

Научная статья

УДК 579.266

<https://doi.org/10.18522/1026-2237-2025-2-152-167>

ВКЛАД МИКРООРГАНИЗМОВ В УГЛЕРОДНЫЙ БАЛАНС: ЭМИССИЯ И СЕКВЕСТРАЦИЯ CO₂ ПОЧВ

Марина Леонидовна Сидоренко¹✉, Ольга Владимировна Нестерова²

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

¹sidorenko@biosoil.ru✉, <https://orcid.org/0000-0002-4035-8395>

²nesterova.ov@dvfu.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3463-0962>

Аннотация. Разнообразие метаболических путей, по которым организмы перерабатывают органические вещества в разных условиях, отражает удивительную адаптивность живых существ и их способность к активной жизнедеятельности в различных экологических нишах. Ключевые аспекты этих процессов заключаются в аэробных и анаэробных способах расщепления исходных веществ. Обобщена роль микроорганизмов в почвенном газообмене, связанном с диоксидом углерода. Рассмотрен вклад отдельных групп микроорганизмов (грибы, бактерии, водоросли) в круговорот углерода. Показано, что влияние микробного сообщества на цикл углерода в почве, по всей видимости, определяется стратегиями жизнедеятельности, которые глубоко укоренены в эволюционной истории микроорганизмов (функциональные группы микробов формируются на уровне семейств или типов, а не видов или родов). Грибная и бактериальная биомасса являются ключевыми компонентами микробного сообщества в почвах, оказывая существенное влияние на углеродный обмен. Водоросли, как автотрофные организмы, также способствуют процессам углеродного цикла, поглощая углекислый газ и участвуя в образовании органического вещества. Несмотря на недостаток данных о конкретном влиянии почвенных водорослей на углеродный баланс, их роль в глобальном цикле углерода нельзя игнорировать. Таким образом, существует потенциал для применения почвенных микроорганизмов или управления ими для компенсации выбросов углекислого газа.

Ключевые слова: газообмен, углекислый газ, метан, микроорганизмы, грибы, бактерии, водоросли, круговорот углерода

Для цитирования: Сидоренко М.Л., Нестерова О.В. Вклад микроорганизмов в углеродный баланс: эмиссия и секвестрация CO₂ почв // Изв. вузов. Сев.-Кавк. регион. Естеств. науки. 2025. № 2. С. 152–167. <https://doi.org/10.18522/1026-2237-2025-2-152-167>

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7) и при финансовой поддержке государственного задания Минобрнауки России № FZNS-2025-0004.

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0).

Original article

MICROBIAL CONTRIBUTION TO THE CARBON BALANCE: SOILS CO₂ EMISSION AND SEQUESTRATION

Marina L. Sidorenko¹✉, Olga V. Nesterova²

¹ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

² Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

¹sidorenko@biosoil.ru✉, <https://orcid.org/0000-0002-4035-8395>

²nesterova.ov@dvfu.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3463-0962>

© Сидоренко М.Л., Нестерова О.В., 2025

Abstract. The diversity of metabolic pathways by which organisms process organic matter under different conditions reflects the amazing adaptability of living beings and their ability to actively function in various ecological niches. The key aspects of these processes are aerobic and anaerobic ways of splitting the initial substances. The review summarizes the role of microorganisms in soil gas exchange associated with the carbon cycle. The contribution of individual groups of microorganisms (fungi, bacteria, algae) to the carbon cycle is considered. It is shown that the influence of the microbial community on the carbon cycle in the soil is most likely determined by life strategies that are deeply rooted in the evolutionary history of microorganisms (functional groups of microbes are formed at the level of families or phyla, rather than species or genera). Fungal and bacterial biomass are key components of the soils microbial community, significantly affecting carbon metabolism. Algae, as autotrophic organisms, also contribute to carbon cycle processes by absorbing CO₂ and participating in the organic matter formation. Despite the lack of data on the specific impact of soil algae on the carbon balance, their role in the global carbon cycle cannot be ignored. Thus, there is potential for the use of soil microorganisms or their management to offset carbon dioxide emissions.

Keywords: gas exchange, carbon dioxide, methane, microorganisms, fungi, bacteria, algae, carbon cycle

For citation: Sidorenko M.L., Nesterova O.V. Microbial Contribution to the Carbon Balance: Soils CO₂ Emission and Sequestration. *Bulletin of Higher Educational Institutions. North Caucasus Region. Natural Science.* 2025;(2):152-167. (In Russ.). <https://doi.org/10.18522/1026-2237-2025-2-152-167>

Acknowledgements: the research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 124012400285-7) and with the financial support of the State Assignment of the Ministry of Education and Science of Russia No. FZNS-2025-0004.

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0).

Введение

Круговорот углерода и роль микроорганизмов в этом процессе – предмет активных исследований с учетом глобальных вызовов, связанных с изменением климата, поиском инновационных решений для повышения устойчивости природных систем.

Изучение роли микроорганизмов в газообмене углерода – ключевой аспект экологии и климатологии. Эти микроскопические организмы, включая бактерии, грибы и одноклеточные водоросли, выполняют важные функции, влияющие на глобальный углеродный баланс. Они участвуют в разложении органического вещества, что способствует выделению углекислого газа (CO₂) в атмосферу.

По мнению ряда авторов [1–3], большая часть CO₂ поступает в атмосферу из биогенных источников, в том числе и при участии микроорганизмов, и потоки этого газа контролируются процессами на земной поверхности. В настоящее время педосфера остается одним из наименее изученных источников выброса биогенного CO₂ в атмосферу. Исследования процессов эмиссии и поглощения CO₂ различными типами почв характеризуются фрагментарностью, отсутствием единой методики измерения потоков газа, что затрудняет сравнение экспериментальных данных. Крайне важно провести более глубокое изучение почв как потенциального источника CO₂ для понимания их роли в углеродном цикле. Исследование выброса CO₂ из почв необходимо для составления глобальных балансов, так как почти 60 % годовых выбросов приходится на выделение из почвы [4].

Эмиссия почвами и сток в них CO₂ в результате различных микробиологических процессов зависят от факторов, определяющих рост и условия развития микроорганизмов. Поведение CO₂ может варьироваться в зависимости от типа почвы и ее физико-химических характеристик. К основным факторам, оказывающим влияние на интенсивность эмиссии или секвестрации CO₂ почвами, можно отнести температуру и влажность почвенного покрова [5].

