

УДК 631.4

DOI: 10.19047/0136-1694-2025-124-309-366



Ссылки для цитирования:

Юдина А.В., Ключева В.В., Тимофеева М.В., Семенов М.В., Бардашов Д.Р., Кочнева М.А., Митичкин Д.Е., Фомин Д.С., Романенко К.А. Физические механизмы стабилизации углерода почвами (обзор) // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2025. Вып. 124. “Почвенное органическое вещество”. С. 309-366. DOI: 10.19047/0136-1694-2025-124-309-366

Cite this article as:

Yudina A.V., Klyueva V.V., Timofeeva M.V., Semenov M.V., Bardashov D.R., Kochneva M.A., Mitichkin D.E., Fomin D.S., Romanenko K.A., Physical mechanisms of carbon stabilization in soils (a review), Dokuchaev Soil Bulletin, 2025, 124, “Soil organic matter”, pp. 309-366, DOI: 10.19047/0136-1694-2025-124-309-366

Благодарность:

Публикация подготовлена в рамках Государственного задания ФИЦ “Почвенный институт им. В.В. Докучаева” при финансовой поддержке Минобрнауки России (проект FGUR-2025-0005 “Разработать современный инструментарий количественной оценки естественных и антропогенных изменений физического состояния и минералогическо-микроморфологических свойств почв в условиях изменяющегося климата”, рег. № 125042105330-8).

Acknowledgments:

This paper was prepared within the framework of the state assignment of the Federal Research Center “Dokuchaev Soil Science Institute” with the financial support of the Ministry of Education and Science of Russia (project FGUR-2025-0005 “Development of a modern toolset for quantitative assessment of natural and anthropogenic changes in the physical state and mineralogical and micromorphological properties of soils in a changing climate”, No. 125042105330-8).

Физические механизмы стабилизации углерода почвами (обзор)

© 2025 г. А. В. Юдина*, В. В. Ключева, М. В. Тимофеева,
М. В. Семенов, Д. Р. Бардашов, М. А. Кочнева,
Д. Е. Митичкин, Д. С. Фомин, К. А. Романенко

ФИЦ “Почвенный институт им. В.В. Докучаева”, Россия,
119017, Москва, Пыжевский пер, 7, стр. 2,
*<https://orcid.org/0000-0003-2453-3090>, e-mail: yudina_av@esoil.ru.

Поступила в редакцию 09.06.2025, после доработки 22.07.2025,
принята к публикации 21.07.2025

Резюме: Стабилизация почвенного органического вещества (ПОВ) является ключевым условием сохранения плодородия и сокращения эмиссии углекислого газа из почвы в атмосферу в процессе сельскохозяйственной деятельности. Актуальным научно-практическим направлением исследований является разработка технологий возделывания, обеспечивающих оптимальные физические свойства почвы для роста и развития растений, а также для жизнедеятельности почвенного микробиома. Это требует понимания физических механизмов регуляции баланса углерода (C) почв и процессов трансформации органических веществ. Цель данной статьи – сделать обзор существующих представлений о физических факторах и механизмах стабилизации C в почвах, а также описать физические процессы, регулирующие цикл C почв. Взаимосвязь процессов трансформации ПОВ и физических факторов почвообразования показана через призму современного понимания концепции структурной организации почв, так как ПОВ играет ключевую роль в формировании почвенной структуры и определяет ее качество. Проведен анализ развития методов и методологии физики почв, и рассмотрены наиболее перспективные для понимания цикла C направления исследований. Особое внимание в обзоре уделено влиянию физических свойств почв на рост и развитие растений как основного источника поступающих органических веществ и необходимого условия для секвестрации C почвами. Также рассмотрены существующие ограничения для использования физических параметров почв в математическом моделировании процессов стабилизации C.

Ключевые слова: почвенное органическое вещество; пулы углерода почв; структура почв; гранулометрический состав почв; лазерная дифрактометрия; компьютерная томография; математическое моделирование.

Physical mechanisms of carbon stabilization in soils (a review)

© 2025 A. V. Yudina*, V. V. Klyueva, M. V. Timofeeva,
M. V. Semenov, D. R. Bardashov, M. A. Kochneva,
D. E. Mitichkin, D. S. Fomin, K. A. Romanenko

*Federal Research Centre “V.V. Dokuchaev Soil Science Institute”,
7 Bld. 2 Pyzhevskiy per., Moscow 119017, Russian Federation,
<https://orcid.org/0000-0003-2453-3090>, e-mail: yudina_av@esoil.ru.

Received 09.06.2025, Revised 22.07.2025, Accepted 21.07.2025

Abstract: Stabilization of soil organic matter (SOM) is a key factor for maintaining fertility and reducing carbon dioxide emissions from the soil into the atmosphere during agricultural activities. A relevant scientific and practical area of research is the development of cultivation technologies that provide optimal physical properties of the soil for the plant growth and development, as well as for the vital activity of the soil microbiome. Understanding the physical mechanisms that regulate the carbon (C) balance of soils and the transformation of organic matter is therefore essential. This paper is aimed to provide an overview of existing concepts concerning the physical factors and mechanisms of C stabilization in soils, and to describe the physical processes regulating the C cycle in soils. The relationship between the SOM transformation processes and the physical factors of soil formation is shown through the modern understanding of the concept of the structural organization of soils, since SOM plays a key role in the formation of the soil structure and determines its quality. The development of methods and methodology of soil physics is analyzed and the most promising research areas for understanding the C cycle are considered. The review pays special attention to the influence of physical properties of soils on the growth and development of plants, as the main source of incoming organic matter and a necessary condition for sequestration of C by soils. The existing limitations in using of soil physical parameters in mathematical modeling of C stabilization processes are also considered.

Keywords: soil organic matter; soil carbon pools; soil structure; particle size distribution of soils; laser diffractometry; rheometry; computed tomography; mathematical modeling.

ВВЕДЕНИЕ

Под *стабилизацией углерода (carbon stabilisation)* почвами понимают снижение потенциальной потери *почвенного органического вещества* (ПОВ) в результате дыхания, эрозии или выщелачивания (Sollins et al., 1996). Основными участниками процессов трансформации органических веществ в почве являются почвен-

ные микроорганизмы, которые задействованы во всех стадиях трансформации: от разложения полимеров до полного окисления с образованием углекислого газа (CO_2) (Cotrufo et al., 2013; McGuire, Treseder, 2009; Wieder et al., 2013; Кузяков, 1996). Однако избыточная микробная активность приводит к потере почвенного углерода (C) из-за его выбросов обратно в атмосферу в виде парниковых газов, прежде всего CO_2 (Курганова и др., 2019). Поэтому разработка технологий обработки сельскохозяйственных земель, способствующих *секвестрации углерода* (*C sequestration*), то есть переводу CO_2 атмосферы в живое органическое вещество растений (фотосинтез) с последующей трансформацией формирующейся мортмассы в гумус с периодом полного разложения (минерализации) составляющих его новообразованных компонентов от 10 до 100 лет (Когут и др., 2021), в настоящее время является наиболее актуальным направлением в исследованиях почв.

Sollins с соавт. (1996) предложили рассматривать *стабильность углерода почв* как результат трех групп характеристик:

– *устойчивости (recalcitrance)* – включает в себя характеристики органических веществ на молекулярном уровне (элементный состав, наличие функциональных групп и конформация молекул), которые влияют на их разложение микроорганизмами и ферментами;

– *взаимодействия (interactions)* – межмолекулярные взаимодействия между органическими и неорганическими или другими органическими веществами, которые изменяют скорость деградации этих или синтеза новых органических веществ;

– *доступности (accessability)* – означает расположение органических веществ по отношению к микроорганизмам и ферментам.

Среди этих трех групп *доступность* органических веществ контролируется физическими параметрами почвы. Одно из основных физических свойств, контролирующих процесс накопления C почвами, – их гранулометрический состав (ГС). Конечная площадь доступной для связывания с органическими веществами поверхности твердой фазы почв позволила предположить *концепцию насыщения C почвами* (*soil C saturation concept*) (Hassink, Whitmore, 1997) и разрабатывать индикаторы состояния цикла C

почв на основе фракционирования физических пулов ПОВ (Lalvallee et al., 2019) и данных ГС (Dexter et al., 2008). Также долгое время доступность ПОВ изучалась и описывалась через призму теории агрегатообразования (*soil aggregate formation*) (Tisdall, Oades, 1982; Totsche et al., 2018) как основного физического механизма стабилизации С в почвах (Sollins et al., 1996). Это было обусловлено имеющимся у почвоведов инструментарием и соответствующей ему методологией исследования – фракционированием почвы на физические пулы ПОВ различной устойчивости к трансформации (гранулометрические, денсиметрические, микро- и макроагрегаты). Однако после развития методов электронной микроскопии (например, FIB-SEM, Gerke et al., 2021), особенно в комбинации с методами спектроскопии (NanoSIMS, Muller et al. 2012, STXM, EXAFS, AFM, Schweizer, 2022), и начала применения рентгеновской компьютерной томографии (Абросимов и др., 2021) почвоводам стало доступно изучение структуры почв в ненарушенном состоянии. Это открыло широкие возможности для углубления понимания физических механизмов стабилизации С почвами в масштабе, свойственном данным процессам (*нм–мм*).

Цель данной статьи – выполнить обзор существующих представлений о физических факторах и механизмах стабилизации С в почвах, а также описать физические процессы, регулирующие цикл С почв. Взаимосвязь между процессами трансформации ПОВ и физическими факторами почвообразования показана через призму современного понимания структуры почв. Особое внимание в обзоре уделено влиянию физических свойств почв на рост и развитие растений как основного источника органических веществ и необходимого условия для секвестрации С почвами.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЧВ И ПРОЦЕССЫ ТРАНСФОРМАЦИИ ПОВ

Под *структурой почв (soil structure)* понимают пространственное расположение твердых частиц и пор в масштабах, меньших, чем почвенный горизонт, состоящих из взаимосвязанных твердых частиц и пор, называемых *агрегатами*, которые обладают иерархическими, эмерджентными свойствами и памятью, определяющей их функции (Yudina, Kuzyakov, 2023). *Агрегаты*

(*aggregates, soil structural units*) – это твердофазные продукты почвообразования, характеризующиеся наличием порового пространства. В отличие от *первичных почвенных частиц* (*soil primary particles*) (Юдина и др., 2018), агрегаты неоднородны и имеют поровое пространство. Tisdall and Oades (1982) выделили три группы ПОВ в зависимости от функциональной роли в формировании структуры почв – *неустойчивое* (*transient*, в основном представлено полисахаридами), *временное* (*temporary*, корни растений и гифы грибов) и *устойчивое* (*persistent*, связанное с ионами металлов и сорбированное поверхностью частиц). Почвенные агрегаты делятся на типы (*элементарные почвенные частицы* (Юдина и др., 2018), *микроагрегаты* (Totshe et al., 2018), *водоустойчивые агрегаты* и *макроагрегаты* (Le Bissonnais, 1996), которые соответствуют определенным уровням структурной организации почв и имеют характерные удельную энергию, динамичность и время жизни (рис. 1). Развитие теории *иерархии структурной организации почв* (Воронин, 1984; Розанов, 1984; Lin, 2011; Yudina, Kuzyakov, 2023), включающее сочетание энергетического, системного и функционального подходов, служит основой для изучения процессов трансформации ПОВ и разработки методологии оценки функциональных пулов С почв.

Макроагрегаты (>250 мкм) содержат преимущественно свежий и относительно лабильный С (Six et al., 2004). Более устойчивое к разложению ПОВ накапливается в микроагрегатах и частицах <53 мкм (Denef et al., 2007). Устойчивость ПОВ в микроагрегатах объясняется включением его в микропоры (Bachmann et al., 2008; Lützow et al., 2006), в которых оно становится малодоступным или недоступным для микроорганизмов и их ферментов, а также снижением микробной активности вследствие дефицита кислорода. Таким образом, агрегация твердой фазы почв способствует стабилизации С, создавая сложную структуру почвы и ограничивая его доступность для редуцентов (Smith et al., 2014).

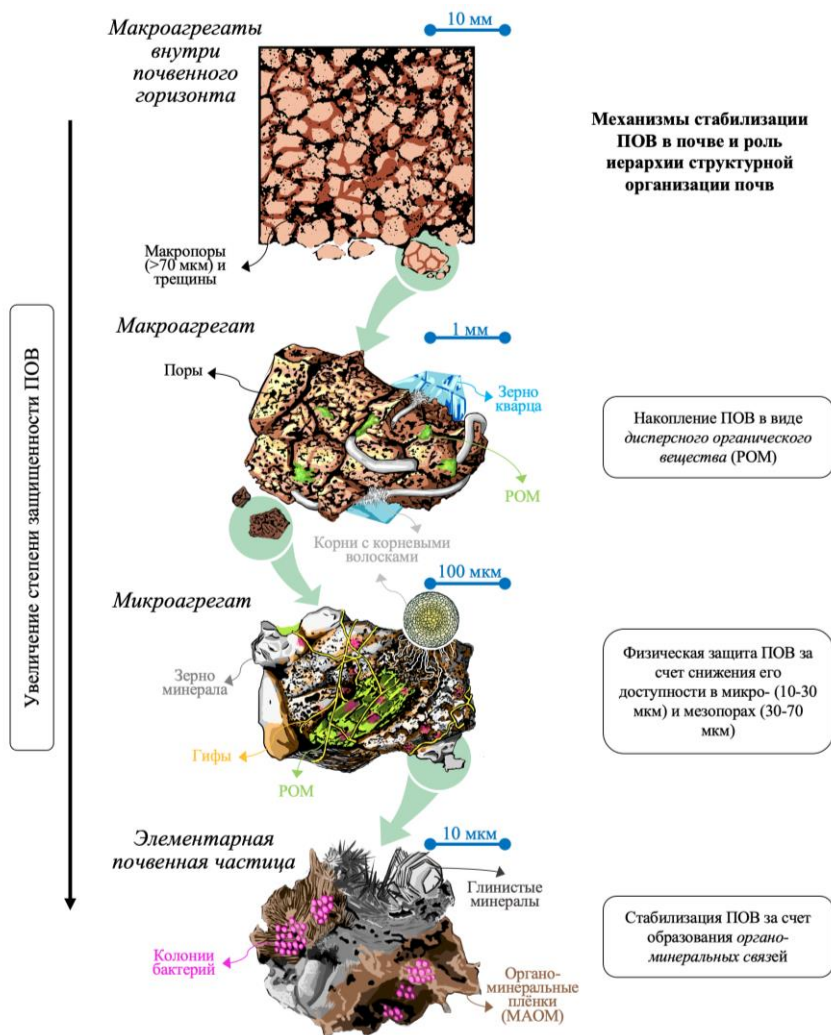


Рис. 1. Иерархия структуры почв и механизмы трансформации ПОВ (рисунок агрегатов – Хорошилов Д.С.).

Fig. 1. Hierarchy of soil structure and mechanisms of SOM transformation (Figure of aggregates was prepared by Khoroshilov D.S.).

Несмотря на то, что ПОВ представляет собой динамичный континуум (Lehmann, Kleber, 2015), функционирующий за счет сложных, в том числе обратных, связей, выделение физических фракций ПОВ согласно концепции иерархии структурной организации почв позволяет выявить механизмы, ответственные за баланс С почв. Так, в течение XX в. почвоведы разделяли почву на фракции различного размера и физической устойчивости, чтобы определить свойства ПОВ в них и предположить механизмы, отвечающие за накопление и динамику С в почвах. Самостоятельным направлением стало изучение свойств ПОВ отдельных почвенных частиц после разрушения связей между почвенными частицами (диспергацией) во фракциях различной плотности, денсиметрических, и размерных фракциях, гранулометрических, или сочетание двух этих подходов (гранулоденсиметрическое фракционирование) (см. далее).

Структура почв может быть описана не только как пространственное распределение компонентов твердой фазы почв, агрегатов (Six et al., 2004), но и как распределение пор по размерам (Young et al., 2001). Пространственная неоднородность структуры порового пространства проявляется в различных по масштабу и функциям зонах. Функции пор во многом определяются их размером, формой и связями – являются они открытыми или закрытыми для свободного поступления влаги, веществ и микроорганизмов. По размерам поры принято делить на три основных категории, которые представляют собой разные типы местообитаний для микроорганизмов:

- микропоры ($< 10\text{--}30$ мкм) – содержат запас прочносвязанной влаги, являются недоступными по размеру для корней; располагаются преимущественно в водоустойчивых агрегатах (для пор < 9 мкм, Regelink et al., 2015); могут служить в качестве безопасных ниш, защищающих микроорганизмы от поедания почвенными простейшими и животными (Young, Ritz, 1998; Lombard et al., 2011; Kuzyakov, Mason-Jones, 2018); часто содержат повышенные концентрации растворенных органических веществ, которые используются микроорганизмами в качестве субстрата (Ranjard, Richaume, 2001);

- мезопоры (30–70 мкм) – содержат основной запас подвижной и доступной влаги, необходимой для питания растений; такие поры содержат основную массу корней;
- макропоры (> 70 мкм) – осуществляют транспортную функцию почв; влага в них находится под действием гравитационных сил и свободно стекает вниз по профилю.

С глубиной снижается общая пористость почв и средний диаметр пор (Rab et al., 2014). Чем больше водоустойчивых агрегатов, тем больше микро- и мезопористость (9–1 000 мкм) почв (Regelink et al., 2015). Мезо- и макропоры поры приурочены преимущественно к межагрегатному пространству (Regelink et al., 2015; Ranjard, Richaume, 2001). Неоднородность условий в поровом пространстве для жизнедеятельности и развития приводит к различиям в составе микробного сообщества (Ruamps et al., 2011). Изоляция пор считается одним из главных факторов, обеспечивающих не связанное с количеством экологических ниш микробное разнообразие, а также поддерживающих высокое биоразнообразие в микромасштабе (Zhou et al., 2002; Treves et al., 2003). Микроорганизмы, в свою очередь, способны изменять поровое пространство (De Gryze et al., 2006). Поры могут образовываться на месте трансформации микробиотой растительных остатков (De Gryze et al., 2006) и в результате заполнения мицелием пространства вокруг них (Dorioz et al., 1993).

