета. В таком варианте представления данных удобно проследить распределение пор в образце за одни конкретные сутки. На графиках распределения пор по размерам, представленных в этом разделе, поровое

пространство в подсеменном слое представлено за 100%. Диаграммы показывают какой процент порового пространства представлен порами определенного размера, такая форма представления данных возможна благодаря особенностям количественного представления данных, полученных в ходе обработки томографических снимков и встречается у других авторов (Oliveira et al., 2020).

### *Серая лесная почва*

На Рисунке 13 продемонстрирована динамика трансформации порового пространства в серой лесной почве по мере прорастания корневой системы.

В модельном семенном ложе, сконструированном на серой лесной почве, перераспределение пор до 7-х суток носило схожий характер с перераспределением пор в других исследуемых почвах: увеличивалась доля макропор и снижалась доля микропор. Однако на 10-е и 12-е сутки основное поровое пространство представлено в основном микро- и мезопорами (около 60%).

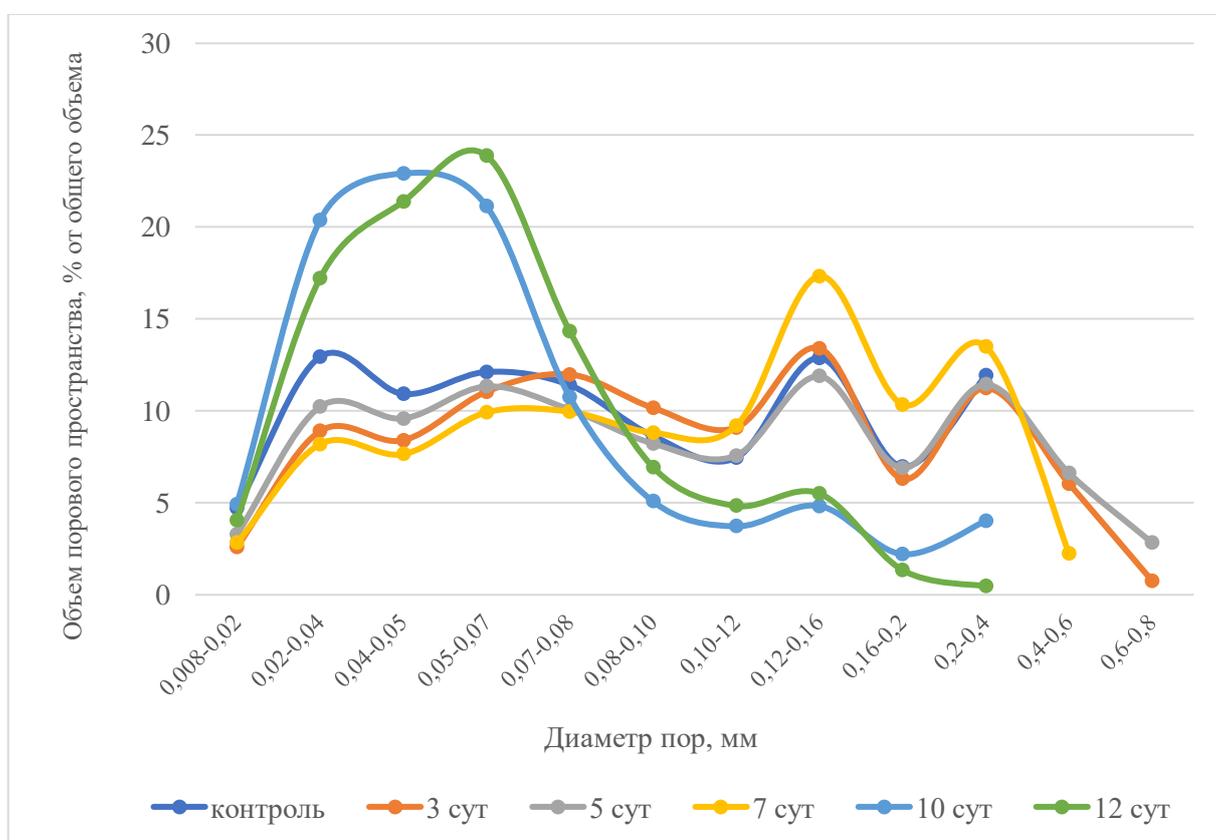


Рисунок 13 – Распределение пор по размерам, выраженное в процентах от общего объема, занимаемого порами определенного диаметра, серая лесная почва.

В контрольном образце поровое пространство распределялось примерно равномерно по всем диапазонам пор от 0,02 до 0,4 мм. На долю микропор диаметром 0,008–0,02 мм приходится 4,7% от всего объема порового пространства на этом этапе и на протяжении всего эксперимента доля этого диапазона была близка к 4%. В диапазоне мезопор наблюдалась схожая тенденция к перераспределению объемов: до 7-х суток значения оставались близкими с контрольным образцом или ниже, а на 10-е и 12-е сутки наблюдалось резкое увеличение доли мезопор. Для пор диаметром 0,02–0,04 мм значения долей объемов составляли 12,9% в контрольном образце, 8,9%, 10,2%, 8,2%, 20,4%, 17,2% на 3-и, 5, 7, 10 и 12-е сутки соответственно.

Поры диаметром 0,04–0,05 мм (мезопоры) занимали 10,9% объема порового пространства в контрольном образце, 8,4%, 9,6%, 7,7%, 22,9%, 21,4% на 3-и, 5, 7, 10 и 12-е сутки соответственно. Доля диапазона 0,07–0,08 мм сохраняется близкой к контрольному образцу, в котором составляла 11,4% и увеличивается к 12-м сут до 14,3%. Объем порового пространства, занимаемый порами, крупнее 0,08 мм, по мере развития корневой системы в модельном семенном ложе на серой лесной почве сокращается к 12-м сут, однако до 7-х сут доли объемов повышаются. Объем, занятый порами 0,08–0,1 мм, на контрольном этапе составляет 8,6%, на 3-и сут – 10,2%, на 5-е и 7-е сут – около 8%, на 10-е и 12-е сут – 5,1% и 6,9% соответственно.

Объем порового пространства, представленный порами 0,1–0,12 мм увеличивается с 7,5% в контрольном образце до 9,1% на 3-и сут, 7,6% на 5-е сут, и 9,2% на 7-е сут, и сокращается до 3,7% и 4,8% на 10-е и 12-е сут.

Диапазон 0,16–0,2 мм сохраняет долю около 7% до 5-х суток, увеличивается на 7-е сут до 10,4%, а на 10-е и 12-е сут значительно сокращается до 2,2% и 1,3% соответственно. Аналогично распределяется с течением эксперимента доля диапазона пор 0,2–0,4 мм, изменяясь с 11,9% до 0,5%. Поры, крупнее 0,4 мм представлены в образцах на 3-и сут и 5-е сут в значениях, не превышающих 6,6%. Поры диаметром 0,6–0,8 мм присутствуют только на 3-и и 5-е сут и составляют 0,8% и 2,8% соответственно.

Тенденция к увеличению доли, занимаемой макропорами, сохраняется только 7-е сут. На 10-е и 12-е сут количество крупных пор заметно сокращается, что продемонстрировано на томограммах семенного ложа на Рисунке 5П в Приложении.

### *Дерново-подзолистая почва*

В модельном семенном ложе на дерново-подзолистой почве поры представлены как микропорами, так и тонкими макропорами диаметром до 2 мм, основной объем порового пространства представлен диаметром от 0,05 до 0,6 мм, как и в других типах почв (Рисунок 14). В контрольном образце более 60% порового пространства сосредоточено в порах от 0,12 мм до 0,6 мм.

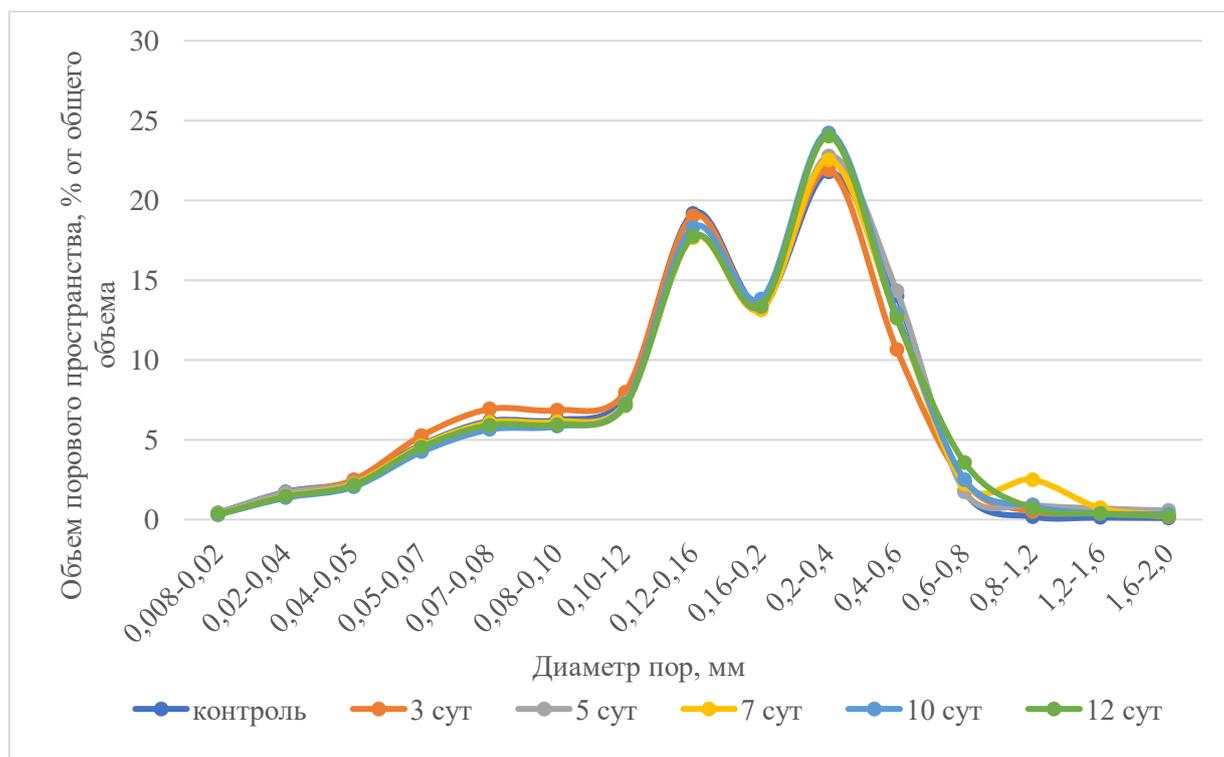


Рисунок 14 – Распределение пор по размерам, выраженное в процентах от общего объема, занимаемого пораи определенного диаметра, дерново-подзолистая почва.

На долю самых тонких пор, доступных для распознавания КТ-снимков при данном разрешении, – 0,008–0,02 мм – в контрольном образце приходится 0,4% и в течение всего эксперимента сохраняется приближенное значение (0,3–0,4%). Поры диаметром 0,02–0,04 мм на контрольном этапе занимают 1,7% порового

пространства и к 12-м суткам их доля снижается до 1,4%. Микропоры всех диапазонов от 0,04 мм до 0,08 мм на 3-и сутки слегка превышают значения контрольного образца, а к 12-м сут плавно сокращают долю занимаемого объема.

В контрольном образце доли объемов порового пространства для разных диаметров составляют 0,04–0,05 мм – 2,4%, 0,05–0,07 мм – 4,7%, 0,07–0,08 мм – 6,2%, на 12-е сутки эти диапазоны занимают 2,2%, 4,5% и 5,9% соответственно. Аналогичный тренд и для трех диапазонов пор из категории тонких макропор. Для пор диаметром 0,08–0,01 мм в контрольном образце доля занимаемого объема составляет 6,2%, 6,9%, 6%, 6,1%, 5,8% и 5,9% на 3-и, 5-е, 7-е, 10-е и 12-е сут. Для пор диаметром 0,1–0,12 мм в контрольном образце доля занимаемого объема составляет 7,7 %, 8%, 7,2%, 7,3%, 7,2%, 7,1% на 3-и, 5-е, 7-е, 10-е и 12-е сут.

Доля пор диаметром 0,12–0,16 мм на контрольном этапе доля занимаемого объема составляет 19,2%, на 3-и сут – 19%, на 5-е и 7-е сут – 17,7%, на 10-е сут – 18,3%, на 12-е сут – 17,7%. Поры диаметром 0,16–0,1мм на протяжении всего эксперимента занимают приблизительно равную долю объема – 13,5%. Диапазон 0,2–0,4 мм (который соответствует самым пиковым значениям корней по толщине, наравне с 0,4–0,6 мм) в течение периода проведения эксперимента постепенно увеличивает занимаемую долю с 21,8% до 24%. Поры диаметром 0,4–0,6 мм занимают на контрольном этапе 14 % от объема порового пространства, на 3-и сут – 10,7%, на 5-е сут – 14,3%, на 7-е сут – 12,7%, на 10-е сут – 12,9%, на 12-е сут – 12,6%. Поры диаметром 0,6–0,8 мм увеличивают долю занимаемого объема с 1,8% до 3,6%. Доля объема, представленного порами крупнее 0,8 мм, увеличивается к 12-м суткам эксперимента, но составляет менее 1%, за исключением доли от общего объема на 5-е сутки пор диаметром 0,8–1,2 мм, которая составила 2,5%.

В целом, можно говорить о том, что в дерново-подзолистой почве поровое пространство представлено более крупными порами, по сравнению с другими типами почв, распределение пор по мере проведения эксперимента остается похожим на контрольный образец, за тем только исключением, что наблюдается небольшое увеличение доли более крупных пор, что наглядно иллюстрируют томограммы семенного ложа на Рисунке 6П в Приложении.

*Чернозем южный*

Динамика изменения порового пространства по мере прорастания семени в черноземе южном имеет общий тренд на увеличение доли пор с диаметром 0,1–0,4 мм (Рисунок 15 и 7П в Приложении).

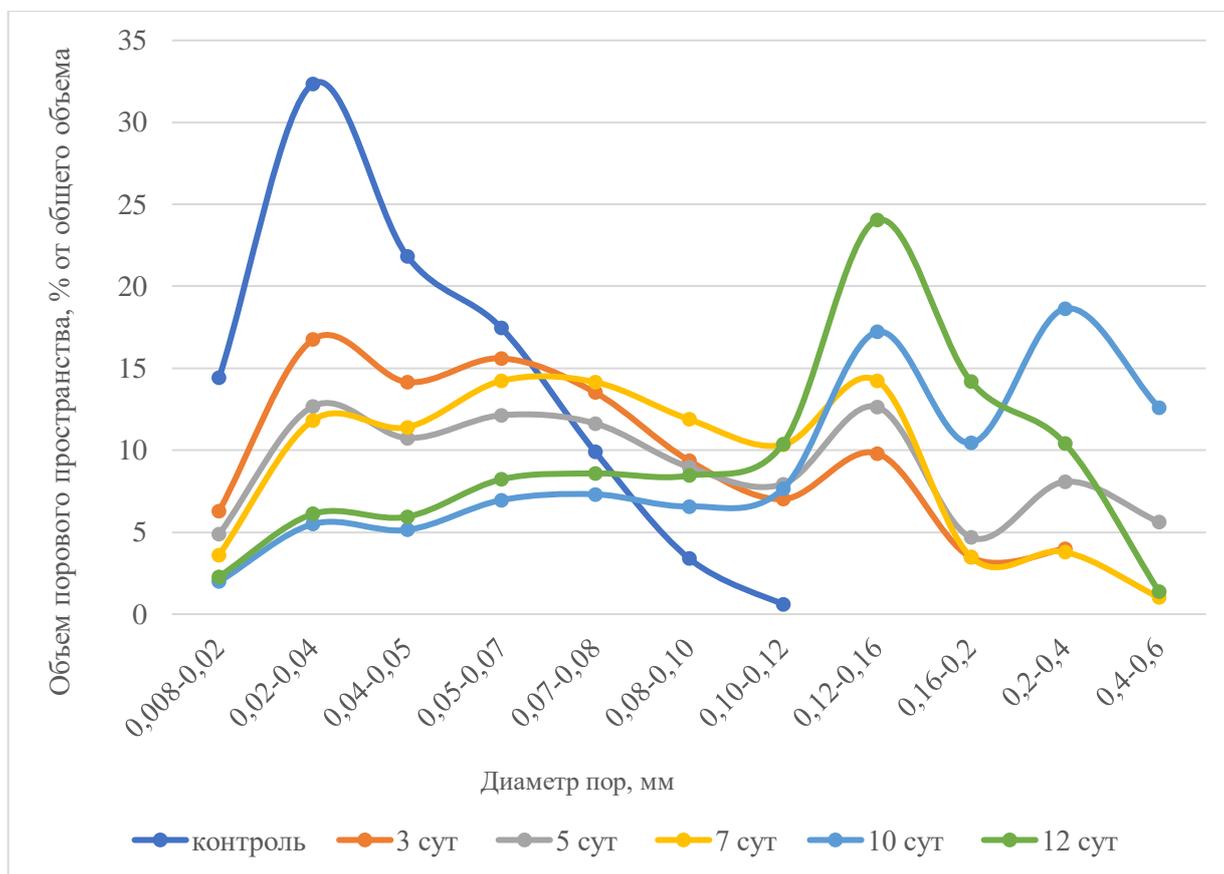


Рисунок 15 – Распределение пор по размерам, выраженное в процентах от общего объема, занимаемого порами определенного диаметра, чернозем южный.

В контрольном образце основное поровое пространство представлено микро- и мезопорами (менее 0,075 мм) 86,1%. Наибольший объем занят порами 0,02–0,04 мм и составляет 32,4%. На долю тонких макропор приходится только 13,9%, среди которых 9,9% заняты порами 0,07–0,08 мм, этот диапазон пор можно отнести как к микро-, так и к макропорам.

Диапазон самых тонких пор 0,008–0,02 мм в процессе прорастания ячменя в черноземе южном последовательно сокращается с 14,4% в контрольном образце до 6,3% – на 3-и сут, 4,9% – на 5-е сут, 3,6% – на 7-е сут, около 2% – на 10-е и 12-е сут. Аналогично происходит изменение в объеме пор размером 0,02–0,04 мм. В

контрольном образце наибольшая доля приходится на диапазон 32,4%, потом его доля сокращается до 16,8% на 3-и сутки, 12,7% – на 5-е сут, 11,8% – на 7-е сут, около 6% – на 10-е и 12-е сутки. Объем пор, представленный порами 0,04–0,05 мм сокращается с 21,8% на контрольном этапе, 14,2% – на 3-и сут, около 11% – на 5-е и 7-е сут, 5,1% и 5,9% – на 10-е и 12-е сут соответственно.

Диапазон пор 0,05–0,07 мм на контрольном этапе занимает 17,5%, с 3-х по 7-е сутки имеет достаточно близкие значения: 13,5%, 12,1%, 14,2% соответственно. На 10-е и 12-е сутки эти значения составляют 7,3 и 8,6%.

Для пор 0,008–0,07 мм наблюдается перераспределение доли объема с общим трендом на сокращение и незначительным увеличением на 12-е сутки по сравнению с 10-ми сутками.

Доля объема, занимаемого порами 0,07–0,08 мм, сокращается с 9,9% на контрольном этапе до 7% и 8,2% на 10-е и 12-е сут соответственно, однако тренд проходит через увеличение доли этого диапазона пор на 3-и, 5-е и 7-е сутки до значений 13,5% 11,6% и 14,2% соответственно. Для следующих двух диапазонов происходит значительное увеличение их доли объема к 12-м суткам, проходящее через небольшое снижение на 10-е сутки. Речь идет о диапазоне диаметра пор 0,08–0,1мм, в котором значения составляют 3,4% на контрольном этапе и 9,4%, 9%, 11,9%, 6,6% 8,5% на 3-и, 5, 7, 10 и 12-е сутки соответственно. Для диапазона пор 0,1–0,12 мм значения объема составили 0,6% на контрольном этапе и 7%, 7,9%, 10,3% 7,6% 10,4% на соответствующих этапах. Доля объема пор диаметром 0,12–0,16% равномерно увеличивается по сравнению с контрольным образцом до 12-х суток и составляет значения 9,8%, 12,6%, 14,2%, 17,2% и 24% соответственно этапам эксперимента. Для следующих двух диапазонов значения доли диапазона на 5-е сут и на контрольном этапе очень близки, но также прослеживается тенденция к увеличению доли диапазона. Это диапазон 0,16–0,2 мм, в котором значения доли объемов составили 3,5%, 4,7%, 3,5%, 10,4% и 14,2% на соответствующие сутки эксперимента, и диапазон 0,2–0,4 мм, в котором значения доли объемов составили 4%, 8,1%, 3,8%, 18,6%, 10,4%. Диапазон пор 0,2–0,4 мм

является самым крупным размером пор, который представлен во все образцах модели семенного ложа на всех этапах эксперимента.

Самые крупные поры в чернозёме южном представлены размером 0,4–0,6 мм, что является самым небольшим по сравнению с другими исследуемыми в данном опыте почвами. Надо отметить, что появляются эти поры только с 5-х суток эксперимента и характер распределения сложно описать одним общим трендом, на 5-е сут на долю этого диапазона приходится 5,6% порового пространства, на 7-е сут – всего 1%, на 10-е сут – 12,6%, на 12-е сут – 1,4%. По-видимому, в модели семенного ложа на черноземе южном этот диапазон сильнее всего зависим от местных особенностей развития корневой системы и сочетания сложения агрегатов в почвенном пространстве.

В поровом пространстве модельного образца семенного ложа на черноземе южном на протяжении всего эксперимента наблюдалось подвижное перераспределение долей объемов. По-видимому, корни активно трансформируют поровое пространство в этом типе почв.

#### *Аппроксимация зависимости объема пор от их диаметра*

Для статистического доказательства достоверности полученных зависимостей объема пор от их диаметров использовали кумулятивные (т. е. интегральные) кривые зависимости объема пор от их диаметров. Для этого полученные кумулятивные данные объемов пор при соответствующих значениях диаметра пор аппроксимировали возрастающей непрерывной функцией, стремящейся к асимптоте. Использовали логистическую функцию:

$$y = \frac{b_1}{1+(b_2/x)} \quad (4),$$

которая часто используется в почвоведении (в частности, в виде уравнения Лергмюра). Это самая общая нелинейная возрастающая сигмоидальная функция, имеющая стартовый период, или период нарастания действия фактора, затем период экспоненциального роста и после этого период «насыщения». Это S-

образная кривая (Шеин, Рыжова, 2016). Для аппроксимации использовали пакет STATISTICA с оценкой значимости коэффициентов и доверительных интервалов.

В качестве величины функции ( $y$ ) принимали значения объема пор, а величина  $x$  представляла собой диаметры пор. Значимость коэффициентов  $b_1$  и  $b_2$  указывало на хорошее и достоверное описание кривых распределения объемов пор по размерам, сами значения коэффициентов приведены в графе (**Estimate**). В нижеприведённой Таблице 14 указаны и другие статистики: значения стандартной ошибки (**Standard – error**), степеней свободы при расчетах (**t-value - df**), значения верхнего и нижнего пределов (**Lo. Conf – Limit**) и (**Up. Conf – Limit**).

В Таблице 14 приведены исследования распределения объема пор по диаметрам как для контрольных образцов опыта, так и распределение пор для почв на 10-й день эксперимента.

Аппроксимация данных логистическим уравнением показала, что все распределения пор в эксперименте на 10-й день эксперимента достоверны с высокой степенью достоверности, а для контрольных образцов только дерново-подзолистой почвы параметры оказались достоверны, что еще раз указывает на особое поведение дерново-подзолистых почв в качестве объектов опыта в отношении распределения пор по размерам. В случае чернозема южного (контроль) обнаружена почти линейная зависимость, параметр  $b_2$  недостоверен (см. графу *p-level*). В ней указаны числовые значения уровня значимости. Напомним, что уровень значимости равен 1-вероятность. Т. е. при уровне значимости, например, 0,05 вероятность достоверности коэффициента при аппроксимации кривой зависимости объема пор от диаметра оставляет 95% или 0,95. На 10-й день все параметры достоверны с уровнем значимости 0,05.

Использование статистических параметров и процедуры статистической аппроксимации позволило утверждать о достоверности процедуры экспериментального определения и аппроксимации кривых распределения пор по размерам.

Таблица 14 – Статистические параметры оценки распределения пор по размерам для контрольных образцов и на 10-е сут эксперимента.

	Estimate	Standard error	t-value - df = 5	p-level	Lo. Conf - Limit	Up. Conf - Limit
Level of confidence: 95,0% (alpha=0,050)						
Model is: $v_5=b_1((b_2+v_4)/(1+b_2*v_4))$						
Серая лесная, контроль						
<b>b<sub>1</sub></b>	0,04285	1966,46	0,000022	0,81983	-4534,62	4534,71
<b>b<sub>2</sub></b>	0,01217	559,285	0,000022	0,19121	-1289,7	1289,73
Model is: $v_5=b_1((b_2+v_4)/(1+b_2*v_4))$						
Серая лесная, 10-е сут						
<b>b<sub>1</sub>**</b>	0,3048	1966,46	0,000022	0,036998	-4534,62	4534,71
<b>b<sub>2</sub>**</b>	20,1265	559,285	0,000022	0,009138	-1289,7	1289,73
Model is: $v_2=b_1((b_2*v_1)/(1+b_2*v_1))$						
Дерново-подзолистая, контроль						
<b>b<sub>1</sub></b>	139,569	13,1173	10,64007	0	111,2305	167,907
<b>b<sub>2</sub></b>	4,4693	1,18007	3,78733	0,002261	1,9199	7,0187
Model is: $v_3=b_1((b_2*v_1)/(1+b_2*v_1))$						
Дерново-подзолистая, 10-е сут						
<b>b<sub>1</sub></b>	34,6886	3,42745	10,12082	0	27,28405	42,0932
<b>b<sub>2</sub></b>	4,1259	1,12634	3,66309	0,002865	1,69258	6,5921
Model is: $v_2=b_1((b_2+v_1)/(1+b_2*v_1))$						
Чернозем южный, контроль						
<b>b<sub>1</sub>**</b>	430,148	79,5582	5,406711	0,002926	225,6373	634,659
<b>b<sub>2</sub></b>	0,0281	0,01602	1,752992	0,139982	-0,0131	0,0693
Model is: $v_3=b_1((b_2+v_1)/(1+b_2*v_1))$						
Чернозем южный, 10-е сут						
<b>b<sub>1</sub>**</b>	78,1646	10,9121	7,163108	0,000053	53,47969	102,85
<b>b<sub>2</sub>**</b>	0,14876	0,05584	2,664085	0,025872	0,02244	0,2751

### 3.2.3. Основные максимумы в распределении пор

Итак, по результату анализа коэффициента пористости и характера динамики распределения пор по размерам установлено, что для каждого типа почвы отмечалось наличие максимумов для нескольких диапазонов размеров пор: 0,12–0,16 мм, 0,16–0,2 мм и 0,2–0,4 мм. В данном разделе на Рисунках 16, 17 и 18 приведены графики динамики изменения только в рамках указанных диапазонов с

целью удобства в дальнейшем рассмотреть распределение корней по толщине и пор по размерам.

