

УДК 631.4

DOI: 10.19047/0136-1694-2025-124-254-271



Ссылки для цитирования:

Фарходов Ю.Р., Данилин И.В., Ярославцева Н.В., Зиганшина А.Р., Максимович С.В., Холодов В.А. Молекулярный состав водозэкстрагируемого органического вещества черноземов при выращивании ячменя в условиях вегетационного опыта // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2025. Вып. 124. “Почвенное органическое вещество”. С. 254-271. DOI: 10.19047/0136-1694-2025-124-254-271

Cite this article as:

Farkhodov Yu.R., Danilin I.V., Yaroslavtseva N.V., Ziganshina A.R., Maksimovich S.V., Kholodov V.A., Molecular composition of water-extractable organic matter in chernozem soils during barley cultivation in a vegetation experiment, Dokuchaev Soil Bulletin, 2025, 124, “Soil organic matter”, pp. 254-271, DOI: 10.19047/0136-1694-2025-124-254-271

Благодарность:

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда, проект № 24–26–00293, <https://www.rscf.ru/project/24-26-00293>.

Acknowledgments:

This research was funded by the Russian Science Foundation (project No. 24-26-00293), <https://www.rscf.ru/project/24-26-00293>.

**Молекулярный состав водозэкстрагируемого
органического вещества черноземов при
выращивании ячменя в условиях
вегетационного опыта**

© 2025 г. Ю. Р. Фарходов*, И. В. Данилин, Н. В. Ярославцева,
А. Р. Зиганшина, С. В. Максимович, В. А. Холодов

ФИЦ “Почвенный институт им. В.В. Докучаева”, Россия,
119017, Москва, Пыжевский пер, 7, стр. 2,

*<https://orcid.org/0000-0002-0210-380X>,

e-mail: yulian.farkhodov@yandex.ru.

Поступила в редакцию 27.06.2024, после доработки 06.11.2024,
принята к публикации 21.07.2025

Резюме: Целью работы была оценка влияния вегетации ячменя (*Hordeum vulgare* L.) на молекулярный состав водоэкстрагируемого органического вещества черноземов. В работе использовали метод вегетационного эксперимента в климатической камере с отбором проб почвы до посева и во время вегетации ячменя. Молекулярный состав водоэкстрагируемого органического вещества (ВЭОВ) изучали методом газовой хромато-масс-спектрометрии. На основе полученных данных рассчитывали индекс разнообразия Шеннона и оценивали вклад разных соединений в состав ВЭОВ. Показано, что вегетация ячменя увеличивает сложность состава ВЭОВ чернозема. Молекулярный состав ВЭОВ оказался различным для всех вариантов опыта. Доля липидов и азотсодержащих соединений ВЭОВ чернозема в условиях вегетации ячменя уменьшается по сравнению с его предпосевным состоянием, что может быть связано с их активной микробной деструкцией. При вегетации ячменя происходит значимое увеличение доли углеводов в составе ВЭОВ чернозема. Полученные данные свидетельствуют о высокой чувствительности молекулярного состава ВЭОВ черноземов к влиянию функционирования ячменя и ризосферных микроорганизмов.

Ключевые слова: ячмень; ризосфера; ГХ/МС; лабильное ПОВ.

Molecular composition of water-extractable organic matter in chernozem soils during barley cultivation in a vegetation experiment

© 2025 Yu. R. Farkhodov*, I. V. Danilin, N. V. Yaroslavtseva,
A. R. Ziganshina, S. V. Maksimovich, V. A. Kholodov

Federal Research Centre "V.V. Dokuchaev Soil Science Institute",
7 Bld. 2 Pyzhevskiy per., Moscow 119017, Russian Federation,

*<https://orcid.org/0000-0002-0210-380X>,

e-mail: yulian.farkhodov@yandex.ru.

Received 27.06.2024, Revised 06.11.2024, Accepted 21.07.2025

Abstract: The aim of this study was to assess the impact of barley (*Hordeum vulgare* L.) vegetation on the molecular composition of water-extractable organic matter (WEOM) in chernozem soils. The study employed a vegetation experiment method in a climate chamber, with soil samples taken before sowing and during barley vegetation. The molecular composition of WEOM was analyzed using gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS). Based on the obtained data, the Shannon diversity index was calculated, and the contribution of different compounds to the composition of WEOM was

evaluated. It was shown that barley vegetation increases the complexity of the WEOM composition in chernozem. The molecular composition of WEOM varied for all experimental conditions. The proportion of lipids and nitrogen-containing compounds in WEOM of chernozem decreased during barley vegetation compared to its pre-sowing state, which may be associated with their active microbial decomposition. There was a significant increase in the proportion of carbohydrates in the WEOM composition of chernozem during barley vegetation. The obtained data indicate the high sensitivity of the molecular composition of WEOM in chernozem soils to the influence of barley functioning and rhizospheric microorganisms.