Размер пор и содержание в них влаги приводят к четкой стратификации микробного сообщества в поровом пространстве почв, что отражается на скоростях трансформации С (Strong et al., 2004) и азота (N) (Strong et al., 1998). На агрегатном уровне существует связь между количеством микробной биомассы и ее составом (Wang et al., 2017), скоростями роста (Dorodnikov et al., 2009), а также микробным дыханием (Schutter, Dick, 2001). В образцах с крупными порами из растительных остатков в структуре микробного сообщества преобладают деструкторы целлюлозы – *Bacteroidetes*, *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Firmicutes*; в образцах с мелкими порами – олиготрофы группы *Acidobacteria* (Negassa et al., 2015). Непосредственно граничащие с разлагающимися корневыми системами зоны почвы являются участками повышенной

микробной численности (Pankhurst et al., 2002) и содержат большее количество новых корней (Stewart et al., 1999). Наиболее быстрый рост грибов приурочен к почвам, в которых размер пор достаточно высок для образования спорангиев (Visser, 1985; Anderson et al., 1984).

Распределение ПОВ на микроуровне (мм–см) крайне неоднородно, особенно для оструктуренных почв (Chabbi et al., 2009; Leue et al., 2013). Локализация в поровом пространстве почв микроорганизмов в большей степени, чем микробный метаболизм, определяет трансформацию ОВ (Ruamps et al., 2013). Наибольшие скорости разложения растительных остатков найдены для почв с относительно большим размером пор (диаметр сечения поры 15–60 мкм и 6–30 мкм), более низкие – для почв с порами диаметром сечения < 4–6 мкм (Strong et al., 2004; Killham et al., 1993). Наиболее медленные скорости трансформации ОВ характерны для пор размером 60–300 мкм (Strong et al., 2004). На ранних стадиях трансформации растительных остатков показана роль грибов в трансформации ПОВ в порах размером 15–60 мкм (Strong et al., 2004). В открытых для доступа воздуха пор размером > 30 мкм происходит значительное (70–80%) и быстрое разложение органических остатков; для образцов почв с большим количеством заполненных водой мелких пор разложение остатков происходит менее интенсивно (60%) (Negassa et al., 2015). Для внешней части агрегатов показана отрицательная взаимосвязь между количеством пор и $C_{\text{орг}}$, в особенности для пор размером 10–30 и 30–100 мкм; между содержанием пор > 100 мкм и $C_{\text{орг}}$ найдена положительная взаимосвязь (Liang et al., 2019). Для серых почв (Phaeozems) нами было показано, что чем ниже уровень организации микроструктуры почвы, тем больше различий было выявлено между почвами разного типа землепользования, т. е. микробные сообщества, связанные с более низкими уровнями микроструктуры, были более специфичны для типа землепользования (Yudina et al., 2023).

В 80-х гг. предыдущего столетия появился метод рентгеновской компьютерной томографии почв (*X-ray computed tomography*, CT), который широко начал использоваться в почвоведении в 2000-е гг. (Герке и др., 2012; Абросимов и др., 2021). Появление

СТ позволило перейти от разрушающих естественное строение почвы методов к изучению структуры почв в ненарушенном состоянии, и активизировало изучение механизмов регуляции структурой почв микробной и ферментативной активности (Spohn, Kuzyakov, 2013; Kravchenko, Guber, 2017). Комбинирование СТ с химическими и биохимическими методами, также позволяющими получить пространственную картину активности микробиоты или химических процессах в почве, является наиболее продуктивным инструментом для изучения процессов цикла С. Так, разработка метода почвенной зимографии (Spohn et al., 2013; Тимофеева и др., 2022) – метода визуализации ферментативной активности в почве и ризосфере – позволила начать изучение функций пор как местообитания почвенных микроорганизмов и арены трансформации ПОВ (Kravchenko et al., 2019). Комбинация СТ с методами визуализации изотопов ^{13}C и ^{14}C позволяет установить функции пор и выявить параметры структуры, способствующие накоплению С почвами (Quigley, Kravchenko, 2020; Kravchenko et al., 2021 соответственно).

Новые методы микроскопии в комбинации со спектроскопией позволили установить, что на микро- и наноуровне ПОВ также гетерогенно и представлено в виде лоскутов и наслоений различной толщины (Schweizer et al., 2022). Первое применение метода FIB-SEM для почв также показало, что распределение ПОВ в порах на наноуровне почв контрастного генезиса, чернозема и дерново-подзолистой, также имеет специфику (Gerke et al., 2021).

Важным новым методом исследования структуры почв является цифровая реометрия (Клюева, 2024; Клюева, Хайдапова, 2020; Horn et al., 2019), позволяющая количественно описать механическую устойчивость почв с позиции энергетического подхода. В аспекте цикла С цифровая реометрия позволяет оценить вклад ПОВ в физическую устойчивость структуры почвы (Holthusen et al., 2020), выявить условия, ограничивающие рост и развитие корневых систем – одного из главных источников ПОВ и актора структурообразования (см. далее).

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЧВ КАК ОСНОВА МОДЕЛИРОВАНИЯ ЦИКЛА

Возможность описания структуры почв в ненарушенном строении позволила подвергнуть сомнению жизнеспособность концепции агрегатов как исследовательского инструмента и основы для моделирования почвенных процессов и положило начало дискуссии на эту тему (Kravchenko et al., 2019; Yudina, Kuzyakov, 2019; Vogel et al., 2022; Yudina, Kuzyakov, 2023). Хотя концепция агрегатов почв была подвергнута существенной критике (Kravchenko et al., 2019; Vogel et al., 2022), до сих пор можно видеть развитие моделей на основе теории агрегатообразования почв (табл. 1) и активное использование методов фракционирования для исследования пространственной неоднородности течения различных почвенных процессов, в том числе цикла C. Последние годы начали появляться модели цикла C в масштабе пор (например, Meurer et al., 2020; Jarvis et al., 2024; Zech et al., 2022; Manzoni, Catrufo, 2024).

Большинство имитационных моделей C почв являются детерминированными многокомпонентными, которые основаны на сочетании эмпирических зависимостей и механистических представлениях (Christensen, 1996). Кроме того, в моделях могут быть реализованы две противоположные гипотезы иерархии структурообразования:

- образование *“сверху вниз”* предполагает, что внутри макроагрегатов за счет окклюдирования органических веществ образуются микроагрегаты (Six et al., 2000; Pujet et al., 1995);

- образование *“снизу вверх”* предполагает на первой стадии образование микроагрегатов за счет взаимодействия глинистых минералов с органическими веществами и их слабой защищенности от разложения, и последующее включение микроагрегатов в макроагрегаты за счет окклюдирования компонентов растительного происхождения (Emerson, 1959; Tisdall, Oades, 1982; Malamoud et al., 2009; Verchot et al., 2011).

В последние годы особенно подчеркивается недостаток информации о структуре почв в экосистемных моделях (Fatichi et al., 2020).

Таблица 1. Математические модели ПОВ, учитывающие структурную организацию почв
Table 1. Mathematical models of SOM considering the structural organization of soils

Подход	Название модели	Принцип взаимосвязи между структурой и ПОВ, лежащий в основе модели	Основные параметры модели	Литературный источник
Физические пулы ПОВ, агрегаты	MEMS 2.0	Ассоциация свободного органического вещества с минеральными поверхностями и формирование пула МАОМ происходит через различные механизмы, моделируемые как функция порового пространства, заполненного водой, соотношения гранулометрических фракций и насыщенности пула МАОМ	Пулы ПОВ; адсорбционная емкость минералов, параметры водного баланса	Zhang et al., 2021; Zhang et al., 2024
	CAST	Макроагрегаты образуются вокруг дисперсного ПОВ, затем происходит формирование микроагрегатов.	Фракции агрегатов и ПОВ	Stamati et al., 2013
	Struc-C	Учитывает иерархию агрегатообразования и концепцию комплексного органического С (COC, Dexter et al., 2008).	Фракции агрегатов и ПОВ, параметры порового пространства	Malamoud et al., 2009
	AggModel	Четыре физических пула, среди которых микроагрегированная и неагрегированная почвенные массы могут существовать одновременно в макроагрегатах и вне их	Фракции агрегатов и ПОВ	Segoli et al., 2013

Продолжение таблицы 1
Table 1 continued

Подход	Название модели	Принцип взаимосвязи между структурой и ПОВ, лежащий в основе модели	Основные параметры модели	Литературный источник
Физические пулы ПОВ, агрегаты	АВМ (Aggregate Based Models)	Агрегаты рассматриваются как биогеохимические “реакторы” разного размера, внутри которых находятся фракции частичного (POM) и минерально-ассоциированного (МАОМ) органического вещества. Размер агрегата определяет скорость распространения веществ скорость разложения ПОВ. В крупных агрегатах формируется анаэробная зона, что замедляет разложение.	Фракции агрегатов и ПОВ, Пористость агрегатов	Wang et al., 2019
	Фреймворк на основе Millennium с учетом структуры и гидрологического баланса	В модели используется пять определяемых пулов углерода: C-POM, DOC, связанный с агрегатами C, C-МАОМ и C микробной биомассы. Связанный с агрегатами C (C-A) служит прокси для объема пор. Пористость определяет доступность веществ для микроорганизмов. Образование и разрушение агрегатов напрямую связаны с потоками C между пулами C-POM → DOC → C-A → C-МАОМ.	Пулы ПОВ, пористость и свойства корневых систем	Jha et al., 2023

Продолжение таблицы 1
Table 1 continued

Подход	Название модели	Принцип взаимосвязи между структурой и POV, лежащий в основе модели	Основные параметры модели	Литературный источник
Моделирование в масштабе пор	USSF (Uppsala model of Soil Structure and Function)	Под агрегацией понимается поровое пространство, связанное с POV, и между ними предполагается линейная взаимосвязь: чем больше POV, тем больше агрегированный объем. Поры разделены на макро-, мезо- и микро.	Распределение пор по размерам, POV (общая концентрация и два пула: дисперсное POV и POV микробного происхождения).	Meurer et al., 2020; Jarvis et al., 2024
	Cellular automaton based method (CAM)	Поступление POV обеспечивает “клей”, который формирует крупные агрегаты; эти агрегаты замедляют разложение POV, пока структурные перестройки снова не разрушат их, высвобождая CO ₂ и замыкая динамичный, самоподдерживающийся цикл между почвенной структурой и оборотом органического вещества.	Параметры порового пространства, микробиологические параметры, свойства органического вещества, влияющие на процесс “склейки”	Zech et al., 2022

Продолжение таблицы 1
Table 1 continued

Подход	Название модели	Принцип взаимосвязи между структурой и ПОВ, лежащий в основе модели	Основные параметры модели	Литературный источник
	Phase space soil organic carbon and nitrogen stabilization model	Свойства порового пространства (размер частиц, плотность, поверхность минералов, размер пор) определяют, в какой фракции находится ПОВ и как оно стабилизируется	Свойства порового пространства, пулы ПОВ	Manzoni, Catrufo, 2024

РОЛЬ ГРАНУЛОМЕТРИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОЧВ В СТАБИЛИЗАЦИИ С

Процесс стабилизации и накопления $C_{\text{орг}}$ в почвах тесно связан с их гранулометрическим составом (ГС) – распределением первичных почвенных элементов почв по размерам (Юдина и др., 2018), поскольку тонкодисперсные частицы, фракции ила и пыли, обеспечивают защиту ПОВ от деградации (Six et al., 2002). Исследования Sollins et al. (1996), Xu et al. (2024), Tao et al. (2022) подтверждают, что именно частицы глинистых минералов, преимущественно составляющих тонкодисперсные фракции почв, играют решающую роль в долгосрочном хранении С, формируя устойчивые органоминеральные связи. Во фракции песка (20–2 000 мкм) содержится менее 10% всего $C_{\text{орг}}$: здесь преобладают растительные полимеры, которые быстро минерализуются (Christensen, 2001). Фракция пыли (2–20 мкм) аккумулирует 20–40% $C_{\text{орг}}$, включая ароматические соединения растительного происхождения, и разлагается медленнее. Наибольшая доля углерода (50–75% $C_{\text{орг}}$) сосредоточена в илистой фракции (< 2 мкм) (Семенов и др., 2009). При этом ГС как характеристика устойчивости С в почве, оказывает наибольшее влияние в поверхностных горизонтах почвы (Fontaine et al., 2007; Albaladejo et al., 2013). Показано, что добавление в почву тонкодисперсных глинистых частиц при достаточном количестве $C_{\text{орг}}$ увеличивает количество связанного ПОВ (Churchman et al., 2020).

Механизм закрепления ПОВ поверхностями минеральных частиц позволил сформулировать *концепцию насыщения С почв* (Soil C saturation concept) (Hassink, Whitmore, 1997). В настоящий момент корректно говорить о *концепции насыщения ассоциированной с минеральной фазой фракции ПОВ* (MAOM saturation concept, Georgiou et al., 2025), так как два основных пула ПОВ, дисперсное (ПОМ) и МАОМ, имеют различный генезис и механизмы регуляции и, соответственно, потенциальные лимиты (Castellano et al., 2015; Cotrufo et al., 2019). Поэтому большинство показателей баланса С являются комплексными характеристиками, так как ГС определяет лишь максимальное количество С, которое может накопиться в почве в органоминеральном виде, при этом практи-

чески не влияя на несвязанную с минеральными частицами фракцию $C_{\text{орг}}$. Так, *индекс лабильности* (*Carbon Management Index*) (Ciavatta et al., 1996; Blar et al., 1995) основан на оценке отношения МАОМ к общему содержанию $C_{\text{орг}}$ в почве с учетом скорости его оборота. *Индекс выпаханности* (Борисов и др., 2004) основан на отношении лабильной фракции C , под которой понимается *перманганат-окисляемый C* (Тимофеева, Юдина, 2025), к общему $C_{\text{орг}}$ в почве. Такой подход не дает возможности проводить сравнительный анализ для почв разных типов из-за комплексности почвообразовательного процесса и значительного влияния минералогического и гранулометрического составов на возможность накопления ПОВ (Leifeld, 2005; Jagadamma, 2010).

Отдельно можно выделить категорию метрик, которые учитывают ГС как одну из базовых характеристик почвы для описания устойчивости C в почве (табл. 2). *Нормализованный индекс стабильности* (*Normalized Stability Index, NSI*) (Six et al., 2000) позволяет получить информацию о структурном состоянии почв, при этом ключевым фактором, влияющим на качество структуры после учета данных ГС, остается содержание ПОВ. В роли индекса, отражающего насыщенность почвы C и, как следствие, качество ее структуры, используется коэффициент отношения содержания ПОВ к гранулометрической фракции меньше 2 мкм (SOC/CLAY) (Jensen et al., 2019; Johannes et al., 2017; Rabot et al., 2024; Roesplau, Don, 2023). На данный момент этот индекс считается наиболее перспективным для использования как индикатор качества сельскохозяйственных почв (Feeney et al., 2024). Этот индекс основан на концепции *комплексного органического углерода* (*complexed organic carbon, COC*). Согласно данной концепции в почвах C может накапливаться в связанном состоянии до предельного уровня C_{max} , который ограничен содержанием тонкодисперсной фракции размером меньше 2 мкм, а оставшееся ПОВ, накапливающееся выше данного значения, является некомплексным и не имеет органоминеральной связи с минеральной фазой. Также в рамках этого подхода достаточно очевидно выделение потенциала накопления C до уровня C_{max} (Dexter et al., 2008).

Таблица 2. Показатели углеродного баланса почв, основанные на данных гранулометрического состава почв
Table 2. Soil carbon balance indicators derived from soil particle size distribution data

Название показателя	Аббревиатура	Формула расчета	Литературный источник
<i>Нормализованный индекс стабильности</i> <i>Normalized Stability Index</i>	NSI	$\frac{\text{Общий уровень нарушенности } (DLS_{\text{общ}})}{\text{Максимальный уровень нарушенности } (DLS_{i \max})}$	Six et al., 2000
<i>Уровень нарушенности для класса i</i> <i>disruption level for each size class i</i>	DLS _i	$\frac{(P_{i0} - S_{i0}) - (P_i - S_i) + (P_{i0} - S_{i0}) - (P_i - S_i) }{2 (P_{i0} - S_{i0})}$	

Продолжение таблицы 2

Table 2 continued

Название показателя	Аббревиатура	Формула расчета	Литературный источник
Максимальный уровень нарушения для класса i (Max disruption level for each size class i)	DLS _{i max}	$\frac{(P_{i0} - P_p) + (P_{i0} - P_p) }{2 (P_{i0} - S_{i0})}$	Six et al., 2000
	Где P _{i0} – доля от общего веса образца в классе крупности i до разрушения (т. е. до повторного увлажнения) [%]; P _i – доля от общего веса образца в классе крупности i после разрушения (т. е. после увлажнения) [%]; S _{i0} – доля песка с размером i в агрегатах с размером i (песок с размером агрегатов) до разрушения [%]; S _i – доля песка с размером i в агрегатах с размером i после разрушения [%]; P _p – содержание первичных частиц песка того же размера, что и класс агрегатов после полного разрушения всей почвы [%].		