Не отражен в максимумах, однако представляет интерес с точки зрения взаимосвязи с толщиной корней еще один диапазон пор 0,4–0,6 мм.

В серой лесной почве динамика этих трех диапазонов отражает общую картину перераспределения пор в образцах этой почвы, когда на 10-е и 12-е сутки поровое пространство представлено микропорами. До 7-х сут присутствует тренд на увеличение доли порового пространства, представленного более крупными порами.

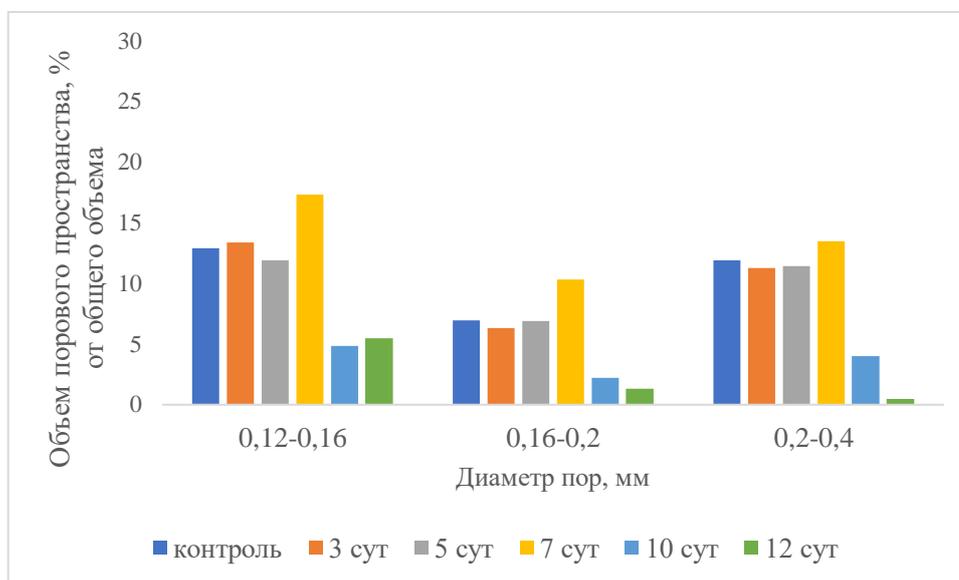


Рисунок 16 – Динамика доли некоторых диапазонов пор, % в серой лесной почве.

В дерново-подзолистой почве сложно выделить закономерности динамики распределения. В диапазоне 0,12–0,16 мм в контрольном образце доля 1,1%, на 3-и сутки максимальное значение за время эксперимента 13%, в остальные сутки попеременно колеблется от 8% до 10%. Диапазон 0,16–0,2 мм максимальную долю занимает на 3-и сутки – 8,2%, с 5-х по 10-е сут доля плавно увеличивается до 10%, на 12-е сут 9%. Диапазон 0,2–0,4 мм резко увеличен до 24% на контрольном этапе, с 3-х по 10-е сут увеличивается с 9% до 17%, на 12-е сут составляет 12%.

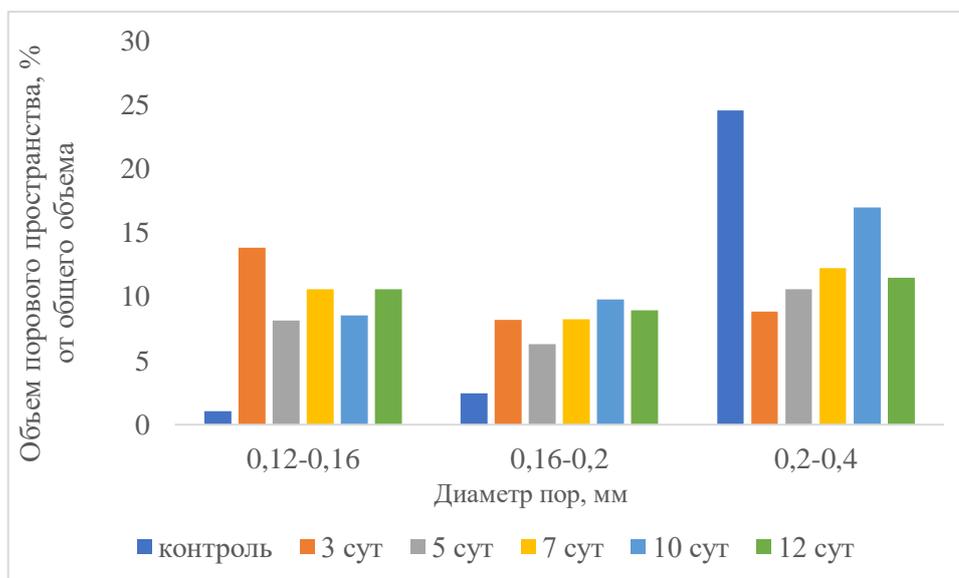


Рисунок 17 – Динамика доли некоторых диапазонов пор, % в дерново-подзолистой почве.

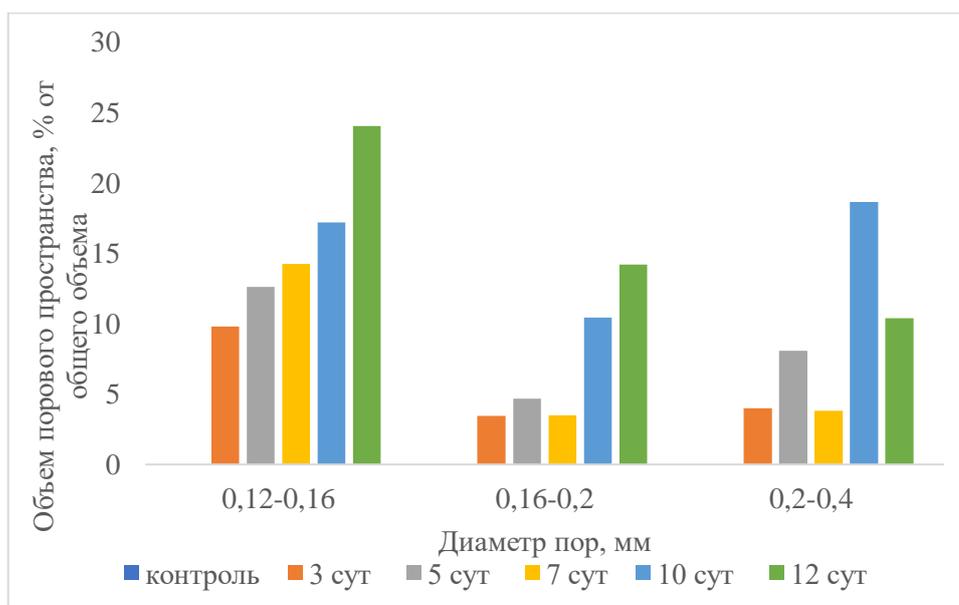


Рисунок 18 – Динамика доли некоторых диапазонов пор, % чернозем южный.

В черноземе южном диапазоны 0,12–0,16 мм, 0,16–0,2 мм и 0,2–0,4 мм не представлены в контрольном образце, что указывает на увеличение доли крупных пор в поровом пространстве. Еще один характерный тренд для чернозема южного – увеличение доли каждого диапазона по суткам, есть некоторое снижение на 7-е сут относительно 5-х сут.

*3.2.4. Исследование формирования корневой системы прорастающего семени при одновременном томографическом контроле динамики порового пространства почв (на примере дерново-подзолистых, черноземов южных, серых лесных почв)*

Исследование томографических данных для корневой системы заключалось в изучении распределения корней по диаметрам (по толщине). На графиках за 100% принят объем всех корней растения, находящихся в зоне съемки в определенные сутки, каждая линия, обозначающая временной период имеет соответствующий цвет, на оси абсцисс отмечены величины толщины/диаметров корней, а на оси ординат – доля от объема корня.

При изучении закономерностей развития корневой системы ячменя в трех типах почв в модельном семенном ложе были отмечены некоторые общие закономерности. Наибольший объем корней представлен корнями толщиной от 0,2 мм до 0,6 мм. Начиная с 7-х суток увеличивается доля тонких корней диаметром меньше 0,2 мм. В черноземе южном толщина корней достигает 0,9–1 мм в диаметре, в серой лесной и дерново-подзолистой – до 1,4 мм в диаметре, что продемонстрировано на Рисунках 19, 20 и 21.

В серой лесной почве прослеживается совершенно ясный максимум для образцов с 3-х по 10-е сут, он приходился на корни толщиной 0,4–0,5 мм, а на 10-е и 12-е сут – 0,3–0,4 мм.

В дерново-подзолистой почве максимум корней приходится с 3-х по 7-е сут на диапазон 0,4–0,6 мм, на 10-е и 12-е сут – 0,4–0,5 мм.

Максимальные доли толщины корней ячменя по суткам в черноземе южном: 3-и сут – 0,5–0,6 мм 27%, на 5-е сут – 0,4–0,5 мм 39%, на 7-е сут – 0,4–0,5 мм 26%, на 10-е сут – 0,3–0,4 мм 24%, на 12-е сут – 0,3–0,4 мм 32,5%.

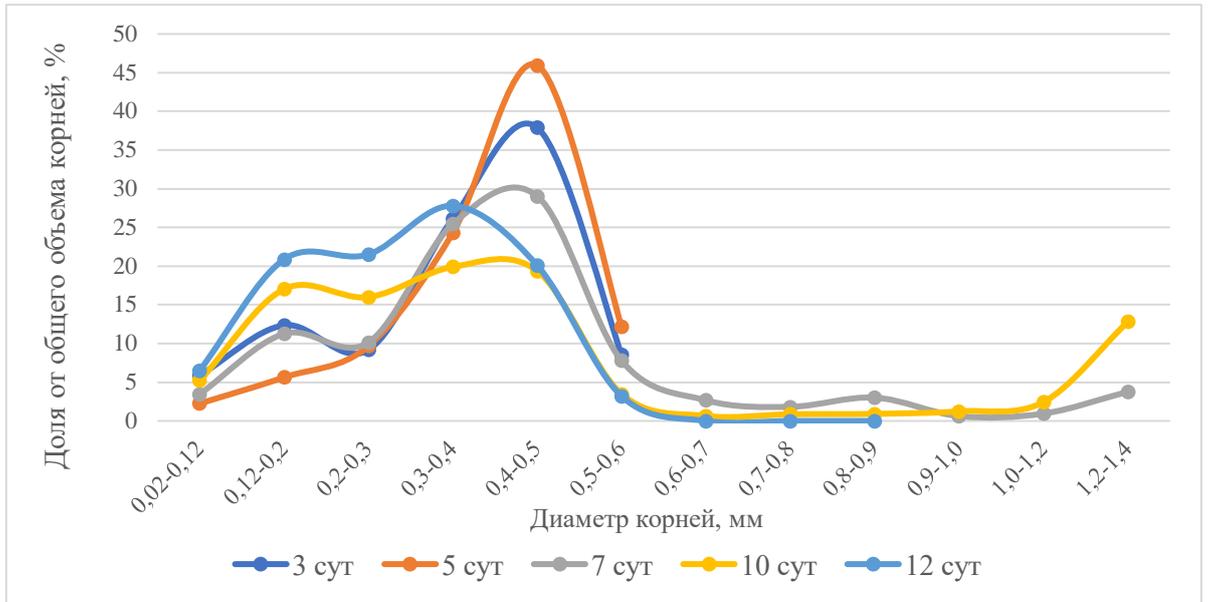


Рисунок 19 – Распределение толщины корней ячменя в разные периоды прорастания на серой лесной почве.

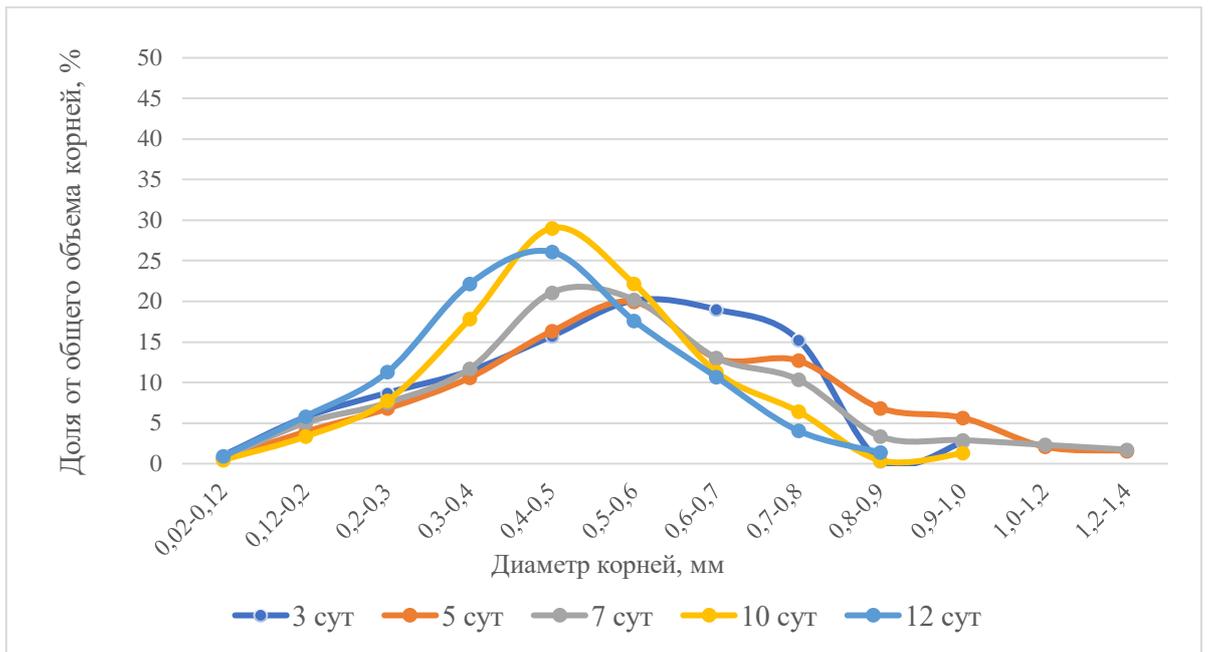


Рисунок 20 – Распределение толщины корней ячменя в разные периоды прорастания на дерново-подзолистой почве.

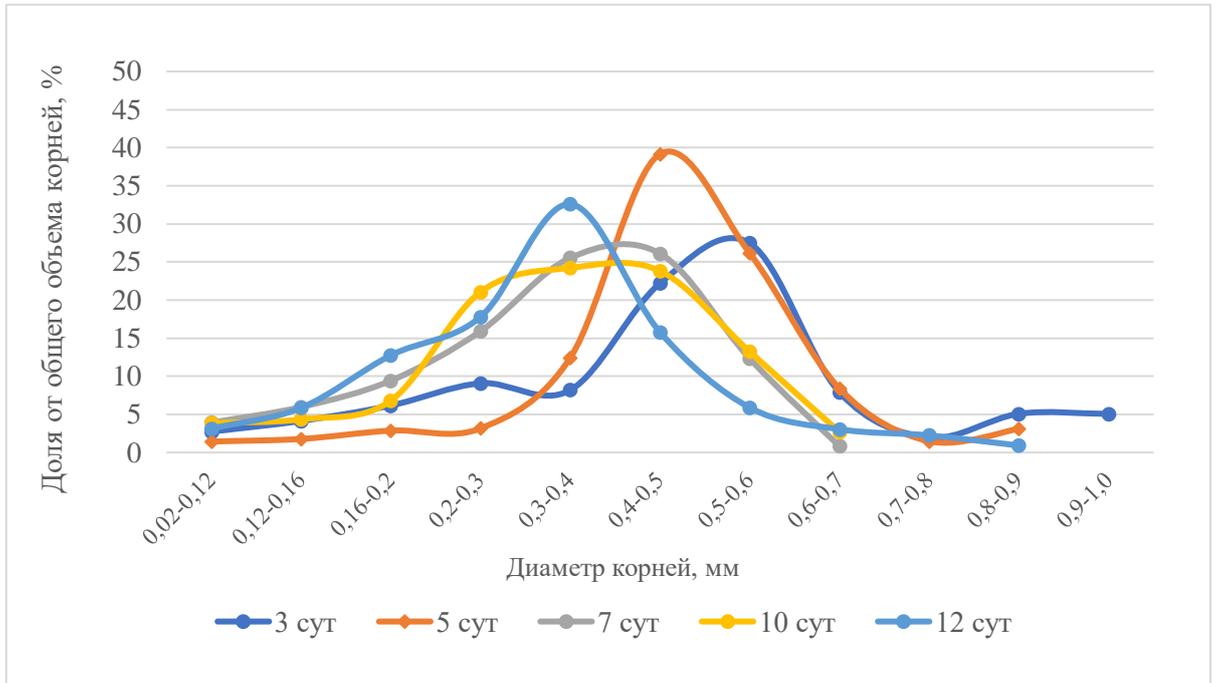


Рисунок 21 – Распределение толщины корней ячменя в разные периоды прорастания на черноземе южном.

На серии графиков ниже представлено совмещение распределения объема корней по диаметрам и распределение пор по размерам для всех типов почв, каждый график показывает состояние на определенные сутки, сплошные линии, соответствующие почвенным порам, обозначаются буквой П, пунктирные линии, обозначающие толщину корней – К.

На Рисунке 22 отражено распределение толщин корней и диаметров пор на 3-и сутки. На 3-и сут максимальная доля корней представлена корнями толщиной 0,2–0,4 мм на серой лесной и дерново-подзолистой почве, чуть больший диаметр на черноземе южном – 0,4–0,6 мм. При этом поры значительно тоньше – для чернозема южного максимальная доля порового пространства представлена порами диаметром 0,02–0,04 мм. В серой лесной максимум присутствует как в зоне микропор, так и в зоне тонких макропор: 0,05–0,08 мм и 0,12–0,16 мм и 0,2–0,4 мм, в дерново-подзолистой максимумы 0,12–0,16 мм и 0,2–0,4 мм остаются до конца эксперимента – до 12-х сут.

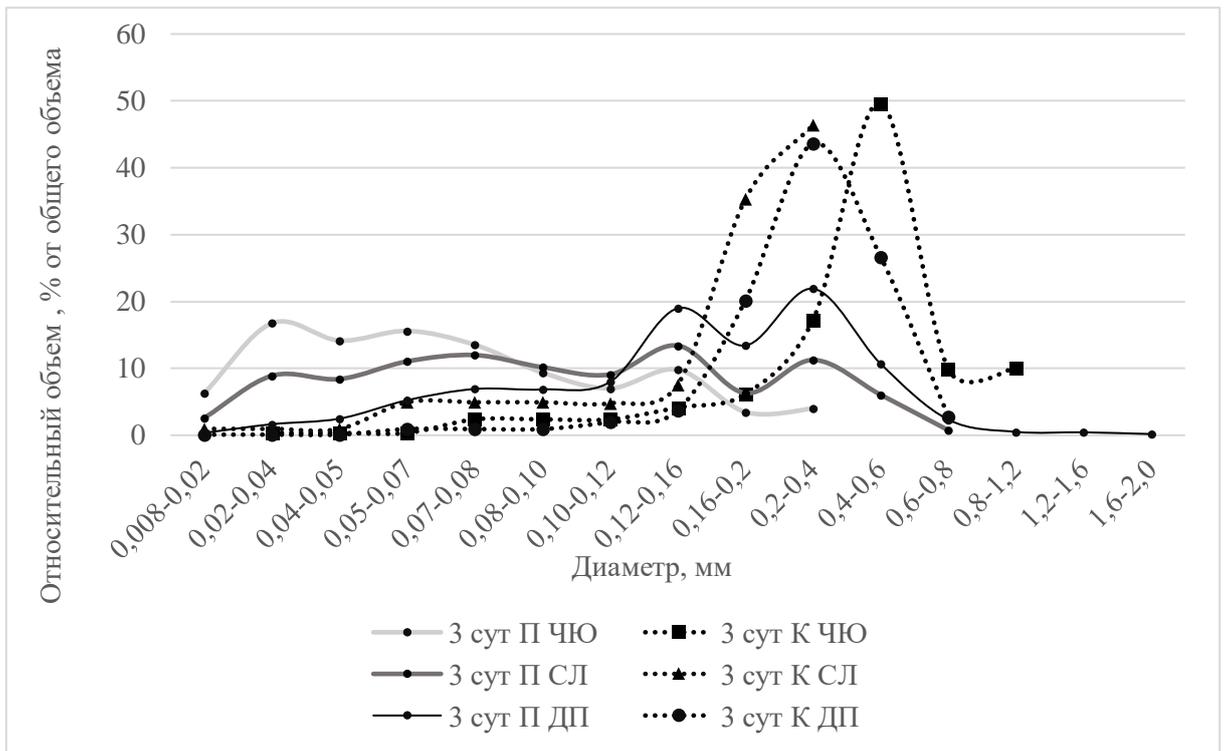


Рисунок 22 – Распределение объемов (%) пор почвы и корней по их диаметрам (мм) в подсеменном слое различных почв на 3-и сутки эксперимента.

На 5-е сут (см. Рисунок 23) доля тонких корней меньше 0,12 мм крайне мала, особенно по сравнению с предыдущими сутками, максимум для корней на черноземе южном по-прежнему сдвинут в сторону более толстых корней по сравнению с корнями на серой лесной и дерново-подзолистой почве. На серой лесной почве максимальная толщина корней 0,4 мм, что меньше, чем на других типах почвы (1,2 мм на черноземе южном и дерново-подзолистой).

В черноземе южном и серой лесной почве распределение пор по размеру на 5-е сут имеет идентичный характер, около 35–40% сконцентрировано в области микропор, значения для каждого диапазона близки к 10%, пиковые значения около 11–12% соответствуют порам диаметром 0,02–0,04 мм и 0,12–0,16 мм, 0,2–0,4 мм. В дерново-подзолистой почве доля микропор в каждом диапазоне не превышает 6%.

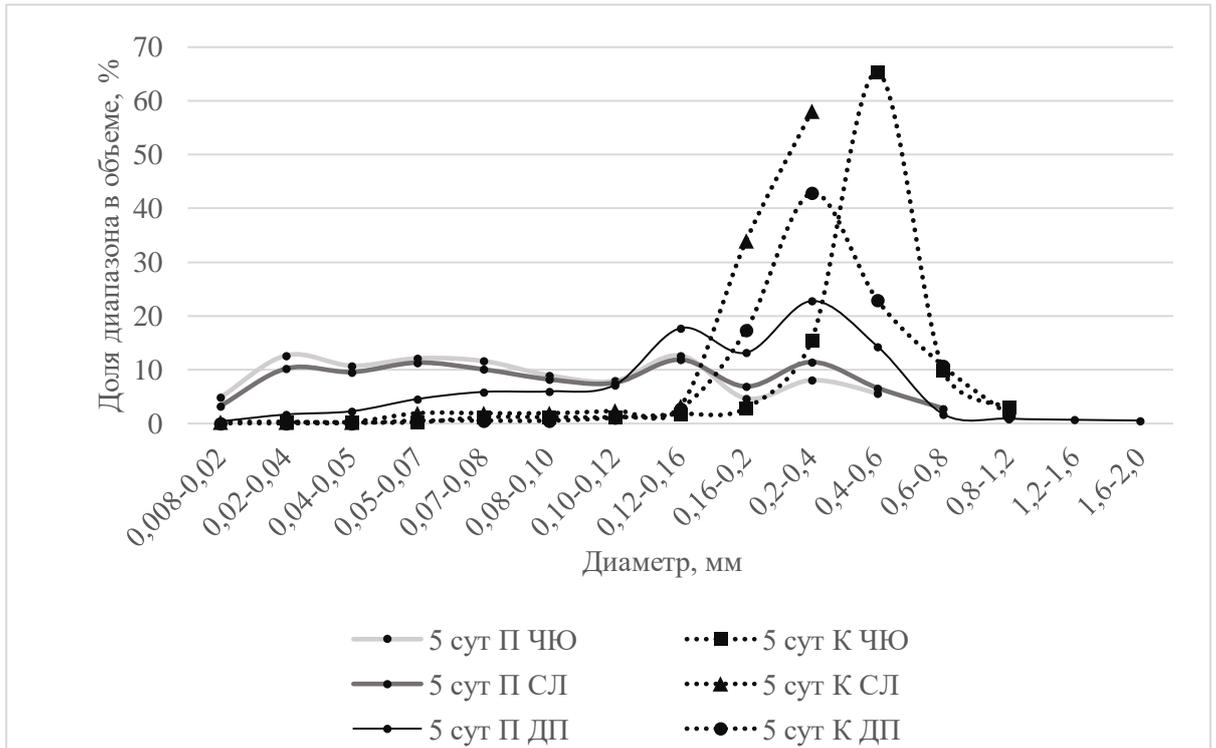


Рисунок 23 – Распределение объемов (%) пор почвы и корней по их диаметрам (мм) в подсеменном слое различных почв на 5-е сутки эксперимента.