Keywords: barley; rhizosphere; GC/MS; labile SOM.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время становится все более актуальным изучение биохимических процессов в системе “почва-растение” для решения проблем почвенной секвестрации углерода, устойчивого землепользования и обеспечения продовольственной безопасности (Соколова, 2020; Etesami, 2021; Sun et al., 2021; Zhao et al., 2022; Wang, Kuzyakov, 2024). Известно, что растительный покров играет важную роль в процессах трансформации почвенного органического вещества (ПОВ), минеральной части почвы, а также в формировании микробного сообщества. В контексте изучения трансформации ПОВ и иных процессов в системе “почва-растение” наибольший интерес представляет ризосфера – объем почвы, окружающий корни растений и характеризующийся высокой биологической активностью (Kuzyakov, Razavi, 2019). В ризосфере формируется почвенная структура, характеризующаяся высокой устойчивостью, что способствует связыванию и сохранению углерода в почве (Junya et. al., 2020; Wang, Kuzyakov, 2024). Ризосферные микроорганизмы помогают растению справляться с влиянием факторов стресса, способствуют усвоению растением питательных веществ (Etesami, 2021; Sun et al., 2021). Главным фактором изменения химических и биологических свойств почвы в ризосфере является корневые выделения, а также экзометаболиты ризосферных микроорганизмов, интенсифицирующие процессы выветривания минеральной матрицы и трансформации ПОВ. В состав корневых и микробных экссудатов входят разнообразные низкомолекулярные органические вещества, формирующие лабильный

пул ПОВ (Dakora, Phillips, 2002; Sokolova, 2015; Vives-Peris et al., 2020; Dhungana et al., 2023). Данный пул выполняет ряд важнейших функций в системе “почва-растение”. Выделение экссудатов необходимо для поддержания тургора клеток (Chai, Schachtman, 2022), регуляции состава микробного сообщества ризосферы и увеличения доступности элементов питания (Chen et al., 2022; Fadiji et al., 2023), а также хемотаксиса (Feng et al., 2021). Специфичность продуктов экссудации зависит от разновидности фактора стресса, а интенсивность экссудации – от степени его выраженности (Fadiji et al., 2023). Наиболее простым и показательным подходом изучения лабильного пула ПОВ в условиях взаимодействия “почва-растение” является исследование фракции водоэкстрагируемого органического вещества (ВЭОВ). Изучение данной фракции ПОВ в основном связано с анализом их оптических свойств. В меньшей степени реализовано изучение молекулярного состава ВЭОВ, которое является ресурсоемким, однако позволяет детально изучать процессы трансформации ПОВ в условиях взаимодействия “почва-растение”.

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) – стратегически важная сельскохозяйственная культура, высокая урожайность которой является условием, формирующим мировую продовольственную безопасность. В настоящее время молекулярный состав ВЭОВ ризосферы сельскохозяйственных культур, в том числе ячменя, мало изучен, что препятствует пониманию функционирования системы “почва-растение” и природы почвенного плодородия. В особенности ярко выражен недостаток таких данных для черноземов – одних из самых плодородных почв планеты.

Цель исследования: оценить влияние вегетации ячменя на молекулярный состав ВЭОВ черноземов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В эксперименте по созданию модельного агроценоза (микроросма) использовали чернозем типичный (Классификация и диагностика почв СССР, 1977), Haplic Chernozem (WRB, 2015), отобранный в 2019 г. на многолетних полевых опытах ФГБНУ “Курский федеральный аграрный научный центр” (п. Черемушки Курского района Курской области). Образцы отбирали из варианта

“зерно-паро-пропашной севооборот с внесением минеральных удобрений через ротацию”. Свойства почвы: pH водной суспензии – 6.3 ± 0.1 , $C_{\text{орг}}$ – $3.55 \pm 0.06\%$, $N_{\text{общ}}$ – $0.29 \pm 0.03\%$ (среднее арифметическое $\pm$ стандартное отклонение). Образцы почвы хранились до востребования в воздушно-сухом состоянии в герметичной полимерной таре при комнатной температуре ($18\text{--}25\text{ }^{\circ}\text{C}$) в сухом темном месте. Перед заполнением вегетационных сосудов для достижения гомогенности почву перемешивали. После этого почву помещали в пластиковые сосуды объемом примерно 30 л ($30 \times 40 \times 25$ см). Вегетационный опыт проводили в условиях климатической камеры при температуре $22\text{ }^{\circ}\text{C}$ и относительной влажности воздуха 60%. Программа освещения состояла из двух временных сегментов: дневного (10 часов) и ночного (14 часов). Во время ночного периода освещение отсутствовало.

Влажность почвы поддерживали на уровне 70% от наименьшей влагоемкости. Пробоотбор на глубине 0–15 см проводили дважды: перед посевом и во время вегетативной фазы стеблевания ячменя. Во время вегетативной фазы отбор проб осуществляли из ризосферы и вмещающей (внекорневой) почвы. Отделение ризосферой почвы осуществляли удалением налипших на корневую систему ячменя почвенных частиц. После пробоотбора почву лиофильно высушивали и хранили при $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Изучение молекулярного состава фракции ВЭОВ проводили в соответствии с рекомендациями (Swenson et al., 2015). Для выделения ВЭОВ к средней пробе массой 2 г приливали 8 мл очищенной деионизированной воды (ASTM тип 1), полученную суспензию встряхивали на ротаторе при $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 1 часа, после этого надосадочную жидкость пропускали через фильтр с диаметром пор 0.45 мкм, а полученный экстракт концентрировали до сухого остатка на роторном испарителе. После концентрирования почвенной вытяжки осадок перерастворяли в 1 мл метанола, из этого объема отбирали аликвоту 500 мкл в полипропиленовую пробирку объемом 2 мл. В целях последующей дериватизации метанольный экстракт концентрировали в токе азота. Полученный осадок дериватизировали в два этапа: первый этап проводили с добавлением 10 мкл 98% раствора метоксиамины гидрохлорида в пиридине с концентрацией 40 мг/мл и нагреванием до $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 90 ми-

