

## ХАРАКТЕРИСТИКА МІКРОБНОГО ЦЕНОЗУ ТЕМНО-СІРОГО ҐРУНТУ ЗА ТРИВАЛОГО БЕЗЗМІННОГО ВИРОЩУВАННЯ ЯБЛУНІ

О. С. Дем'янюк, <https://orcid.org/0000-0002-4134-9853>,

Д. І. Синенко, <https://orcid.org/0009-0001-7302-0315>

Інститут агроекології і природокористування НААН  
вул. Метрологічна, 12; м. Київ, 03143, Україна; e-mail: demolena@ukr.net

**Мета.** Дослідити вплив тривалого беззмінного (понад 90 років) вирощування яблуні в умовах центральної частини Правобережного Лісостепу України на таксономічну структуру мікробних угруповань темно-сірого ґрунту та чисельність основних еколого-трофічних груп мікроорганізмів. **Методи.** Мікробіологічні (визначення чисельності бактерій і мікроміцетів чашковим методом на агаризованих середовищах), статистичні (дисперсійний аналіз, РСА-аналіз). **Результати.** Таксономічна структура мікробних угруповань темно-сірого ґрунту садового біотопу без удобрення має знижену на 12 % частку бактерій (67,8 %), підвищену на 178 % частку мікроміцетів (2,5 %) і на 33 % частку стрептоміцетів (29,7 %), як порівняти з ґрунтом природного біотопу (переліг). У ґрунті садового біотопу без удобрення виявлено високу чисельність оліготрофів (14,15 млн КУО/г ґрунту), педотрофів (8,6 млн КУО/г), мікроміцетів (121,14 тис. КУО/г) і бактерій, що використовують азот мінеральних сполук (7,69 млн КУО/г ґрунту), та низький рівень органотрофних (3,03 млн КУО/г) і азотфіксувальних (3,51 млн КУО/г ґрунту) бактерій, що є типовим для агроценозів зі збідненим умістом доступних поживних речовин. Внесення високих норм мінеральних добрив ( $N_{120}P_{120}K_{120}$ ) збільшило у структурі мікробних угруповань частку мікроміцетів до 2,8 % і стрептоміцетів до 25,3 %; їхня чисельність зросла в 1,2 і 2,4 рази, як порівняти з ґрунтом біотопу без удобрення. Також у 1,5–2,0 рази зросла чисельність целюлозоруйнівних і педотрофних мікроорганізмів. Внесення органічного (гній, 40 т/га) або органо-мінерального (гній, 20 т/га +  $N_{60}P_{60}K_{60}$ ) добрива сприяло формуванню таксономічної структури мікробних угруповань темно-сірого ґрунту та загального пулу мікроорганізмів у ньому, наближеного до ґрунту природного біотопу. Водночас зростала чисельність органотрофів (в 1,4–1,7 рази), азотфіксувальних (у 2,5–2,8 рази) і целюлозоруйнівних (у 3,5–5,0 рази) мікроорганізмів і знижувався коефіцієнт мінералізації-імобілізації  $K_{m-i}$  до 0,45–0,60 (в 4,2–5,6 рази), педотрофності  $K_{пед.}$  — до 1,84–2,66 (в 1,1–1,5 рази) та оліготрофності ( $K_{ол.}$ ) — до 0,74 (у 1,8 рази) внаслідок збагачення ґрунту органічними субстратами. **Висновки.** Тривале беззмінне вирощування яблуні на темно-сірому опідзоленому ґрунті призвело до істотних змін у таксономічній структурі мікробних угруповань, чисельності мікроорганізмів основних еколого-трофічних груп і спрямованості мікробіологічних процесів. Перебудова таксономічної структури мікробних угруповань ґрунту відбулася у бік зростання міцеліальних організмів як більш стійких до впливу різних чинників. Виявлено зниження загальної чисельності мікроорганізмів у ґрунті майже втричі, як порівняти з ґрунтом природної екосистеми, та високі значення коефіцієнтів мінералізації-імобілізації ( $K_{m-i}$  2,54), оліготрофності ( $K_{ол.}$  1,32) і педотрофності ( $K_{пед.}$  2,84). Внесення добрив у темно-сірий ґрунт садового біотопу спричинило зміни в таксономічній структурі, збільшуючи частку бактерій до 71,9–82,1 % та, відповідно, зменшуючи частку міцеліальних організмів, збільшило загальний пул мікроорганізмів

у 2,6–4,3 рази й спрямування мікробіологічних процесів залежно від виду добрив і норм їх внесення.

Ключові слова: *грунтові мікроорганізми, таксономічна структура, монокультура яблуні, біогенність ґрунту, темно-сірий ґрунт.*

**Вступ.** Важливою складовою ґрунтової екосистеми є мікроорганізми, які відіграють ключову роль у біосферних процесах. Мікробні угруповання беруть участь у процесах ґрунтоутворення, формуванні родючості ґрунту, його якості і здоров'ї, кругообігу біогенних елементів, прямих і опосередкованих взаємодій із рослинами тощо [1–3].

Глобальне перетворення природних екосистем на сільськогосподарські створює постійну загрозу функціонуванню ґрунту, зокрема через вплив на біорізноманіття, зміну таксономічної і функціональної структури мікробних угруповань, спрямованість основних біологічних процесів [4–6].

Значний вплив на видове різноманіття, чисельність та структуру мікробіому, загальну біогенність ґрунту в аграрних екосистемах має технологія вирощування культур, яка охоплює вид культури та сівозміну, обробіток ґрунту, внесення добрив і засобів захисту рослин, зрошення та ін., вплив яких посилюється зі змінами клімату [7; 8].

Оскільки продуктивність сільського господарства залежить від якості ґрунту та пов'язаному з ним біорізноманіттю мікроорганізмів, актуальність моніторингу стану біологічної складової агроекосистем за впливу екологічних і агротехнічних чинників постійно зберігається [5; 9; 10]. Такі знання можуть бути корисними для збереження ґрунтів та їх біорізноманіття, підтримки та відтворення їх продуктивних функцій за впровадження екологічно безпечних технологій та прийняття відповідних управлінських рішень.

**Мета** — дослідити вплив тривалого беззмінного (понад 90 років) вирощування яблуні в умовах центральної частини Правобережного Лісостепу України на таксономічну структуру мікробних угруповань та чисельність основних еколого-трофічних груп мікроорганізмів.

**Аналіз останніх досліджень і публікацій.** Сільськогосподарська практика справляє потужний вплив на ґрунти, змінюючи їх фізико-хімічні, механічні, біологічні та інші властивості. Підвищена увага світової спіль-

ноти до збереження і відтворення ґрунтових ресурсів для забезпечення існування людства, зокрема виробництва достатньої кількості продуктів харчування і сировини [11; 12], визначила низку пріоритетних напрямів досліджень ґрунтової екосистеми та розроблення відповідних заходів. Тому доволі значну кількість наукових досліджень в останні десятиліття присвячено впливу різних агротехнологій на ґрунтоутворювальні процеси та властивості ґрунту, загальну біогенність та біорізноманіття [1; 13].

Зокрема показано, що різні методи використання ґрунту не лише впливають на зміни в структурі мікробного угруповання, а й на видову різноманітність ґрунтового мікробіому [2; 14]. Мікробіом ґрунту за інтенсивних агротехнологій є менш складним і доволі істотно відрізняється від ґрунту природних екосистем, а також за застосування екологічно безпечних технологій [7; 10; 15]. Водночас реакція ґрунтової мікробіоти на різні агротехнології є складною і не може бути охоплена простими показниками біорізноманіття [16].

У дослідженнях біологічної складової ґрунтів в агроекосистемах увага приділена змінам основних параметрів ґрунту за вирощування польових культур, застосуванню окремих агротехнічних заходів, впровадженню нових інноваційних технологій. Менший обсяг досліджень присвячено дослідженням ґрунтів під багаторічними плодовими культурами. Для підтвердження цьому було проаналізовано ресурси бази Web of Science Core Collection, яка є найнадійнішою у світі глобальною базою даних цитування, незалежно від видавців [17]. Пошук наукових публікацій за період 2008–2025 рр., які містять у назві, анотації та ключових словах (TITLE-ABS-KEY) терміни «ґрунтовий мікробіом», «яблуневий сад», «сільськогосподарські практики» («soil microbiome», «apple orchards», «agricultural management») показав лише 108 документів, серед яких більшість досліджень стосується галузі «мікробіологія» (43 записи, або 39,8 %) (рис. 1). Також високий відсоток досліджень і публікацій належить до катего-



Рис. 1. Візуалізація розподілу публікацій (Tree Map Chart) у категоріях в основній колекції Web of Science Core Collection за 2008–2025 рр. (станом на 25.08.2025).

рій «грунтознавство» (20,4 %, або 22 записи) і «рослинництво» (14,8 %, або 16 записів).

Мікробіом ґрунту багаторічних плодкових насаджень визначається впливом низки екологічних і агротехнічних чинників [18]. Серед останніх ключове місце посідають методи управління садом, зокрема внесення пестицидів і добрив, спосіб утримання міжрядь і обробіток ґрунту, вік саду, зрошення тощо, що впливає на багатство таксонів, їх чисельність та рівень продуктивності саду [19; 20]. Тому важливо розробляти і впроваджувати належну стратегію управління садовим біоценозом, зокрема ґрунтом, для забезпечення стійкості до впливу різних чинників, підтримання екосистемних послуг і сталого виробництва плодів [21–23].

Традиційні технології в садівництві, які передбачають інтенсивні методи, призводять до зменшення видового різноманіття мікроорганізмів у ґрунті та їх чисельності, але водночас забезпечують високу продуктивність саду. У процесі досліджень різних практик утримання яблуневих садів доведено, що менш інтенсивні методи сприяють збереженню біорізноманіття, а мікроорганізми-біомаркери (наприклад, представники роду *Williamsia*) свідчать про менше порушення та успішне відновлення території [24].

У садових біоценозах значний вплив на ґрунтове біорізноманіття має система захисту рослин, яка може передбачати понад 20 обробок пестицидами за вегетаційний період.

