

УДК 579.26:631.46



DOI: 10.19047/0136-1694-2025-126-156-203



Ссылки для цитирования:

Семенов М.В., Никитин Д.А., Леонов В.Д., Пинчук И.П., Тхакахова А.К., Ксенофонтова Н.А., Хитров Н.Б. Оценка микробного пула углерода в черноземе и дерново-подзолистой почве разных типов сельскохозяйственного землепользования методом люминесцентной микроскопии // Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева. 2025. Вып. 126. С. 156-203. DOI: 10.19047/0136-1694-2025-126-156-203

Cite this article as:

Semenov M.V., Nikitin D.A., Leonov V.D., Pinchuk I.P., Tkakhakova A.K., Ksenofontova N.A., Khitrov N.B., Assessment of microbial carbon pool in chernozem and sod-podzolic soil of different types of agricultural land use by luminescence microscopy method, Dokuchaev Soil Bulletin, 2025, V. 126, pp. 156-203, DOI: 10.19047/0136-1694-2025-126-156-203

Благодарность:

Лабораторные исследования выполнены молодежной лабораторией Почвенного углерода и микробной экологии в рамках госзадания “Механизмы микробного преобразования секвестрированного углерода в почвах агроэкосистем” (№ FGUR-2025-0011). Полевые работы выполнены 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.).

Авторы благодарят Лозбенева Н.И., Шилова П.М. и Филя П.П. за помощь в проведении полевых работ и отбор почвенных образцов.

Acknowledgments:

The laboratory research was conducted by the Soil Carbon and Microbial Ecology Laboratory for Young Scientists as part of the state assignment “Mechanisms of microbial transformation of sequestered carbon in soils of agroecosystems” (No. FGUR-2025-0011). Field work was conducted as part of the implementation of the key national innovation project “Unified National System for Monitoring Climate-Active Substances” (Consortium No. 4 “Carbon in Ecosystems: Monitoring”, Agreement No. VIP GZ/24-4 dated March 11, 2024).

The authors thank N.I. Lozbenev, P.M. Shilov, and P.P. Fil for their assistance with the field work and soil sampling.

Оценка микробного пула углерода в черноземе и дерново-подзолистой почве разных типов сельскохозяйственного землепользования методом люминесцентной микроскопии

© 2025 г. М. В. Семенов^{1*}, Д. А. Никитин^{1***}, В. Д. Леонов^{1,2***},
И. П. Пинчук^{1****}, А. К. Тхакахова^{1*****},
Н. А. Ксенофонтова^{1*****}, Н. Б. Хитров^{1*****}

¹ФИЦ “Почвенный институт им. В.В. Докучаева”, Россия,
119017, Москва, Пыжевский пер, 7, стр. 2,

* <https://orcid.org/0000-0001-6811-5793>,

e-mail: mikhail.v.semenov@gmail.com,

** <https://orcid.org/0000-0003-1842-1754>,

*** <https://orcid.org/0000-0003-1519-9684>,

**** <https://orcid.org/0000-0002-4205-6083>,

***** <https://orcid.org/0000-0001-9375-2364>,

***** <https://orcid.org/0000-0003-1317-5101>,

***** <https://orcid.org/0000-0001-5151-5109>.

²Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Россия, 119071, Москва, Ленинский проспект, 33.

Поступила в редакцию 30.06.2024, после доработки 07.10.2024,
принята к публикации 13.11.2025

Резюме: Углерод микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) является биологически активным пулом почвенного органического вещества и чувствительным индикатором, реагирующим на изменения в землепользовании гораздо раньше, чем содержание общего органического углерода и других пулов в его составе. Метод люминесцентной микроскопии позволяет оценивать не только общее содержание $C_{\text{мик}}$, но и определять структуру микробной биомассы: количество спор и длину мицелия грибов, а также количество бактериальных клеток и гиф актиномицетов. Целью исследования было оценить структуру микробного пула углерода в профилях чернозема типичного и дерново-подзолистой почвы в зависимости от типа сельскохозяйственного землепользования (сенохлев, залежь, пашня, пастбище) методом люминесцентной микроскопии. Микробный пул углерода в поверхностном слое дерново-подзолистой почвы составлял от 258 до 446 мкг/г почвы в зависимости от типа землепользования, в черноземе – 387 мкг/г для почвы залежи и 161 мкг/г для почвы пашни. До глубины 30 см $C_{\text{мик}}$ в черноземе залежи был в 1.5–3 раза выше по

сравнению с пашней. В более глубоких горизонтах различия между разными землепользованиями становились менее явными, но сохранялись для ряда микробиологических показателей. В микробном пуле углерода обеих почв полностью преобладал (97–99%) грибной компонент, представленный преимущественно мицелием. Длина мицелия грибов в дерново-подзолистой почве и черноземе уменьшалась с глубиной на порядок от сотен м/г к десяткам м/г почвы. Большая часть показателей структуры микробного пула углерода (численность грибов, длина мицелия грибов и актиномицетов, биомасса прокариот) были выше в черноземе залежи по сравнению с пашней, однако эти закономерности не наблюдались для дерново-подзолистой почвы. Биомасса и доля прокариот, а также длина мицелия были отмечены как показатели структуры микробного пула углерода, определяемые методом люминесцентной микроскопии, которые ассоциировались с разными типами землепользования для обоих типов почв. Очень высокие значения соотношений грибы/бактерии, вероятно, обусловлены недоучетом биомассы бактериальных клеток используемым методом. Несмотря на выявленные ограничения метода, люминесцентная микроскопия может быть использована в качестве дополнения к более точным методам оценки микробного пула углерода, позволяя определить размеры и структуру грибной биомассы в почвах разных типов сельскохозяйственного землепользования.

Ключевые слова: биомасса микроорганизмов; прокариоты; грибы; мицелий; споры; пашня; залежь; сенокос; пастбище.

Assessment of microbial carbon pool in chernozem and sod-podzolic soil of different types of agricultural land use by luminescence microscopy method

© 2025 M. V. Semenov^{1*}, D. A. Nikitin^{1**}, V. D. Leonov^{1,2***},
I. P. Pinchuk^{1****}, A. K. Tkhkakhova^{1*****},
N. A. Ksenofontova^{1*****}, N. B. Khitrov^{1*****}

¹Federal Research Centre “V.V. Dokuchaev Soil Science Institute”,
7 Bld. 2 Pyzhevskiy per., Moscow 119017, Russian Federation,

*<https://orcid.org/0000-0001-6811-5793>,

e-mail: mikhail.v.semenov@gmail.com,

**<https://orcid.org/0000-0003-1842-1754>,

***<https://orcid.org/0000-0003-1519-9684>,

**** <https://orcid.org/0000-0002-4205-6083>,
***** <https://orcid.org/0000-0001-9375-2364>,
***** <https://orcid.org/0000-0003-1317-5101>,
***** <https://orcid.org/0000-0001-5151-5109>.

²A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution
of the Russian Academy of Sciences,

33 Leninskiy prospekt, Moscow 119071, Russian Federation.

Received 30.06.2024, Revised 07.10.2024, Accepted 13.11.2025

Abstract: Microbial biomass carbon (C_{mic}) is a biologically active pool of soil organic matter and a sensitive indicator that responds to changes in land use much earlier than total organic carbon content and other pools within it. The luminescent microscopy method allows assessing not only the total content of C_{mic} but also the structure of microbial biomass: the number of spores and the length of fungal mycelium, as well as the number of bacterial cells and actinomycete hyphae. The aim of the study was to determine the structure of the microbial carbon pool in the profiles of chernozem and sod-podzolic soils depending on the type of agricultural use (hayfield, abandoned land, arable land, pasture) using the luminescent microscopy method. The microbial carbon pool in the surface layer of sod-podzolic soil ranged from 260 to 450 $\mu\text{g/g}$ soil depending on the type of land use, in chernozem – 450 $\mu\text{g/g}$ for abandoned land and 190 $\mu\text{g/g}$ for arable land. Down to the depth of 30 cm, C_{mic} in chernozem under abandoned land was 1.5–3 times higher compared to arable land. In deeper horizons, differences between various land use types became less pronounced but persisted for a number of microbiological indicators. The fungal component, predominantly represented by mycelium, completely dominated (97–99%) the microbial carbon pool in both soils. The length of fungal mycelium in sod-podzolic soil and chernozem decreased by an order of magnitude with depth from hundreds of m/g to tens of m/g soil. Most indicators of the structure of the microbial carbon pool (fungal abundance, mycelium length of fungi and actinomycetes, prokaryotic biomass) were higher in chernozem under abandoned land compared to arable land; however, these patterns were not observed for sod-podzolic soil. Prokaryotic biomass and share, as well as mycelium length, were noted as the only indicators of the microbial carbon pool structure determined by the luminescent microscopy method that were associated with different types of land use for both considered soils. Very high fungi/bacteria ratios are likely due to the underestimation of bacterial cell biomass by the method used. Despite the identified limitations of the method, luminescent microscopy can be used as a supplement to more accurate methods for assessing the microbial

carbon pool, allowing the determination of the size and structure of fungal biomass in soils of different types of agricultural land use.

Keywords: microbial biomass; prokaryotes; fungi; mycelium; spores; arable land; abandoned land; hayfield; pasture.

ВВЕДЕНИЕ

Почвенное органическое вещество (ПОВ) – крупнейший резервуар углерода на планете, важный депозитарий питательных элементов, основа плодородия и развития сельского хозяйства (Семенов, Когут, 2015; Liang et al., 2017). Одним из главных факторов, определяющих уровень ПОВ является тип землепользования (Semenov et al., 2018; Семенов и др., 2023). Его смена в первую очередь влияет на растительный покров, характеристики углеродного пула, агрохимические и физико-химические свойства почвы, плодородие (Семенов, Когут, 2015), а также структуру пулов ПОВ и почвенного микробиома (Добровольская и др., 2015; Лебедева и др., 2024). Углерод микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) является важным биологически активным пулом лабильного ПОВ, так как он прямо и косвенно воздействует на многие ферментативные, энергетические и биогеохимические процессы в почве, определяя скорость разложения ПОВ и интенсивность круговорота макро- и микроэлементов, секвестрацию и минерализацию органического углерода (Семенов, Когут, 2015; Добровольская и др., 2015; Благодатская и др., 2016; Семенов и др., 2013, 2018, 2019). Доля микробного пула в составе общего органического углерода ($C_{\text{опт}}$) обычно составляет 1–5%, при этом до 50–55% $C_{\text{опт}}$ может иметь микробное происхождение (Семенов, Когут, 2015; Liang et al., 2019; Angst et al., 2021; Никитин и др., 2022). Также $C_{\text{мик}}$ является чувствительным индикатором трансформации и деградации ПОВ (Благодатская и др., 2016; Семенов и др., 2013, 2019; Никитин и др., 2022), откликающимся на изменения в землепользовании гораздо раньше, чем содержание $C_{\text{опт}}$ и других пулов в его составе (Курганова и др., 2009; Сушко и др., 2019; Семенов и др., 2023; Никитин и др., 2023). Поскольку влияние землепользования на запасы ПОВ проявляется замедленно, необходимы более чувствительные индикаторы, каковым является микробный пул углерода (Семенов, 2020; Никитин и др., 2023).

Определение микробного пула углерода возможно с помощью широкого спектра подходов – прямых, физиологических, биохимических, биомаркерных и т. д. (Благодатская и др., 2016; Семенов и др., 2013, 2019, 2016; Никитин и др., 2022). Наиболее распространенным прямым методом оценки $C_{\text{мик}}$ служит люминесцентная микроскопия, которая позволяет оценить численность клеток микроорганизмов непосредственно в почве (Звягинцев, 1991; Благодатская и др., 2016; Полянская и др., 2017, 2020). Кроме того, люминесцентная микроскопия позволяет определить не только величину микробной биомассы, но и ее морфологию и структуру (численность, размер и форму клеток, длину мицелия, соотношение мицелий/споры и грибы/бактерии), которые напрямую связаны с процессами трансформации и минерализации ПОВ (Звягинцев, 1991; Добровольская и др., 2015; Семенов и др., 2023). Доминирование микробиоты и высокие значения отношения грибы/прокариоты характерны для почв с большим секвестрирующим потенциалом и низким C/N, а уменьшение отношения грибы/бактерии говорит о снижении секвестрации углерода в почве (Семенов и др., 2023; Никитин и др., 2023). Тем не менее оценка индикаторной роли показателей микробного пула углерода и его структуры, получаемых с помощью люминесцентной микроскопии, до сих пор не проводилась для почв разных типов сельскохозяйственного использования.

Целью исследования была оценка структуры микробной биомассы в профилях чернозема и дерново-подзолистой почвы разных типов сельскохозяйственного землепользования (сенокос, залежь, пашня, пастбище) методом люминесцентной микроскопии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Первая группа объектов исследования находилась на полях ВНИИМЗ в Калининском районе Тверской области (пос. Эммаусс). Почвенный покров представлен дерново-подзолистыми почвами разной степени оглеения в зависимости от положения в элементах мезорельефа. На большей части поля в 1980-х годах проводились осушительные мелиоративные мероприятия. В условиях крайне высокой почвенной пестроты выбрана схема отбора

крестом. Отбор образцов проводился в 5-кратной пространственной повторности в октябре 2022 г. на пашне (ЕМ-28), пастбище (ЕМ-35), сенокосе под многолетними травами (ЕМ-21) и залежи (ЕМ-24) с трех глубин (5–10 см, 10–20 см, 30–40 см), что обусловлено мощностью гумусового горизонта в дерново-подзолистых почвах и формированием дернины в поверхностных слоях на залежи, сенокосе и пастбище. Всего было отобрано 60 образцов дерново-подзолистых почв.

Другая группа объектов исследования находилась на территории Биосферного полигона Института Географии РАН (Курская обл.). Почвенный покров представлен черноземами типичными южной лесостепной подзоны. Отбор образцов выполнен в 3-кратной пространственной повторности в конце октября 2022 г. на залежи (VIPK-46, VIPK-47, VIPK-48) и пашне (VIPK-40, VIPK-42, VIPK-44) на глубинах 0–10 см, 20–30 см, 40–50 см, 60–70 см и 80–90 см. Всего было отобрано 30 образцов черноземов.

Площадки на дерново-подзолистых почвах и черноземах были подобраны исходя из схожести рельефа и литологии, чтобы вид угодья можно было считать основным фактором их различий.

Содержание валового органического углерода ($C_{опр}$) оценено с помощью CNHS-анализатора (Leco 932, USA). Повторность анализа каждого образца – 3-кратная.