Продолжение таблицы 2
Table 2 continued

Название показателя	Аббревиатура	Формула расчета	Литературный источник
Коэффициент дисперсности (Dispersion ratio)	DR	$\frac{\text{Содержание вододиспергируемой фракции ил + пыль}}{\text{Общее содержание фракции ил + пыль}}$	Nguetnkam et al., 1995
		Где ил – частицы меньше 2 мкм [%]; пыль – частицы от 50 до 2 мкм [%].	
Коэффициент емкости	C _{max}	Clay/n	Dexter et al., 2008
Комплексный органический углерод	COC	$COC = \begin{cases} SOC, & \text{если } SOC < C_{max} \\ C_{max}, & \text{если } SOC > C_{max} \end{cases}$	
Потенциальное дополнительное количество стабильного органического углерода	РАОС	$РАОС = \begin{cases} C_{max} - COC, & \text{если } C_{max} > COC \\ 0, & \text{если } C_{max} < COC \end{cases}$	
	Где clay – частицы меньше 2 мкм [%]; n – статистически обоснованный параметр равный 10, обозначающий массу ила, способного стабилизировать 1 грамм органического углерода; SOC – содержание органического углерода в почве [%].		

Продолжение таблицы 2
Table 2 continued

Название показателя	Аббревиатура	Формула расчета	Литературный источник
Коэффициент стабильности углерода	SOC : Clay	SOC : Clay	Jensen et al., 2019; Johannes et al., 2017; Rabot et al., 2024

Для характеристики стабильности почвенного С может использоваться *коэффициент дисперсии глины (Clay dispersion ratio)*, рассчитанный как отношение вододиспергируемой глины (фракция меньше 2 мкм) к общему содержанию фракции меньше 2 мкм, и *коэффициент дисперсии (dispersion ratio)*, который учитывает фракцию пыли (*silt*) от 2 до 50 мкм (Basga et al., 2018), но по сути этот коэффициент описывает устойчивость C_{org} почвы через оструктуренность почвы как и NSI.

ФИЗИЧЕСКИЕ ПУЛЫ УГЛЕРОДА В ПОЧВАХ

Физические пулы ПОВ – это условно выделяемые части ПОВ, различающиеся по степени разложения, локализации в иерархии структурной организации почвы и уровню доступности С. Выделение физических пулов С возможно с помощью техник денсиметрического, гранулометрического и агрегатного фракционирования, а также их комбинации. Различными методами фракционирования выделяют структурные пулы ПОВ, к которым относят *дисперсное органическое вещество (particulate organic matter, РОМ)* и органическое вещество, связанное минеральными частицами (*mineral-associated organic matter, МАОМ*) (Семенов, 2023а; Lavallee et al., 2019). Пул РОМ включает свежие и частично разложившиеся органические остатки, как незащищенные, так и окклюдированные в агрегатах почвы (среднее время существования – от нескольких лет до десятилетий), и рассматривается как лабильный пул ПОВ.

Пул МАОМ представляет собой тонкодисперсное органическое вещество преимущественно микробного происхождения, тесно связанное с минеральными частицами, со временем оборота от десятилетий до веков, что формирует более стабильный пул ПОВ. В почвенной матрице микроорганизмы последовательно минерализуют РОМ до полимеров и мономеров, которые вместе с микробной некромассой сорбируются на минералах и формируют основную часть МАОМ. Физико-химические взаимодействия органического вещества и минеральных частиц обеспечивают стабилизацию С и его долговременное хранение в почве. Таким образом, РОМ отражает фазу активного поступления и минерализации С, тогда как МАОМ отвечает за его долгосрочное депонирование,

и оба пула входят в число ключевых структурных пулов ПОВ (Семенов и др., 2023б). МАОМ имеет четко выраженную тенденцию к насыщению, ограниченную свойствами минеральной матрицы (Georgiou et al., 2025), в то время как РОМ более подвержен разложению, но не ограничен минеральной матрицей, что теоретически позволяет ему накапливаться неограниченно (Холодов, 2023).

Денситометрическое фракционирование (Шаймухаметов и др., 1984; Christensen, 2001), основанное на различии в плотности минеральной части почвы и растительного опада, позволяет выделить химически и биологически разнородные фракции ОВ, имеющие различную локализацию в почвенной матрице (Овсепян и др., 2020). *Свободная легкая фракция (free Light Fraction, fLF)* не связана с минеральной матрицей, обладает наименьшей плотностью (обычно до $1.6 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$; по Ларионовой и др., 2015 – до $1.4 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$) и представлена растительными остатками на разных стадиях разложения (Артемьева, Федотов, 2013). *Окклюдируемая легкая фракция (occluded Light Fraction, oLF)* с плотностью $1.6\text{--}2.0 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$ включает органические остатки и продукты их неполного разложения, заключенные в агрегатах. Часто oLF делят на две субфракции: “легкую” ($1.6\text{--}1.8 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$), представляющую собой однородный черный порошок, и “тяжелую” ($1.8\text{--}2.0 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$) – тонкодисперсный бурый порошок с большим содержанием минеральной составляющей (Артемьева, Федотов, 2013). Фракция ПОВ с $\rho > 2.0 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$ сформирована устойчивыми адсорбционными комплексами глинистых минералов, оксидов-гидроксидов с гуминовыми веществами и полисахаридами. По массе она концентрирует до 50% наиболее стойкого органического вещества и характеризуется самым длительным временем оборота С (Овсепян, 2020). Некоторые авторы выделяют одну окклюдируемую и две тяжелые фракции: HF₁ ($1.8\text{--}2.2 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$), представленную преимущественно малодоступным микробному разложению органоминеральными комплексами и HF₂ ($> 2.2 \text{ г} \cdot \text{см}^{-3}$) – в основном продуктами микробного распада лигнинов (Дымов и др., 2015).

Отсутствие стандартизации метода и различные, часто пересекающиеся градации плотности относятся к основным недостаткам метода. Кроме того, в процессе выделения фракций теряется

растворенное ПОВ, а использование тяжелых жидкостей не позволяет получать микробиологические и биохимические показатели для выделенных фракций, ингибируя микробиологическую деятельность (Холодов и др., 2023) и вымывая клетки микроорганизмов. В связи с этим в последние годы популярность получило гранулометрическое фракционирование с выделением двух основных физических пулов ПОВ: связанного с минеральной фазой (МАОМ) и дисперсного ПОВ (РОМ) (Lavallee et al., 2019).

При гранулометрическом фракционировании почву диспергируют в растворе гексаметафосфата натрия $\text{Na}_6\text{P}_6\text{O}_{18}$ (30%) без жесткого разрушения микроагрегатов, суспензию фильтруют через сита, либо центрифугируют (Marx et al., 2005). Обычно частицы подразделяют на фракции: > 250 мкм, 250–63 мкм и < 63 мкм, полагая, что частицы > 250 мкм – устойчивые макроагрегаты; 250–63 мкм – микроагрегаты, богатые лигнином и содержащие дисперсное органическое вещество; < 63 мкм – неагрегированные частицы, обогащенные тонкодисперсным и богатым азотом материалом. К фракции > 250 мкм часто применяют денсиметрическое фракционирование, получая внутриагрегатную окклюдированную фракцию (Six et al., 2001). Стоит подчеркнуть, что во многих работах, использующих методы физического фракционирования, понятия макро- и микроагрегатов никак не связаны с их физической устойчивостью и, соответственно, функциональными характеристиками, которые приняты в российской школе физики почв (Воронин, 1984; Yudina, Kuzyakov, 2023), а являются только характеристикой их размера.

Методические расхождения связаны с различиями в диспергации: в качестве основного диспергирующего агента используют гексаметафосфат натрия (Семенов и др., 2019; Семенов и др., 2020) или пиродифосфат натрия (Бухонов и др., 2018; Ларионова и др., 2015), а величина и характер физического воздействия зависит от актора и времени обработки почвенной суспензии (это может быть ультразвук (Cerli et al., 2012), встряхивание на шейкере или вортексе с применением или без стеклянных шариков (Just et al., 2021; Jagadamma, 2014)). Гексаметафосфат и пиродифосфат отличаются по силе хелатирования ионов $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$, в результате пиродифосфат может обеспечивать неполную дефлокуляцию и, соответ-

ственно, неполное выделение тонкодисперсных частиц при недостаточной длительности процесса разделения (Dascalu, 2022). Также дополнительно используют хелатирующие агенты, например, ЭДТА, повышающие эффективность диспергации при высоком содержании Fe/Al оксидов, однако способные исказить содержание фракции МАОМ (Duddigan, 2019). Применение ультразвука требует большой осторожности и строгого соблюдения градаций времени и энергии диспергирования. При слишком низкой энергии или некорректном способе смешивания образца и тяжелой жидкости существенно занижается извлечение свободной фракции fPOM, что “переносит” ее в состав МАОМ и приводит к завышению МАОМ. Напротив, чрезмерная энергия ультразвука (для легких песчаных почв $> 100 \text{ Дж} \cdot \text{мл}^{-1}$) разрушает внутриагрегатное окклюдированное oPOM, фрагменты которого затем ошибочно учитываются как свободное fPOM, завышая его долю и занижая стабильный МАОМ (Buks, 2022). Нами было установлено, что величина суммарной энергии диспергации ультразвуком, необходимая для полного разрушения агрегатов почв до ЭПЧ, зависит от типа почв и варьирует в пределах $200\text{--}800 \text{ Дж} \cdot \text{мл}^{-1}$ для суглинистых почв с содержанием $C_{\text{орг}} 1.8\text{--}4.6 \text{ г} \cdot 100 \text{ г}^{-1}$ почвы (Юдина, Фомин, 2023).

На основе метода лазерной дифракции, использующегося активно последние десятилетия в почвоведении (Юдина, 2018; Bieganski et al., 2018), также возможно выделение пулов частиц, связанных с ПОВ (Yudina and Fomin, 2022, preprint). Это возможно на основе комбинации различных методов пробоподготовки почв к анализу – с удалением и без удаления ПОВ, а также благодаря основному преимуществу метода лазерной дифракции – детальному распределению частиц по размерам, получаемому в результате анализа. Показано, что в зависимости от генезиса почв, органическое вещество накапливается в различных гранулометрических фракциях, и их границы также не совпадают в зависимости от типа почв (Юдина и др., 2020).

В литературе еще встречается использование агрегатного фракционирования, основанного на сухом просеивании и последующем определении C в условных фракциях агрегатов $> 2.0 \text{ мм}$ (мегаагрегаты), $2.0\text{--}0.25 \text{ мм}$ (макроагрегаты) и $< 0.25 \text{ мм}$ (микро-

агрегаты) (Ерохова и др., 2014) По мере роста размера агрегатных фракций возрастает степень физической защищенности С. Показано, что основные запасы РОМ в естественной и сельскохозяйственной серой почве сосредоточены в мега- (> 5 мм) и макроагрегатах (Семенов и др., 2020).

Отмечено также, что при естественном лесовосстановлении пашни доля С мегаагрегатов падает вдвое (с 90% до 43–45%), тогда как в макро- и микроагрегатах она возрастает соответственно в 3.5–5 и 7–11 раз. Наиболее резкий сдвиг наблюдается при смене луговой экосистемы на лесную: углерод мегаагрегатов сокращается в 1.7 раза, а в макро- и микроагрегатах увеличивается в 4.1 и 2.8 раза. В результате восстановление леса на агродерново-подзолистых почвах усиливает физическую защиту органического вещества за счет включения его в микроагрегаты, доля С в которых возрастает в 7–11 раз с возрастом залежи (Ерохова и др., 2014).

РОЛЬ ПЛОТНОСТИ ПОЧВ В СТАБИЛИЗАЦИИ УГЛЕРОДА

Фундаментальным (базовым) физическим свойством почвы является *плотность сложения горизонтов (soil bulk density)*. Плотность почвы определяет запасы и фильтрацию влаги в почве, запасание и транспорт питательных веществ (Rabot et al., 2018), миграцию газов, регулирует активность и структуру микробного сообщества почвы (Beylich et al., 2010; Nawaz et al., 2013). Высокие значения плотности указывают на *переуплотнение почвы*, определяемое как “деформация почвы, в результате которой почвенные агрегаты сближаются друг с другом, и уменьшается общая и заполненная воздухом пористость” (Бондарев и др., 1988; Gregory et al., 2015). Переуплотнение почвы может привести как к благоприятным условиям для почвенной биоты, так и к неблагоприятным в зависимости от генезиса, климата и степени уплотнения (Beylich et al., 2010; Nawaz et al., 2013). Изменения относительной численности и таксономического состава ключевых групп почвенных микроорганизмов влияют на устойчивость ПОВ (Six et al., 2006; Waring et al., 2013), т. к. микроорганизмы, различающиеся по требованиям к условиям среды и относящиеся к разным функциональным группам, используют различные источники С

(Kramer, Gleixner, 2006; Paterson et al., 2008). Соответственно, сформировавшаяся в зависимости от структуры почвы доминирующая группа микроорганизмов регулирует процессы минерализации (гетеротрофное разложение ПОВ микроорганизмами) и стабилизации С, а также баланс этих разнонаправленных процессов. Например, микробные сообщества, в которых доминируют грибы, усиливают секвестрацию С в почве из-за более высокой биомассы и более низких темпов роста по сравнению с сообществами, в которых доминируют бактерии (Jastrow et al., 2007; Rousk, Bååth, 2007; Six et al., 2006; Strickland, Rousk, 2010). Gatteringer et al. (2002) на примере почв Германии установили, что переуплотнение почвы привело к формированию более выраженного анаэробного микробного сообщества, способствующего в большей степени накоплению С, чем его минерализации.

Существует мнение, что трансформация органических веществ контролируется не столько метаболизмом доминирующих групп микроорганизмов, сколько их распределением в поровом пространстве почв (Ruamps et al., 2013). Установлено, что переуплотнение почвы проявляется в первую очередь в уменьшении объема мезо- и макропор (Breland, Hansen, 1996; Richard et al., 2001; Kim et al., 2010), что может привести к изменению структуры и, следовательно, активности почвенного микробного сообщества. Наибольшие скорости разложения растительных остатков выявлены для почв со средним размером пор (диаметр сечения поры от 15 до 60 мкм), более низкие – для почв с порами диаметром сечения < 4–6 мкм (Killham et al., 1993; Strong et al., 2004; Negassa et al., 2015). Самая низкая скорость трансформации ПОВ характерна для пор размером 60–300 мкм (Strong et al., 2004). При этом совсем мелкие поры могут обеспечивать физическую защиту ПОВ, уменьшая доступ к нему для редуцентов, тем самым способствуя стабилизации С (Kravchenko et al., 2015). В последние годы появляется все больше доказательств того, что физические механизмы стабилизации С в почве формируются за счет тех характеристик структуры почвы, которые ограничивают способность микробиоты к минерализации (Krull et al., 2003; Totsche et al., 2018). Это же подтверждают данные Negassa et al. (2015), которые установили, что в открытых для доступа воздуха порах размером > 30 мкм

происходит количественно значимое и более быстрое разложение органических остатков, тогда как в почвах с большим количеством мелких пор, которые заполнены водой, разложение остатков происходит с меньшей интенсивностью. Так образование большого количества мелких и изолированных пор, вызванное процессами уплотнения почв, создает более благоприятные условия для стабилизации, чем для минерализации.

Deurer et al. (2012) сравнивали два контрастных по физическому состоянию участка почвы (Fluvisols) яблоневого сада: под деревьями и под колеей для прохода техники – и пришли к выводу, что небольшое переуплотнение (плотность 1.15 и 1.3 г·см⁻³ соответственно) может способствовать накоплению С. Для почв с разным ГС и генезисом установлено, что уплотнение почвы выше 1.5 г·см⁻³ вызывает (или как минимум начинает вызывать) снижение микробной активности и, как следствие, замедление процессов минерализации ПОВ (Tan et al., 2005; Ugawa et al., 2020). Аналогичные результаты получены De Neve, Hoffman (2000): в образцах с добавлением свежих растительных остатков происходит значительное снижение скорости минерализации С и нитрификации при уплотнении почвы до 1.5 г·см⁻³. Эмиссия парниковых газов, в частности СО₂, как правило, имеет тенденцию к снижению значений с увеличением плотности почвы (De Neve, Hofman, 2000; Tan, Chang, 2007; Novara et al., 2012). Beylich et al. (2011) выполнили мета-анализ по взаимосвязи плотности почвы и активности микробиоты, выяснив, что при эффективной плотности выше 1.7 г·см⁻³ наблюдается исключительно отрицательный эффект на степень минерализации С.

Механизмы, лежащие в основе взаимодействия между структурой почвы, закономерностями пространственного распределения С_{орг} и инициируемыми микроорганизмами процессами трансформации ПОВ, все еще недостаточно ясны, чтобы обеспечить точные прогнозы и моделирование изменений при изменении некоторых физических свойств, в частности плотности. Способность микроорганизмов питаться, расти и мигрировать в структурно и химически неоднородной почвенной среде определяет скорость и направленность процессов трансформации ПОВ и обуславливает дальнейшую судьбу С: стабилизацию в почвенной

матрице или потерю в атмосферу в виде парниковых газов.

СТРУКТУРА ПОЧВЫ И РАЗВИТИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ РАСТЕНИЙ

В России влияние структуры почвы на рост растений изучали Дояренко (1932) и Медведев (1988). Рост корней регулируется механическими параметрами почвы, такими как сопротивление пенетрации, которое является функцией от плотности сложения и влажности почвы (Шейн, 2005). В условиях переуплотнения корни растут преимущественно по макропорам (60–300 мкм) (Valentine et al., 2012), а в глубоких слоях почвы – исключительно по макропорам (White, Kirkegaard, 2010), что необходимо учитывать в сельскохозяйственных практиках. Например, глубокое залегание корней способствует более легкому переживанию водного стресса (Lilley, Kirkegaard, 2011). При этом в условиях рыхлой почвы корни сами производят уплотнение почвы за счет собственного радиального роста. Особенно этот эффект заметен на примере пор, образованных корнями, размером > 250 мкм (Lucas, 2019).