Так, у дослідженнях E. Hulsmans з колегами показано відмінності в складі ґрунтового мікробіому яблуневого саду залежно від органічної та інтегрованої системи захисту рослин [25]. Встановлено, що навіть за органічних методів контролю шкідливих організмів мікробні угруповання в ґрунті міжрядь саду не відповідали структурі й міцності зв'язків мікробіомів ґрунту природної екосистеми. Це свідчить, що екологічні методи ведення сільського господарства мають сильний вплив на мікробіом ґрунту, але ці методи не спроможні повністю відновити ґрунтове біорізноманіття. Водночас було показано, що застосування інтегрованих систем захисту рослин сприяє відновленню видового багатства мікроорганізмів і природних ворогів, одночасно зменшуючи кількість шкідників у садах, що впливає на збереження плодів, незважаючи на менше внесення пестицидів. Органічне землеробство забезпечує відновлення як видового багатства мікроорганізмів (+16 %) у ґрунті, так і їх чисельності (+51 %), але водночас рівень урожайності є нижчим (–18 %) [26].

Показано, що видове різноманіття й склад аборигенних арбускулярних мікоризних грибів у кореневій зоні яблуні також залежить від методів управління ґрунтом. Зокрема, видове біорізноманіття мікоризних грибів було значно вищим в органічних садах у порівнянні із застосуванням інтегрованих технологій [27]. А. Meyer з колегами,

порівнюючи традиційну й органічну (компост, мульча) технології утримання міжрядь у саду, встановили більшу колонізацію коренів яблуні арбускулярними мікоризними грибами та кількість спор за застосування органічних технологій [28].

Встановлено, що внесення органічних добрив у садах покращує якість ґрунту, сприяє збільшенню вмісту органічного вуглецю, розширенню біорізноманіття, збільшенню чисельності мікроорганізмів, їхньої активності та вмісту вуглецю мікробної біомаси. Загалом управління біорізноманіттям в яблуневому саду за впровадження органічних технологій дає змогу отримати вищу економічну вигоду в порівнянні з хімічними методами й підтримувати високі екологічні стандарти за умови відсутності незворотної шкоди навколишньому середовищу та біорізноманіттю [21]. Тому органічні технології є елементом сталих практик, оскільки поєднують економічні вигоди, екологічну стійкість навколишнього середовища і здоров'я людини [21; 29].

Також у плодкових насадженнях важливими чинниками в управлінні ґрунтом є забезпечення поживними речовинами і боротьба з бур'янами. У цьому аспекті серед альтернативних екологічних методів управління садами в усьому світі широко використовують покривні культури та так звані живі мульчі [19; 30–33]. Було доведено, що вони є потенційним способом збільшення біорізноманіття в садовому біоценозі й ґрунті, ефективними в боротьбі з бур'янами та ерозією ґрунту, збереженні вологи, підвищенні вмісту органічної речовини ґрунту й активності ферментів [34–36].

Встановлено, що після тривалого (9 років) застосування покривної культури й мінеральних добрив склад та активність бактеріальних і міцеліальних угруповань істотно змінилися у ґрунті яблуневому саду. Водночас частка впливу покривної культури на ґрунтову мікробіоту була більшою, ніж внесення добрив. Мережевий аналіз показав, що покривні культури зменшили кількість позитивних зв'язків між таксонами бактерій і грибів (на 25,3 %), а негативні зв'язки, навпаки, зросли (на 22,9 %). Водночас виявлено значне зростання чисельності видів, які беруть участь у розкладанні залишків культур. Зокрема виявлено значне зростання від-

носної кількості потенційних генів, залучених до деградації целюлози, геміцелюлози та целоолігосахаридів, а також ґрунтових ферментів за вирощування покривної культури, що вплинуло на збільшення в ґрунті вмісту органічного вуглецю і азоту, а також на продуктивність дерев [37].

Подібні результати отримано Е. Furmanczyk з колегами у досліджах із вирощуванням лікарських рослин (*Alchemilla vulgaris*, *Fragaria vesca*, *Mentha × piperita*) в органічному яблуневому саду [38]. Встановлено, що вирощування лікарських рослин спричинило зміни в генетичному та функціональному біорізноманітті ґрунту бактерій і популяції нематод, а також хімічних властивостей ґрунту. Ці трансформації розглядають як позитивний ефект для забезпечення екосистемних послуг, пов'язаних із доступністю поживних речовин і захистом рослин від шкідників і збудників хвороб [38].

У багаторічних плодкових насадженнях на властивості ґрунту, мікробну біомасу та активність ферментів, а також на ріст і продуктивність дерев впливає вік насаджень [39; 40], оскільки з часом при старінні дерев виникає ймовірність дисбалансу поживних речовин у ґрунті. Також встановлено значні відмінності в різноманітності грибних угруповань між яблуневими садами різного віку, що підтверджує сильний кореляційний зв'язок між віком саду й незбалансованістю структури мікробного угруповання [41]. З часом це може ще з більшою силою вплинути на розвиток дерев, порушити перебіг фізіологічних і біохімічних процесів, знизити стійкість до впливу різних чинників.

Отже, визначення стану мікробного угруповання ґрунту за різних методів утримання саду є важливим, оскільки відображає достовірні залежності між мікробною активністю, фізико-хімічними властивостями ґрунту, метаболічними профілями мікроорганізмів та їхніми таксономічними особливостями [24]. Розуміння цих взаємозв'язків має ключове значення для функціонування агроценозів, а постійний моніторинг стану ґрунтових мікробіомів необхідний для виявлення потенційних проблем і своєчасного застосування ефективних заходів для підтримки здоров'я та стійкості ґрунту, що в подальшому може сприяти збереженню і відновленню екосистемних послуг.

**Матеріали і методи досліджень.** Дослідження стану ґрунтового мікробіоценозу проводили в умовах польового дослідження, який має статус національного надбання «Унікальна дослідницька агроєкосистема яблуневого саду Уманського державного аграрного університету» та включений до Реєстру стаціонарних польових дослідів України. Сад закладено в 1931 р. і впродовж 50-річного періоду в ньому вирощували сильно-рослі дерева яблуні сорту Кальвіль сніговий на насіннєвій підщепі з площею живлення 10×10 м. У 1982 р. сад було реконструйовано, старі дерева викорчовано, а на їхньому місці у 1984 р. висаджено нові (сильнорослі дерева сорту Кальвіль сніговий на насіннєвій підщепі, сорту Айдаред на насіннєвій підщепі і вегетативній М4 з площею живлення 7×5 м) зі збереженням попередніх ділянок досліджуваних варіантів. Утретє сад було реконструйовано шляхом викорчування старих дерев у 2017 р. та висадження нових у 2018 р. зі збереженням попередніх ділянок досліджуваних варіантів, на яких висаджено дерева яблуні сорту Голден Делішес і Гала на підщепі ММ.106 з площею живлення 5×2 м. Міжряддя в насадженнях утримують під чорним, а пристовбурні смуги — під гербіцидним паром (Раундап Макс, РК — д. р. гліфосату калійна сіль, 551 г/л). Дослідні насадження незрошувані.

В умовах стаціонарного польового дослідження досліджуються різні варіанти удобрення саду: без добрив (контроль), органічна система удобрення (гній ВРХ, 40 т/га), мінеральна система удобрення (N<sub>120</sub>P<sub>120</sub>K<sub>120</sub>), органічно-мінеральна (гній ВРХ, 20 т/га + N<sub>60</sub>P<sub>60</sub>K<sub>60</sub>).

Характеристику темно-сірого опідзоленого ґрунту наведено в табл. 1.

Зразки ґрунту для мікробіологічних досліджень відбирали із шару 0–20 см відповідно до ДСТУ ISO 10381-6-2015 [42]. Для порівняння зразки ґрунту відбирали в природній екосистемі на перелозі. Чисельність мікроорганізмів основних таксономічних й еко-

лого-трофічних груп визначали загальноприйнятими у ґрунтовій мікробіології методами висіву послідовних розведень ґрунтової суспензії на стандартні живильні середовища [43]. Спрямованість мікробіологічних процесів у ґрунті характеризували за відповідними коефіцієнтами [44].

Статистичну обробку експериментальних даних проводили за використання дисперсійного аналізу та методу головних компонент (PCA-аналіз) (<https://www.statskingdom.com/pca-calculator.html>).

**Результати досліджень та їх обговорення.** Результати таксономічної структури мікробних угруповань темно-сірого ґрунту досліджуваних біотопів за 2023–2025 рр. наведено на рис. 2.

Для ґрунту перелозу співвідношення мікроорганізмів основних таксономічних груп бактерії : стрептоміцети : мікроміцети становило 76,7 % : 22,4 % : 0,9 %, що значно відрізнялося від показників таксономічної структури ґрунту садового біоценозу. Характерною особливістю ґрунту природного біотопу (переліг) була порівняна стабільність таксономічної структури мікробних угруповань щодо впливу погодних умов і коливання в структурі впродовж 2023–2025 рр. Зміни відбувались у незначних межах: для бактерій — від 1 % до 4 %, стрептоміцетів — до 7 %, мікроміцетів — від 2 % до 16 %.

На відміну від ґрунту природної екосистеми, у ґрунті садового біоценозу за тривалого беззмінного вирощування яблуні виявлено суттєві зміни в таксономічній структурі мікробних угруповань. Зокрема, у ґрунті контролю (де понад 90 років не вносили добрив і були наявні ознаки виснаження ґрунту) частка бактерій у структурі знизилася до 67,8 % (тобто на 11,6 % проти ґрунту перелозу), тоді як частка стрептоміцетів і мікроміцетів зросла до 29,7 % і 2,5 % (на 32,6 % і 177,8 %) відповідно. Загальновідомо, що дефіцит органічної речовини й поживних елементів призводить до збіднення мікроб-

*Таблиця 1. Характеристика темно-сірого опідзоленого ґрунту багаторічного яблуневого саду*

Шари ґрунту, см	рН	Гумус, %	С/Н	N <sub>зар.</sub>	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O
				мг/кг ґрунту		
0–20	5,2	2,41	4,2	13,4	184	289
20–40	5,3	2,23	4,1	12,9	146	274