Биомасса прокариот оценивалась с помощью метода люминесцентной микроскопии с применением флуоресцентного красителя акридина оранжевого (микроскоп “Биомед 5 ПР ЛЮМ” (Россия)) при увеличении 1000 \times с масляной иммерсией (Звягинцев, 1991). Десорбцию клеток с поверхности почвенных частиц проводили при помощи ультразвуковой установки УЗДН-1 (2 мин., сила тока 0.40 А, частота 22 кГц) (Полянская и др., 2017). Расчет числа клеток прокариот на 1 г субстрата производили по формуле:

$$N = S_1 \times a \times n / V \times S_2 \times C,$$

где N-число клеток на 1 г субстрата; S_1 – площадь препарата (мкм^2); а – 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); С – навеска субстрата (г).

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

$$\text{NMA} = S_1 \times a \times n / v \times S_2 \times c \times 10^6,$$

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

Биомассу грибов определяли методом люминесцентной микроскопии с применением флуоресцентного красителя калькофлуора белого (КБ) (Звягинцев, 1991; Полянская и др., 2017). Учет спор и длины мицелия осуществляли на люминесцентном микроскопе “Биомед 5 ПР ЛЮМ” (Россия) при увеличении 400×. Десорбцию клеток с почвы проводили при помощи вортекса “MSV-3500” (Латвия) при скорости 3500 об./мин. в течение 10 мин. Расчет грибной биомассы (мг/г почвы) осуществляли, полагая, что плотность спор равна 0.837 г/см³, а плотность мицелия – 0.628 г/см³ (Полянская, Звягинцев, 2005). Содержание грибной биомассы на грамм сухой почвы рассчитывали с учетом ее влажности. Величины микробного пула углерода рассчитывались как сумма биомассы прокариот и грибов. Пространственное и аналитическое варьирование показателей на основе люминесцентной микроскопии в связи с их средним значением даны в приложении к статье (рисунки S10–S22, Приложение).

Статистика и визуализация данных. Оценка влияния типа землепользования в каждом слое почвы на изученные показатели проводилась при помощи критерия Краскела–Уоллиса в программной среде R с помощью функции `kruskal.test` из базового пакета `stats`. Предварительно были оценены нормальность распределений остатков дисперсионного анализа с помощью теста Шапиро–Уилка (функция `shapiro.test` базового пакета `stats`) и равенство дисперсий с помощью теста Левена (функция `leveneTest` из пакета `cag`), и, поскольку некоторые изученные почвенные показатели не удовлетворяли условиям применимости более строгих статистиче-

ских тестов (дисперсионного анализа), было решено применить тест Краскела–Уоллиса. Значимость попарных различий между вариантами оценена с помощью теста Данна (функция `testDunn` из пакета R FSA). Уровень значимости для описанных тестов принят равным 0.05. Диаграммы ящиков с усами построены с помощью пакета `ggplot2` (Wickham, 2016) по следующей схеме: центральная линия – среднее значение по выборке, границы ящиков – среднее \pm стандартная ошибка среднего, усы – минимальное и максимальное значение выборки.

Для оценки взаимосвязей между характеристиками почвенного микробного сообщества на основе данных люминесцентной микроскопии и типами землепользования был применен факторный анализ с использованием пакетов FactoMineR и factoextra (Kassambara, Mundt, 2020; Lê et al., 2008) и анализ связей (анализ графов, relevance networks) с помощью пакета mixOmics (Rohart et al., 2017) в программной среде R. В нашем случае этот метод визуализации основан на анализе PLS-DA и демонстрирует корреляцию переменных (данных люминесцентной микроскопии) с тем или иным типом землепользования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание общего органического углерода ($C_{опр}$) в верхнем слое дерново-подзолистых почв значительно изменялось в зависимости от типа землепользования и снижалось в ряду: сенокос под многолетними травами (2.3%) – залежь (1.9%) – пашня (1.4%) – пастбище (1.1%) (табл. 1). На глубине 10–20 см различия в содержании $C_{опр}$ между разными типами землепользования сокращались, а на глубине 30–40 см увеличивалось пространственное варьирование содержания $C_{опр}$ на участках сенокосов и залежей.

Содержание $C_{опр}$ в черноземе под залежью в верхнем слое было выше по сравнению с изученным черноземом пашни – 5.0% и 3.7% соответственно (табл. 1), что показано в ряде работ (Семенов и др., 2008, 2016; Курганова и др., 2009; Семенов, Когут, 2015; Semenov et al., 2018; Семенов, 2020). Однако уже на глубине 20–30 см значения $C_{опр}$ в черноземе залежи (3.6%) и пашне (3.4%) статистически не различались. С увеличением глубины различия в со-

держании $C_{\text{опр}}$ в почве залежи и пашни полностью нивелировались, что согласуется с аналогичными работами по черноземам (Semenov et al., 2018; Булышева и др., 2020).

Таблица 1. Содержание $C_{\text{опр}}$ в почвах ($n = 5$ для дерново-подзолистых почв; $n = 3$ для черноземов)

Table 1. The content of C_{org} in soils ($n = 5$ for soddy-podzolic soils; $n = 3$ for chernozems)

Почва	Тип землепользования	глубина, см	$C_{\text{опр}}, \%$	Ст. откл.
Дерново-подзолистая	Сенокос	5–10	2.32	0.34
		10–20	1.84	0.66
		30–40	0.63	0.33
	Залежь	5–10	1.89	0.42
		10–20	1.55	0.25
		30–40	0.44	0.33
	Пашня	5–10	1.36	0.13
		10–20	1.23	0.10
		30–40	0.17	0.05
	Пастбище	5–10	1.10	0.06
		10–20	0.98	0.07
		30–40	0.21	0.10
Чернозем	Залежь	0–10	5.01	0.71
		20–30	3.59	0.13
		40–50	2.56	0.26
		60–70	1.66	0.25
		80–90	1.26	0.09
	Пашня	0–10	3.65	0.14
		20–30	3.41	0.13
		40–50	2.51	0.04
		60–70	1.66	0.17
		80–90	1.36	0.13

Общий микробный пул углерода в поверхностном слое дерново-подзолистых почв составлял от 258 до 456 мкг/г почвы в зависимости от типа землепользования (рис. S1, Приложение). На глубине 10–20 см микробный пул углерода не различался статистически (269–334 мкг/г почвы) под залежью, пашней и сенокосом, но значимо снижался до 184 мкг/г почвы под пастбищем (рис. S1). В слое 30–40 см микробный пул углерода резко уменьшался под залежью, пашней и пастбищем до 76 мкг/г почвы, в то время как под сенокосом этот показатель был в 2 раза выше (170 мкг/г почвы). Это свидетельствует о влиянии типа землепользования на почвенный микробиом и микробный углерод на глубине ниже 30 см, несмотря на то что глубина основной вспашки составляла 22 см, которая проводится (пашня), либо ранее проводилась (сенокос, залежь, пастбище) для каждого исследуемого типа землепользования.

Общий микробный пул углерода в поверхностном слое чернозема достигал 387 мкг/г для почвы залежи и 161 мкг/г для почвы пашни (рис. S1). До глубины 30 см микробный углерод в черноземе залежи был в 1.5–3 раза выше ($p < 0.05$), чем в черноземе под пашней (рис. S1). С глубиной различия между черноземом залежи и пашни выравнивались. Влияние длительной вспашки на микробный углерод подпахотных слоев ранее было отмечено для черноземов Каменной Степи и бурых полупустынных почв (Semenov et al., 2018).

Биомасса грибов в составе микробного пула углерода. В исследованных черноземах и дерново-подзолистых почвах в микробной биомассе полностью преобладали (97–99%) грибы (рис. S2, S3, Приложение), поэтому характер распределения биомассы грибов по глубинам и типам землепользования совпадал с таковым для общего микробного углерода (рис. 1). В дерново-подзолистых почвах отмечалось значительное уменьшение биомассы грибов на глубине 30–40 см для всех типов землепользования. Доля мицелия грибов в дерново-подзолистых почвах была идентична (54–61%) для всех типов землепользования в верхних 10 см (рис. 2). Для слоя 30–40 см наибольшая доля мицелия была выявлена под сенокосом (до 51%), в остальных типах землеполь-

зования составляла лишь 23–34% (рис. 2).

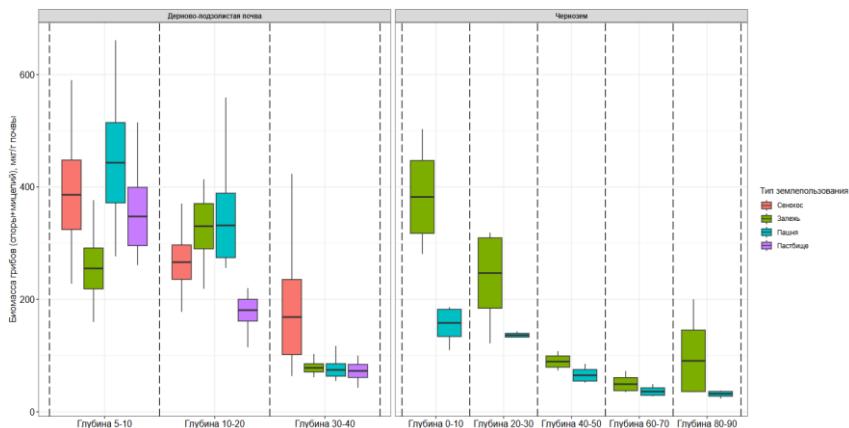


Рис. 1. Биомасса грибов (споры + мицелий) в составе микробного пула углерода дерново-подзолистой почвы и чернозема разных типов землепользования на различных глубинах ($N = 5$ для дерново-подзолистых почв; $N = 3$ для черноземов).

Fig. 1. The total biomass of fungi (spores + mycelium) in the microbial carbon pool of soddy-podzolic soil and chernozem under different land use types at different depths ($N = 5$ for soddy-podzolic soils; $N = 3$ for chernozems).

Доля мицелия в грибной биомассе в поверхностном слое черноземов залежи составляла 73%, пашни – 50% (рис. 2). Для слоя 20–30 см доля мицелия в черноземе под залежью составляла 52%, под пашней – 38%. В слое 80–90 см доля мицелия в черноземе залежи составляла лишь 31%, а в черноземе под пашней мицелий не был выявлен.

Длина мицелия грибов в дерново-подзолистой почве уменьшалась с глубиной от сотен м/г почвы к десяткам м/г почвы (рис. 3). В поверхностном слое длина мицелия в почве залежи, пашни и пастбища составляла 96–131 м/г почвы, сенокоса – 206 м/г. В слое 30–40 см протяженность гиф микобиоты в почве залежи, пашни и пастбища составляла 21–27 м/г почвы, в то время как сенокоса – 104 м/г почвы.

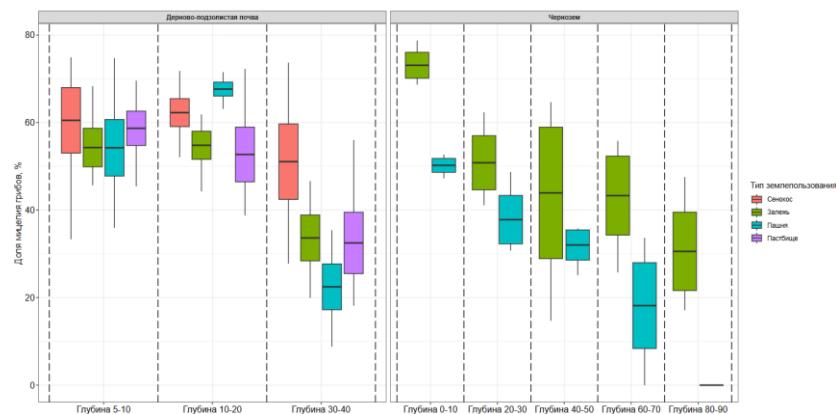


Рис. 2. Доля мицелия грибов в общей грибной биомассе дерново-подзолистой почвы и чернозема разных типов землепользования на различных глубинах ($N = 5$ для дерново-подзолистых почв; $N = 3$ для черноземов).

Fig. 2. Proportion of fungal mycelium in the total fungal biomass of soddy-podzolic soil and chernozem under different land use types at different depths ($N = 5$ for soddy-podzolic soils; $N = 3$ for chernozems).

Длина мицелия грибов в поверхностном слое чернозема залежи составляла 223 м/г почвы, пашни – 63 м/г почвы ($p < 0.05$). С увеличением глубины величина данного показателя сокращалась. В слое 20–30 см в почве залежи длина мицелия снижалась почти в 2 раза (130 м/г почвы), в то время как под пашней почты не менялась (52 м/г почвы). Более глубокие слои чернозема залежи также характеризовались большими значениями длины мицелия грибов по сравнению с черноземом пашни (рис. 3).

Дерново-подзолистые почвы содержали 10^4 – 10^5 спор/г почвы (рис. S4, Приложение). Основная часть пропагул микробиоты была представлена экземплярами мелких размеров в 2–3 мкм. Крупные пропагулы (5 мкм и более) были выявлены только в поверхностном слое дерново-подзолистой почвы залежи и сенокоса, составляя порядка 10^3 клеток/г почвы.

Образцы черноземов содержали 10^3 – 10^4 одноклеточных грибных пропагул (спор и дрожжей) на г почвы (рис. 4S). Большая

часть пропагулы микобиоты была представлена мелкими формами (2–3 мкм), доля которых была больше в почве под пашней (до 89%) по сравнению с залежью (до 76%). Крупные пропагулы (5 мкм и более) были выявлены только в почве залежи, численность которых составляла около 10^2 клеток/г почвы.



Рис. 3. Длина мицелия грибов в дерново-подзолистой почве и черноземе разных типов землепользования на различных глубинах ($N = 5$ для дерново-подзолистых почв; $N = 3$ для черноземов).

Fig. 3. The length of fungal mycelium in soddy-podzolic soil and chernozem under different land use types at different depths ($N = 5$ for soddy-podzolic soils; $N = 3$ for chernozems).

Биомасса прокариот в составе микробного пула углерода в верхнем слое дерново-подзолистой почвы была идентична (2.5 мкг/г почвы) под сенокосом, залежью и пашней, но значительно повышалась (до 4 мкг/г) под пастбищем ($p < 0.05$) (рис. 4). С глубиной тенденция к повышению величин биомассы прокариот в почве пастбища сохранялась. Биомасса прокариот в черноземе залежи была значительно выше по сравнению с почвой пашни для всех рассмотренных глубин ($p < 0.05$) (рис. 4). Протяженность мицелия актиномицетов в проанализированных черноземах и дерново-подзолистых почвах составляла несколько десятков метров на г почвы (рис. S5, Приложение).