Отличительной особенностью характера распределения на 7-е сутки становится то, что во всех почвах возрастает доля тонких пор менее 0,1 мм, и доля тонких корней тоньше 0,16 мм возрастает (Рисунок 24). Причем максимально в серой лесной почве, близкие значения в черноземе южном, в дерново-подзолистой почве меньше по сравнению с другими почвами, но выше по сравнению с предыдущими сутками. Еще одна особенность – сближение пиков для линий, описывающих корни.

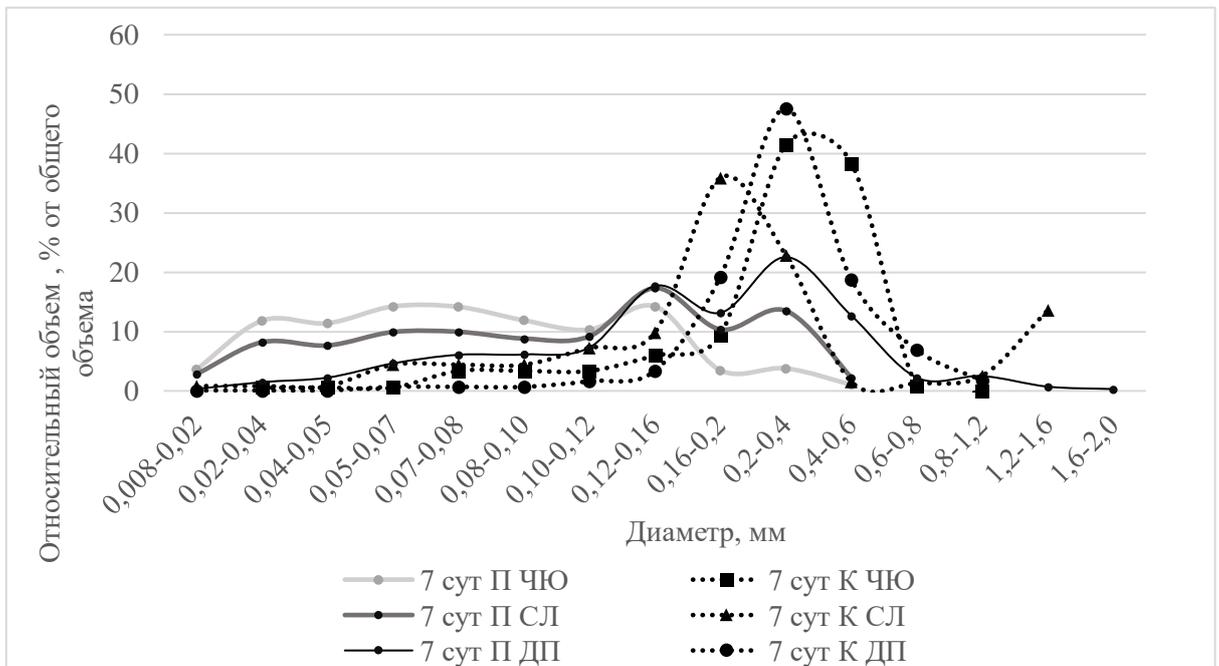


Рисунок 24 – Распределение объемов (%) пор почвы и корней по их диаметрам (мм) в подсеменном слое различных почв на 7-е сутки эксперимента.

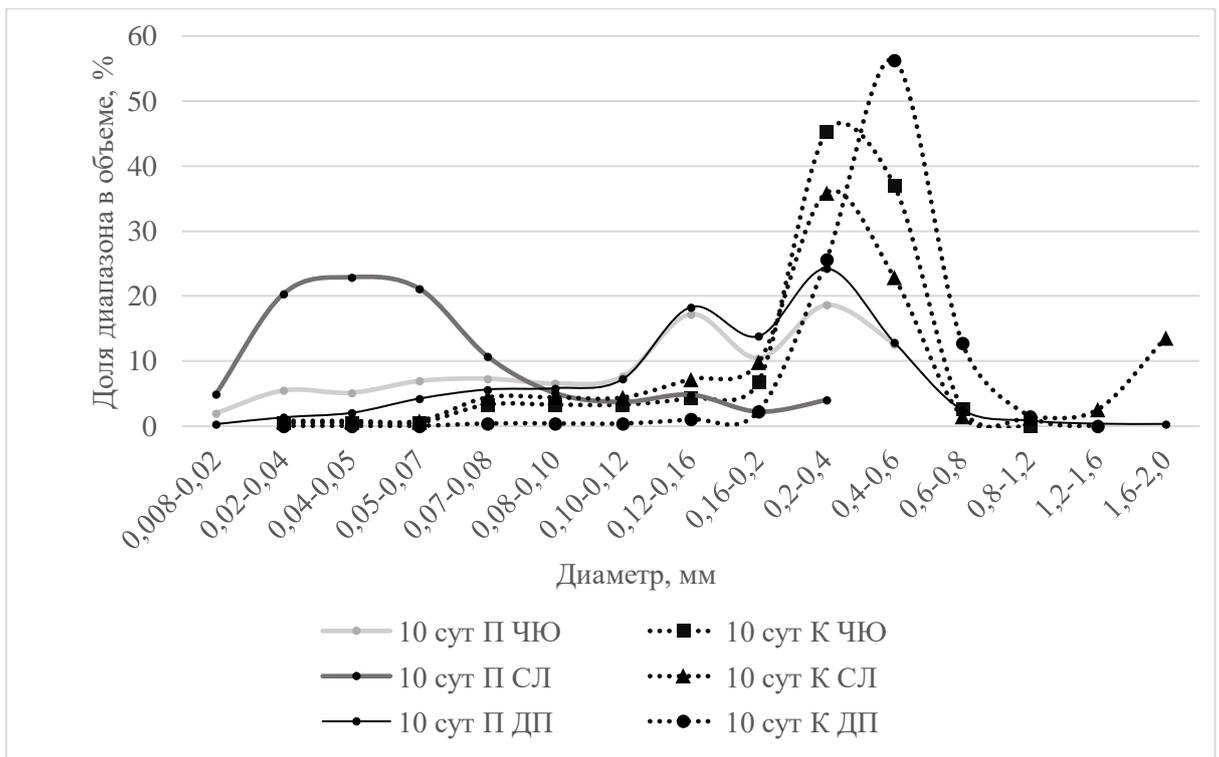


Рисунок 25 – Распределение объемов (%) пор почвы и корней по их диаметрам (мм) в подсеменном слое различных почв на 10-е сутки эксперимента.

На 10-е и 12-е сут сближение максимумов для распределения корней достигает почти синхронных значений, на 12-е сут линии для серой лесной почвы

и чернозема южного накладываются друг на друга (Рисунки 25 и 26). Тонких корней меньше всего в дерново-подзолистой почве, больше всего тонких корней в серой лесной почве и вместе с этим в серой лесной почве резко увеличивается доля порового пространства, занятого микропорами. По-видимому, такое резкое перераспределение пор в серой лесной почве связано с увеличением доли тонких корней на 10-е и 12-е сут эксперимента. Хорошо заметно, что именно с 10-х суток графики для различных почв значительно различаются.

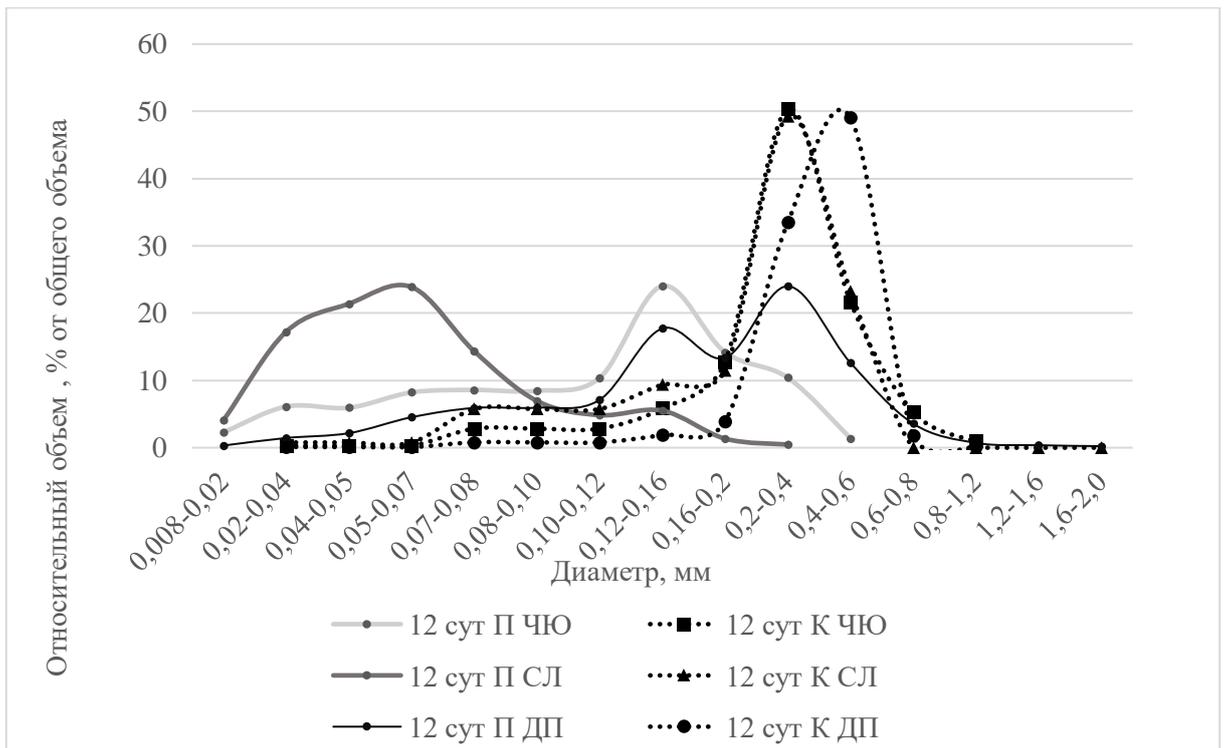


Рисунок 26 – Распределение объемов (%) пор почвы и корней по их диаметрам (мм) в подсеменном слое различных почв на 12-е сутки эксперимента.

На Рисунках 27, 28 и 29 изображена визуализация объемной структуры проросшего семени на разных типах почв в семенном ложе, а также томографическая объемная реконструкция прорастающего семени.

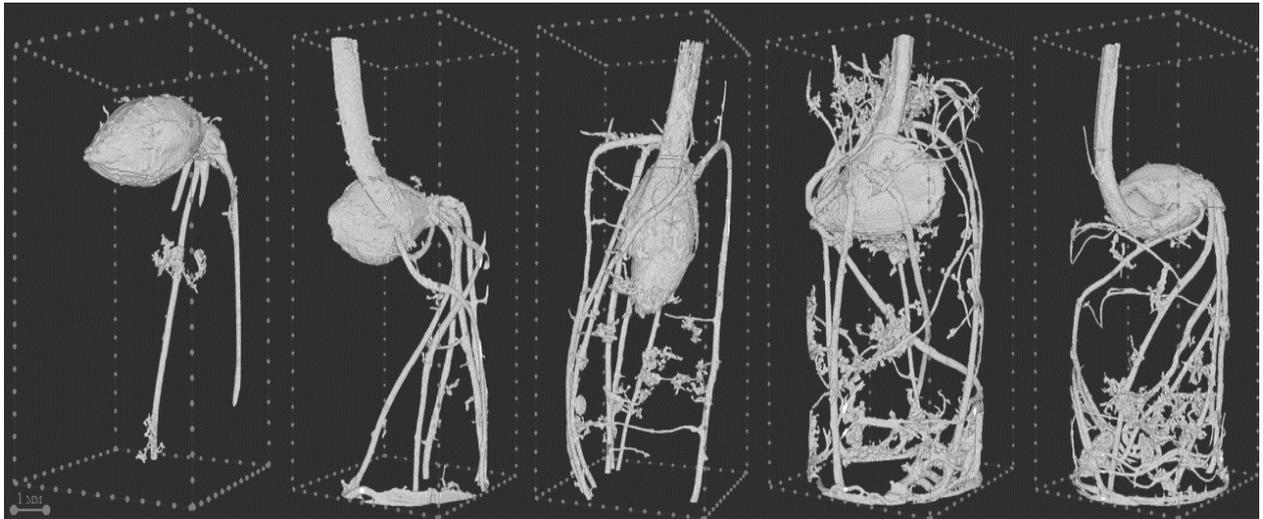


Рисунок 27 – Объемная реконструкция прорастающего семени ячменя на модельном семенном ложе серой лесной почвы, слева направо: 3-и сут, 5-е сут, 7-е сут, 10-е сут, 12-е сут.

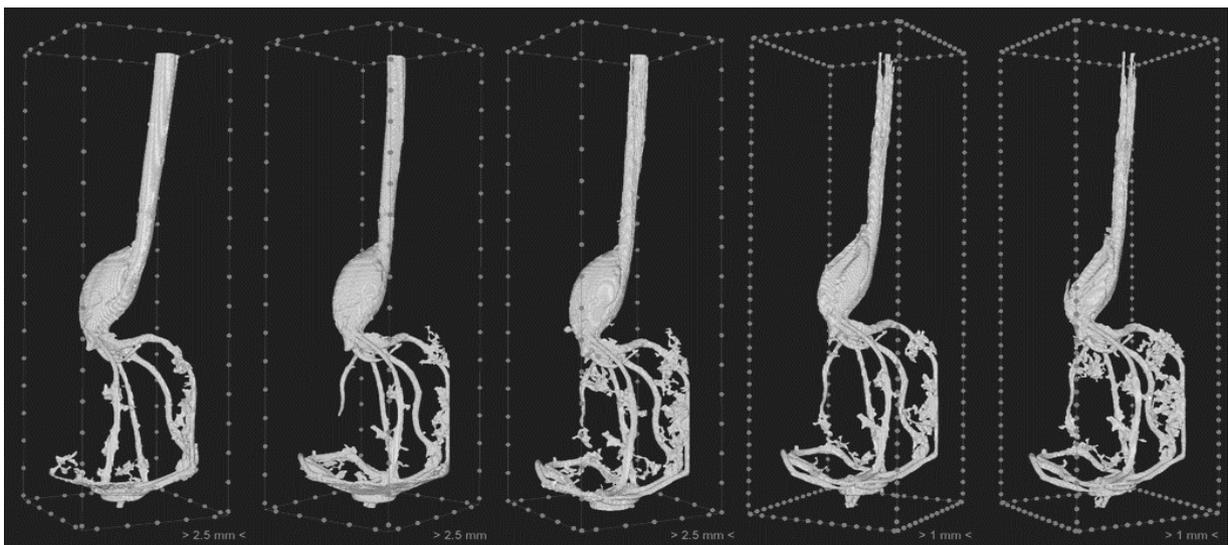


Рисунок 28 – Объемная реконструкция прорастающего семени ячменя на модельном семенном ложе дерново-подзолистой почвы, слева направо: 3-и сут, 5-е сут, 7-е сут, 10-е сут, 12-е сут.

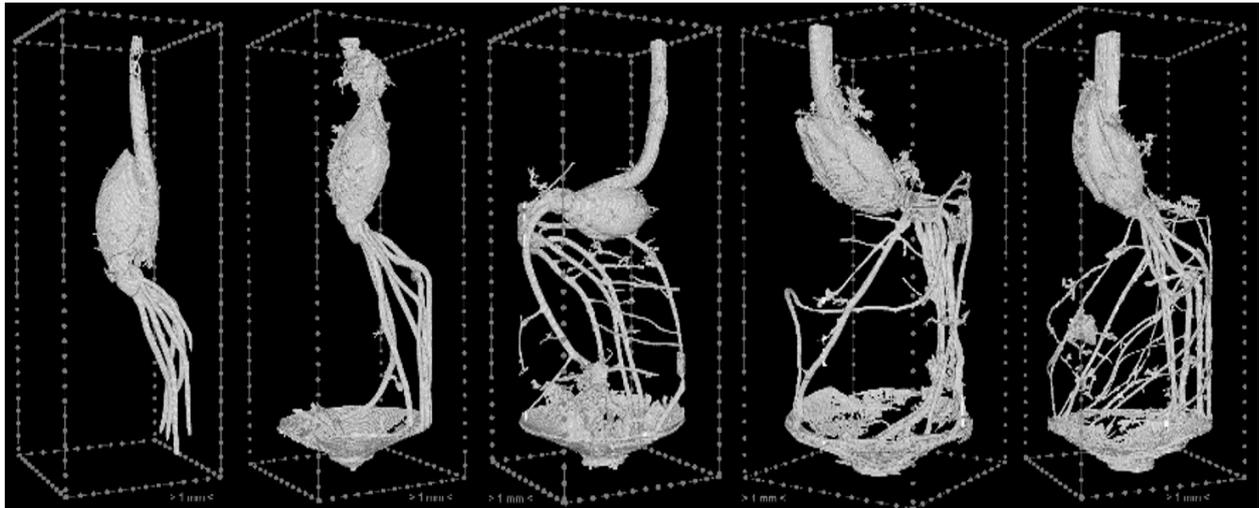


Рисунок 29 – Объемная реконструкция прорастающего семени ячменя на модельном семенном ложе чернозема южного, слева направо: 3-и сут, 5-е сут, 7-е сут, 10-е сут, 12-е сут.

По мере роста на каждом семенном ложе наблюдалось снижение доли семени и увеличение доли корней (Таблица 15). На третьи сутки корневая система только начинает формироваться, объем составляет 17,1% в черноземе южном, 7,5% в серой лесной почве и 24,1% в дерново-подзолистой; к 7-м суткам он увеличивается до 23,6%, 18,1% и 36,4% соответственно. К концу эксперимента объем, занимаемый корнями увеличивается до 24,6% в чернозёме южном, 35,3% в серой лесной почве, 44,2% в дерново-подзолистой. В дерново-подзолистой почве и черноземе южном корни постепенно наращивали свою долю, а в серой лесной наблюдается резкий скачок, который на всем этапе роста и развития корневой системы отличался более высокой долей тонких корней по сравнению с корневой системой на других типах почв. Вероятно, что обилие тонких корней в серой лесной почве связано с тем, что распределение пор по размерам к концу эксперимента сместилось в сторону тонких пор.

При этом заметно, что доля семени в объеме растения значительно сокращается: в черноземе южном – с 79% до 64%, в серой лесной – с 93% до 52%, в дерново-подзолистой – с 46% до 39%. Доля проростка увеличивается в черноземе южном и серой лесной почве, в дерново-подзолистой сокращается с 30% до 17%.

Таблица 15 – Динамика роста ячменя в семенном ложе на разных типах почвы.

Доля от общего объема растения, %									
Сутки	Чернозем южный			Серая лесная почва			Дерново-подзолистая почва		
	Семя	Корни	Проросток	Семя	Корни	Проросток	Семя	Корни	Проросток
3-и сут	78,8	17,1	4,0	92,5	7,5	0,0	46,1	24,1	29,8
5-е сут	71,8	17,9	10,3	70,8	15,9	13,2	45,5	33,2	21,3
7-е сут	62,1	23,6	14,3	71,2	18,1	10,7	47,6	36,4	16,0
10-е сут	69,9	21,2	9,0	54,5	36,8	8,6	47,7	35,4	17,0
12-е сут	63,5	24,6	11,8	51,5	35,3	13,2	38,5	44,2	17,3

### 3.3. Структура микробного сообщества почв в модельном семенном ложе серой лесной, дерново-подзолистой почвах и черноземе южном

#### 3.3.1. Динамика изменения биоразнообразия и численности микробного сообщества по данным метода газовой хроматографии – масс-спектрометрии (ГХ-МС)

Реконструированный состав микробного комплекса по жирно-кислотному анализу мембранных структур бактерий с использованием баз этих микробных маркеров («Sherlock MIDI Inc» (США) и «Entire Collection» (Швеция) показал, что он включает 36 видов в серой лесной почве, 38 видов – в дерново-подзолистой почве, 37 видов – в черноземе южном, принадлежащих к пяти филумам – Proteobacteria, Actinobacteria, Firmicutes, Bacteroidetes, Cyanobacteria.

По биоразнообразию наиболее многочисленно был представлен филум Proteobacteria. Далее по количеству видов следовали Actinobacteria и Firmicutes (Рисунки 30, 31 и 32), на диаграммах показано количество видов в каждом филуме. Исходя из экологических позиций, можно утверждать, что это свидетельствует о том, что именно эти филумы были наиболее устойчивы, адаптационно пластичны и значимы в околосеменной почве при прорастании семени. Наименее разнообразен по количеству видов филум Cyanobacteria во всех трех исследуемых почвах, однако численность микроорганизмов в этом филуме сравнительно высокая. *Anabaena* (cyanobacteria) является анаэробной фотосинтезирующей бактерией, обилие этого вида косвенно указывает на анаэробные условия.

Важно отметить, что по численности микроорганизмов (численность микроорганизмов  $\times 10^6$  кл/г почвы) абсолютным доминантным во всех типах почвы являлся филум Actinobacteria. В дерново-подзолистой почве максимум численности микроорганизмов наблюдался на 5-е сутки с последующим снижением; в серой лесной почве максимальное количество микроорганизмов пришлось на 7-е сутки, как и в черноземе южном, но в черноземной почве на 10-е сутки численность оставалась сравнительно высокой.

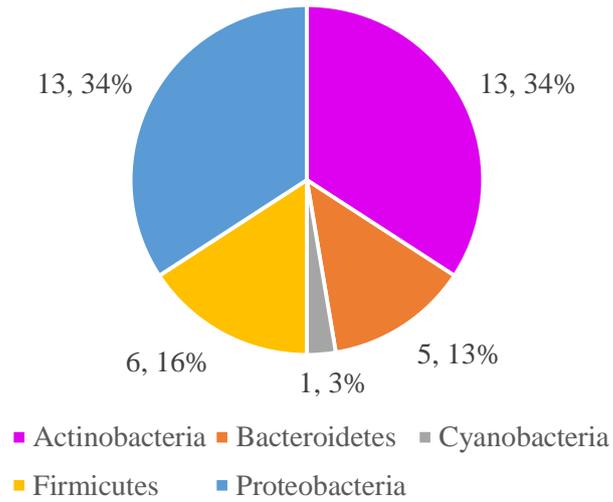


Рисунок 30 – Биоразнообразие микробиологического сообщества, дерново-подзолистая почва.

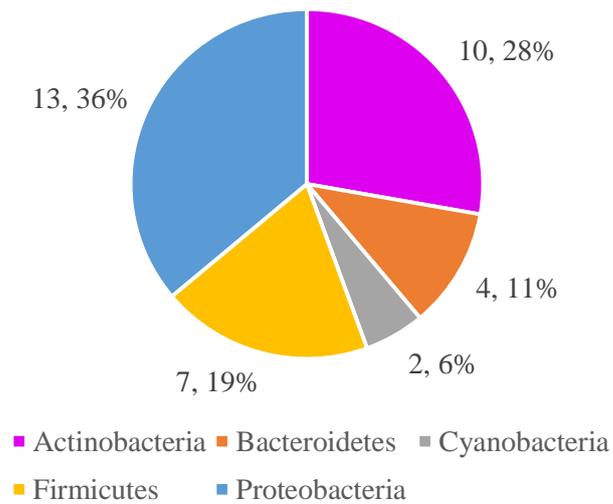


Рисунок 31 – Биоразнообразие микробиологического сообщества, серая лесная почва.

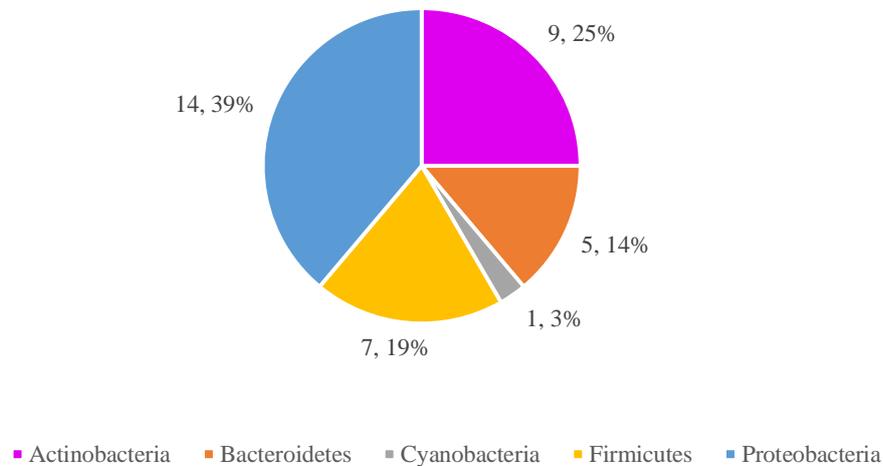


Рисунок 32 – Биоразнообразие микробиологического сообщества, чернозем южный.

3.3.2. Структура микробных сообществ почв модельного семенного ложа в разные периоды прорастания семян ячменя и на примере дерново-подзолистых, черноземов южных, серых лесных почв

#### Серая лесная почва

В серой лесной почве доминировали филумы *Proteobacteria* и *Actinobacteria* как по количеству видов, так и по численности (численность микроорганизмов  $\times 10^6$  кл/г почвы). Подробно состав микробоценоза в трех почвах эксперимента описан в Приложении в Таблицах 1П, 2П и 3П. По этим параметрам филум *Firmicutes* уступает указанным филумам. При этом пик численности микроорганизмов приходился на 7-е сутки.

В филуме *Proteobacteria* в наибольшем количестве представлены анаэробные виды, такие как *Acetobacterium* sp., *Acetobacter-Rhodobacter* group, *Aeromonas hydrophila*, *Desulfovibrio* sp., при доминировании видов с целлюлозолитической активностью. Анаэробные виды способностью переводить нерастворимые соединения фосфорной кислоты в растворимое состояние *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas vesicularis* представлены в сообществе в меньшем количестве (Бородин, 1998).