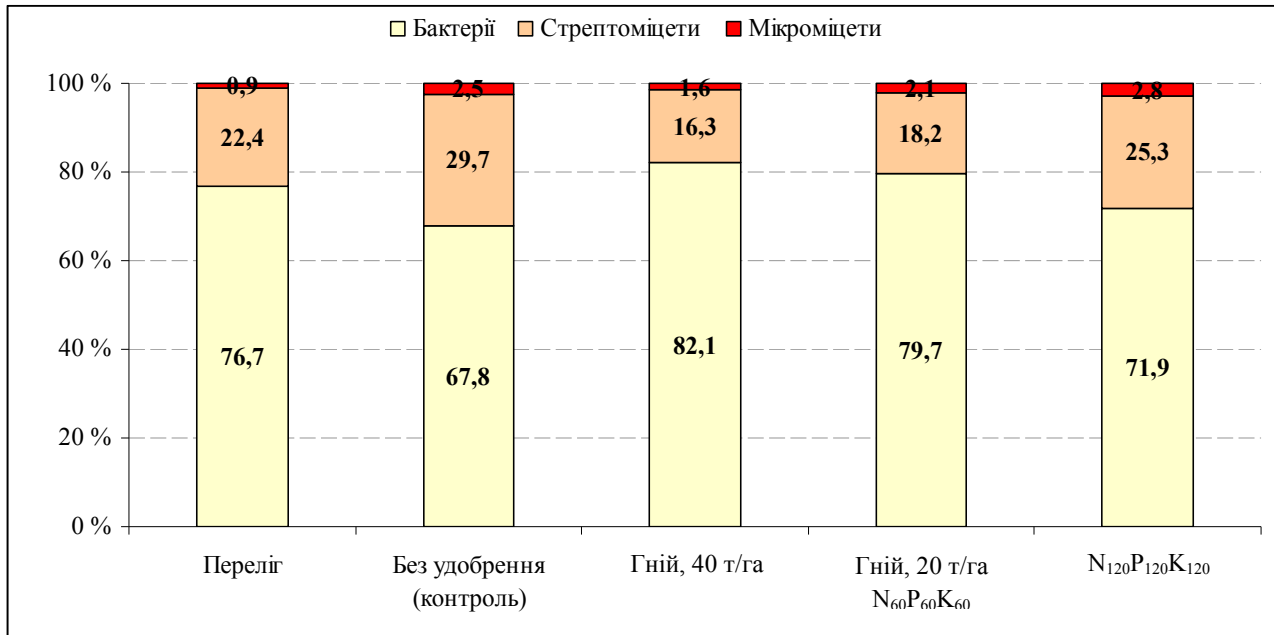


Рис. 2. Таксономічна структура мікробних угруповань темно-сірого опідзоленого ґрунту різних біотопів, 2023–2025 рр., %.

ного ценозу та зміщення його у бік більш толерантних до стресу груп [45]. Збільшення частки міцеліальних організмів у структурі мікробних угруповань є ознакою формування більш стійких до несприятливих умов угруповань організмів. Така структура мікробних угруповань характерна для ґрунтів із порушеним трофічним режимом, що також є ознакою розвитку процесів деградації та зниження біологічної активності. За таких умов існує висока ймовірність збільшення чисельності й розвитку фітопатогенних видів мікроміцетів і підвищення ризику розвитку хвороби пересадки яблуні [46; 47].

З метою поліпшення якості ґрунту в цьому досліді застосовано різні системи удобрення. Як свідчать дані рис. 2, внесення органічних добрив (гній, 40 т/га) сприяло активізації розвитку бактеріальної мікробіоти — їх частка зросла до 82,1 %, що є позитивним показником для ґрунтового мікробіому, оскільки бактерії — ключові агенти трансформації органічної речовини, забезпечення рослин доступними формами азоту, фосфору та сірки. Подібне явище спостерігали Liu et al. [48], Yang et al. [49], коли внесення органічних добрив збільшувало бактеріальне різноманіття, зокрема через внесення екзогенних мікроорганізмів, стимулювання розвитку корисних видів, пов'язаних із кругообігом поживних речовин або стимулюванням росту рослин (таких як *Bacillus*, *Flavobacteriales*,

*Desulfarculaceae*, *Saprosiraceae*), шляхом поліпшення стану органічної речовини в ґрунті та регулюванням рН [48; 49]. Зниження частки стрептоміцетів до 16,3 % (на 45,1 % проти контролю) і мікроміцетів до 1,6 % (або на 36,0 %) за цього варіанту удобрення свідчить про спрямування до відновлення ґрунтової мікробіологічної рівноваги внаслідок поліпшення органічного живлення та підвищення потенціалу гуміфікації.

Натомість внесення високих доз мінеральних добрив (N<sub>120</sub>P<sub>120</sub>K<sub>120</sub>) зумовило зниження частки бактерій до 71,9 % і значне збільшення міцеліальних організмів. Це свідчить про певний стресовий вплив внесених мінеральних добрив на бактеріальну ланку мікробоценозу та стимулювання більш толерантних груп, таких як мікроміцети. Зокрема, частка мікроміцетів зросла до 2,8 %, що майже втричі більше, ніж у ґрунті перелогу і в 1,5 раза — ніж у варіанті із застосуванням лише органічних добрив. Частка стрептоміцетів у структурі мікробних угруповань також була доволі високою — сягала 25,3 % і наближалася до рівня контролю (без удобрення).

За поєднання органічних і мінеральних добрив (гній, 20 т/га + N<sub>60</sub>P<sub>60</sub>K<sub>60</sub>) спостерігали зростання частки бактерій до 79,7 % (на 17,6 % проти контролю) і водночас частки мікроміцетів 2,1 %, як порівняти з органічною системою удобрення (гній, 40 т/га). Таке

співвідношення свідчить про збалансовану дію комбінованого удобрення, яке не викликає надмірного порушення структури мікробного ценозу, але стимулює швидкий колообіг поживних речовин.

Отже, структура мікробних угруповань є чутливим екологічним індикатором стану ґрунту. Фактор удобрення істотно впливає на таксономічну структуру мікробних угруповань темно-сірого ґрунту садового ценозу, зміщуючи співвідношення між основними таксономічними групами. Найбільш стійким і близьким до природного біотопу є варіант із внесенням органічних добрив, тоді як високі дози мінеральних добрив змінюють структуру мікробного угруповання у бік підвищення частки міцеліальних організмів. Зниження бактеріальної частки (у контролі) може свідчити про зменшення швидкості деструкції органічної речовини, уповільнення азотного та фосфорного циклу, що призводить до втрати родючості й зниження біологічної активності ґрунту.

Також виявлено значну різницю за вмістом загальної кількості мікроорганізмів у ґрунті досліджуваних біотопів (рис. 3). Наші дослідження показали, що тривале беззмінне вирощування яблуні спричинило зниження загальної чисельності мікроорганізмів у ґрунті майже втричі — до 2,86 млн КУО/г ґрунту.

Поліпшення поживного режиму ґрунту шляхом унесення добрив позитивно впливало на вміст загальної чисельності мікроорганізмів загалом і їх чисельність зроста в середньому в 2,6–4,3 раза проти контролю (без добрив).

Більш детальний аналіз чисельності мікроорганізмів основних еколого-трофічних груп у ґрунті досліджуваних біотопів показав їх зміни за тривалого беззмінного вирощування яблуні і внесення різних видів добрив (табл. 2).

У ґрунті без удобрення (контроль) домінували мікроорганізми з низькими потребами в елементах живлення, зокрема оліготрофи, та більш стійкі мікроміцети, що є типовим для агроценозів зі збідненим вмістом доступних поживних речовин. Такі умови сприяють розвитку мікроорганізмів, здатних до повільного метаболізму в умовах дефіциту органічної речовини. Висока частка оліготрофної мікробіоти свідчить про зниження трофічного забезпечення ґрунту. Також тут виявлено порівняно високий вміст бактерій, що використовують азот мінеральних сполук, і доволі низький вміст органотрофних і азотфіксувальних бактерій, целюлозоруйливих мікроорганізмів.

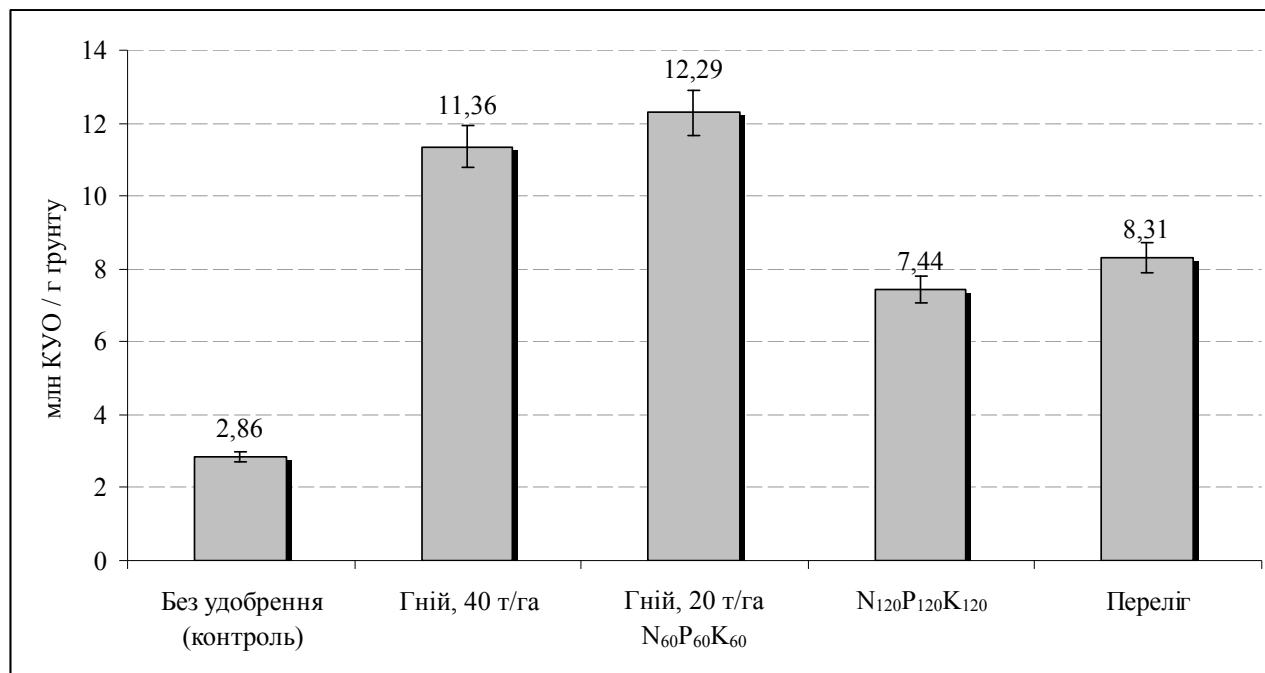


Рис. 3. Вміст загальної кількості мікроорганізмів (на пептон-глюкозному агарі з ґрунтовою витяжкою) у темно-сірому опідзоленому ґрунті різних біотопів, середнє за 2023–2025 рр., млн КУО / г ґрунту.