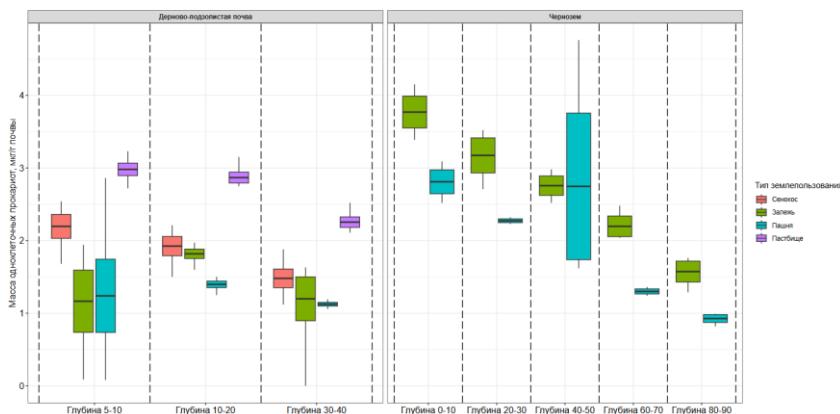


Рис. 4. Общая биомасса прокариот (одноклеточные формы + мицелий) в составе микробного пула углерода дерново-подзолистой почвы и чернозема разных типов землепользования на различных глубинах ($N = 5$ для дерново-подзолистых почв; $N = 3$ для черноземов).

Fig. 4. The total prokaryotic biomass (unicellular organisms + mycelium) in the microbial carbon pool of soddy-podzolic soil and chernozem under different land use types at different depths ($N = 5$ for soddy-podzolic soils; $N = 3$ for chernozems).

По порядку значений биомасса прокариот в изученных черноземах и дерново-подзолистых почвах соответствует таковым для черноземов Башкортостана и дерново-подзолистых почв средней полосы России (Полянская и др., 2012, 2017; Никитин и др., 2019), а также серо-гумусовым глеевым почвам Костромской области (Полянская и др., 2020). Однако это на порядок выше по сравнению со значениями для черноземов Алтайского края и Челябинской области (Полянская и др., 2016) и ниже, чем для обыкновенных черноземов Каменной степи (Манучарова и др., 2005).

Доля прокариот в общем микробном пуле углерода составила 1–3%. Полученные величины полностью соответствуют тем, которые получаются в почвах при использовании метода люминесцентной микроскопии (Полянская и др., 2005; 2012; Ананьева и др., 2008). Тем не менее сравнение структуры микробной биомассы, полученной методами люминесцентной микроскопии и инги-

бирования антибиотиками субстрат-индуцированного дыхания, показало, что используемые методы дают принципиально разные значения вклада бактерий в общую микробную биомассу (1–3% по микроскопии и 26–48% по ингибираванию дыхания соответственно) (Полянская и др., 2017). Использование метода каскадной фильтрации показывает, что люминесцентная микроскопия может значительно недоучитывать количество бактериальных клеток и спор, и, как следствие, численность, биомассу и долю прокариот из-за неучтенных мелких форм бактериальных клеток (Полянская и др. 2017; 2020). Другой возможной причиной низких значений биомассы прокариот может служить коэффициент пересчета численности бактериальных клеток в углерод микробной биомассы, который основан на среднем объеме, плотности и диаметре бактериальной клетки. Таким образом, хотя люминесцентная микроскопия может быть использована для определения общего микробного углерода, определяемые величины прокариотной биомассы и отношения грибы/бактерии сильно недоучиваются этим методом при существующем порядке их учета.

Связь типов землепользования с микробными показателями на основе люминесцентной микроскопии. Чтобы оценить влияние типа землепользования на состояние микробного пул углерода на основе данных люминесцентной микроскопии, для полученных переменных был проведен факторный анализ (рис. 6; рис. S6, S7, S8, Приложение).

В случае дерново-подзолистой почвы первая и вторая компоненты факторного анализа в сумме объясняли 51% вариации данных (рис. S6). Вдоль компоненты 1, которая объясняет 33.5% вариации переменных, разделились точки, связанные с глубиной отбора проб, а вдоль компоненты 2, объясняющей 17.6% вариации, разделились точки, связанные с рассматриваемыми типами землепользования (рис. S6). Таким образом, согласно результатам факторного анализа, в случае дерново-подзолистой почвы на измеренные показатели микробного пул углерода, полученные методом люминесцентной микроскопии, существенно большее влияние оказывает глубина отбора проб, нежели тип землепользования.

Тем не менее можно выделить показатели, изменение которых было связано со сменой типа землепользования. Наибольшее влияние на компоненту 2 (ось Y), по которой идет разделение точек по типам землепользования, оказывают биомасса одноклеточных прокариот, доля одноклеточных прокариот, доля мицелия актиномицетов и суммарная масса прокариот (рис. 5). Данные микробиологические показатели достигали максимальных значений в почве пастбища (рис. 4; рис. S2, S5). Для других типов землепользования (сенокос, залежь, пашня), которые не образовывали выраженных скоплений точек (рис. S6), связанные с ними параметры люминесцентной микроскопии по результатам факторного анализа не были выявлены. Таким образом, биомасса и доля прокариот, а также длина мицелия были основными показателями структуры микробного пула углерода, связанными с изменением типа землепользования для обоих типов почв.

По результатам анализа PLS-DA с визуализацией relevance network были отмечены корреляции некоторых других параметров с типами землепользования (рис. 6). Влияние сенокоса выражалось в увеличении доли мицелия грибов и биомассы мицелия, а также уменьшении доли мелких спор (рис. 6). Для почвы залежи было отмечено уменьшение массы одноклеточных прокариот, суммарной массы прокариот и увеличение доли мицелия актиномицетов. В почве пашни уменьшалась биомасса одноклеточных прокариот и доля одноклеточных прокариот. Однако, как правило, эти закономерности носили спорадический характер (отмечены только в отдельных слоях) и были слабо выражены (имеют низкий уровень корреляции) из-за сильной дисперсии переменных.

Результаты факторного анализа для чернозема согласуются с результатами анализа PLS-DA с визуализацией relevance network (рис. 5, 6, 7). Помимо выделенных выше микробиологических показателей на основе люминесцентной микроскопии, изменение которых было ассоциировано с разными типами землепользования, ряд показателей почти не изменялся в черноземе разного землепользования: доля грибов, доля прокариот, биомасса спор, биомасса спор размером 3 мкм, биомасса спор размером 2 мкм (рис. 7).

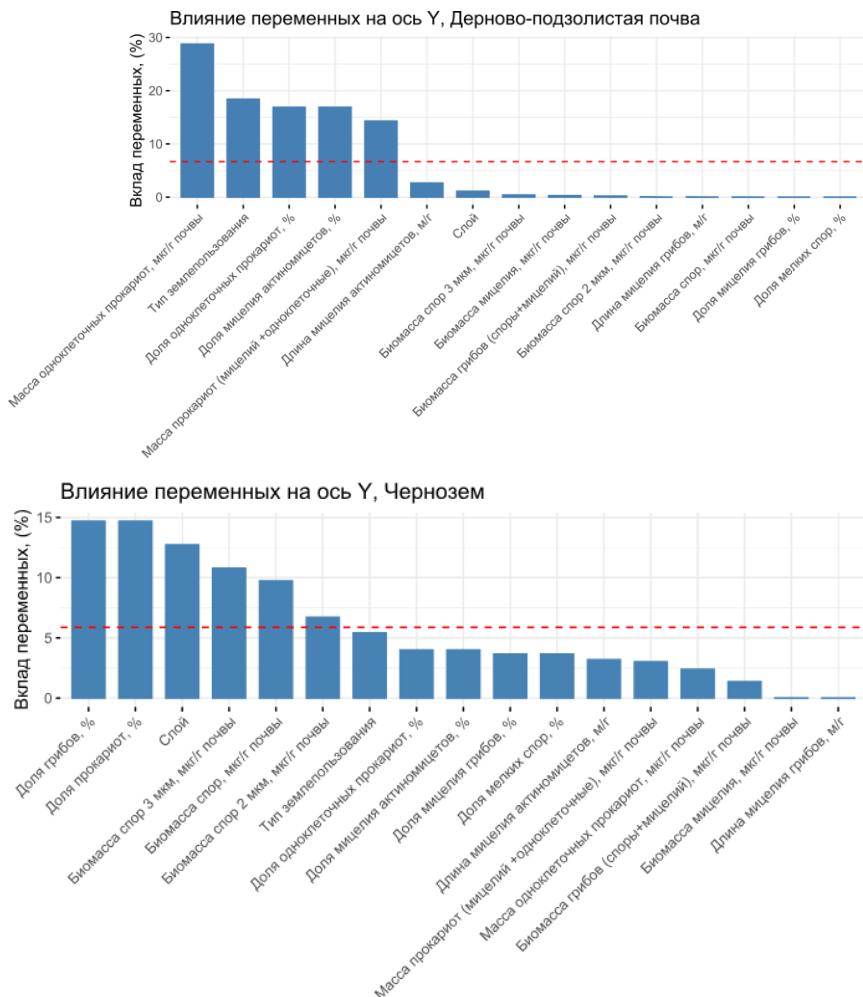


Рис. 5. Вклад показателей люминесцентной микроскопии в выявление различий между исследуемыми черноземами и дерново-подзолистыми почвами на основе факторного анализа.

Fig. 5. The contribution of luminescent microscopy indicators to the revealing of differences between the studied chernozems and soddy-podzolic soils based on factor analysis.

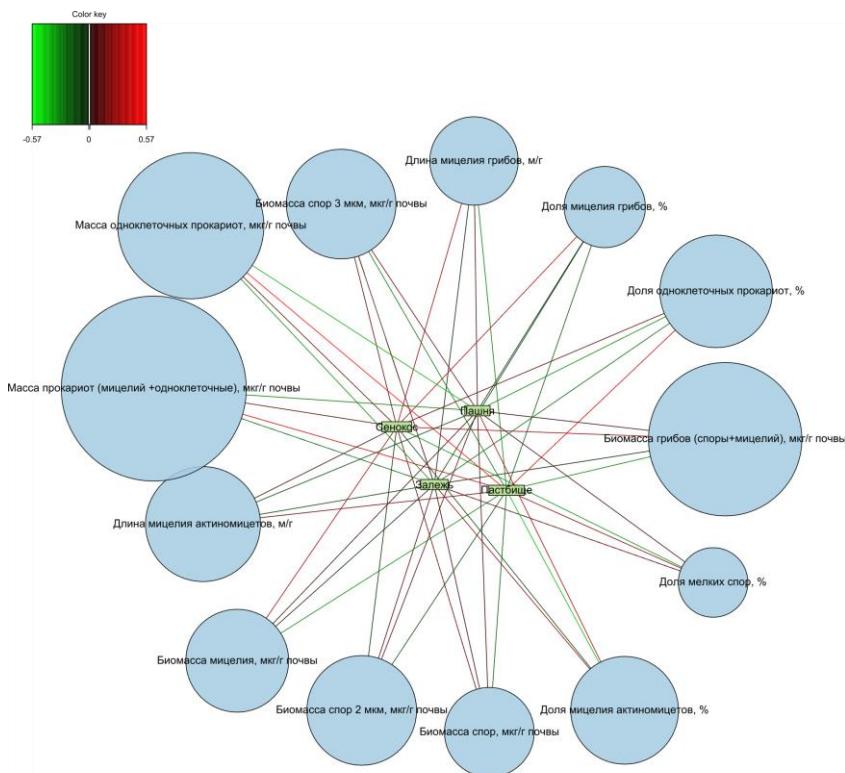


Рис. 6. График связей на основе PLS-DA, демонстрирующий корреляции между параметрами люминесцентной микроскопии и типом землепользования для дерново-подзолистой почвы. Узлы представляют собой переменные, а цвет линий обозначает направление корреляции: красный цвет указывает на положительную связь с типом землепользования, зеленый – на отрицательную связь. Яркость цвета означает силу связи.

Fig. 6. A PLS-DA-based linkage plot illustrates the relationship between fluorescence microscopy parameters and land use type for soddy-podzolic soil. Nodes represent variables, and line colors indicate the correlation direction: red for a positive relationship with land use type and green for a negative one. The brightness of the color reflects the strength of the relationship.

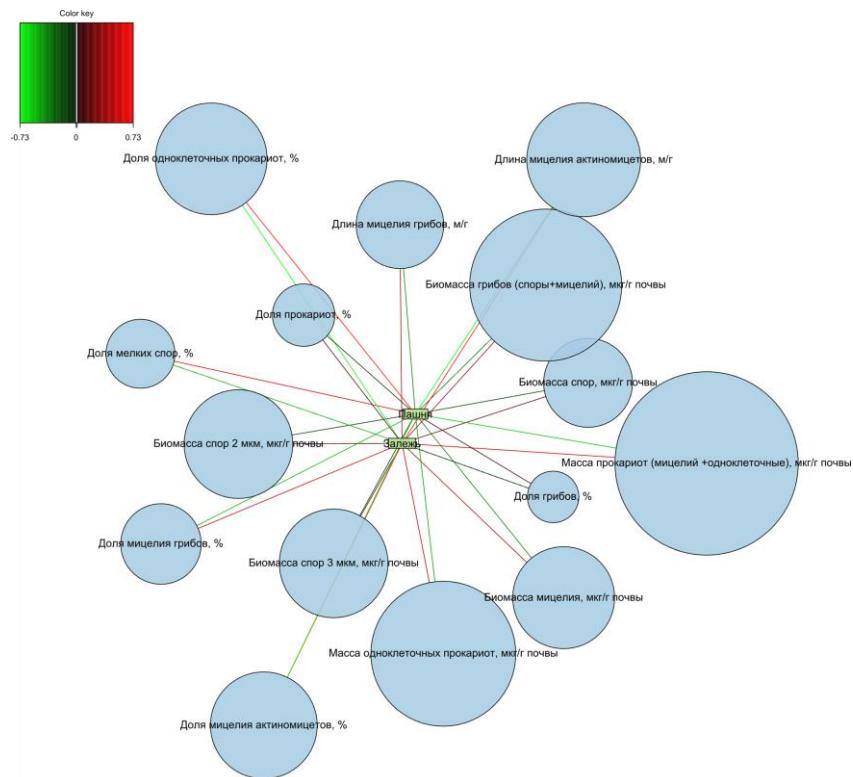


Рис. 7. График связей на основе PLS-DA, демонстрирующий корреляции между параметрами люминесцентной микроскопии и типом землепользования для чернозема. Узлы представляют собой переменные, а цвет линий обозначает направление корреляции: красный цвет указывает на положительную связь с типом землепользования, зеленый – на отрицательную связь. Яркость цвета означает силу связи.