В филуме Actinobacteria аналогичным образом в наибольшем количестве в серой лесной почве обнаружены анаэробные виды. Строгий анаэроб, требующий содержания углекислого газа в почве не менее 10% (Sgorbati et. al., 1995), представитель вида *Bifidobacterium* sp. отмечен в наибольшем количестве на 7-е и 10-е сутки. На 7-е сутки также увеличилось содержание в почве другого анаэробного представителя филума Actinobacteria – *Propionibacterium jensenii*, способствующего переходу калия в раствор и обладающего антипатогенной активностью за счет выделения пропионовой кислоты и способного к активному преобразованию углеродных полимеров (Barefoot, 1997; Lind, 2010).

В филуме Firmicutes в наибольшем количестве представлены виды *Butyrivibrio* spp., способные к переработке моно- и полисахаридов растительных остатков в анаэробных условиях; аналогичным образом пик численности приходится на 7-е сутки (Пухова, 2011).

Сравнительно с другими почвами в серой лесной микробиологический состав менее разнообразен и представлен меньшей численностью, доминировали анаэробный гидролитик целлюлозы *Desulfovibrio* sp., анаэробный бродитель *Propionibacterium jensenii*, анаэроб *Bifidobacterium* sp. и анаэробной фототрофной бактерии *Anabaena*.

#### *Дерново-подзолистая почва*

В дерново-подзолистой почве общая численность бактерий была максимальная на 5-е сутки при постоянной тенденции доминирования в микробном сообществе 3-х филумов: Actinobacteria, и Firmicutes, Proteobacteria два других – Bacteroidetes и Cyanobacteria – представлены в незначительном количестве.

В филуме Actinobacteria в наибольшем количестве на 5-е сутки представлены аэробные гидролитики сложных углеводов (Мерзлая и др., 2012) – *Rhodococcus equi* и Actinobacteria spp, в филуме Proteobacteria – аэробный нитрификатор *Nitrobacter* sp. при последующем снижении численности на 7-е сутки, в филуме Firmicutes – анаэробный азотфиксатор *Clostridium pasteurianum* и анаэробный гидролитик *Ruminococcus* sp. Увеличение этих видов свидетельствует о

первоначальном разрушении целлюлозной оболочки зерна и процессов фиксации и преобразовании азота в микробном сообществе почвы вокруг прорастающего семени, необходимого для формирования C/N соотношения (повышение количества доступного азота), которое позволяет эффективно работать ферментам как бактерий, так и растения (Шеин и др., 2021).

Увеличивалась численность *Cellulomonas* sp. на 5-е сутки, с последующим снижением на 7-е сут. Этот вид является представителем факультативно анаэробных целлюлозолитиков, так же, как и другой представитель филума – Actinobacteria, *Pseudonocardia* sp. – активный целлюлозолитик с комплексом целлюлозолитических ферментов. Увеличение их численности на 5-е сутки предположительно связано с активным прорастанием семени и проявлением их целлюлозной способности, способствующей разрушению семенной оболочки. Продуктами гидролиза целлюлозы может быть углекислый газ.

Аналогичная тенденция изменения численности проявляется и у анаэробных азотфиксаторов *Clostridium pasteurianum*, что предположительно связано с иссушением почвы и сменой условий проращивания в сторону аэробных.

Наблюдаемое обилие анаэробных *Ruminococcus* sp. и видов железоредукторов можно объяснить химизмом дерново-подзолистой почвы, присутствием  $Fe(OH)_3$  в почвенно-поглощающем комплексе, который восстанавливается анаэробными железоредукторами в их анаэробной дыхательной цепи. Так же, как и у других анаэробов, их численность снижается к 7-м суткам. Эти виды в процессе своего анаэробного метаболизма образуют такие газообразные компоненты почвенного воздуха как водород, углекислый газ, кислород.

Постепенное увеличение численности к 7-м суткам происходило у аэробных видов, таких как *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas putida*, *Pseudomonas vesicularis*, *Sphingomonas adgesiva*, что также косвенно свидетельствует об изменении газового состава в сторону аэробных условий. По мере изменения газового состава почвенного воздуха изменялась численность аэробных и анаэробных микроорганизмов, соответственно.

Итак, в составе микробного комплекса дерново-подзолистой почвы доминировали актинобактерии (аэробы *Actinobacteria* spp., *Rhodococcus equi*) на всем промежутке исследования. При этом к 5-м суткам эксперимента содержание актинобактерий возрастало, по-видимому, из-за участия этих микроорганизмов в распаде семенной оболочки. В дальнейшем, на 7-е сутки, содержание актинобактерий уменьшилось.

### *Чернозем южный*

Анализ динамики таксономического состава микробиологического сообщества почв семенного ложа чернозема южного показал, что по мере роста семени происходит увеличение с пиковым значением на 7-е сутки количества анаэробных видов из разных филогенетических групп, в том числе тех, для которых известна их способность гидролизовать целлюлозу в анаэробных условиях (Рисунок 38). В частности, об этом свидетельствует существенное увеличение в филуме Proteobacteria облигатно анаэробного вида *Desulfovibrio* sp. с такой ферментативной активностью (Taufieq et al., 2015). По-видимому, уменьшается количество кислорода, увеличивается содержание углекислого газа (изменяется окислительно-восстановительный потенциал) и доминантными в процессе разрушения оболочки становятся анаэробы. Об изменении газового режима в сторону повышения содержания CO<sub>2</sub> свидетельствует увеличение численности относительно других видов, таких как *Anabaena* sp. из филума Cyanobacteria – анаэробной фототрофной бактерии, т.е. осуществляющей анаэробный фотосинтез – и микроорганизмов из филума Actinobacteria: *Mycobacterium* sp., обладающих способностью к аэробной деструкции сложных органических соединений (Rosenblueth et al., 2011), *Bifidobacterium* sp., анаэроба, требующего высокого содержания (10%) CO<sub>2</sub> в среде (Современная микробиология, 2005) и содержания *Propionibacterium jensenii* анаэробного вида, способного за счет выделения большого количества пропионовой кислоты изменять pH среды, что определяет его антифунгальные свойства (Lind, 2010) и, следовательно, регулирующую роль в формировании сообщества.

На преобладание анаэробных условий указывает то, что подавляющее большинство видов филума Bacteroidetes, обнаруженных в составе микробиологического сообщества, являются анаэробными; а также, что представители этого филума специализируются на разложении полисахаридов (Дудун и др., 2020).

В составе микробного комплекса чернозема южного доминировали аэробы *Mycobacterium* spp., анаэробы *Bifidobacterium* sp, *Propionibacterium jensenii* и анаэробный гидролитик целлюлозы *Desulfovibrio* sp.

### 3.3.3. Динамика численности видов с целлюлозолитической активностью в семенном ложе ячменя

Обращаясь к результатам, полученным томографическим методом (Таблица 15. Динамика роста ячменя в семенном ложе на разных типах почвы), можно связать увеличение численности анаэробных видов микроорганизмов с увеличением доли корней, что сопровождается повышением выделения экссудатов корневой системы, стимулирующих развитие определенных видов микроорганизмов, которые связаны с этими органическими соединениями трофическими потребностями. С другой стороны, дыхание увеличенной биомассы корней приводит к повышению содержания углекислого газа и снижения кислорода. Эти физические факторы определяют изменение экологии почвенной среды вокруг прорастающего семени и соответствующего взаимосвязанного отклика микробного сообщества.

На серии рисунков «Динамика роста ячменя в семенном ложе» (Рисунки 33, 34, 35) можно заметить уменьшение размера семени по мере роста и развития корневой системы ячменя. При этом анализ микробиологического сообщества указывает не только на активный рост анаэробных микроорганизмов, но и на преобладание видов с активностью в отношении расщепления сложных углеводов, активных целлюлозолитиков (Таблица 16).

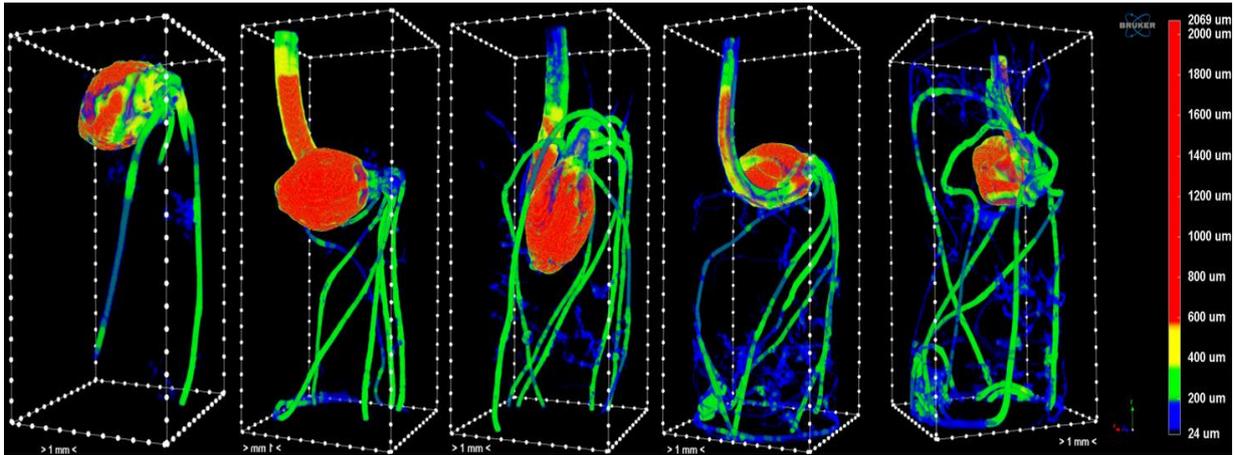


Рисунок 33 – Динамика роста ячменя в семенном ложе серой лесной почвы, карта локальной толщины.

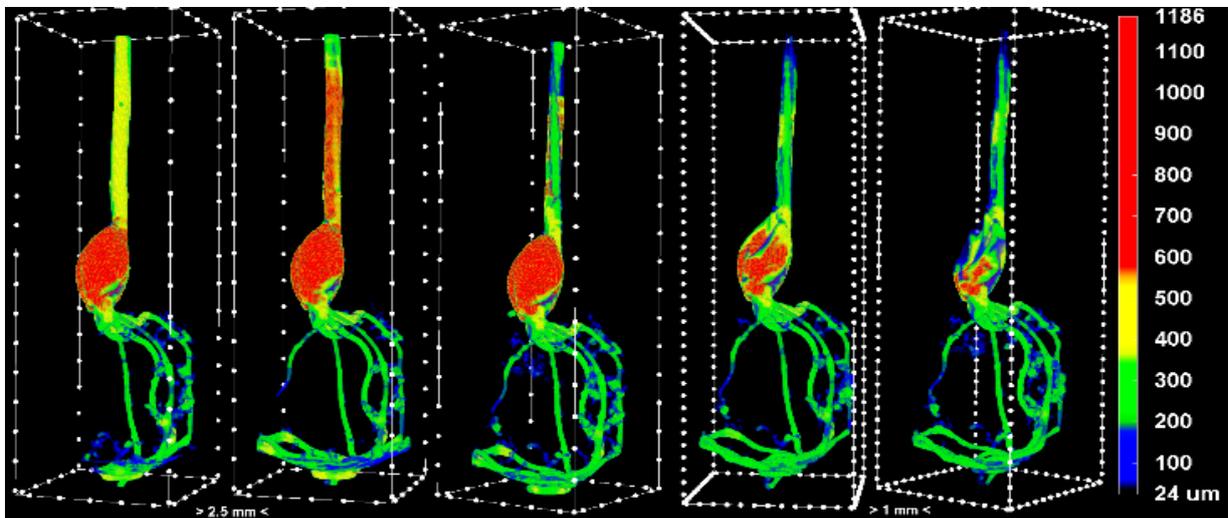


Рисунок 34 – Динамика роста ячменя в семенном ложе дерново-подзолистой почвы, карта локальной толщины.

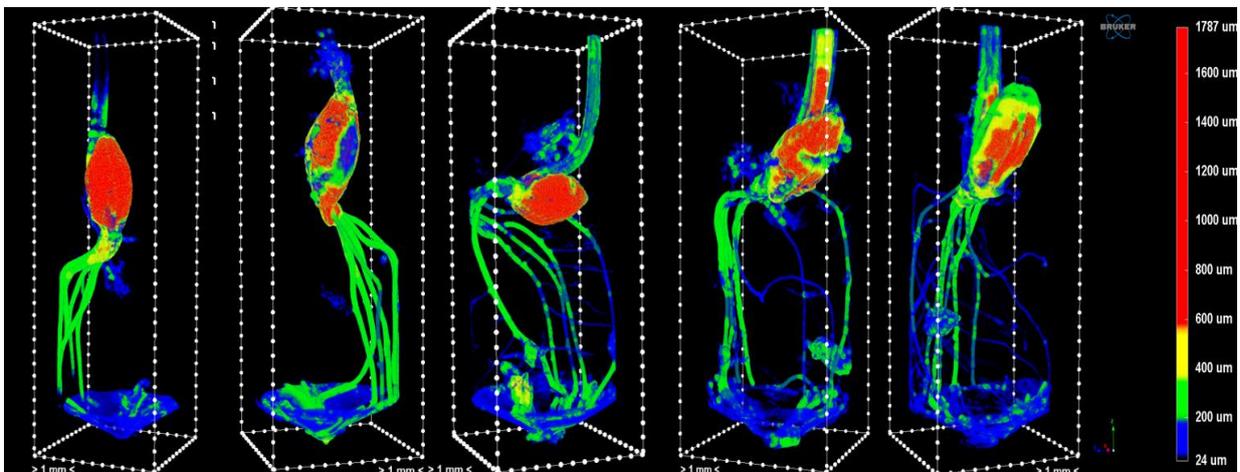


Рисунок 35 – Динамика роста ячменя в семенном ложе чернозема южного, карта локальной толщины.

Таблица 16 – Некоторые виды целлюлозолитических микроорганизмов, представленных в наибольшем количестве в почвах модельного семенного ложа.

Филум	Серая лесная почва	Дерново-подзолистая	Чернозем южный
АКТИНОВАКТЕРИЯ	<i>Pseudonocardia</i> sp. <i>Propionibacterium jensenii</i> <i>Rhodococcus equi</i>	<i>Cellulomonas</i> sp. <i>Propionibacterium jensenii</i> <i>Rhodococcus equi</i> <i>Pseudonocardia</i> sp.	<i>Propionibacterium jensenii</i> <i>Pseudonocardia</i> sp. <i>Rhodococcus equi</i>
ПРОТЕОВАКТЕРИЯ	<i>Desulfovibrio</i> sp. <i>Aeromonas hydrophila</i>	<i>Desulfovibrio</i> sp.	<i>Desulfovibrio</i> sp. <i>Aeromonas hydrophila</i>
БАКТЕРОИДЕТЫ	<i>Bacteroides ruminicola</i> <i>Cytophaga</i> sp.	<i>Bacteroides ruminicola</i> <i>Cytophaga</i> sp.	<i>Bacteroides ruminicola</i> <i>Cytophaga</i> sp.

Изменение численности основных видов представлено на Рисунках 36, 37 и 38. В серой лесной почве пик численности видов целлюлозолитической активностью приходился на 7-е сутки при доминировании видов *Aeromonas hydrophila* филума Proteobacteria. В дерново-подзолистой почве максимальная численность видов *Cellulomonas* sp, *Pseudonocardia* sp., *Rhodococcus equi* и *Desulfovibrio* sp. В черноземе южном среди целлюлозолитических видов в наибольшем количестве были представлены *Desulfovibrio* sp., *Propionibacterium jensenii* и *Rhodococcus equi*.

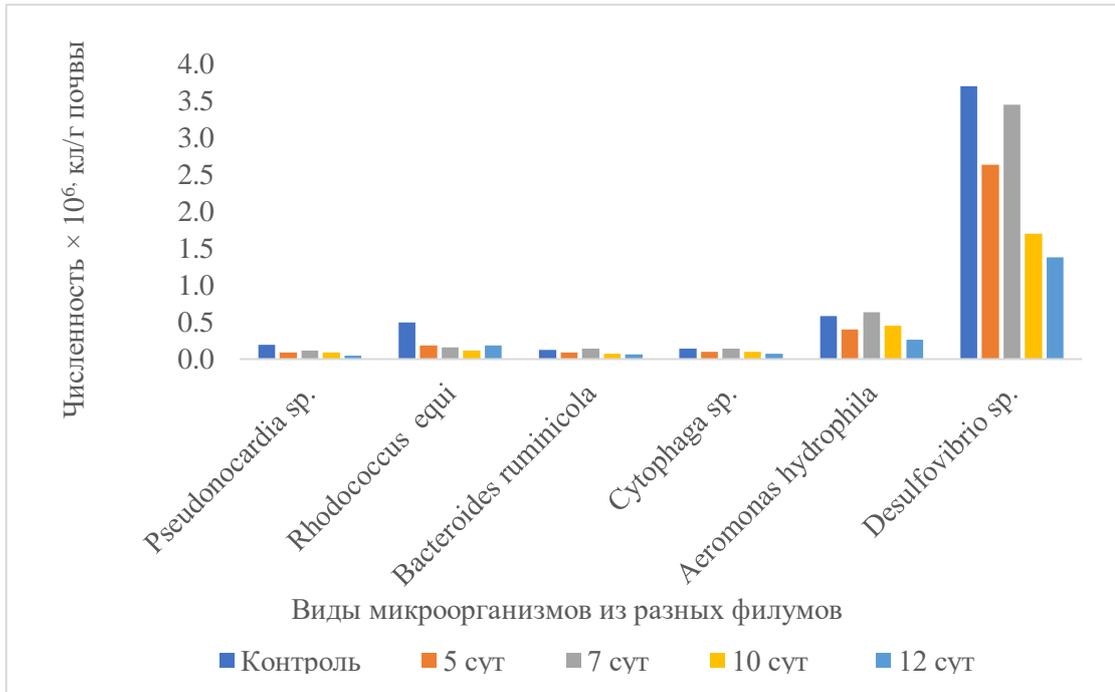


Рисунок 36 – Динамика численности видов с целлюлозолитической активностью в семенном ложе ячменя в контрольном образце и с 5-х по 12-е сутки прорастания в серой лесной почве.

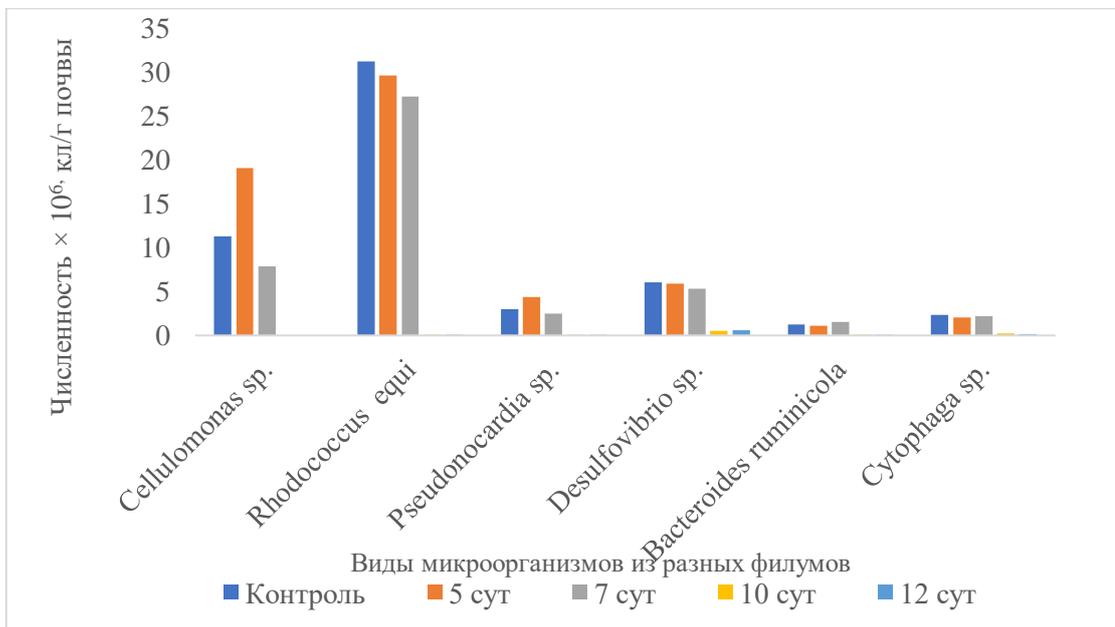


Рисунок 37 – Динамика численности видов с целлюлозолитической активностью в семенном ложе ячменя в контрольном образце и с 5-х по 12-е сутки прорастания на дерново-подзолистой почве.

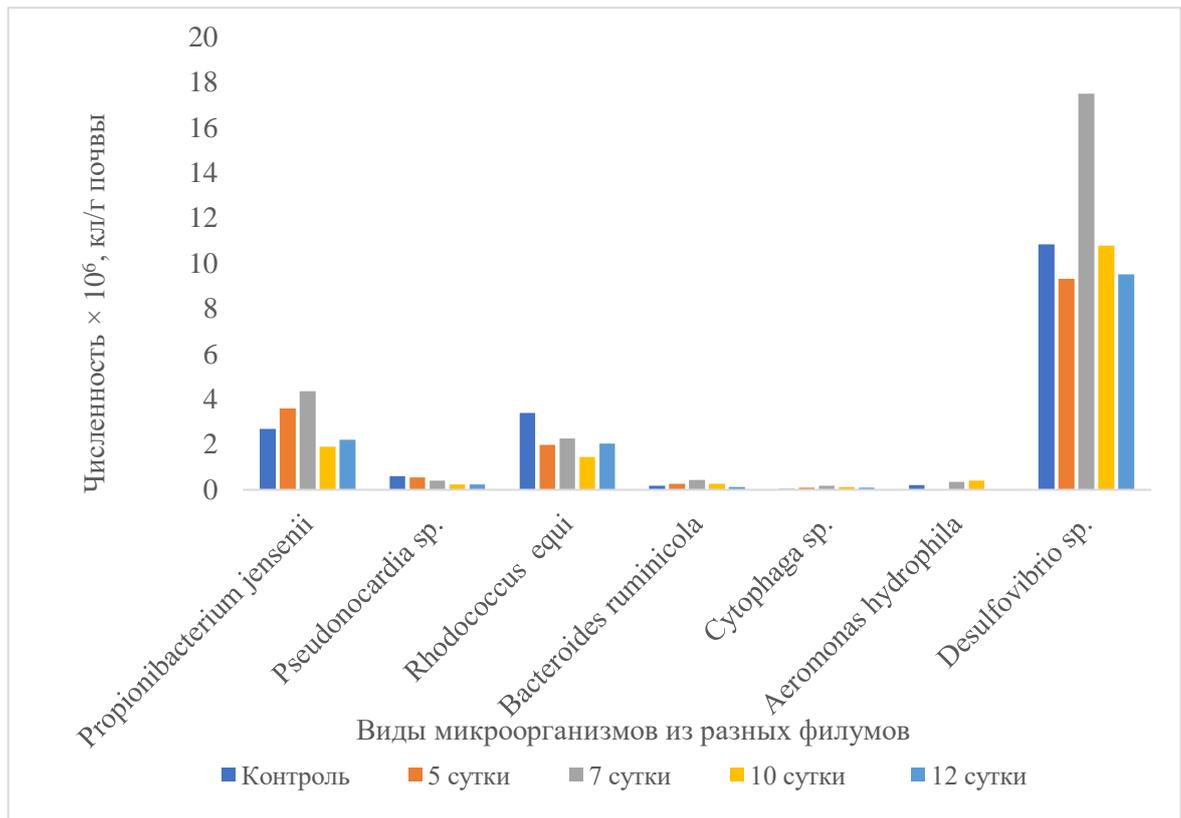


Рисунок 38 – Динамика численности видов с целлюлозолитической активностью в семенном ложе ячменя в контрольном образце и с 5-х по 12-е сутки прорастания в черноземе южном.

Таким образом, в первый этап прорастания семени численность и состав почвенной биоты подвергалась динамическим изменениям, протекающим физиологически согласованно с процессом прорастания. Показанное на томографической съемке снижение объема семени за период с 3-х по 12-е сутки происходило при постоянном доминировании в микробном комплексе – «активных гидролитиков», разлагающих сложные органические соединения (оболочку семени) – в аэробных условиях в дерново-подзолистой и анаэробных в серой лесной и черноземе южном. При этом суммарная численность бактерий увеличивалась к 5-м суткам в дерново-подзолистой и на 7-е сутки в остальных почвах. В последующие сутки она снижалась, что связано, по-видимому, с окончанием разрушения оболочки семени.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе показано, что в процессе эксперимента происходит взаимообусловленное изменение биотических и абиотических компонентов системы «почва – растения – микроорганизмы», выделяются определенные стадии их развития, связанные с динамикой распределения объемов почвенных пор по размерам, объемов корней разного диаметра, состава микробиологического сообщества и его численности. Отмечено, что к 7-м суткам происходит перераспределение диаметров корней – в этот период появляются наиболее тонкие корни; меняется характер распределения пор; изменяется численность микроорганизмов – достигает пика и позже снижается. По-видимому, этапность формирования системы «почва – растения – микроорганизмы» обусловлена взаимосвязанными изменениями во всех трех составляющих системы, взаимно контролирующих и участвующих в формировании всего консорциума. В дальнейшем возможно определить этапы и траекторию развития системы в целом, на основе апробированных в данной работе методов. Эти знания необходимы для разработки инженерных агросистем, которые основываются на понимании природных взаимодействий. Существующая на сегодняшний день проблема масштабирования ставит вопросы о возможности применения экспериментальных результатов данного исследования в условиях сельскохозяйственного производства, в масштабах поля. Первым шагом для решения вопросов в этом направлении автор видит в продолжении исследования модельных и нативных образцов указанной системы с увеличением размера образца с сохранением должного качества томографической съемки. Кроме того, актуальным может быть использование разработанного и апробированного дизайна лабораторного эксперимента для моделирования разных сценариев почвенных и внешних условий для исследования развития системы «почва – прорастающее семя растения – микроорганизмы».