нут, второй этап – с добавлением к полученной смеси 90 мкл N-метил-N-триметилсилилтрифторацетамида с 1% триметилхлорсиланом и нагреванием до 37 °C в течение 30 минут. В полученную реакционную смесь добавляли внутренний стандарт – метиловый эфир нонадекановой кислоты, и переносили в хроматографическую виалу. Далее экстракт анализировали на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором GCMS-QP2010 (Shimadzu, Япония). Условия хроматографирования: начальная температура колонки 60 °C с экспозицией 5 мин., температурный градиент 5 °C/мин. до 310 °C с экспозицией 7 мин., температура инжектора – 250 °C, капиллярная хроматографическая колонка GsBP-5MS (Gs-Tek, США), 30 м, масс-детектор квадрупольного типа, ионизация – электронный удар с энергией ионизации 70 эВ, диапазон детектируемых масс – 50–600 m/z. Деконволюцию хроматограмм и разметку хроматографических пиков проводили с помощью веб-сервиса Global Natural Products Social Molecular Networking (Aksenov et al., 2021), идентификацию пиков осуществляли в программе MS Search с помощью баз данных масс-спектров и индексов удерживания: NIST11 (National Institute of Standards and Technology, США), Fiehn BinBase DB (MassBank of North America). Полуколичественный анализ – методом внутренней нормализации в соответствии с рекомендациями (Misra, 2020). Ввиду того, что полученные данные являются композитными, перед их статистическим анализом проводилась преобразование. Для этого применялась центрированная логарифмическая трансформация с последующей нормализацией для устранения отрицательных значений (Aitchison, 1982). На основе данных относительного содержания идентифицированных соединений рассчитывали индекс разнообразия Шеннона (H) по формуле:

$$H = -\sum p_i \times \ln(p_i),$$

где p_i – относительное содержание метаболита.

Анализ данных проводили с помощью языка программирования R в среде разработки RStudio (Team, 2014). Для разведочного анализа использовали метод главных компонент. Статистический анализ проводился непараметрическими методами с исполь-

зованием критерия Краскела-Уоллиса и критерия Данна при уровне значимости $p = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам анализа молекулярного состава ВЭОВ было идентифицировано 26 соединений, относящихся к органическим кислотам, многоатомным спиртам, углеводам и азотистым веществам. Наибольшее количество соединений (16) представлено простыми углеводами и их производными (далее – углеводы), 7 соединений входили в состав липидов (далее – липиды), к группе азотистых веществ принадлежало всего 3 соединения (табл. 1 Приложения). Используя данные молекулярного состава ВЭОВ, рассчитали индекс разнообразия Шеннона, характеризующий сложность (однородность) состава ВЭОВ (рис. 1).

Показано, что вегетация ячменя увеличивает сложность состава ВЭОВ чернозема, что обусловлено влиянием корневых экссудатов, экзометаболитов микробной биомассы, а также продуктов их трансформации (El Moujahid et al., 2017). В то же время различия в сложности состава ВЭОВ ризосферы и вмещающей почвы были незначимы, при этом заметна тенденция уменьшения разнообразия состава ВЭОВ в ризосфере. Такая закономерность, вероятно, связана с активной микробной трансформацией ОВ, которая в большей степени проявляется в ризосфере, чем во вмещающей почве (Kuzyakov, 2002). Известно, что сложность молекулярного состава ПОВ во многом связана с видовым разнообразием микробиоты и растительного покрова почвы (El Moujahid et al., 2017; Wang et al., 2023).

На рисунке 2 показано расположение точек, характеризующих объекты исследования, в координатах главных компонент (ГК) на основе данных о молекулярном составе ВЭОВ. Отчетливо видно, что объекты исследования разбиваются на два кластера: чернозем перед посевом ячменя и чернозем во время вегетации ячменя. Также заметна тенденция разделения объектов исследования на кластеры ризосферы и вмещающей почвы. Таким образом, каждый из вариантов опыта характеризуется собственным набором относительных содержаний низкомолекулярных компонентов ВЭОВ.

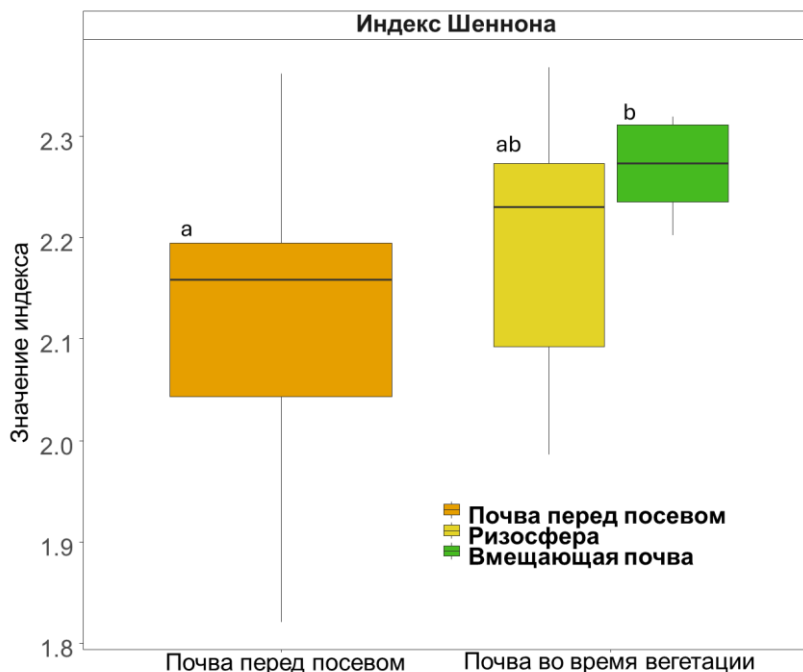


Рис. 1. Разнообразие состава ВЭОВ чернозема перед посевом и во время вегетации ячменя по индексу Шеннона.