Таблиця 2. Чисельність мікроорганізмів основних еколого-трофічних груп, середнє за 2023–2025 рр.

Мікроорганізми		Біотоп				
		Без удобрення (контроль)	Гній	Гній + N <sub>60</sub> P <sub>60</sub> K <sub>60</sub>	N <sub>120</sub> P <sub>120</sub> K <sub>120</sub>	Переліг
Бактерії, що використовують органічний азот	млн КУО / г ґрунту	3,03 ± 0,04	5,13 ± 0,09	4,29 ± 0,06	2,61 ± 0,03	4,50 ± 0,04
Бактерії, що використовують мінеральний азот		7,69 ± 0,05	2,31 ± 0,03	2,57 ± 0,04	6,80 ± 0,08	4,20 ± 0,03
Азотфіксувальні		3,51 ± 0,03	9,65 ± 0,06	8,59 ± 0,05	6,73 ± 0,05	15,11 ± 0,09
Оліготрофні		14,15 ± 0,12	5,47 ± 0,08	12,78 ± 0,10	18,24 ± 0,10	7,51 ± 0,08
Педотрофні		8,60 ± 0,05	9,42 ± 0,07	11,40 ± 0,10	13,24 ± 0,11	10,51 ± 0,11
Стрептоміцети		6,27 ± 0,08	13,00 ± 0,10	10,25 ± 0,12	15,00 ± 0,12	12,30 ± 0,14
Целюлозоруйнівні	тис. КУО / г ґрунту	9,80 ± 0,10	48,22 ± 0,12	34,11 ± 0,14	20,13 ± 0,14	35,01 ± 0,16
Мікроміцети		121,14 ± 8,10	103,17 ± 6,50	96,07 ± 6,31	148,58 ± 9,10	105,01 ± 7,81

Тривале внесення гною (40 т/га) сприяло істотному зростанню органотрофів (до 5,13 млн КУО/г, у 1,69 раза вище від контролю), азотфіксувальних бактерій (до 9,65 млн КУО/г, у 2,75 раза), стрептоміцетів (13,00 млн КУО/г, у 2,07 раза) та, особливо, целюлозоруйнівних мікроорганізмів — до 48,22 млн КУО/г, що в 4,92 раза вище за контроль. Такий кількісний склад мікробоценозу свідчить про високу доступність органічної речовини, що надходила з гноєм, та активізацію процесів розкладу органічних речовин і фіксації атмосферного азоту. Натомість чисельність оліготрофів різко зменшилася (до 5,47 млн КУО/г) — майже на 60 % проти контролю, що підтверджує зміщення енергетичного балансу ґрунту у бік копіотрофного типу — більш енергозалежної біоти, адаптованої до багатого трофічного середовища. Аналогічну тенденцію спостерігали щодо бактерій, що використовують азот мінеральних сполук, — їх чисельність знизилася на 70 % проти контролю (до 2,31 млн КУО/г ґрунту).

За поєднання органічних і мінеральних добрив (гній, 20 т/га + N<sub>60</sub>P<sub>60</sub>K<sub>60</sub>) виявлено помірно високий рівень усіх функціональних груп. Зокрема, простежували зростання чисельності педотрофів в 1,33 раза, стрептоміцетів — в 1,63 раза, целюлозоруйнівних мікроорганізмів — в 3,48 раза, азотфіксувальних — у 2,45 раза, бактерій, що використовують азот органічних сполук, — в 1,42 раза.

Водночас зменшувалась чисельність бактерій, що використовують азот мінеральних сполук, на 64 %, мікроміцетів — на 20 % і оліготрофів — на 10 % від контролю. Встановлений баланс у чисельності між оліготрофами й копіотрофами може свідчити про стабілізовану екосистему ґрунту зі збалансованими процесами синтезу й деструкції.

Застосування мінеральних добрив у нормі N<sub>120</sub>P<sub>120</sub>K<sub>120</sub> мало дещо інші особливості впливу на формування мікробоценозу ґрунту. Зокрема, тут фіксували максимальну кількість мікроміцетів (148,58 тис. КУО/г), стрептоміцетів (15,00 млн КУО/г) і педотрофів (13,24 млн КУО/г), що перевищувало контроль в 1,23 раза, 2,39 і 1,54 раза відповідно. Таке зростання чисельності мікроорганізмів свідчить про активацію мінералізаційних процесів у ґрунті за рахунок надходження легкодоступних форм мінерального азоту і фосфору, що стимулює ріст і розвиток мікроорганізмів, здатних швидко реагувати на надлишок поживних речовин. Проте зменшення чисельності органотрофів (2,61 млн КУО/г) і порівняно низька кількість азотфіксувальних форм (6,73 млн КУО/г) вказує на пригнічення активних біохімічних циклів біотичної природи, особливо фіксації атмосферного азоту.

За результатами однофакторного дисперсійного аналізу (ANOVA) встановлено, що найбільш чутливими групами мікроорганізмів

мів у темно-сірому ґрунті садового біоценозу до удобрення ( $p < 0,05$ ) виявилися: целюлозоруйнівні, бактерії, що використовують азот мінеральних сполук, оліготрофи та стрептоміцети, що свідчить про їхню високу адаптивність або стимулювальний ефект від надходження поживних речовин із добривами. Тоді як педотрофи й мікроміцети мали статистично незначущі зміни, що, імовірно, пов'язано з їх ширшою екологічною толерантністю.

Для виявлення загальних закономірностей у зміні функціональної структури мікробіоценозу темно-сірого ґрунту за впливу різних систем удобрення було застосовано метод головних компонент (РСА). Цей аналіз дав змогу зменшити багатовимірність даних до кількох головних осей (компонент), які пояснюють найбільшу частку варіації у вибірці. У підсумку аналізу встановлено, що перші дві головні компоненти (PC1, PC2) сумарно пояснюють понад 88 % загальної варіації у структурі мікробіоценозу (рис. 4).

Позитивні навантаження на PC1 спостерігаються для педотрофів, стрептоміцетів, оліготрофів і мікроміцетів, що вказує на те, що ці групи найбільше сприяють варіативності між дослідними варіантами. Натомість целюлозоруйнівні мікроорганізми, азотфіксувальні бактерії та бактерії, що використовують азот органічних сполук, мають від'ємні навантаження на PC1, тобто групи, відповідальні за біологічну фіксацію азоту та деструкцію органічних речовин, що свідчить про їхню протилежну функціональну спрямованість. Друга компонента (PC2) пов'язана з варіаціями у чисельності бактерій, що використовують азот мінеральних сполук.

Як видно з рис. 4, розташування варіантів досліду в просторі головних компонент демонструє чіткі відмінності між досліджуваними біотопами. Більшість досліджуваних біотопів чітко відокремлюється на РСА-карті, демонструючи унікальність мікробних ценозів. Ґрунт без удобрення (контроль) розташований діаметрально протилежно від ґрунту перелогу й відокремлений від інших біотопів. Водночас має найвищі значення чисельності оліготрофів і мікроміцетів, що характерно для ґрунтів із низьким надходженням легкодоступних джерел вуглецю та азоту.

Ґрунти із внесенням органічного добрива (гній, 40 т/га) і високою нормою мінеральних

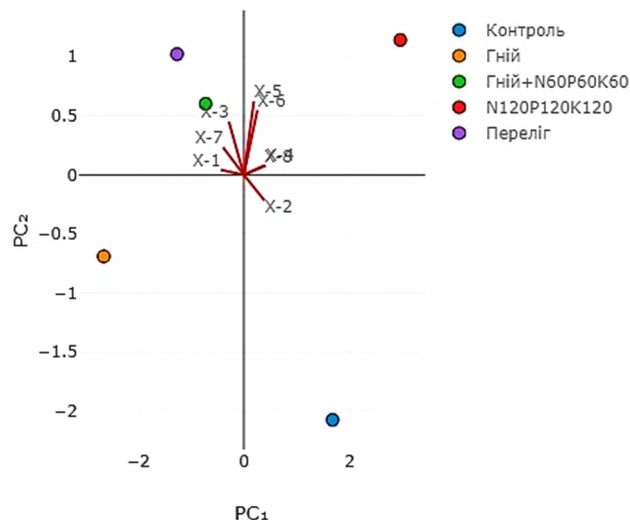


Рис. 4. РСА-аналіз функціональної структури мікробіоценозу темно-сірого ґрунту різних біотопів (РСА 88,31 %, PC1 64,96 %, PC2 23,35 %; X1 — бактерії, що використовують органічний азот, X2 — бактерії, що використовують мінеральний азот, X3 — азотфіксувальні, X4 — оліготрофні, X5 — педотрофні, X6 — стрептоміцети, X7 — целюлозоруйнівні, X8 — мікроміцети).

добрив (N<sub>120</sub>P<sub>120</sub>K<sub>120</sub>) демонструють протилежні функціональні профілі. Розміщення на РСА-графіку біотопу з внесенням органічних добрив (гній, 40 т/га) вказує на специфічний напрям зміни мікробіологічних характеристик, що, ймовірно, залежить від зростання чисельності певних груп мікроорганізмів, пов'язаних із розкладанням органічної речовини.

Ґрунт із унесенням N<sub>120</sub>P<sub>120</sub>K<sub>120</sub> виділяється у РСА-просторі найбільш віддаленим положенням, зміщуючись уздовж PC1 у бік мікробіоценозів із високою чисельністю мікроміцетів, стрептоміцетів та оліготрофів, що може свідчити про зміну екологічної рівноваги й можливу перевагу мікроорганізмів, толерантних до надлишку доступних форм поживних речовин.

Біотоп із внесенням органічно-мінерального добрива (гній, 20 т/га + N<sub>60</sub>P<sub>60</sub>K<sub>60</sub>) наближується до ґрунту природного біотопу, що, ймовірно, пов'язано з високою чисельністю органотрофів, целюлозоруйнівних й азотфіксувальних мікроорганізмів. Варіант із внесенням гною чітко відокремлюється у напрямку PC2 за рахунок значного зростання чисельності целюлозоруйнівних мікроорга-

нізмів, стрептоміцетів та азотфіксувальних бактерій, що свідчить про активізацію біологічних процесів деструкції органічної речовини та фіксації азоту.

Отже, РСА-аналіз підтвердив, що ґрунт у природних умовах (переліг) має збалансований мікробоценоз. Унесення органічних добрив (гній) суттєво впливає на підвищення функціональної активності певних груп мікроорганізмів, а високих норм мінеральних добрив ( $N_{120}P_{120}K_{120}$ ) — змінює структуру мікробного угруповання, потенційно знижуючи його стійкість і функціональну різноманітність.