Fig. 7. A PLS-DA-based linkage plot illustrates the relationship between fluorescence microscopy parameters and land use type for chernozem. Nodes represent variables, and line colors indicate the correlation direction: red for a positive relationship with land use type and green for a negative one. The brightness of the color reflects the strength of the relationship.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование метода люминесцентной микроскопии позволило выявить значительное влияние землепользования на размеры и соотношения различных компонентов в составе микробного пула углерода в черноземе. Большинство показателей структуры микробной биомассы (численность грибов, длина мицелия грибов и актиномицетов, биомасса прокариот) были выше в черноземе залежи, по сравнению с пашней, при этом различия проявлялись для более глубинных слоев 60–70 и 80–90 см. Несмотря на различия в содержании общего органического углерода, дерново-подзолистая почва разных типов сельскохозяйственного использования не отличалась по большей части микробиологических показателей, диагностируемых методом люминесцентной микроскопии.

Факторный анализ показал, что биомасса и доля прокариот, а также длина мицелия являются показателями структуры микробного пула углерода, определяемыми методом люминесцентной микроскопии, которые были ассоциированы с разными типами землепользования для обоих типов почв. Выявленные крайне высокие значения соотношений грибы/бактерии, по-видимому, обусловлены недооценкой биомассы бактериальных клеток используемым методом. Тем не менее полученные результаты демонстрируют, что люминесцентная микроскопия может быть использована в качестве дополнительного подхода к более точным методам оценки микробного пула углерода и позволяет определить влияние различных типов сельскохозяйственного землепользования на размеры и структуру микробной биомассы в почвах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Стольникова Е.В., Звягинцев Д.Г. Соотношение биомассы грибов и бактерий в профиле лесных почв // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2010. № 3. С. 308–317.
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.
3. Булышева А.М., Хохлова О.С., Бакунович Н.О., Русаков А.В., Мякишина Т.Н., Рюмин А.Г. Изменение карбонатного состояния

- черноземов Приазовья при переходе их из пашни в залежь // Почвоведение. 2020. № 8. С. 1025–1038. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X2008002X>.
4. Добровольская Т.Г., Зягинцев Д.Г., Чернов И.Ю., Головченко А.В., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Манучарова Н.А., Марфенина О.Е., Полянская Л.М., Степанов А.Л., Умаров М.М. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1087–1087. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0032180X1509003>.
5. Зягинцев Д.Г. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
6. Курганова И.Н., Ермолаев А.М., Кузяков Я.В. Изменение пулов органического углерода при самовосстановлении пахотных черноземов // Агрохимия. 2009. № 5. С. 5–12.
7. 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 В.В. Докучаева. 2024. Вып. 118. С. 79–127. DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2024-118-79-127>.
8. Манучарова Н.А., Белова Э.В., Воробьев А.В., Полянская Л.М., Степанов А.Л. Сукцессия хитинолитических микроорганизмов в черноземе // Микробиология. 2005. № 5. С. 693–698.
9. Никитин Д.А., Чернов Т.И., Тхакахова А.К., Семенов М.В., Бгажба Н.А., Железова А.Д., Марфенина О.Е., Кутовая О.В. Влияние низких температур на структуру микробной биомассы в почвенных образцах при их хранении // Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева. 2017. Вып. 89. С. 36–53. DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2017-89-36-53>.
10. Никитин Д.А., Чернов Т.И., Железова А.Д., Тхакахова А.К., Никитина С.А., Семенов М.В., Ксенофонтова Н.А., Кутовая О.В. Сезонная динамика биомассы микроорганизмов в дерново-подзолистой почве // Почвоведение. 2019. № 11. С. 1356–1364. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0032180X19110078>.
11. Никитин Д.А., Семенов М.В., Чернов Т.И., Ксенофонтова Н.А., Железова А.Д., Иванова Е.А., Хитров Н.Б., Степанов А.Л. Микробиологические индикаторы экологических функций почв (обзор) // Почвоведение. 2022. № 2. С. 228–243. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X22020095>.
12. Никитин Д.А., Семенов М.В., Ксенофонтова Н.А., Тхакахова А.К., Русакова И.В., Лужин С.М. Влияние внесения соломы на состояние микробиома дерново-подзолистой почвы // Почвоведение. 2023. № 5. С.

- 640–653. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601189>.
13. Полянская Л.М., Зягинцев Д.Г. Содержание и структура микробной биомассы как показатели экологического состояния почв // Почвоведение. 2005. № 6. С. 706–714.
14. Полянская Л.М., Суханова Н.И., Чакмазян К.В., Зягинцев Д.Г. Особенности изменения структуры микробной биомассы почв в условиях залежи // Почвоведение. 2012. № 7. С. 792–792.
15. Полянская Л.М., Пинчук И.П., Степанов А.Л. Сравнительный анализ методов люминесцентной микроскопии и каскадной фильтрации для оценки численности и биомассы бактерий в почве: роль разведения почвенной суспензии // Почвоведение. 2017. № 10. С. 1216–1219. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0032180X16100117>.
16. Полянская Л.М., Юмаков Д.Д., Тюгай З.Н., Степанов А.Л. Соотношение грибов и бактерий в темногумусовой лесной почве // Почвоведение. 2020. № 9. С. 1094–1099. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X20090129>.
17. Семенов В.М., Иванникова Л.А., Кузнецова Т.В., Семенова Н.А., Тулина А.С. Минерализуемость органического вещества и углерод-секвестрирующая емкость почв зонального ряда // Почвоведение. 2008. № 7. С. 819–832.
18. Семенов М.В., Стольникова Е.В., Ананьева Н.Д., Иващенко К.В. Структура микробного сообщества почвы катены правобережья р. Оки // Изв. РАН. Сер. Биол. 2013. № 3. С. 299–308.
19. Семенов В.М., Когут Б.М. Почвенное органическое вещество. М.: ГЕОС, 2015. 233 с.
20. Семенов М.В., Манучарова Н.А., Степанов А.Л. Распределение метаболически активных представителей прокариот (архей и бактерий) по профилям чернозема и буровой полупустынной почвы // Почвоведение. 2016. № 2. С. 239–248. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0032180X16020106>.
21. Семенов В.М., Когут Б.М., Зинякова Н.Б., Масютенко Н.П., Маликова Л.С., Лебедева Т.Н., Тулина А.С. Биологически активное органическое вещество в почвах европейской части России // Почвоведение. 2018. № 4. С. 457–472. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0032180X1804007X>.
22. 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. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0032180X19080124>.
23. Семенов В.М. Функции углерода в минерализационно-иммобилизационном обороте азота в почве // Агрохимия. 2020. № 6. С. 78–96. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0002188120060101>.
24. Семенов М.В., Ксенофонтова Н.А., Никитин Д.А., Тхакахова А.К.,

- Лукин С.М. Микробиологические показатели дерново-подзолистой почвы и ее ризосфера в полувековом полевом опыте с применением разных систем удобрения // Почвоведение. 2023. № 6. С. 715–729. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601220>.
25. Суико С.В., Ананьева Н.Д., Иващенко К.В., Кудеяров В.Н. Эмиссия CO₂, микробная биомасса и базальное дыхание чернозема при различном землепользовании // Почвоведение. 2019. № 9. С. 1081–1091. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0032180X19090090>.
26. Angst G., Mueller K.E., Nierop K.G., Simpson M.J. 2021. Plant-or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter // Soil Biology and Biochemistry. Vol. 156. P. 108189. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108189>.
27. Finlay R.D., Thorn R.G. The fungi in soil. Modern Soil Microbiology, Third Edition. 2019. P. 65–90.
28. Kassambara A., Mundt F. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. 2020. URL: <https://CRAN.Rproject.org/package=factoextra>.
29. Kramer C., Gleixner G. Soil organic matter in soil depth profiles: distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation // Soil Biology and Biochemistry. 2008. Vol. 40 (2). P. 425–433. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.016>.
30. Lê S., Josse J., Husson F. FactoMineR: an R package for multivariate analysis // Journal of statistical software. 2008. Vol. 25. P. 1–18.
31. Liang C., Amelung W., Lehmann J., Kästner M. Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter // Global Change Biology. 2019. Vol. 25. P. 3578–3590. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14781>.
32. Rohart F., Gautier B., Singh A., Lê Cao K.A. mixOmics: An R package for ‘omics feature selection and multiple data integration // PLoS computational biology. 2017. Vol. 13 (11). P. e1005752.
33. Semenov M.V., Chernov T.I., Tkakakhova 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. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.03.002>.
34. 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. P. 108422. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108422>.
35. Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag, 2016.

REFERENCES

1. Ananyeva N.D., Polyanskaya L.M., Stolnikova E.V., Zvyagintzev D.G., Fungal to bacterial biomass ratio in the forests soil profile, *Biology bulletin*, 2010, Vol. 37, pp. 254–262, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1062359010030064>.
2. Blagodatskaya E.V., Semenov M.V., Yakushev A.V., Activity and biomass of soil microorganisms in changing environmental conditions, Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2016.
3. Bulysheva A.M., Khokhlova O.S., Bakunovich N.O., Rusakov, V.A., Myakshina T.N., Ryumin A.G., Changes in the carbonate status of chernozems of Azov region upon their conversion from cropland to long-term fallow, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, pp. 1182–1194, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229320080025>.
4. Dobrovolskaya T.G., Zvyagintsev D.G., Chernov I.Y., Golovchenko A.V., Zenova G.M., Lysak L.V., Manucharova N.A., Marfenina O.E., Polyanislaya L.M., Stepanov A.L., Umarov M.M., The role of microorganisms in the ecological functions of soils, *Eurasian soil science*, 2015, Vol. 48, pp. 959–967, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229315090033>.
5. Zvyagintsev D.G., *Methods of Soil Microbiology and Biochemistry*, Moscow: Izd-vo MGU, 1991, 304 p.
6. Kurganova I.N., Yermolayev A.M., Kuzyakov Ya.V., Izmeneniye pulov organicheskogo ugleroda pri samovosstanovlenii pakhotnykh chernozemov (Changes in organic carbon pools during self-restoration of arable chernozems), *Agrokhimiya*, 2009, No. 5, pp. 5–12.
7. 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: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2024-118-79-127>.
8. Manucharova N.A., Belova E.V., Vorob'ev A.V., Polyanskaya L.M., Stepanov A.L., Succession of chitinolytic microorganisms in Chernozem soil, *Microbiology*, 2005, Vol. 74, pp. 602–607, DOI: <https://doi.org/10.1007/s11021-005-0109-5>.
9. Nikitin D.A., Chernov T.I., Tkakakhova A.K., Semenov M.V., Bgazhba N.A., Zhelezova A.D., Marfenina O.E., Kutovaya O.V., The impact of low temperatures on the structure of the microbial biomass during the soil samples storage, *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2017, Vol. 89, pp. 36–53, DOI: <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2017-89-36-53>.
10. Nikitin D.A., Chernov T.V., Zhelezova A.D., Tkakakhova A.K., Nikitina S.A., Semenov M.V., Xenofontova N.A., Kutovaya O.V., Seasonal dynam-

- ics of microbial biomass in soddy-podzolic soil, *Eurasian Soil Science*, 2019, Vol. 52, pp. 1414–1421, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229319110073>.
11. Nikitin D.A., Semenov M.V., Chernov T.I., Ksenofontova N.A., Zhelezova A.D., Ivanova E.A., Khitrov N.B., Stepanov A.L., Microbiological indicators of soil ecological functions: a review, *Eurasian Soil Science*, 2022, Vol. 55 (2), pp. 221–234, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229322020090>.
12. Nikitin D.A., Semenov M.V., Ksenofontova N.A., Tkakakhova A.K., Rusakova I.V., Lukin S.M., The influence of straw application on the state of the microbiome of soddy-podzolic soil, *Eurasian Soil Science*, 2023, Vol. 5, pp. 640–653, DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601189>.
13. Polyanskaya L.M., Zvyagintsev D.G., The content and composition of microbial biomass as an index of the ecological status of soil, *Eurasian Soil Science*, 2005, Vol. 38 (6), pp. 625–633.
14. Polyanskaya L.M., Sukhanova N.I., Chakmazyan K.V., Zvyagintsev D.G., Changes in the structure of soil microbial biomass under fallow, *Eurasian Soil Science*, 2012, Vol. 45, pp. 710–716, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229312030088>.
15. Polyanskaya L.M., Pinchuk I.P., Stepanov A.L., Comparative analysis of the luminescence microscopy and cascade filtration methods for estimating bacterial abundance and biomass in the soil: Role of soil suspension dilution, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, pp. 1173–1176, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229317100088>.
16. 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, pp. 1255–1259, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229320090124>.
17. Semenov V.M., Ivannikova L.A., Kuznetsova T.V., Semenova N.A., Tulina A.S., The mineralizability of organic matter and the carbon-sequestering capacity of soils of the zonal series, *Eurasian Soil Science*, 2008, Vol. 7, pp. 819–832.
18. Semenov M.V., Stolnikova E.V., Ananyeva N.D., Ivashchenko K.V., Structure of the microbial community in soil catena of the right bank of the Oka River, *Biology Bulletin*, 2013, Vol. 40, pp. 266–274, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1062359013030084>.
19. Semenov V.M., Kogut B.M., *Pochvennoe organicheskoe veshchestvo* (Soil organic matter), Moscow: GEOS, 2015, 233 p.
20. Semenov M.V., Manucharova N.A., Stepanov A.L., Distribution of metabolically active prokaryotes (Archaea and Bacteria) throughout the profiles of chernozem and brown semidesert soil, *Eurasian Soil Science*, 2016, Vol. 49, pp. 217–225, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229316020101>.
21. Semenov V.M., Kogut B.M., Zinyakova N.B., Masyutenko N.P., Malyukova L.S., Lebedeva T.N., Tulina A.S., Biologically active organic matter in soils

- of European Russia, *Eurasian soil science*, 2018, Vol. 51, pp. 434–447, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229318040117>.
22. Semenov M.V., Manucharova N.A., Krasnov G.S., Nikitin D.A., Stepanov A.L., Biomass and taxonomic structure of microbial communities in soils of the right-bank basin of the Oka River, *Eurasian Soil Science*, 2019, Vol. 52, pp. 971–981, DOI: <https://doi.org/10.1134/S106422931908012X>.
23. Semenov V.M., Functions of carbon in the mineralization–immobilization turnover of nitrogen in soil, *Agrokhimiya*, 2020, Vol. 3, pp. 78–96.
24. Semenov M.V., Ksenofontova N.A., Nikitin D.A., Tkhakakhova A.K., Lukin S.M., Microbiological parameters of soddy-podzolic soil and its rhizosphere in half a century of field experiment using different fertilizer systems, *Eurasian soil science*, 2023, Vol. 6, pp. 715–729, DOI: <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601220>.
25. Sushko S.V., Ananyeva N.D., Ivashchenko K.V., Kudeyarov V.N., Soil CO₂ emission, microbial biomass, and basal respiration of chernozems under different land uses, *Eurasian Soil Science*, 2019, Vol. 52, pp. 1091–1100, DOI: <https://doi.org/10.1134/S1064229319090096>.
26. 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, pp. 108189, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108189>.
27. Finlay R.D., Thorn R.G., *The fungi in soil. Modern Soil Microbiology*, Third Edition, 2019, pp. 65–90.
28. Kassambara A., Mundt F., Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses, 2020, URL: <https://CRAN.Rproject.org/package=factoextra>.
29. Kramer C., Gleixner G., Soil organic matter in soil depth profiles: distinct carbon preferences of microbial groups during carbon transformation, *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, Vol. 40 (2), pp. 425–433, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.09.016>.
30. Lê S., Josse J., Husson F., FactoMineR: an R package for multivariate analysis, *Journal of statistical software*, 2008, Vol. 25, pp. 1–18.
31. Liang C., Amelung W., Lehmann J., Kästner M., Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter, *Global Change Biology*, 2019, Vol. 25, pp. 3578–3590, DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14781>.
32. Rohart F., Gautier B., Singh A., Lê Cao K.A., mixOmics: An R package for ‘omics feature selection and multiple data integration, *PLoS computational biology*, 2017, Vol. 13 (11), pp. e1005752.
33. Semenov M.V., Chernov T.I., Tkhakakhova A.K., Zhelezova A.D., Ivanova E.A., Kolganova T.V., Kutovaya O.V., Distribution of prokaryotic commu-

- nities throughout the Chernozem profiles under different land uses for over a century, *Applied Soil Ecology*, 2018, Vol. 127, pp. 8–18, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.03.002>.
34. 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, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108422>.
35. Wickham H., *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-Verlag, 2016.

