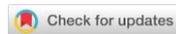


УДК 579.26:631.46; 631.445.21:631.46(470.22)

DOI: 10.19047/0136-1694-2024-121-111-151



Ссылки для цитирования:

Медведева М.В., Никитин Д.А., Семенов М.В., Ахметова Г.В. Углерод микробной биомассы альфегумусовых почв северо-запада России // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2024. Вып. 121. С. 111-151. DOI: 10.19047/0136-1694-2024-121-111-151

Cite this article as:

Medvedeva M.V., Nikitin D.A., Semenov M.V., Akhmetova G.V., Carbon of microbial biomass in Al-Fe-humus soils of the northwestern Russia, Dokuchaev Soil Bulletin, 2024, V. 121, pp. 111-151, DOI: 10.19047/0136-1694-2024-121-111-151

Благодарность:

Лабораторные работы по изучению структуры микробной биомассы методом люминесцентной микроскопии проведен в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения “Единая национальная система мониторинга климатически активных веществ” (Консорциум № 4 “Углерод в экосистемах: мониторинг”, Соглашение № ВИП ГЗ/24-4 от 11 марта 2024 г.). Лабораторные работы по оценке базального и субстрат-индуцированного дыхания почвы выполнены молодежной лабораторией Почвенного углерода и микробной экологии в рамках госзадания “Исследование микробных драйверов секвестрации и депонирования органического углерода в почвах агроэкосистем” (№ FGUR-2022-0018).

Acknowledgments:

Laboratory work on the study of the structure of microbial biomass by luminescent microscopy was carried out as part of the implementation of the most important innovative project of national importance “Unified National Monitoring System for climatically active Substances” (Consortium No. 4 “Carbon in Ecosystems: Monitoring”, Agreement No. VIP GZ/24-4 March 11, 2024). Laboratory work on the assessment of basal and substrate-induced soil respiration was performed by the Youth Laboratory of Soil Carbon and Microbial Ecology within the framework of the state task “Study of microbial drivers of sequestration and deposition of organic carbon in soils of agroecosystems” (No. FGUR-2022-0018).

Углерод микробной биомассы альфегумусовых почв северо-запада России

© 2024 г. М. В. Медведева^{1*}, Д. А. Никитин^{2**},
М. В. Семенов^{2***}, Г. В. Ахметова^{1****}

¹Институт леса КарНЦ РАН,
ФИЦ “Карельский научный центр РАН”, Россия,
Республика Карелия, 185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11,
^{*}<https://orcid.org/0000-0002-2543-3123>, e-mail: mariamed@mail.ru,
^{****}<https://orcid.org/0000-0003-0708-369X>.

²ФИЦ “Почвенный институт им. В.В. Докучаева”, Россия,
119017, Москва, Пыжевский пер, 7, стр. 2,
^{**}<https://orcid.org/0000-0003-1842-1754>,
^{***}<https://orcid.org/0000-0001-6811-5793>.

Поступила в редакцию 23.04.2024, после доработки 06.06.2024,
принята к публикации 14.11.2024

Резюме: Исследование проведено в сосняках черничных среднетаежной подзоны Карелии. Представлены результаты комплексных исследований микробценоза подзолов иллювиально-железистых (Albic Podzols), сформировавшихся на флювиогляциальных отложениях. Для оценки углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) использовали методы люминесцентной микроскопии и субстрат-индуцированного дыхания. Для оценки микробиологической активности почв в отношении минерализации почвенного органического вещества определяли скорость базального дыхания, рассчитывали метаболический коэффициент. Показано, что изменение изучаемых показателей отражает природно-климатические условия и специфику почв альфегумусового генезиса. Наибольшие значения $C_{\text{мик}}$ и базального дыхания были отмечены в подгоризонтах лесной подстилки, а наименьшие – в элювиальном и иллювиальном горизонтах. Полученные результаты могут быть использованы в качестве микробиологических показателей при моделировании процессов круговорота углерода в альфегумусовых почвах лесных экосистем.

Ключевые слова: биомасса микроорганизмов; субстрат-индуцированное дыхание; люминесцентная микроскопия; биологическая активность почв; базальное дыхание.

Carbon of microbial biomass in Al-Fe-humus soils of the northwestern Russia

© 2024 M. V. Medvedeva^{1*}, D. A. Nikitin^{2**}, M. V. Semenov^{2***},
G. V. Akhmetova^{1****}

¹*Forest Research Institute
of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences,
11 Pushkinskaya Str., 185910 Petrozavodsk, Karelia., Russian Federation,
*<https://orcid.org/0000-0002-2543-3123>, e-mail: mariamed@mail.ru,
***<https://orcid.org/0000-0003-0708-369X>.*

²*Federal Research Centre “V.V. Dokuchaev Soil Science Institute”,
7 Bld. 2 Pyzhevskiy per., Moscow 119017, Russian Federation,
**<https://orcid.org/0000-0003-1842-1754>,
***<https://orcid.org/0000-0001-6811-5793>.*

Received 23.04.2024, Revised 06.06.2024, Accepted 14.11.2024

Abstract: The study was carried out in blueberry pine forests of the middle taiga subzone of Karelia. The results of complex studies of the microbiocenosis of Al-Fe-humus soils (Albic Podzols) formed on fluvio-glacial deposits are presented. The methods of luminescent microscopy and substrate-induced respiration were used to assess the carbon of microbial biomass (C_{mic}). To study the microbiological activity of soils in relation to the mineralization of soil organic matter, the basal respiration method was used, and the metabolic coefficient was calculated. It is shown that the changes in the studied indicators reflect the natural and climatic conditions and the specifics of the soil of Al-Fe-humus genesis. The highest values of C_{mic} and basal respiration were observed in the subhorizons of the forest floor, and the lowest in the eluvial and illuvial horizons. The results obtained can be used as microbiological indicators in modeling carbon cycling processes in Al-Fe-humus soils of forest ecosystems.

Keywords: microbial biomass; substrate-induced respiration; luminescent microscopy; biological activity of soils; basal respiration.

ВВЕДЕНИЕ

Леса покрывают около трети всей суши и являются наиболее распространенными наземными экосистемами на Земле (Perry et al., 2008). Более половины площади Северного полушария занято лесами, что делает их одним из ключевых компонентов биосферы (Goodale et al., 2002). В связи с исследованием биосферной роли лесов, их продуктивности и устойчивости в условиях глобального изменения климата возрос интерес к изучению процессов образования и поглощения парниковых газов почвой (Иванов и др., 2021; Gupta, 2022; Baldrian et al., 2023). Леса способны накапливать значительные объемы углерода в древесине и секве-

стрировать его в стабильном почвенном органическом веществе (ПОВ), что становится особенно важным в эпоху усиления парникового эффекта (Perry et al., 2008; Иванов, Столбовой, 2019; Gupta, 2022). Запасы углерода во всех лесах планеты составляют около 861 Пг, из которых 44% находятся в почве, 42% – в над- и подземной биомассе, 8% – в валежной древесине и 5% – в подстилке (Lladó et al., 2017). Несмотря на то, что растения вносят основной вклад в поглощение углерода из атмосферы, микроорганизмы также влияют на углеродный баланс лесных экосистем (Lladó et al., 2017; Чернов и др., 2017; Иванов и др., 2021; Baldrian et al., 2023). Прокариоты и грибы играют важную роль в трансформации органического вещества (Кутовая и др., 2018), оказывая тем самым влияние на процессы секвестрации углерода наземными экосистемами (Baldrian et al., 2023). Кроме того, микробные сообщества почвы являются драйверами биогеохимических циклов (Чернов и др., 2017), поэтому понимание их роли в формировании углеродного баланса имеет важное значение для прогнозирования реакции лесов на изменения условий окружающей среды (Lladó et al., 2017).

Почвенное органическое вещество (ПОВ) является крупнейшим резервуаром органического углерода ($C_{\text{орг}}$), основой стабильности климата и экосистем (Семенов, Когут, 2015; Joergensen, Wichern, 2018; Jansson, Hofmockel, 2020; Иванов и др., 2021). Почва содержит в 2 раза больше углерода, чем атмосфера (Liang et al., 2020; Wang et al., 2021), и в 4–5 раз больше, чем растительность (Anthony et al., 2020). В этой связи незначительные изменения в запасах ПОВ могут оказать существенное влияние на концентрацию CO_2 в атмосфере и, соответственно, на парниковый эффект (Liang et al., 2017; Иванов и др., 2021). Однако до сих пор имеется недостаточно информации для прогнозирования, контроля и управления запасами ПОВ ввиду ограниченного понимания механизмов генезиса, трансформации и секвестрации $C_{\text{орг}}$ (Семенов, Когут, 2015; Liang et al., 2017).

Самой динамичной функциональной составляющей ПОВ является углерод микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$), который способен быстро реагировать на внешние воздействия (Семенов, Когут, 2015; Jansson, Hofmockel, 2020). Доля $C_{\text{мик}}$ в составе $C_{\text{орг}}$ обычно

составляет 1–5% (Семенов, Когут, 2015; Liang et al., 2019; Angst et al., 2021), однако именно активность микроорганизмов в почве является одним из важнейших факторов, определяющих темп и направленность трансформации ПОВ (Paul, 2016; Joergensen, Wichern, 2018; Никитин и др., 2022) и регулирующих потоки питательных веществ для роста и развития растений (Хитров и др., 2023; Никитин и др., 2023).

Одним из методов определения содержания $S_{\text{мик}}$ является люминесцентная микроскопия, основным достоинством которой является возможность прямого учета клеток прокариот и грибов в почве *in situ* (Звягинцев, 1991; Благодатская и др., 2016; Полянская и др., 2017, 2020). Этот метод позволяет определить не только значения $S_{\text{мик}}$, но и структуру микробной биомассы (численность, размер и форму клеток, длину мицелия, соотношение мицелий : споры и грибы : бактерии), которые влияют на интенсивность минерализации ПОВ (Звягинцев, 1991; Добровольская и др., 2015; Семенов и др., 2023). Другим распространенным подходом определения $S_{\text{мик}}$ является метод субстрат-индуцированного дыхания (СИД). Он менее трудоемок, отличается высокой производительностью, а также менее субъективен по сравнению с люминесцентной микроскопией (Звягинцев, 1991; Гавриленко и др., 2011). Преимуществом метода СИД является также его широкое использование международным сообществом, что позволяет верифицировать данные, делает его удобным инструментом в экологических исследованиях (Курганова и др., 2021). Скорость базального дыхания (БД) отражает биологическую активность почвы и скорость минерализации ПОВ (Гавриленко и др., 2011; Курганова и др., 2021).

В условиях глобального изменения климата происходит изменение структурно-функциональной организации микробного сообщества, а также нарушение природных ритмов синтеза-распада ПОВ (Jansson, Hofmockel, 2020). Это становится триггером перераспределения углерода по трофическим цепям с уменьшением его иммобилизации в микробной биомассе (Medhi et al., 2021). Несмотря на то, что в литературе много данных о структуре микробной биомассы в почвах в различных экосистемах (Никитин и др., 2022; Zhelezova et al., 2024), лесным ценозам уделяется не так

много внимания (Tajik et al., 2020; Евдокимов и др., 2023; Mundra et al., 2021). В частности, несмотря на имеющиеся данные (Загуральская, 1993; Федорец, 1993; Федорец, 1993, 1997; Федорец, Бахмет, 2003; Медведева, Мошкина, 2004; Дубровина и др., 2021), масштабы и интенсивность процессов микробной трансформации углерода в таежных почвах Карелии до настоящего времени изучены не в полной мере. Вместе с тем использование различных методов и приемов позволяет независимо подтвердить получаемые результаты и выводы (Joergensen, Emmerling, 2006; Благодатская и др., 2016; Полянская и др., 2016; Семегов и др., 2019; Polyanskaya et al., 2020), более детально изучить особенности микробиоты почв. Почвы ненарушенных лесных экосистем могут быть эталоном качества природной среды, проведение исследований на которых наиболее ценно с точки зрения установления их нарушений в условиях глобального изменения климата.