Кроме того, изучение микроорганизмов открывает новые горизонты для биотехнологий, например, в разработке методов утилизации отходов [6–8] и производства биогаза [9]. Исследование их деятельности может привести к созданию эффективных стратегий для смягчения климатических изменений и защиты окружающей среды, что подчеркивает важность этого научного направления.

Цель работы – аналитический обзор и обобщение исследований, направленных на изучение круговорота углерода в виде CO₂ с акцентом на процессы, в которых участвуют микроорганизмы.

Круговорот углерода

В круговороте углерода на Земле особенно заметна взаимосвязь между различными видами организмов, которые реализуют свои метаболические пути в зависимости от наличия кислорода и других условий. От кислородного фотосинтеза до анаэробного дыхания эти процессы взаимосвязаны и обеспечивают поддержание экосистем и влияние на климат. Эти механизмы не только формируют живую природу, но и играют решающую роль в биогеохимических циклах, определяя выживание и процветание жизненных форм на нашей планете.

Почвы содержат большой пул углерода и влияют на его глобальный цикл (рис. 1).

Ученые объединяют весь углерод на Земле в четыре основных резервуара [10–14]. Первый и самый большой – литосфера (земная кора): она включает ископаемое топливо и отложения осадочных пород (основные из них – известняк, доломит и мел). Количество углерода в литосфере составляет $66\text{--}100 \cdot 10^{15}$ т, из них $0,004 \cdot 10^{15}$ т приходится на ископаемое топливо [10]. Вторым резервуаром – гидросфера. Воды океана, рек и озер содержат растворенный диоксид углерода и карбонат кальция морских организмов. Количество углерода в океанах – $0,038\text{--}0,04 \cdot 10^{15}$ т [10]. Третьим резервуаром – атмосфера, которая включает такие вещества, как диоксид и оксид углерода, метан. Количество углерода в атмосфере за 300 лет наблюдений увеличилось с $578 \cdot 10^9$ до $766 \cdot 10^9$ т и продолжает увеличиваться со скоростью около $6,1 \cdot 10^9$ т в год [10]. Четвертым и самым маленьким резервуаром – биосфера. Под углеродом биосферы понимают всех живых и мертвых организмов, еще не преобразованных в органическое вещество почвы. Количество углерода, находящегося в биосфере, – $540\text{--}610 \cdot 10^9$ т [10].

Некоторые авторы выделяют отдельно углерод почвы, считая его ключевым природным резервуаром и одним из самых значительных источников биогенного углерода в наземных экосистемах [15]. Согласно различным оценкам, в почве хранится приблизительно $14\text{--}15 \cdot 10^{11}$ т [16] и даже $25 \cdot 10^{11}$ т [17]. По состоянию на 01.01.2015 суммарные запасы углерода на покрытых лесом землях России – $123,77 \pm 18,93 \cdot 10^9$ т [18]. Резерв секвестрации CO_2 в почвах России – $3,6 \cdot 10^9$ т С, а его суммарный выброс – около $681 \cdot 10^6$ т С, что составляет более 19 суммарных годовых выбросов парниковых газов [19].

Основными этапами цикла углерода являются фотосинтез, дыхание, разложение и обмен между живыми и неживыми компонентами с потреблением и образованием CO_2 . На глобальном уровне углеродный цикл более сложен и включает углерод, хранящийся в ископаемом топливе, почвах, океанах и горных породах [10].

Крупнейшие потоки в круговороте углерода происходят между атмосферой, растительностью и океанами. Углерод поступает в почву главным образом через растения. Основной формой фиксированного неорганического углерода является диоксид углерода. Ежегодно в результате фотосинтеза преобразуется около 250 млрд т CO_2 [20]. При этом часть такого углерода растения отдают в почву через корневую систему в виде корневых выделений, которыми питается почвенная биота. В процессе дыхания корневая система растений потребляет кислород, после чего выделяет CO_2 , который, взаимодействуя с почвенной влагой, преобразуется в угольную кислоту.

Когда растение отмирает, углерод, находившийся в листьях, стебле и корнях, попадает в почву и становится почвенным органическим веществом. После отмирания мертвый органический материал (например, корни растений) усиливает дыхание микроорганизмов. Растительные ткани разлагаются в основном почвенными микроорганизмами, при этом большая часть углерода, содержащегося в растениях, исчезает, вещество в конечном счете выбрасывается обратно в атмосферу в виде CO_2 . По данным В.А. Ковды [21], дыхание почвы, богатой органическими веществами, производит в сутки до 1,5 т/га CO_2 . Его большая часть выделяется при разложении свежей органики гумуса в области ризосферы беспозвоночными, простейшими и микроорганизмами, что за год составляет 200–300 т/га. Выбросы CO_2 из почвы обусловлены почвенным дыханием, активный вклад в которое осуществляют почвенные микроорганизмы и корни растений [2]. В этом процессе гетеротрофные микроорганизмы, осуществляющие минерализацию органического вещества в почве, отвечают примерно за 70 % всех выбросов CO_2 [22]. Общий объем выбросов CO_2 из почвы состоит из нескольких компонентов: микробного разложения корневых выделений и остатков корней, дыхания корней растений, микробного распада гумусовых веществ, а также дополнительного разложения гумуса, вызванного повышенной активностью микроорганизмов в ризосфере [23].