Fig. 1. The diversity of the molecular composition of water-extractable organic matter (WEOM) in chernozem before sowing and during barley vegetation according to the Shannon index.

Компоненты ВЭОВ, показанные на рисунке 2, сгруппированы на рисунке 3 с целью выявления основных закономерностей состава ВЭОВ в разных вариантах опыта.

Показано, что доля липидов ВЭОВ чернозема в условиях вегетации ячменя уменьшается по сравнению с его предпосевным состоянием. Наименьшее относительное содержание липидов характерно для ризосферы, это показатель во вмещающей почве занимает промежуточное положение и значимо не различается между почвой перед посевом и ризосферой.

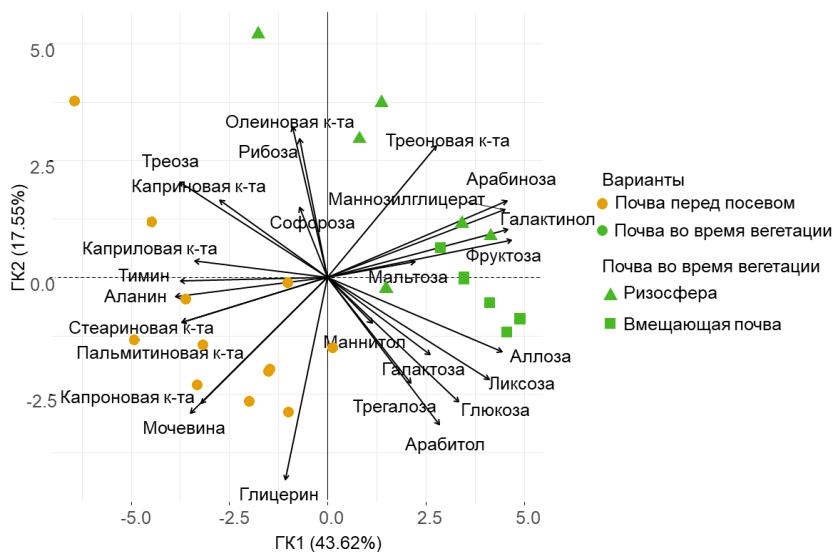


Рис.2. Расположение объектов исследования в координатах ГК в зависимости от молекулярного состава ВЭОВ.

Fig. 2. The positioning of study objects in PCA coordinates depending on the molecular composition of WEOM.

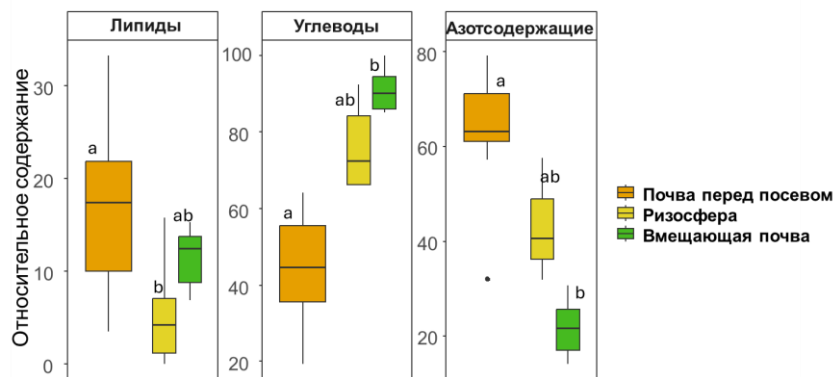


Рис. 3. Групповой молекулярный состав ВЭОВ черноземов.

Fig. 3. Group molecular composition of WEOM in chernozem soils.

Формирование состава ПОВ связано с биологической доступностью входящих в его состав компонентов, которая обусловлена их строением и свойствами (Bahadori et al., 2021). Важным свойством органических молекул, влияющих на их биодоступность, является гидрофобность (Katayama et al., 2010). В составе идентифицированных биомолекул ВЭОВ черноземов наименее гидрофобным и наиболее доступным для потребления микроорганизмами является глюкоза, для которой константа распределения в системе октанол/вода (pK_{ow}) равна -3.2, а наиболее гидрофобным и труднодеградируемым – стеариновая кислота ($pK_{ow} = 8.2$), принадлежащая к группе липидов – наиболее гидрофобных соединений из изученных в данной работе (Sangster, 1994). Высокое обилие этих компонентов ВЭОВ чернозема в отсутствие вегетирующих растений связано дефицитом легкоусвояемых субстратов: углеводов и азотсодержащих соединений, способствующих интенсификации микробной трансформации ПОВ. Доля липидов в составе ВЭОВ ризосферы была значимо ниже, чем в почве до посева, а во вмещающей почве их доля была незначимо выше. Это можно объяснить проявлением в ризосфере прайминг-эффекта, когда в присутствии легкоусвояемого субстрата происходит деградация трудноразлагаемых субстратов (Kuzyakov, 2002; Zhang et al., 2019). Накопление олеиновой кислоты, вероятнее всего, связано с корневой эксудацией. Стоит подчеркнуть, что в составе корневых выделений представлены и другие свободные жирные кислоты (ЖК) (Bahadori et al., 2021). Выявленная тенденция объясняется тем, что олеиновая кислота является ненасыщенной, наличие двойной связи делает ее менее стабильной по сравнению с насыщенными ЖК (Yang et al., 2020). В связи с этим можно утверждать, что олеиновая кислота является свежееобразованным компонентом ризосферы.