ПРИЛОЖЕНИЕ

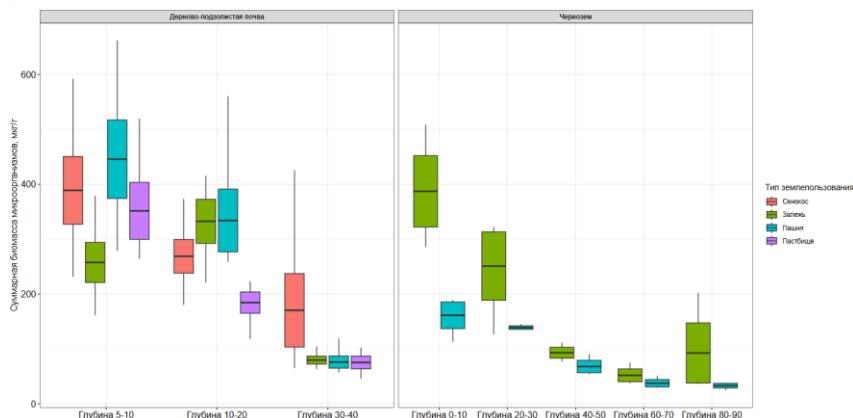


Рис. S1. Общий микробный пул углерода (прокариоты+грибы) в дерново-подзолистой почве и черноземе разных типов землепользования на различных глубинах (N = 5 для дерново-подзолистых почв; N = 3 для черноземов).

Fig. S1. The total microbial biomass carbon (prokaryotes + fungi) in soddy-podzolic soil and chernozem under different land use types at different depths (N = 5 for soddy-podzolic soils; N = 3 for chernozems).

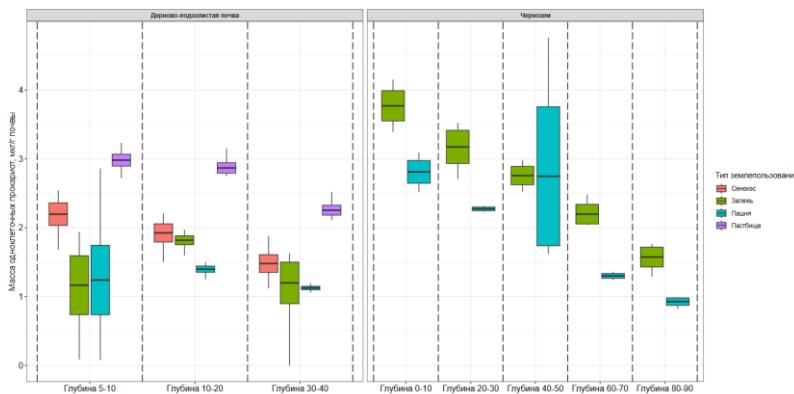


Рис. S2. Биомасса одноклеточных прокариот в дерново-подзолистой почве и черноземе разных типов землепользования на различных глубинах ($N = 5$ для дерново-подзолистых почв; $N = 3$ для черноземов).

Fig. S2. The biomass of unicellular prokaryotes in soddy-podzolic soil and chernozem under different land use types at different depths ($N = 5$ for soddy-podzolic soils; $N = 3$ for chernozems).

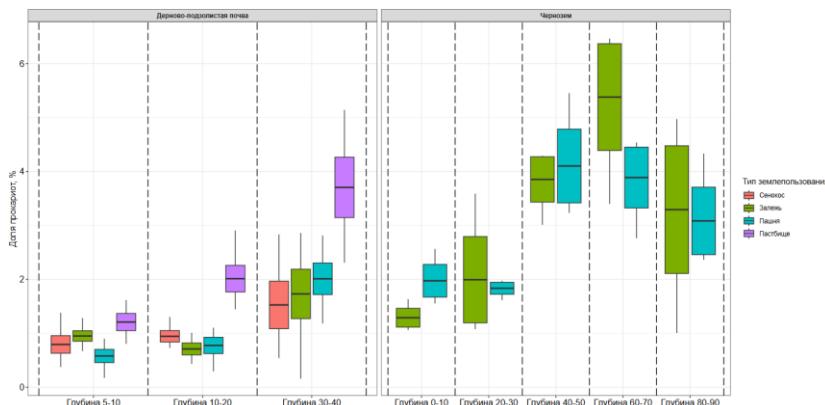


Рис. S3. Доля прокариот в общей микробной биомассе в дерново-подзолистой почве и черноземе разных типов землепользования на различных глубинах ($N = 5$ для дерново-подзолистых почв; $N = 3$ для черноземов).

Fig. S3. Proportion of prokaryotic biomass in total microbial biomass in soddy-podzolic soil and chernozem under different land use types at different depths ($N = 5$ for soddy-podzolic soils; $N = 3$ for chernozems).

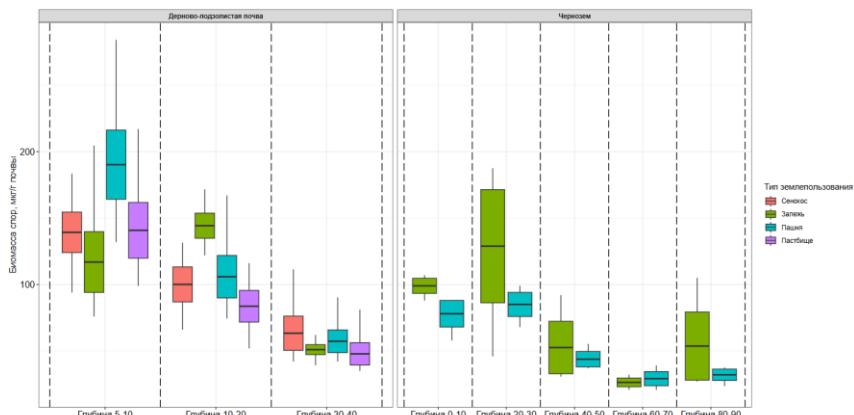


Рис. S4. Биомасса спор грибов в дерново-подзолистой почве и черноземе разных типов землепользования на различных глубинах ($N = 5$ для дерново-подзолистых почв; $N = 3$ для черноземов).

Fig. S4. The biomass of fungal spores in soddy-podzolic soil and chernozem under different land use types at different depths ($N = 5$ for soddy-podzolic soils; $N = 3$ for chernozems).

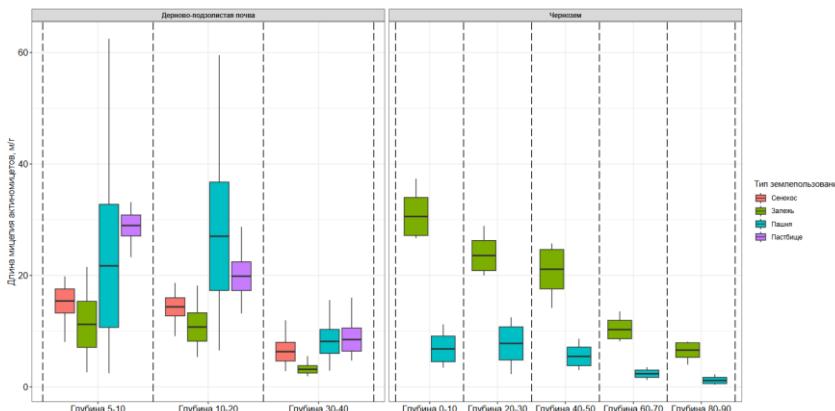


Рис. S5. Длина мицелия актиномицетов в дерново-подзолистой почве и черноземе разных типов землепользования на различных глубинах ($N = 5$ для дерново-подзолистых почв; $N = 3$ для черноземов).

Fig. S5. The length of actinomycete mycelium in soddy-podzolic soil and chernozem under different land use types at different depths ($N = 5$ for soddy-podzolic soils; $N = 3$ for chernozems).

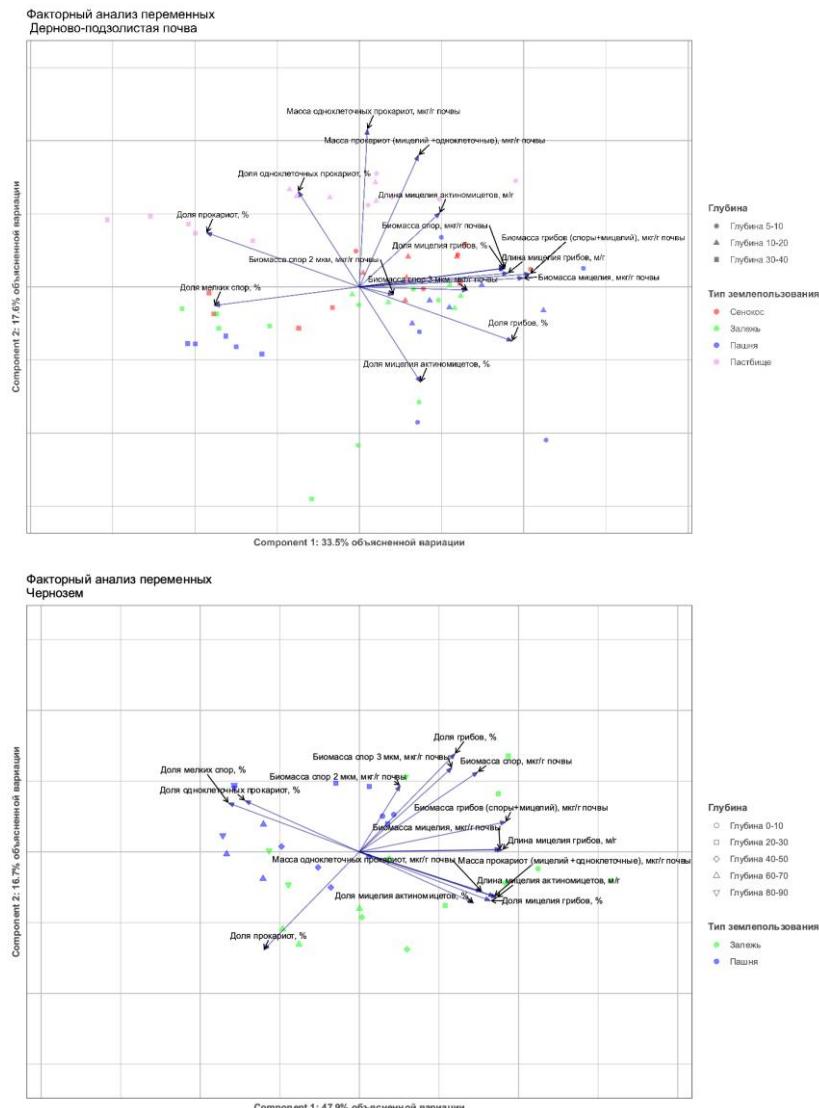


Рис. S6. Факторный анализ показателей люминесцентной микроскопии для дерново-подзолистой почвы и чернозема.

Fig. S6. Factor analysis of luminescent microscopy indicators for soddy-podzolic soil and chernozem.

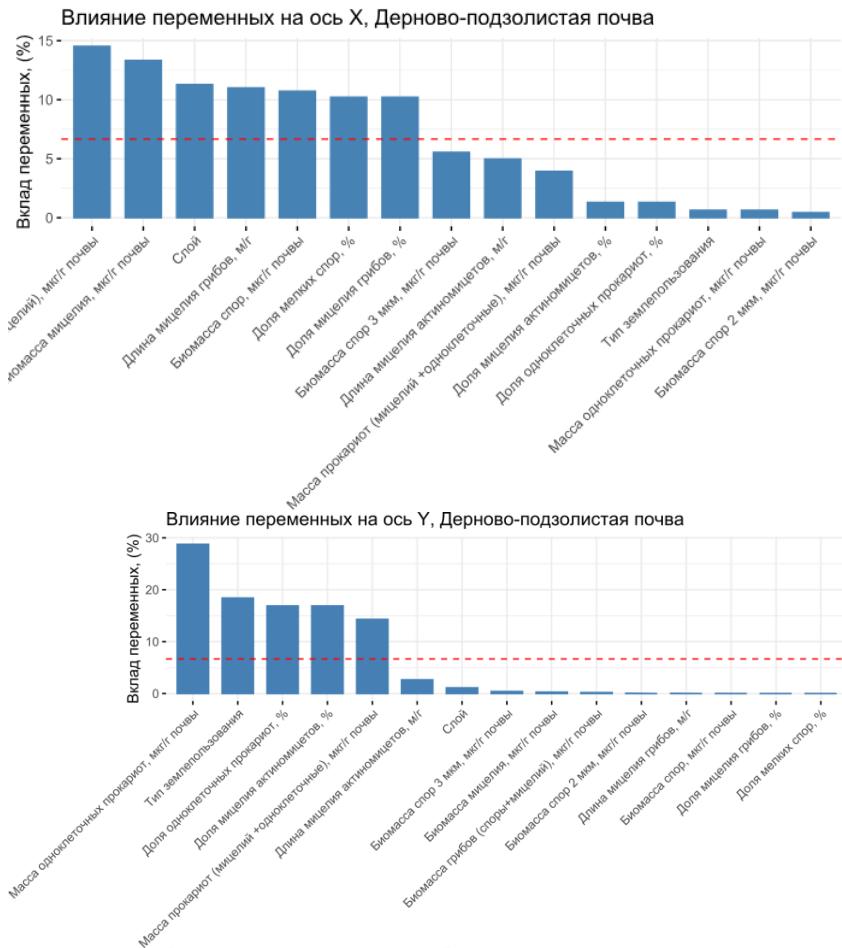


Рис. S7. Результаты факторного анализа для дерново-подзолистой почвы: влияние переменных на оси X и Y.