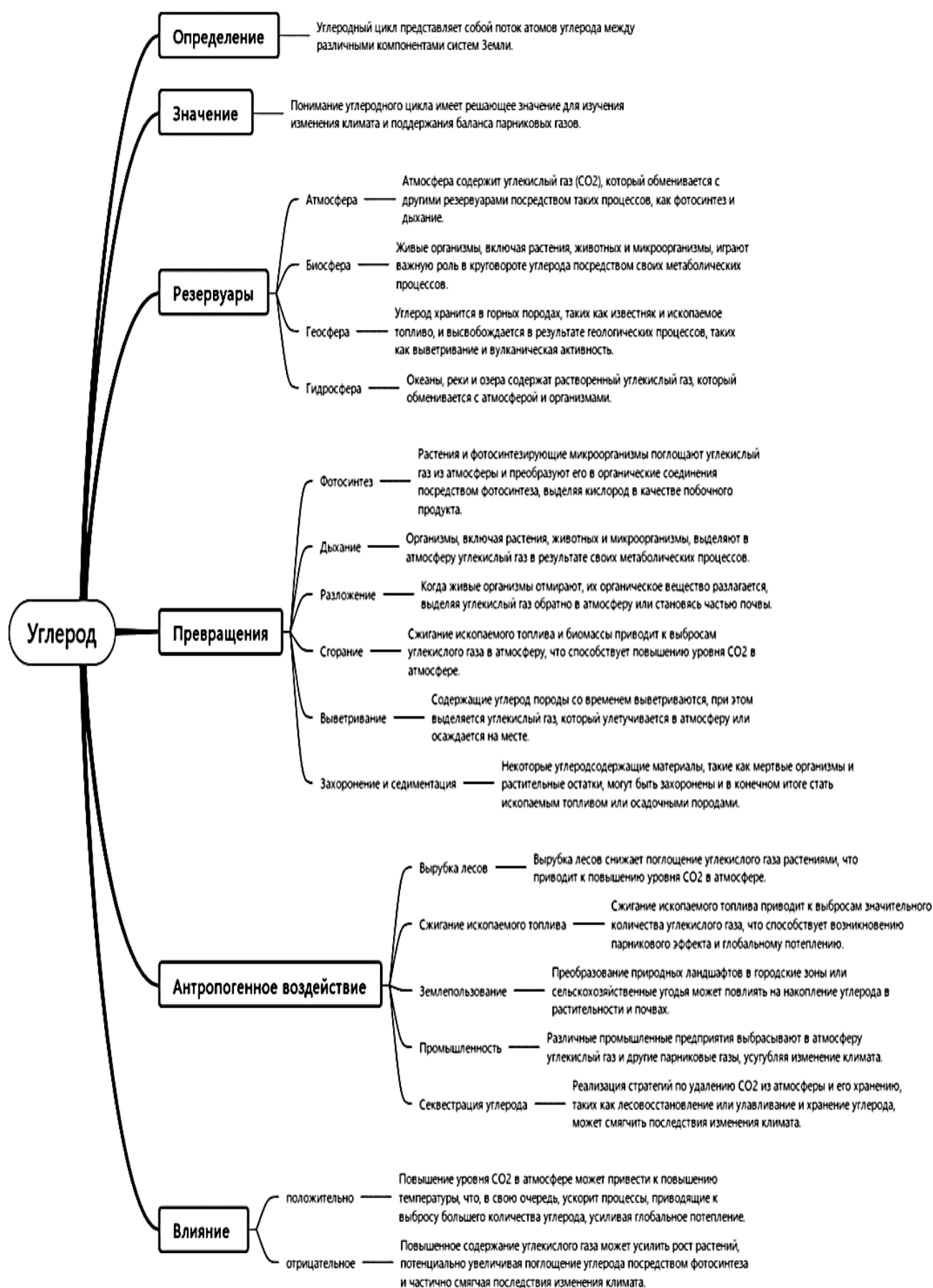


Рис. 1. Углеродный цикл (построен по данным [10–14])
 / Fig. 1. Carbon cycle (constructed according to data from [10–14])

Однако существует мнение, согласно которому микробная биомасса должна рассматриваться не только как пул углерода, но и как активный фактор его круговорота [24]. Для объяснения динамики цикла углерода в почве разработаны модели, основанные на активности микроорганизмов (рис. 2). Первоначально органическое вещество почв используется микроорганизмами непосредственно для роста. В это время другие питательные вещества быстро иммобилизируются [25, 26] и запускается выработка внеклеточных ферментов [27], способствующих переработке почвенного углерода, высвобождая его мономер. В то же время общий поток углерода может быть ограничен функционированием экзоферментной системы бактерий [28].

Далее рассмотрим вклад отдельных видов микроорганизмов в круговорот углерода.

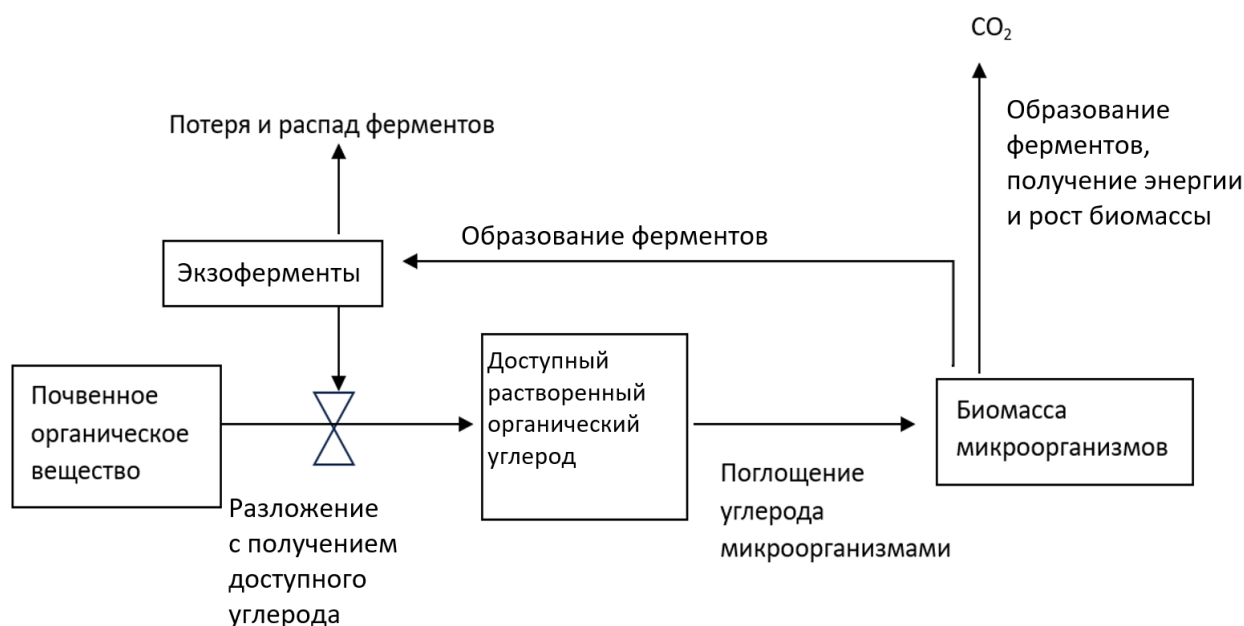


Рис. 2. Фундаментальная структура модели, объясняющей динамику цикла углерода в почве, основанную на активности микроорганизмов (построен по данным [24–29]) / Fig. 2. Fundamental structure of a model explaining the dynamics of the soil carbon cycle based on microbial activity (constructed according to data from [24–29])