Корни можно представить как смесь органических веществ с разной скоростью разложения: мономеры и другие простые соединения разлагаются за время от часов до дней (моносахариды, аминокислоты); полимеры разлагаются – от дней до недель (целлюлоза, белки); сложные полифенольные полимеры (лигнин, танины) и длинные алифатические молекулы (липиды, суберин) – от недель до месяцев (von Lützow et al., 2006). Скорость распада веществ, составляющих корневые системы, прямо пропорциональна содержанию кальция, азота и фосфора и обратно пропорциональна содержанию С, увеличению отношения С / N и увеличению концентрации лигнина, при этом она уменьшается также с глубиной почвы вследствие снижения температуры почвы и концентрации кислорода (Gill et al., 1999), а также из-за увеличения доли лигнина в тонких корнях, развивающихся в более глубоких слоях (Prieto et al., 2015).

Влияние корней на структуру почвы проявляется через комплексное изменение окружающей их почвы. Напряжения, оказываемые растущим корнем на почву, распространяются продольно и латерально, приводя к изменению ее пористости и плотности,

что, в свою очередь, вызывает локальные изменения водного режима почв (Six, 2004). Эти явления не просто связаны между собой, но и проявляются синергетически, поэтому зачастую обособленное обсуждение и выделение только одного аспекта влияния корней на почву в экспериментах проблематично (Mueller et al., 2024; Rillig, Mummey, 2006).

Сдавливающее действие корней во время их роста на почву имеет комплексный характер: в области между корнями или рядом с ними пористость может локально уменьшаться (Dexter, 1987), при этом происходит переориентация почвенных частиц (Dorioz et al., 1993). Однако может наблюдаться и обратный эффект: увеличение пористости почв непосредственно над поверхностью корневого кончика, что связано со сложным взаимодействием комплекса факторов – формы поверхности корня, геометрической формы почвенных частиц и исходными физическими характеристиками почвы (Koebernick et al., 2019; Helliwell et al., 2019).

Строение корневой системы растений (степень разветвления, толщина корней и др.) определяет характер воздействия проникновения корней на процессы агрегации почвенных частиц (Carter et al., 1994). Локальные изменения пористости и плотности вокруг поверхности корней закономерно способствуют образованию микроагрегатов в данных областях (Six, 2004). Другим процессом, влияющим на агрегацию почвенных частиц, является стабилизация почвенной массы корнями и сплетение (опутывание) почвенных частиц корневыми волосками. Следствием этого в макромасштабе является увеличение сопротивления сдвигу почвы и устойчивости склонов (Angers, Caron, 1998), а в микромасштабе – формирование и большая устойчивость макроагрегатов (Tisdall, Oades, 1982). Стоит отметить, что влияние сплетения почвенных частиц корнями растений трудноотделимо от агрегирующего воздействия микоризы и грибного мицелия на почвенные частицы (Rillig, Mummey, 2006).

Рост и распространение корней в почвенной толще могут происходить несколькими способами (Jin et al., 2013): с деформацией почвы и созданием нового корневого канала, ростом вдоль уже существующей поры (или трещины) или ростом внутри трещины (под некоторым углом падения) с последующим проникно-

вением в почву. Эмпирическая оценка возможности роста корней в почвенной массе проводится с помощью сопротивления пентрации (способности почвы противостоять проникновению корней). Пороговыми значениями данного показателя, зависящего от ГС, влажности и плотности (пористости) почвы, для проникновения корней являются величины от 2 до 3 МПа (Encyclopedia of Agrophysics, 2011). При этом процесс образования новых пор и каналов корнями особенно заметен в необрабатываемых почвах, поскольку при обработке почвы непрерывность системы пор нарушается (Jin et al., 2017).

Рост растений непрерывно связан с процессами поглощения корнями влаги из почвы, что приводит к изменению ее водного режима. Развитие корневых систем влияет на степень проявления и частоту циклов иссушения и увлажнения, способствующих агрегации или фрагментации почвенной массы (Materechera, Dexter, 1992). Поглощение воды корнями растений приводит к локальному уменьшению влажности, увеличению количества контактов между почвенными частицами и органическим веществом и увеличению механической устойчивости и прочности почвы (Horn et al., 1994). Уменьшение влажности почвы вблизи поверхности корней также увеличивает связывание корневых экссудатов с глинистыми частицами (Reid, Goss, 1982), что способствует образованию устойчивых микроагрегатов (Six et al., 2004; Sher et al., 2020).

С позиции изучения процессов цикла С наиболее важной частью почвы является *ризосфера* – узкая прикорневая зона, где происходят активные взаимодействия между корневой системой, почвенными микроорганизмами и минеральными компонентами. Эта область характеризуется высокой биохимической активностью, определяющей доступность питательных веществ, устойчивость растений к фитопатогенам и структуру почвы (Philippot et al., 2013). Ризосфера включает в себя три ключевых компонента:

1. корни растений, которые не только поглощают воду и питательные вещества, но и выделяют экссудаты, формируя уникальную микросреду;
2. почвенную массу, состоящую из минеральных частиц, органического вещества и почвенного раствора;
3. биоту: прокариоты, грибы (например, арбускулярная ми-

кориза), простейшие и нематоды. Они участвуют в разложении органических веществ, симбиозе и борьбе за ресурсы (Berendsen et al., 2012).

В ризосфере протекают сложные взаимосвязанные процессы, такие как микробная колонизация, углеродный обмен, изменение pH почвы и т. д. Например, корни выделяют сигнальные молекулы (флавоноиды), привлекающие полезные микроорганизмы, такие как азотфиксирующие бактерии *Rhizobia* (Bais et al., 2006). Фитопатогены, напротив, подавляются антимикробными соединениями: Sasse et al. (2018) продемонстрировали, что экссудаты томатов, обогащенные карналовой кислотой, снижают колонизацию почвы грибом *Fusarium*. Также растения создают благоприятные условия для роста микроорганизмов и активной работы ферментов, выделяя экссудаты, содержащие до 20% фотосинтезированной С (Jones et al., 2009). Органические кислоты, такие как малат и цитрат, выделяемые корнями, растворяют фосфаты и повышают доступность железа, алюминия и других элементов (Tomescu, 2009).

В зоне ризосферы происходит агрегация почвенной массы за счет различных веществ:

- a. Гифы арбускулярной микоризы (AMF) выделяют относящиеся к глобулину почвенные белки (GSPR) (Holátko et al., 2021), которые склеивают частицы почвы, формируя макроагрегаты, устойчивые к разрушению водой (Rillig, Mummey, 2006).
- b. Экзополисахариды бактерий (например, *Pseudomonas putida*) образуют биопленки, стабилизирующие микроагрегаты. Слизь корневых волосков, состоящая из полисахаридов и гликопротеинов, связывает минеральные частицы и органическое вещество, образуя стабильные агрегаты (Lehmann et al., 2017).
- c. Органические анионы (цитрат, малат, оксалат и др.), выделяемые корнями, способствуют растворению фосфатов и повышают доступность железа, алюминия и других элементов, которые связывают глинистые частицы и органическое вещество (Jones et al., 2009; Bais et al., 2006).
- d. Белки образуют поперечные связи между частицами, а фер-

менты косвенно влияют на агрегацию, изменяя химический состав почвы. Например, лектины в экссудатах бобовых усиливают адгезию бактерий к корням и почвенным частицам, стимулируя агрегацию (Badri, Vivanco, 2009).

- е. Воски и суберин – это гидрофобные соединения, которые создают водоотталкивающий слой на поверхности агрегатов, защищая их от разрушения при увлажнении (Dessaux et al., 2016).

ИМЕЮЩИЕСЯ ОГРАНИЧЕНИЯ ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРОЦЕССОВ ЦИКЛА УГЛЕРОДА СО СТОРОНЫ ФИЗИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Информация о физических параметрах и структуре почв используется в моделировании почвенных функций и баланса С в экосистемах в ограниченном объеме по нескольким причинам:

1. Сложность сбора данных. Точные данные о физических свойствах и структуре почв требуют трудоемких полевых и лабораторных исследований. На данный момент в программах государственного мониторинга качества почв используется ограниченное число методов и, соответственно, физических параметров почв (рис. 2). Кроме того, в основном используются методы, разработанные и введенные в практику еще в первой половине XX в. Этот фактор ограничивает доступность данных физических параметров почв и масштаб применения в моделях, а также связан со следующим пунктом ограничений.

2. Недостаток стандартизации. Относительно новые методы характеристики физических свойств почв (лазерная дифракция, цифровая реометрия, СТ и др.) и этапы подготовки образцов к этим анализам не стандартизированы, что затрудняет как интеграцию данных в моделях, так и их более широкое распространение для накопления баз данных, необходимых для верификации моделей.



Рис. 2. Список физических параметров почв, измеряемых в России, США, Китае и Европейском союзе в рамках государственных программ мониторинга.

Fig. 2. List of physical soil parameters measured in the Russian Federation, the United States, China, and the European Union within the framework of state monitoring programs.

3. *Упрощение моделей.* Многие почвенные и экосистемные модели (например, гидрологические или агроэкологические) упрощают структуру почв до базовых параметров (ГС, плотности, порозности, коэффициента фильтрации и т. д.), чтобы уменьшить вычислительную сложность и требования к данным. Структура почв часто считается второстепенным фактором.

4. *Ограниченная связь с почвенными функциями.* В моделях часто приоритет отдают параметрам, напрямую влияющим на функции, тогда как структура почв влияет косвенно, через сложные взаимодействия, включая систему обратных связей, которые трудно количественно описать. Здесь мы в наибольшей степени ограничены знанием о физических механизмах регуляции баланса С в почвах и недостатком знаний о динамике структуры почв в различных пространственных и временных масштабах.

5. *Технологические ограничения.* Современные математические модели редко учитывают динамику структуры почв (например, ее изменение под воздействием циклов увлажнения-иссушения, промерзания-оттаивания, эрозии или уплотнения), так как это требует сложных алгоритмов и данных в реальном времени. До недавнего времени отсутствовала методология, позволяющая изучить подобные явления в почвах. Сегодня подобные эксперименты также проводятся редко из-за их сложности и трудоемкости.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Потенциал информации о структуре почв огромен, так как информация о динамике структуры почв в различных временных и пространственных масштабах является основой для моделирования почвенных процессов и необходимым условием для разработки экологически обоснованных технологий сельскохозяйственной обработки почвы. Однако полноценное использование структуры почв требует развития методов сбора данных, их стандартизации и более широкого распространения. Это также является необходимым условием разработки математических моделей, учитывающих физические механизмы регулирования баланса С и динамику структуры.

Наиболее перспективным методом описания структуры почв

на микроуровне (мкм) и уровне почвенного педона является рентгеновская компьютерная томография почв. Накопление базы данных томограмм почв России – необходимое условие для реализации таких научно-практических разработок, как построение цифрового двойника почв. Для дальнейшего углубления понимания механизмов трансформации ПОВ необходимы лабораторные и полевые эксперименты на стыке современной физики и биологии почв, позволяющие выявить и количественно описать структуру почв как местообитания почвенных микроорганизмов и опору для роста и развития корневых систем растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абросимов К.Н., Герке К. М., Фомин Д.С., Романенко К.А., Корост Д.В.* Томография в почвоведении: от первых опытов к современным методам (обзор) // Почвоведение. 2021. Т. 55. №. 9. С. 1097–1112. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X21090021>.
2. *Артемяева З.С., Федотов Г.Н.* Состав функциональных пулов легкоразлагаемого органического вещества автоморфных зонального ряда почв центра Русской равнины // Вестник Московского университета. Сер. 17. Почвоведение. 2013. № 4. С. 3–10.
3. *Бондарев А.Г., Сапожников П.М., Уткаева В.Ф., Щепотьев В.Н.* Изменение физических свойств и плодородия почв при уплотнении движителями сельскохозяйственной техники // Научные труды Всероссийского института механизации сельского хозяйства (см. в книгах). 1988. Т. 118. С. 46–57.
4. *Бухонов А.В., Худяков О.И., Борисов А.В.* Изменения структурного-агрегатного состояния почв нижнего Поволжья за последние 3500 лет в связи с динамикой климата // Почвоведение. 2018. № 6. С. 710–719. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0032180X18060072>.
5. *Герке К.М., Скворцова Е.Б., Корост Д.В.* Томографический метод исследования порового пространства почв: состояние проблемы и изучение некоторых почв России // Почвоведение. 2012. № 7. С. 781–781.
6. *Дымов А.А., Милановский Е.Ю., Холодов В.А.* Состав и гидрофобные свойства органического вещества денсиметрических фракций почв Приполярного Урала // Почвоведение. 2015. No 11. С. 1335–1335. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0032180X15110052>.
7. *Клюева В.В.* Цифровая реометрия в современных почвенных исследованиях (обзор) // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2024. Вып. 121. С. 281–321. DOI: <https://doi.org/10.19047/0136->

[1694-2024-121-281-321](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2024-121-281-321).

8. Ключева В.В., Хайдапова Д.Д. Возможности использования реологических параметров почв в качестве физических показателей трансформации их структурного состояния // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2020. Вып. 103. С. 108–148. DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2020-103-108-148>.
9. Ларионова А.А., Золотарева Б.Н., Квиткина А.К., Евдокимов И.В., Быховец С.С., Стулин А.Ф., Кузяков Я.В., Кудеяров В.Н. Оценка устойчивости почвенного органического вещества на основе различных видов фракционирования и изотопных методов ^{13}C // Почвоведение. 2015. № 2. С. 175–187. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0032180X15020070>.
10. Медведев В.В. Оптимизация агрофизических свойств черноземов. М.: Агропромиздат, 1988. 159 с.
11. Овсепян Л.А., Курганова И.Н., Русаков А.В., Кузяков Я.В. Изменение денситометрического фракционного состава органического вещества почв лесостепной зоны в процессе постагрогенной эволюции // Почвоведение. 2020. № 1. С. 56–68. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X20010128>.
12. Семенов В.М., Лебедева Т.Н., Паутова Н.Б., Хромычкина Д.П., Ковалев И.В., Ковалева Н.О. Взаимосвязь размера агрегатов, содержания дисперсного органического вещества и разложения растительных остатков в почве // Почвоведение. 2020. № 4. С. 430–443. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X20040139>.
13. Семенов В.М., Лебедева Т.Н., Овсепян Л.А., Семенов М.В., Курганова И.Н. Пулы и фракции органического углерода в почве: структура, функции и методы определения // Почвы и окружающая среда. 2023. Т. 6. № 1. С. 4–19. DOI: <https://doi.org/10.31251/pos.v6i1.199>.
14. Семенов В.М., Лебедева Т.Н., Зинякова Н.Б., Соколов Д.А. Размеры и соотношения пулов органического углерода в серой лесной почве при многолетнем применении минеральных и органических удобрений // Почвоведение. 2023. № 4. С. 482–501. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601426>.
15. Семенов В.М., Лебедева Т.Н., Паутова Н.Б. Дисперсное органическое вещество в необрабатываемых и пахотных почвах // Почвоведение. 2019. № 4. С. 440–450. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0032180X19040130>.
16. Тимофеева М.В., Абросимов К.Н., Юдина А.В., Фомин Д.С., Ключева В.В. Зимография: особенности постановки метода визуализации активности ферментов в почвах // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2022. №. 113. С. 58–89. DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2022-113-58-89>.
17. Холодов В.А., Рогова О.Б., Лебедева М.П., Варламов Е.Б., Волков Д.С.,

Зиганишина А.Р., Ярославцева Н.В. Органическое вещество и минеральная матрица почв: современные подходы, определения терминов и методы изучения (обзор) // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2023. № 117. С. 52–100. DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2023-117-52-100>.

18. *Шаймухаметов М.Ш., Титова Н.А., Травникова Л.С., Лабенец Е.М.* Применение физических методов фракционирования для характеристики органического вещества почв // Почвоведение. 1984. № 8. С. 131–141.

19. *Шеин Е.В.* Курс физики почв. М., 2005. 432 с.

20. *Юдина А.В., Фомин Д.С.* Энергия диспергации суглинистых почв до элементарных почвенных частиц с помощью ультразвука // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2023. № 115. С. 87–106. DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2023-115-87-106>.

21. *Юдина А.В., Фомин Д.С., Котельникова А.Д., Милановский Е.Ю.* От понятия элементарной почвенной частицы к гранулометрическому и микроагрегатному анализам (обзор) // Почвоведение. 2018. № 11. С. 1340–1362. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0032180X18110096>.

22. *Anderson R.V., Ingham R.E., Trofymow J.A., Coleman D.C.* Soil mesofauna distribution in relation to habitat types in a shortgrass prairie. 1984.

23. *Angers D.A., Caron J.* Plant induced changes in soil structure: processes and feedbacks // Biogeochemistry. 1998. Vol. 42. P. 55–72. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1005944025343>.

24. *Bachmann J., Guggenberger G., Baumgartl T., Ellerbrock R.H., Urbanek E., Goebel M.O., Kaiser K., Horn R., Fischer W.R.* Physical carbon-sequestration mechanisms under special consideration of soil wettability // Journal of Plant Nutrition and Soil Science. 2008. Vol. 171. No. 1. P. 14–26. DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.200700054>.

25. *Badri D.V., Vivanco J.M.* Regulation and function of root exudates // Plant Cell Environ. 2009. Vol. 32. No. 6. P. 666–681. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>.

26. *Bais H.P., Weir T.L., Perry L.G., Gilroy S., Vivanco J.M.* The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms // Annu. Rev. Plant Biol. 2006. Vol. 57. No. 1. P. 233–266. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>.

27. *Berendsen R.L., Pieterse C.M.J., Bakker P.A.H.M.* The rhizosphere microbiome and plant health // Trends Plant Sci. 2012. Vol. 17. No. 8. P. 478–486.

28. *Beylich A., Oberholzer H.R., Schrader S., Höper H., Wilke B.M.* Evaluation of soil compaction effects on soil biota and soil biological processes in soils // Soil Till. Res. 2010. Vol. 109. No. 2. P. 133–143. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2010.05.010>.