## ВЫВОДЫ

1. На начальном этапе (до 12-х сут) формирования корневой системы ячменя (*Hordeum vulgare* L.) наибольший объем порового пространства исследуемых почв был представлен порами диаметром от 0,1 до 0,4 мм. В контрольных образцах, без корневой системы, в серой лесной почве около 48% приходилось на очень тонкие макропоры (0,08–0,4 мм), в дерново-подзолистой почве – 84% (0,08–1 мм), а в черноземе южном 46% и 39% приходилось на микро- и мезопоры соответственно (0,008–0,04 мм и 0,04–0,08 мм). В черноземе южном доля макропор постоянно увеличивалась в процессе опыта с 33% на 3-и сутки до 68% на 12-е сутки. Увеличение доли макропор происходило во всех указанных типах почвы до 7-х суток. На 10-е и 12-е сутки в серой лесной почве более 50% порового пространства было занято мезопорами (0,04–0,08 мм); в дерново-подзолистой почве характер распределения пор с увеличением доли макропор (0,08–2 мм) сохранялся с 3-х по 12-е сут; в черноземе южном доля тонких макропор (0,08–1 мм) постоянно увеличивалась, достигая пика к 10–12-м сут.

2. Корневая система ячменя (*Hordeum vulgare* L.) во всех трех типах почв наибольшая корневая биомасса представлена корнями диаметром от 0,2 до 0,6 мм. В серой лесной почве, начиная с 7-х суток, появлялись корни диаметром от 0,7 до 1,4 мм, а на 10-е и 12-е сутки доля относительно тонких корней 0,1–0,4 мм выше, как в сравнении с другими этапами в серой лесной почве, так и в сравнении с другими почвами. В дерново-подзолистой почве с 3-х по 7-е сут максимум корней приходился на диапазон 0,4–0,6 мм, на 10-е и 12-е сут – 0,4–0,5 мм. Максимальные доли толщины корней ячменя в черноземе южном: к 3-м сут – 0,5–0,6 миллиметровые корни составляли 27%, на 5–7-е сут – 0,4–0,5 миллиметровые корни достигали 39–26%, на 10–12-е сут – 0,3–0,4 миллиметровые корни составляли 24–32%.

3. В составе микробного сообщества в почвах модельного семенного ложа в начальный период прорастания ячменя (*Hordeum vulgare* L.) доминируют представители филогенетических групп Actinobacteria и Proteobacteria. Во всем

микробном сообществе наибольшую численность составляют аэробно-анаэробные микроорганизмы, обладающие комплексом целлюлозолитических ферментов, способствующих разложению сложных органических соединений, а также обладающие антагонистической активностью к фитопатогенам. Максимальная численность микроорганизмов отмечалась на 5–7-е сут прорастания ячменя, что согласно результатам томографической съемки соответствует периоду активного уменьшения объема прорастающего семени и совпадает по срокам с появлением тонких боковых корней. В этот же период происходит изменение в распределении пор по размерам.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абросимов К. Н., Корост Д. В., Скворцова Е. Б. Поровое пространство залежной дерново-подзолистой почвы Московского региона: особенности структуры на разных иерархических уровнях // Вестник Московского городского педагогического университета. Серия: Естественные науки. 2019. № 2. С. 37–48.
2. Абросимов К. Н., Юдина А. В., Фомин Д. С. Изучение микроструктуры агрегата чернозема миграционно-мицеллярного методом неразрушающего контроля // Российский журнал прикладной экологии. 2019. № 2. С. 9–14.
3. Абросимов К. Н., К. М. Герке, Д. С. Фомин, К. А. Романенко, and Д. В. Корост. Томография в почвоведении: от первых опытов к современным методам // Почвоведение. 2021. №. 9. С. 1097–1112.
4. Абросимов К.Н., Герке К.Н., Семенов И.Н., Корост Д.В. Применения алгоритма Оцу при сегментации порового пространства почв по томографическим данным // Почвоведение. 2021а. № 4. с. 475–488.
5. Агрохимия и комплекс микроорганизмов в почве агроценоза / Н. В. Верховцева, Е. Б. Пашкевич, Е. Н. Кубарев, А. А. Романычева. МАКС Пресс Москва. 2017. 52 с.
6. Алифанов В.М., Лошакова Н.А. Водный режим серых лесных почв // Почвоведение. 1981. №4. с. 58–70
7. Ардесов В. С., Салихов Д. Р., Халиков А. Р. Разработка и применение алгоритма выделения контуров бинарных изображений // Составители: Научно-издательский центр «Мир науки». 2017.
8. Ахромейко А.И. Структура почв. М.. Л.: Гос. с.-х. изд.-во. 1930. 160 с.
9. Белоусов С.В., Ханин Ю. В. Проблемы повышения плодородия почвы // Общество, образование, наука в современных парадигмах развития. 2020. С. 185–191.
10. Бердников В.В. Палеокриогенный микрорельеф центра Русской равнины. М.: Наука. 1976. 125 с.

11. Боронин А.М. Ризосферные бактерии рода *Pseudomonas*, способствующие росту и развитию растений // Соросовский образовательный журнал. 1998. Т. 10. С. 25–31.
12. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М.: Высшая школа. 1973.
13. Вайнберг Э.И., Казак И.А., Файнгойз М.Л. Рентгеновская вычислительная томография по методу обратного проецирования с фильтрацией двойным дифференцированием // Дефектоскопия. 1985. № 2. С. 31—39
14. Величко А.А., Морозова Т.Д., Нечаев В.П., Порожнякова О.М. Позднеплейстоценовый криогенез и современное почвообразование в зоне южной тайги (на примере Владимирского ополья) // Почвоведение. 1996. №9. с.1056–1064.
15. Верховцева Н.В. и др. Структура сообществ микроорганизмов в урбаноземах, реконструированная по липидным маркерам // Проблемы агрохимии и экологии. 2015. №. 3. С. 45–53.
16. Верховцева Н.В., Ларина Г.Е., Спиридонов Ю.Я., Степанов А.Л., Осипов Г.А. Микробные консорциумы почв агроценозов разных природных зон России с учетом их сельскохозяйственного использования // Проблемы агрохимии и экологии. 2008. С. 51–54.
17. Вершинин П.В., Мельникова М.К., Мичурин Б.Н. и др. Основы агрофизики. Москва: Государственное издательство физико-математической литературы. 1959. 903 с.
18. Воронин А.Д. Основы физики почв. Москва: Изд - во Моск. ун-та. 1986. 244 с.
19. Воронин А.Д. Структурно-функциональная гидрофизика почв. 115 Москва: Изд-во Моск. ун-та. 1984. 204 с.
20. ГОСТ 10968–88 Зерно. Методы определения энергии прорастания и способности прорастания. М.: Стандартиформ. 2009. 4 с.
21. ГОСТ 12038–84 Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. М.: Стандартиформ. 2011. 64 с.

22. Губов В.И. Методы исследований в агрофизике: краткий курс лекций для аспирантов направления подготовки 35.06.01 «Сельское хозяйство» / Сост.: В.И. Губов // ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Саратов. 2014. 66 с.
23. Долгова Л.С. О необходимости учёта комплексности почвенного покрова в подзолистой зоне при составлении крупномасштабных почвенных карт // Почвенно-географические и ландшафтно-геохимические исследования: Сб. научных статей. М. 1964. С. 104–122.
24. Дояренко А.Г. Дифференциальная скважность как показатель почвенной структуры // Соц. зерн. хоз-во. 1941. №. 1. С. 54–72.
25. Дояренко А.Г. К изучению структуры почвы как соотношения некапиллярной и капиллярной скважности и ее значение в плодородии почвы // Науч.-агрон. журн. 1924. № 7–8.
26. Дудун А.А., Бонарцев А.П., Жаркова И.И., Воинова В.В. Роль кишечной микробиоты в лечении различных заболеваний и антибактериальные препараты нового поколения. Москва: Москва. 2020. 130 с.
27. Единый государственный реестр почвенных ресурсов России. Версия 1.0 коллективная монография / И. О. Алябина и др., отв. ред. В. С. Столбовой. М-во сельского хоз-ва Российской Федерации. Российская акад. с.-х. наук. Москва. Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева. 2014. 760 с.
28. Зайдельман Ф.Р. Мелиорация почв, М. КДУ. Университетская книга. 2017. 290 с.
29. Иванов А.Л., Шеин Е.В., Скворцова Е.Б. Томография порового пространства почв: от морфологической характеристики к структурно-функциональным оценкам // Почвоведение. 2019. №. 1. С. 61–69.
30. Карпачевский Л.О. Эстетика антропосферы и биосферы // История и современность. 2012. №. 2. С. 28–34.
31. Кауричев И.С., Гречин И.П. (ред.) Почвоведение М.: Колос. 1969. 543 с. (Учебники и учеб. пособия для высш. с. -х. учеб. заведений).
32. Качинский Н.А. Опыт агромелиоративной характеристики почв // Изд. Советской секции МАП. 1934.

33. Качинский Н.А. Физика почвы. Москва: Высшая школа. 1965. 321 с.
34. Классификация и диагностика почв России / Л.Л. Шишов и др.; под ред. Г.В. Добровольский. Смоленск, 2004. С. 342.
35. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 220 с.
36. Колодяжный А. Ю. Особенности формирования метагенома и функциональной структуры микробного комплекса при внесении соломы в почву / А. Ю. Колодяжный, Н. В. Патыка, О. В. Орлова // Збалансоване природокористування. 2014. № 2. С. 28–33.
37. Круглов Ю.В., Умаров М.М., Мазиров М.А., Хохлов Н.Ф., Патыка Н.В., Думова В.А., Андронов Е.Е., Костина Н.В., Голиченков М.В. Изменение агрофизических свойств и микробиологических процессов дерново-подзолистой почвы в экстремальных условиях высокой температуры и засухи // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2012. Вып. 3. С. 79–87.
38. Кузнецова Т. В. и др. Состав микробных сообществ при различном содержании нефтепродуктов в серых лесных почвах // Вестник Казанского технологического университета. 2016. Т. 19. №. 14. С. 165–168.
39. Манучарова Н. А. и др. Молекулярный анализ гидролитической прокариотной компоненты почв, загрязненных нефтепродуктами восстановленных внесением хитина // Микробиология. 2017. Т. 86. №. 3. С. 373–382.
40. Медедев В. В. Оптимизация агрофизических свойств черноземов. М.: Агропромиздат. 1988. 160 с.
41. Мельничук Т. Н. Изменение состава микробиома чернозема южного при влиянии систем земледелия и микробных препаратов / Т. Н. Мельничук и др. // Таврический вестник аграрной науки. 2018. №. 4. С. 76–87.
42. Мерзлая Г. Е., Верховцева Н.В., Селиверстова О.М., Макшакова О.В., Волошин С.П. Взаимосвязь микробиологических и агрохимических показателей дерново-подзолистой почвы при длительном применении удобрений // Проблемы агрохимии и экологии. 2012. №. 2. С. 18–25.
43. Методическое руководство по изучению почвенной структуры / Под ред. И.Б. Ревута, А.А. Роде. Л.: Колос. 1969. 135 с.

44. Милановский Е. Ю., Шеин, Е.В., Русанов, А.М., Засыпкина, Д.И., Николаева, Е.И., Анилова, Л.В. Почвенная структура и органическое вещество типичных черноземов Предуралья под лесом и многолетней пашней //Вестник Оренбургского государственного университета. 2005. №. 2. С. 113–117.
45. Модель адаптивно-ландшафтного земледелия Владимирского Ополя / Под редакцией академиков РАСХН В.И. Кирюшина и А.Л. Иванова. М.: «Агроконсалт». 2004 456с.
46. Муромцев Н.А., Анисимов К.Б. Особенности формирования водного режима дерново-подзолистой почвы на различных элементах почвенной катены // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2015. Вып. 77. С. 78–93.
47. Национальный Атлас почв Российской Федерации / Главный редактор чл.-корр. РАН С.А. Шоба. М.: Астрель: АСТ. 2011. 632 с.
48. Ополя Центральной России и их почвы / А. Н. Тюрюканов, Т. Л. Быстрицкая. М.: Наука. 1971. 239 с.
49. Осипов Г.А. Способ определения родового (видового) состава ассоциации микроорганизмов / Г.А Осипов // Патент на изобретение №2086642 от 10.08.1997. 12 с.
50. Пашкевич Е.Б. Влияние разных видов органических удобрений на агрохимическое и микробиологическое состояние дерново-подзолистой почвы в агроценозе: автореферат дис.... кандидата биологических наук : 06.01.04 / Моск. гос. ун-т им. М.В. Ломоносова. Москва. 2004. 25 с.
51. Писанов Р. В. и др. Идентификация микроорганизмов с применением газовой хромато-масс-спектрометрии // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 2020. №. 4. С. 356–362.
52. Полякова С. И., Быстрова О.В., Агудин П.С., Паршина П.В., Засурцев Г.В., Шумилов П.В. Особенности микробиоты кишечника детей с расстройствами аутистического спектра по данным масс-спектрометрии микробных маркеров // Вопросы детской диетологии. 2021. Т.19 №. 6. 2021 С. 5–15
53. Проблемы аналитической химии: Химический анализ в медицинской диагностике. Т.II / под ред. Г. К. Будникова. М.: Наука, 2010. 504 с.

54. Пухова Н.Ю., Верховцева Н.В., Ларина Г.Е. Структура микробного сообщества чернозема выщелоченного в зависимости от антропогенной нагрузки // Проблемы агрохимии и экологии. 2011. №. 4. С. 42–47.
55. Ревут И.Б. Методическое руководство по изучению почвенной структуры / И. Б. Ревут, А. А. Роде. Ленинград: Колос. 1969. 527 с.
56. Рубцова Л. П. О генезисе почв Владимирского ополья // Почвоведение. 1974. № 6. С. 17–27
57. Савицкий Я. В. Современные возможности метода рентгеновской томографии при исследовании керна нефтяных и газовых месторождений / Я. В. Савицкий // Вестник ПНИПУ. Геология. Нефтегазовое и горное дело. 2015. №. 15. С. 28–37.
58. Селиверстова О. М., Верховцева Н. В., Корчагин А. А. Анализ микробоценоза почвы при внесении удобрений в севообороте методом газовой хроматографии // Плодородие. 2008. №. 5. С. 37–39.
59. Селиверстова О.М., Верховцева Н.В. Продуктивность агроценоза и микробное сообщество почв. Масс-спектрометрический анализ структуры микробоценоза // LAP LAMBERT Academic Publishing. 2011. 140 с.
60. Сергеев Е.М. Грунтоведение / Учебник, под ред. Е.М.Сергеева. 3-е изд. Москва: Изд-во МГУ. 1971. 595 с.
61. Симакова М.С. Отражение древних криогенных процессов в структуре почвенного покрова дерново-ледниковой равнины запада Ярославской области // Структура почвенного покрова и организация территории. М.: Наука. 1983.
62. Сираева З.Ю. Метагеномный анализ структуры прокариотных сообществ горизонтов почв при No-Till технологии / Сираева З.Ю., Булыгина Е.А., Исмагилова Р.К., Кравцова О.А. // Современные проблемы биохимии, генетики и биотехнологии: мат. III Всеросс. науч. конф. с междунар. участием, Уфа, 21–23 сент. 2021. Уфа: РИЦ БашГУ. 2021. С. 207–214.
63. Скворцова Е. Б., Герке К. М., Корост Д. В., Абросимов К.Н. Строение порового пространства в подзолистых горизонтах суглинистых почв (анализ 2D и

3D изображений) // Бюллетень почвенного института им. ВВ Докучаева, 2013. №. 71. С. 65–79.

64. Современная микробиология. Прокариоты: В 2-х томах //А. Альперт, В. Буккель и др. Под ред. Й. Ленгелера, Г. Дрекса, Г. Шлегеля.М.: Мир. 2009. Т. 1. С. 656.

65. Ступакова Г. А. и др. Разработка стандартного образца черноземной почвы, аттестованного на показатели плодородия // Эталоны. Стандартные образцы. 2019. №. 4. С. 33–40.

66. Суздалева А.В., Шеин Е.В., Абросимов К.Н., Дембовецкий А.В. Визуализация и количественная характеристика физических и биологических процессов методом микротомографии на примере прорастания ячменя // Проблемы экологии южного урала. 2021. С. 49–54.

67. Теории и методы физики почв / Под ред. Шеина Е.В. и Карпачевского Л.О. М.: Гриф и К, 2007. 616 с.

68. Тихонович И. А. и др. Таксономическая структура прокариотных сообществ почв разных биоклиматических зон //Бюллетень Почвенного института им. ВВ Докучаева. 2018. №. 95. С. 125–153.

69. Умарова А.Б. Преимущественные потоки влаги в почвах: закономерности формирования и значение в функционировании почв. М.: ГЕОС, 2011. 268 с.

70. Фёдоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень / Академия наук СССР. Ботанический институт им. В. Л. Комарова. Под общ. ред. П. А. Баранова. Фотографии М. Б. Журманова. М.Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 352 с.

71. Фомин Д.С. Постагрогенная трансформация структурного состояния черноземов курской области под лесными насаждениями. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук: 22.06.22. 2022. 24 с.

72. Шеин Е. В., Березин П. Н., Гудима И. И. Дифференциальная пористость почв //Почвоведение. 1988. №. 3. С. 53–65.

73. Шейн Е. В., Рыжова И. М. Математическое моделирование в почвоведении: учебник // М.: Изд-во ИП «Маракушев. 2016. 377с.
74. Шейн Е. В., Скворцова Е. Б., Дембовецкий А. В., Абросимов К. Н., Ильин Л. И., Шнырев Н. А. Распределение пор по размерам в суглинистых почвах: сравнение микротомографического и капилляриметрического методов определения // Почвоведение. 2016. №3. С.344–354
75. Шейн Е.В. и др. Методы оценки и прогноза агрофизического состояния почв / Е. В. Шейн, С. И. Зинченко, М. В. Банников и др. ГНУ Владимирский НИИСХ, Россельхозакадемия Владимир, 2009. 105 с.
76. Шейн Е.В. Курс физики почв: Учебник. Москва: Изд-во Моск. ун-та, 2005. 432 с.
77. Шейн Е.В., Верховцева Н.В., Суздалева А.В., Абросимов К.Н. Рентгеновская компьютерная томография структуры корней и динамика почвенной биоты на ранних стадиях роста ячменя (*Hordeum vulgare* L.) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. №. 53. С. 6–21.
78. Шейн Е.В., Иванов А.Л., Бутылкина М.А, Мазиров М.А. Пространственно–временная изменчивость агрофизических свойств комплекса серых лесных почв в условиях интенсивного сельскохозяйственного использования. // Почвоведение. 2001. № 5,. С. 578–585.
79. Шейн Е.В., Милановский Е.Ю., Хайдапова Д.Д., Поздняков А.И., Тюгай З.Н., Початкова Т.Н., Дембовецкий А.В. Практикум по физике твердой фазы почв. Уч. пособие. М.: Буки-Веди, 2017. 119 с.
80. Шейн Е.В., Русанов, А.М., Милановский, Е.Ю., Демченко, Э.В., Засыпкина, Д.И. Изменение водоустойчивости агрегатов и физико-химических свойств органического вещества типичных черноземов Оренбургской области при сельскохозяйственном использовании //Труды Всероссийской конференции" Проблемы геоэкологии Южного Урала" Оренбург. 2003. С. 57–61.
81. Шейн Е.В., Скворцова Е.Б., Панина С.С., Умарова А.Б., Романенко К.А. Гидродепозитарные и гидропроводящие свойства при моделировании влагопереноса в дерново-подзолистых почвах с помощью физически

обоснованных моделей // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2015. №80. С. 71–82.

82. Abrosimov K.N., Gerke K.M., Fomin D.S. et al. Tomography in soil science: From the first experiments to modern methods (a review) // Eurasian Soil Science. 2021a. Vol. 54. № 9. P. 1385–1399.

83. Abrosimov K.N., Gerke K.M., Semenov I.N., Korost D.V. Otsu's Algorithm in the Segmentation of Pore Space in Soils Based on Tomographic Data // Eurasian Soil Science. 2021. T. 54. № 4. P. 560–571

84. Adessi A., de Carvalho R.C., Philippis De R., Branquinho C., da Silva J.M. Microbial extracellular polymeric substances improve water retention in dryland biological soil crusts // Soil Biology and Biochemistry. 2018. T. 116. P. 67–69.

85. Amézketa E. Soil Aggregate Stability: A Review // Journal of Sustainable Agriculture. 2008. V. 14. P. 83–151.

86. Amézketa E. Soil aggregate stability: a review // Journal of sustainable agriculture. 1999. T. 14. №. 2–3. P. 83–151.

87. Anderson S.H., Gantzer C.J. Determination of soil water content by X-ray computed tomography and magnetic resonance imaging // Irrigation science. 1989. T. 10. №1. P. 63–71.

88. Anderson S.H., Peyton R.L., Wigger J.W., Gantzer C.J. Influence of aggregate size on solute transport as measured using computed tomography // Geoderma. 1992. № 53. P. 387–398.

89. Araujo F.F., Bonifacio A., Bavaresco L.G., Mendes L.W., Araujo A.S.F. *Bacillus subtilis* changes the root architecture of soybean grown on nutrient-poor substrate // Rhizosphere. 2021. T. 18. P. 100348.

90. Aravena J.E. et al. Quantifying coupled deformation and water flow in the rhizosphere using X-ray microtomography and numerical simulations // Plant and Soil. 2014. T. 376. №. 1. P. 95–110.

91. Aravena J.E., Berli M., Ghezzehei T.A., Tyler S.W. Effects of root-induced compaction on rhizosphere hydraulic properties-X-ray microtomography imaging and

numerical simulations // *Environmental science & technology*. 2011. T. 45. №. 2. P. 425–431.

92. Artursson V., Finlay R.D., Jansson J.K. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth // *Environmental microbiology*. 2006. №. 8. P. 1–10.

93. Atkinson J.A., Pound M.P., Bennett M.J., Wells D.M. Uncovering the hidden half of plants using new advances in root phenotyping // *Current opinion in biotechnology*. 2019. T. 55. P. 1–8.

94. Bacq-Labreuil A. et al. Effects of cropping systems upon the three-dimensional architecture of soil systems are modulated by texture // *Geoderma*. 2018. T. 332. P. 73–83.

95. Bai Y. et al. Functional overlap of the Arabidopsis leaf and root microbiota // *Nature*. 2015. T. 528. №. 7582. P. 364–369.

96. Bakker P., Berendsen R. L., Doornbos R. F., Wintermans P. C., Pieterse C. M. The rhizosphere revisited: root microbiomics // *Frontiers in plant science*. 2013. T. 4. P. 165.

97. Bamforth S.S. Interactions between protozoa and other organisms Agriculture, ecosystems and environment. 1988. T. 24. №. 1–3. P. 229–234.

98. Bamforth S.S. Symposium on «Protozoan Ecology»: The Role of Protozoa in Litters and Soils // *The Journal of protozoology*. 1985. T. 32. №. 3. P. 404–409.

99. Bao Y., Aggarwal P., Robbins, N. E., Sturrock C. J., Thompson M. C., Tan H. Q., Dinneny J.R. Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. T. 111. №. 25. P.9319–9324.

100. Bardgett R.D., Mommer L., De Vries F.T. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes // *Trends in Ecology and Evolution*. 2014. T. 29. №. 12. P. 692–699.

101. Barefoot S.F., Grinstead D.A. Process for inhibiting the growth of bacteria using bacteriocins produced by *Propionibacterium jensenii* strain ATCC 4872 : пат. 5639659 CIIIA. 1997.

102. Berg G. et al. Plant microbial diversity is suggested as the key to future biocontrol and health trends //FEMS microbiology ecology. 2017. T. 93. №. 5.
103. Beudez N., Doussan C., Lefeuvre-Mesgouez G., Mesgouez A. Influence of three root spatial arrangement on soil water flow and uptake. Results from an explicit and an equivalent, upscaled, model //Procedia Environmental Sciences. 2013. T. 19. P. 37–46.
104. Blaser S.R., Schlüter S., Vetterlein D. How much is too much?—Influence of X-ray dose on root growth of faba bean (*Vicia faba*) and barley (*Hordeum vulgare*) //PLoS One. 2018. T. 13. №. 3. P. e0193669.
105. Bonkowski M. et al. Spatiotemporal dynamics of maize (*Zea mays* L.) root growth and its potential consequences for the assembly of the rhizosphere microbiota // Frontiers in microbiology. 2021. T. 12. P. 619499.
106. Bonnassie A., Peyrin F., Attali D. A new method for analyzing local shape in three-dimensional images based on medial axis transformation // IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics, Part B (Cybernetics). 2003. T. 33. №. 4. P. 700–705.
107. Bonser A. M., Lynch J., Snapp S. Effect of phosphorus deficiency on growth angle of basal roots in *Phaseolus vulgaris* // New Phytologist. 1996. T. 132. №. 2. P. 281–288.
108. Bouxsein M. L. et al. Guidelines for assessment of bone microstructure in rodents using micro-computed tomography // Journal of bone and mineral research. 2010. T. 25. №. 7. P. 1468–1486.
109. Brackin R., Atkinson B.S., Sturrock C. J., Rasmussen A. -eye view: Using microdialysis and microCT to non-destructively map root nutrient depletion and accumulation zones. 2017. T. 40. №. 12. P. 3135–3142.
110. Brewer R. Fabric and mineral analysis of soils // John Wiley and Sons, New York. 1964.
111. Bronick C.J., Lal R. Soil structure and management: A review // Geoderma. 2005. V. 124. P. 3–22.
112. Bulgarelli D. et al. Structure and function of the bacterial root microbiota in wild and domesticated barley // Cell host andmicrobe. 2015. T. 17. №. 3. P. 392–403.