Накопление азотсодержащих компонентов в составе ВЭОВ чернозема без ячменя может указать на преобладание метаболитов микробного происхождения. В период вегетации происходит снижение доли азотсодержащих компонентов в составе ВЭОВ, вызванное накоплением углеводов – основных продуктов эксудации растений (Vranova et al., 2013, Bahadori et al., 2021). Незначимое увеличение доли азотсодержащих соединений в составе ВЭОВ

чернозема в ризосфере, вероятно, указывает на рост микробной биомассы по сравнению со вмещающей почвой. Об этом дополнительно свидетельствует тенденция к увеличению доли тимина (табл. 1 Приложения), входящего в состав молекулы ДНК (Нельсон, Кокс, 2022).

При вегетации ячменя происходит значимое увеличение доли углеводов в составе ВЭОВ чернозема. Относительное содержание углеводов в ризосфере и вмещающей почве значимо не различалось, при этом заметна тенденция к его уменьшению в составе ВЭОВ ризосферы. Углеводы являются экссудатами растений и микроорганизмов, помимо этого, простые углеводы могут образовываться в результате активности целлюлазы в составе ферментативного комплекса почвы. Низкое обилие углеводов в составе ВЭОВ ризосферы по сравнению со вмещающей почвой обусловлено высокой биологической активностью ризосферы (Кузюков, 2002; Vranova et al., 2013). Простые углеводы являются основными источниками углерода и энергии для микроорганизмов (Gunina, Kuzyakov, 2015), поэтому высокая биологическая активность ризосферы приводит к уменьшению доли углеводов в составе ВЭОВ. О высокой активности микроорганизмов ризосферы может указывать накопление рибозы – моносахарида, являющегося составной частью молекул РНК и АТФ, которые участвуют в метаболизме живых клеток (Нельсон, Кокс, 2022). Также заметна тенденция увеличения доли софорозы в составе ВЭОВ ризосферы (табл. 1 Приложения). Софороза вырабатывается в живых клетках для индуцирования активности целлюлазы – фермента, разрушающего полисахаридные цепи на мономеры (dos Santos Castro et al., 2014). Исходя из этого, мы предполагаем, что накопление софорозы вызвано недостатком легкоусвояемого субстрата для микробиоты ризосферы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере выращивания ячменя на черноземе типичном показано, что функционирование системы “почва-растение” приводит к значимому увеличению разнообразия молекулярного состава ВЭОВ, что связано с выделением экссудатов и интенсификацией трансформации ПОВ. Трансформация молекулярного со-

става чернозема типичного в условиях вегетации ячменя отражается в увеличении относительного содержания простых углеводов и в уменьшении липидов, а также азотсодержащих молекул в составе ВЭОВ. Полученные результаты свидетельствуют о положительном влиянии вегетации растений на утилизацию компонентов ВЭОВ черноземов, отличающихся устойчивостью к биодеструкции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Классификация и диагностика почв СССР / Под ред. *Егорова В.В.* и др. М: Колос, 1977. 235 с.
2. *Нельсон Д., Кокс М.* Основы биохимии Ленинджера. Лаборатория знаний, 2022. 636 с.
3. *Соколова Т.А.* Роль биоты в создании почвенного профиля и функционировании почвы: новые материалы и интерпретация известных фактов и существующих концепций // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2020. Вып. 105. С. 208–225. DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2020-105-208-225>.
4. *Aitchison J.* The statistical analysis of compositional data // Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological). 1982. Vol. 4. No. 2. P. 139–160.
5. *Aksenov A.A., Laponogov I., Zhang Z., Doran S.L.F., Belluomo I., Veselkov D., Bittremieux W., Nothias L. F., Nothias-Esposito M. et al.* Auto-deconvolution and molecular networking of gas chromatography–mass spectrometry data // Nature Biotechnology. 2021. Vol. 39. No. 2. P. 169–173.
6. *Bahadori M., Chen C., Lewis S., Boyd S., Rashti M.R., Esfandbod M., Garzon-Garcia A., Van Zwieten L., Kuzyakov Y.* Soil organic matter formation is controlled by the chemistry and bioavailability of organic carbon inputs across different land uses // Science of The Total Environment. 2021. Vol. 770. P. 145307.
7. *Chai Y.N., Schachtman D. P.* Root exudates impact plant performance under abiotic stress // Trends in Plant Science. 2022. Vol. 27. No. 1. P. 80–91.
8. *Chen Y., Yao Z., Sun Y., Wang E., Tian C., Sun Y., Liu J., Sun C., Tian L.* Current Studies of the Effects of Drought Stress on Root Exudates and Rhizosphere Microbiomes of Crop Plant Species // International Journal of Molecular Sciences. 2022. Vol. 23. No. 4. P. 2374.
9. *Dakora F.D., Phillips D.A.* Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments // Food Security in Nutrient-Stressed

Environments: Exploiting Plants' Genetic Capabilities. Dordrecht: Springer Netherlands, 2002. P. 201–213.