Водоросли распространены во всех типах почв, но их численность меньше, чем бактерий и грибов [30]. В среднем $(5,5 \pm 3,4) \cdot 10^6$ водорослей населяют каждый грамм поверхностного грунта [31]. Они отличаются от других микроорганизмов тем, что являются автотрофными, способными к процессу метаболического фотосинтеза. Водоросли распространяются во влажных местах, подверженных воздействию света. Обнаружено, что некоторые штаммы могут существовать под поверхностью почвы. В целом водоросли, присутствующие в почве, либо одноклеточные, либо ленточные, как правило, они более простые и мелкие по структуре, чем водные водоросли. В почвах обнаруживаются 4 класса водорослей [30]: 1) зеленые *Chlorophyta* (наиболее известные виды, обитающие в почве, – *Chlamydomonas*, *Chlorella* и *Chlorococcum*); 2) диатомовые *Bacillariophyta* (наиболее распространенные роды – *Cymbell*, *Surirella*); 3) желтозеленые *Xanthophyta* (наиболее распространенные роды – *Heterothrix* и *Heterococcus*); 4) синезеленые *Cyanophyta* (наиболее известные виды, распространенные в почве, – *Anabaena*, *Nostoc* и *Calothrix*).

Водоросли играют важную роль в процессах круговорота углерода. Они получают его из атмосферы в виде CO_2 , а обитающие в толще почв вдали от света обладают способностью потреблять органический углерод [32]. Велик их вклад в биологический процесс выветривания горных пород, поскольку они относятся к первым видам растений на скалах и после их отмирания разлагаются бактериями и микроскопическими грибами. Водоросли являются пищей для многих организмов (бактерии, грибы, нематоды и черви). Кислоты, образующиеся в результате такой деятельности, а также уголекислота, возникающая при дыхании, способствуют выветриванию горных пород [33].

Кроме того, водоросли увеличивают содержание органического вещества в почве, так как могут превращать неорганические соединения в органические. Это стабилизирует почвенный покров и снижает вероятность эрозии почвы [34].

Синезеленые водоросли, обитающие на заболоченных почвах, вносят значительный вклад в обеспечение растений кислородом, необходимым для дыхания, и влияют на закрепление атмосферного азота, опосредованно увеличивая привнос органического углерода в почву. Особенно это актуально на рисоводческих фермах во многих странах Юго-Восточной Азии, где производят обработку некоторыми видами синезеленых водорослей [35].

Ежегодно поглощая около $3,6 \cdot 10^9$ т С/год, почвенные водоросли привносят в почвы около $56 \cdot 10^9$ т С/год, что составляет 6,4 % его глобального наземного производства [31]. Такой вклад в наземную чистую первичную продукцию может показаться относительно высоким, учитывая низкое содержание углерода в биомассе почвенных водорослей по сравнению с биомассой наземных растений. Тем не менее фотосинтетическая способность почвенных водорослей сравнима с растениями, если учитывать содержание хлорофилла в них на единицу площади клетки. Кроме того, небольшая доля углерода, содержащегося в живой биомассе почвенных водорослей, не отражает количества углерода, циркулирующего по этому пути, поскольку скорость роста и круговорот микроорганизмов намного выше, чем у растений. Наиболее активно в биотехнологиях улавливания CO_2 используются микроводоросли и цианобактерии, фототрофные зеленые, водородокисляющие бактерии, карбоксидобактерии и метаногенные археи [21, 23, 36–40].

Таким образом, несмотря на то что влияние почвенных водорослей на секвестрацию и высвобождение углерода до сих пор остается практически неизвестным, доказано, что они имеют решающее значение для его глобального цикла и, следовательно, должны учитываться в моделях круговорота наземного углерода и при решении вопросов выравнивания углеродного цикла.

Грибы. Грибная биомасса – преобладающий компонент микробной составляющей в органических горизонтах почв разных типов [41, 42]. Наиболее распространенными представителями почвенных грибов являются *Penicillium*, *Trichoderma*, *Mortierella*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Epicroccum*, *Aspergillus* [43].

Грибы, наряду с другими микроорганизмами, играют важную роль в обеспечении почвы углеродом [44]. Среди них с точки зрения углеродного обмена выделяют грибы-деструкторы (преобразуют мертвое органическое вещество в более простые формы, которыми могут питаться другие организмы) и грибы-симбионты (нити (гифы), которые сплетаются корнями растений и проникают внутрь, образуя микоризу). При всех видах микоризы грибы производят большое количество мицелия в почве. Плотность микоризы на корнях растений может значительно варьироваться – от <1 до 111 мг [45, 46]. Распространение мицелия приводит к отложению значительных количеств органического углерода далеко за пределы зоны, обычно считающейся подверженной влиянию корней (ризосфера) [39].

Распределение углерода в микоризных грибах составляет в среднем от 1 до 13 % в зависимости от типа гриба. Фиксированный углерод растений в микоризных грибах значительно варьирует в зависимости от функционального типа микоризы [44]. Углерод в эктомикоризных грибах составляет от 9 [47, 48] до 14 % [49], при этом некоторые авторы предполагают, что это – более половины углерода, поступающего в почву [36, 37, 50]. Значительно меньше углерода приходится на арбускулярные и эрикоидные микоризные грибы (3,3 и 3,5 % соответственно) [44].

Сегодня выделяют несколько механизмов, с помощью которых микоризные грибы влияют на накопление углерода в почве [44]: углерод используется для создания и поддержания активной мицелиальной сети; остается в виде грибковой некромассы, выступающей в качестве каркаса для почв; микоризные грибы выделяют соединения, которые помогают удерживать почвенный углерод; они дышат и участвуют в разложении, что приводит к потере углерода в почве.