За співвідношенням чисельності мікроорганізмів певних груп проведено аналіз спрямованості мікробіологічних процесів і трансформації органічної речовини у ґрунті досліджуваних біотопів. Встановлено, що максимальні значення коефіцієнта мінералізації-імобілізації ( $K_{M-i}$ ) зафіксовано в ґрунті за тривалого беззмінного вирощування яблуні без удобрення (контроль) — 2,54 та за внесення високих норм мінеральних добрив ( $N_{120}P_{120}K_{120}$ ) — 2,61 (табл. 3). Така тенденція свідчить про домінування процесів мінералізації органічної речовини, що часто асоціюється з дегуміфікацією ґрунту, низькою доступністю свіжого органічного субстрату та посиленням використання мінеральних форм азоту. У першому біотопі це може бути наслідком виснаження ґрунту за тривалого беззмінного ведення садівництва без додаткових заходів поліпшення екологічного стану ґрунту. Тоді як у варіанті з унесенням  $N_{120}P_{120}K_{120}$  — це результат тривало внесення високих норм мінерального азоту, що стимулює мінералізаційну активність мікробоценозу. Перевищення значення  $K_{M-i}$  над ґрунтом перелігу становило, відповідно, 2,73 і

2,81 рази. Для порівняння, у ґрунті природної екосистеми значення  $K_{M-i}$  становило 0,93, що свідчить про переважання процесів імобілізації над мінералізацією — характерну рису природних екосистем.

Максимальне значення  $K_{M-i}$  у ґрунті з унесенням високих норм мінеральних добрив також може свідчити про посилення мікробіологічних процесів мінералізації органічної речовини й використання азоту гумусу, а також про вузьке співвідношення вуглецю до азоту в ґрунті. У ґрунті цього ж біотопу фіксували найвищі значення коефіцієнта педотрофності ( $K_{пед.}$ ) — 5,07, що перевищувало контроль в 1,79 рази та оліготрофності ( $K_{ол.}$ ) — 1,94 (перевищення в 1,47 рази). Відповідно, різниця з ґрунтом природної екосистеми за цими коефіцієнтами становила 2,17 і 2,26 рази.

За тривалого внесення органічних добрив (гній, 40 т/га) значно зростала чисельність органотрофних мікроорганізмів та відповідно знижувалося значення коефіцієнту мінералізації-імобілізації ( $K_{M-i}$ ) до 0,45 (в 5,64 рази проти контролю). Збагачення ґрунту органічним субстратом також сприяло зниженню значень коефіцієнта педотрофності ( $K_{пед.}$ ) до 1,84 (в 1,54 рази) та оліготрофності ( $K_{ол.}$ ) — до 0,74 (в 1,78 рази). Визначені показники свідчать про сприятливі умови як для накопичення гумусу в ґрунті, так і живлення мікробіоти й рослин.

Ґрунт варіанту із внесенням органо-мінеральних добрив (гній, 20 т/га +  $N_{60}P_{60}K_{60}$ ) за рівнем спрямованості мікробіологічних процесів займав проміжне положення. За значенням коефіцієнта мінералізації-імобілізації (0,60) наближався до ґрунту біотопу з органічною системою удобрення. Однак значення коефіцієнтів педотрофності й олі-

**Таблиця 3. Спрямованість мікробіологічних процесів у темно-сірому опідзоленому ґрунті різних біотопів**

Біотопи	Коефіцієнт мінералізації-імобілізації ( $K_{M-i}$ )	Коефіцієнт оліготрофності ( $K_{ол.}$ )	Коефіцієнт педотрофності ( $K_{пед.}$ )
Без удобрення (контроль)	2,54	1,32	2,84
Гній, 40 т/га	0,45	0,74	1,84
Гній, 20 т/га + $N_{60}P_{60}K_{60}$	0,60	1,86	2,66
$N_{120}P_{120}K_{120}$	2,61	1,94	5,07
Переліг	0,93	0,86	2,34

готрофності були достатньо високими, що підтверджується і підвищеною чисельністю оліготрофної та педотрофної мікробіоти. Варто зазначити, що додаткове внесення мінеральних добрив сприяє активізації розкладання органічної речовини, про що свідчить підвищення значень коефіцієнта педотрофності до 2,66.

Для візуалізації просторового розподілу ґрунтів різних біотопів за показниками спрямованості мікробіологічних процесів (коефіцієнтами  $K_{M-i}$ ,  $K_{ол.}$ ,  $K_{пед.}$ ) проведено аналіз головних компонент (РСА). Аналіз головних компонент показав, що перші дві компоненти PC1 (77,54 %) та PC2 (17,98 %) пояснюють 95,52 % загальної варіації мікробіологічних показників ґрунту, що свідчить про високу інформативність моделі та адекватне відображення структури даних у двовимірному просторі. Як видно з рис. 5, ґрунти природного біотопу (переліг) і з внесенням гною (40 т/га) розміщені в одному кластері, що свідчить про подібну функціональну спрямованість мікробіологічних процесів. У ґрунті цих біотопів переважають процеси іммобілізації, знижується частка оліготрофної та педотрофної мікробіоти, а загальна активність мікроорганізмів зорієнтована на накопичення органічної речовини, процеси гумусоутворення та порівняно збалансований режим мінералізації-іммобілізації, що є характерним для більш стійких ґрунтових екосистем.

На протилежному боці простору головних компонент розташовуються ґрунти садового біоценозу без удобрення (контроль) і з внесенням високих норм мінеральних добрив ( $N_{120}P_{120}K_{120}$ ). До того ж ґрунт без удобрення демонструє вичерпання ресурсного потенціалу, що супроводжується зростанням коефіцієнта мінералізації на тлі низької забезпеченості органічною речовиною. Натомість ґрунт із внесенням надмірних доз мінеральних добрив характеризується високою активністю процесів мінералізації та підвищеною педотрофністю, що, зокрема, свідчить про інтенсивне розкладання гумусових сполук у ґрунті. Така розбіжність у розташуванні на РСА-графіку демонструє контрастність у напрямках мікробіологічної трансформації органічної речовини, незважаючи на різну природу цих впливів —

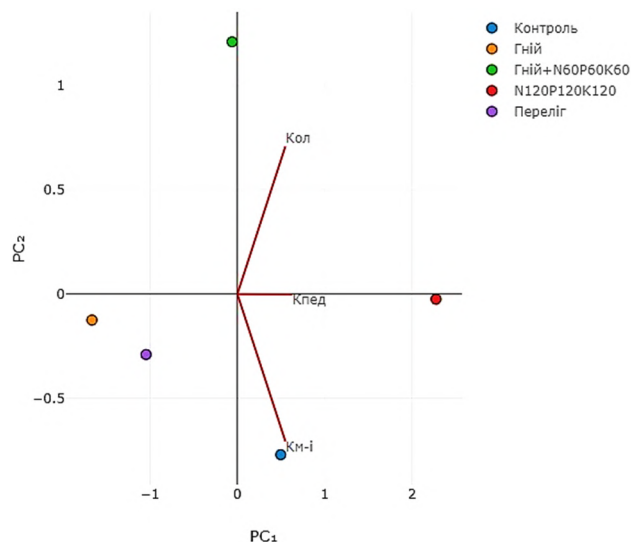


Рис. 5. РСА-аналіз спрямованості мікробіологічних процесів у темно-сірому опідзоленому ґрунті різних біотопів (РСА 95,52 %, PC1 77,54 %, PC2 17,98 %).

виснаження проти надлишкового удобрення.

ґрунт із внесенням органо-мінеральних добрив (гній, 20 т/га +  $N_{60}P_{60}K_{60}$ ) займає проміжне положення між двома кластерами, що вказує на комбінований ефект органічного і мінерального живлення на ґрунтову мікробіоту. Вектор його зміщення ближчий до зони мінералізаційного впливу. Це свідчить про потенційно високу мікробіологічну активність, проте потребує оптимізації співвідношення між джерелами органічних та мінеральних речовин для досягнення екологічної рівноваги у ґрунті.

Отже, результати РСА-аналізу дають змогу диференціювати ґрунти досліджуваного біотопу за характером і спрямованістю мікробіологічних процесів, виявити ефекти різних систем удобрення на мікробіоценоз ґрунту та підтвердити доцільність використання органічних добрив або їх поєднання з мінеральними у помірних дозах.

**Висновки.** Тривале беззмінне вирощування яблуні на темно-сірому опідзоленому ґрунті призвело до істотних змін у таксономічній структурі його мікробних угруповань, чисельності мікроорганізмів основних еколого-трофічних груп і спрямованості мікробіологічних процесів. Перебудова таксономічної структури мікробних угруповань ґрунту відбулася в бік зростання міцеліальних організмів як більш стійких до дії різних

чинників. Виявлено зниження загальної чисельності мікроорганізмів у ґрунті майже втричі, як порівняти з ґрунтом природної екосистеми, та високі значення коефіцієнтів мінералізації-імобілізації ( $K_{m-i}$  2,54), оліготрофності ( $K_{ол}$  1,32) і педотрофності ( $K_{пед}$  2,84). Внесення добрив у темно-сірий ґрунт садового біоценозу спричиняє зміни у таксономічній структурі мікробних угруповань, збільшуючи частку бактерій до 71,9–82,1 % та, відповідно, зменшуючи частку міцеліальних організмів, збільшує загальний пул мікроорганізмів в 2,6–4,3 рази та змінює спрямування мікробіологічних процесів залежно від виду добрив і норм їх унесення.

#### ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Волкогон В. В. Роль мікроорганізмів у первинних процесах формування родючості ґрунтів. *Сільськогосподарська мікробіологія*. 2024. Вип. 39. С. 3–21. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.39.3-21>
2. Fierer N. Embracing the Unknown: Distinguishing the Complexities of the Soil Microbiome. *Nat. Rev. Microbiol.* 2017. Vol. 15. P. 579–590. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87>
3. Demyanyuk O. S., Symochko L. Y., Mostoviak I. I. Soil microbial diversity and activity in different climatic zones of Ukraine. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. 2020. Vol. 11(2). P. 338–343. <https://doi.org/10.15421/022051>
4. Orgiazzi A., Panagos P., Yigini Y., Dunbar M. B., Gardi C., Montanarella L., Ballabio C. A. A knowledge-based approach to estimating the magnitude and spatial patterns of potential threats to soil biodiversity. *Sci. Total Environ.* 2016. Vol. 545–546. P. 11–20. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.092>
5. Шерстобоева О. В., Дем'янюк О. С., Чабанюк Я. В. Біодіагностика і біобезпека ґрунтів агроекосистем. *Агроекологічний журнал*. 2017. № 2. С. 142–148. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.2.2017.220170>
6. Williams D. R., Clark M., Buchanan G. M., Ficetola G. F., Rondinini C., Tilman D. Proactive conservation to prevent habitat losses to agricultural expansion. *Nat. Sustain.* 2020. Vol. 4. P. 314–322. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00656-5>
7. Симочко Л. Ю., Дем'янюк О. С. Мікробіом ґрунту культурних рослин за різних агротехнологій. *Агроекологічний журнал*. 2018. № 2. С. 87–92. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.2.2018.157862>
8. Jansson J. K., Hofmockel K. S. Soil microbiomes and climate change. *Nat Rev Microbiol.* 2020. Vol. 18. P. 35–46. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0265-7>
9. Шерстобоева О. В., Шустерук Т. З., Дем'янюк О. С. Біологічний моніторинг ґрунтів як складова екологічного моніторингу агроекосистем. *Агроекологічний журнал*. 2007. № 3. С. 45–50.
10. Purohit H. J., Pandit P., Pal R., Warke R., Warke G. M. Soil microbiome: An intrinsic driver for climate smart agriculture. *Journal of Agriculture and Food Research*. 2024. Vol. 18. 101433. <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2024.101433>
11. FAO. (2015). News detail. Healthy Soils Are the Basis for Healthy Food Production. URL: <http://www.fao.org/soils-2015/news/news-detail/en/c/277682/>
12. Gomiero T. Soil Degradation, Land Scarcity and Food Security: Reviewing a Complex Challenge. *Sustainability*. 2016. Vol. 8(3). 281. <https://doi.org/10.3390/su8030281>
13. Chu H., Gao G. F., Ma Y., Fan K., Delgado-Baquerizo M. Soil Microbial Biogeography in a Changing World: Recent Advances and Future Perspectives. *mSystems*. 2020. Vol. 5(2). e00803-19. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00803-19>
14. Hua H., Sui X., Liu Y., Liu X., Chang Q., Xu R. ... Mu L. Effects of Land Use Type Transformation on the Structure and Diversity of Soil Bacterial Communities. *Life*. 2024. Vol. 14(2). 252. <https://doi.org/10.3390/life14020252>
15. Creamer R. E., Hannula S. E., Leeuwen J. P. V., Stone D., Rutgers M., Schmelz R. M. ... Lemanceau P. Ecological network analysis reveals the inter-connection between soil biodiversity and ecosystem function as affected by land use across Europe. *Appl. Soil Ecol.* 2016. Vol. 97. P. 112–124. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.006>
16. Hartmann M., Frey B., Mayer J., Mäder P., Widmer F. Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming. *ISME J.* 2015. Vol. 9. P. 1177–1194. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.210>
17. Ghani N. A., Teo P.-C., Ho T. C. F., Choo L. S., Kelana B. W. Y., Adam S., Ramliy M. K. Bibliometric Analysis of Global Research Trends on Higher Education Internationalization Using Scopus Database: Towards Sustainability of Higher Education Institutions. *Sustainability*. 2022. Vol. 14(14). 8810. <https://doi.org/10.3390/su14148810>
18. Cook C., Magan N., Robinson-Boyer L., Xu X. Effect on microbial communities in apple orchard soil when exposed short-term to climate change abiotic factors and different orchard management practices. *Journal of Applied Microbiology*. 2023. Vol. 134. P. 1–14. <https://doi.org/10.1093/jam/bio/lxad002>
19. Castellano-Hinojosa A., Strauss S. L. Impact of Cover Crops on the Soil Microbiome of Tree

- Crops. *Microorganisms*. 2020. Vol. 8(3). 328. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8030328>
20. Wicaksono W. A., Buko A., Kusstatscher P., Cernava T., Sinkkonen A., Laitinen O. H. ... Berg G. Impact of Cultivation and Origin on the Fruit Microbiome of Apples and Blueberries and Implications for the Exposome. *Microb Ecol*. 2023. Vol. 86. P. 973–984. <https://doi.org/10.1007/s00248-022-02157-8>
  21. Meng J., Li L., Liu H., Li Y., Li C., Wu G. ... Jiang G. Biodiversity management of organic orchard enhances both ecological and economic profitability. *Peer J*. 2016. Vol. 4. P. e2137–e2122. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.2137>
  22. Montanaro G., Xiloyannis C., Nuzzo V., Dichio B. Orchard management, soil organic carbon and ecosystem services in Mediterranean fruit tree crops. *Scientia Horticulturae*. 2017. Vol. 217. P. 92–101. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.01.012>
  23. Vercambre G., Mirás-Avalos J. M., Juilliou P., Moradzadeh M., Plenet D., Valsesia P. ... Lescurret F. Analyzing the impacts of climate change on ecosystem services provided by apple orchards in Southeast France using a process-based model. *J Environ Manage*. 2024. Vol. 370. 122470. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.122470>
  24. Zawadzka K., Oszust K., Pylak M., Panek J., Gryta A. Beneath the apple trees — Exploring soil microbial properties under *Malus domestica* concerning various land management practices. *Applied Soil Ecology*. 2024. Vol. 203. 105642. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105642>
  25. Hulsmans E., Peeters G., Honnay O. Soil microbiomes in apple orchards are influenced by the type of agricultural management but never match the complexity and connectivity of a Semi-natural Benchmark. *Front. Microbiol*. 2022. Vol. 13. 830668. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.830668>
  26. Katayama N., Bouam I., Koshida C., Baba Y. G. Biodiversity and yield under different land-use types in orchard/vineyard landscapes: a meta-analysis. *Biol. Conserv*. 2019. Vol. 229. P. 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.11.020>
  27. Turrini A., Agnolucci M., Palla M., Tomé E., Tagliavini M., Scandellari F., Giovannetti M. Species diversity and community composition of native arbuscular mycorrhizal fungi in apple roots are affected by site and orchard management. *Applied Soil Ecology*. 2017. Vol. 116 (Complete). P. 42–54. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.016>
  28. Meyer A. H., Wooldridge J., Dames J. F. Effect of conventional and organic orchard floor management practices on arbuscular mycorrhizal fungi in a “Cripp’s pink”/M7 apple orchard soil. *Agric. Ecosyst. Environ*. 2015. Vol. 213. P. 114–120. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.07.026>
  29. Freitas J., Silva P. Sustainable Agricultural Systems for Fruit Orchards: The Influence of Plant Growth Promoting Bacteria on the Soil Biodiversity and Nutrient Management. *Sustainability*. 2022. Vol. 14(21). 13952. <https://doi.org/10.3390/su142113952>
  30. Brewer M., Kanissery R. G., Strauss S. L., Kadyampakeni D. M. Impact of Cover Cropping on Temporal Nutrient Distribution and Availability in the Soil. *Horticulturae*. 2023. Vol. 9(10). 1160. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9101160>
  31. Haring S., Gaudin A. C. M., Hanson B. D. Functionally Diverse Cover Crops Support Ecological Weed Management in Orchard Cropping Systems. *Renew. Agric. Food Syst*. 2023. Vol. 38. e54. <https://doi.org/10.1017/S1742170523000492>
  32. Hussain S., Sharma M. K., War A. R., Husain B. Weed Management in Apple Cv. Royal Delicious by Using Different Orchard Floor Management Practices. *Int. J. Fruit. Sci*. 2020. Vol. 20(2). P. 891–921. <https://doi.org/10.1080/15538362.2019.1700405>
  33. Mia M. J., Massetani F., Murri G., Neri D. Sustainable alternatives to chemicals for weed control in the orchard — A Review. *Hortic. Sci*. 2020. Vol. 47(1). P. 1–12. <https://doi.org/10.17221/29/2019-HORTSCI>
  34. Cao Q., Wang Z., Yang X., Shen Y. The effects of cocksfoot cover crop on soil water balance, evapotranspiration partitioning, and system production in an apple orchard on the Loess Plateau of China. *Soil and Tillage Research*. 2021. Vol. 205. 104788. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104788>
  35. Baluszyńska U. B., Rowińska M., Licznar-Malańczuk M. Grass Species as Living Mulches — Comparison of Weed Populations and Their Biodiversity in Apple Tree Rows and Tractor Alleys. *Acta Agrobot*. 2022. Vol. 75(5). 758. <https://doi.org/10.5586/aa.758>
  36. Licznar-Malanczuk M., Baluszynska U. B. Do living mulches or environmental conditions have a greater impact on the external quality of the apple fruit “Chopin” cultivar? *Agriculture*. 2024. Vol. 14(4). 610. <https://doi.org/10.3390/agriculture14040610>
  37. Zheng W., Zhao Z., Gong Q., Zhai B., Li Z. Effects of cover crop in an apple orchard on microbial community composition, networks, and potential genes involved with degradation of crop residues in soil. *Biol. Fertil. Soils*. 2018. Vol. 54. P. 743–759. <https://doi.org/10.1007/s00374-018-1298-1>
  38. Furmanczyk E. M., Malusà E., Kozacki D., Tartanus M. Insights into the Belowground Biodiversity and Soil Nutrient Status of an Organic Apple Orchard as Affected by Living Mulches. *Agriculture*. 2024. Vol. 14(2). 293. <https://doi.org/10.3390/agriculture14020293>
  39. Gao C., Li C., Zhang L., Guo H., Li Q., Kou Z., Li Y. The influence of soil depth and tree age on soil enzyme activities and stoichiometry in apple orchards. *Applied Soil Ecology*. 2024. Vol. 202. 105600. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105600>