Основная цель работы – провести оценку экологического состояния микробиоты почв ненарушенных сосняков черничных заповедника “Кивач” республики Карелия. Данная цель предусматривала решение следующих задач: установить биометрическую структуру прокариот и микроскопических грибов в исследуемых почвах; определить физиологические показатели микробиоты; провести сравнительный анализ микробиологических показателей в вертикально-ярусном распределении в почве и у разного возраста древостоев. Полученные данные могут быть использованы при мониторинговых исследованиях, являются основой при моделировании процессов круговорота углерода в альфегумусовых почвах лесных экосистем Восточной Фенноскандии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Общая характеристика рельефа, климата, почв и растительности. Исследование проводили на территории заповедника “Кивач”, расположенного в среднетаежной подзоне, в 45 км к северо-западу от Онежского озера на юге Карелии. Заповедник находится на высоте около 50–150 м над уровнем моря (Атлас, 2023). Исследуемый район входит в южный, наиболее теплый район Карелии. Температура самого холодного месяца составляет $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, самого теплого – $+16\text{ }^{\circ}\text{C}$. Продолжительность периодов со

среднесуточной температурой воздуха выше $+15^{\circ}\text{C}$ составляет до 40 дней. Количество осадков выпадает до 700 мм в год. Средние температуры почв в июле достигают $+17.0^{\circ}\text{C}$. Количество дней с температурой выше $+10^{\circ}\text{C}$ доходит до 120. На климат большое смягчающее влияние оказывает Онежское озеро и река Суна.

В геологическом плане территория представлена нерасчлененными гранитоидными породами и магматитами, а также песчано-галечными флювиогляциальными отложениями, которые могут залежать на каменистых моренных суглинках. В отдельных локусах представлены ленточные глины, создающие контрастность эдафических условий, в которых формируются лесные биогеоценозы (Демидов и др., 2006). Рельеф заповедника неоднородный, отмечается сочетание водно-ледникового и денудационно-тектонического; последний представлен грядово-холмистыми и грядовыми формами. Территория образована озерно-ледниковыми и озерными равнинами, нормально и кратковременно избыточно увлажненными, холмистыми, грядово-холмистыми.

Растительность заповедника представлена сосняками и ельниками, а на вырубках и залежах формируются березняки, осинники и ольшаники. В связи с неоднородностью рельефа почвенный покров также неоднороден. В автоморфных условиях распространены подзолы иллювиально-железистые, при увеличении гидроморфизма встречаются подзолы иллювиально-гумусовые, в условиях повышенного увлажнения – почвы гидроморфного ряда. Текстурно-дифференцированные почвы формируются на глинах, также встречаются пелоземы. Последние имеют слабодифференцированный профиль, который состоит из подстильно-торфяного горизонта, залегающего непосредственно на рыхлых отложениях тяжелого гранулометрического состава.

В рамках работы научного консорциума “РИТМ углерода” для создания Российской системы климатического мониторинга на территории заповедника “Кивач” был организован тестовый полигон и заложено 30 постоянных пробных площадей в различных условиях фитоценотической среды. Была проведена детальная инвентаризация древостоев и почв: выделены наиболее представленные типы биогеоценозов (БГЦ), определены основные химические свойства почв. Результаты показали, что доминирую-

щими БГЦ на исследуемой территории являются сосняки черничные, сформировавшиеся на подзолах иллювиально-железистых. Высокая представленность сосняков черничных в общем лесном фонде заповедника определила выбор участков для исследования. Таксационная характеристика древостоя приводится в таблице 1.

На исследуемых участках под черничным древостоем сформировались подзолы иллювиально-железистые песчаные (Albic Podzols), которые также широко распространены на заповедной территории. На каждой пробной площади производили отбор почв по генетическим горизонтам. Основные характеристики почв изучаемых участков представлены в таблице 2.

Методы исследования. В отобранных образцах определяли следующие основные показатели.

Кислотность почвы ($pH_{\text{вод}}$) определяли потенциометрическим методом (Hanna, Vöhringen, Germany).

Содержание углерода и азота в почве определяли на элементном анализаторе (CHNS/O-анализатор 2400 Series II (PerkinElmer, США) с использованием оборудования ЦКП “Аналитическая лаборатория” Института леса КарНЦ РАН.

Биомасса прокариот. Общая численность прокариот определена с помощью метода прямой микроскопии с использованием люминесцентного микроскопа Zeiss Axioskop 2 plus (Германия) (объектив $\times 100$, масляная иммерсия). Пробу почвы массой 1 г помещали в колбу со 100 мл стерильной воды, которую обрабатывали ультразвуком, используя прибор “УДНЗ-1” (2 мин., 22 кГц, 0.44 А). Последующую окраску препаратов (акридин оранжевый) проводили по указанной методике (Звягинцев, 1991).

Расчет количества бактериальных клеток на 1 г субстрата производили по формуле (1):

$$N = S_1 \times a \times n / V \times S_2 \times C, \quad (1)$$

где N – число клеток на 1 г субстрата; S_1 – площадь препарата (мкм^2); a – количество клеток в одном поле зрения (усреднение производится по всем препаратам); n – показатель разведения бактериальной смеси (мл); V – объем капли, наносимой на стекло (мл); S_2 – площадь поля зрения микроскопа (мкм^2); c – навеска субстрата (1 г).

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев изучаемых участков заповедника “Кивач”
Table 1. Physico-chemical properties of soils of pine stands of the Kivach Nature Reserve

Показатели	П1 (ПП38*)	П2 (ПП44*)	П3 (ПП154*)	П4 (ПП155*)	П5 (ПП260*)
Координаты участка	34.005173 E 62.296131 N	34.007860 E 62.295752 N	34.016199 E 62.288599 N	34.003476 E 62.288602 N	34.018098 E 62.281753 N
Тип леса	Сосняк черничный	Сосняк черничный	Сосняк черничный	Сосняк черничный	Сосняк брусничный
Возраст древостоя	190	190	190–240	180–280	180
Состав древостоя	9.3 С 0.4Е	10 С	9.2 С	9.6 С	10 С
Класс бонитета	II	III	IV	I	III

Примечание. * – в скобках приводится номер постоянной пробной площади (ППП) на территории тестового полигона, заложенного в рамках Важнейшего Инновационного проекта государственного значения “Единая национальная система мониторинга климатически активных веществ” (Консорциум № 4 “Углерод в экосистемах: мониторинг”, Соглашение № ВИП ГЗ/24-4 от 11 марта 2024 г.).

Note. * – the number in brackets is the number of the permanent sample area (PSA) on the territory of the test site established within the framework of the Most Important Innovative Project of State Importance “Unified National System for Monitoring of Climate Active Substances” (Consortium No. 4 “Carbon in Ecosystems: Monitoring”, Agreement No. VIP GZ/24-4, 11 March, 2024).).

Таблица 2. Физико-химические свойства почв сосновых древостоев заповедника “Кивач”

Table 2. The structure of microbial biomass of soils of the studied pine stands of the Kivach Nature Reserve

Гори- зонт почв	Мощность горизонтов почв, см	pH _{H2O}	C, %	N, %	C/N
Π1					
OL	0–1	4.56	51.4	2.3	22.3
OFH	1–6	3.85	40.0	1.7	23.5
Ehi	3–5(8)	3.95	2.9	0.4	7.3
BF	5(8)–27(30)	5.39	0.5	0.1	5.0
B2	27(30)–46	5.38	0.2	0.1	2.0
BC1	46–64(68)	5.07	0.1	0.0	–
Π2					
OL	0–1	4.18	55.5	2.5	22.2
OFH	1–5	4.12	41.0	1.8	22.7
E	5–8	4.20	0.7	0.1	7.0
BF	8–13(23)	4.60	0.8	0.0	–
B2	13(23)–40	5.25	0.2	0.1	2.0
B2	40–60	–	0.1	0.1	1.0
BC	60–75	5.57	0.2	0.1	2.0
Π3					
OL	0–1	4.33	53.8	1.5	35.9
OF	1–5	3.97	50.1	1.2	41.8
OH	5–7	3.7	39.2	1.0	39.2
Ehi	7–12	4.21	1.1	0.3	3.7
BF1	12–14(16)	4.84	0.8	0.2	4.0
BF2	14(16)–22(24)	5.30	0.4	0.1	4.0
Π4					
OL	0–1	4.48	51.0	0.9	57.7
OF	1–7	3.80	45.0	1.0	45.0
E	7–12(14)	4.54	0.4	0.0	–
BF1	12(14)–23	5.27	0.4	0.1	4.0
BF2	23–37	5.98	0.2	0.0	–
Π5					
OL	0–3	4.23	51.4	1.1	46.7
OF	3–10	3.75	36.9	1.4	26,4
E	10–13	4.36	2.3	0.0	–
B2	30–60	5.50	0.2	–	–

Длину актиномицетного мицелия в 1 г образца (NMA) определяли по формуле (2):

$$NMA=S_1 \times a \times n / v \times S_2 \times c \times 10^6, \quad (2)$$

где: S_1 – площадь препарата (мкм^2); a – средняя длина фрагментов актиномицетного мицелия в поле зрения (мкм); n – показатель разведения суспензии (мл); v – объем капли, наносимой на стекло (мл); v – объем капли, наносимой на стекло (мл); S_2 – площадь поля зрения микроскопа (мкм^2); c – навеска образца (г).

Биомасса грибов. Численность грибных пропагул и длину грибного мицелия определяли методом люминесцентной микроскопии на микроскопе Zeiss Axioskop 2 plus (Германия) при увеличении 400. Десорбцию клеток с почвы проводили при помощи вортекса “MSV-3500” (Латвия) при скорости 3 500 об./мин. в течение 10 мин. Препараты почвенной суспензии (разведение 1 : 100) окрашивали флуоресцентным красителем (калькофлуором белым), согласно методике (Звягинцев, 1991). Расчет количества грибных клеток на 1 г субстрата производили по формуле (3):

$$M=((4 \times a \times n) / p) \times 10^{10}, \quad (3)$$

где M – количество клеток в 1 г почвы; a – среднее число клеток в поле зрения; p – площадь поля зрения (мкм^2); n – показатель разведения.

Длину грибного мицелия в 1 г образца (NMA) определяли по формуле (4):

$$NMA=S_1 \times a \times n / v \times S_2 \times c \times 10^6, \quad (4)$$

где: S_1 – площадь препарата (мкм^2); a – средняя длина фрагментов мицелия в поле зрения (мкм); n – показатель разведения суспензии (мл); v – объем капли, наносимой на стекло (мл); v – объем капли, наносимой на стекло (мл); S_2 – площадь поля зрения микроскопа (мкм^2); c – навеска образца (г).

Расчет грибной биомассы (мг/г почвы) проводили, учитывая плотность спор равной 0.837 г/см^3 , плотность мицелия – 0.628 г/см^3 (Полянская, Звягинцев, 2005).

Субстрат-индуцированное (СИД) и базальное (БД) дыхание. Перед проведением определений СИД и БД образцы почвы

увлажняли до 50–55% полной влагоемкости и инкубировали в течение 7 суток при +20–22 °С. СИД почв оценивали по скорости начального максимального дыхания микроорганизмов после обогащения образца глюкозой (Гавриленко и др., 2011; Семенов и др., 2013). Навеску почв (1 г) помещали в пенициллиновый флакон (объем 10 мл), добавляли раствор глюкозы (по 10 мг сахара на каждый грамм почвы), герметично закрывали и фиксировали время. По окончании инкубации (4 ч, t +22 °С) исследовали газовую фазу (фиксируя время отбора) флакона с помощью газоанализатора LI-COR “LI-850” для определения концентрации CO₂. Скорость БД соответствовала средней скорости выделения CO₂ почвой за 24 ч. инкубации при температуре 22 °С и 60% полной влагоемкости (Гавриленко и др., 2011). Измерения скорости БД проводили аналогично тому, как определяли СИД, только вместо раствора глюкозы в почву вносили воду (0.2 мл/г почвы).