29. *Breland T.A., Hansen S.* Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction // *Soil Biol. Biochem.* 1996. Vol. 28. No. 4–5. P. 655–663. DOI: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(95\)00154-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(95)00154-9).
30. *Büks F.* The recovery rate of free particulate organic matter is strongly reduced by conventional density fractionation of soil samples // *Biogeosciences Discussions.* 2022. Vol. 2022. P. 1–9. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-20-1529-2023>.
31. *Carter M.R., Angers D.A., Kunelius H.T.* Soil structural form and stability, and organic matter under cool-season perennial grasses // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1994. Vol. 58. No. 4. P. 1194–1199. DOI: <https://doi.org/10.2136/sssaj1994.03615995005800040027x>.
32. *Castellano M.J., Mueller K.E., Olk D.C., Sawyer J.E., Six J.* Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept // *Global Change Biol.* 2015. Vol. 21. No. 9. P. 3200–3209. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12982>.
33. *Cerli C., Celi L., Kalbitz K., Guggenberger G., Kaiser K.* Separation of light and heavy organic matter fractions in soil – Testing for proper density cut-off and dispersion level // *Geoderma.* 2012. Vol. 170. P. 403–416. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.10.009>.
34. *Chabbi A., Kögel-Knabner I., Rumpel C.* Stabilised carbon in subsoil horizons is located in spatially distinct parts of the soil profile // *Soil Biology and Biochemistry.* 2009. Vol. 41. No. 2. P. 256–261. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.10.033>.
35. *Christensen B.T.* Matching measurable soil organic matter fractions with conceptual pools in simulation models of carbon turnover: revision of model structure // *Evaluation of soil organic matter models: using existing long-term datasets.* Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 1996. P. 143–159.
36. *Christensen B.T.* Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover // *Eur. J. Soil Sci.* 2001. Vol. 52. No. 3. P. 345–353. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2001.00417.x>.
37. *Cotrufo M.F., Ranalli M.G., Haddix M.L., Six J., Lugato E.* Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter // *Nature Geosci.* 2019. Vol. 12. No. 12. P. 989–994. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0484-6>.
38. *Dascalu A.V., Owusu-Yeboah Z., Lungu I., Aniculaesi M.* The influence of dispersing agents on soil particle size analysis // *Buletinul Institutului Politehnic din Iasi. Sectia Constructii, Arhitectura.* 2022. Vol. 68. No. 1. P. 125–140.
39. *De Gryze S., Six J., Merckx R.* Quantifying water- stable soil aggregate turnover and its implication for soil organic matter dynamics in a model study

// European Journal of Soil Science. 2006. Vol. 57. No. 5. P. 693–707. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2005.00760.x>.

40. De Neve S., Hofman G. Influence of soil compaction on carbon and nitrogen mineralization of soil organic matter and crop residues // Biol. Fertil. Soils. 2000. Vol. 30. P. 544–549. DOI: <https://doi.org/10.1007/s003740050034>.

41. Denef K., Zotarelli L., Boddey R. M., Six J. Microaggregate-associated carbon as a diagnostic fraction for management-induced changes in soil organic carbon in two Oxisols // Soil Biology and Biochemistry. 2007. Vol. 39. No. 5. P. 1165–1172. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.12.024>.

42. Dessaux Y., Grandclément C., Faure D. Engineering the Rhizosphere // Trends Plant Sci. 2016. Vol. 21. No. 3. P. 266–278. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.01.002>.

43. Deurer M., Müller K., Kim I., Huh K.Y., Young I., Jun G.I., Clothier B.E. Can minor compaction increase soil carbon sequestration? A case study in a soil under a wheel-track in an orchard // Geoderma. 2012. Vol. 183. P. 74–79. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.02.013>.

44. Dexter A.R., Richard G., Arrouays D., Czyż E.A., Jolivet C., Duval O. Complexed organic matter controls soil physical properties // Geoderma. 2008. Vol. 144. No. 3–4. P. 620–627. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.01.022>.

45. Dexter A.R. Mechanics of root growth // Plant and Soil. 1987. Vol. 98. P. 303–312. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02378351>.

46. Dorioz J.M., Robert M., Chenu C. The role of roots, fungi and bacteria on clay particle organization. An experimental approach // Soil Structure/Soil Biota Interrelationships. Elsevier, 1993. P. 179–194.

47. Dorodnikov M., Blagodatskaya E., Blagodatsky S., Fangmeier A., Kuzyakov Y. Stimulation of r-vs. K-selected microorganisms by elevated atmospheric CO₂ depends on soil aggregate size // FEMS Microbiology Ecology. 2009. Vol. 69. No. 1. P. 43–52. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00697.x>.

48. Duddigan S., Shaw L.J., Alexander P.D., Collins C.D. A comparison of physical soil organic matter fractionation methods for amended soils // Appl. Environ. Soil Sci. 2019. Vol. 2019. No. 1. P. 3831241. DOI: <https://doi.org/10.1155/2019/3831241>.

49. Emerson W.W. The structure of soil crumbs // J. Soil Sci. 1959. Vol. 10. No. 2. P. 235–244. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1959.tb02346.x>.

50. Encyclopedia of agrophysics / J. Gliński, J. Horabik, J. Lipiec (Eds.). Dordrecht: Springer, 2011. 1028 p.

51. Fatichi S., Or D., Walko R., Vereecken H., Young M. H., Ghezzehei T. A., Hengl T., Kollet S., Agam N., Avissar R. Soil structure is an important

- omission in Earth System Models // Nature communications. 2020. Vol. 11. No. 1. P. 522. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14411-z>.
52. Gattinger A., Ruser R., Schlöter M., Munch J.C. Microbial community structure varies in different soil zones of a potato field // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2002. Vol. 165. No. 4. P. 421–428. DOI: [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200208\)165:4<421::AID-JPLN421>3.0.CO;2-N](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200208)165:4<421::AID-JPLN421>3.0.CO;2-N).
53. Georgiou K., Angers D., Champigny R.E., Cotrufo M.F., Craig M.E., Doetterl S., Grandy A.S., Lavallee J.M., Lin Y., Lugato E., Poeplau C., Rocci K.S., Schweizer S.A., Six J., Wieder W.R. Soil carbon saturation: what do we really know? // Global Change Biol. 2025. Vol. 31. No. 5. P. e70197. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.70197>.
54. Gerke K.M., Korostilev E.V., Romanenko K.A., Karsanina M.V. Going submicron in the precise analysis of soil structure: A FIB-SEM imaging study at nanoscale // Geoderma. 2021. Vol. 383. P. 114739. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114739>.
55. Gill R., Burke I.C., Milchunas D.G., Lauenroth W.K. Relationship between root biomass and soil organic matter pools in the shortgrass steppe of eastern Colorado // Ecosyst. 1999. Vol. 2. No. 3. P. 226–236. DOI: <https://doi.org/10.1007/s100219900070>.
56. Gregory A.S., Ritz K., McGrath S.P., Quinton J.N., Goulding K.W.T., Jones R.J.A., Harris J.A., Bol R., Wallace P., Pilgrim E.S., Whitmore A.P. A review of the impacts of degradation threats on soil properties in the UK // Soil Use Manag. 2015. Vol. 31. P. 1–15. DOI: <https://doi.org/10.1111/sum.12212>.
57. Hassink J., Whitmore A.P. A model of the physical protection of organic matter in soils // Soil Sci. Soc. Am. J. Vol. 61. No. 1. P. 131–139. DOI: <https://doi.org/10.2136/sssaj1997.03615995006100010020x>.
58. Helliwell J.R., Sturrock C.J., Miller A.J., Whalley W.R., Mooney S.J. The role of plant species and soil condition in the structural development of the rhizosphere // Plant Cell Environ. 2019. Vol. 42. No. 6. P. 1974–1986. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.13529>.
59. Holátko J., Brtnický M., Kučerík J., Kotianová M., Elbl J., Kintl A., Kynický J., Benada O., Datta R., Jansa J. Glomalin – Truths, myths, and the future of this elusive soil glycoprotein // Soil Biology and Biochemistry. 2021. Vol. 153. P. 108116. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108116>.
60. Holthusen D., Batista A.C., Reichert J.M. Amplitude sweep tests to comprehensively characterize soil micromechanics: brittle and elastic interparticle bonds and their interference with major soil aggregation factors organic matter and water content // Rheol. Acta. 2020. Vol. 59. No. 8. P. 545–563. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00397-020-01219-3>.
61. Horn R., Holthusen D., Dörner J., Mordhorst A., Fleige H. Scale-dependent soil strengthening processes – What do we need to know and where

- to head for a sustainable environment? // Soil Tillage Res. 2019. Vol. 195. P. 104388. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2019.104388>.
62. Horn R., Taubner H., Wuttke M., Baumgartl T. Soil physical properties related to soil structure // Soil Tillage Res. 1994. Vol. 30. No. 2–4. P. 187–216. DOI: [https://doi.org/10.1016/0167-1987\(94\)90005-1](https://doi.org/10.1016/0167-1987(94)90005-1).
63. Jagadamma S., Steinweg J.M., Mayes M.A., Wang G., Post W.M. Decomposition of added and native organic carbon from physically separated fractions of diverse soils // Biol. Fertil. Soils. 2014. Vol. 50. P. 613–621. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0879-2>.
64. Jarvis N., Coucheney E., Lewan E., Klöffel T., Meurer K. H. Keller T., Larsbo M. Interactions between soil structure dynamics, hydrological processes, and organic matter cycling: A new soil- crop model // Eur. J. Soil Sci. 2024. Vol. 75. No. 2. P. e13455. DOI: <https://doi.org/10.1111/ejss.13455>.
65. Jastrow J.D., Amonette J.E., Bailey V.L. Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration // Clim. Change. 2007. Vol. 80. No. 1. P. 5–23 DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9178-3>.
66. Jha A., Bonetti S., Smith A.P., Souza R., Calabrese S. Linking soil structure, hydraulic properties, and organic carbon dynamics: A holistic framework to study the impact of climate change and land management // J. Geophys. Res. Biogeosci. 2023. Vol. 128. No. 7. P. e2023JG007389. DOI: <https://doi.org/10.1029/2023JG007389>.
67. Jin K., Shen J., Ashton R.W., Dodd I.C., Parry M.A.J., Whalley W.R. How do roots elongate in a structured soil? // J. Exp. Bot. 2013. Vol. 64. No. 15. P. 4761–4777. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert286>.
68. Jin K., White P.J., Whalley W.R., Shen J., Shi L. Shaping an optimal soil by root – soil interaction // Trends Plant Sci. 2017. Vol. 22. No 10. P. 823–829.
69. Jones D.L., Nguyen C., Finlay R.D. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil – root interface // Plant and soil. 2009. Vol. 321. No. 1–2. P. 5–33. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>.
70. Just C., Poeplau C., Don A., van Wesemael B., Kögel-Knabner I., Wiesmeier M. A simple approach to isolate slow and fast cycling organic carbon fractions in central European soils – Importance of dispersion method // Front. Soil Sci. 2021. Vol. 1. P. 692583. DOI: <https://doi.org/10.3389/fsoil.2021.692583>.
71. Killham K., Amato M., Ladd J.N. Effect of substrate location in soil and soil pore-water regime on carbon turnover // Soil Biol. Biochem. 1993. Vol. 25. No. 1. P. 57–62. DOI: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90241-34](https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90241-34).
72. Kim H.M., Anderson S.H., Motavalli P.P., Gantzer C.J. Compaction effects on soil macropore geometry and related parameters for an arable field

- // Geoderma. 2010. Vol. 160. No. 2. P. 244–251. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.09.030>.
73. Koebernick N., Daly K.R., Keyes S.D., Bengough A.G., Brown L.K., Cooper L.J., George T.S., Hallett P.D., Naveed M., Raffan A., Roose T. Imaging microstructure of the barley rhizosphere: particle packing and root hair influences // New Phytol. 2019. Vol. 221. No. 4. P. 1878–1889. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15516>.
74. Kramer C., Gleixner G. Variable use of plant-and soil-derived carbon by microorganisms in agricultural soils // Soil Biol. Biochem. 2006. Vol. 38. No. 11. P. 3267–3278. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.04.006>.
75. Kravchenko A., Otten W., Garnier P., Pot V., Baveye P.C. Soil aggregates as biogeochemical reactors: Not a way forward in the research on soil–atmosphere exchange of greenhouse gases // Glob. Change Biol. 2019. Vol. 25. No. 7. P. 2205–2208. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14640>.
76. Kravchenko A.N., Guber A.K. Soil pores and their contributions to soil carbon processes // Geoderma. 2017. Vol. 287. P. 31–39. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.06.027>.
77. Kravchenko A.N., Negassa W.C., Guber A.K., Rivers M.L. Protection of soil carbon within macro-aggregates depends on intra-aggregate pore characteristics // Sci. Rep. 2015. Vol. 5. No. 1. P. 16261. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep16261>.
78. Kravchenko A.N., Guber A.K., Razavi B.S., Koestel J., Quigley M.Y., Robertson G.P., Kuzyakov Y. Microbial spatial footprint as a driver of soil carbon stabilization // Nat. Commun. 2019. Vol. 10. No. 1. P. 3121. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11057-4>.
79. Kravchenko A., Guber A., Gunina A., Dippold M., Kuzyakov, Y. Pore-scale view of microbial turnover: Combining ^{14}C imaging, μCT and zymography after adding soluble carbon to soil pores of specific sizes // Eur. J. Soil Sci. 2021. Vol. 72. No. 2. P. 593–607. DOI: <https://doi.org/10.1111/ejss.13001>.
80. Krull E.S., Baldock J.A., Skjemstad J.O. Importance of mechanisms and processes of the stabilization of soil organic matter for modelling carbon turnover // Funct. Plant Biol. 2003. Vol. 30. No. 2. P. 207–222. DOI: <https://doi.org/10.1071/FP02085>.
81. Kuzyakov Y., Mason-Jones K. Viruses in soil: Nano-scale undead drivers of microbial life, biogeochemical turnover and ecosystem functions // Soil Biology and Biochemistry. 2018. Vol. 127. P. 305–317. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.09.032>.
82. Le Bissonnais Y. Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility: I. Theory and methodology // Eur. J. Soil Sci. 1996. Vol. 47. No. 4. P. 425–437. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1996.tb01843.x>.

83. *Lehmann J., Kleber M.* The contentious nature of soil organic matter // *Nature*. 2015. Vol. 528. No. 7580. P. 60–68. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature16069>.
84. *Lehmann A., Zheng W., Rillig M.C.* Soil biota contributions to soil aggregation // *Nat. Ecol. Evol.* 2017. Vol. 1. No. 12. P. 1828–1835. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0344-y>.
85. *Leue M., Gerke H.H., Godow S.C.* Droplet infiltration and organic matter composition of intact crack and biopore surfaces from clay- illuvial horizons // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2015. Vol. 178. No. 2. P. 250–260. DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.201400209>.
86. *Lilley J.M., Kirkegaard J.A.* Benefits of increased soil exploration by wheat roots // *Field Crops Res.* 2011. Vol. 122. No. 2. P. 118–130. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.03.010>.
87. *Lin H.* Three principles of soil change and pedogenesis in time and space // *Soil Science Society of America Journal*. 2011. Vol. 75. No. 6. P. 2049–2070. DOI: <https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0130>.
88. *Lombard N., Prestat E., van Elsas J.D., Simonet P.* Soil-specific limitations for access and analysis of soil microbial communities by metagenomics // *FEMS microbiology ecology*. 2011. Vol. 78. No. 1. P. 31–49. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01140.x>.
89. *Lucas M., Schlüter S., Vogel H.J., Vetterlein D.* Roots compact the surrounding soil depending on the structures they encounter // *Sci. Rep.* 2019. Vol. 9. No. 1. P. 16236. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52665-w>.
90. *Lützow M., Kögel- Knabner I., Ekschmitt K., Matzner E., Guggenberger G., Marschner B., Flessa H.* Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions – a review // *Eur. J. Soil Sci.* 2006. Vol. 57. No. 4. P. 426–445. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>.
91. *Malamoud K., McBratney A.B., Minasny B., Field D.J.* Modelling how carbon affects soil structure // *Geoderma*. 2009. Vol. 149. No. 1–2. P. 19–26. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.10.018>.
92. *Manzoni S., Cotrufo F.* Mechanisms of soil organic carbon and nitrogen stabilization in mineral associated organic matter – Insights from modelling in phase space // *EGUsphere*. 2024. Vol. 2024. P. 1–35. DOI: <https://doi.org/10.5194/egusphere-2024-1092>.
93. *Materechera S.A., Dexter A.R., Alston A.M.* Formation of aggregates by plant roots in homogenized soils // *Plant Soil*. 1992. Vol. 142. P. 69–79. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00010176>.
94. *Meurer K.H.E., Chenu C., Coucheney E., Herrmann A.M., Keller T., Kätterer T., Svensson D.N., Jarvis N.* Modelling dynamic interactions between soil structure and the storage and turnover of soil organic matter //

Biogeosciences Discussions. 2020. P. 1–34. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-17-5025-2020>.

95. Mueller C.W., Kölbl A., Hoeschen C., Hillion F., Heister K., Herrmann A.M., Kögel-Knabner I. Submicron scale imaging of soil organic matter dynamics using NanoSIMS—from single particles to intact aggregates // *Org. Geochem.* 2012. Vol. 42. No. 12. P. 1476–1488. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2011.06.003>.

96. Mueller C.W., Baumert V., Carminati A., Germon A., Holz M., Kögel-Knabner I., Peth S., Schlüter S., Uteau D., Vetterlein D., Teixeira P., Vidal A. From rhizosphere to detritusphere – Soil structure formation driven by plant roots and the interactions with soil biota // *Soil Biol. Biochem.* 2024. Vol. 193. P. 109396. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109396>.

97. Nawaz M.F., Bourrie G., Trolard F. Soil compaction impact and modelling. A review // *Agron. Sustain. Dev.* 2013. Vol. 33. P. 291–309. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0071-8>.