113. Carminati A. A model of root water uptake coupled with rhizosphere dynamics // *Vadose Zone Journal*. 2012. T. 11. №. 3. P. vzj2011.0106.
114. Carminati A., Moradi A. B., Vetterlein D., Vontobel P., Lehmann E., Weller U., Oswald S. E. Dynamics of soil water content in the rhizosphere // *Plant and soil*. 2010. T. 332. №. 1. P. 163–176.
115. Carson J. K., Gonzalez-Quiñones D. V., Murphy C., Hinz J. A., Shaw D. B. Low pore connectivity increases bacterial diversity in soil // *Applied and environmental microbiology*. 2010. T. 76. №. 12. P. 3936–3942.
116. Cataldi M. P. et al. Effect of plant growth promoting bacteria on the growth of wheat seedlings subjected to phosphate starvation // *Agronomy*. 2020. T. 10. №. 7. P. 978.
117. Chan K. Y., Heenan D. P., So H. B. Sequestration of carbon and changes in soil quality under conservation tillage on light-textured soils in Australia: a review // *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 2003. T. 43. №. 4. P. 325–334.
118. Chapman H. D. Chemical factors of the soil as they affect microorganisms // *Ecology of Soil-borne Plant Pathogens*. Eds K F Baker and WC Snyder. 1965. P. 120–141.
119. Chau J.F., Bagtzoglou A.C., Willig M.R. The effect of soil texture on richness and diversity of bacterial communities // *Environmental Forensics*. 2011. T. 12. №. 4. P. 333–341.
120. Chiang Martin Y.M., Landis F.A., Xianfeng Wang, Smith J.R., Cicerone M.T., Dunkers J., Luo Yanfeng Local Thickness and Anisotropy Approaches to Characterize Pore Size Distribution of Three-Dimensional Porous Networks // *Tissue Eng. Part C: Methods*. 2009. №. 1. P. 65–76.
121. Chimungu J.G., M.F.A. Maliro, P.C. Nalivata, G. Kanyama-Phiri, K.M. Brown, J.P. Lynch Utility of root cortical aerenchyma under water limited conditions in tropical maize (*Zea mays* L.) // *Field Crops Research*. 2015. T. 171. P. 86–98.
122. Cierniak R. Some words about the history of computed tomography // *X-ray computed tomography in biomedical engineering*. Springer. London. 2011. P. 7–19.

123. Cormack A. M. Representation of a function by its line integrals, with some radiological applications // *Journal of applied physics*. 1963. T. 34. №. 9. P. 2722–2727.
124. Coudert Y. et al. Genetic control of root development in rice, the model cereal // *Trends in plant science*. 2010. T. 15. №. 4. P. 219–226.
125. Crawford J.W. et al. Microbial diversity affects self-organization of the soil–microbe system with consequences for function // *Journal of the Royal Society Interface*. 2012. T. 9. №. 71. P. 1302–1310.
126. Crestana S., Mascarenhas S., Pozzi-Mucelli R. S. Static and dynamic three-dimensional studies of water in soil using computed tomographic scanning1 // *Soil Science*. 1985. T. 140. №. 5. P. 326–332.
127. Cruvinel P. E., Balogun F. A. Compton scattering tomography for agricultural measurements // *Engenharia Agricola*. 2006. T. 26. C. 151–160.
128. Cruvinel P. E., Cesareo R., Crestana S., Mascarenhas S. X- and gamma -rays computerized minitomograph scanner for soil science // *IEEE Trans. on Instrumentation and Measurement*. 1990. V.39. №5. P. 745–750
129. Curl E. A., Truelove B. Rhizosphere populations // *The Rhizosphere*. Springer, Berlin, Heidelberg, 1986. P. 93–139.
130. Czarnes S., Dexter A. R., Bartoli F. Wetting and drying cycles in the maize rhizosphere under controlled conditions. Mechanics of the root-adhering soil // *Plant and Soil*. 2000. T. 221. №. 2. P. 253–271.
131. Czarnes S., Hallett P. D., Bengough A. G., Young I. M. Root-and microbial-derived mucilages affect soil structure and water transport // *European Journal of Soil Science*. 2000. T. 51. №. 3. P. 435–443.
132. Daly K.R., Tracy S.R., Crout N.M.J., Mairhofer S., Pridmore T.P., Mooney S.J., Roose T. Quantification of root water uptake in soil using X-ray computed tomography and image-based modelling // *Plant, cell and environment*. 2018. T. 41. №. 1. P. 121–133.
133. de Faria M. R. et al. The rhizosphere microbiome: functions, dynamics, and role in plant protection // *Tropical Plant Pathology*. 2021. T. 46. №. 1. P. 13–25.

134. de Graaff M. A. et al. Variation in root architecture among switchgrass cultivars impacts root decomposition rates // *Soil Biology and Biochemistry*. 2013. T. 58. P. 198–206.
135. De Smet I. et al. Analyzing lateral root development: how to move forward // *The Plant Cell*. 2012. T. 24. №. 1. P. 15–20.
136. Degruene F. et al. Temporal dynamics of soil microbial communities below the seedbed under two contrasting tillage regimes // *Frontiers in Microbiology*. 2017. T. 8. P. 1127.
137. Deveau A. et al. Bacterial–fungal interactions: ecology, mechanisms and challenges // *FEMS microbiology reviews*. 2018. T. 42. №. 3. P. 335–352.
138. Dexter A. R. Advances in characterization of soil structure // *Soil Till Res*. 1988. №. 11. P. 199–238.
139. Dexter A. R., Tanner D. W. Soil deformations induced by a moving cutting blade, an expanding tube and a penetrating sphere // *J Ag Eng Res*. 1972. №. 17. P. 371–375.
140. Ding Y. et al. Biochar to improve soil fertility. A review // *Agronomy for sustainable development*. 2016. T. 36. №. 2. C. 1–18.
141. Dinneny J. R. Developmental responses to water and salinity in root systems // *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 2019. T. 35. P. 239–257.
142. Dorioz J. M., Robert M., Chenu C. The role of roots, fungi and bacteria on clay particle organization. An experimental approach // *Soil Structure/Soil Biota Interrelationships*. Elsevier, 1993. P. 179–194.
143. Endo I. et al. Spatial and temporal patterns of root dynamics in a Bornean tropical rainforest monitored using the root scanner method // *Plant and Soil*. 2019. T. 443. №. 1. P. 323–335.
144. Feeny D.S., Crawford J.W., Daniell T., Hallett P.D., Nunan N., Ritz K., Rivers M., Young I.M. Three-dimensional microorganization of the soil–root–microbe system // *Microb Ecol*. 2006. T. 52 №. 1. P. 151–158.

145. Flavel R.J., Guppy C.N., Tighe M., Watt M., McNeill A., Young I.M.. Non-destructive quantification of cereal roots in soil using high-resolution X-ray tomography // *J Exp Bot.* 2012. №.63 P.2503–2511.
146. Folsø H. J., Allison S. D. Cooperation, competition, and coalitions in enzyme-producing microbes: social evolution and nutrient depolymerization rates // *Frontiers in microbiology.* 2012. T. 3. P. 338.
147. Gajic B., Đurović N., Dugalić G. Composition and stability of soil aggregates in Fluvisols under forest, meadows, and 100 years of conventional tillage // *Journal of plant nutrition and soil science.* 2010. T. 173. №. 4. P. 502–509.
148. Gantzer C. J., Anderson S. H. Computed tomographic measurement of macroporosity in chisel-disk and no-tillage seedbeds // *Soil and Tillage Research.* 2002. T. 64. №. 1–2. P. 101–111.
149. Garbout A., Munkholm L.J., Hansen S.B., Petersen B.M., Munk O.L., Pajor R. The use of PET/CT scanning technique for 3D visualization and quantification of real-time soil/plant interactions // *Plant and soil.* 2012. V.352. №1–2. P. 113–127.
150. George T. S., Brown L. K., Ramsay L., White P. J., Newton A. C., Bengough A. G., Thomas, W. T. Understanding the genetic control and physiological traits associated with rhizosheath production by barley (*Hordeum vulgare*) // *New Phytologist.* 2014. T. 203. №. 1. P. 195–205.
151. Gerke K. M., Skvortsova E. B., Korost D. V. Tomographic method of studying soil pore space: Current perspectives and results for some Russian soils // *Eurasian Soil Science.* 2012. T. 45. №. 7. P. 700–709.
152. Golchin A., Oades J. M., Skjemstad J. O., Clarke, P. Study of free and occluded particulate organic matter in soils by solid state <sup>13</sup>C CP/MAS NMR spectroscopy and scanning electron microscopy // *Soil Research.* 1994. T. 32. №. 2. P. 285–309.
153. Gregory P. J. Roots, rhizosphere and soil: the route to a better understanding of soil science? // *European Journal of Soil Science.* 2006. T. 57. №. 1. P. 2–12.

154. Grevers M. C. J., JONG E. D. E., St. Arnaud R. J. The characterization of soil macroporosity with CT scanning // *Canadian Journal of Soil Science*. 1989. T. 69. №. 3. P. 629–637.
155. Grover M., Bodhankar S., Sharma A., Sharma P., Singh J., Nain L. PGPR mediated alterations in root traits: way toward sustainable crop production // *Frontiers in Sustainable Food Systems*. 2021. T. 4. P. 618230.
156. Hainsworth J.M., Aylmore L.A.G. The use of computer assisted tomography to determine spatial distribution of soil water content // *Soil Res*. 1983. №21. P. 435–443.  
<https://doi.org/10.1071/SR9830435>
157. Hall S. A., Bornert M., Desrues J., Pannier Y., Lenoir N., Viggiani G., Bésuelle P. Discrete and continuum analysis of localised deformation in sand using X-ray  $\mu$ CT and volumetric digital image correlation // *Géotechnique*. 2010. T. 60. №. 5. P. 315–322.
158. Hamada A., Nitta M., Nasuda S., Kato K., Fujita M., Matsunaka H. et al. Novel QTLs for growth angle of seminal roots in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Plant and Soil*. 2012. T. 354. №. 1. P. 395–405.
159. Hargreaves C.E, Gregory P.J., Bengough A.G. Measuring root traits in barley (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare* and ssp. *spontaneum*) seedlings using gel chambers, soil sacs and X-ray microtomography // *Plant and Soil*. 2009. №316. P. 285–297.
160. Hassani M., Durán P., Hacquard S. Microbial interactions within the plant holobiont // *Microbiome*. 2018. T. 6. №. 1. P. 1–17.
161. Hassink J., Bouwman L.A., Zwart K.B., Brussaard L. Relationships between habitable pore space, soil biota and mineralization rates in grassland soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 1993. T. 25. №. 1. P. 47–55.
162. He H., Willems LAJ., Batushansky A., Fait A., Hanson J., Nijveen H., Hilhorst HWM., Bentsink L. Effects of Parental Temperature and Nitrate on Seed Performance are Reflected by Partly Overlapping Genetic and Metabolic Pathways // *Plant and Cell Physiology*. 2016. Vol. 57, №. 3. P. 473–487.

163. Heeraman DA, Hopmans JW, Clausnitzer V. Three dimensional imaging of plant roots in situ with X-ray Computed Tomography // *Plant Soil*. 1997. №. 189. P. 167–179.
164. Heijnen C. E., Van Veen J. A. A determination of protective microhabitats for bacteria introduced into soil // *FEMS Microbiology Letters*. 1991. T. 85. №. 1. P. 73–80.
165. Helliwell J. R., Sturrock C. J., Grayling K. M., Tracy S. R., Flavel R. J., Young I. M., Mooney, S. J. Applications of X-ray computed tomography for examining biophysical interactions and structural development in soil systems: a review // *European Journal of Soil Science*. 2013. T. 64. №. 3. P. 279–297.
166. Helliwell J. R., Sturrock C. J., Miller A. J., Whalley W. R., Mooney S. J. The role of plant species and soil condition in the structural development of the rhizosphere // *Plant, cell and environment*. 2019. T. 42. –№. 6. P. 1974-1986.
167. Hemkemeyer M., Dohrmann A.B., Christensen B.T., Tebbe C.C. Bacterial preferences for specific soil particle size fractions revealed by community analyses // *Frontiers in microbiology*. 2018. T. 9. C. 149.
168. Hildebrand T., Rügsegger P. A new method for the model-independent assessment of thickness in three-dimensional images // *Journal of microscopy*. 1997. T. 185. №. 1. P. 67–75.
169. Hinsinger P., Bengough A. G., Vetterlein D., Young I. M. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance // *Plant and soil*. 2009. T. 321. №. 1. P. 117–152.
170. Hochholdinger F., Park W.J., Sauer M., Woll K. From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals // *Trends in plant science*. 2004. T. 9. №. 1. P. 42–48.
171. Hochholdinger F., Zimmermann R. Conserved and diverse mechanisms in root development // *Current opinion in plant biology*. 2008. T. 11. №. 1. P. 70–74.
172. Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients // *New Phytol*. 2004. №. 162. P. 9–24.

173. Hopmans J., T. Vogel, P. Koblik X-ray tomography of soil water distribution in one-step outflow experiments // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1992. №. 56. P. 355–362
174. Horn R., Smucker A. Structure formation and its consequences for gas and water transport in unsaturated arable and forest soils // *Soil and Tillage Research.* 2005. T. 82. №. 1. P. 5–14.
175. Hou L. H. et al. Use of X-ray tomography for examining root architecture in soils // *Geoderma.* 2022. T. 405. P. 115405.
176. Hounsfield G. N. Computerized transverse axial scanning (tomography): Part 1. Description of system // *The British journal of radiology.* 1973. T. 46. №. 552. P. 1016–1022.
177. Hsieh J. *Computed tomography: principles, design, artifacts, and recent advances.* Bellingham. WA: SPIE—The International Society for Optical Engineering. 2003.
178. Hu L. et al. Root exudate metabolites drive plant-soil feedbacks on growth and defense by shaping the rhizosphere microbiota // *Nature communications.* 2018. T. 9. №. 1. P. 1–13.
179. Huang P. M. Foreseeable impacts of soil mineral-organic component-microorganism interactions on society: ecosystem health // *Developments in Soil Science.* 2002. T. 28. P. 1–36.
180. Ivanov A.L., Shein E.V., Skvortsova E.B. Tomography of soil pores: from morphological characteristics to structural-functional assessment of pore space // *Eurasian Soil Science.* 2019. № 52(1). P. 50–57.
181. Jenneson P.M., Gilboy W.B., Morton E.J., Luggar R.D., Gregory P.J., Hutchison D. Optimisation of X-ray micro-tomography for the in situ study of the development of plant roots // 1999 IEEE Nuclear Science Symposium. Conference Record. 1999 Nuclear Science Symposium and Medical Imaging Conference (Cat. No. 99CH37019).IEEE. 1999. T. 1. P. 429–432.
182. Jiang Z., van Dijke M. I. J., Geiger S., Ma J., Couples G.D. and Li X. Pore network extraction for fractured porous media // *Advances in Water Resources.* 2017. T. 107. P. 280–289.

183. Jousset A., Rochat L., Lanoue A., Bonkowski M., Keel C., Scheu S. Plants respond to pathogen infection by enhancing the antifungal gene expression of root-associated bacteria // *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2011. T. 24. №. 3. P. 352–358.
184. Juyal A. et al. Combination of techniques to quantify the distribution of bacteria in their soil microhabitats at different spatial scales // *Geoderma*. 2019. T. 334. P. 165–174.
185. Kaestner A., Schneebeli M., Graf F. Visualizing three-dimensional root networks using computed tomography // *Geoderma*. 2006. T. 136. №. 1–2. P. 459–469.
186. Kai Shu, Xiao-dong Liu, Qi Xie, Zu-hua He. Two faces of one seed: hormonal regulation of dormancy and germination // *Molecular plant*. 2016. Vol. 9. P. 34–45.
187. Kavamura V. N. et al. Wheat dwarfing influences selection of the rhizosphere microbiome // *Scientific Reports*. 2020. T. 10. №. 1. P. 1–11.
188. Keen B. A. The physical investigation of soil // *Science Progress in the Twentieth Century (1919–1933)*. 1921. T. 15. №. 60. P. 574–589.
189. Khare D, Mitsuda N, Lee S, Song WY, Hwang D, Ohme-Takagi M, et al. Root avoidance of toxic metals requires the GeBP-LIKE 4 transcription factor in *Arabidopsis thaliana*. // *New Phytol*. 2017. №.213. P.1257–1273.
190. Kilbertus G. et al. Microhabitats in soil aggregates. Their relationship with bacterial biomass and the size of the procaryotes present // *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*. 1980. T. 17. №. 4. P. 543–557.
191. Kleber M. Dynamic interactions at the mineral–organic matter interface // *Nature Reviews Earth and Environment*. 2021. T. 2. №. 6. P. 402–421.
192. Koebernick N., Daly K. R., Keyes S. D., Bengough A. G., Brown L. K., Cooper L. J., George T. S., Hallett P. D., Naveed M., Raffan A., Roose, T. Imaging microstructure of the barley rhizosphere: particle packing and root hair influences // *New Phytologist*. 2019. T. 221. №. 4. P. 1878–1889.
193. Koebernick N., Daly K. R., Keyes S. D., George T. S., Brown L. K., Raffan A., Cooper L. J., Naveed M., Bengough A. G., Sinclair I., Hallett P. D., Roose T. High-

resolution synchrotron imaging shows that root hairs influence rhizosphere soil structure formation // *New Phytologist*. 2017. T. 216. №. 1. P. 124–135.

194. Kopittke P.M., N.W. Menzies, P. Wang, B.A. McKenna, E. Soil and the intensification of agriculture for global food security // *Environment international*. 2019. T. 132. P. 105078.

195. Kuzyakov Y., Blagodatskaya E. Microbial hotspots and hot moments in soil: concept and review // *Soil Biology and Biochemistry*. 2015. T. 83. P. 184–199.

196. Lafond J. A., Han L., Dutilleul P. Concepts and analyses in the CT scanning of root systems and leaf canopies: A timely summary // *Frontiers in Plant Science*. 2015. T. 6. P. 1111.

197. Lakew B., Eglinton J., Henry R.J., Baum M., Grando S., Ceccarelli S. The potential contribution of wild barley (*Hordeum vulgare ssp. spontaneum*) germplasm to drought tolerance of cultivated barley (*H. vulgare ssp. vulgare*) // *Field Crops Research*. 2011. T. 120. №. 1. P. 161–168.

198. Lal R. Soil structure and sustainability // *J. Sustain. Agric.* 1991. №.1. P. 67–92.

199. Li WZ, Zhou H, Chen XM, Peng XH, Yu XC. Characterization of aggregate microstructures of paddy soils under different patterns of fertilization with synchrotron radiation micro-CT // *Acta Pedologica Sinica*. 2014. №.51(1). P. 67–74.

200. Lind H. Antifungal properties of dairy propionibacteria. Doctoral thesis // *Uppsala: Sveriges lantbruksuniv., Acta Universitatis agriculture Sueciae*. 2010. C. 44.

201. Lontoc-Roy M., Dutilleul P., Prasher S.O., Han L., Brouillet T., Smith D.L. Advances in the acquisition and analysis of CT scan data to isolate a crop root system from the soil medium and quantify root system complexity in 3-D space // *Geoderma*. 2006. V.137. №1–2. P. 231–241.

202. Lundberg D. S. et al. Defining the core *Arabidopsis thaliana* root microbiome // *Nature*. 2012. T. 488. №. 7409. P. 86–90

203. Lynch J. M., Brimecombe M. J., De Leij F. A. Rhizosphere / eLS. 2001.

204. Lynch J. Root architecture and plant productivity // *Plant Physiol.* 1995. №. 109. P. 7–13.

205. Ma X., Zarebanadkouki M., Kuzyakov Y., Blagodatskaya E., Pausch J., Razavi B. S Spatial patterns of enzyme activities in the rhizosphere: effects of root hairs and root radius // *Soil Biology and Biochemistry*. 2018. T. 118. C. 69–78.
206. Ma Z. et al. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits // *Nature*. 2018a. T. 555. №. 7694. P. 94–97.
207. Macedo A., Vaz C. M. P., Naime J. M., Cruvinel P. E., Crestana S X-ray microtomography to characterize the physical properties of soil and particulate systems // *Powder technology*. 1999. T. 101. №. 2. P. 178–182.
208. Mao Hanping, Francis Kumi, Qingli Li Luhua Han. Combining X-ray computed tomography with relevant techniques for analyzing soil–root dynamics—an overview // *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B—Soil and Plant Science*. 2016. T. 66. №. 1. P. 1–19.
209. Maqbool S., Hassan M. A., Xia X., York L. M., Rasheed A., He Z. Root system architecture in cereals: progress, challenges and perspective // *The Plant Journal*. 2022. T. 110. №. 1. P. 23–42.
210. Marcon C., Paschold A., Hochholdinger F. Genetic control of root organogenesis in cereals // *Plant Organogenesis*. 2013. №. 959. P. 69–81
211. Marilley L., Aragno M. Phylogenetic diversity of bacterial communities differing in degree of proximity of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* roots // *Applied soil ecology*. 1999. T. 13. №. 2. P. 127–136.
212. Martínez-Romero E. et al. Plant microbiota modified by plant domestication // *Systematic and Applied Microbiology*. 2020. T. 43. №. 5. P. 126106.
213. Mawodza T., Burca G., Casson S., Menon M. Wheat root system architecture and soil moisture distribution in an aggregated soil using neutron computed tomography // *Geoderma*. 2020. №. 359. P.113988.
214. McCully L.M., Bitzer A.S., Seaton S.C., Smith L.M., Silby M.W. Interspecies social spreading: interaction between two sessile soil bacteria leads to emergence of surface motility // *MSphere*. 2019. T. 4. №. 1. P. e00696–18.

215. McNeill A., Kolesik P. X-ray CT investigations of intact soil cores with and without living crop roots // Proceedings of the 3rd Australian New Zealand Soils Conference, University of Sydney. 2004. C. 5–9.
216. Mendes L.W., Mendes R., Raaijmakers J. M., Tsai S. M. Breeding for soil-borne pathogen resistance impacts active rhizosphere microbiome of common bean // The ISME journal. 2018. T. 12. №. 12. P. 3038–3042.
217. Metzner R. et al. Belowground plant development measured with magnetic resonance imaging (MRI): exploiting the potential for non-invasive trait quantification using sugar beet as a proxy // Frontiers in plant science. 2014. T. 5. P. 469.
218. Miao X., Gerke K. M., Sizonenko T. O. A new way to parameterize hydraulic conductances of pore elements: A step towards creating pore-networks without pore shape simplifications // Advances in water resources. 2017. T. 105. P. 162–172.
219. Mooney S.J. Three-dimensional visualization and quantification of soil macroporosity and water flow patterns using computed tomography // Soil Use and Management. 2002. №. 18. P. 142–151.
220. Mooney S.J., Morris C., Berry P.M. Visualization and quantification of the effects of cereal root lodging on three-dimensional soil macrostructure using x-ray computed tomography // Soil Sci. 2006. V.171. №9. P. 706–718.
221. Mooney S.J., Pridmore T.P., Helliwell J., Bennett M.J. Developing X-ray computed tomography to non-invasively image 3-D root systems architecture in soil // Plant and soil. 2012. T. 352. №. 1. P. 1–22.
222. Moreno-Espíndola I. P., Rivera-Becerril F., de Jesús Ferrara-Guerrero M., De León-González F. Role of root-hairs and hyphae in adhesion of sand particles // Soil Biology and Biochemistry. 2007. T. 39. №. 10. P. 2520–2526.
223. Müller K., Katuwal S., Young I., McLeod M., Moldrup P., de Jonge L.W., Clothier B. Characterising and linking X-ray CT derived macroporosity parameters to infiltration in soils with contrasting structures // Geoderma. 2018. V. 313. P. 82–91.
224. Negassa W.C., Guber A.K., Kravchenko A.N., Marsh T.L., Hildebrandt B., Rivers M.L. Properties of soil pore space regulate pathways of plant residue

decomposition and community structure of associated bacteria // PLoS one. 2015. T. 10. №. 4. P. e0123999.

225. Newcombe G.A., Harding A., Ridout M., Busby P. E. A hypothetical bottleneck in the plant microbiome // *Frontiers in Microbiology*. 2018. T. 9. P. 1645.

226. Nimmo J. R. Porosity and pore size distribution // *Encyclopedia of Soils in the Environment*. 2004. T. 3. №. 1. P. 295–303.

227. Nunan N., Ritz, K., Rivers M., Feeney D.S., Young I.M. Investigating microbial micro-habitat structure using X-ray computed tomography // *Geoderma*. 2006. T. 133. №. 3–4. P. 398–407.

228. Nye P. H., Tinker P. B. Solute movement in the soil-root system. Univ of California Press, 1977. T. 4.

229. Odgaard A., Gundersen H.J. Quantification of connectivity in cancellous bone, with special emphasis on 3-D reconstructions // *Bone*. 1993. T. 14. №. 2. P. 173–182.

230. Oliveira J.A.T., Cássaro F.A.M., Pires L.F. The porous size distribution obtained and analyzed by free access software // *Revista Brasileira de Ensino de Física*. 2020. T. 42.

231. Or D., Keller T., Schlesinger W. H. Natural and managed soil structure: On the fragile scaffolding for soil functioning // *Soil and Tillage Research*. 2021. T. 208. P. 104912.

232. Otsu N. A threshold selection method from gray-level histograms // *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics*. 1979. V. 9(1). P.62–66.

233. Pedrotti A., Pauletto E. A., Crestana S., Holanda F. S. R., Cruvinel P. E., Vaz C.M.P. Evaluation of bulk density of Albaqualf soil under different tillage systems using the volumetric ring and computerized tomography methods // *Soil and Tillage Research*. 2005. T. 80. №. 1–2. P. 115–123.

234. Péret B, Desnos T, Jost R, Kanno S, Berkowitz O, Nussaume L. Root architecture responses: in search of phosphate // *Plant Physiol*. 2014. №. 166. P.1713–23.