40. Tian J., Sun C., Lu P. P., Li F., Shanguan Y. Q., Qi F. Soil Biochemical Properties and Microbial Composition in Aged and Non-Aged Apple (*Malus domestica*) Orchards in Luochuan County, Loess Plateau, China. *Soil Use Manag.* 2020. Vol. 37. P. 879–890. <https://doi.org/10.1111/sum.12689>
41. Xu X., Jiang W., Wang G., Ding F., Li Q., Wang R. ... Mao Z. Analysis of Soil Fungal Community in Aged Apple Orchards in Luochuan County, Shaanxi Province. *Agriculture.* 2023. Vol. 13(1). 63. <https://doi.org/10.3390/agriculture13010063>
42. ДСТУ ISO 10381-6-2015. Якість ґрунту. Відбирання проб. Частина 6. Настанови з відбирання, оброблення та зберігання ґрунту в аеробних умовах для лабораторного оцінювання мікробіологічних процесів, біомаси та різноманіття (ISO 10381-6:2009, IDT).
43. Експериментальна ґрунтова мікробіологія: монографія / В. В. Волкогон, О. В. Надкернична, Л. М. Токмакова та ін. / за ред. В. В. Волкогона. Київ : Аграрна наука, 2010. 464 с.
44. Андреюк К. І., Іутинська Г. О., Антипчук А. Ф., Валагурова О. В., Козирицька В. Є. Функціонування мікробних ценозів в умовах антропогенного навантаження. Київ : Обереги, 2001. 240 с.
45. Malik A. A., Martiny J. B. H., Brodie E. L., Martiny A. C., Treseder K. K., Allison S. D. Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *ISME J.* 2020. Vol. 14(1). P. 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0510-0>
46. Peruzzi E., Franke-Whittle I. H., Kelderer M., Ciavatta C., Insam H. Microbial indication of soil health in apple orchards affected by replant disease. *Applied Soil Ecology.* 2017. Vol. 119. P. 115–127. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.06.003>
47. Дем'янюк О. С., Синенко Д. І. Грибний патогенний комплекс ґрунту за тривалого вирощування яблуні. *Сільськогосподарська мікробіологія.* 2024. Вип. 39. С. 49–59. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.39.49-59>
48. Liu J., Shu A., Song W., Shi W., Li M., Zhang W. ... Gao Z. Long-term organic fertilizer substitution increases rice yield by improving soil properties and regulating soil bacteria. *Geoderma.* 2021. Vol. 404. 115287. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115287>
49. Yang Y., Li G., Min K., Liu T., Li C., Xu J., ... Li H. The potential role of fertilizer-derived exogenous bacteria on soil bacterial community assemblage and network formation. *Chemosphere.* 2022. Vol. 287(3). 132338. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.132338>

Отримано: 27.08.2025

Прийнято до друку: 02.10.2025

Опубліковано онлайн: 29.12.2025

<https://doi.org/10.35868/1997-3004.42.55-71>

UDC 579.26

## CHARACTERISTICS OF THE MICROBIOCENOSIS OF DARK GRAY SOIL UNDER LONG-TERM MONOCULTURE OF APPLE TREES

**O. S. Demianiuk**, <https://orcid.org/0000-0002-4134-9853>,

**D. I. Synenko**, <https://orcid.org/0009-0001-7302-0315>

Institute of Agroecology and Environmental Management, NAAS, Kyiv  
e-mail: demolena@ukr.net

**Objective.** To research the impact of long-term (over 90 years) apple tree cultivation in the central part of the Right-Bank Forest-Steppe region of Ukraine on the taxonomic structure of microbial groups in dark grey soil and the number of major ecological and trophic groups of microorganisms. **Methods.** Microbiological (determination of the number of bacteria and microfungi using the cup method on agarized environments) and statistical (dispersion analysis, PCA analysis). **Results.** The taxonomic structure of microbial groups in the dark grey soil of the orchard biotope without fertilization was characterized by a 12 % lower proportion of bacteria (67.8 %), a 178 % higher proportion of micromycetes (2.5 %), and a 33 % higher proportion of streptomycetes (29.7 %) compared to the soil of the natural biotope (fallow). In unfertilized orchard soil, a high abundance of oligotrophs ( $14.15 \cdot 10^6$  CFU/g soil), pedotrophs ( $8.6 \cdot 10^6$  CFU/g), micromycetes

( $121.14 \cdot 10^3$  CFU/g), and bacteria utilizing mineral nitrogen compounds ( $7.69 \cdot 10^6$  CFU/g soil) was recorded, along with a low number of organotrophic ( $3.03 \cdot 10^6$  CFU/g) and nitrogen-fixing ( $3.51 \cdot 10^6$  CFU/g) bacteria. This pattern is typical for agroecosystems with low levels of available nutrients. The application of high mineral fertilizer rates ( $N_{120}P_{120}K_{120}$ ) increased the proportion of micromycetes to 2.8 % and streptomycetes to 25.3 % in the microbial structure, while their number rose by 1.2 and 2.4 times, respectively, compared to unfertilized soil. The number of cellulolytic and pedotrophic microorganisms increased by 1.5–2.0 times. The application of organic (manure 40 t/ha) or organo-mineral (manure 20 t/ha +  $N_{60}P_{60}K_{60}$ ) fertilizers promoted the formation of a taxonomic structure of microbial groups and a total microbial pool in the dark grey soil similar to that of the natural biotope. At the same time, the number of organotrophs (by 1.4–1.7 times), nitrogen-fixing (by 2.5–2.8 times), and cellulolytic (by 3.5–5.0 times) microorganisms increased, while the mineralization-immobilization coefficient ( $K_{m-i}$ ) decreased to 0.45–0.60 (by 4.2–5.6 times), the pedotrophy coefficient ( $K_{ped.}$ ) — to 1.84–2.66 (by 1.1–1.5 times), and the oligotrophy coefficient ( $K_{ol.}$ ) — to 0.74 (by 1.8 times) due to soil enrichment with organic substrates. **Conclusions.** Long-term continuous apple cultivation on dark grey podzolic soil has led to significant changes in the taxonomic structure of microbial communities, the number of major ecological-trophic groups of microorganisms, and the direction of microbiological processes. The restructuring of the microbial community occurred toward an increase in mycelial organisms, which are more resistant to environmental stress. A decrease in the total number of microorganisms by almost three times was observed compared to soil from the natural ecosystem, along with high values of mineralization-immobilization ( $K_{m-i}$  2.54), oligotrophy ( $K_{ol.}$  1.32), and pedotrophy ( $K_{ped.}$  2.84) coefficients. Fertilizer application to the dark grey soil of the orchard biotope altered the taxonomic structure of microbial groups by increasing the proportion of bacteria to 71.9–82.1 % and reducing the share of mycelial organisms. It also expanded the total microbial pool by 2.6–4.3 times and shifted the direction of microbiological processes depending on the type and rate of fertilizer application.

Key words: soil microorganisms, taxonomic structure, apple monoculture, soil biogenicity, dark grey soil.

#### REFERENCES

1. Volkohon, V. V. (2024). Rol mikroorhaniz-miv u pervynnykh protsesakh formuvannia rodiu-chosti gruntiv [The role of microorganisms in the primary processes of formation of soil fertility]. *Silskohospodarska mikrobiologhiia — Agricultural microbiology*, 39, 3–21 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.39.3-21>
2. Fierer, N. (2017). Embracing the Unknown: Disentangling the Complexities of the Soil Microbiome. *Nat. Rev. Microbiol.*, 15, 579–590. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87>
3. Demyanyuk, O. S., Symochko, L. Y., & Mostoviak, I. I. (2020). Soil microbial diversity and activity in different climatic zones of Ukraine. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 11(2), 338–343. <https://doi.org/10.15421/022051>
4. Orgiazzi, A., Panagos, P., Yigini, Y., Dunbar, M. B., Gardi, C., Montanarella, L., & Ballabio, C. A. (2016). A knowledge-based approach to estimating the magnitude and spatial patterns of potential threats to soil biodiversity. *Sci Total Environ*, 545–546, 11–20. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.092>
5. Sherstoboeva, O. V., Demyanyuk, O. S., & Chabaniuk, Ya. V. (2017). Biodiagnostyka i bio-bezpeka gruntiv ahroekosystem [Biodiagnostics and bio-security of soils of agroecosystems]. *Ahroekolo-hichniy zhurnal — Agroecological Journal*, 2, 142–148 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.2.2017.220170>
6. Williams, D. R., Clark, M., Buchanan, G. M., Ficitola, G. F., Rondinini, C., & Tilman, D. (2020). Proactive conservation to prevent habitat losses to agricultural expansion. *Nat. Sustain.*, 4, 314–322. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00656-5>
7. Symochko, L. Yu., Demyanyuk, O. S. (2018). Mikrobiom gruntu kulturnykh roslyn za riznykh ahrotekhnolohii [Soil microbiome of cultivated plants under different agricultural technologies]. *Ahroekolohichniy zhurnal — Agroecological Journal*, 2, 87–92 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.2.2018.157862>
8. Jansson, J. K., Hofmockel, K. S. (2020). Soil microbiomes and climate change. *Nat Rev Microbiol.*, 18, 35–46. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0265-7>
9. Sherstoboeva, O. V., Shusteruk, T. Z., & Demyanyuk, O. S. (2007). Biolohichniy monitorynh gruntiv yak skladova ekolohichnoho monitorynhu ahroekosystem [Biological monitoring of soils as a component of ecological monitoring of agroecosystems]. *Ahroekolohichniy zhurnal — Agroecological Journal*, 3, 45–50 [in Ukrainian].
10. Purohit, H. J., Pandit, P., Pal, R., Warke, R., & Warke, G. M. (2024). Soil microbiome: An intrin-