В глобальном масштабе показано, что быстрорастущие растения (травянистые по сравнению с древесными; широколиственные по сравнению с хвойными) отдают больше углерода своим микоризным партнерам. Согласно проведенным подсчетам, до 30 % всей продукции, полученной в процессе фотоассимиляции, может быть затрачено на рост и поддержание грибов [51]. В работе [52] сообщается, что дыхательные процессы, происходящие в микоризных корнях и мицелии грибов, могут составлять свыше 50 % от общего уровня дыхания почвы. Следует отметить, что растительность с арбускулярной микоризой охватывает более обширные территории и обладает большим объемом биомассы, тогда как эктомикоризные грибы играют более значительную роль

в накоплении углерода в почве [45]. Углерод сохраняется в форме некромассы грибов, выступающих в качестве каркаса для почв. Кроме того, микоризные грибы производят соединения, способствующие удержанию углерода в почве (экссудаты, хитин и меланин в гифах). Эти компоненты помогают связывать и стабилизировать мелкие органические молекулы на минеральных поверхностях [53]. При этом углерод может теряться в процессе дыхания почвы и разложения органических материалов. Одновременно его можно повторно фиксировать анаэробным путем, что позволяет углероду оставаться в почве или улетучиваться в атмосферу [44].

Арбускулярно-микоризные грибы, в противовес эктомикоризным, потенциально оказывают значительное влияние на выделение CO_2 в окружающую среду. Так, некоторые авторы [54] отмечают, что при удалении микоризы дыхание почвы снизилось с 4,18 до 3,24 мкмоль, что эквивалентно 3,35 г/м² углерода в сутки.

Таким образом, грибы играют ключевую роль в углеродном обмене между почвами и атмосферой, выступая одновременно как деструкторы и симбионты и способствуя тем самым секвестрации и эмиссии CO_2 . Различные типы микоризных грибов отличаются механизмами влияния на содержание углерода в почве, включая создание мицелиальных сетей, образование некромассы и выделение соединений, удерживающих углерод. При этом растительность с эктомикоризами более эффективно накапливает углерод по сравнению с арбускулярными микоризами. Углерод, проходящий через грибы, может как сохраняться в почве, так и теряться в результате дыхательных процессов и разложения. Объемы этого переноса в глобальном масштабе ежегодно составляют более 13 млрд т CO_2 [44].

Почвенные бактерии представляют собой самую многочисленную и разнообразную группу микроорганизмов, обитающих в почве. Это делает их ключевыми элементами почвенных экосистем. Они играют незаменимую роль в различных почвенных процессах, участвуя в круговороте питательных веществ, расщепляя органические вещества и превращая сложные соединения в более простые, доступные для усвоения растениями [55]. К примеру, бактерии осуществляют фиксацию атмосферного азота, преобразовывая его в формы, которые могут быть усвоены растениями [56]. Бактерии родов *Pseudomonas* и *Azospirillum* выделяют ферменты, улучшающие усвоение питательных веществ, чем способствуют росту растений [55, 57]. При этом в круговорот углерода вносят вклад всего несколько родов очень многочисленных почвенных бактерий. К ним относят *Bradyrhizobium*, *Acidobacteria* и *Streptomyces*. Они эффективнее всех используют почвенный углерод и питательные вещества, растут и размножаются намного быстрее других бактерий. На их долю приходится более 50 % переработанного почвенного углерода [58].

Отмечена роль бактерий рода *Bacillus* в эмиссии углерода: *B. megatherium* var. *phosphaticus* разлагают органические соединения, содержащие фосфор, *B. methanicus* осуществляют окисление метана, *B. pasteurii* и *B. probatus* разлагают мочевину с образованием CO_2 [59, 60].

Среди родококков выявлены штаммы, которые в качестве единственного источника углерода и энергии могут использовать гуминовую кислоту, при этом активно выделяется CO_2 [60]. Микобактерии широко распространены в почвах и в процессе метаболизма выделяют CO_2 [61, 62].

Процессы разложения целлюлозы в почвах также ведут к образованию CO_2 . Среди бактериальных культур наиболее изучены в этом отношении представители родов *Clostridium*, *Cellulomonas*, *Bacillus*, *Ruminococcus*, *Thermomonospora*, *Erwinia*, *Bacteriodes*, *Acetovibrio*, *Microbispora* [63]. В процессе гидролиза целлюлозы образуются глюкоза, целлобиоза и целлодекстрины различной длины, которые сбраживаются с выделением значительного количества CO_2 [29].

В процессе кислородного фотосинтеза аэробные цианобактерии и зеленые растения трансформируют основную часть углерода в окисленном состоянии (CO_2) в восстановленные органические соединения, такие как глюкоза, при этом восстанавливая молекулы воды до свободного кислорода [64–66]. Анаэробные пурпурные и зеленые бактерии тоже способны восстанавливать CO_2 до органических веществ, используя соединения, отличные от воды (NH_3 , NO_2 , N_2 , Fe^{2+} и восстановленные соединения серы), однако их вклад в общую фиксацию CO_2 заметно ниже. Зеленая серная бактерия *Chlorobaculum limnaeum* выделяет в среду около 10 % углерода, ассимилированного в процессе автотрофной фиксации CO_2 [67]. В результате фотосинтетической фиксации CO_2 синтезируются сахара и некоторые органические соединения, при этом основная часть углерода у растений накапливается в виде полимеров углеводов (чаще всего крахмал и целлюлоза) [68].

При наличии кислорода большинство микроорганизмов способно к полному окислению органических соединений, преобразовывая их в CO_2 и воду. Это происходит благодаря аэробным

бактериям, таким как псевдомонады и бациллы, а также множеству грибов. Они используют кислород в качестве конечного акцептора электронов, что делает их метаболизм высокоэффективным и экономичным. Яркий пример – неполное окисление сахаров уксуснокислыми бактериями (*Acetobacter*, *Gluconobacter*) с образованием ацетата или получение глюконовой кислоты грибами рода *Aspergillus* и *Penicillium* [69].

В анаэробных условиях процессы расщепления органических соединений происходят через брожение (с участием молочнокислых и пропионовокислых бактерий, энтеробактерий, дрожжей) или анаэробное дыхание с использованием акцепторов водорода (нитраты, сульфаты, карбонаты, фумараты и трехвалентное железо). Активность проявляют денитрифицирующие, сульфатредуцирующие и метанобразующие бактерии. Последние (*Methanobacterium*, *Methanococcus*, *Methanosarcina*) являются строгими анаэробами и завершают цепь анаэробного пищевого процесса выделением метана [70], который может быть окислен до CO₂ в аэробных условиях метилотрофными бактериями (*Methylomonas*, *Methylosinus*, *Methylococcus*) [71].