10. *Dhungana I., Kantar M.B., Nguyen N.H.* Root exudate composition from different plant species influences the growth of rhizosphere bacteria // *Rhizosphere*. 2023. Vol. 25. P. 100645.

11. *dos Santos Castro L., Pedersoli W.R., Antoniêto A.C.C., Steindorff A.S., Silva-Rocha R., Martinez-Rossi N.M., Rossi A., Brown N.A., Goldman G.H., Faça V.M., Persinoti G.F., Silva R.N.* Comparative metabolism of cellulose, sophorose and glucose in *Trichoderma reesei* using high-throughput genomic and proteomic analyses // *Biotechnology for Biofuels*. 2014. Vol. 7. No. 1. P. 41.

12. *El Moujahid L., Le Roux X., Michalet S., Bellvert F., Weigelt A., Poly F.* Effect of plant diversity on the diversity of soil organic compounds // *PLOS ONE*. 2017. Vol. 12. No. 2. P. e0170494.

13. *Etesami H.* Potential advantage of rhizosphere microbiome, in contrast to rhizosphere microbiome, to improve drought tolerance in crops // *Rhizosphere*. 2021. Vol. 20. P. 100439.

14. *Fadji A.E., Yadav A.N., Santoyo G., Babalola O.O.* Understanding the plant-microbe interactions in environments exposed to abiotic stresses: An overview // *Microbiological Research*. 2023. Vol. 271. P. 127368.

15. *Feng H., Fu R., Hou X., Lv Y., Zhang N., Liu Y., Xu Z., Miao Y., Krell T., Shen Q., Zhang R.* Chemotaxis of Beneficial Rhizobacteria to Root Exudates: The First Step towards Root–Microbe Rhizosphere Interactions // *International Journal of Molecular Sciences*. 2021. Vol. 22. No. 13. P. 6655.

16. *Gunina A., Kuzyakov Y.* Sugars in soil and sweets for microorganisms: Review of origin, content, composition and fate // *Soil Biology and Biochemistry*. 2015. Vol. 90. P. 87–100.

17. IUSS Working Group WRB, World Reference Base for Soil resources 2014, International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106 (FAO, Rome, 2014).

18. *Junya L., Xiaoliang Y., Le G., Qian L., Zhiguo L., Li W., Yi L.* Rhizosphere effects promote soil aggregate stability and associated organic carbon sequestration in rocky areas of desertification // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2020. Vol. 304. P. 107–126.

19. *Katayama A., Bhula R., Burns G. R., Carazo E., Felsot A., Hamilton D., Harris C., Kim Y.-H., Kleter G., Koedel W., Linders J., Peijnenburg J.G.M.W., Sabljic A., Stephenson R.G., Racke D.K., Rubin B., Tanaka K., Unsworth J., Wauchop R.D.* Bioavailability of Xenobiotics in the Soil Environment // *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology / Whitacre D.M. (Ed.)*. New York: Springer New York, 2010. P. 1–86.

20. *Kuzyakov Y.* Review: Factors affecting rhizosphere priming effects // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2002. Vol. 165. No. 4. P. 382–396.
21. *Kuzyakov Y., Razavi B.S.* Rhizosphere size and shape: Temporal dynamics and spatial stationarity // *Soil Biology and Biochemistry*. 2019. Vol. 135. P. 343–360.
22. *Misra B.B.* Data normalization strategies in metabolomics: Current challenges, approaches, and tools // *European Journal of Mass Spectrometry*. 2020. Vol. 26. No. 3. P. 165–174.
23. *Sangster J.* LOGKOW Databank. Montreal: Sangster Res. Lab, 1994. 184 p.
24. *Sokolova T.A.* Specificity of soil properties in the rhizosphere: Analysis of literature data // *Eurasian Soil Science*. 2015. Vol. 48. No. 9. P. 968–980.
25. *Sun H., Jiang S., Jiang C., Wu C., Gao M., Wang Q.* A review of root exudates and rhizosphere microbiome for crop production // *Environmental Science and Pollution Research*. 2021. Vol. 28. No. 39. P. 54497–54510.
26. *Swenson T.L., Jenkins S., Bowen B.P., Northen T.R.* Untargeted soil metabolomics methods for analysis of extractable organic matter // *Soil Biology & Biochemistry*. 2015. Vol. 80. P. 189–198.
27. *Team R.C. R: A language and environment for statistical computing* // *MSOR connections*. 2014. Vol. 1.
28. *Vives-Peris V., de Ollas C., Gómez-Cadenas A., Pérez-Clemente R.M.* Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond // *Plant Cell Reports*. 2020. Vol. 39. No. 1. P. 3–17.
29. *Vranova V., Rejsek K., Skene K.R., Janous D., Formanek P.* Methods of collection of plant root exudates in relation to plant metabolism and purpose: A review // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2013. Vol. 176. No. 2. P. 175–199.
30. *Wang C., Kuzyakov Y.* Rhizosphere engineering for soil carbon sequestration // *Trends in Plant Science*. 2024. Vol. 29. No. 4. P. 447–468.
31. *Wang H., Ding Y., Zhang Y., Wang J., Freedman Z. B., Liu P., Cong W., Wang J., Zang R., Liu S.* Evenness of soil organic carbon chemical components changes with tree species richness, composition and functional diversity across forests in China // *Global Change Biology*. 2023. Vol. 29. No. 10. P. 2852–2864.
32. *Yang S., Jansen B., Absalah S., Kalbitz K., Cammeraat E.L.H.* Selective stabilization of soil fatty acids related to their carbon chain length and presence of double bonds in the Peruvian Andes // *Geoderma*. 2020. Vol. 373. P. 114414.