- sic driver for climate smart agriculture. *Journal of Agriculture and Food Research*, 18, 101433. <https://doi.org/10.1016/j.jafr.2024.101433>
11. FAO. (2015). News detail. Healthy Soils Are the Basis for Healthy Food Production. URL: <http://www.fao.org/soils-2015/news/news-detail/en/c/277682/>
12. Gomiero, T. (2016). Soil Degradation, Land Scarcity and Food Security: Reviewing a Complex Challenge. *Sustainability*, 8(3), 281. <https://doi.org/10.3390/su8030281>
13. Chu, H., Gao, G. F., Ma, Y., Fan, K., & Delgado-Baquerizo, M. (2020). Soil Microbial Biogeography in a Changing World: Recent Advances and Future Perspectives. *mSystems*, 5(2), e00803-19. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00803-19>
14. Hua, H., Sui, X., Liu, Y., Liu, X., Chang, Q., Xu, R. ... Mu, L. (2024). Effects of Land Use Type Transformation on the Structure and Diversity of Soil Bacterial Communities. *Life*, 14(2), 252. <https://doi.org/10.3390/life14020252>
15. Creamer, R. E., Hannula, S. E., Leeuwen, J. P. V., Stone, D., Rutgers, M., Schmelz, R. M. ... Lemanceau, P. (2016). Ecological network analysis reveals the inter-connection between soil biodiversity and ecosystem function as affected by land use across Europe. *Appl. Soil Ecol.*, 97, 112–124. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2015.08.006>
16. Hartmann, M., Frey, B., Mayer, J., Mäder, P., & Widmer, F. (2015). Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming. *ISME J*, 9, 1177–1194. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.210>
17. Ghani, N. A., Teo, P.-C. Ho, T. C. F., Choo, L. S., Kelana, B. W. Y., Adam, S., & Ramliy, M. K. (2022). Bibliometric Analysis of Global Research Trends on Higher Education Internationalization Using Scopus Database: Towards Sustainability of Higher Education Institutions. *Sustainability*, 14(14), 8810. <https://doi.org/10.3390/su14148810>
18. Cook, C., Magan, N., Robinson-Boyer, L., & Xu, X. (2023). Effect on microbial communities in apple orchard soil when exposed short-term to climate change abiotic factors and different orchard management practices. *Journal of Applied Microbiology*, 134, 1–14. <https://doi.org/10.1093/jambio/lxad002>
19. Castellano-Hinojosa, A., Strauss, S. L. (2020). Impact of Cover Crops on the Soil Microbiome of Tree Crops. *Microorganisms*, 8(3), 328. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8030328>
20. Wicaksono, W. A., Buko, A., Kusstatscher, P., Cernava, T., Sinkkonen, A., Laitinen, O. H. ... Berg, G. (2023). Impact of Cultivation and Origin on the Fruit Microbiome of Apples and Blueberries and Implications for the Exposome. *Microb Ecol*, 86, 973–984. <https://doi.org/10.1007/s00248-022-02157-8>
21. Meng, J., Li, L., Liu, H., Li, Y., Li, C., Wu, G. ... Jiang, G. (2016). Biodiversity management of organic orchard enhances both ecological and economic profitability. *Peer J*, 4, e2137–e2122. <https://doi.org/10.7717/PEERJ.2137>
22. Montanaro, G., Xiloyannis, C., Nuzzo, V., & Dichio, B. (2017). Orchard management, soil organic carbon and ecosystem services in Mediterranean fruit tree crops. *Scientia Horticulturae*, 217, 92–101. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.01.012>
23. Vercambre, G., Mirás-Avalos, J. M., Juillion, P., Moradzadeh, M., Plenet, D., Valsesia, P. ... Lescourret, F. (2024). Analyzing the impacts of climate change on ecosystem services provided by apple orchards in Southeast France using a process-based model. *J Environ Manage*, 370, 122470. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.122470>
24. Zawadzka, K., Oszust, K., Pylak, M., Panek, J., & Gryta, A. (2024). Beneath the apple trees — Exploring soil microbial properties under *Malus domestica* concerning various land management practices. *Applied Soil Ecology*, 203, 105642. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105642>
25. Hulsmans, E., Peeters, G., & Honnay, O. (2022). Soil Microbiomes in Apple Orchards Are Influenced by the Type of Agricultural Management but Never Match the Complexity and Connectivity of a Semi-natural Benchmark. *Front Microbiol.*, 13, 830668. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.830668>
26. Katayama, N., Bouam, I., Koshida, C., & Baba, Y. G. (2019). Biodiversity and yield under different land-use types in orchard/vineyard landscapes: a meta-analysis. *Biol Conserv*, 229, 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.11.020>
27. Turrini, A., Agnolucci, M., Palla, M., Tomé, E., Tagliavini, M., Scandellari, F., & Giovannetti, M. (2017). Species diversity and community composition of native arbuscular mycorrhizal fungi in apple roots are affected by site and orchard management. *Applied Soil Ecology*, 116 (Complete), 42–54. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.016>
28. Meyer, A. H., Wooldridge, J., & Dames, J. F. (2015). Effect of conventional and organic orchard floor management practices on arbuscular mycorrhizal fungi in a “Cripp’s pink”/M7 apple orchard soil. *Agric Ecosyst Environ*, 213, 114–120. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.07.026>
29. Freitas, J., Silva, P. (2022). Sustainable Agricultural Systems for Fruit Orchards: The Influence of Plant Growth Promoting Bacteria on the Soil Biodiversity and Nutrient Management. *Sustainability*, 14(21), 13952. <https://doi.org/10.3390/su142113952>
30. Brewer, M., Kanissery, R. G., Strauss, S. L., & Kadyampakeni, D. M. (2023). Impact of Cover Cropping on Temporal Nutrient Distribution and Availability in the Soil. *Horticulturae*, 9(10), 1160. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9101160>
31. Haring, S., Gaudin, A. C. M., & Hanson, B. D. (2023). Functionally Diverse Cover Crops Support

Ecological Weed Management in Orchard Cropping Systems. *Renew Agric Food Syst*, 38, e54. <https://doi.org/10.1017/S1742170523000492>

32. Hussain, S., Sharma, M. K., War, A. R., & Hussain, B. (2020). Weed Management in Apple Cv. Royal Delicious by Using Different Orchard Floor Management Practices. *Int J Fruit Sci*, 20(2), 891–921. <https://doi.org/10.1080/15538362.2019.1700405>

33. Mia, M. J., Massetani, F., Murri, G., & Neri, D. (2020). Sustainable Alternatives to Chemicals for Weed Control in the Orchard — A Review. *Horticultural Sci*, 47(1), 1–12. <https://doi.org/10.17221/29/2019-HORTSCI>

34. Cao, Q., Wang, Z., Yang, X., & Shen, Y. (2021). The effects of cocksfoot cover crop on soil water balance, evapotranspiration partitioning, and system production in an apple orchard on the Loess Plateau of China. *Soil and Tillage Research*, 205, 104788. <https://doi.org/10.1016/j.still.2020.104788>

35. Bałuszyńska, U. B., Rowińska, M., & Licznar-Malańczuk, M. (2022). Grass Species as Living Mulches — Comparison of Weed Populations and Their Biodiversity in Apple Tree Rows and Tractor Alleys. *Acta Agrobot*, 75(5), 758. <https://doi.org/10.5586/aa.758>

36. Licznar-Malańczuk, M., Baluszynska, U. B. (2024). Do Living Mulches or Environmental Conditions Have a Greater Impact on the External Quality of the Apple Fruit “Chopin” Cultivar? *Agriculture*, 14(4), 610. <https://doi.org/10.3390/agriculture14040610>

37. Zheng, W., Zhao, Z., Gong, Q., Zhai, B., & Li, Z. (2018). Effects of cover crop in an apple orchard on microbial community composition, networks, and potential genes involved with degradation of crop residues in soil. *Biol Fertil Soils*, 54, 743–759. <https://doi.org/10.1007/s00374-018-1298-1>

38. Furmanczyk, E. M., Malusà, E., Kozacki, D., & Tartanus, M. (2024). Insights into the Belowground Biodiversity and Soil Nutrient Status of an Organic Apple Orchard as Affected by Living Mulches. *Agriculture*, 14(2), 293. <https://doi.org/10.3390/agriculture14020293>

39. Gao, C., Li, C., Zhang, L., Guo, H., Li, Q., Kou, Z., & Li, Y. (2024). The influence of soil depth and tree age on soil enzyme activities and stoichiometry in apple orchards. *Applied Soil Ecology*, 202, 105600. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105600>

40. Tian, J., Sun, C., Lu, P. P., Li, F., Shangguan, Y. Q., & Qi, F. (2020). Soil Biochemical Properties and Microbial Composition in Aged and Non-Aged Apple (*Malus domestica*) Orchards in Luochuan County, Loess Plateau, China. *Soil Use Manag*, 37, 879–890. <https://doi.org/10.1111/sum.12689>

41. Xu, X., Jiang, W., Wang, G., Ding, F., Li, Q., Wang, R. ... Mao, Z. (2023). Analysis of Soil Fungal Community in Aged Apple Orchards in Luochuan County, Shaanxi Province. *Agriculture*, 13(1), 63. <https://doi.org/10.3390/agriculture13010063>

42. DSTU ISO 10381-6-2015 Yakist gruntu. Vidbyrannia prob. Chastyna 6. Nastanovy z vidbyrannia, obroblennia ta zberihannia gruntu v aerobnykh umovakh dlia laboratornoho otsiniuvannia mikrobiolohichnykh protsesiv, biomasy ta riznomannit'ia (ISO 10381-6:2009, IDT) [Soil quality. Sampling. Part 6: Guidance on the collection, handling and storage of soil under aerobic conditions for the assessment of microbiological processes, biomass and diversity in the laboratory]. Kyiv [in Ukrainian].

43. Volkohon, V. V. (Ed.). (2010). *Eksperymentalna gruntova mikrobiolohiia: monohrafiia* [Experimental Soil Microbiology: monograph]. Kyiv: Agrarian Science [in Ukrainian].

44. Andreyuk, K. I., Iutinska, G. O., Antipchuk, A. F., Valahurova, O. V., & Kozyrytska, V. Ye. (2001). *Funktsionuvannia mikrobnykh tsenoziv v umovakh antropohennoho navantazhennia* [Functioning of microbial coenoses under anthropogenic load]. Kyiv: Oberegy [in Ukrainian].

45. Malik, A. A., Martiny, J. B. H., Brodie, E. L., Martiny, A. C., Treseder, K. K., & Allison, S. D. (2020). Defining trait-based microbial strategies with consequences for soil carbon cycling under climate change. *ISME J*, 14(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0510-0>

46. Peruzzi, E., Franke-Whittle, I. H., Kelderer, M., Ciavatta, C., & Insam, H. (2017). Microbial indication of soil health in apple orchards affected by replant disease. *Applied Soil Ecology*, 119, 115–127. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.06.003>

47. Demyanyuk, O. S., Synenko, D. I. (2024). Hrybnyi patohennyi kompleks gruntu za tryvaloho vyroshchuvannia yabluni [Fungal pathogenic soil complex upon long-term cultivation of apple trees]. *Silskohospodarska mikrobiolohiia — Agricultural microbiology*, 39, 49–59 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.35868/1997-3004.39.49-59>

48. Liu, J., Shu, A., Song, W., Shi, W., Li, M., Zhang, W. ... Gao, Z. (2021). Long-term organic fertilizer substitution increases rice yield by improving soil properties and regulating soil bacteria. *Geoderma*, 404, 115287. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115287>

49. Yang, Y., Li, G., Min, K. Liu, T., Li, C., Xu, J. ... Li, H. (2022). The potential role of fertilizer-derived exogenous bacteria on soil bacterial community assemblage and network formation. *Chemosphere*, 287(3), 132338. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.132338>

Received: 27.08.2025

Accepted: 02.10.2025

Published online: 29.12.2025