Fig. S7. Results of factor analysis for sod-podzolic soil: influence of variables on X and Y axes.

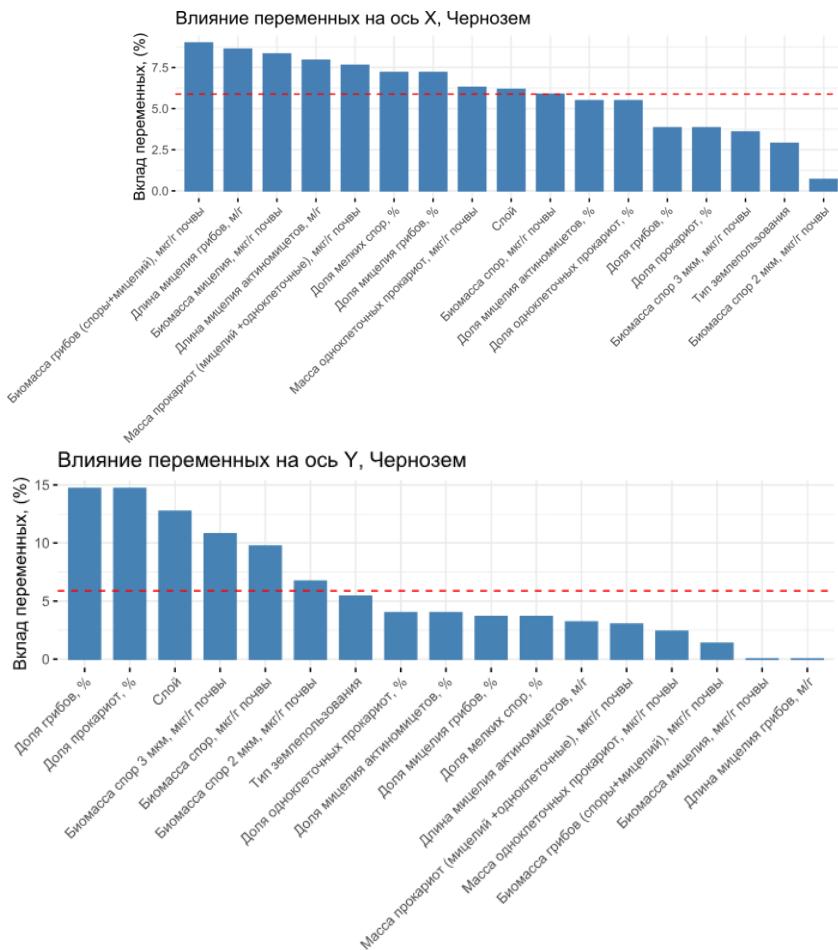


Рис. S8. Результаты факторного анализа для чернозема: влияние переменных на оси X и Y.

Fig. S8. Results of factor analysis for chernozem: influence of variables on X and Y axes.

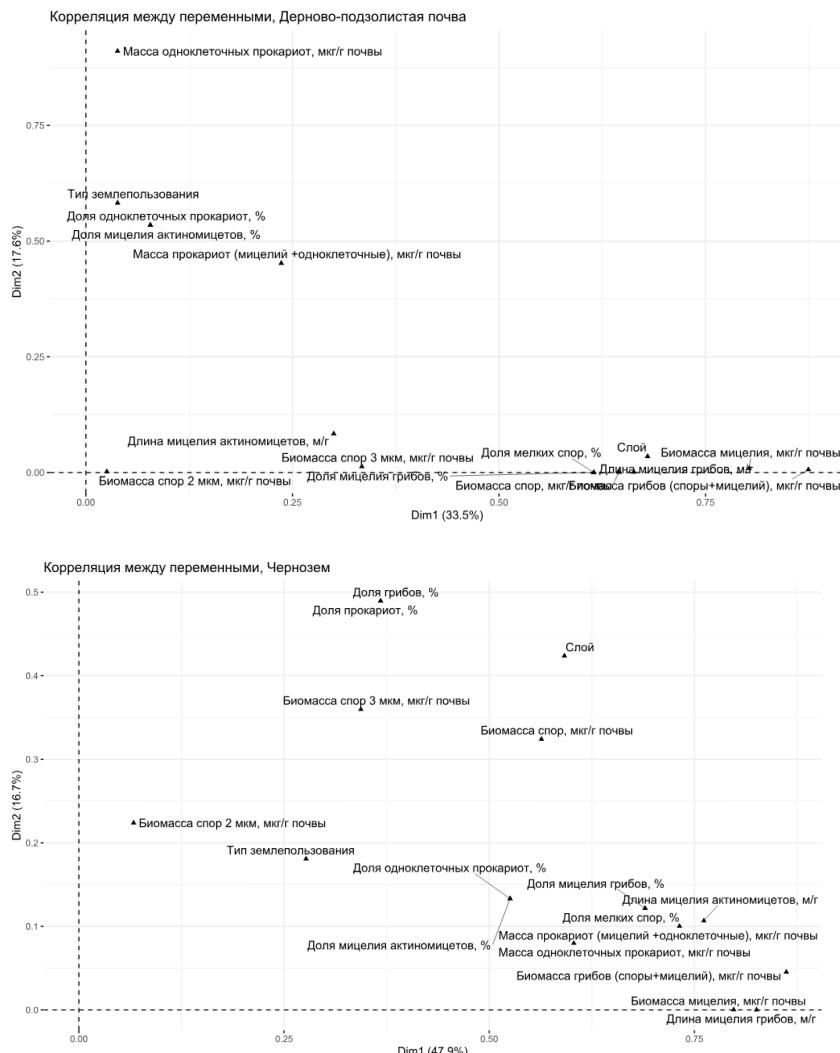


Рис. S9. Факторный анализ показателей люминесцентной микроскопии по методу главных компонент для дерново-подзолистой почвы и чернозема.

Fig. S9. Factor analysis of luminescence microscopy indices by principal component method for sod-podzolic soil and chernozem.

Пространственное варьирование показателей на основе люминесцентной микроскопии в связи с их средним значением. Ранее нами было показано, что величина стандартного отклонения увеличивается по мере увеличения среднего значения C_{opr} , в то время как коэффициент вариации незначимо изменяется при изменении среднего значения C_{opr} как при группировке данных по виду угодья для всей совокупности данных, так и при группировке по разным типам почв. Для большинства микробиологических показателей структуры микробного пула углерода был характерен схожий тип связи между величинами средних значений и соответствующими стандартными отклонениями, за исключением удельных значений (долей) и общей биомассы прокариот (рис. S10–S21). Как и в случае с C_{opr} , коэффициенты вариации практически не изменились при увеличении средних значений рассматриваемых показателей, находясь на уровне 20–40%, однако повышаясь вплоть до 100% в некоторых участках отбора (рис. S10–S21). Стандартное отклонение для аналитических повторностей составляло в среднем 3–10% от средних значений величин (рис. S22).

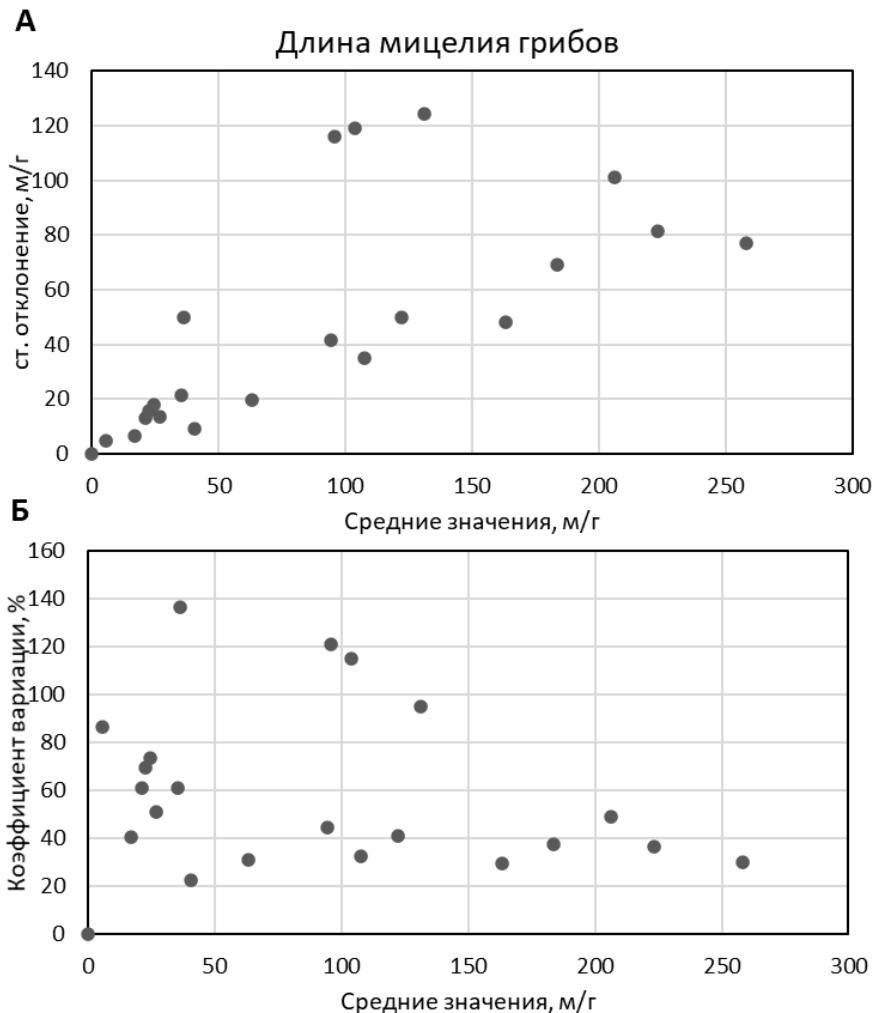


Рис. S10. Связь средних значений длины мицелия со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S10. Correlation of mean mycelial length values with A) standard deviations and B) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

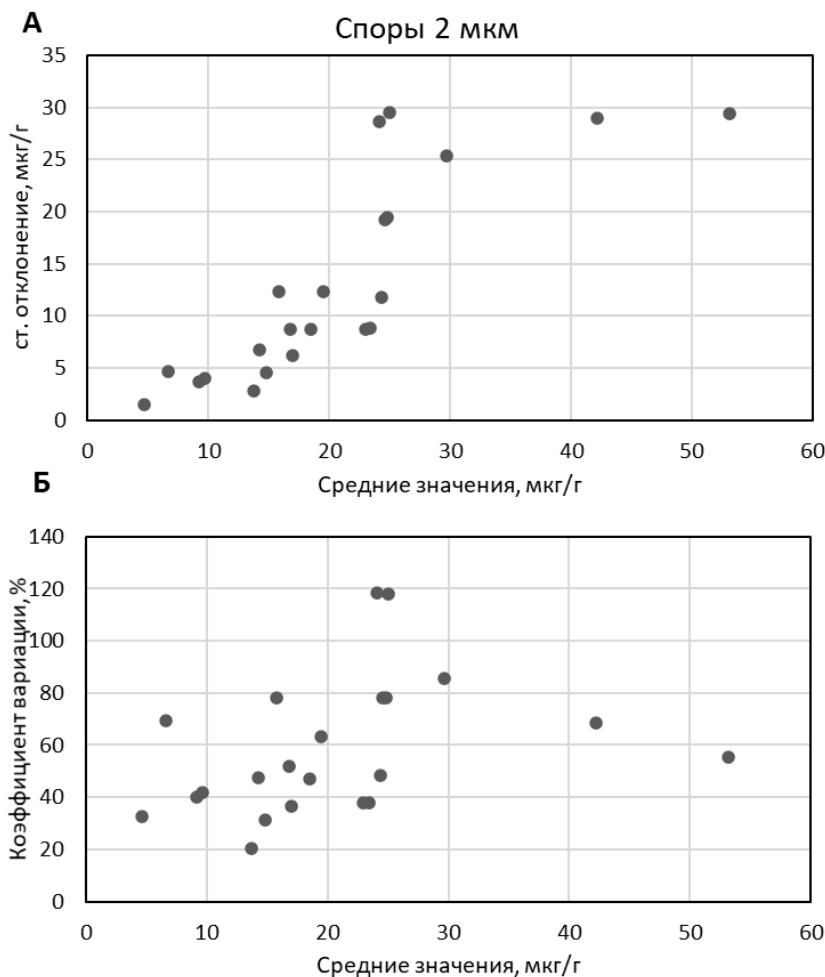


Рис. S11. Связь средних значений биомассы спор грибов диаметром до 2 мкм со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S11. Correlation of mean values of fungal spore biomass up to 2 μm in diameter with А) standard deviations and Б) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

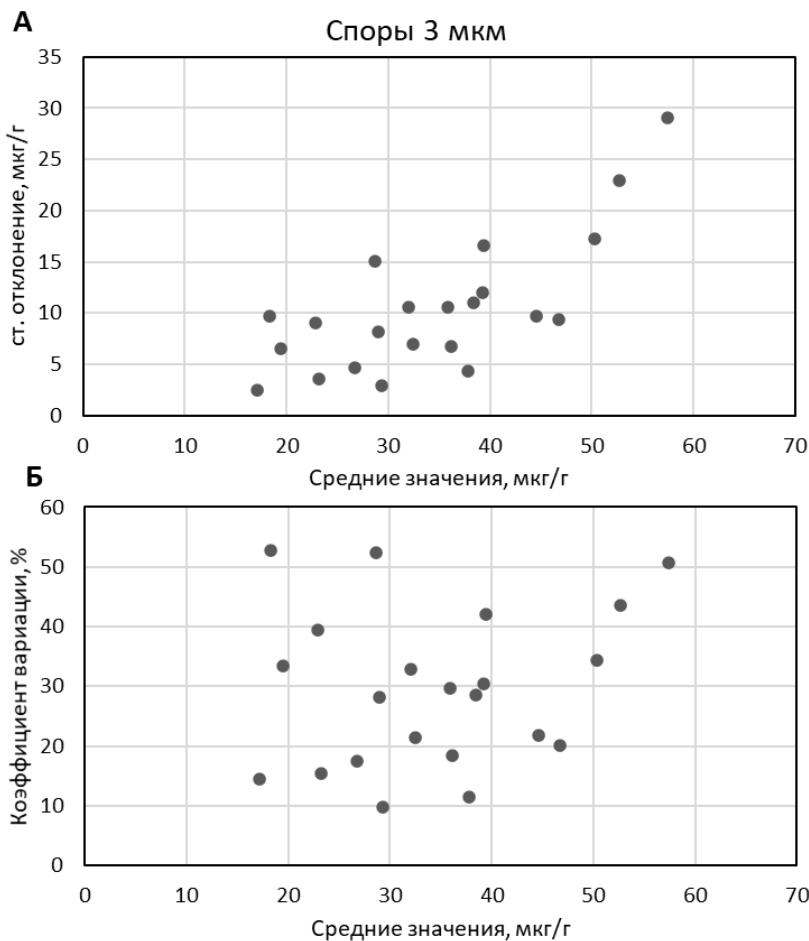


Рис. S12. Связь средних значений биомассы спор грибов диаметром 3 мкм со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S12. Correlation of mean values of 3 µm diameter fungal spore biomass with A) standard deviations and Б) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