33. Zhang Z., Wang W., Qi J., Zhang H., Tao F., Zhang R. Priming effects of soil organic matter decomposition with addition of different carbon substrates // *Journal of Soils and Sediments*. 2019. Vol. 19. No. 3. P. 1171–1178.
34. Zhao X., Tian P., Sun Z., Liu S., Wang Q., Zeng Z. Rhizosphere effects on soil organic carbon processes in terrestrial ecosystems: A meta-analysis // *Geoderma*. 2022. Vol. 412. P. 115739.

REFERENCES

1. Egorov V.V. et. al (Eds.), *Klassifikatsiya i diagnostika pochv SSSR* (Classification and Diagnostics of USSR Soils), Moscow: Kolos, 1977. 235 p.
2. Nelson D., Cox M., *Osnovy biokhimii Lenindzhera* (Principles of Biochemistry by Lehninger), Knowledge Laboratory, 2022. 636 p.
3. Sokolova T.A., The role of biota in soil profile formation and soil functioning: new materials and interpretation of well-known facts and existing concepts, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2020, Vol. 105, pp. 208–225, DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2020-105-208-225>.
4. Aitchison J., The statistical analysis of compositional data, *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 1982, Vol. 4, No. 2, pp. 139–160.
5. Aksenov A.A., Laponogov I., Zhang Z., Doran S.L.F., Belluomo I., Veselkov D., Bittremieux W., Nothias L. F., Nothias-Espósito M. et al., Auto-deconvolution and molecular networking of gas chromatography–mass spectrometry data, *Nature Biotechnology*, 2021, Vol. 39, No. 2, pp. 169–173.
6. Bahadori M., Chen C., Lewis S., Boyd S., Rashti M.R., Esfandbod M., Garzon-Garcia A., Van Zwieten L., Kuzyakov Y., Soil organic matter formation is controlled by the chemistry and bioavailability of organic carbon inputs across different land uses, *Science of The Total Environment*, 2021, Vol. 770, pp. 145307.
7. Chai Y.N., Schachtman D.P., Root exudates impact plant performance under abiotic stress, *Trends in Plant Science*, 2022, Vol. 27, No. 1, pp. 80–91.
8. Chen Y., Yao Z., Sun Y., Wang E., Tian C., Sun Y., Liu J., Sun C., Tian L., Current Studies of the Effects of Drought Stress on Root Exudates and Rhizosphere Microbiomes of Crop Plant Species, *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, Vol. 23, No. 4, pp. 2374.
9. Dakora F.D., Phillips D.A., Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments, In: *Food Security in Nutrient-Stressed Environments: Exploiting Plants' Genetic Capabilities*, Dordrecht: Springer Netherlands, 2002, pp. 201–213.
10. Dhungana I., Kantar M.B., Nguyen N.H., Root exudate composition from different plant species influences the growth of rhizosphere bacteria,

Rhizosphere, 2023, Vol. 25, pp. 100645.

11. dos Santos Castro L., Pedersoli W.R., Antoniêto A.C.C., Steindorff A.S., Silva-Rocha R., Martinez-Rossi N.M., Rossi A., Brown N.A., Goldman G.H., Faça V.M., Persinoti G.F., Silva R.N., Comparative metabolism of cellulose, sophorose and glucose in *Trichoderma reesei* using high-throughput genomic and proteomic analyses, *Biotechnology for Biofuels*, 2014, Vol. 7, No. 1, pp. 41.

12. El Moujahid L., Le Roux X., Michalet S., Bellvert F., Weigelt A., Poly F., Effect of plant diversity on the diversity of soil organic compounds, *PLOS ONE*, 2017, Vol. 12, No. 2, pp. e0170494.

13. Etesami H., Potential advantage of rhizosphere microbiome, in contrast to rhizosphere microbiome, to improve drought tolerance in crops, *Rhizosphere*, 2021, Vol. 20, pp. 100439.

14. Fadji A.E., Yadav A.N., Santoyo G., Babalola O.O., Understanding the plant-microbe interactions in environments exposed to abiotic stresses: An overview, *Microbiological Research*, 2023, Vol. 271, pp. 127368.

15. Feng H., Fu R., Hou X., Lv Y., Zhang N., Liu Y., Xu Z., Miao Y., Krell T., Shen Q., Zhang R., Chemotaxis of Beneficial Rhizobacteria to Root Exudates: The First Step towards Root-Microbe Rhizosphere Interactions, *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, Vol. 22, No. 13, pp. 6655.

16. Gunina A., Kuzyakov Y., Sugars in soil and sweets for microorganisms: Review of origin, content, composition and fate, *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, Vol. 90, pp. 87–100.

17. IUSS Working Group WRB, World Reference Base for Soil resources 2014, International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports No. 106 (FAO, Rome, 2014).

18. Junya L., Xiaoliang Y., Le G., Qian L., Zhiguo L., Li W., Yi L., Rhizosphere effects promote soil aggregate stability and associated organic carbon sequestration in rocky areas of desertification, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, Vol. 304, pp. 107–126.