235. Péret B., De Rybel B., Casimiro I., Benková E., Swarup R. Arabidopsis lateral root development: an emerging story // Trends in plant science. 2009. T. 14. №. 7. P. 399–408.
236. Perret J., Prasher S.O., Kantzas A., Langford C. Three-dimensional quantification of macropore networks in undisturbed soil cores // Soil Science Society of America Journal. 1999. T. 63. №. 6. P. 1530–1543.
237. Pervaiz Z. H. et al. Root microbiome changes with root branching order and root chemistry in peach rhizosphere soil // Rhizosphere. 2020. T. 16. C. 100249.
238. Peth S., Nellesen, J., Fischer G. Horn R. Non-invasive 3D analysis of local soil deformation under mechanical and hydraulic stresses by  $\mu$ CT and digital image correlation // Soil and Tillage Research. 2010. T. 111. №. 1. P. 3–18.
239. Petrovic A.M., Siebert J.E., Rieke P.E. Soil bulk density analysis in three dimensions by computer tomographic scanning // Soil Sci. Soc. Am. J. 1982. V.46. №3. P. 445–450.
240. Phalempin M., Lippold E., Vetterlein D., Schlüter S. Soil texture and structure heterogeneity predominantly governs bulk density gradients around roots // Vadose Zone Journal. 2021. T. 20. №. 5. P. e20147.
241. Pires L. F., Borges J. A., Bacchi O. O., Reichardt K. Twenty-five years of computed tomography in soil physics: A literature review of the Brazilian contribution // Soil and Tillage Research. 2010. T. 110. №. 2. P. 197–210.
242. Pires L.F., Bacchi O.O.S., Reichardt K. Assessment of soil structure repair due to wetting and drying cycles through 2D tomographic image analysis // Soil and Tillage Research. 2007. T. 94. №. 2. P. 537–545.
243. Popova L. et al. Plant root tortuosity: an indicator of root path formation in soil with different composition and density // Annals of botany. 2016. T. 118. №. 4. P. 685–698.
244. Qu Q. et al. Rhizosphere microbiome assembly and its impact on plant growth // Journal of agricultural and food chemistry. 2020. T. 68. №. 18. C. 5024–5038.

245. Quigley M. Y., Negassa W. C., Guber A. K., Rivers M. L., Kravchenko A. N. Influence of pore characteristics on the fate and distribution of newly added carbon // *Frontiers in Environmental Science*. 2018. T. 6. P. 51.
246. Rabbi S.M.F., Daniel H., Lockwood P.V., Macdonald C., Pereg L., Tighe M., Wilson B.R., Young I.M. Physical soil architectural traits are functionally linked to carbon decomposition and bacterial diversity // *Sci. Rep.*. 2016. №. 6.p. 33012
247. Rabot E., Wiesmeier M., Schlüter S., Vogel H. J. Soil structure as an indicator of soil functions: A review // *Geoderma*. 2018. T. 314. P. 122–137.
248. Raney A. W. Physical factors of the soil as they affect soil micro-organisms // *Ecology of soil-borne plant pathogens: Prelude to biological control*. 1970. P.115–119
249. Remy E., Thiel E. Medial axis for chamfer distances: computing look-up tables and neighbourhoods in 2D or 3D // *Pattern Recognition Letters*. 2002. T. 23. №. 6. P. 649–661.
250. Richards R.A., J.B. Passioura A breeding program to reduce the diameter of the major xylem vessel in the seminal roots of wheat and its effect on grain yield in rain-fed environments // *Australian Journal of Agricultural Research*. 1989. T. 40. №. 5. P. 943–950.
251. Rogasik H., Onasch I., Brunotte J., Jegou D. Wendroth O. Assessment of soil structure using X-ray computed tomography // *Geological Society, London, Special Publications*. 2003. T. 215. №. 1. P. 151–165.
252. Rogers E. D., Monaenkova D., Mijar M., Nori A., Goldman D. I., Benfey P. N. X-ray computed tomography reveals the response of root system architecture to soil texture // *Plant Physiology*. 2016. T. 171. №. 3. P. 2028–2040.
253. Rosenblueth M. et al. Environmental mycobacteria: a threat to human health? // *DNA and cell biology*. 2011. T. 30. №. 9. P. 633–640.
254. Rousk J., Brookes P. C., Bååth E. Investigating the mechanisms for the opposing pH relationships of fungal and bacterial growth in soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 2010. T. 42. №. 6. C. 926–934.

255. Saleem M., Hu J., Jousset A. More than the sum of its parts: microbiome biodiversity as a driver of plant growth and soil health // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2019. T. 50. C. 145–168.
256. Sasov A.Y. The investigation of the microstructure of soils by computerised tomography // *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Ser. Geologiya*. 1987. V. 3 P. 56–62.
257. Schmidt H., Nunan N., Höck A., Eickhorst T., Kaiser C., Wobken D., Raynaud X. Recognizing patterns: spatial analysis of observed microbial colonization on root surfaces // *Frontiers in Environmental Science*. 2018. T. 6. P. 61.
258. Schneijderberg M. et al. Quantitative comparison between the rhizosphere effect of *Arabidopsis thaliana* and co-occurring plant species with a longer life history // *The ISME journal*. 2020. T. 14. №. 10. P. 2433–2448.
259. Schreiter S. et al. Effect of the soil type on the microbiome in the rhizosphere of field-grown lettuce // *Frontiers in microbiology*. 2014. T. 5. C. 144.
260. Schumacher W *Die Physik des Bodens.* / Berlin: Wiegandt Hempel. 1864.
261. Seaton F. M. Soil textural heterogeneity impacts bacterial but not fungal diversity / F. M. Seaton, P. B. George, I. Lebron, D. L. Jones, S. Creer, D. A. Robinson // *Soil Biology and Biochemistry*. 2020. T. 144. P. 107766.
262. Sekera F. Die nutzbare Wasserkapazität und die Wasserbeweglichkeit im Boden // *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*. 1931. T. 22. №. 1. P. 87–111.
263. Semenov M.V., Krasnov G.S., Semenov V.M., van Bruggen A.H. Long-term fertilization rather than plant species shapes rhizosphere and bulk soil prokaryotic communities in agroecosystems // *Applied Soil Ecology*. 2020. T. 154. C. 103641.
264. Sessitsch A., Reiter B., Pfeifer U., Wilhelm E. Cultivation-independent population analysis of bacterial endophytes in three potato varieties based on eubacterial and Actinomycetes-specific PCR of 16S rRNA genes // *FEMS microbiology ecology*. 2002. T. 39. №. 1. P. 23–32.
265. Sgorbati B., Biavati B., Palenzona D. *The genus Bifidobacterium* // *The genera of lactic acid bacteria*. Springer, Boston, MA. 1995. C. 279–306.

266. Shade A., Jacques M. A., Barret M. Ecological patterns of seed microbiome diversity, transmission, and assembly // *Current opinion in microbiology*. 2017. T. 37. P. 15–22.
267. Shein E.V., Skvortsova E.B., Dembovetskii A.V., Abrosimov K.N., Il'In L. I., Shnyrev N.A. Pore-size distribution in loamy soils: A comparison between microtomographic and capillarimetric determination methods // *Eurasian Soil Science*. 2016. T. 49. №. 3. P. 315–325.
268. Shekhovtsova N.V., Marakaev O.A., Pervushina K.A., Osipov G.A. The underground organ microbial complexes of moorland spotted orchid *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) // *Advances in Bioscience and Biotechnology*. 2013. № 4. P. 35–42.
269. Six J, Bossuyt H., Degryze S., Denef K. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics // *Soil and tillage research*. 2004. T. 79. №. 1. P. 7–31.
270. Skvortsova E.B., Shein E.V., Abrosimov K.N., Romanenko K.A., Yudina A.V., Klyueva V.V., Khaidapova D.D., Rogov V.V. The Impact of Multiple Freeze-Thaw Cycles on the Microstructure of Aggregates from a Soddy-Podzolic Soil: A Microtomographic Analysis // *Eurasian Soil Science*. 2018. № 51 (2). P. 190–199. <https://doi.org/10.1134/S1064229318020102>
271. SkyScan Morphometric parameters measured by Skyscan CTanalyser software. User Guide: Bruker microCT. 2017. 49 p.
272. SkyScan N. V. SkyScan 1172 Desktop X-ray Microtomograph Instruction Manual // SkyScan: Aartselaar. Belgium. 2005.
273. Sleutel S., Bouckaert L., Buchan D., Van Loo D., Cornelis W. M., Sanga H. G. Manipulation of the soil pore and microbial community structure in soil mesocosm incubation studies // *Soil Biology and Biochemistry*. 2012. T. 45. P. 40–48.
274. Solanki M.K., Abdelfattah A., Britzi M., Zakin V., Wisniewski M., Droby S., Sionov E. Shifts in the composition of the microbiota of stored wheat grains in response to fumigation / M. K. Solanki // *Frontiers in microbiology*. 2019. T. 10. P. 1098.

275. Steinbrecher T, Leubner-Metzger G. The biomechanics of seed germination. *J Experimental Botany*. 2017. №. 68. P. 765–783.
276. Suzdaleva A. V. et al. Physical-Tomographic Characteristics and Structure of Bacterial Community of the Agrophysical System «Germinating Roots—Pore Space of Soils» (Physical Model Experiment) // *Eurasian Soil Science*. 2021. T. 54. №. 9. P. 1410–1417.
277. Taina I. A., Heck R. J., Elliot T. R. Application of X-ray computed tomography to soil science: A literature review // *Canadian Journal of Soil Science*. 2008. T. 88. №. 1. P. 1–19.
278. Taufieq N. A. S. et al. Isolation and Identification of *Desulfovibrio* sp. Bacteria from Acid Sulfate Soil // *Asian Journal of Applied Sciences*. 2015. T. 3. №. 5.
279. Tecon R., Or D. Biophysical processes supporting the diversity of microbial life in soil / R. Tecon, D. Or // *FEMS microbiology reviews*. 2017. T. 41. №. 5. P. 599–623.
280. Totsche K. U. et al. Biogeochemical interfaces in soil: the interdisciplinary challenge for soil science // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2010. T. 173. №. 1. P. 88–99.
281. Tracy S. R., Black C. R., Roberts J. A., McNeill A., Davidson R., Tester M., Mooney S. J. Quantifying the effect of soil compaction on three varieties of wheat (*Triticum aestivum* L.) using X-ray Micro Computed Tomography (CT) // *Plant and Soil*. 2012. T. 353. №. 1. P. 195–208.
282. Tracy SR, Roberts JA, Black CR, McNeill A, Davidson R, Mooney S. R. et al. The X-factor: visualizing undisturbed root architecture in soils using X-ray computed tomography // *Journal of experimental botany*. 2010. T. 61. №. 2. P. 311–313.
283. Tracy, S. R., Black, C. R., Roberts, J. A., Dodd, I. C., Mooney, S. J. Using X-ray computed tomography to explore the role of abscisic acid in moderating the impact of soil compaction on root system architecture // *Environmental and Experimental Botany*. 2015. T. 110. P. 11–18.
284. Vageler P.W.E. Grundriss der tropischen und subtropischen Bodenkunde. Verlagsgesellschaft fur Ackerbau (2 vols). Berlin. 1930.

285. van Dusschoten D. R., Metzner J. Kochs et al. Quantitative 3D analysis of plant roots growing in soil using magnetic resonance imaging // *Plant physiology*. 2016. T. 170. №. 3. P. 1176–1188.
286. Van Elsas J. D., Chiurazzi M., Mallon C. A., Elhottovā D., Krištůfek V., Salles J. F. Microbial diversity determines the invasion of soil by a bacterial pathogen // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. T. 109. №. 4. P. 1159–1164.
287. Vargas R., Hattori T. Protozoan predation of bacterial cells in soil aggregates // *FEMS Microbiology Ecology*. 1986. T. 2. №. 4. P. 233–242.
288. Verkhovtseva N.V. et al Comparative Investigation of Vermicompost Microbial Communities / In: Insam H., Riddech N., Klammer S. editors *Microbiology of composting*. // Springer. Berlin. Heidelberg. 2002. P. 99–108.
289. Vogel H. J. et al. A holistic perspective on soil architecture is needed as a key to soil functions // *European Journal of Soil Science*. 2022. T. 73. №. 1. P. e13152.
290. Voltolini M, Taş N, Wang S, Brodie EL, Ajo-Franklin JB. Quantitative characterization of soil microaggregates: New opportunities from sub-micron resolution synchrotron X-ray microtomography. *Geoderma*. 2017. №. 305. P. 382–393.
291. Wan X., Chen X., Huang Z., Chen H. Y. Contribution of root traits to variations in soil microbial biomass and community composition // *Plant and Soil*. 2021. T. 460. №. 1. P. 483–495.
292. Wang C. Decreasing soil microbial diversity is associated with decreasing microbial biomass under nitrogen addition / C. Wang, D. Liu, E. Bai // *Soil Biology and Biochemistry*. 2018. T. 120. P. 126–133.
293. Wang L., Pang X., Li N., Qi K., Huang J., Yin C. Effects of vegetation type, fine and coarse roots on soil microbial communities and enzyme activities in eastern Tibetan plateau // *Catena*. 2020. T. 194. P. 104694.
294. Wassermann B., Cernava T., Müller H., Berg C., Berg G. Seeds of native alpine plants host unique microbial communities embedded in cross-kingdom networks // *Microbiome*. 2019. T. 7. №. 1. P. 1–12.

295. Watanabe K, Mandang T, Tojo S, Ai F, Huang BK. Non-destructive root-zone analysis with X-ray CT scanner // American Society of Agricultural Engineers. St Joseph, MI, USA. 1992. P.923018.
296. Whalley, W. R. et al. Structural differences between bulk and rhizosphere soil //European Journal of Soil Science. 2005. T. 56. №. 3. P. 353–360.
297. Wheatley R. M., Poole P. S. Mechanisms of bacterial attachment to roots // FEMS microbiology reviews. 2018. T. 42. №. 4. P. 448–461.
298. White P. J., George T. S., Gregory P.J., Bengough A.G., Hallett P.D., McKenzie B.M. Matching roots to their environment //Annals of botany. 2013. T. 112. №. 2. P. 207–222.
299. Wildenschild D., Sheppard A.P. X-ray imaging and analysis techniques for quantifying pore-scale structure and processes in subsurface porous medium systems // Advances in Water Resources. 2013. № 51. P. 217–246.
300. Wildenschild et al., Vaz C., Rivers M., Rikard D., Christensen B. Using X-ray computed tomography in hydrology: systems, resolutions, and limitations // Journal of Hydrology. 2002. T. 267. №. 3–4. P. 285–297.
301. Wilpiseski R. L. Soil aggregate microbial communities: towards understanding microbiome interactions at biologically relevant scales // Applied and environmental microbiology. 2019. T. 85. №. 14. P. e00324–19.
302. Wittenberg H., Aksoy H., Miegel K. Fast response of groundwater to heavy rainfall //Journal of Hydrology. 2019. T. 571. P. 837–842.
303. World reference base for soil resources 2014 International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps update 2015 (Rome: FAO) p.192.
304. Wright D. A, Killham K., Glover L. A., Prosser J. I. Role of pore size location in determining bacterial activity during predation by protozoa in soil // Applied and Environmental Microbiology. 1995. T. 61. №. 10. P. 3537–3543.
305. Wu Y., Ajo-Franklin, J. B., Spycher N., Hubbard, S. S., Zhang G., Williams K. H., Smith R. Geophysical monitoring and reactive transport modeling of ureolytically-

driven calcium carbonate precipitation // *Geochemical transactions*. 2011. T. 12. №. 1. P. 1–20.

306. Xia Q., Rufty T., Shi W. Soil microbial diversity and composition: Links to soil texture and associated properties // *Soil Biology and Biochemistry*. 2020. T. 149. P. 107953.

307. Xia Q., Zheng N., Heitman J. L., Shi W. Soil pore size distribution shaped not only compositions but also networks of the soil microbial community // *Applied Soil Ecology*. 2022. T. 170. P. 104273.

308. Xiong P., Zhang Z., Peng X. Root and root-derived biopore interactions in soils: A review // *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2022. T. 1. P. 13.

309. Yang C. H., Crowley D. E. Rhizosphere microbial community structure in relation to root location and plant iron nutritional status // *Applied and environmental microbiology*. 2000. T. 66. №. 1. P. 345–351.

310. Yang X., Varga T., Liu C., Scheibe T. D. What can we learn from in-soil imaging of a live plant: X-ray Computed Tomography and 3D numerical simulation of root-soil system // *Rhizosphere*. 2017a. №. 3. P. 259–262.

311. Yang Y., Wang N., Guo X., Zhang Y., Ye B. Comparative analysis of bacterial community structure in the rhizosphere of maize by high-throughput pyrosequencing // *PLoS One*. 2017. T. 12. №. 5. P. e0178425.

312. Yang Y., Wu J., Zhao S., Han Q., Pan X., He F., Chen C. Assessment of the responses of soil pore properties to combined soil structure amendments using X-ray computed tomography // *Scientific reports*. 2018. T. 8. №. 1. P. 1–10.

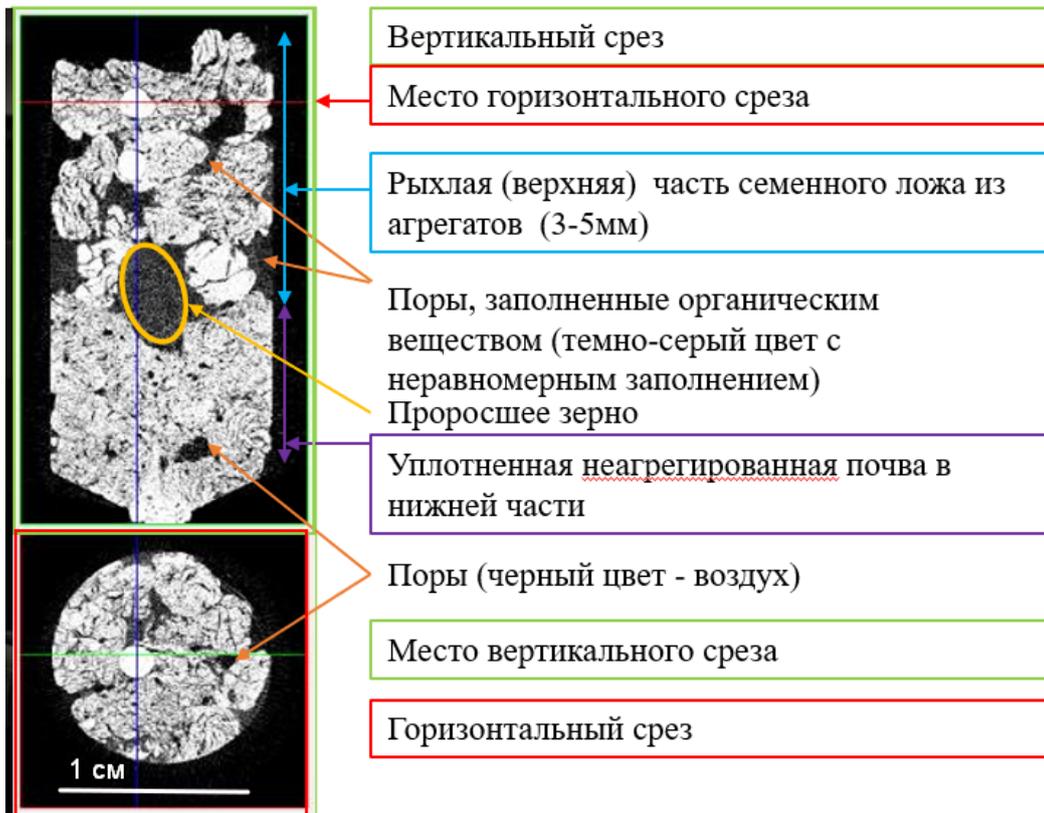
313. Yeoh Y. K. et al. Evolutionary conservation of a core root microbiome across plant phyla along a tropical soil chronosequence // *Nature communications*. 2017. T. 8. №. 1. P. 1–9.

314. Yudina A., Kuzyakov Y. Saving the face of soil aggregates // *Global change biology*. 2019. T. 25. №. 11. P. 3574–3577.

315. Yudina A.V., Romanenko K.A. Mechanistic Understanding of Soil Hierarchical Structure // *Geophysical Research Abstracts*. – 2019. – T. 21.

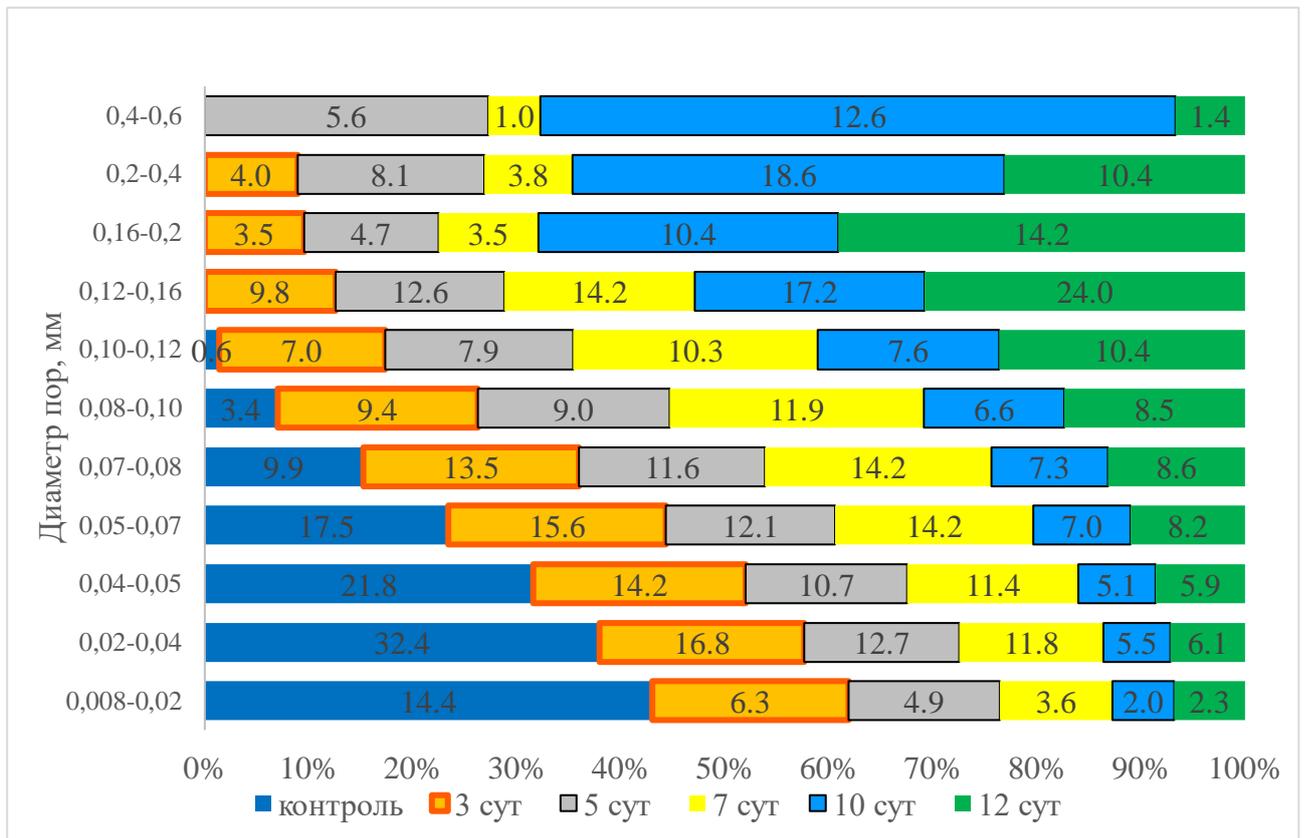
316. Zai X. et al. Effect of root diameter on the selection and network interactions of root-associated bacterial microbiomes in *Robinia pseudoacacia* L // *Microbial ecology*. 2021. T. 82. №. 2. P. 391–402.
317. Zappala S., Helliwell J.R., Tracy S.R., Mairhofer S., Sturrock C.J., Pridmore T., Bennett M., Mooney S.J. Effects of X-ray dose on rhizosphere studies using X ray computed tomography // *PLoS ONE* 2013. V. 8 №.6. e 67250.
318. Zappala S., Mairhofer S., Tracy S. et al. Quantifying the effect of soil moisture content on segmenting root system architecture in X-ray computed tomography images // *Plant Soil*. 2013. №37. P.35–45
319. Zeng Y., Gantzer C.J., Payton R.L., Anderson S.H. Fractal dimension and lacunarity of bulk density determined with X-ray computed tomography. *Soil Science Society of America Journal*. 1996. №. 60. P.1718–1724
320. Zhang W., Gao W., Whalley W. R., Ren T. Physical properties of a sandy soil as affected by incubation with a synthetic root exudate: Strength, thermal and hydraulic conductivity, and evaporation // *European Journal of Soil Science*. 2021. №.72. P. 782–792.
321. Zhang Z., Liu K., Zhou H., Lin H., Li D., Peng X. Linking saturated hydraulic conductivity and air permeability to the characteristics of biopores derived from X-ray computed tomography // *Journal of Hydrology*. 2019. №.571. P.1–10.
322. Zhou H., Peng X., Peth S., Xiao T.Q. Effects of vegetation restoration on soil aggregate microstructure quantified with synchrotron-based micro-computed tomography // *Soil and Tillage Research*. 2012. №. 124. P.17–23.
323. Zhou Z. Wang C., Zheng M., Jiang L., Luo Y. Patterns and mechanisms of responses by soil microbial communities to nitrogen addition // *Soil Biology and Biochemistry*. 2017. T. 115. P. 433–441.
324. Zobel R.W., Waisel Y., A plant root system architectural taxonomy: a framework for root nomenclature // *Plant Biosystems*. 2010. №144. P. 507–512.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

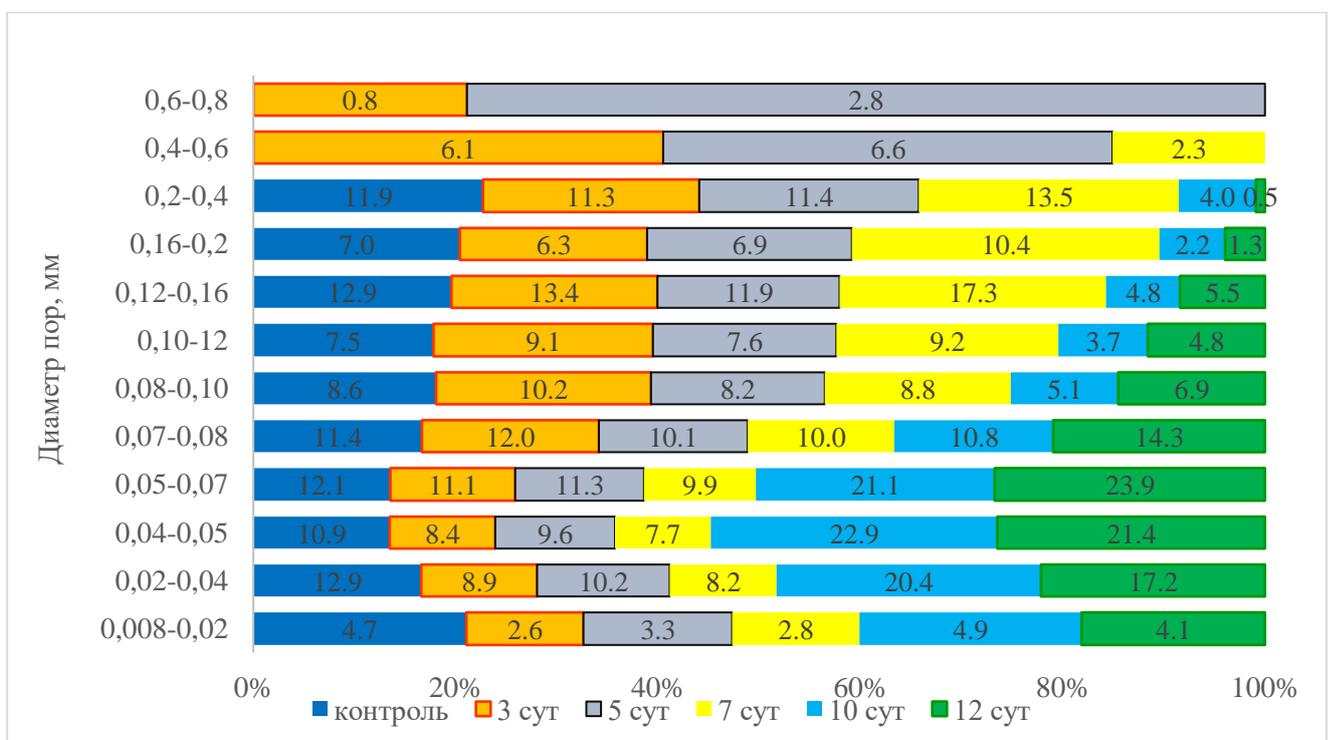


Приложение 1. Рисунок 1П. Томографическое изображение почвы в боковых вертикальном и горизонтальном срезах. Видно положение семени и границы между уплотненным и рыхлым (агрегатными) слоями. В центре вертикального среза отмечено положение семени (Шеин и др., 2021).