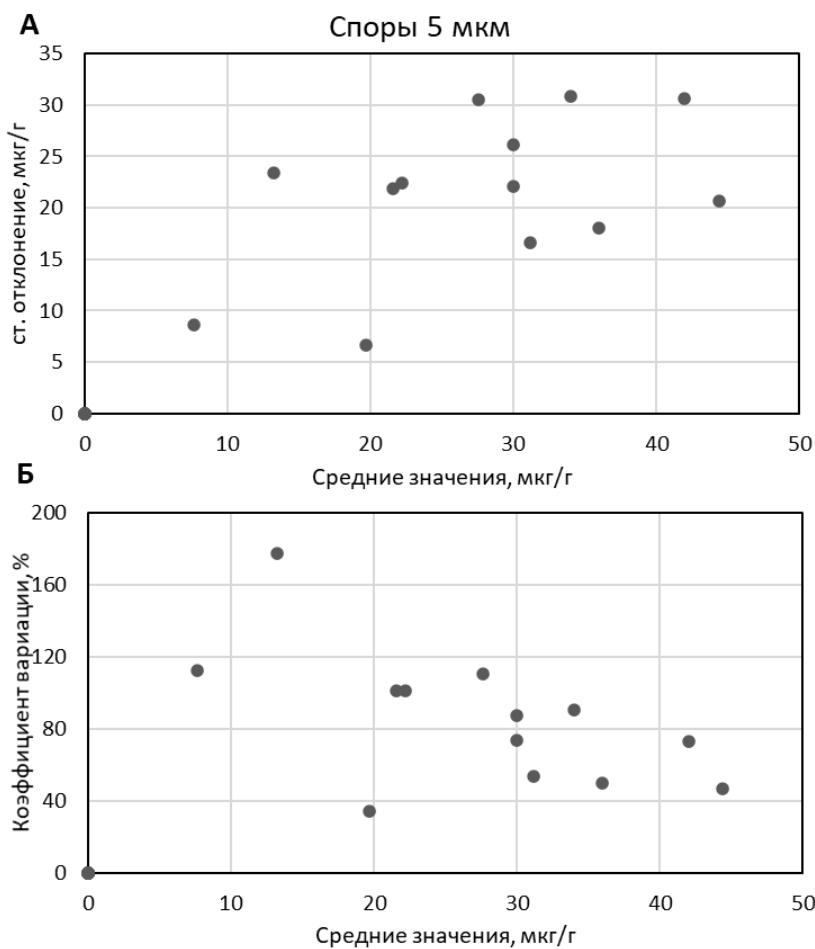


Рис. S13. Связь средних значений биомассы спор грибов диаметром 5 мкм со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S13. Correlation of mean values of 5 μm diameter fungal spore biomass with A) standard deviations and B) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

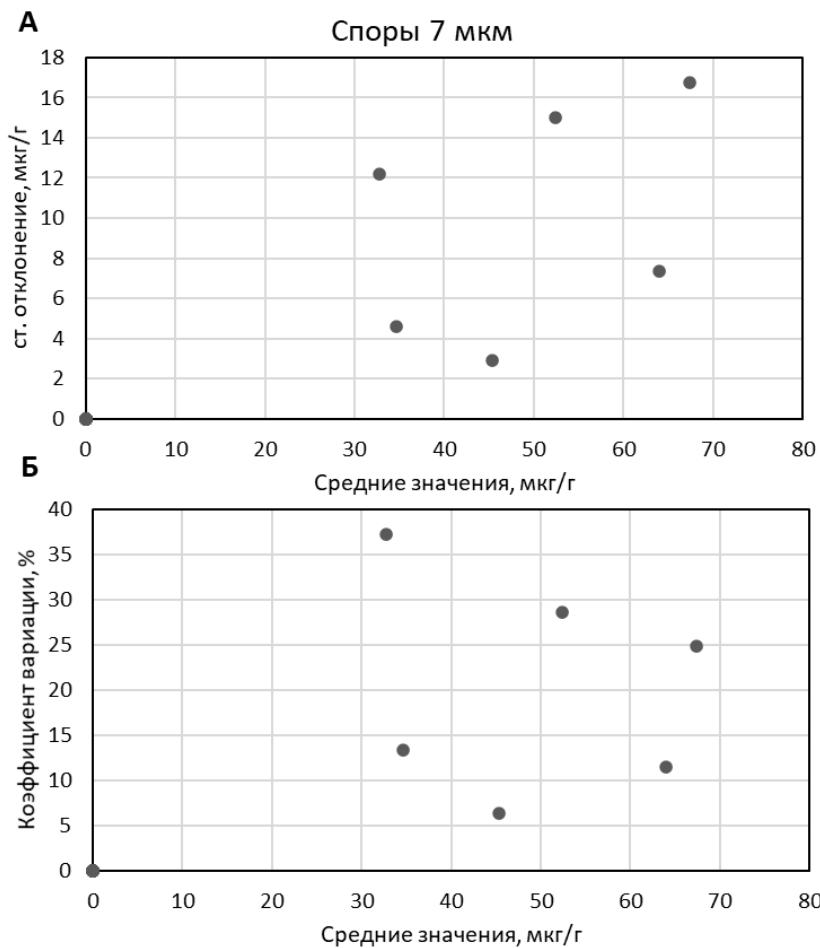


Рис. S14. Связь средних значений биомассы спор грибов диаметром 7 мкм со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S14. Correlation of mean values of 7 μm diameter fungal spore biomass with A) standard deviations and B) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

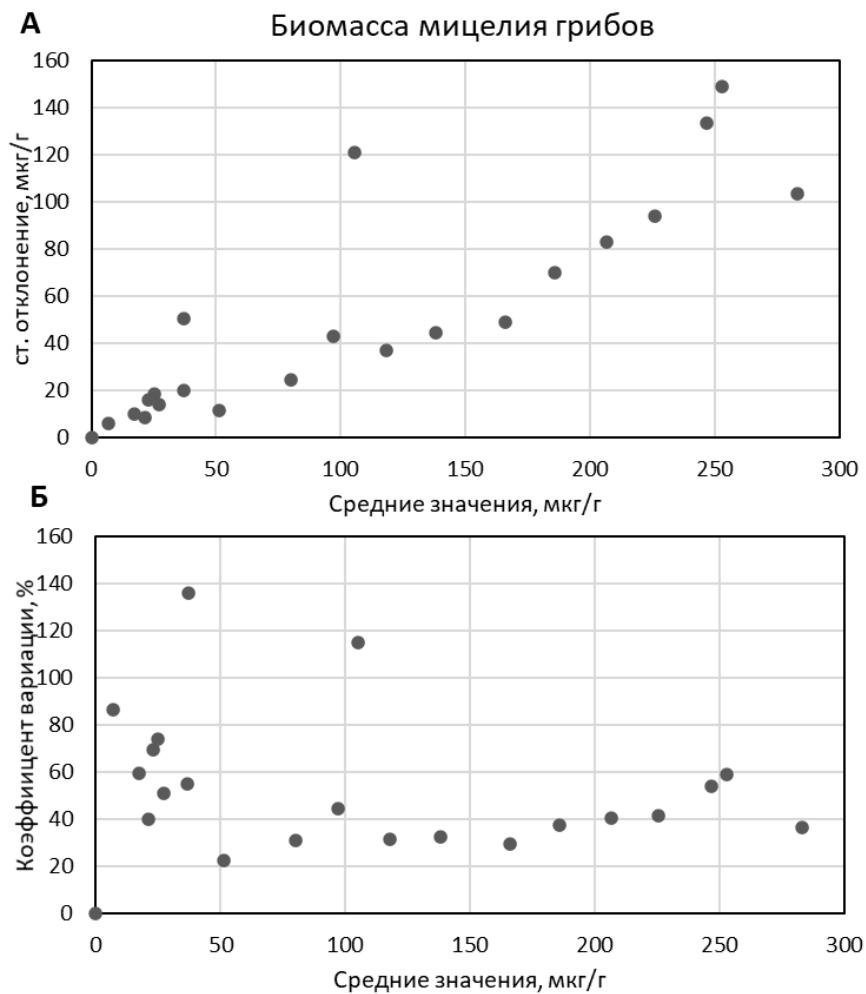


Рис. S15. Связь средних значений биомассы мицелия грибов со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S15. Correlation of mean values of fungal mycelial biomass with A) standard deviations and B) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

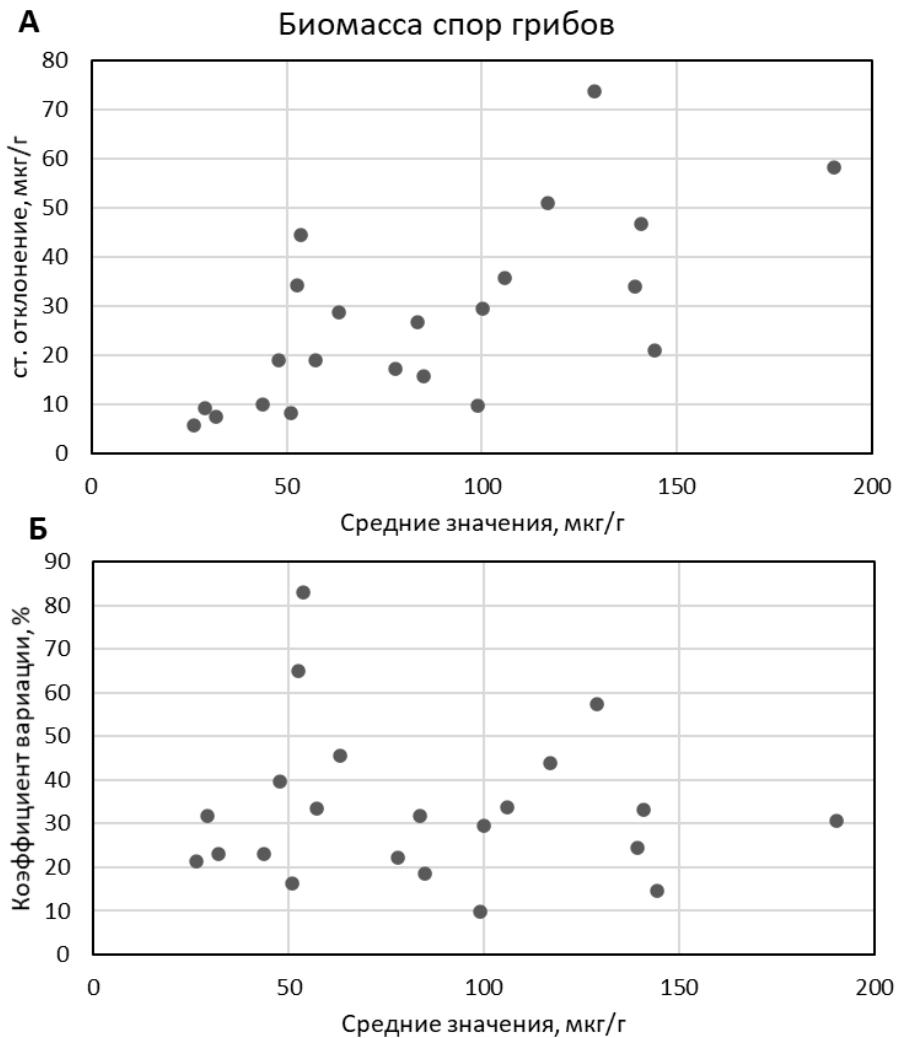


Рис. S16. Связь средних значений биомассы спор грибов со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S16. Correlation of mean values of fungal spore biomass with A) standard deviations and B) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

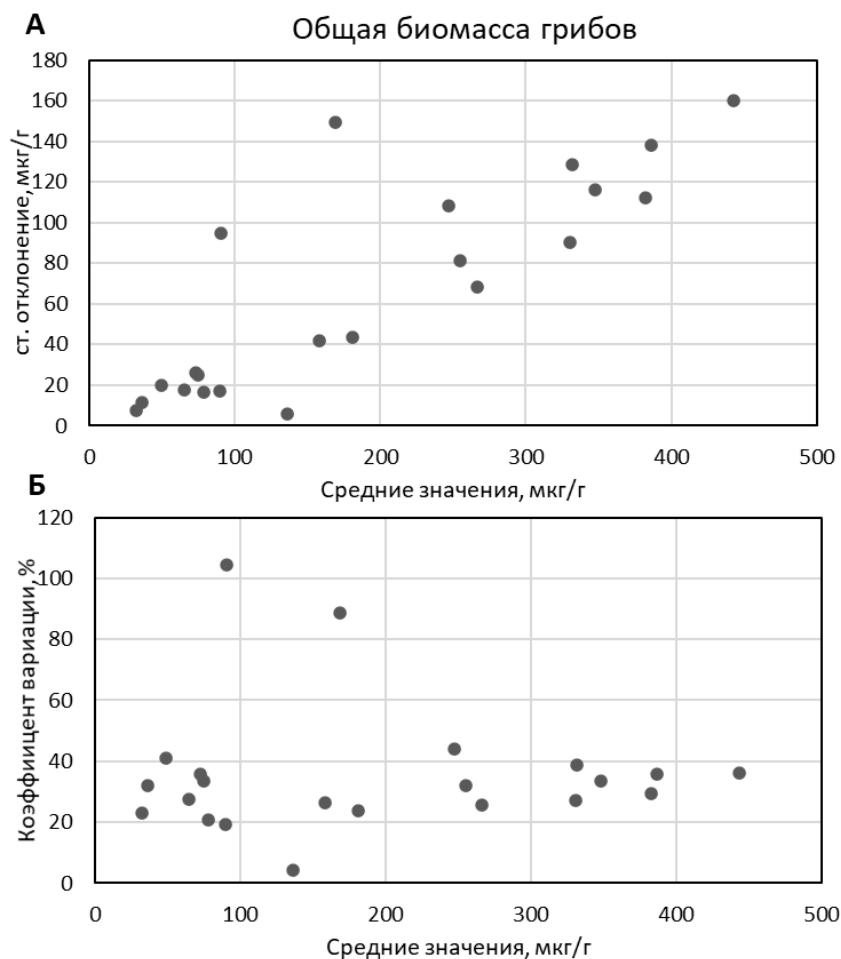


Рис. S17. Связь средних значений общей биомассы грибов со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S17. Correlation of mean values of total fungal biomass with A) standard deviations and B) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