Скорость базального дыхания рассчитывается по формуле (5):

$$\text{БД} = \frac{(\text{CO}_2\text{почва} - \text{CO}_2\text{воздух}) \times V_{\text{фл}} \times 60 \times 10}{\Delta t \times m_{\text{асп}}} \times 0.272 \times 1.8177, \quad (5)$$

где БД – скорость базального дыхания почвы (мкг С г⁻¹ ч⁻¹), CO₂ почва – концентрация CO₂ в газовой фазе флакона с почвой (% объемный); CO₂воздух – концентрация CO₂ в газовой фазе пустого флакона (% объемный); V_{фл} – объем воздушного пространства во флаконе с навеской почвы (мл); 60 – пересчет мин. в час; 10 – остаточное значение после сокращения при вычислении: 1000 (пересчет мл в мкл) / 100 (переход из об. % в единицы); Δt – время от закрывания флакона до отбора газовой пробы, мин.; m_{асп} – масса абсолютно сухой навески почвы (г); 0.273 – содержание углерода в углекислом газе (соотношение массы С/CO₂ – 12/44); 1.8177 – удельный вес CO₂ при 22 °С (г л⁻¹).

На основании результатов определения скоростей БД и СИД рассчитывали “метаболический” или “дыхательный” коэффициент согласно формуле (6):

$$q\text{CO}_2 = \text{БД} / \text{СИД} \quad (6).$$

Статистическую обработку результатов исследований про-

водили с использованием общепринятых программ. Для упорядочивания объектов (ПП) в сравнительно однородные группы использовали кластерный анализ. Для установления статистических различий между данными о микробоценозе почв, полученными на исследуемых участках, был применен анализ основных компонент (РСА), который позволил выявить тенденции изменения в основных характеристиках почвы, которые могут быть представлены широким спектром переменных. Статистический анализ полученных данных проводили с использованием статистического программного обеспечения Statistical 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Суммарная биомасса микроорганизмов (грибов и бактерий) варьировала от 0.021 до 2.225 мг/г почвы (рис. 1). Минимальные значения были выявлены в минеральных горизонтах почв всех пробных площадей, а максимальные – в подстилке. При этом выявлено экспоненциальное снижение биомассы микроорганизмов вниз по профилю. В отдельных профилях почв (П2, П4, П5) более высокие показатели микробной биомассы отмечены в ферментативно-гумусовом подгоризонте (OFH) подстилки по сравнению с листовым (OL). В целом микробная биомасса почвы снижалась в следующем ряду пробных площадей: П4 > П5 > П3 > П1 > П2.

Основную часть (от 95.4 до 99.6%) биомассы микроорганизмов в изученных почвах составляли грибы (рис. 2). Минимальная доля грибов (95–97%) выявлена в элювиальных горизонтах, максимальная (98–100%) – в лесной подстилке. В целом доля микобиоты для большинства исследованных профилей почв снижалась от верхних к нижним горизонтам почв.

Биомасса грибов варьировала от 0.014 до 1.528 мг/г почвы (табл. 2). Максимум биомассы грибов типичен для поверхностных органогенных горизонтов (лесных подстилок). Наименьшие значения данного показателя характерны для минеральных горизонтов почв, где содержание органического углерода ($C_{орг}$) низкое. В общем биомасса микобиоты снижалась в ряду пробных площадей: П5 > П3 > П4 > П1 > П2.

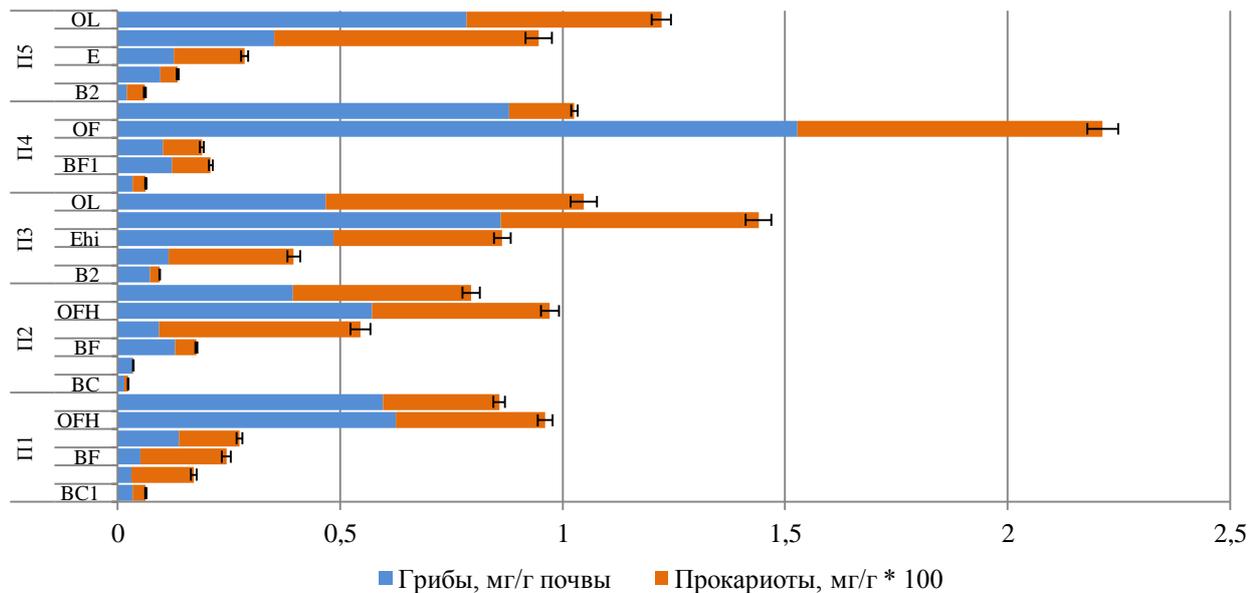


Рис. 1. Распределение биомассы микроорганизмов по профилю подзолов иллювиально-железистых заповедника “Кивач” в сосновых древостоях различного бонитета.

Fig. 1. Biomass of microorganisms in the illuvial-ferruginous podzols of the Kivach Nature Reserve in the studied pine stands of various quality classes.

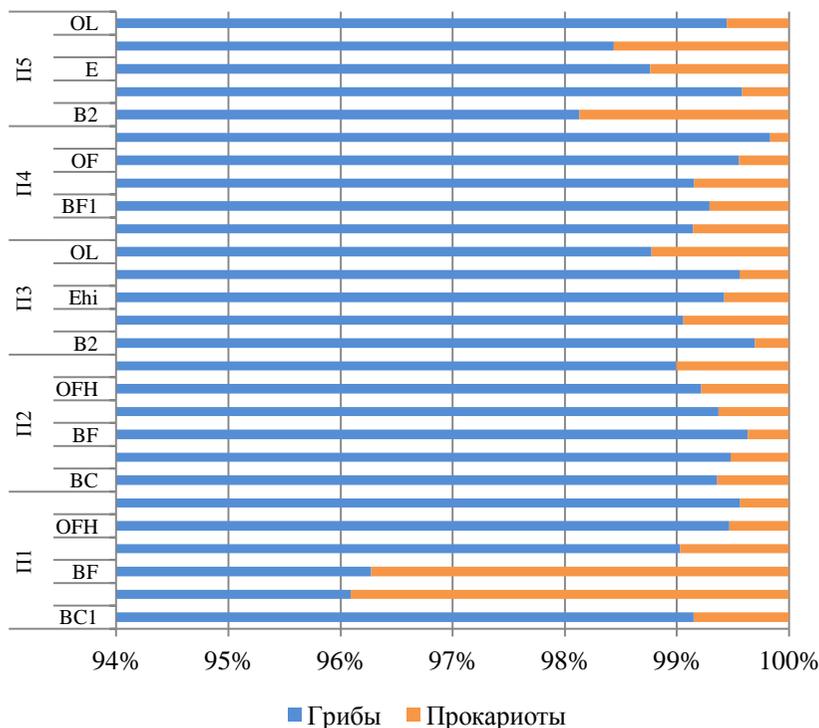


Рис. 2. Доля прокариот и грибов в микробной биомассе подзолов иллювиально-железистых заповедника “Кивач” в сосновых древостоях различного бонитета.

Fig. 2. The proportion of prokaryotes and fungi in the microbial biomass in the illuvial-ferruginous podzols of the Kivach Nature Reserve in the studied pine stands of various quality classes.

Биомасса микобиоты состояла из мицелия (активного компонента грибной биомассы) и спор (покоящиеся клетки) (табл. 2). Доля мицелия в грибной биомассе варьировала в широком диапазоне от 12.1 до 78.2%. Максимальные значения характерны для большинства образцов подстилки и элювиальных горизонтов. Для основной части образцов доля мицелия грибов составляла от 30 до 60%.

Таблица 2. Структура микробной биомассы почв заповедника “Кивач” в сосновых древостоях различного бонитета

Table 2. The structure of microbial biomass of soils in the Kivach Nature Reserve in the studied pine stands of various quality classes

№III горизонт почв		Биометрические параметры грибов							
		длина мице- лия	биомас- са мице- лия	биомасса спор				доля мицелия грибов	доля спор грибов
				2 мкм	3 мкм	5 мкм	7мкм		
		мкм	мг/г почвы						%
П1	OL	194.47	0.26	0.03	0.08	0.06	0.17	44.4	55.6
	OFH	196.31	0.26	0.05	0.09	0.02	0.19	42.8	57.1
	Ehi	79.04	0.11	0.02	0.02	0	0	78.3	21.7
	BF	16.54	0.03	0.02	0.03	0	0	46.0	54.0
	BF2	10.26	0.013	0.01	0.01	0	0	42.3	57.6
	BC1	8.09	0.01	0.005	0.005	0.01	0	32.6	67.3
П2	OL	175.77	0.24	0.04	0.05	0.07	0.19	60.7	39.3
	OFH	330.02	0.42	0.05	0.09	0.001	0	73.2	26.8
	E	26.07	0.03	0.03	0.03	0	0	35.6	64.4
	BF	63.48	0.08	0.02	0.03	0	0	62.2	37.8
	B2	3.17	0.004	0.01	0.02	0	0	12.1	87.8
	BC	0	0	0.003	0.01	0	0	0	100

Продолжение таблицы 2
Table 2 continued

№ПП горизонт почв		Биометрические параметры грибов							
		длина мице- лия	биомас- са мице- лия	биомасса спор				доля мицелия грибов	доля спор грибов
				2 мкм	3 мкм	5 мкм	7 мкм		
		мкм	мг/г почвы						%
ПЗ	OL	130.4	0.18	0.03	0.08	0.06	0.12	39.1	60.8
	OFH	405.48	0.56	0.04	0.06	0.03	0.17	66.1	33.8
	Ehi	262.63	0.37	0.03	0.03	0.06	0	76.2	23.7
	BF	37	0.05	0.02	0.04	0	0	45.8	54.2
	B2	30.04	0.04	0.02	0.02	0	0	58.3	41.6
П4	OL	374.77	0.52	0.04	0.06	0.07	0.19	59.6	40.3
	OF	678.29	0.95	0.05	0.10	0.12	0.31	62.0	37.9
	E	35.72	0.06	0.01	0.03	0	0	59.8	40.1
	BF1	40.56	0.069	0.02	0.04	0	0	56.6	43.4
	BF2	9.68	0.016	0.01	0.01	0	0	47.6	52.4
П5	OL	317.58	0.525	0.05	0.11	0.04	0.07	66.7	33.0
	OFH	139.24	0.23	0.04	0.08	0	0	65.4	34.5
	E	39.09	0.065	0.02	0.04	0	0	51.3	48.6
	BF	16.24	0.027	0.02	0.05	0.01	0	28.4	71.5
	B2	5.67	0.009	0.01	0.004	0	0	42.9	57.1