98. Negassa W.C., Guber A., Kravchenk A., Marsh T., Hildebrandt B., Rivers M. Properties of soil pore space regulate pathways of plant residue decomposition and community structure of associated bacteria // *PLoS one.* 2015. Vol. 10. No. 4. P. e0123999. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123999>.

99. Novara A., Armstrong A., Gristina L., Semple K.T., Quinton J. Effects of soil compaction, rain exposure and their interaction on soil carbon dioxide emission // *Earth Surf. Process. Landf.* 2012. Vol. 37. No. 9. P. 994–999. DOI: <https://doi.org/10.1002/esp.3224>.

100. Pankhurst C.E., Pierret A., Hawke B.G., Kirby J.M. Microbiological and chemical properties of soil associated with macropores at different depths in a red-duplex soil in NSW Australia // *Plant and Soil.* 2002. Vol. 238. P. 11–20. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1014289632453>.

101. Philippot L., Raaijmakers J.M., Lemanceau P., Van Der Putten W.H. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere // *Nat. Rev. Microbiol.* 2013. Vol. 11. No. 11. P. 789–799. DOI: <https://doi.org/10.1038/nrmicro3109>.

102. Prieto I., Roumet C., Cardinael R., Dupraz C., Jourdan C., Kim J.H., Maeght J.L., Mao Z., Pierret A., Portillo N., Rouspard O., Thammahacksa C., Stokes A. Root functional parameters along a land- use gradient: evidence of a community- level economics spectrum // *J. Ecol.* 2015. Vol. 103. No. 2. P. 361–373. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12351>.

103. Puget P., Chenu C., Balesdent J. Total and young organic matter distributions in aggregates of silty cultivated soils // *Eur. J. Soil Sci.* 1995. Vol. 46. No. 3. P. 449–459. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1995.tb01341.x>.

104. Quigley M.Y., Kravchenko A.N. Inputs of root-derived carbon into soil and its losses are associated with pore-size distributions // *Geoderma*. 2022. Vol. 410. P. 115667. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115667>.
105. Rab M.A., Haling R.E., Aarons S.R., Hannah M., Young I.M., Gibson D. Evaluation of X-ray computed tomography for quantifying macroporosity of loamy pasture soils // *Geoderma*. 2014. Vol. 213. P. 460–470. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.08.037>.
106. Ranjard L., Richaume A. Quantitative and qualitative microscale distribution of bacteria in soil // *Research in microbiology*. 2001. Vol. 152. No. 8. P. 707–716. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0923-2508\(01\)01251-7](https://doi.org/10.1016/S0923-2508(01)01251-7).
107. Rabot E., Wiesmeier M., Schlüter S., Vogel H.J. Soil structure as an indicator of soil functions: A review // *Geoderma*. 2018. Vol. 314. P. 122–137. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.11.009>.
108. Regelink I.C., Stoof C.R., Rousseva S., Weng L., Lair G.J., Kram P., Nikolaidis N.P., Kercheva M., Banwart S., Comans R.N. Linkages between aggregate formation, porosity and soil chemical properties // *Geoderma*. 2015. Vol. 247. P. 24–37. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.01.022>.
109. Reid J.B., Goss M.J. Interactions between soil drying due to plant water use and decrease in aggregate stability caused by maize roots // *J. Soil Sci.* 1982. Vol. 33. No. 1. P. 47–53. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1982.tb01746.x>.
110. Richard G., Cousin I., Sillon J.F., Bruand A., Guérif J. Effect of compaction on the porosity of a silty soil: influence on unsaturated hydraulic properties // *Eur. J. Soil Sci.* 2001. Vol. 52. No. 1. P. 49–58. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2001.00357.x>.
111. Rillig, M.C., Mummey D.L. Mycorrhizas and soil structure // *New Phytol.* 2006. Vol. 171. No. 1. P. 41–53. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x>.
112. Rousk J., Bååth E. Fungal biomass production and turnover in soil estimated using the acetate-in-ergosterol technique // *Soil Biol. Biochem.* 2007. Vol. 39. No. 8. P. 2173–2177. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.03.023>.
113. Ruamps L.S., Nunan N., Pouteau V., Leloup J., Raynaud X., Roy V., Chenu C. Regulation of soil organic C mineralisation at the pore scale // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2013. Vol. 86. No. 1. P. 26–35. DOI: <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12078>.
114. Sasse J., Martinoia E., Northen T. Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome? // *Trends in Plant Science*. 2018. Vol. 23. No. 1. P. 25–41. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.003>.
115. Schutter M., Dick R. Shifts in substrate utilization potential and structure of soil microbial communities in response to carbon substrates // *Soil*

- Biology and Biochemistry. 2001. Vol. 33. No. 11. P. 1481–1491. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00057-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00057-8).
116. Schweizer S.A. Perspectives from the Fritz- Scheffer Awardee 2021: Soil organic matter storage and functions determined by patchy and piled- up arrangements at the microscale // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2022. Vol. 185. No. 6. P. 694–706. DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.202200217>.
117. Segoli M., De Gryze S., Dou F., Lee J., Post W.M., Denef K., Six J. AggModel: A soil organic matter model with measurable pools for use in incubation studies // Ecol. Modell. 2013. Vol. 263. P. 1–9. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.010>.
118. Sher Y., Baker N.R., Herman D., Fossum C., Hale L., Zhang X., Nuccio E., Saha M., Zhou J., Pett-Ridge J., Firestone M. Microbial extracellular polysaccharide production and aggregate stability controlled by switchgrass (*Panicum virgatum*) root biomass and soil water potential // Soil Biol. Biochem. 2020. Vol. 43. P. 107742. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107742>.
119. Smith A.P., Marin-Spiotta E., De Graaff M.A., Balser T.C. Microbial community structure varies across soil organic matter aggregate pools during tropical land cover change // Soil Biology and Biochemistry. 2014. Vol. 77. P. 292–303. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.030>.
120. Six J., Guggenberger G., Paustian K., Haumaier L., Elliott E.T., Zech W. Sources and composition of soil organic matter fractions between and within soil aggregates // Eur. J. Soil Sci. 2001. Vol. 52. No. 4. P. 607–618. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2001.00406.x>.
121. Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K. A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics // Soil Tillage Res. 2004. Vol. 79. No. 1. P. 7–31. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.03.008>.
122. Six J., Elliott E.T., Paustian K. Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture // Soil Biol. Biochem. 2000. Vol. 32. No. 14. P. 2099–2103. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00179-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00179-6).
123. Spohn M., Carminati A., Kuzyakov Y. Soil zymography – a novel in situ method for mapping distribution of enzyme activity in soil // Soil Biol. Biochem. 2013. Vol. 58. P. 275–280. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.12.004>.
124. Spohn M., Kuzyakov Y. Distribution of microbial-and root-derived phosphatase activities in the rhizosphere depending on P availability and C allocation – coupling soil zymography with ¹⁴C imaging // Soil Biol. Biochem. 2013. Vol. 67. P. 106–113. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.08.015>.

125. *Stamati F.E., Nikolaidis N.P., Banwart S., Blum W.E.* A coupled carbon, aggregation, and structure turnover (CAST) model for topsoils // *Geoderma*. 2013. Vol. 211. P. 51–64. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.06.014>.
126. *Stewart J.B., Moran C.J., Wood J.T.* Macropore sheath: quantification of plant root and soil macropore association // *Plant and Soil*. 1999. Vol. 211. No. 1. P. 59–67. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1004405422847>.
127. *Strickland M.S., Rousk J.* Considering fungal: bacterial dominance in soils—methods, controls, and ecosystem implications // *Soil Biol. Biochem.* 2010. Vol. 42. No. 9. P. 1385–1395. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.007>.
128. *Strong D.T., Sale P.W.G., Helyar K.R.* The influence of the soil matrix on nitrogen mineralisation and nitrification. II. The pore system as a framework for mapping the organisation of the soil matrix // *Soil Research*. 1998. Vol. 36. No. 5. P. 855–872. DOI: <https://doi.org/10.1071/S97103>.
129. *Strong D.T., Wever H.D., Merckx R., Recous S.* Spatial location of carbon decomposition in the soil pore system // *Eur. J. Soil Sci.* 2004. Vol. 55. No. 4. P. 739–750. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2004.00639.x>.
130. *Tan X., Chang S.X.* Soil compaction and forest litter amendment affect carbon and net nitrogen mineralization in a boreal forest soil // *Soil Till. Res.* 2007. Vol. 93. No. 1. P. 77–86. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2006.03.017>.
131. *Tan X., Chang S.X., Kabzems R.* Effects of soil compaction and forest floor removal on soil microbial properties and N transformations in a boreal forest long-term soil productivity study // *For. Ecol. Manag.* 2005. Vol. 217. No. 2–3. P. 158–170. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.061>.
132. *Tisdall J.M., Oades J.M.* Organic matter and water- stable aggregates in soils // *J. Soil Sci.* 1982. Vol. 33. No. 2. P. 141–163. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x>.
133. *Tomescu A.M.F.* Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development // *Trends Plant Sci.* 2009. Vol. 14. No. 1. P. 5–12. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008>.
134. *Totsche K.U., Amelung W., Gerzabek M.H., Guggenberger G., Klumpp E., Knief C., Lehdorff E., Mikutta R., Peth S., Prechtel A., Ray N., Kogel-Knabner I.* Microaggregates in soils // *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2018. Vol. 181. No. 1. P. 104–136. DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.201600451>.
135. *Treves D.S., Xia B., Zhou J., Tiedje J.M.* A two-species test of the hypothesis that spatial isolation influences microbial diversity in soil // *Microbial Ecology*. 2003. Vol. 45. P. 20–28. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00248-002-1044-x>.
136. *Ugawa S., Inagaki Y., Karibu F., Tateno R.* Effects of soil compaction

- by a forestry machine and slash dispersal on soil N mineralization in *Cryptomeria japonica* plantations under high precipitation // *New For.* 2020. Vol. 51. P. 887–907. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09768-z>.
137. Valentine T.A., Hallett P.D., Binnie K., Young M.W., Squire G.R., Hawes C., Bengough A.G. Soil strength and macropore volume limit root elongation rates in many UK agricultural soils // *Ann. Bot.* 2012. Vol. 110. No. 2. P. 259–270. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcs118>.
138. Verchot L.V., Dutaur L., Shepherd K.D., Albrecht A. Organic matter stabilization in soil aggregates: Understanding the biogeochemical mechanisms that determine the fate of carbon inputs in soils // *Geoderma*. 2011. Vol. 161. No. 3–4. P. 182–193. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.12.017>.
139. Visser S. Role of the soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. 1985.
140. Vogel H.J., Balseiro- Romero M., Kravchenko A., Otten W., Pot V., Schlüter S., Weller U., Baveye P.C. A holistic perspective on soil architecture is needed as a key to soil functions // *Eur. J. Soil Sci.* 2022. Vol. 73. No. 1. P. e13152. DOI: <https://doi.org/10.1111/ejss.13152>.
141. Wang B., Brewer P.E., Shugart H.H., Lerdau M.T., Allison S.D. Soil aggregates as biogeochemical reactors and implications for soil–atmosphere exchange of greenhouse gases – A concept // *Global Change Biol.* 2019. Vol. 25. No. 2. P. 373–385. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14515>.
142. Waring B.G., Averill C., Hawkes C.V. Differences in fungal and bacterial physiology alter soil carbon and nitrogen cycling: insights from meta- analysis and theoretical models // *Ecol. Let.* 2013. Vol. 16. No. 7. P. 887–894. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12125>.
143. White R.G., Kirkegaard J.A. The distribution and abundance of wheat roots in a dense, structured subsoil – implications for water uptake // *Plant Cell Environ.* 2010. Vol. 33. No. 2. P. 133–148. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02059.x>.
144. Yudina A., Kuzyakov Y. Dual nature of soil structure: The unity of aggregates and pores // *Geoderma*. 2023. Vol. 434. P. 116478. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2023.116478>.
145. Yudina A., Kuzyakov Y. Saving the face of soil aggregates // *Global Change Biol.* 2019. Vol. 25. No. 11. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14779>.
146. Yudina A., Ovchinnikova O., Cheptsov V., Fomin D. Localization of C cycle enzymes in arable and forest phaeozems within levels of soil microstructure // *Microorganisms*. 2023. Vol. 11. No. 5. P. 1343. DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms11051343>.
147. Young I.M., Crawford J.W., Rappoldt C. New methods and models for characterising structural heterogeneity of soil // *Soil and Tillage Research*.

2001. Vol. 61. No. 1–2. P. 33–45. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(01\)00188-X](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(01)00188-X).
148. Young I.M., Ritz K. Can there be a contemporary ecological dimension to soil biology without a habitat? // *Soil Biology and Biochemistry*. 1998. Vol. 30. No. 10–11. P. 1229–1232. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00263-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00263-0).
149. Zech S., Schweizer S.A., Bucka F.B., Ray N., Kögel-Knabner I., Prechtel A. Explicit spatial modeling at the pore scale unravels the interplay of soil organic carbon storage and structure dynamics // *Global Change Biol.* 2022. Vol. 28. No. 15. P. 4589–4604. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.16230>.
150. Zhang Y., King A.E., Hamilton E., Cotrufo M.F. Representing cropping systems with the MEMS 2 ecosystem model // *Agron. J.* 2024. Vol. 116. No. 5. P. 2328–2345. DOI: <https://doi.org/10.1002/agj2.21611>.
151. Zhang Y., King A.E., Hamilton E., Cotrufo M.F. Simulating measurable ecosystem carbon and nitrogen dynamics with the mechanistically defined MEMS 2.0 model // *Biogeosciences*. 2021. Vol. 18. No. 10. P. 3147–3171. DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-18-3147-2021>.
152. Zhou J., Xia B.C., Treves D.S., Wu L.Y., Marsh T.L., O'Neill R.V., Palumbo A.V., Tiedje J.M. Spatial and resource factors influencing high microbial diversity in soil // *Applied and environmental microbiology*. 2002. Vol. 68. No. 1. P. 326–334. DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.68.1.326-334.2002>.

REFERENCES

1. Abrosimov K.N., Fomin D.S., Romanenko K.A., Korost D.V., Gerke K.M. Tomography in soil science: from the first experiments to modern methods (a review), *Eurasian Soil Science*, 2021, Vol. 54, No. 9, pp. 1385–1399, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229321090027>.
2. Artem'eva Z.S., Fedotov G.N., Soil organic matter pools in zonal soils of Russian plate's center, *Moscow University Soil Science Bulletin*, 2013, No. 4, pp. 3–10.
3. Bondarev A.G., Sapozhnikov P.M., Utkaeva V.F., Shchepotyev V.N., Changes in physical properties and fertility of soils during compaction by agricultural machinery propellers, *Scientific works of the All-Russian Institute of Agricultural Mechanization*, 1988, Vol. 118, pp. 46–57.
4. Bukhonov A.V., Khudyakov O.I., Borisov A.V., Changes in the structural state of soils in the Lower Volga Region during the past 3500 years as related to climate fluctuations, *Eurasian Soil Science*, 2018, Vol. 51, No. 6, pp. 664–673, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229318060054>.
5. Gerke K.M., Skvortsova E.B., Korost D.V., Tomographic methods of

- studying soil pore space: current perspectives and results for some Russian soils, *Eurasian Soil Science*, 2012, Vol. 45, No. 7, pp. 700–709, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229312070034>.
6. Dymov A.A., Milanovskii E.Y., Kholodov V.A., Composition and hydrophobic properties of organic matter in the densimetric fractions of soils from the Subpolar Urals, *Eurasian Soil Science*, 2015, Vol. 48, No. 11, pp. 1212–1221, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229315110058>.
7. Klyueva V.V., The rheometry approach in modern soil studies: a review, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2024, Vol. 121, pp. 281–321. DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2024-121-281-321>.
8. Klyueva V.V., Khaydapova D.D., Possibilities of using rheological parameters as physical indicators of soil structural changes, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2020, Vol. 103, pp. 108–148, DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2020-103-108-148>.
9. Larionova A.A., Zolotareva B.N., Kvitkina A.K., Evdokimov I.V., Bykhovets S.S., Kudeyarov V.N., Stulin A.F., Kuzyakov Y.V., Assessing the stability of soil organic matter by fractionation and ¹³C isotope techniques, *Eurasian Soil Science*, 2015, Vol. 48, No. 2, pp. 157–168, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229315020076>.
10. Medvedev V.V., *Optimization of agrophysical properties of chernozems*, Moscow: Agropromizdat, 1988, 159 p.
11. Ovsepyan L.A., Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Kuzyakov Y.V., Rusakov A.V., Changes in the fractional composition of organic matter in the soils of the forest-steppe zone during their postagrogenic evolution, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 1, pp. 50–61, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229320010123>.
12. Semenov V.M., Lebedeva T.N., Pautova N.B., Khromyckina D.P., Kovalev I.V., Kovaleva N.O., Relationships between the size of aggregates, particulate organic matter content, and decomposition of plant residues in soil, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 4, pp. 454–466, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229320040134>.
13. Semenov V.M., Lebedeva T.N., Lopes de Gerenyu V.O., Ovsepyan L.A., Semenov M.V., Kurganova I.N., Pools and fractions of organic carbon in soil: structure, functions and methods of determination, *The Journal of Soils and Environment*, Vol. 6(1), e199, DOI: <https://doi.org/10.31251/pos.v6i1.199>.
14. Semenov V.M., Lebedeva T.N., Zinyakova N.B., Sokolov D.A., Sizes and ratios of organic carbon pools in gray forest soil under long-term application of mineral and organic fertilizers, *Eurasian Soil Science*, 2023, Vol. 56, No. 4, pp. 470–487, DOI: <https://doi.org/10.1134/s1064229322602517>.
15. Semenov V.M., Lebedeva T.N., Pautova N.B., Particulate organic matter in noncultivated and arable soils, *Eurasian Soil Science*, 2019, Vol. 52, No. 4,

pp. 396–404, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229319040136>.