Сравнение вклада почвенных грибов и бактерий в круговорот углерода

В качестве двух основных редуцентов бактерии и грибы характеризуются своими быстрорастущими, высокоизменчивыми и медленно растущими, более стабильными стратегиями и, таким образом, рассматриваются как r- и K-стратегии соответственно [72–74]. Следовательно, интенсивность минерализации r-стратегиями может быть выше, чем у k-стратегов: r-стратегии увеличивают отток CO₂ за счет ускорения микробного оборота [75, 76], k-стратегии увеличивают минерализацию органического вещества почвы для удовлетворения микробного спроса [75, 77].

Интенсивность процесса минерализации определяется количеством растворенного органического углерода – веществ, которые растворяются в воде и поступают в почву, например, из корней растений. Эти вещества делятся на две категории: гидрофильные (сахара, аминокислоты и карбоновые кислоты) и гидрофобные (лигнин и липиды). Считается, что гидрофильные соединения значительно способствуют ускорению минерализации органики в почве, поскольку они более легко усваиваются микроорганизмами, отвечающими за их разложение [78]. Процесс разложения как гидрофобных, так и гидрофильных материалов проходит быстрее в сухих условиях, при этом выделение CO₂ увеличивается в два раза по сравнению с влажной почвой (49,4–54,5 мг/кг). Минерализация гидрофильной фракции происходит существенно быстрее, а её интеграция в бактерии в 11,4–16,4 раза больше, чем в грибах. Для гидрофобной фракции наблюдается обратная зависимость: интеграция в грибы превосходит таковую в бактерии в 1,5 раза. Это указывает на то, что быстрорастущие бактерии более эффективны в усвоении гидрофильной фракции, в то время как медленно растущие грибы лучше работают с гидрофобной [79].

Ряд авторов утверждает, что в микробное дыхание больший вклад вносят грибы по сравнению с бактериями. Так, исследование почвенного дыхания в широколиственных и еловых лесах (дубрава, ельник зеленчуковый, осинник, ельник зеленомошный, елово-широколиственный лес) выявило, что микробное на 90 % по биомассе состоит из грибов и, соответственно, вклад в микробное дыхание у грибов был больше, чем у бактерий в большинстве видов почв разных лесов [80]. Китайские ученые проанализировали факторы почвенного дыхания во время длительного естественного опустошения Лёссового плато. Было обнаружено, что увеличение компонентов дыхания почвы положительно коррелировало с увеличением численности грибного сообщества [81].

Заключение

Круговорот углерода на Земле представляет собой сложный процесс, в котором взаимосвязаны различные метаболические пути организмов и среды, что, в свою очередь, влияет на экосистемы и климат. Основные этапы цикла углерода включают фотосинтез, дыхание и разложение, при этом микробная активность в почвах значительно влияет на количество углекислого газа.

На данный момент исследования в области газообмена почвой нацелены на измерение общего дыхания микробиоты определённого вида почв, анализ таксономических групп микроорганизмов и корреляцию этих групп с дыханием почвы, но пока имеются только единичные исследования относительно вклада отдельных групп микроорганизмов в базальное дыхание.

Грибная и бактериальная биомассы являются ключевыми компонентами микробного сообщества в почвах, оказывая существенное влияние на углеродный обмен. Грибные микроорганизмы делятся на деструкторов и симбионтов, где первые расщепляют мертвое органическое вещество, а вторые образуют микоризу с корнями растений, способствуя накоплению углерода в почве. Микоризные грибы, в частности, эффективно используют углерод для формирования мицелиальных сетей и создания некромассы, что усиливает стабильность почвенного углерода. Бактерии, с другой стороны, активно участвуют в расщеплении органических веществ и фиксации атмосферного азота, что также поддерживает углеродный цикл в экосистемах. Вместе эти микроорганизмы способствуют как накоплению углерода в почве, так и его выделению в атмосферу, играя важную роль в глобальных климатических процессах. Водоросли, как автотрофные организмы, также способствуют процессам углеродного цикла, поглощая CO₂ и участвуя в образовании органического вещества. Несмотря на недостаток данных о конкретном влиянии почвенных водорослей на углеродный баланс, их роль в глобальном цикле углерода нельзя игнорировать.

Таким образом, изучение круговорота углерода акцентирует внимание на роли микроорганизмов в процессах преобразования углекислого газа, подчеркивая значимость для экосистем и климатических изменений.

Список источников

1. Черных Н.А. Миграционные потоки вещества в биосфере // Экология в современном мире / под ред. Н.А. Черных, Р.А. Алиева. М.: Аспект Пресс, 2022. С. 297–318.
2. Кудеяров В.Н. Дыхание почв и биогенный сток углекислого газа на территории России (аналитический обзор) // Почвоведение. 2018. № 6. С. 643–658. EDN: XQNGST. <https://doi.org/10.7868/S0032180X18060011>
3. Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? // Global Change Biol. 2004. Vol. 10, № 10. P. 1756–1766. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00816.x>
4. Кудеяров В.Н. Почвенное дыхание и секвестрация углерода (обзор) // Почвоведение. 2023. № 9. С. 1011–1022. EDN: YUFLKS. <https://doi.org/10.31857/S0032180X23990017>
5. Федоров Ю.А., Сухоруков В.В., Трубник Р.Г. Аналитический обзор: эмиссия и поглощение парниковых газов почвами. Экологические проблемы // Антропогенная трансформация природной среды. 2021. Т. 7, № 1. С. 6–34. EDN: WKLFBN. <https://doi.org/10.17072/2410-8553-2021-1-6-34>
6. Попов В.Н., Корнеева О.С., Искусных О.Ю., Искусных А.Ю. Инновационные способы переработки биоотходов птицеводства // Вестн. Воронежского гос. ун-та инженерных технологий. 2020. Т. 82, № 1 (83). С. 194–200. EDN: YHVGII. <https://doi.org/10.20914/2310-1202-2020-1-194-200>
7. Володин В.В., Шубаков А.А., Володина С.О., Шергина Н.Н., Василов Р.Г. Тенденции в развитии методов утилизации коры и кородревесных отходов длительного хранения (обзор) // Аграрная наука Северо-Востока. 2022. Т. 23, № 5. С. 611–632. EDN: BJQCVW. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2022.23.5.611-632>
8. Пакушина А.П., Платонова Т.П. Стратегия обращения с отходами полимеров // Естеств. и техн. науки. 2022. № 2 (165). С. 50–55. EDN: OLTFOI. <https://doi.org/10.25633/ETN.2022.02.01>
9. Молочный В.А. Биогазовая установка – производство биотоплива и экологически чистых органических удобрений. Новая уникальная технология по получению энергии из биомассы // Малая энергетика. 2011. № 3–4. С. 71–76.
10. Rice C.W., Pires C.B., Sarto M.V.M. Carbon cycle in soils: Dynamics and management // Encyclopedia of Soils in the Environment. Ed. M.J. Goss, M. Oliver. 2nd Academic Press, 2023. P. 219–227. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822974-3.00154-3>
11. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв: учебник. 3-е изд., испр. и доп. М.: МГУ, 2005. 445 с. EDN: RBVHNL.
12. Емцев В.Т., Мишустин Е.Н. Микробиология: учебник для вузов. 8-е изд., испр. и доп. М.: Юрайт, 2016. 428 с. EDN: MEMJNM.
13. Заварзин Г.А., Кудеяров В.Н. Почва как главный источник углекислоты и резервуар органического углерода на территории России // Вестн. РАН. 2006. Т. 76, № 1. С. 14–24. EDN: HSYMIZ.
14. Silva-Olaya A.M., Cerri C.E.P., La Scala N.Jr., Dias C.T.S., Cerri C.C. Carbon dioxide emissions under different soil tillage systems in mechanically harvested sugarcane // Environ. Res. Lett. 2013. Vol. 8, № 1. Art. 015014. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/1/015014>
15. Eglin T. Organic carbon in soils – meeting climate change and food security challenges. ADEME, 2015. 32 p.
16. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / отв. ред. Г.А. Заварзин. М.: Наука, 2007. 315 с. EDN: PZQYLX.

17. Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security // *Science*. 2004. Vol. 304, № 5677. P. 1623–1627. <https://doi.org/10.1126/science.1097396>
18. Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Честных О.В. Динамика баланса углерода в лесах федеральных округов Российской Федерации // *Вопросы лесной науки*. 2018. Т. 1, № 1. С. 1–24. EDN: YTTVJJ. <https://doi.org/10.31509/2658-607X-2018-1-1-1-24>
19. Иванов А.Л., Кулик К.Н., Столбовой В.С., Хитров Н.Б., Конюшков Д.Е. Методология мониторинга учета баланса углерода в почвенных экосистемах и агролесокомплексах в условиях изменения климата // *Почвы – стратегический ресурс России: материалы пленарных докл. VIII съезда Общества почвоведов им. В.В. Докучаева и Школы молодых ученых по морфологии и классификации почв* / отв. ред. С.А. Шоба, И.Ю. Савин, Е.М. Лаптева. Москва; Сыктывкар: Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН, 2022. С. 59–64. EDN: MWEJAP.
20. Geider R.J., DeLucia E.H., Falkowski P.G., Finzi A., Grime J.P., Grace J., Kana T.M., LaRoche J., Long S.P., Osborne B.A. et al. Primary productivity of planet Earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats // *Global Change Biology*. 2001. Vol. 7, iss. 8. P. 849–882. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00448.x>
21. Ковда В.А. Биогеохимия почвенного покрова. М.: Наука, 1985. 263 с. EDN: VXFJNS.
22. Friedlingstein P., Jones M.W., O'Sullivan M., Andrew R.M., Hauck J., Peters G.P., Peters W., Pongratz J., Sitch S., Le Quéré C. et al. Global Carbon Budget 2019 // *Earth Syst. Sci. Data*. 2019. Vol. 11, № 4. P. 1783–1838. <https://doi.org/10.5194/essd-11-1783-2019>
23. Dalal R.C., Allen D.E. Greenhouse gas fluxes from natural ecosystems // *Australian J. of Botany*. 2008. Vol. 56, № 5. P. 369–407. <https://doi.org/10.1071/bt07128>
24. Kuzyakov Y. Priming effects: interactions between living and dead organic matter // *Soil Biol. Biochem.* 2010. Vol. 42, iss. 9. P. 1363–1371. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.003>
25. Buchkowski R.W., Schmitz O.J., Bradford M.A. Microbial stoichiometry overrides biomass as a regulator of soil carbon and nitrogen cycling // *Ecology*. 2015. Vol. 96, iss. 4. P. 1139–1149. <https://doi.org/10.1890/14-1327.1>
26. Sawada K., Funakawa S., Toyota K., Kosaki T. Potential nitrogen immobilization as influenced by available carbon in Japanese arable and forest soils // *Soil Sci. Plant. Nutr.* 2015. Vol. 61, iss. 6. P. 917–926. <https://doi.org/10.1080/00380768.2015.1075364>
27. Blagodatskaya E., Kuzyakov Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review // *Biol. Fert. Soils*. 2008. Vol. 45. P. 115–131. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0334-y>
28. Schimel J.P., Weintraub M.N. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model // *Soil Biol. Biochem.* 2003. Vol. 35, iss. 4. P. 549–563. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00015-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00015-4)
29. Morrissey E.M., Mau R.L., Schwartz E., McHugh Th.A., Dijkstra P., Koch B.J., Marks J.C., Hungate B.A. Bacterial carbon use plasticity, phylogenetic diversity and the priming of soil organic matter // *ISME J.* 2017. Vol. 11, № 8. P. 1890–1899. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.43>
30. Naji N.S., Jassim Y.A., Al-Amery S.M.H. Review Algae and Fungi on Soil Ecosystem // *Int. J. Adv. Multi-discip. Res. Stud.* 2024. Vol. 4, iss. 1. P. 1037–1041. <https://doi.org/10.62225/2583049X.2024.4.1.2337>
31. Jassey V.E.J., Walcker R., Kardol P., Geisen S., Heger Th., Lamentowicz M., Hamard S., Lara E. Contribution of soil algae to the global carbon cycle // *New Phytol.* 2021. Vol. 234, iss. 1. P. 64–76. <https://doi.org/10.1111/nph.17950>
32. Blaser M.J., Cardon Z.G., Cho M.K., Dangl J.L., Donohue T.J., Green J.L., Knight R., Maxon M.E., Northen T.R., Pollard K.S., Brodie E.L. Toward a predictive understanding of Earth's microbiomes to address 21st century challenges // *Am. Soc. Microbiol.* 2016. Vol. 7, № 3. P. 1–16. <https://doi.org/10.1128/mBio.00714-16>
33. Allison V.J., Condron L.M., Peltzer D.A., Richardson S.J., Turner B.L. Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand // *Soil Biol. Biochem.* 2007. Vol. 39, iss. 7. P. 1770–1781. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.02.006>
34. Amundson R., Berhe A.A., Hopmans J.W., Olson C., Sztein A.E., Sparks D.L. Soil and human security in the 21st century // *Science*. 2015. Vol. 348, № 6235. Art. 1261071. <https://doi.org/10.1126/science.1261071>
35. Bai Y., Muller D.B., Srinivas G., Garrido-Oter R., Potthoff E., Rott M., Dombrowski N., Münch Ph. C., Spaepen S., Remus-Emsermann M. et al. Functional overlap of the Arabidopsis leaf and root microbiota // *Nature*. 2015. Vol. 528. P. 364–369. <https://doi.org/10.1038/nature16192>
36. Cairney J.W.G. Extramatrical mycelia of ectomycorrhizal fungi as moderators of carbon dynamics in forest soil // *Soil Biol. Biochem.* 2012. Vol. 47. P. 198–208. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.12.029>
37. Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest // *Science*. 2013. Vol. 339, № 6127. P. 1615–1618. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>
38. Smith F.A., Grace E.J., Smith S.E. More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses // *New Phytol.* 2009. Vol. 182, iss. 2. P. 347–358. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02753.x>