Продолжение таблицы 2
Table 2 continued

№ПП. горизонт почв		Биометрические параметры прокариот				
		Актиномицеты			Одноклеточные прокариоты	
		длина мицелия	масса мицелия	доля мицелия	масса	доля
		мкм	мг/г почвы	%	мг/г почвы	%
П1	OL	12.37	0.18	6.7	2.43	93.2
	OFH	28.18	0.94	27.9	2.42	72.1
	Ehi	8.12	0.27	20.0	1.08	80.0
	BF	12.37	0.18	9.0	1.76	90.9
	BF2	1.69	0.02	1.9	1.22	98.1
	BC1	0	0	0	0.29	100
П2	OL	103.66	1.46	36.5	2.54	63.5
	OFH	148.91	2.11	46.5	2.42	53.5
	E	11.84	0.17	28.4	0.42	71.6
	BF	15.24	0.22	45.3	0.26	54.7
	B2	2.32	0.03	19.1	0.14	80.9
	BC	0	0	0	0.09	100
П3	OL	81.19	1.14	19.7	4.66	80.3
	OFH	41.94	0.09	2.3	3.71	97.7

Продолжение таблицы 2
Table 2 continued

№ПП. горизонт почв		Биометрические параметры прокариот				
		Актиномицеты			Одноклеточные прокариоты	
		длина мицелия	масса мицелия	доля мицелия	масса	доля
		мкм	мг/г почвы	%	мг/г почвы	%
	Eh1	16.64	0.55	19.5	2.27	80.5
	BF	0	0	0	1.08	100
	B2	4.94	0.16	72.7	0.06	27.3
П4	OL	78.52	1.11	75.5	0.36	24.5
	OF	448.3	6.31	92.0	0.55	8.1
	E	16.92	0.24	27.6	0.63	72.4
	BF1	1.69	0.02	2.8	0.85	97.3
	BF2	0	0	0	0.29	100
П5	OL	119.98	1.69	38.7	2.68	61.3
	OFH	167.86	2.36	42.2	3.23	57.8
	E	32.69	0.46	28.9	1.13	71.1
	BF	17.41	0.25	46.7	1.31	53.3
	B2	0	0	0	0.4	100

Длина грибных гиф изменялась в очень широком диапазоне от 3.17 до 678 м/г почвы. Минимальные значения длины мицелия микобиоты отмечены для более глубоких почвенных горизонтов, максимальные – для лесных подстилок. В целом длина гиф грибов снижалась в следующем ряду пробных площадей: П5 > П3 > П4 > П1 > П2. Интересно отметить, что в минеральном горизонте (BC) почв, сформировавшихся на П2, мицелий грибов не выявлен. Их распределение в различных горизонтах отличалось. В лесных подстилках (OL подгоризонт) выявлено превалирование спор, размер которых достигал 7 мкм. В остальных горизонтах до 59% всех обнаруженных гиф грибов были представлены тонкими (2–3 мкм в диаметре) формами. Численность одноклеточных грибных спор (спор и дрожжей) составляла 10^4 – 10^5 клеток/г субстрата. Споры были представлены тремя размерными группами – 2, 3 и 5 мкм. Среди них преобладали (67–81%) мелкие формы (размер 2 и 3 мкм); 71% всех спор были округлой формы с гладкой поверхностью, 14% – округлые и шероховатые; 6% – овальные с гладкой поверхностью, 9% имели овальную форму с неровностями. Количество крупных спор (диаметр 5 мкм) не превышало 10^2 – 10^3 клеток/г субстрата даже в лесных подстилках.

Численность клеток прокариот варьировала от 6.0×10^7 клеток/г почвы в минеральных горизонтах до 2.58×10^9 клеток/г почвы в лесных подстилках. В большинстве органогенных горизонтов почв (П2, П3 и П5) численность прокариот была максимальна в верхнем подгоризонте подстилки (OFH). Преобладающая часть исследуемых образцов (более 57% от всех) характеризовалась численностью прокариот порядка 10^7 клеток/г почвы. В целом численность клеток прокариот снижалась в следующем ряду пробных площадей: П4 > П2 > П1 > П5 > П3.

Биомасса прокариот составляла соответственно от 0.09 до 9.04 мкг/г почвы. Более глубокие минеральные горизонты содержали десятые доли мкг/г почвы прокариот, а поверхностные органогенные слои – единицы мкг/г почвы. Наибольшие показатели отмечены для подстилок, наименьшие показатели – для элювиальных горизонтов. Биомасса прокариот была представлена одноклеточными формами и мицелием актиномицетов. Их доля варьировала от 8.0 до 98.1% и от 1.9 до 92% соответственно. Для боль-

шинства почв доля мицелия актиномицетов не превышала 20–50%. Основная часть мицелия актиномицетов сосредоточена в подстилках, где она составляла 70–98%. В наиболее глубоких минеральных горизонтах биомасса прокариот была представлена одноклеточными формами, составляющими 90–100%.

Длина мицелия актиномицетов составляла от 1.69 м/г почвы в элювиальных и иллювиальных горизонтах до 448 м/г почвы в подстилках. Для большинства исследуемых образцов длина гиф актиномицетов составляла не более 10–80 м/г почвы. В целом их длина снижалась в следующем ряду пробных площадей: П5 > П3 = П2 > П4 > П1. Необходимо подчеркнуть, что мицелий актиномицетов не выявлен в наиболее глубоких минеральных горизонтах почв всех пробных площадей.

Базальное дыхание (БД) почв изменялось от 0.1 до 39.6 мкг $\text{CO}_2\text{-C/г/час}$ (рис. 3). Минимальные значения (десятые доли мкг $\text{CO}_2\text{-C/г/час}$) выявлены в минеральных горизонтах почв всех исследуемых пробных площадей, а максимальные (единицы и десятки мкг $\text{CO}_2\text{-C/г/час}$) – в подстилке. Таким образом, установлено экспоненциальное снижение значений скорости БД от поверхностных горизонтов к глубинным. В целом скорость БД снижалась в следующем ряду пробных площадей: П4 > П2 > П1 > П5 > П3.

Микробная биомасса, определенная методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД), изменялась от 138 до 11 342 мкг С/г почвы (рис. 3). Наименьшая биомасса (сотни мкг С/г почвы) обнаружена в минеральных горизонтах почв всех пробных площадей, а наибольшая – в подстилке. Таким образом выявлено экспоненциальное снижение углерода микробной биомассы от поверхностных горизонтов почв к глубинным. В общем значения СИД снижались в ряду пробных площадей: П4 > П1 > П2 > П3 > П5.

Метаболический коэффициент ($q\text{CO}_2$). Значения метаболического коэффициента ($q\text{CO}_2$) изменялись от 0.62 до 4.41 (рис. 3). Минимальные значения (десятые доли) выявлены в элювиальных и иллювиальных горизонтах, а максимальные – в подстилке.

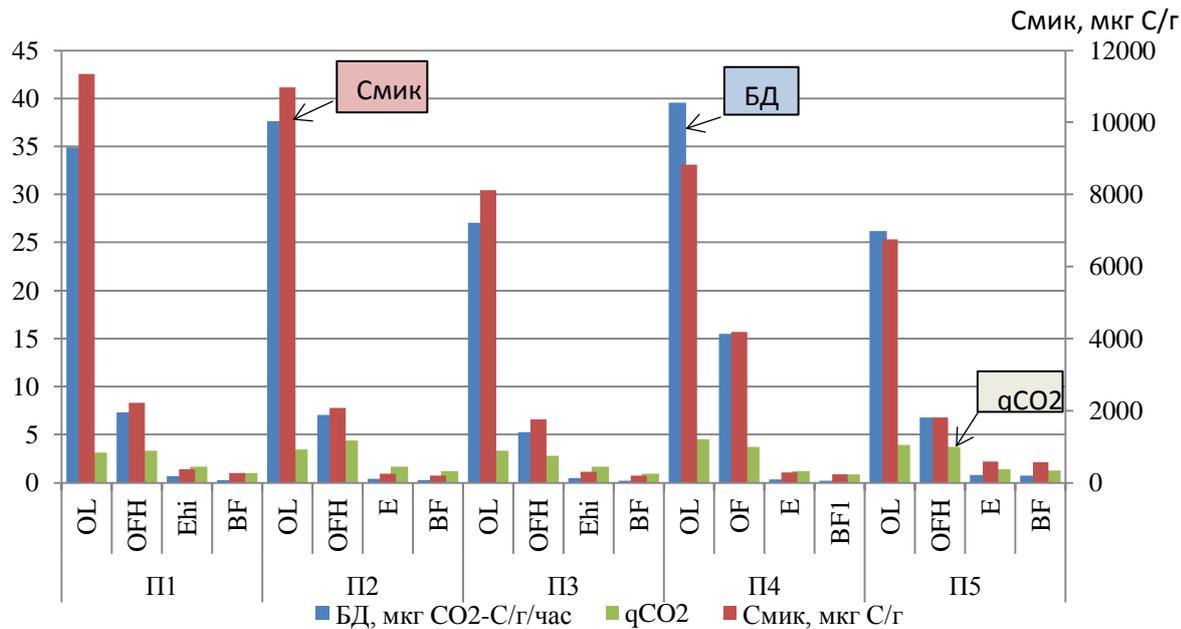


Рис. 3. Экофизиологические параметры состояния микробного сообщества подзолов иллювиально-железистых заповедника “Кивач” в сосновых древостоях различного бонитета.

Fig. 3. Ecophysiological parameters of the state of the microbial community in the illuvial-ferruginous podzols of the Kivach Nature Reserve in the studied pine stands of various quality classes.

Полученные значения содержания *микробной биомассы по методу люминесцентной микроскопии* сопоставимы с результатами для дерново-подзолистых почв, сформировавшихся под лесной растительностью Подмоскovie (Ананьева и др., 2010; Семенов и др., 2010). Однако полученные данные в 2 раза выше по сравнению с таковыми для почв полуострова Рыбачий, расположенного в Мурманской области (Korneykova et al., 2023). Основная часть микробной биомассы (от 95.4 до 99.6%) всех исследованных объектов заповедника “Кивач” представлена грибами. Это характерно для большинства зональных почв (Li, Dick, 2004; Никитин и др., 2023), которые характеризуются низкими значениями рН, невысокой емкостью катионного обмена и низким содержанием элементов питания. Процессы почвообразования происходят под влиянием опада растений, кислотообразуемые продукты минерализации которого оказывают разрушающее действие на минеральную толщу почв, определяя направленность подзолообразования. При этом биопленки, которые формируются на поверхности почвенных частиц, являются средой обитания микроорганизмов. Микробная биомасса, определяемая по методу люминесцентной микроскопии, позволила установить количественные показатели биологического матрикса, адсорбцию клеток на поверхности почвенных частиц. Было установлено, что биомасса в пересчете на органический углерод составляла от 11 до 750 мкгС/г почвы.

Ввиду того, что большая часть микробной биомассы в исследуемых объектах представлена грибами, основные закономерности ее вертикального и горизонтального распределения справедливы для биомассы микобиоты. В исследованных объектах заповедника “Кивач” биомасса грибов была в 1.5–2 раза больше, по сравнению с почвами полуострова Рыбачий (Korneykova et al., 2023), и в 3 раза выше, чем в зоне воздействия выбросов горно-металлургического комбината Печенганикель (Корнейкова, Никитин, 2023), а также почв города Апатиты Мурманской области (Korneykova et al., 2022). Преобладание в микробной биомассе грибов и высокие значения отношения грибы : прокариоты характерны для почв с большим секвестрирующим потенциалом и низким отношением С:N, а уменьшение этого отношения свидетельствует о малой секвестрации углерода (Семенов и др., 2023; Ники-

тин и др., 2023).

Обычно микобиота в почве преимущественно состоит из мицелия (Polyanskaya et al., 2020). Однако образцы минеральных горизонтов исследуемых почв не содержали гиф, что может указывать на стрессовые условия в данных локусах (Wang et al., 2017; Joshi et al., 2021). Основная часть (до 72%) грибного мицелия была представлена тонкими формами до 3 мкм в диаметре, что характерно для субарктических регионов и, вероятно, является адаптацией к экстремальным условиям. В ходе исследования было выявлено мало гиф с базидиомицетными пряжками, что косвенно свидетельствует о низкой доле микоризных симбиозов и представителей отдела Basidiomycota (Wang et al., 2017) в почвах данного генезиса.