19. Katayama A., Bhula R., Burns G. R., Carazo E., Felsot A., Hamilton D., Harris C., Kim Y.-H., Kleter G., Koedel W., Linders J., Peijnenburg J.G.M.W., Sabljic A., Stephenson R.G., Racke D.K., Rubin B., Tanaka K., Unsworth J., Wauchop R.D., Bioavailability of Xenobiotics in the Soil Environment, In: *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, Whitacre D.M. (Ed.), New York: Springer New York, 2010, pp. 1–86.

20. Kuzyakov Y., Review: Factors affecting rhizosphere priming effects, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2002, Vol. 165, No. 4, pp. 382–396.

21. Kuzyakov Y., Razavi B.S., Rhizosphere size and shape: Temporal

dynamics and spatial stationarity, *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, Vol. 135, pp. 343–360.

22. Misra B.B., Data normalization strategies in metabolomics: Current challenges, approaches, and tools, *European Journal of Mass Spectrometry*, 2020, Vol. 26, No. 3, pp. 165–174.

23. Sangster J., LOGKOW Databank, Montreal: Sangster Res. Lab, 1994, 184 p.

24. Sokolova T.A., Specificity of soil properties in the rhizosphere: Analysis of literature data, *Eurasian Soil Science*, 2015, Vol. 48, No. 9, pp. 968–980.

25. Sun H., Jiang S., Jiang C., Wu C., Gao M., Wang Q., A review of root exudates and rhizosphere microbiome for crop production, *Environmental Science and Pollution Research*, 2021, Vol. 28, No. 39, pp. 54497–54510.

26. Swenson T.L., Jenkins S., Bowen B.P., Northen T.R., Untargeted soil metabolomics methods for analysis of extractable organic matter, *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, Vol. 80, pp. 189–198.

27. Team R.C., *R: A language and environment for statistical computing*, MSOR connections, 2014, Vol. 1.

28. Vives-Peris V., de Ollas C., Gómez-Cadenas A., Pérez-Clemente R.M., Root exudates: from plant to rhizosphere and beyond, *Plant Cell Reports*, 2020, Vol. 39, No. 1, pp. 3–17.

29. Vranova V., Rejsek K., Skene K.R., Janous D., Formanek P., Methods of collection of plant root exudates in relation to plant metabolism and purpose: A review, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2013, Vol. 176, No. 2, pp. 175–199.

30. Wang C., Kuzyakov Y., Rhizosphere engineering for soil carbon sequestration, *Trends in Plant Science*, 2024, Vol. 29, No. 4, pp. 447–468.

31. Wang H., Ding Y., Zhang Y., Wang J., Freedman Z. B., Liu P., Cong W., Wang J., Zang R., Liu S., Evenness of soil organic carbon chemical components changes with tree species richness, composition and functional diversity across forests in China, *Global Change Biology*, 2023, Vol. 29, No. 10, pp. 2852–2864.

32. Yang S., Jansen B., Absalah S., Kalbitz K., Cammeraat E.L.H., Selective stabilization of soil fatty acids related to their carbon chain length and presence of double bonds in the Peruvian Andes, *Geoderma*, 2020, Vol. 373, pp. 114414.

33. Zhang Z., Wang W., Qi J., Zhang H., Tao F., Zhang R., Priming effects of soil organic matter decomposition with addition of different carbon substrates, *Journal of Soils and Sediments*, 2019, Vol. 19, No. 3, pp. 1171–1178.

34. Zhao X., Tian P., Sun Z., Liu S., Wang Q., Zeng Z., Rhizosphere effects on soil organic carbon processes in terrestrial ecosystems: A meta-analysis, *Geoderma*, 2022, Vol. 412, pp. 115739.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1. Относительное содержание компонентов ВЭОВ черноземов
Table 1. Relative content of WEOM components in chernozem soils

Группа	Соединение	Почва перед посе- вом	Почва во время вегетации	
			Ризосфе- ра	Вмещаю- щая почва
Липиды	Каприловая к-та	46±7a	35±11b	34±3b
	Каприновая к-та	30±20a	27±19a	15±7a
	Капроновая к-та	50±4a	36±6b	38±5b
	Глицерин	73±3a	67±3b	71±3ab
	Олеиновая к-та	41±6a	45±1a	39±4a
	Пальмитиновая к-та	79±4a	74±3b	71±5b
	Стеариновая к-та	75±4a	69±3b	67±5b
Азот- содержащие	Тимин	90±5a	87±4ab	82±3b
	Аланин	70±4a	66±5ab	61±3b
	Мочевина	84±8a	57±4b	56±4b
Углеводы	Аллоза	65±5a	70±4ab	73±1b
	Арабиноза	43±3a	57±2b	58±1b
	Арабитол	50±4a	46±8a	57±1b
	Галактинол	35±4a	47±5b	49±2b
	Галактоза	42±10a	44±7ab	49±2b
	Глюкоза	79±3a	81±3a	82±1a
	Ликсоза	52±4a	54±6ab	58±1b
	Мальтоза	25±10a	28±2ab	34±4b
	Маннитол	51±5a	46±6a	57±5b
	Маннозилгли- церат	57±5a	70±4b	70±1b
	Софороза	45±8a	48±2a	44±5a
	Рибоза	32±11a	36±13a	34±8a
	Трегалоза	87±2a	87±3a	89±1a
	Треоза	39±6a	37±9a	28±3b
	Треоновая к-та	31±4a	43±4b	39±2b
	Фруктоза	35±4a	48±6b	52±4b