16. Timofeeva M.V., Abrosimov K.N., Yudina A.V., Fomin D.S., Klyueva V.V., Zymography: developing of the enzyme soil activity visualization method, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2022, Vol. 113, pp. 58–89, DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2022-113-58-89>.

17. Kholodov V.A., Rogova O.B., Lebedeva M.P., Varlamov E.B., Volkov D.S., Ziganshina A.R., Yaroslavl'tseva N.V., Organic matter and mineral matrix of soils: modern approaches, definitions of terms and methods of study (review), *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2023, Vol. 117, pp. 52–100, DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2023-117-52-100>.

18. Shaimukhametov M.Sh., Titova N.A., Travnikova L.S., Labenets E.M., Application of physical methods of fractionation for characterization of soil organic matter, *Pochvovedenie*, 1984, No. 8, pp. 131–141.

19. Shein E.V., *Course of Soil Physics*, Moscow, 2005, 432 p.

20. Yudina A.V., Fomin D.S., Energy of dispersing of loamy soils to elementary particles using ultrasound, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2023, Vol. 115, pp. 87–106, DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2023-115-87-106>.

21. Yudina A.V., Fomin D.S., Kotelnikova A.D., Milanovskii E.Y., From the notion of elementary soil particle to the particle-size and microaggregate-size distribution analyses: a review, *Eurasian Soil Science*, 2018, Vol. 51, No. 11, pp. 1326–1347.

22. Anderson R.V., Ingham R.E., Trofymow J.A., Coleman D.C., *Soil mesofauna distribution in relation to habitat types in a shortgrass prairie*, 1984.

23. Angers D.A., Caron J., Plant induced changes in soil structure: processes and feedbacks, *Biogeochemistry*, 1998, Vol. 42, pp. 55–72, DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1005944025343>.

24. Bachmann J., Guggenberger G., Baumgartl T., Ellerbrock R.H., Urbanek E., Goebel M.O., Kaiser K., Horn R., Fischer W.R., Physical carbon-sequestration mechanisms under special consideration of soil wettability, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, Vol. 171, No. 1, pp. 14–26, DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.200700054>.

25. Badri D.V., Vivanco J.M., Regulation and function of root exudates, *Plant Cell Environ.*, 2009, Vol. 32, No. 6, pp. 666–681, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x>.

26. Bais H.P., Weir T.L., Perry L.G., Gilroy S., Vivanco J.M., The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2006, Vol. 57, No. 1, pp. 233–266, DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>.

27. Berendsen R.L., Pieterse C.M.J., Bakker P.A.H.M., The rhizosphere microbiome and plant health, *Trends Plant Sci.*, 2012, Vol. 17, No. 8, pp.

478–486.

28. Beylich A., Oberholzer H.R., Schrader S., Höper H., Wilke B.M., Evaluation of soil compaction effects on soil biota and soil biological processes in soils, *Soil Till. Res.*, 2010, Vol. 109, No. 2, pp. 133–143, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2010.05.010>.

29. Breland T.A., Hansen S., Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction, *Soil Biol. Biochem.*, 1996, Vol. 28, No. 4–5, pp. 655–663, DOI: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(95\)00154-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(95)00154-9).

30. Büks F., The recovery rate of free particulate organic matter is strongly reduced by conventional density fractionation of soil samples, *Biogeosciences Discussions*, 2022, Vol. 2022, pp. 1–9, DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-20-1529-2023>.

31. Carter M.R., Angers D.A., Kunelius H.T., Soil structural form and stability, and organic matter under cool-season perennial grasses, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1994, Vol. 58, No. 4, pp. 1194–1199, DOI: <https://doi.org/10.2136/sssaj1994.03615995005800040027x>.

32. Castellano M.J., Mueller K.E., Olk D.C., Sawyer J.E., Six J., Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept, *Global Change Biol.*, 2015, Vol. 21, No. 9, pp. 3200–3209, DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12982>.

33. Cerli C., Celi L., Kalbitz K., Guggenberger G., Kaiser K., Separation of light and heavy organic matter fractions in soil – Testing for proper density cut-off and dispersion level, *Geoderma*, 2012, Vol. 170, pp. 403–416, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.10.009>.

34. Chabbi A., Kögel-Knabner I., Rumpel C., Stabilised carbon in subsoil horizons is located in spatially distinct parts of the soil profile, *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, Vol. 41, No. 2, pp. 256–261, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.10.033>.

35. Christensen B.T., Matching measurable soil organic matter fractions with conceptual pools in simulation models of carbon turnover: revision of model structure, In: *Evaluation of soil organic matter models: using existing long-term datasets*, Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 1996, pp. 143–159.

36. Christensen B.T., Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover, *Eur. J. Soil Sci.*, 2001, Vol. 52, No. 3, pp. 345–353, DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2001.00417.x>.

37. Cotrufo M.F., Ranalli M.G., Haddix M.L., Six J., Lugato E., Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter, *Nature Geosci.*, 2019, Vol. 12, No. 12, pp. 989–994, DOI: <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0484-6>.

38. Dascalu A.V., Owusu-Yeboah Z., Lungu I., Aniculaesi M., The influence

of dispersing agents on soil particle size analysis, *Buletinul Institutului Politehnic din Iasi. Sectia Constructii, Arhitectura*, 2022, Vol. 68, No. 1, pp. 125–140.

39. De Gryze S., Six J., Merckx R., Quantifying water- stable soil aggregate turnover and its implication for soil organic matter dynamics in a model study, *European Journal of Soil Science*, 2006, Vol. 57, No. 5, pp. 693–707, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2005.00760.x>.

40. De Neve S., Hofman G., Influence of soil compaction on carbon and nitrogen mineralization of soil organic matter and crop residues, *Biol. Fertil. Soils.*, 2000, Vol. 30, pp. 544–549, DOI: <https://doi.org/10.1007/s003740050034>.

41. Denef K., Zotarelli L., Boddey R. M., Six J., Microaggregate-associated carbon as a diagnostic fraction for management-induced changes in soil organic carbon in two Oxisols, *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, Vol. 39, No. 5, pp. 1165–1172, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.12.024>.

42. Dessaux Y., Grandclément C., Faure D., Engineering the Rhizosphere, *Trends Plant Sci.*, 2016, Vol. 21, No. 3, pp. 266–278, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.01.002>.

43. Deurer M., Müller K., Kim I., Huh K.Y., Young I., Jun G.I., Clothier B.E., Can minor compaction increase soil carbon sequestration? A case study in a soil under a wheel-track in an orchard, *Geoderma*, 2012, Vol. 183, pp. 74–79, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.02.013>.

44. Dexter A.R., Richard G., Arrouays D., Czyż E.A., Jolivet C., Duval O., Complexed organic matter controls soil physical properties, *Geoderma*, 2008, Vol. 144, No. 3–4, pp. 620–627, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.01.022>.

45. Dexter A.R., Mechanics of root growth, *Plant and Soil*, 1987, Vol. 98, pp. 303–312, DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02378351>.

46. Dorioz J.M., Robert M., Chenu C., The role of roots, fungi and bacteria on clay particle organization. An experimental approach, In: *Soil Structure/Soil Biota Interrelationships*, Elsevier, 1993, pp. 179–194.

47. Dorodnikov M., Blagodatskaya E., Blagodatsky S., Fangmeier A., Kuzyakov Y., Stimulation of r-vs. K-selected microorganisms by elevated atmospheric CO₂ depends on soil aggregate size, *FEMS Microbiology Ecology*, 2009, Vol. 69, No. 1, pp. 43–52, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00697.x>.

48. Duddigan S., Shaw L.J., Alexander P.D., Collins C.D., A comparison of physical soil organic matter fractionation methods for amended soils, *Appl. Environ. Soil Sci.*, 2019, Vol. 2019, No. 1, pp. 3831241, DOI: <https://doi.org/10.1155/2019/3831241>.

49. Emerson W.W., The structure of soil crumbs, *J. Soil Sci.*, 1959, Vol. 10,

No. 2, pp. 235–244, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1959.tb02346.x>

50. Gliński J., Horabik J., Lipiec J. (Eds.), *Encyclopedia of agrophysics*, Dordrecht: Springer, 2011, 1028 p.

51. Fatichi S., Or D., Walko R., Vereecken H., Young M. H., Ghezzehei T. A., Hengl T., Kollet S., Agam N., Avissar R., Soil structure is an important omission in Earth System Models, *Nature communications*, 2020, Vol. 11, No. 1, pp. 522, DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14411-z>.

52. Gattinger A., Ruser R., Schloter M., Munch J.C., Microbial community structure varies in different soil zones of a potato field, *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 2002, Vol. 165, No. 4, pp. 421–428, DOI: [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200208\)165:4<421::AID-JPLN421>3.0.CO;2-N](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200208)165:4<421::AID-JPLN421>3.0.CO;2-N).

53. Georgiou K., Angers D., Champiny R.E., Cotrufo M.F., Craig M.E., Doetterl S., Grandy A.S., Lavallee J.M., Lin Y., Lugato E., Poeplau C., Rocci K.S., Schweizer S.A., Six J., Wieder W.R., Soil carbon saturation: what do we really know? *Global Change Biol.*, 2025, Vol. 31, No. 5, pp. e70197, DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.70197>.

54. Gerke K.M., Korostilev E.V., Romanenko K.A., Karsanina M.V., Going submicron in the precise analysis of soil structure: A FIB-SEM imaging study at nanoscale, *Geoderma*, 2021, Vol. 383, pp. 114739, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114739>.

55. Gill R., Burke I.C., Milchunas D.G., Lauenroth W.K., Relationship between root biomass and soil organic matter pools in the shortgrass steppe of eastern Colorado, *Ecosyst.*, 1999, Vol. 2, No. 3, pp. 226–236, DOI: <https://doi.org/10.1007/s100219900070>.

56. Gregory A.S., Ritz K., McGrath S.P., Quinton J.N., Goulding K.W.T., Jones R.J.A., Harris J.A., Bol R., Wallace P., Pilgrim E.S., Whitmore A.P., A review of the impacts of degradation threats on soil properties in the UK, *Soil Use Manag.*, 2015, Vol. 31, pp. 1–15, DOI: <https://doi.org/10.1111/sum.12212>.

57. Hassink J., Whitmore A.P., A model of the physical protection of organic matter in soils, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, Vol. 61, No. 1, pp. 131–139, DOI: <https://doi.org/10.2136/sssaj1997.03615995006100010020x>.

58. Helliwell J.R., Sturrock C.J., Miller A.J., Whalley W.R., Mooney S.J., The role of plant species and soil condition in the structural development of the rhizosphere, *Plant Cell Environ.*, 2019, Vol. 42, No. 6, pp. 1974–1986, DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.13529>.

59. Holátko J., Brtnický M., Kučerík J., Kotianová M., Elbl J., Kintl A., Kynický J., Benada O., Datta R., Jansa J., Glomalin – Truths, myths, and the future of this elusive soil glycoprotein, *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, Vol. 153, pp. 108116, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.108116>.

60. Holthusen D., Batistão A.C., Reichert J.M., Amplitude sweep tests to comprehensively characterize soil micromechanics: brittle and elastic interparticle bonds and their interference with major soil aggregation factors organic matter and water content, *Rheol. Acta.*, 2020, Vol. 59, No. 8, pp. 545–563, DOI: <https://doi.org/10.1007/s00397-020-01219-3>.
61. Horn R., Holthusen D., Dörner J., Mordhorst A., Fleige H., Scale-dependent soil strengthening processes – What do we need to know and where to head for a sustainable environment? *Soil Tillage Res.*, 2019, Vol. 195, pp. 104388, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2019.104388>.
62. Horn R., Taubner H., Wuttke M., Baumgartl T., Soil physical properties related to soil structure, *Soil Tillage Res.*, 1994, Vol. 30, No. 2–4, pp. 187–216, DOI: [https://doi.org/10.1016/0167-1987\(94\)90005-1](https://doi.org/10.1016/0167-1987(94)90005-1).
63. Jagadamma S., Steinweg J.M., Mayes M.A., Wang G., Post W.M., Decomposition of added and native organic carbon from physically separated fractions of diverse soils, *Biol. Fertil. Soils.*, 2014, Vol. 50, pp. 613–621, DOI: <https://doi.org/10.1007/s00374-013-0879-2>.
64. Jarvis N., Coucheney E., Lewan E., Klöffel T., Meurer K. H. Keller T., Larsbo M., Interactions between soil structure dynamics, hydrological processes, and organic matter cycling: A new soil- crop model, *Eur. J. Soil Sci.*, 2024, Vol. 75, No. 2, e13455, DOI: <https://doi.org/10.1111/ejss.13455>.
65. Jastrow J.D., Amonette J.E., Bailey V.L., Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration, *Clim. Change*, 2007, Vol. 80, No. 1, pp. 5–23, DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9178-3>.
66. Jha A., Bonetti S., Smith A.P., Souza R., Calabrese S., Linking soil structure, hydraulic properties, and organic carbon dynamics: A holistic framework to study the impact of climate change and land management, *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, 2023, Vol. 128, No. 7, e2023JG007389, DOI: <https://doi.org/10.1029/2023JG007389>.
67. Jin K., Shen J., Ashton R.W., Dodd I.C., Parry M.A.J., Whalley W.R., How do roots elongate in a structured soil? *J. Exp. Bot.*, 2013, Vol. 64, No. 15, pp. 4761–4777, DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert286>.
68. Jin K., White P.J., Whalley W.R., Shen J., Shi L., Shaping an optimal soil by root – soil interaction, *Trends Plant Sci.*, 2017, Vol. 22, No 10, pp. 823–829.
69. Jones D.L., Nguyen C., Finlay R.D., Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil – root interface, *Plant and soil*, 2009, Vol. 321, No. 1–2, pp. 5–33, DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9925-0>.
70. Just C., Poeplau C., Don A., van Wesemael B., Kögel-Knabner I., Wiesmeier M., A simple approach to isolate slow and fast cycling organic carbon fractions in central European soils – Importance of dispersion method,

Front. Soil Sci., 2021, Vol. 1, 692583, DOI: <https://doi.org/10.3389/fsoil.2021.692583>.

71. Killham K., Amato M., Ladd J.N., Effect of substrate location in soil and soil pore-water regime on carbon turnover, *Soil Biol. Biochem.*, 1993, Vol. 25, No. 1, pp. 57–62, DOI: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90241-34](https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90241-34).

72. Kim H.M., Anderson S.H., Motavalli P.P., Gantzer C.J., Compaction effects on soil macropore geometry and related parameters for an arable field, *Geoderma*, 2010, Vol. 160, No. 2, pp. 244–251, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.09.030>.

73. Koebernick N., Daly K.R., Keyes S.D., Bengough A.G., Brown L.K., Cooper L.J., George T.S., Hallett P.D., Naveed M., Raffan A., Roose T., Imaging microstructure of the barley rhizosphere: particle packing and root hair influences, *New Phytol.*, 2019, Vol. 221, No. 4, pp. 1878–1889, DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15516>.

74. Kramer C., Gleixner G., Variable use of plant-and soil-derived carbon by microorganisms in agricultural soils, *Soil Biol. Biochem.*, 2006, Vol. 38, No. 11, pp. 3267–3278, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.04.006>.

75. Kravchenko A., Otten W., Garnier P., Pot V., Baveye P.C., Soil aggregates as biogeochemical reactors: Not a way forward in the research on soil–atmosphere exchange of greenhouse gases, *Glob. Change Biol.*, 2019, Vol. 25, No. 7, pp. 2205–2208, DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14640>.

76. Kravchenko A.N., Guber A.K., Soil pores and their contributions to soil carbon processes, *Geoderma*, 2017, Vol. 287, pp. 31–39, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.06.027>.

77. Kravchenko A.N., Negassa W.C., Guber A.K., Rivers M.L., Protection of soil carbon within macro-aggregates depends on intra-aggregate pore characteristics, *Sci. Rep.*, 2015, Vol. 5, No. 1, pp. 16261, DOI: <https://doi.org/10.1038/srep16261>.

78. Kravchenko A.N., Guber A.K., Razavi B.S., Koestel J., Quigley M.Y., Robertson G.P., Kuzyakov Y., Microbial spatial footprint as a driver of soil carbon stabilization, *Nat. Commun.*, 2019, Vol. 10, No. 1, pp. 3121, DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11057-4>.

79. Kravchenko A., Guber A., Gunina A., Dippold M., Kuzyakov, Y., Pore-scale view of microbial turnover: Combining ¹⁴C imaging, μ CT and zymography after adding soluble carbon to soil pores of specific sizes, *Eur. J. Soil Sci.*, 2021, Vol. 72, No. 2, pp. 593–607, DOI: <https://doi.org/10.1111/ejss.13001>.

80. Krull E.S., Baldock J.A., Skjemstad J.O., Importance of mechanisms and processes of the stabilization of soil organic matter for modelling carbon turnover, *Funct. Plant Biol.*, 2003, Vol. 30, No. 2, pp. 207–222, DOI: <https://doi.org/10.1071/FP02085>.