Эколого-эдафические условия, которые формируются в различных горизонтах почв, оказывают разное влияние на активность микроорганизмов. В минеральных горизонтах BF2 (П1) и BC (П2) среди одноклеточных пропагул были обнаружены округлые и продолговатые клетки. Судя по их специфической морфологии и почкованию, клетки являются дрожжами – одной из типичных жизненных форм грибов в полярных регионах (Buzzini et al., 2018). Как известно, неспецифичная морфология часто не позволяет достоверно отличить клетки дрожжей от покоящихся пропагул (спор, конидий и др.) (Никитин и др., 2017), однако методом посева было установлено присутствие дрожжей в микоценозе альфе-гумусовых почв.

Численность одноклеточных прокариот в проанализированных почвах заповедника “Кивач” на порядок была выше, по сравнению со значениями для почв полуострова Рыбачий (Korneukova et al., 2023), почв зоны воздействия выбросов горно-металлургического комбината Печенганикель (Корнейкова, Никитин, 2023) и почв города Апатиты Мурманской области (Korneukova et al., 2022). Этого следовало ожидать, так как в данных биогеоценозах процессы трансформации органического вещества идут более глубоко, роль прокариотического звена трофической цепи возрастает.

В исследованных почвах выявили присутствие актиномицетов, которые редко обнаруживаются при посеве на элективные

питательные среды. Как известно, мицелиальные прокариоты способны утилизировать трудногидролизуемые соединения. В этой связи их выявление в составе микробиоценоза дает ценную информацию о важнейших этапах преобразования вещества, например, дублированности процессов, происходящих в почве.

Базальное дыхание (БД) в проанализированных образцах почв по порядку значений было сходным с таковым для аналогичных почв заповедника “Кивач” (Мамай, Мошкина, 2016), однако в 10 раз меньше для подстилично-торфяных горизонтов почв Центральной Сибири (Grodnitskaya et al., 2013). Биомасса микроорганизмов, определенная методом СИД, для исследованных объектов соответствует по порядку значений таковой для аналогичных почв заповедника “Кивач” (Мамай, Мошкина, 2016), однако в 5 раз больше, по сравнению со значениями для почв лесных экосистем заповедника “Пасвик” в Кольской субарктике (Кадулин и др., 2017). Это еще раз подтверждает, с одной стороны, общий план строения микробиоценоза почв, а с другой, указывает на специфику микробного сообщества различных генетических горизонтов почв, сформировавшихся в условиях бореального пояса.

Влияние экологических условий на микробиоценоз можно проследить на основе анализа активности почвенной микробной биомассы. В изучаемых почвах значения БД и СИД микробиоты почв резко уменьшаются с увеличением глубины по почвенному профилю. Как известно, лимитирующим фактором развития микроорганизмов в почве является содержание элементов питания, температура, влажность и кислород. Возможно, что влияние на данные показатели оказывают снижение концентрации кислорода (Rusakov et al., 2019) и $C_{орг}$ (Santruckova et al., 2018). Максимальные значения БД и СИД выявлены в верхнем органогенном горизонте почв, что может быть обусловлено высоким содержанием в них $C_{орг}$ и повышенной температурой поверхностных горизонтов. Данные факторы могут существенно увеличивать микробиологическую активность и микробную биомассу в холодных субарктических экосистемах (Кадулин и др., 2017). Ввиду того, что распределение биомассы грибов по методу люминесцентной микроскопии хорошо коррелирует с пиками эмиссии CO_2 , предполагаем, что основной вклад в БД и СИД вносят именно грибы (Ananyeva et

al., 2018).

Важное значение для установления вклада гетеротрофов в круговорот углерода в почве имеет “метаболический” коэффициент (qCO_2). Он хорошо отражает эффективность преобразования гетеротрофными микроорганизмами $C_{орг}$ в микробную биомассу (Ананьева и др., 2010), поэтому может быть использован в качестве индикатора изменений качества почвы (Никитин и др., 2022). Результаты еще раз подтвердили, что в лесных почвах имеет место выраженное гетеротрофное преобразование растительных субстратов, поступающих на почву. Величина qCO_2 и скорость минерализации $C_{орг}$ в почве имеют решающее значение для характеристики углеродного цикла в наземных экосистемах (Гавриленко и др., 2011; Ананьева и др., 2010).

Для выделения в многомерном пространстве изучаемых признаков в отдельные группы использовали кластерный анализ, на основании которого построена дендрограмма взаимодействия признаков (рис. 4). Полученные данные показали, что пробные площади можно условно разделить на два основных кластера. В первый кластер выделена площадка П4 – высокобонитетный сосняк черничный. Во второй кластер определены площадки П1, П2, П3, П5, бонитет которых ниже. При этом второй кластер разделяется на два подкластера с группами П3 и П5, а также П1 и П2. Следует отметить, что эдафические условия и микробиологические показатели исследуемых участков практически не реагировали на продуктивность древостоя, изменение возрастной структуры, а также переход в климаксную фазу развития. Изменения были отмечены только при сравнении микробиологических характеристик почв в вертикально-ярусном континууме и различных горизонтов почв сосновых древостоев различной продуктивности.

Для комплексного и системного изучения и измерения воздействия факторов на величину результативного показателя, получения количественной и качественной оценки взаимодействия эдафо-фитоценологических показателей использовали метод многомерной статистики (рис. 5).

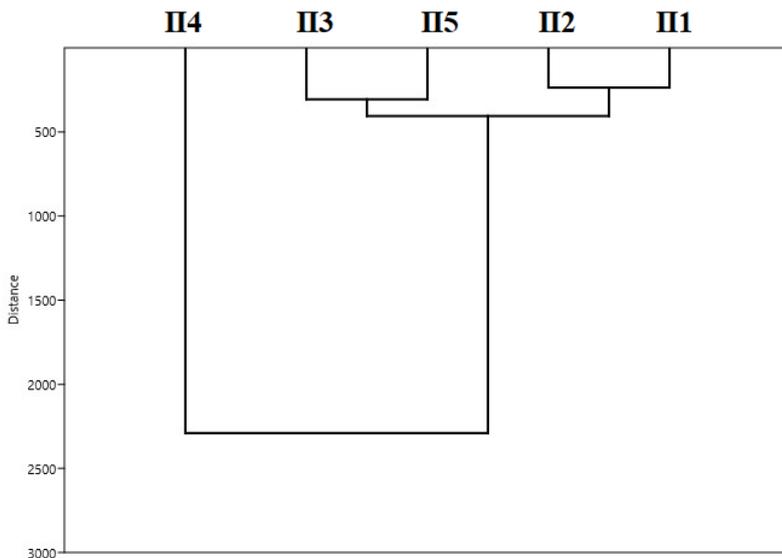


Рис. 4. Дендрограмма взаимодействий физико-химических и микробиологических свойств почв, сформировавшихся в различных условиях фитоценотической среды.

Fig. 4. A dendrogram of interactions of physico-chemical and microbiological properties of soils formed under various conditions of the phytocenotic environment.

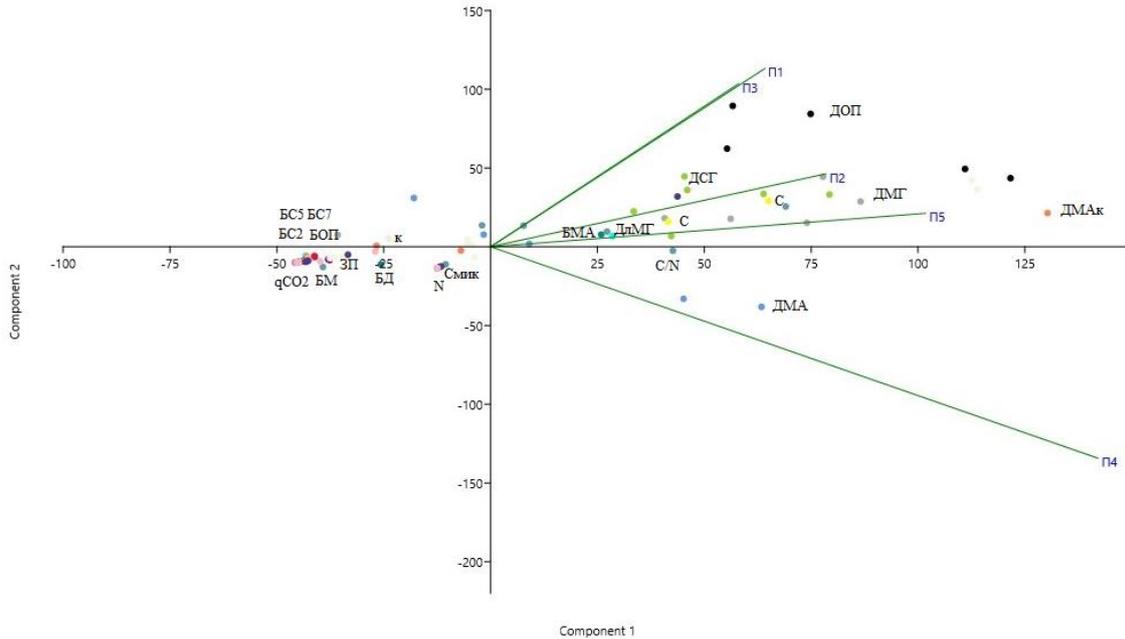


Рис. 5. Результаты многомерного анализа данных (РСА) исследуемых показателей почв сосняков черничных.
Fig. 5. Results of multivariate data analysis of the investigated soil indicators of blueberry pine forests.

На рисунке 5: ДлМГ – длина мицелия грибов, БМ – биомасса грибов, БС2 – биомасса спор грибов <2 мкм, БС3 – биомасса спор грибов <3 мкм, БС5 – биомасса спор грибов <5 мкм, БС7 – биомасса спор грибов <7 мкм, ДМГ – длина мицелия грибов, ДСГ – доля спор грибов, ДМА – длина мицелия актиномицетов, БМА – биомасса мицелия актиномицетов, БОП – биомасса одноклеточных прокариот, ДОП – доля одноклеточных прокариот, ДМА – доля мицелия актиномицетов, БД – базальное дыхание.

Используемые в работе химические и микробиологические показатели позволили воссоздать в факторном координатном пространстве облик изучаемого объекта и указать его характерные признаки и отличительные особенности. Выделены биометрические показатели (длина мицелия грибов и актиномицетов, доля грибов и актиномицетов, доля спор грибов, биомасса актиномицетов), расположенные справа от оси ОУ. Остальные характеристики, которые позволяют более “глубоко” проанализировать микробсообщество, расположены слева от оси ОУ. Именно их можно рекомендовать использовать при оценке микробного сообщества почв ненарушенных лесных экосистем. Также анализ основных компонентов о данных свойствах почв позволил идентифицировать благодаря близости точек в проекции РСА две области, которые имеют разные таксационные характеристики древостоя. На основании кластерного анализа это, как отмечено выше, ПП4 и ПП1, 2, 3, 5.