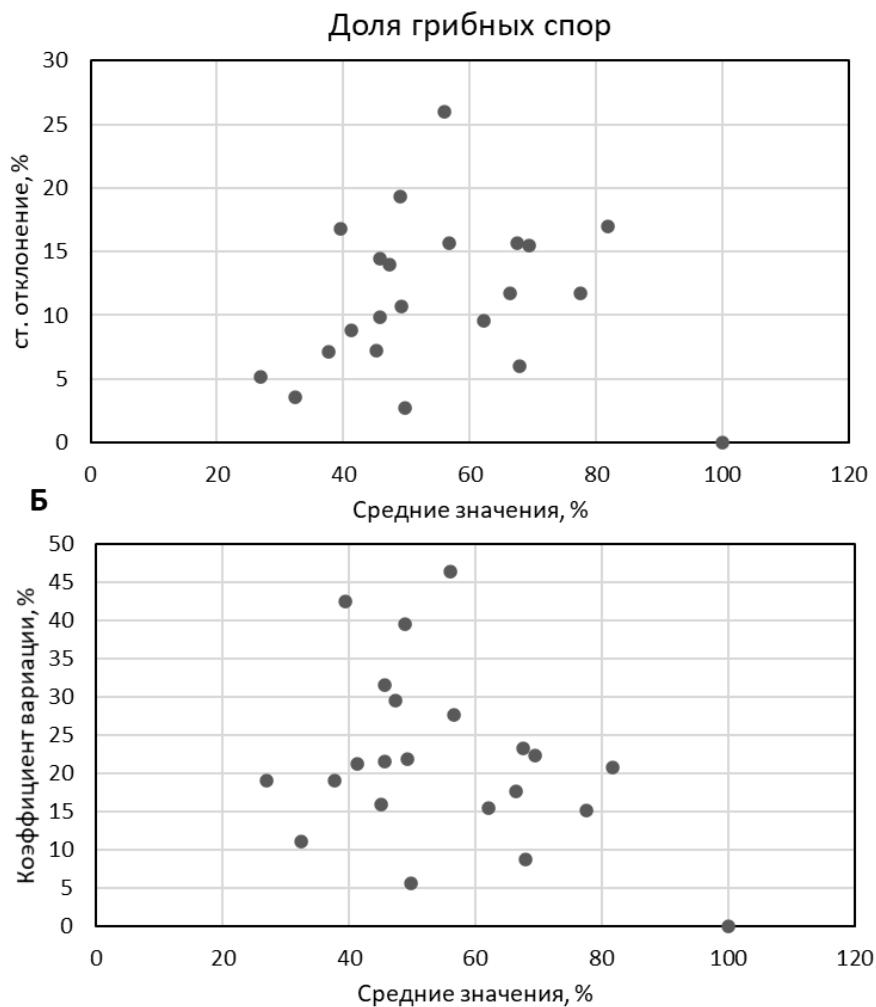


Рис. S18. Связь средних значений доли грибных спор со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S18. Correlation of mean values of fungal spore fraction with A) standard deviations and B) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

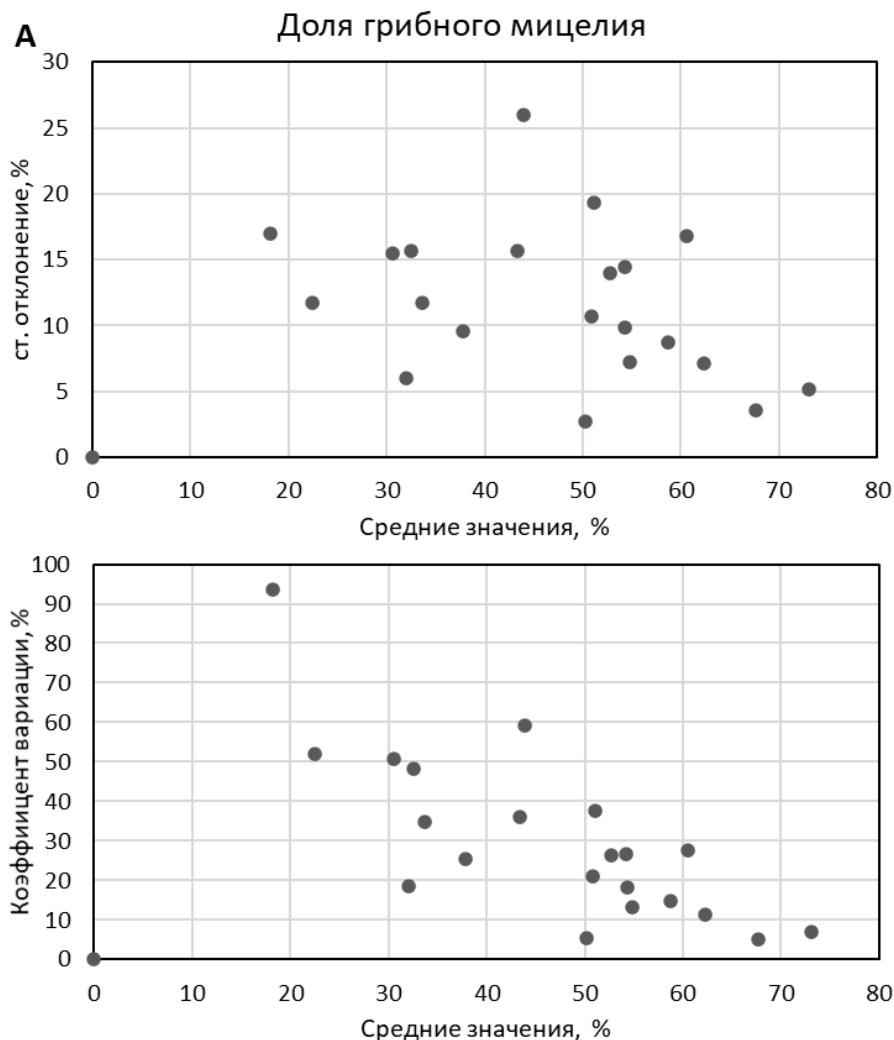


Рис. S19. Связь средних значений доли грибного мицелия со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S19. Correlation of mean values of fungal mycelium fraction with A) standard deviations and B) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

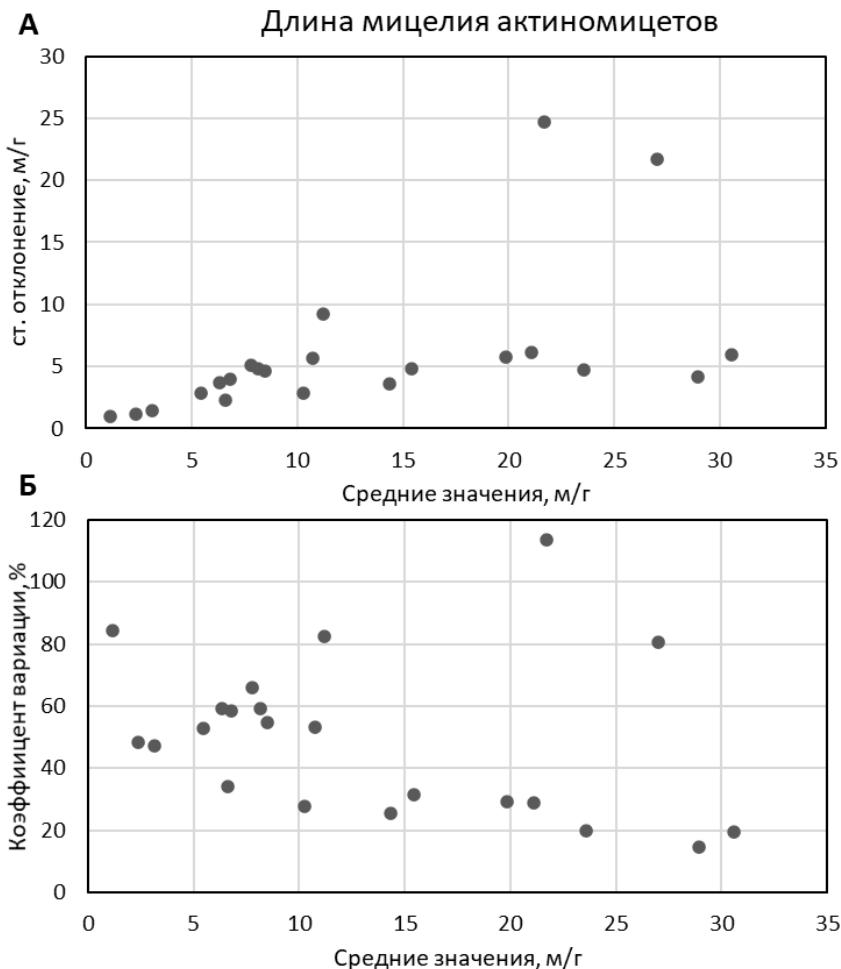


Рис. S20. Связь средних значений длины мицелия актиномицетов со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S20. Correlation of mean values of actinomycete mycelial length with A) standard deviations and Б) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

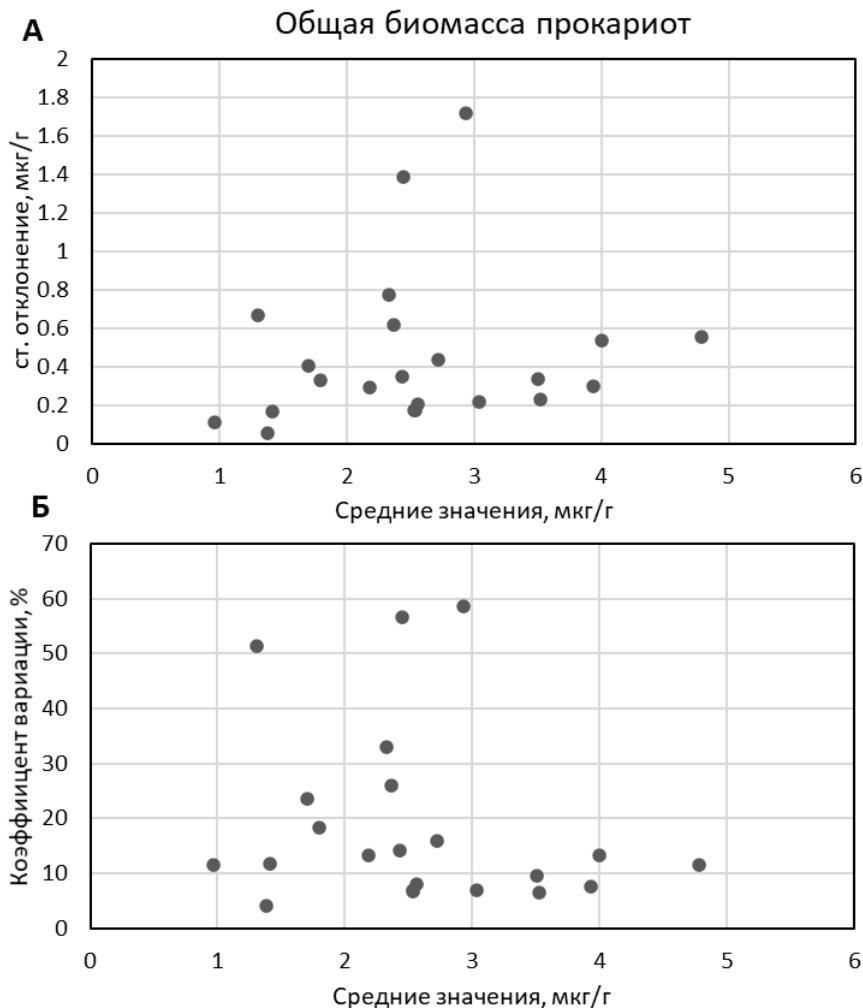


Рис. S21. Связь средних значений общей биомассы прокариот со А) стандартными отклонениями и Б) коэффициентами вариации в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S21. Correlation of mean values of total prokaryote biomass with A) standard deviations and B) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).

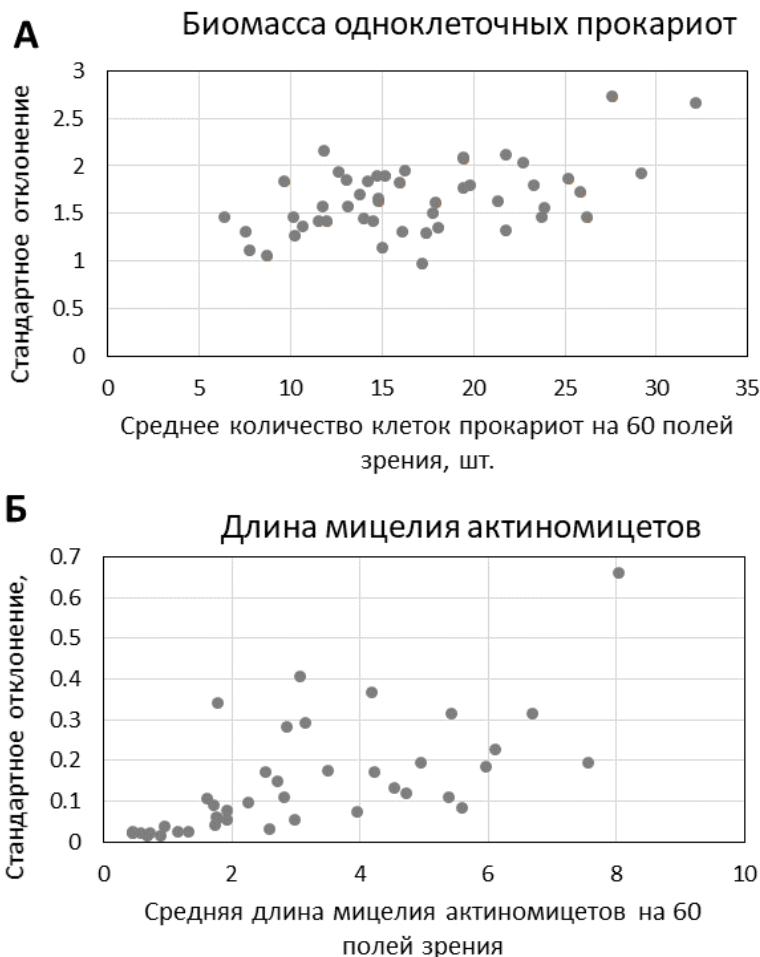


Рис. S22. Связь средних значений для аналитических повторностей А) количества клеток прокариот и Б) длины мицелия актиномицетов со стандартными отклонениями на основе 60 полей зрения микроскопа в исследуемой группе образцов ($N = 90$).

Fig. S22. Correlation of mean values of total prokaryotic biomass with A) standard deviations and B) coefficients of variation in the studied samples ($N = 90$).