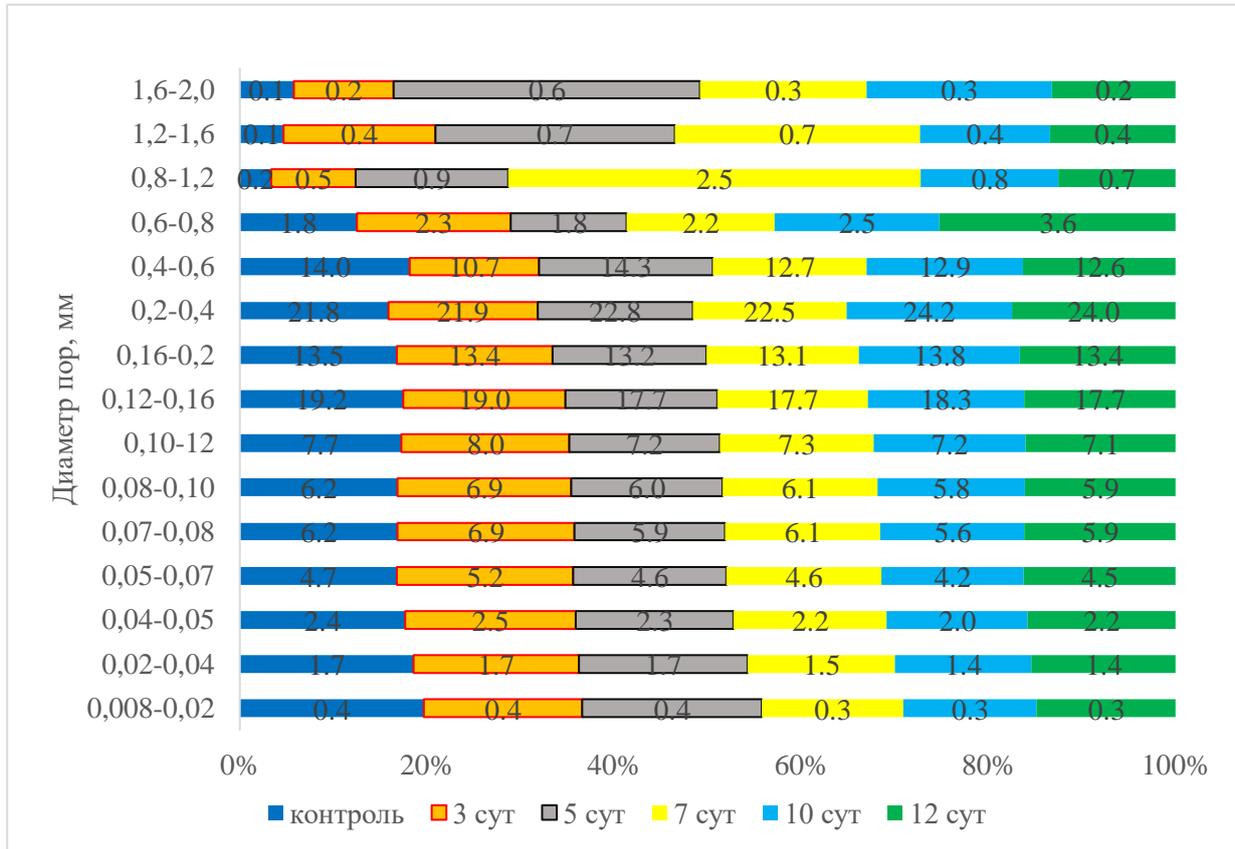
Для удобства интерпретации данных распределение пор по размерам представлено в виде дифференциального и линейчатого с группировкой видами графиков. На линейчатом графике поровое пространство на каждом этапе выделено особым цветом и в сумме показывает 100% порового пространства в подсеменном слое модели семенного ложа. На оси ординат выделены диапазоны диаметров пор. В таком виде удобно проследить динамику каждого диапазона пор по суткам.



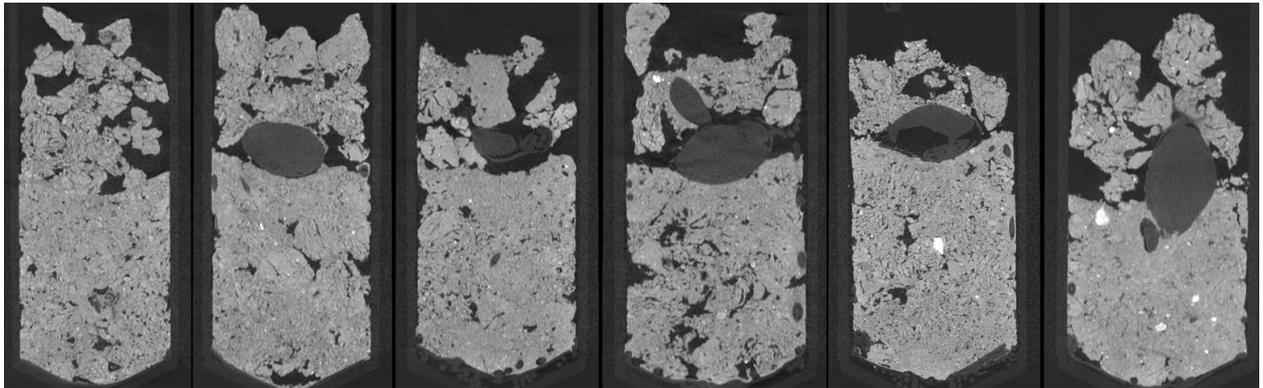
Приложение 2. Рисунок 2П. Альтернативный вариант представления данных о распределении пор по размерам в виде линейчатого графика, чернозем южный.



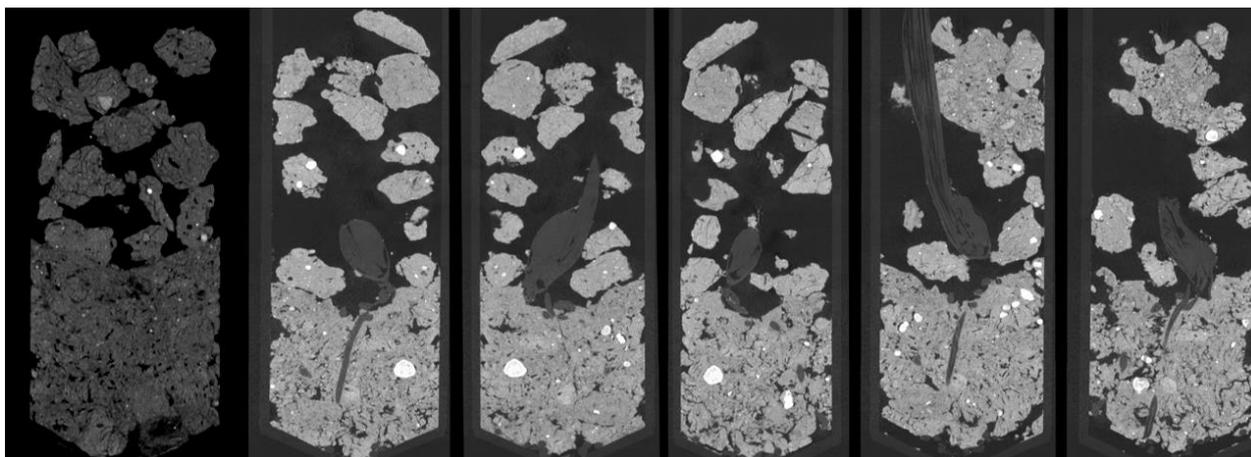
Приложение 3. Рисунок 3П. Альтернативный вариант представления данных о распределении пор по размерам в виде линейчатого графика, серая лесная почва.



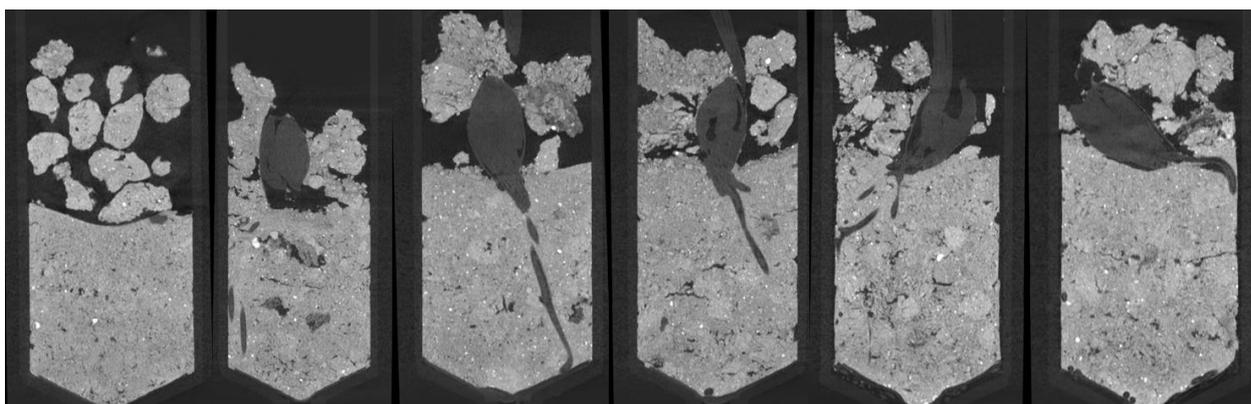
Приложение 4. Рисунок 4П. Альтернативный вариант представления данных о распределении пор по размерам в виде линейчатого графика, дерново-подзолистая почва.



Приложение 5. Рисунок 5П. Томографические снимки трансформации семенного ложа серой лесной почвы в процессе прорастания ячменя (*Hordeum vulgare* L.), слева направо: контрольный образец, 3-и сут, 5-е сут, 7-е сут, 10-е сут, 12-е сут.



Приложение 6. Рисунок 6П. Томографические снимки трансформации семенного ложа дерново-подзолистой почвы в процессе прорастания ячменя (*Hordeum vulgare* L.), слева направо: контрольный образец, 3-и сут, 5-е сут, 7-е сут, 10-е сут, 12-е сут.



Приложение 7. Рисунок 7П. Томографические снимки трансформации семенного ложа чернозема южного в процессе прорастания ячменя (*Hordeum vulgare* L.), слева направо: контрольный образец, 3-и сут, 5-е сут, 7-е сут, 10-е сут, 12-е сут.

Приложение 8. Таблица 1П. Численность и видовой состав микроорганизмов в семенном ложе серой лесной почвы в начальный период прорастания ячменя (*Hordeum vulgare* L.).

Филум и виды микроорганизмов			Сутки, численность микроорганизмов почвы, $\times 10^6$				
			кл/г				
			Контроль	5-е сут	7-е сут	10-е сут	12-е сут
Actinobacteria	1	<i>Actinomadura roseola</i>	0,19	0,12	0,20	0,09	0,07
	2	<i>Bifidobacterium</i> sp.	4,94	2,62	3,79	4,09	1,30
	3	<i>Corynebacterium</i> sp.	0,04	0,02	0,03	0,06	0,06
	4	<i>Arthrobacter</i> sp.	1,18	0,92	1,28	0,72	0,65
	5	<i>Mycobacterium</i> sp. быстораст.	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00
	6	<i>Propionibacterium jensenii</i>	4,29	3,92	7,49	2,32	2,87
	7	<i>Propionibacterium</i> sp.	0,44	0,45	0,54	0,31	0,29
	8	<i>Pseudonocardia</i> sp.	0,19	0,09	0,11	0,09	0,05
	9	<i>Rhodococcus equi</i>	0,50	0,18	0,16	0,11	0,19
	10	<i>Streptomyces-Nocardopsis</i>	0,83	0,70	1,02	0,62	0,55
Общее количество			12,6	9,0	14,6	8,4	6,0
Bacteroidetes	1	<i>Bacteroides ruminicola</i>	0,12	0,09	0,14	0,07	0,06
	2	<i>Cytophaga</i> sp.	0,14	0,10	0,14	0,09	0,08
	3	<i>Riemirella</i>	0,08	0,06	0,11	0,08	0,05
	4	<i>Sphingobacterium spiritovororum</i>	0,06	0,04	0,05	0,03	0,02
Общее количество			0,40	0,29	0,44	0,27	0,20
Cyanobacteria	1	Anabaena (cyanobacteria)	4,10	3,12	5,07	2,84	2,85
	1	Anabaena (cyanobacteria)	12,72	9,78	14,18	9,15	6,18
	2	Microcystis	0,00	0,00	0,00	0,00	0,71
Общее количество			16,82	12,89	19,24	11,99	9,74
Firmicutes	1	<i>Bacillus</i> sp.	1,60	1,20	1,01	1,05	0,59
	2	<i>Bacillus subtilis</i>	0,21	0,14	0,19	0,12	0,08
	3	<i>Butyrivibrio 1-2-13</i>	0,06	0,04	0,06	0,15	0,04
	4	<i>Butyrivibrio 7S-14-3</i>	0,26	0,24	0,31	0,16	0,10
	5	<i>C.pasteureanum</i>	2,99	1,24	1,56	1,61	1,11
	6	<i>Clostridium OPA</i>	0,09	0,04	0,05	0,03	0,02
	7	<i>Eubacterium lentum</i>	0,06	0,06	0,10	0,06	0,06
Общее количество			5,27	2,96	3,29	3,18	2,01

Продолжение таблицы 1П

Proteobacteria	1	<i>Acetobacterium</i> sp.	0,04	0,06	0,02	0,05	0,05
	2	<i>Acetobacter-Rhodobacter</i> group	0,73	0,43	0,66	0,39	0,29
	3	<i>Aeromonas hydrophila</i>	0,58	0,40	0,64	0,46	0,26
	4	<i>Agrobacterium radiobacter</i>	0,12	0,11	0,18	0,10	0,12
	5	<i>Caulobacter</i>	0,21	0,16	0,24	0,15	0,10
	6	<i>Desulfovibrio</i> sp.	3,70	2,63	3,45	1,70	1,38
	7	<i>Ochrobactrum</i>	0,03	0,03	0,02	0,02	0,01
	8	<i>P. vesicularis</i>	0,20	0,19	0,25	0,17	0,12
	9	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	0,38	0,31	0,39	0,27	0,15
	10	<i>Sphingomonas adgesiva</i>	0,06	0,04	0,07	0,03	0,03
	11	<i>Sphingomonas capsulata</i>	0,06	0,05	0,07	0,05	0,03
	12	WARB*	0,19	0,10	0,13	0,12	0,09
	13	<i>Xanthomonas</i> sp.	0,29	0,23	0,38	0,21	0,18
Общее количество			6,59	4,74	6,49	3,73	2,82
Суммарное количество			78,23	57,11	84,22	50,97	40,20
* <i>Wolinella-Acholeplasma-Roseomonas-Burkholderia</i>							

Приложение 9. Таблица 2П. Численность и видовой состав микроорганизмов в семенном ложе дерново-подзолистой почвы в начальный период прорастания ячменя (*Hordeum vulgare* L.).

Филум и виды микроорганизмов			Сутки, численность микроорганизмов почвы, $\times 10^6$ кл/г				
			Контроль	5-е сут	7-е сут	10-е сут	12-е сут
Actinobacteria	1	<i>Arthrobacter</i> sp.	12,6	10,6	12,3	0,8	0,8
	2	<i>Cellulomonas</i> sp.	11,3	19,1	7,9	0,0	0,0
	3	<i>Corynebacterium</i> sp.	3,2	2,0	3,0	0,1	0,1
	4	<i>Propionibacterium</i> sp.	8,7	4,8	9,0	0,5	0,3
	5	<i>Propionibacterium jensenii</i>	0,0	0,0	0,0	4,3	2,1
	6	<i>Mycobacterium</i> sp.	3,5	4,9	5,6	0,0	0,0
	7	<i>Rhodococcus equi</i>	31,3	29,6	27,3	0,1	0,1
	8	<i>Rhodococcus terrae</i>	0,6	0,9	0,0	0,0	0,0
	9	<i>Pseudonocardia</i> sp.	3,0	4,4	2,5	0,0	0,1
	10	<i>Streptomyces-Nocardiosis</i>	14,2	9,2	13,2	0,3	0,6
	11	<i>Nocardia carnea</i>	2,8	2,7	3,5	0,0	0,0
	12	<i>Actinomadura roseola</i>	0,6	0,3	1,2	0,0	0,0
	13	Другие виды филума	43,8	382,6	63,7	0,0	0,0

Продолжение таблицы 2П

		Общее количество	135,6	471,1	149,3	6,1	4,1
Bacteroidetes	1	<i>Sphingobacterium spiritovorum</i>	1,7	1,5	1,8	0,0	0,0
	2	<i>Bacteroides hypermegas</i>	0,2	0,1	0,2	0,0	0,0
	3	<i>Bacteroides ruminicola</i>	1,3	1,1	1,5	0,1	0,1
	4	<i>Cytophaga</i> sp.	2,4	2,1	2,2	0,2	0,2
	5	<i>Riemirella</i>	1,5	1,3	1,2	0,1	0,1
		Общее количество	7,1	6,0	6,9	0,4	0,3
Субстрат	1	<i>Anabaena</i> (цианобактерия)	6,5	6,0	9,0	5,0	7,2
		Общее количество	6,5	6,0	9,0	5,0	7,2
Firmicutes	1	<i>Bacillus subtilis</i>	5,1	5,8	4,6	0,2	0,1
	2	<i>Bacillus</i> sp.	0,0	0,9	0,0	1,4	0,9
	3	<i>C.pasteurianum</i>	19,9	49,6	11,0	2,4	4,6
	4	<i>C.perfringens</i>	0,1	0,2	0,1	0,0	0,0
	5	<i>Clostridium</i> OPA*	7,3	17,7	3,9	0,1	0,0
	6	<i>Ruminococcus</i> sp. +**	81,9	107,2	43,5	0,0	0,0
		Общее количество	114,3	181,4	63,3	4,1	5,7
Proteobacteria	1	<i>Agrobacterium radiobacter</i>	2,5	0,4	0,9	0,1	0,1
	2	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	3,8	4,2	7,6	0,4	0,5
	3	<i>P.putida</i>	0,9	0,6	2,0	0,0	0,0
	4	<i>P. vesicularis</i>	1,4	1,2	1,6	0,2	0,2
	5	<i>Sphingomonas adgesiva</i>	1,0	1,5	2,0	0,0	0,0
	6	<i>Sphingomonas capsulata</i>	2,0	2,1	3,0	0,1	0,0
	7	<i>Xanthomonas</i> sp.	4,7	3,6	4,9	0,5	0,4
	8	<i>Enterobacteriaceae</i>	5,7	2,0	13,5	0,0	0,0
	9	<i>Aeromonas hydrophila</i>	7,8	9,8	6,5	1,2	0,9
	10	WARB*	3,0	2,7	2,5	0,2	0,2
	11	<i>Desulfovibrio</i> sp.	6,1	5,9	5,3	0,5	0,6
	12	<i>Nitrobacter</i> sp.	17,4	25,5	13,3	0,0	0,0
	13	<i>Caulobacter</i> sp.	5,0	4,0	6,1	0,1	0,1
		Общее количество	61,4	63,6	69,3	3,4	3,1
		Суммарное количество	324,9	728,1	297,7	14,6	18,3
		* <i>Wolinella-Acholeplasma-Roseomonas-Burkholderia</i>					

Приложение 10. Таблица 3П. Численность и видовой состав микроорганизмов в семенном ложе чернозема южного в начальный период прорастания ячменя (*Hordeum vulgare* L.).

Филум и виды микроорганизмов			Сутки, численность микроорганизмов почвы, ×10 <sup>6</sup> кл/г				
			Контроль	5-е сут	7-е сут	10-е сут	12-е сут
Actinobacteria	1	<i>Actinomadura roseola</i>	0,26	0,23	0,34	0,37	0,22
	2	<i>Bifidobacterium</i> sp.	5,94	5,22	8,95	11,25	5,33
	3	<i>Arthrobacter</i> sp.	0,97	0,48	0,34	0,37	0,70
	4	<i>Mycobacterium</i> sp. быстораст.	5,84	6,23	11,28	8,98	6,70
	5	<i>Nocardiosis</i>	0,32	0,26	0,51	0,25	0,17
	6	<i>Propionibacterium jensenii</i>	2,68	3,60	4,35	1,89	2,21
	7	<i>Pseudonocardia</i> sp.	0,61	0,53	0,41	0,23	0,23
	8	<i>Rhodococcus equi</i>	3,40	1,97	2,25	1,45	2,05
	9	<i>Streptomyces-Nocardiosis</i>	1,62	0,91	1,77	1,71	1,44
Общее количество			21,64	19,43	30,20	26,50	19,04
Bacteroidetes	1	<i>Bacteroides fragilis</i>	0,12	0,10	0,30	0,14	0,08
	2	<i>Bacteroides ruminicola</i>	0,17	0,25	0,43	0,26	0,12
	3	<i>Cytophaga</i> sp.	0,04	0,08	0,17	0,11	0,08
	4	<i>Riemirella</i>	0,17	0,19	0,56	0,28	0,21
	5	<i>Sphingobacterium spiritovorum</i>	0,56	0,26	0,70	0,48	0,34
Общее количество			1,05	0,88	2,16	1,27	0,83
Cyanobacteria	1	<i>Anabaena</i> (цианобактерия)	6,22	5,26	8,89	8,92	5,75
	1	<i>Anabaena</i> (цианобактерия)	29,78	24,15	47,91	40,45	25,59
Общее количество			36,00	29,41	56,80	49,37	31,34
Firmicutes	1	<i>Bacillus</i> sp.	1,49	0,80	0,95	0,85	0,73
	2	<i>Bacillus subtilis</i>	0,58	0,61	0,89	0,82	0,54
	3	<i>Butyrivibrio 1-2-13</i>	0,35	0,55	2,28	1,78	0,62
	4	<i>Butyrivibrio 1-4-11</i>	0,54	1,51	6,09	4,62	1,19
	5	<i>Butyrivibrio 7S-14-3</i>	1,40	1,62	4,15	3,43	1,89
	6	<i>C.pasteureanum</i>	4,55	4,18	3,39	1,69	1,52
	7	<i>Eubacterium lentum</i>	0,14	0,47	1,73	1,56	0,48
Общее количество			9,07	9,73	19,48	14,74	6,96
Proteobacteria	1	<i>Acetobacterium</i> sp.	0,08	0,18	1,52	1,80	0,23
	2	<i>Acetobacter-Rhodobacter</i> group	1,74	1,07	2,32	1,48	1,28
	3	<i>Aeromonas hydrophila</i>	0,20	0,00	0,34	0,41	0,00
	4	<i>Agrobacterium radiobacter</i>	0,54	0,39	0,44	0,41	0,40

Продолжение таблицы 3П

5	<i>Caulobacter</i>	1,20	1,23	1,39	1,14	0,98
6	<i>Desulfovibrio</i> sp.	10,82	9,31	17,50	10,79	9,51
7	<i>Enterobacteriaceae</i>	0,42	0,73	1,08	0,69	0,76
8	<i>Ochrobactrum</i>	0,53	0,37	0,80	0,54	0,63
9	<i>P. vesicularis</i>	0,20	0,11	0,47	0,27	0,09
10	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	0,73	0,48	1,57	1,03	0,85
11	<i>Sphingomonas adgesiva</i>	0,55	0,31	0,59	0,46	0,34
12	<i>Sphingomonas capsulata</i>	2,89	2,39	3,42	2,99	2,38
13	WARB*	0,35	0,09	0,56	0,35	0,22
14	<i>Xanthomonas</i> sp.	0,48	0,28	0,61	0,47	0,36
Общее количество		20,75	16,95	32,61	22,84	18,03
Суммарное количество		89,61	77,45	142,89	115,86	77,52
* <i>Wolinella-Acholeplasma-Roseomonas-Burkholderia</i>						