Таким образом, полученные данные еще раз продемонстрировали, с одной стороны, важность различных компонентов микробиоты в подзолообразовательном процессе, а, с другой, ее роль в установлении направленности трансформации органического вещества, элементом трофической цепи которой она является.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подзолы иллювиально-железистые, сформировавшиеся под сосняками черничными и имеющие альфегумусовый генезис, характеризуются высокой дифференциацией микробиологического профиля почв, в котором горизонты имеют отличающиеся биометрические и экофизиологические показатели микробного углерода и базального дыхания. В результате недостаточного поступ-

ления солнечной энергии в экосистему почвообразованием охвачена небольшая мощность почвенной толщи, а численность и активность микроорганизмов оказывается невысокой. В почвах лесных экосистем преобладают грибы, которые в агрессивных (кислых) эдафических для прокариот условиях являются главными эдификаторами микробиоценоза. Для исследованных объектов выявлено активное развитие мицелия актиномицетов, которые осуществляют глубокую трансформацию почвенного органического вещества. Высокие экофизиологические показатели микробиоты в подстилке обусловлены обильным и постоянным поступлением свежего опада. Полученные данные об углероде микробной биомассы и базальном дыхании могут быть использованы в качестве микробиологических показателей при моделировании процессов круговорота углерода в альфегумусовых почвах лесных экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Атлас Республики*. Петрозаводск: Версо, 2023. 48 с.
2. *Благодатская Е.В., Семенов М.В., Якушев А.В.* Активность и биомасса почвенных микроорганизмов в изменяющихся условиях окружающей среды. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 243 с.
3. *Воробьева Л.А.* Химический анализ почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1998. 271 с.
4. *Гавриленко Е.Г., Сусьян Е.А., Ананьева Н.Д., Макаров О.А.* Пространственное варьирование содержания углерода микробной биомассы и микробного дыхания почв южного Подмосковья // Почвоведение. 2011. № 10. С. 1231–1245.
5. *Демидов И.Н., Лукашов А.Д., Ильин В.А.* Рельеф заповедника “Кивач” и история геологического развития северо-западного Прионежья в четвертичном периоде // Тр. КарНЦ РАН. 2006. № 10. С. 22–23.
6. *Евдокимов И.В., Семенов М.В., Быховец С.С.* Ризосферный эффект и структура бактериального сообщества в горизонтах подзолистой почвы под растениями ели обыкновенной (*Picea abies* L.) // Почвоведение. 2023. № 1. С. 35–45. DOI: [10.31857/S0032180X22700010](https://doi.org/10.31857/S0032180X22700010).
7. *Звягинцев Д.Г.* Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 60 с.
8. *Иванов А.Л., Столбовой В.С.* Инициатива “4 промилле” – новый глобальный вызов для почв России // Бюллетень Почвенного института

имени В.В. Докучаева. 2019. Вып. 98. С. 185–202. DOI: [10.19047/0136-1694-2019-98-185-202](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2019-98-185-202).

9. *Иванов А.Л., Савин И.Ю., Столбовой В.С., Духанин Ю.А., Козлов Д.Н.* Методологические подходы формирования единой Национальной системы мониторинга и учета баланса углерода и выбросов парниковых газов на землях сельскохозяйственного фонда Российской Федерации // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2021. № 108. С. 175–218. DOI: [10.19047/0136-1694-2021-108-175-218](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2021-108-175-218).

10. *Иванов А.Л., Савин И.Ю., Столбовой В.С., Духанин Ю.А., Козлов Д.Н., Бамагов И.М.* Глобальный климат и почвенный покров-последствия для землепользования России. Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2021. № 107. 5–32. DOI: [10.19047/0136-1694-2021-107-5-32](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2021-107-5-32).

11. *Кадулин М.С., Смирнова И.Е., Копцик Г.Н.* Эмиссия диоксида углерода почвами лесных экосистем заповедника “Пасвик” в Кольской Субарктике // Почвоведение. 2017. № 9. С. 1098–1112.

12. *Корнейкова М.В.* Почвенный микробиом в зоне воздействия выбросов горно-металлургического комбината Печенганикель (Мурманская область) // Почвоведение. 2023. № 5. С. 676–688. DOI: [10.31857/S0032180X22600883](https://doi.org/10.31857/S0032180X22600883).

13. *Курганова И.Н., Телеснина В.М., Личко В.И., Караванова Е.И.* Динамика пулов углерода и биологической активности агродерново-подзолов южной тайги в ходе постагрогенной эволюции // Почвоведение. 2021. № 3. С. 287–303.

14. *Кутовая О.В., Гребенников А.М., Тхакахова А.К., Исаев В.А., Гармашов В.М., Беспалов В.А., Чевевердин Ю.И., Белобров В.П.* Изменение почвенно-биологических процессов и структуры микробного сообщества агрочерноземов при разных способах обработки почвы // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2018. Вып. 92. С. 35–61. DOI: [10.19047/0136-1694-2018-92-35-61](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2018-92-35-61).

15. *Лебедева Т.Н., Соколов Д.А., Семенов М.В., Зинякова Н.Б., Удальцов С.Н., Семенов В.М.* Распределение органического углерода между структурными и процессными пулами в серой лесной почве разного землепользования. Бюллетень Почвенного института имени ВВ Докучаева. 2024. Вып. 118. С. 79–127. DOI: [10.19047/0136-1694-2024-118-79-127](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2024-118-79-127).

16. *Мамай А.В., Мошкина Е.В.* Влияние урбанизации на показатели биологической активности микробного сообщества автоморфных лесных почв Карелии // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2016. №. 11–6. С. 1094–1099.

17. *Медведева М.В., Бахмет, О.Н., Ананьев В.А., Мошников С.А., Мамай*

- А.В., Мошкина Е.В., Тимофеева В.В.* Изменение биологической активности почв в хвойных насаждениях после пожара в средней тайге Карелии // Лесоведение. 2020. № 6. С. 560–574.
18. *Медведева М.В., Мошкина Е.В., Геникова Н.В., Карпечко А.Ю., Туюнен А.В., Мамай А.В., Кулакова Л.М.* Биологическая активность почвы в условиях изменения режима землепользования в нечерноземной зоне России // Плодородие. 2022. № 3(126). С. 71–76.
19. *Никитин Д.А., Чернов Т.И., Железова А.Д., Тхакахова А.К., Никитина С.А., Семенов М.В., Кутковая О.В.* Сезонная динамика биомассы микроорганизмов в дерново-подзолистой почве // Почвоведение. 2019. № 11. С. 1356–1364.
20. *Никитин Д.А., Садыкова В.С., Куварина А.Е., Дах А.Г., Бирюков М.В.* Ферментативная и антимикробная активность полярных штаммов почвенных микроскопических грибов // Микология и фитопатология. 2021. С. 16.
21. *Никитин Д.А., Семенов М.В., Чернов Т.И.* Микробиологические индикаторы экологических функций почв (обзор) // Почвоведение. 2022. № 2. С. 228–243. DOI: [10.31857/S0032180X22020095](https://doi.org/10.31857/S0032180X22020095).
22. *Никитин Д.А., Семенов М.В., Ксенофонтова Н.А., Тхакахова А.К., Русакова И.В., Лукин С.М.* Влияние внесения соломы на состояние микробиома дерново-подзолистой почвы // Почвоведение. 2023. № 5. С. 640–653. DOI: [10.31857/S0032180X22601189](https://doi.org/10.31857/S0032180X22601189).
23. *Полянская Л.М., Приходько В.Е., Ломакин Д.Г., Чернов И.Ю.* Численность и биомасса микроорганизмов в древних погребенных и современных черноземах разного землепользования // Почвоведение. 2016. № 10. С. 1191–1204.
24. *Семенов В.М., Козут Б.М.* Почвенное органическое вещество. М.: Геос, 2015. 233 с.
25. *Семенов М.В., Стольникова Е.В., Ананьева Н.Д., Иващенко К.В.* Структура микробного сообщества почвы катены правобережья р. Оки // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. №3. С. 299–308. DOI: [10.7868/S0002332913030089](https://doi.org/10.7868/S0002332913030089).
26. *Семенов М.В., Манучарова Н.А., Краснов Г.С., Никитин Д.А., Степанов А.Л.* Биомасса и таксономическая структура микробных сообществ в почвах правобережья р. Оки // Почвоведение. 2019. № 8. С. 974–985.
27. *Семенов М.В., Никитин Д.А., Степанов А.Л., Семенов В.М.* Структура бактериальных и грибных сообществ ризосферного и внекорневого локусов серой лесной почвы // Почвоведение. 2019. № 3. С. 355–369. DOI: [10.1134/S0032180X19010131](https://doi.org/10.1134/S0032180X19010131).
28. *Семенов М.В., Ксенофонтова Н.А., Никитин Д.А., Степанов А.Л.,*

- Семенов В.М. Микробиологические показатели дерново-подзолистой почвы и ее ризосферы в полувековом полевом опыте с применением разных систем удобрения // Почвоведение. 2023. № 6. С. 715–729. DOI: [10.31857/S0032180X22601220](https://doi.org/10.31857/S0032180X22601220).
29. Семенов М.В., Кравченко И.К., Семенов В.М., Кузнецова Т.В., Дулов Л.Е., Удальцов С.Н., Степанов А.Л. Потоки диоксида углерода, метана и закиси азота в почвах катены правобережья р. Ока (Московская область) // Почвоведение. 2010. № 5. С. 582–590.
30. Семенов В.М., Лебедева Т.Н., Соколов Д.А., Зинякова Н.Б., Лопес де Гереню В.О., Семенов М.В. Измерение почвенных пулов органического углерода, выделенных био-физико-химическими способами фракционирования // Почвоведение. 2023. № 9. С. 1155–1172. DOI: [10.31857/S0032180X23600427](https://doi.org/10.31857/S0032180X23600427).
31. Хитров Н.Б., Никитин Д.А., Иванова Е.А., Семенов М.В. Пространственно-временная изменчивость содержания и запасов органического вещества почвы: аналитический обзор // Почвоведение. 2023. № 12. С. 1493–1521. DOI: [10.31857/S0032180X23600841](https://doi.org/10.31857/S0032180X23600841).
32. Чернов Т.И., Холодов В.А., Козут Б.М., Иванов А.Л. Методология микробиологических исследований почвы в рамках проекта “Микробиом России” // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2017. Вып. 87. С. 100–113. DOI: [10.19047/0136-1694-2017-87-100-113](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2017-87-100-113).
33. Чернов Т.И., Тхакахова А.К., Лебедева М.П., Железова А.Д., Бгажба Н.А., Кутовая О.В. Микробиомы контрастных по засолению почв солонцового комплекса волго-уральского междуречья // Почвоведение. 2018. № 9. С. 1115–1124.
34. Ananyeva N.D., Castaldi S., Stolnikova E.V., Kudayarov V.N., Valentini R. Fungi-to-bacteria ratio in soils of European Russia // Arch. Agronomy Soil Sci. 2015. Vol. 61(4). P. 427–446. DOI: [10.1080/03650340.2014.940916](https://doi.org/10.1080/03650340.2014.940916).
35. Angst G., Mueller K.E., Nierop K.G., Simpson M.J. Plant-or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter // Soil Biology and Biochemistry. 2021. Vol. 156. 108189.
36. Anthony M.A., Crowthe T.W., Maynard D.S., van den Hoogen J., Averill C. Distinct assembly processes and microbial communities constrain soil organic carbon formation // One Earth. 2020. Vol. 2. P. 349–360.
37. Buzzini P., Turchetti B., Yurkov A. Extremophilic yeasts: the toughest yeasts around? // Yeast. 2018. Vol. 35(8). P. 487–497. DOI: [10.1002/yea.3314](https://doi.org/10.1002/yea.3314).
38. Čapek P., Diáková K., Dickopp J. E., Bárta J., Wild B., Schneckner J., Šantrůčková H. The effect of warming on the vulnerability of sub ducted organic carbon in arctic soils // Soil Biology and Biochemistry. 2015. Vol. 90. P. 19–29.