81. Kuzyakov Y., Mason-Jones K., Viruses in soil: Nano-scale undead drivers of microbial life, biogeochemical turnover and ecosystem functions, *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, Vol. 127, pp. 305–317, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.09.032>.
82. Le Bissonnais Y., Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility: I. Theory and methodology, *Eur. J. Soil Sci.*, 1996, Vol. 47, No. 4, pp. 425–437, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1996.tb01843.x>.
83. Lehmann J., Kleber M., The contentious nature of soil organic matter, *Nature*, 2015, Vol. 528, No. 7580, pp. 60–68, DOI: <https://doi.org/10.1038/nature16069>.
84. Lehmann A., Zheng W., Rillig M.C., Soil biota contributions to soil aggregation, *Nat. Ecol. Evol.*, 2017, Vol. 1, No. 12, pp. 1828–1835, DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0344-y>.
85. Leue M., Gerke H.H., Godow S.C., Droplet infiltration and organic matter composition of intact crack and biopore surfaces from clay- illuvial horizons, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2015, Vol. 178, No. 2, pp. 250–260, DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.201400209>.
86. Lilley J.M., Kirkegaard J.A., Benefits of increased soil exploration by wheat roots, *Field Crops Res.*, 2011, Vol. 122, No. 2, pp. 118–130, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.03.010>.
87. Lin H., Three principles of soil change and pedogenesis in time and space, *Soil Science Society of America Journal*, 2011, Vol. 75, No. 6, pp. 2049–2070, DOI: <https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0130>.
88. Lombard N., Prestat E., van Elsas J.D., Simonet P., Soil-specific limitations for access and analysis of soil microbial communities by metagenomics, *FEMS microbiology ecology*, 2011, Vol. 78, No. 1, pp. 31–49, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01140.x>.
89. Lucas M., Schlüter S., Vogel H.J., Vetterlein D., Roots compact the surrounding soil depending on the structures they encounter, *Sci. Rep.*, 2019, Vol. 9, No. 1, pp. 16236, DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52665-w>.
90. Lützow M., Kögel- Knabner I., Ekschmitt K., Matzner E., Guggenberger G., Marschner B., Flessa H., Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions – a review, *Eur. J. Soil Sci.*, 2006, Vol. 57, No. 4, pp. 426–445, DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00809.x>.
91. Malamoud K., McBratney A.B., Minasny B., Field D.J., Modelling how carbon affects soil structure, *Geoderma*, 2009, Vol. 149, No. 1–2, pp. 19–26, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.10.018>.
92. Manzoni S., Cotrufo F., Mechanisms of soil organic carbon and nitrogen stabilization in mineral associated organic matter – Insights from modelling in

- phase space, *EGUsphere*, 2024, pp. 1–35, DOI: <https://doi.org/10.5194/egusphere-2024-1092>.
93. Materechera S.A., Dexter A.R., Alston A.M., Formation of aggregates by plant roots in homogenized soils, *Plant Soil*, 1992, Vol. 142, pp. 69–79, DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00010176>.
94. Meurer K.H.E., Chenu C., Coucheney E., Herrmann A.M., Keller T., Kätterer T., Svernnson D.N., Jarvis N., Modelling dynamic interactions between soil structure and the storage and turnover of soil organic matter, *Biogeosciences Discussions*, 2020, pp. 1–34, DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-17-5025-2020>
95. Mueller C.W., Kölbl A., Hoeschen C., Hillion F., Heister K., Herrmann A.M., Kögel-Knabner I., Submicron scale imaging of soil organic matter dynamics using NanoSIMS—from single particles to intact aggregates, *Org. Geochem.*, 2012, Vol. 42, No. 12, pp. 1476–1488, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2011.06.003>.
96. Mueller C.W., Baumert V., Carminati A., Germon A., Holz M., Kögel-Knabner I., Peth S., Schlüter S., Uteau D., Vetterlein D., Teixeira P., Vidal A., From rhizosphere to detritosphere – Soil structure formation driven by plant roots and the interactions with soil biota, *Soil Biol. Biochem.*, 2024, Vol. 193, pp. 109396, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2024.109396>.
97. Nawaz M.F., Bourrie G., Trolard F., Soil compaction impact and modelling. A review, *Agron. Sustain. Dev.*, 2013, Vol. 33, pp. 291–309, DOI: <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0071-8>.
98. Negassa W.C., Guber A., Kravchenko A., Marsh T., Hildebrandt B., Rivers M., Properties of soil pore space regulate pathways of plant residue decomposition and community structure of associated bacteria, *PLoS one*, 2015, Vol. 10, No. 4, e0123999, DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123999>.
99. Novara A., Armstrong A., Gristina L., Semple K.T., Quinton J., Effects of soil compaction, rain exposure and their interaction on soil carbon dioxide emission, *Earth Surf. Process. Landf.*, 2012, Vol. 37, No. 9, pp. 994–999, DOI: <https://doi.org/10.1002/esp.3224>.
100. Pankhurst C.E., Pierret A., Hawke B.G., Kirby J.M., Microbiological and chemical properties of soil associated with macropores at different depths in a red-duplex soil in NSW Australia, *Plant and Soil*, 2002, Vol. 238, pp. 11–20, DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1014289632453>.
101. Philippot L., Raaijmakers J.M., Lemanceau P., Van Der Putten W.H., Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere, *Nat. Rev. Microbiol.*, 2013, Vol. 11, No. 11, pp. 789–799, DOI: <https://doi.org/10.1038/nrmicro3109>.
102. Prieto I., Roumet C., Cardinael R., Dupraz C., Jourdan C., Kim J.H.,

- Maeght J.L., Mao Z., Pierret A., Portillo N., Roupsard O., Thammahacksa C., Stokes A., Root functional parameters along a land- use gradient: evidence of a community- level economics spectrum, *J. Ecol.*, 2015, Vol. 103, No. 2, pp. 361–373, DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12351>.
103. Puget P., Chenu C., Balesdent J., Total and young organic matter distributions in aggregates of silty cultivated soils, *Eur. J. Soil Sci.*, 1995, Vol. 46, No. 3, pp. 449–459, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1995.tb01341.x>.
104. Quigley M.Y., Kravchenko A.N., Inputs of root-derived carbon into soil and its losses are associated with pore-size distributions, *Geoderma*, 2022, Vol. 410, pp. 115667, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115667>.
105. Rab M.A., Haling R.E., Aarons S.R., Hannah M., Young I.M., Gibson D., Evaluation of X-ray computed tomography for quantifying macroporosity of loamy pasture soils, *Geoderma*, 2014, Vol. 213, pp. 460–470, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.08.037>.
106. Ranjard L., Richaume A., Quantitative and qualitative microscale distribution of bacteria in soil, *Research in microbiology*, 2001, Vol. 152, No. 8, pp. 707–716, DOI: [https://doi.org/10.1016/S0923-2508\(01\)01251-7](https://doi.org/10.1016/S0923-2508(01)01251-7).
107. Rabot E., Wiesmeier M., Schlüter S., Vogel H.J., Soil structure as an indicator of soil functions: A review, *Geoderma*, 2018, Vol. 314, pp. 122–137, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.11.009>.
108. Regelink I.C., Stoof C.R., Rousseva S., Weng L., Lair G.J., Kram P., Nikolaidis N.P., Kercheva M., Banwart S., Comans R.N., Linkages between aggregate formation, porosity and soil chemical properties, *Geoderma*, 2015, Vol. 247, pp. 24–37, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.01.022>.
109. Reid J.B., Goss M.J., Interactions between soil drying due to plant water use and decrease in aggregate stability caused by maize roots, *J. Soil Sci.*, 1982, Vol. 33, No. 1, pp. 47–53, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1982.tb01746.x>.
110. Richard G., Cousin I., Sillon J.F., Bruand A., Guérif J., Effect of compaction on the porosity of a silty soil: influence on unsaturated hydraulic properties, *Eur. J. Soil Sci.*, 2001, Vol. 52, No. 1, pp. 49–58, DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2001.00357.x>.
111. Rillig M.C., Mummey D.L., Mycorrhizas and soil structure, *New Phytol.*, 2006, Vol. 171, No. 1, pp. 41–53, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x>.
112. Rousk J., Bååth E., Fungal biomass production and turnover in soil estimated using the acetate-in-ergosterol technique, *Soil Biol. Biochem.*, 2007, Vol. 39, No. 8, pp. 2173–2177, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.03.023>.
113. Ruamps L.S., Nunan N., Pouteau V., Leloup J., Raynaud X., Roy V.,

- Chenu C., Regulation of soil organic C mineralisation at the pore scale, *FEMS Microbiol. Ecol.*, 2013, Vol. 86, No. 1, pp. 26–35, DOI: <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12078>.
114. Sasse J., Martinoia E., Northen T., Feed your friends: do plant exudates shape the root microbiome? *Trends in Plant Science*, 2018, Vol. 23, No. 1, pp. 25–41, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.003>.
115. Schutter M., Dick R., Shifts in substrate utilization potential and structure of soil microbial communities in response to carbon substrates, *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, Vol. 33, No. 11, pp. 1481–1491, DOI: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00057-8](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00057-8).
116. Schweizer S.A., Perspectives from the Fritz- Scheffer Awardee 2021: Soil organic matter storage and functions determined by patchy and piled- up arrangements at the microscale, *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 2022, Vol. 185, No. 6, pp. 694–706, DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.202200217>.
117. Segoli M., De Gryze S., Dou F., Lee J., Post W.M., Denef K., Six J., AggModel: A soil organic matter model with measurable pools for use in incubation studies, *Ecol. Modell.*, 2013, Vol. 263, pp. 1–9, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.010>.
118. Sher Y., Baker N.R., Herman D., Fossum C., Hale L., Zhang X., Nuccio E., Saha M., Zhou J., Pett-Ridge J., Firestone M., Microbial extracellular polysaccharide production and aggregate stability controlled by switchgrass (*Panicum virgatum*) root biomass and soil water potential, *Soil Biol. Biochem.*, 2020, Vol. 43, pp. 107742, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107742>.
119. Smith A.P., Marin-Spiotta E., De Graaff M.A., Balser T.C., Microbial community structure varies across soil organic matter aggregate pools during tropical land cover change, *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, Vol. 77, pp. 292–303, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.05.030>.
120. Six J., Guggenberger G., Paustian K., Haumaier L., Elliott E.T., Zech W., Sources and composition of soil organic matter fractions between and within soil aggregates, *Eur. J. Soil Sci.*, 2001, Vol. 52, No. 4, pp. 607–618, DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2001.00406.x>.
121. Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K., A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics, *Soil Tillage Res.*, 2004, Vol. 79, No. 1, pp. 7–31, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.03.008>.
122. Six J., Elliott E.T., Paustian K., Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture, *Soil Biol. Biochem.*, 2000, Vol. 32, No. 14, pp. 2099–2103, DOI: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00179-6](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00179-6).
123. Spohn M., Carminati A., Kuzyakov Y., Soil zymography – a novel in

situ method for mapping distribution of enzyme activity in soil, *Soil Biol. Biochem.*, 2013, Vol. 58, pp. 275–280, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.12.004>.

124. Spohn M., Kuzyakov Y., Distribution of microbial- and root-derived phosphatase activities in the rhizosphere depending on P availability and C allocation – coupling soil zymography with ¹⁴C imaging, *Soil Biol. Biochem.*, 2013, Vol. 67, pp. 106–113, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.08.015>.

125. Stamati F.E., Nikolaidis N.P., Banwart S., Blum W.E., A coupled carbon, aggregation, and structure turnover (CAST) model for topsoils, *Geoderma*, 2013, Vol. 211, pp. 51–64, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.06.014>.

126. Stewart J.B., Moran C.J., Wood J.T., Macropore sheath: quantification of plant root and soil macropore association, *Plant and Soil*, 1999, Vol. 211, No. 1, pp. 59–67, DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1004405422847>.

127. Strickland M.S., Rousk J., Considering fungal: bacterial dominance in soils—methods, controls, and ecosystem implications, *Soil Biol. Biochem.*, 2010, Vol. 42, No. 9, pp. 1385–1395, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.05.007>.

128. Strong D.T., Sale P.W.G., Helyar K.R., The influence of the soil matrix on nitrogen mineralisation and nitrification. II. The pore system as a framework for mapping the organisation of the soil matrix, *Soil Research.*, 1998, Vol. 36, No. 5, pp. 855–872, DOI: <https://doi.org/10.1071/S97103>.

129. Strong D.T., Wever H.D., Merckx R., Recous S., Spatial location of carbon decomposition in the soil pore system, *Eur. J. Soil Sci.*, 2004, Vol. 55, No. 4, pp. 739–750, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2004.00639.x>.

130. Tan X., Chang S.X., Soil compaction and forest litter amendment affect carbon and net nitrogen mineralization in a boreal forest soil, *Soil Till. Res.*, 2007, Vol. 93, No. 1, pp. 77–86, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.still.2006.03.017>.

131. Tan X., Chang S.X., Kabzems R., Effects of soil compaction and forest floor removal on soil microbial properties and N transformations in a boreal forest long-term soil productivity study, *For. Ecol. Manag.*, 2005, Vol. 217, No. 2–3, pp. 158–170, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.061>.

132. Tisdall J.M., Oades J.M., Organic matter and water- stable aggregates in soils, *J. Soil Sci.*, 1982, Vol. 33, No. 2, pp. 141–163, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1982.tb01755.x>.

133. Tomescu A.M.F., Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development, *Trends Plant Sci.*, 2009, Vol. 14, No. 1, pp. 5–12, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008>.

134. Totsche K.U., Amelung W., Gerzabek M.H., Guggenberger G.,

- Klump E., Knief C., Lehdorff E., Mikutta R., Peth S., Prechtel A., Ray N., Kogel-Knabner I., Microaggregates in soils, *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 2018, Vol. 181, No. 1, pp. 104–136, DOI: <https://doi.org/10.1002/jpln.201600451>.
135. Treves D.S., Xia B., Zhou J., Tiedje J.M., A two-species test of the hypothesis that spatial isolation influences microbial diversity in soil, *Microbial Ecology*, 2003, Vol. 45, pp. 20–28, DOI: <https://doi.org/10.1007/s00248-002-1044-x>.
136. Ugawa S., Inagaki Y., Karibu F., Tateno R., Effects of soil compaction by a forestry machine and slash dispersal on soil N mineralization in *Cryptomeria japonica* plantations under high precipitation, *New For.*, 2020, Vol. 51, pp. 887–907, DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-019-09768-z>.
137. Valentine T.A., Hallett P.D., Binnie K., Young M.W., Squire G.R., Hawes C., Bengough A.G., Soil strength and macropore volume limit root elongation rates in many UK agricultural soils, *Ann. Bot.*, 2012, Vol. 110, No. 2, pp. 259–270, DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcs118>.
138. Verchot L.V., Dutaur L., Shepherd K.D., Albrecht A., Organic matter stabilization in soil aggregates: Understanding the biogeochemical mechanisms that determine the fate of carbon inputs in soils, *Geoderma*, 2011, Vol. 161, No. 3–4, pp. 182–193, DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.12.017>.
139. Visser S., *Role of the soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities*, 1985.
140. Vogel H.J., Balseiro- Romero M., Kravchenko A., Otten W., Pot V., Schlüter S., Weller U., Baveye P.C., A holistic perspective on soil architecture is needed as a key to soil functions, *Eur. J. Soil Sci.*, 2022, Vol. 73, No. 1, pp. e13152, DOI: <https://doi.org/10.1111/ejss.13152>.
141. Wang B., Brewer P.E., Shugart H.H., Lerdau M.T., Allison S.D., Soil aggregates as biogeochemical reactors and implications for soil–atmosphere exchange of greenhouse gases – A concept, *Global Change Biol.*, 2019, Vol. 25, No. 2, pp. 373–385, DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14515>.
142. Waring B.G., Averill C., Hawkes C.V., Differences in fungal and bacterial physiology alter soil carbon and nitrogen cycling: insights from meta- analysis and theoretical models, *Ecol. Let.*, 2013, Vol. 16, No. 7, pp. 887–894, DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12125>.
143. White R.G., Kirkegaard J.A., The distribution and abundance of wheat roots in a dense, structured subsoil – implications for water uptake, *Plant Cell Environ.*, 2010, Vol. 33, No. 2, pp. 133–148, DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02059.x>.
144. Yudina A., Kuzyakov Y., Dual nature of soil structure: The unity of aggregates and pores, *Geoderma*, 2023, Vol. 434, pp. 116478, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2023.116478>.

145. Yudina A., Kuzyakov Y., Saving the face of soil aggregates, *Global Change Biol.*, 2019, Vol. 25, No. 11, DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14779>.
146. Yudina A., Ovchinnikova O., Cheptsov V., Fomin D., Localization of C cycle enzymes in arable and forest phaeozems within levels of soil microstructure, *Microorganisms*, 2023, Vol. 11, No. 5, pp. 1343, DOI: <https://doi.org/10.3390/microorganisms11051343>.
147. Young I.M., Crawford J.W., Rappoldt C., New methods and models for characterising structural heterogeneity of soil, *Soil and Tillage Research*, 2001, Vol. 61, No. 1–2, pp. 33–45, DOI: [https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(01\)00188-X](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(01)00188-X).
148. Young I.M., Ritz K., Can there be a contemporary ecological dimension to soil biology without a habitat? *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, Vol. 30, No. 10–11, pp. 1229–1232, DOI: [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00263-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00263-0).
149. Zech S., Schweizer S.A., Bucka F.B., Ray N., Kögel- Knabner I., Prechtel A., Explicit spatial modeling at the pore scale unravels the interplay of soil organic carbon storage and structure dynamics, *Global Change Biol.*, 2022, Vol. 28, No. 15, pp. 4589–4604, DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.16230>.
150. Zhang Y., King A.E., Hamilton E., Cotrufo M.F., Representing cropping systems with the MEMS 2 ecosystem model, *Agron. J.*, 2024, Vol. 116, No. 5, pp. 2328–2345, DOI: <https://doi.org/10.1002/agj2.21611>.
151. Zhang Y., King A.E., Hamilton E., Cotrufo M.F., Simulating measurable ecosystem carbon and nitrogen dynamics with the mechanistically defined MEMS 2.0 model, *Biogeosciences*, 2021, Vol. 18, No. 10, pp. 3147–3171, DOI: <https://doi.org/10.5194/bg-18-3147-2021>.
152. Zhou J., Xia B.C., Treves D.S., Wu L.Y., Marsh T.L., O'Neill R.V., Palumbo A.V., Tiedje J.M., Spatial and resource factors influencing high microbial diversity in soil, *Applied and environmental microbiology*, 2002, Vol. 68, No. 1, pp. 326–334, DOI: <https://doi.org/10.1128/AEM.68.1.326-334.2002>.