39. Cui J., Zhu Z., Xu X., Liu S., Jones D.L., Kuzyakov Y., Shibistova O., Wu J., Ge T. Carbon and nitrogen recycling from microbial necromass to cope with C: N stoichiometric imbalance by priming // *Soil Biol. Biochem.* 2020. Vol. 142. P. 107–320. DOI: [10.1016/j.soilbio.2020.107720](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107720).
40. Grodnitskaya I.D., Karpenko L.V., Knorre A.A., Syrsov S.N. Microbial activity of peat soils of boggy larch forests and bogs in the permafrost zone of central Evenkia // *Eurasian Soil Sci.* 2013. Vol. 46(1). P. 61–73. DOI: [10.1134/S1064229313010043](https://doi.org/10.1134/S1064229313010043).
41. Guo Z., Wang Y., Wan Z., Zuo Y., He L., Li D., Xu X. Soil dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: Global budget, spatial distribution and controls // *Global ecology and biogeography.* 2020. Vol. 29(12). P. 2159–2175.
42. Jansso J.K., Hofmocke K.S. Soil microbiomes and climate change // *Nature Reviews Microbiology.* 2020. Vol. 18(1). P. 35–46.
43. Joergensen R.G., Emmerling C. Methods for evaluating human impact on soil microorganisms based on their activity, biomass, and diversity in agricultural soils // *Journal of plant nutrition and soil science.* 2006. Vol. 169. No. 3. P. 295–309.
44. Joergensen R.G., Wichern F. Alive and kicking: why dormant soil microorganisms matter // *Soil Biology and Biochemistry.* 2018. Vol. 116. P. 419–430.
45. Joshi S., Bajpai A., Johri B.N. Extremophilic fungi at the interface of climate change // *Fungi Bio-Prospect in Sustainable Agriculture, Environment and Nano-technology.* London: Academic Press. 2020. P. 1–22. DOI: [10.1016/B978-0-12-821925-6.00001-0](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-821925-6.00001-0).
46. Korneykova M.V., Vasenev V.I., Nikitin D.A., Dolgikh A.V., Soshina A.S., Myazin V.A., Nakhaev M.R. Soil microbial community of urban green infrastructures in a polar city // *Urban Ecosystems.* 2022. Vol. 25(5). P. 1399–1415.
47. Korneykova M.V., Myazin V.A., Fokina N.V., Chaporgina A.A., Nikitin D.A., Dolgikh A.V. Structure of microbial communities and biological activity in tundra soils of the Euro-Arctic region (Rybachy peninsula, Russia) // *Microorganism.* 2023. Vol. 11(5). P. 1352.
48. Li Y., Dick W.A., Tuovinen O.H. Fluorescence microscopy for visualization of soil microorganisms – a review // *Biology and fertility of soils.* 2004. Vol. 39(5). P. 301–311. DOI: [10.1007/s00374-004-0722-x](https://doi.org/10.1007/s00374-004-0722-x).
49. Liang C., Schimel J.D., Jastrow J.D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage // *Nature Microbiology.* 2017. Vol. 2. P. 17105.
50. Liang C. Soil microbial carbon pump: Mechanism and appraisal // *Soil Ecology Letters.* 2020. Vol. 2. P. 241–254.

51. *Lundström U.S., van Breemen N., Bain D.* The podzolization process. A review // *Geoderma*. 2000. Vol. 94. P. 91–107.
52. *Mundra S., Kjønaas O.J., Morgado L.N., Krabberød A.K., Ransedokken Y., Kauserud H.* Soil depth matters: shift in composition and inter-kingdom co-occurrence patterns of microorganisms in forest soils // *FEMS Microbiology Ecology*. 2021. Vol. 6. P. 97.
53. *Paul E.A.* The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization // *Soil Biology and Biochemistry*. 2016. Vol. 98. P. 109–126.
54. *Polyanskaya L.M., Yumakov D.D., Tyugay Z.N., Stepanov A.L.* Fungi and Bacteria in the Dark-Humus Forest Soil // *Eurasian Soil Science*. 2020. Vol. 53(9). P. 1255–1259. DOI: [10.1134/S1064229320090124](https://doi.org/10.1134/S1064229320090124).
55. *Santruckova H., Kotas P., Barta J., Urich T., Capek P., Palmtag J.* Significance of dark CO₂ fixation in arctic soils // *Soil Biol. Biochem.* 2018. Vol. 119. P. 11–21.
56. *Semenov M.V., Chernov T.I., Tkhakakhova A.K., Zhelezova A.D., Ivanova E.A., Kolganova T.V., Kutovaya O.V.* Distribution of prokaryotic communities throughout the Chernozem profiles under different land uses for over a century // *Applied soil ecology*. 2018. Vol. 127. P. 8–18.
57. *Tajik S., Ayoub, S., Lorenz N.* Soil microbial communities affected by vegetation, topography and soil properties in a forest ecosystem // *Applied Soil Ecology*. 2020. Vol. 149. P. 306.
58. *Wang M., Tian J., Xiang M., Liu X.* Living strategy of cold-adapted fungi with the reference to several representative species // *Mycology*. 2017. Vol. 8(3). P. 178–188. DOI: [10.1080/21501203.2017.1370429](https://doi.org/10.1080/21501203.2017.1370429).
59. *Wang B., An S., Liang C., Liu Y., Kuzyakov Y.* Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems // *Soil Biology and Biochemistry*. 2021. Vol. 162. 108422.
60. *Zhelezova A.D., Semenov V.M., Ksenofontova N.A., Krasnov G.S., Tkhakakhova A.K., Nikitin D.A., Semenov M.V.* Effects of distinct manure amendments on microbial diversity and activity in Chernozem and Retisol // *Applied Soil Ecology*. 2024. Vol. 193. P. 105152.

REFERENCES

1. *Atlas Respubliki* (Atlas of the Republic), Petrozavodsk: Verso, 2023, 48 p.
2. *Blagodatskaya E.V., Semenov M.V., YAKushev A.V., Aktivnost' i biomassa pochvennyh mikroorganizmov v izmenyayushchihsya usloviyah okruzhayushchej sredy* (Activity and biomass of soil microorganisms in changing environmental conditions), Moscow: Tovarishestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2016, 243 p.

3. Vorob'eva L.A., Himicheskij analiz pochv (Chemical analysis of soils), Moscow: Izd-vo Mosk. un-ta, 1998, 271 p.
4. Gavrilenko E.G., Sus'yan E.A., Anan'eva N.D., Makarov O.A., Prostranstvennoe var'irovanie soderzhaniya ugleroda mikrobnj biomassy i mikrobnj dyhaniya pochv yuzhnogo Podmoskov'ya (Spatial variation of carbon content of microbial biomass and microbial respiration of soils of the southern Moscow region), *Pochvovedenie*, 2011, No. 10, pp. 1231–1245.
5. Demidov I.N., Lukashov A.D., Il'in V.A., Rel'ef zapovednika “Kivach” i istoriya geologicheskogo razvitiya severo-zapadnogo Prionezh'ya v chetvertichnom periode (Relief of the Kivach reserve and the history of geological development of the Northwestern Prionezhye in the Quaternary period), *Tr. KarNC RAN*, 2006, No. 10, pp. 22–23.
6. Evdokimov I.V., Semenov M.V., Byhovec S.S., Rizosfernyj effekt i struktura bakterial'nogo soobshchestva v gorizontah podzolistoj pochvy pod rasteniyami eli obyknovennoj (*Picea abies* L.) (The rhizosphere effect and the structure of the bacterial community in the horizons of podzolic soil under plants of spruce (*Picea abies* L.), *Pochvovedenie*, 2023, No. 1, pp. 35–45, DOI: [10.31857/S0032180X22700010](https://doi.org/10.31857/S0032180X22700010).
7. Zvyagin'cev D.G., *Metody pochvennoj mikrobiologii i biohimii* (Methods of soil microbiology and biochemistry), Moscow: Izd-vo Mosk. un-ta, 1991, 360 p.
8. Ivanov A.L., Stolbovoy V.S., The Initiative “4 per mille” – a new global challenge for the soils of Russia, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2019, No. 98, pp. 185–202, DOI: [10.19047/0136-1694-2019-98-185-202](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2019-98-185-202).
9. Ivanov A.L., Savin I.Yu., Stolbovoy V.S., Dukhanin Yu.A., Kozlov D.N., Methodological approaches to the formation of a unified national system of monitoring and accounting of carbon balance and greenhouse gas emissions on lands of the agricultural fund of the Russian Federation, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2021, No. 108, pp. 175–218, DOI: [10.19047/0136-1694-2021-108-175-218](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2021-108-175-218).
10. Ivanov A.L., Savin I.Yu., Stolbovoy V.S., Dukhanin Yu.A., Kozlov D.N., Bamatov I.M., Global climate and soil cover – implications for land use in Russia, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2021, No. 107, pp. 5–32, DOI: [10.19047/0136-1694-2021-107-5-32](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2021-107-5-32).
11. Kadulin M.S., Smirnova I.E., Kopcik G.N., Emissiya dioksida ugleroda pochvami lesnyh ekosistem zapovednika “Pasvik” v Kol'skoj Subarktike (Carbon dioxide emission by soils of forest ecosystems of the Pasvik Nature Reserve in the Kola Subarctic), *Pochvovedenie*, 2017, No. 9, pp. 1098–1112.
12. Kornejkova M.V., Pochvennyj mikrobiom v zone vozdejstviya vybrosov gorno-metallurgicheskogo kombinata Pechenganikel' (Murmanskaya oblast') (Soil microbiome in the emission zone of the Pechenganikel Mining and

Metallurgical Combine (Murmansk region), *Pochvovedenie*, 2023, No. 5, pp. 676–688, DOI: [10.31857/S0032180X22600883](https://doi.org/10.31857/S0032180X22600883).

13. Kurganova I.N., Telesnina V.M., Lichko V.I., Karavanova E.I., Dinamika pulov ugleroda i biologicheskoy aktivnosti agrodernovo-podzolov yuzhnoj tajgi v hode postagrogennoj evolyucii (Dynamics of carbon pools and biological activity of agrodernovo-podzols of the southern taiga during postagrogenic evolution), *Pochvovedenie*, 2021, No. 3, pp. 287–303.

14. Kutovaya O.V., Grebennikov A.M., Tkhakakhova A.K., Isaev V.A., Garmashov V.M., Bepalov V.A., Cheverdin Yu.I., Belobrov V.P., The changes in soil-biological processes and structure of microbial community of agrochernozems in conditions of different ways of soil cultivation, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2018, Vol. 92, pp. 35–61, DOI: [10.19047/0136-1694-2018-92-35-61](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2018-92-35-61).

15. Lebedeva T.N., Sokolov D.A., Semenov M.V., Zinyakova N.B., Udal'tsov S.N., Semenov V.M., Organic carbon distribution between structural and process pools in the gray forest soil of different land use, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2024, Vol. 118, pp. 79–127, DOI: [10.19047/0136-1694-2024-118-79-127](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2024-118-79-127).

16. Mamaj A.V., Moshkina E.V., Vliyanie urbanizacii na pokazateli biologicheskoy aktivnosti mikrobnogo soobshchestva avtomorfnyh lesnyh pochv Karelii (The influence of urbanization on the indicators of biological activity of the microbial community of automorphic forest soils of Karelia), *Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnyh i fundamental'nyh issledovaniy*, 2016, No. 11, pp. 1094–1099.

17. Medvedeva M.V., Bahmet O.N., Anan'ev V.A., Moshnikov S.A., Mamaj A.V., Moshkina E.V., Timofeeva V.V., Izmenenie biologicheskoy aktivnosti pochv v hvoynyh nasazhdeniyah posle pozhara v srednej tajge Karelii (Change in biological activity of soils in coniferous plantations after a fire in the middle taiga Karelia), *Lesovedenie*, 2020, No. 6, pp. 560–574.

18. Medvedeva M.V., Moshkina E.V., Genikova N.V., Karpechko A.Yu., Tuyunen A.V., Mamaj A.V., Kulakova L.M., Biologicheskaya aktivnost' pochvy v usloviyah izmeneniya rezhima zemlepol'zovaniya v nechernozemnoj zone Rossii (Biological activity of soil in conditions of changing the land use regime in the non-chernozem zone of Russia), *Plodorodie*, 2022, No. 3(126), pp. 71–76.

19. Nikitin D.A., Chernov T.I., ZHelezova A.D., Thakahova A.K., Nikitina S.A., Semenov M.V., Kutovaya O.V., Sezonnaya dinamika biomassy mikroorganizmov v dernovo-podzolistoj pochve (Seasonal dynamics of microbial biomass in sod-podzolic soil), *Pochvovedenie*, 2019, No. 11, pp. 1356–1364.

20. Nikitin D.A., Sadykova V.S., Kuvarina A.E., Dah A.G., Biryukov M.V., Fermentativnaya i antimikrobnaya aktivnost' polyarnyh shtammov pochvennyh mikroskopicheskikh gribov (Enzymatic and antimicrobial activity of polar strains of soil microscopic fungi), *Mikologiya i fitopatologiya*, 2021, p. 16.
21. Nikitin D.A., Semenov M.V., Chernov T.I. et al., Mikrobiologicheskie indikatory ekologicheskikh funkcij pochv (obzor) (Microbiological indicators of ecological functions of soils (review)), *Pochvovedenie*, 2022, No. 2, pp. 228–243, DOI: [10.31857/S0032180X22020095](https://doi.org/10.31857/S0032180X22020095).
22. Nikitin D. A., Semenov M. V., Ksenofontova N. A., Thakahova A.K., Rusakova I.V., Lukin S.M., Vliyanie vneseniya solomy na sostoyanie mikrobioma dernovo-podzolistoj pochvy (The effect of straw application on the state of the microbiome of sod-podzolic soil), *Pochvovedenie*, 2023, No. 5, pp. 640–653, DOI: [10.31857/S0032180X22601189](https://doi.org/10.31857/S0032180X22601189).
23. Polyanskaya L.M., Prihod'ko V.E., Lomakin D.G., Chernov I.Yu., Chislennost' i biomassa mikroorganizmov v drevnih pogrebennyh i sovremennyh chernozemah raznogo zemlepol'zovaniya (The number and biomass of microorganisms in ancient buried and modern chernozems of different land use), *Pochvovedenie*, 2016, No. 10, pp. 1191–1204.
24. Semenov V.M., Kogut B.M., Pochvennoe organicheskoe veshchestvo (Soil organic matter), *Agronom.*, 2015, pp. 233.
25. Semenov M.V., Stol'nikova E.V., Anan'eva N.D., Ivashchenko K.V., Struktura mikrobnogo soobshchestva pochvy kateny pravoberezh'ya r. Oki (The structure of the microbial community of the soil of the catena of the right bank of the Oka River), *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2013, No. 3, pp. 299–308, DOI: [10.7868/S0002332913030089](https://doi.org/10.7868/S0002332913030089).
26. Semenov M.V., Manucharova N.A., Krasnov G.S., Nikitin D.A., Stepanov A.L., Biomassa i taksonomicheskaya struktura mikrobnih soobshchestv v pochvah pravoberezh'ya r. Oki (Biomass and taxonomic structure of microbial communities in soils of the right bank of the Oka River), *Pochvovedenie*, 2019, No. 8, pp. 974–985.
27. Semenov M.V., Nikitin D.A., Stepanov A.L., Semenov V.M., Struktura bakterial'nyh i gribnyh soobshchestv rizosfernogo i vnekornevnogo lokusov seroj lesnoj pochvy (Structure of bacterial and fungal communities of rhizospheric and foliar loci of gray forest soil), *Pochvovedenie*, 2019, No. 3, pp. 355–369, DOI: [10.1134/S0032180X19010131](https://doi.org/10.1134/S0032180X19010131).
28. Semenov M.V., Ksenofontova N.A., Nikitin D.A., Stepanov A.L., Semenov V.M., Mikrobiologicheskie pokazateli dernovo-podzolistoj pochvy i ee rizosfery v poluvekovom polevom opyte s primeneniem raznyh sistem udobreniya (Microbiological indicators of sod-podzolic soil and its rhizosphere in a half-century field experience using different fertilizer

- systems), *Pochvovedenie*, 2023, No. 6, pp. 715–729, DOI: [10.31857/S0032180X22601220](https://doi.org/10.31857/S0032180X22601220).
29. Semenov M.V., Kravchenko I.K., Semenov V.M., Kuznetsova T.V., Dulov L.E., Udaltsov S.N., Stepanov A.L., Carbon dioxide, methane, and nitrous oxide fluxes in soil catena across the right bank of the Oka River (Moscow oblast), *Eurasian Soil Science*, 2010, No. 43, pp. 541–549, DOI: [10.1134/S1064229310050078](https://doi.org/10.1134/S1064229310050078).
30. Semenov V.M., Lebedeva T.N., Sokolov D.A., Zinyakova N.B., Lopes de Gerenyu V.O., Semenov M.V., Izmerenie pochvennykh pulov organicheskogo ugleroda, vydelennykh bio-fiziko-himicheskimi sposobami frakcionirovaniya (Measurement of soil pools of organic carbon isolated by bio-physico-chemical fractionation methods), *Pochvovedenie*, 2023, No. 9, pp. 1155–1172, DOI: [10.31857/S0032180X23600427](https://doi.org/10.31857/S0032180X23600427).
31. Khitrov N.B., Nikitin D.A., Ivanova E.A., Semenov M.V., Prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' soderzhaniya i zapasov organicheskogo veshchestva pochvy: analiticheskij obzor (Spatial and temporal variability of the content and reserves of soil organic matter: an analytical review), *Pochvovedenie*, 2023, No. 12, pp. 1493–1521, DOI [10.31857/S0032180X23600841](https://doi.org/10.31857/S0032180X23600841).
32. Chernov T.I., Kholodov V.A., Kogut B.M., Ivanov A.L., The Method of Microbiological Soil Investigations within the Framework of the Project “Micro-biome of Russia”, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2017, Vol. 87, pp. 100–113, DOI: [10.19047/0136-1694-2017-87-100-113](https://doi.org/10.19047/0136-1694-2017-87-100-113).
33. Chernov T.I., Thakahova A.K., Lebedeva M.P., Zhelezova A.D., Bgazhba N.A., Kutovaya O.V., Mikrobiomy kontrastnykh po zasoleniyu pochv soloncovogo kompleksa volgo-ural'skogo mezhdurech'ya (Microbiomes of contrasting salinity soils of the saline complex of the Volga-Ural interfluve, Soil science), *Pochvovedenie*, 2018, No. 9, pp. 1115–1124.
34. Ananyeva N.D., Castaldi S., Stolnikova E.V., Kuderyarov V.N., Valentini R., Fungi-to-bacteria ratio in soils of European Russia, *Arch. Agronomy Soil Sci*, 2015, Vol. 61(4), pp. 427–446, DOI: [10.1080/03650340.2014.940916](https://doi.org/10.1080/03650340.2014.940916).
35. Angst G., Mueller K.E., Nierop K.G., Simpson M.J., Plant-or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter, *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, Vol. 156, 108189.
36. Anthony M.A., Crowthe T.W., Maynard D.S., van den Hoogen J., Averill C., Distinct assembly processes and microbial communities constrain soil organic carbon formation, *One Earth*, 2020, Vol. 2, pp. 349–360.
37. Buzzini P., Turchetti B., Yurkov A., Extremophilic yeasts: the toughest yeasts around? *Yeast*, 2018, Vol. 35(8), pp. 487–497, DOI: [10.1002/yea.3314](https://doi.org/10.1002/yea.3314).
38. Čapek P., Diáková K., Dickopp J. E., Bárta J., Wild B., Schneckner J., Šantrůčková H., The effect of warming on the vulnerability of sub ducted

- organic carbon in arctic soils, *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, Vol. 90, pp. 19–29.
39. Cui J., Zhu Z., Xu X., Liu S., Jones D.L., Kuzyakov Y., Shibistova O., Wu J., Ge T., Carbon and nitrogen recycling from microbial necromass to cope with C:N stoichiometric imbalance by priming, *Soil Biol. Biochem*, 2020, Vol. 142, pp. 107–220, DOI: [10.1016/j.soilbio.2020.107720](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107720).
40. Grodnitskaya I.D., Karpenko L.V., Knorre A.A., Syrtsov S.N., Microbial activity of peat soils of boggy larch forests and bogs in the permafrost zone of central Evenkia, *Eurasian Soil Sci*, 2013, Vol. 46(1), pp. 61–73, DOI: [10.1134/S1064229313010043](https://doi.org/10.1134/S1064229313010043).
41. Guo Z., Wang Y., Wan Z., Zuo Y., He L., Li D., Xu X., Soil dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: Global budget, spatial distribution and controls, *Global ecology and biogeography*, 2020, Vol. 29, pp. 2159–2175.
42. Jansson J.K., Hofmockel K.S., Soil microbiomes and climate change, *Nature Reviews Microbiology*, 2020, Vol. 18(1), pp. 35–46.
43. Joergensen R.G., Emmerling C., Methods for evaluating human impact on soil microorganisms based on their activity, biomass, and diversity in agricultural soils, *Journal of plant nutrition and soil science*, 2006, Vol. 169, No. 3, pp. 295–309.
44. Joergensen R.G., Wichern F., Alive and kicking: why dormant soil microorganisms matter, *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, Vol. 116, pp. 419–430.
45. Joshi S., Bajpai A., Johri B.N., Extremophilic fungi at the interface of climate change, *Fungi Bio-Prospect in Sustainable Agriculture, Environment and Nano-technology*, London: Academic Press, 2020, pp. 1–22, DOI: [10.1016/B978-0-12-821925-6.00001-0](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-821925-6.00001-0).
46. Korneykova M.V., Vasenev V.I., Nikitin D.A., Dolgikh A.V., Soshina A.S., Myazin V.A., Nakhaev M.R., Soil microbial community of urban green infrastructures in a polar city, *Urban Ecosystems*. 2022, Vol. 25(5), pp. 1399–1415.
47. Korneykova M.V., Myazin V.A., Fokina N.V., Chaporgina A.A., Nikitin D.A., Dolgikh A.V., Structure of microbial communities and biological activity in tundra soils of the Euro-Arctic region (Rybachy peninsula, Russia), *Microorganism*, 2023, Vol. 11(5), pp. 1352.
48. Li Y., Dick W.A., Tuovinen O.H., Fluorescence microscopy for visualization of soil microorganisms – a review, *Biology and fertility of soils*, 2004, Vol. 39(5), pp. 301–311, DOI: [10.1007/s00374-004-0722-x](https://doi.org/10.1007/s00374-004-0722-x).
49. Liang C., Schimel J.D., Jastrow J.D., The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage, *Nature Microbiology*, 2017, Vol. 2, pp. 17105.

50. Liang C., Soil microbial carbon pump: Mechanism and appraisal, *Soil Ecology Letters*, 2020, Vol. 2, pp. 241–254.
51. Lundström U.S., van Breemen N., Bain D., The podzolization process. A review, *Geoderma*, 2000, Vol. 94, pp. 91–107.
52. Mundra S., Kjønaas O.J., Morgado L.N., Krabberød A.K., Ransedokken Y., Kauserud H., Soil depth matters: shift in composition and inter-kingdom co-occurrence patterns of microorganisms in forest soils, *FEMS Microbiology Ecology*, 2021, Vol. 6, pp. 97.
53. Paul E.A., The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization, *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, Vol. 98, pp. 109–126.
54. Polyanskaya L.M., Yumakov D.D., Tyugay Z.N., Stepanov A.L., Fungi and Bacteria in the Dark-Humus Forest Soil, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53(9), pp. 1255–1259, DOI: [10.1134/S1064229320090124](https://doi.org/10.1134/S1064229320090124).
55. Santruckova H., Kotas P., Barta J., Urich T., Capek P., Palmtag J., Significance of dark CO₂ fixation in arctic soils, *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, Vol. 119, pp. 11–21.
56. Semenov M.V., Chernov T.I., Tkhakhova A.K., Zhelezova A.D., Ivanova E.A., Kolganova T.V., Kutovaya O.V., Distribution of prokaryotic communities throughout the Chernozem profiles under different land uses for over a century, *Applied soil ecology*, 2018, Vol. 127, pp.8–18.
57. Tajik S., Ayoubi S., Lorenz N., Soil microbial communities affected by vegetation, topography and soil properties in a forest ecosystem, *Applied Soil Ecology*, 2020, Vol. 149, pp. 306.
58. Wang M., Tian J., Xiang M., Liu X., Living strategy of cold-adapted fungi with the reference to several representative species, *Mycology*, 2017, Vol. 8(3), pp.178–188, DOI: [10.1080/21501203.2017.1370429](https://doi.org/10.1080/21501203.2017.1370429).
59. Wang B., An S., Liang C., Liu Y., Kuzyakov Y., Microbial necromass as the source of soil organic carbon in global ecosystems, *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, Vol. 162, pp. 108422.
60. Zhelezova A.D., Semenov V.M., Ksenofontova N.A., Krasnov G.S., Tkhakhova A.K., Nikitin D.A., Semenov M.V., Effects of distinct manure amendments on microbial diversity and activity in Chernozem and Retisol, *Applied Soil Ecology*, 2024, Vol. 193, pp. 105152.