39. Smith S.E., Facelli E., Pope S., Smith F.A. Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas // *Plant Soil*. 2010. Vol. 326. P. 3–20. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9981-5>
40. Глазунова Д.М., Галицкая П.Ю., Селивановская С.Ю. Секвестрация углерода атмосферы с использованием микроводорослей // *Учен. зап. Казанского ун-та. Естеств. науки*. 2024. Т. 166, № 1. С. 82–125. EDN: BEWUAK. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2024.1.82-125>
41. Averill C., Turner B.L., Finzi A.C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage // *Nature*. 2014. Vol. 505. P. 543–545. <https://doi.org/10.1038/nature12901>
42. Хабибуллина Ф.М., Кузнецова Е.Г., Васенева И.З. Микробиоты подзолистых и болотно-подзолистых почв в подзоне средней тайги на северо-востоке европейской части России // *Почвоведение*. 2014. № 10. С. 1228–1234. EDN: SNWNRV. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14100049>
43. Matei G.-M., Matei S., Mocanu V. Assessing the role of soil microbial communities of natural forest ecosystem // *The EuroBiotech J*. 2020. Vol. 4, iss. 1. 4. P. 1–7. <https://doi.org/10.2478/ebtj-2020-0001>
44. Hawkins H.-J., Cargill R.I. M., Van Nuland M.E., Hagen S.C., Field K.J., Sheldrake M., Soudzilovskaia N.A., Kiers E.T. Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool // *Cur. Biol*. 2023. Vol. 33, iss. 11. P. R560–R573. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.027>
45. Воронина Е.Ю. Микоризы в наземных экосистемах: экологические, физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбиозов // *Микология сегодня / под ред. Ю.Т. Дьякова, Ю.В. Сергеева М.*: Нац. академия микологии, 2007. Т. 1. С. 142–234.
46. Miller R.M., Jastrow J.D., Reinhardt D.R. External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities // *Oecol*. 1995. Vol. 103. P. 17–23. <https://doi.org/10.1007/BF00328420>
47. Leake J.R., Donnelly D.P., Saunders E.M., Boddy L., Read D.J. Rates and quantities of carbon flux to ectomycorrhizal mycelium following ^{14}C pulse labeling of *Pinus sylvestris* seedlings: effects of litter patches and interaction with a wood-decomposer fungus // *Tree Physiol*. 2001. Vol. 21, iss. 2–3. P. 71–82. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.2-3.71>
48. Mäkelä A., Tian X., Repo A., Ilvesniemi H., Marshall J., Minunno F., Näsholm T., Schiestl-Aalto P., Lehtonen A. Do mycorrhizal symbionts drive latitudinal trends in photosynthetic carbon use efficiency and carbon sequestration in boreal forests? // *For. Ecol. Manage.* 2022. Vol. 520. Art. 120355. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120355>
49. Vogt K.A., Grier C.C., Meier C.E., Edmonds R.L. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington // *Ecol*. 1982. Vol. 63, iss. 2. P. 370–380. <https://doi.org/10.2307/1938955>
50. Godbold D.L., Hoosbeek M.R., Lukac M.M., Cotrufo M.F., Janssens I.A., Ceulemans R., Polle A., Velthorst E.J., Scarascia-Mugnozza G., De Angelis P., Miglietta F., Peressotti A. Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter // *Plant Soil*. 2006. Vol. 281. P. 15–24. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-3701-6>
51. Nehls U., Wiese J., Guttenberger M., Hampp R. Carbon allocation in ectomycorrhizas: identification and expression analysis of an *Amanita muscaria* monosaccharide transporter // *Mol Plant Microbe Interact*. 1998. Vol. 11, № 3. P. 167–176. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.3.167>
52. Bhupinderpal-Singh, Nordgren A., Ottosson Löfvenius M., Högberg M.N., Melander P.-E., Högberg P. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year // *Plant, Cell & Environment*. 2003. Vol. 26, iss. 8. P. 1287–1296. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01053.x>
53. Brundrett M.C. Diversity and classification of mycorrhizal associations // *Biol. Rev*. 2004. Vol. 79, iss. 3. P. 473–495. <https://doi.org/10.1017/s1464793103006316>
54. Solaiman Z.M. Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to soil carbon sequestration // *Mycorrhizal fungi: use in sustainable agriculture and land restoration*. Soil Biology. Berlin; Heidelberg: Springer, 2014. Vol. 41. P. 287–296. https://doi.org/10.1007/978-3-662-45370-4_18
55. Gupta Sh., Chaudhary S., Purushotham P., Aman A.S., Singh V. Exploring the Unseen: The Remarkable Role of Soil Microorganism // *Agri Articles*. 2023. Vol. 3, iss. 6. P. 651–655.
56. Бережная В.В., Клыков А.Г., Сидоренко М.Л., Быковская А.Н., Богдан П.М. Влияние бактериальных комплексов на урожайность яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // *Вестн. Дальневосточного отделения РАН*. 2019. № 3 (205). С. 103–111. EDN: ISZTZK. <https://doi.org/10.25808/08697698.2019.205.3.018>
57. Русакова Д.А., Сидоренко М.Л., Ким А.В. Характеристика бактерий рода *Pseudomonas*, выделенных из глинистых органогенных отложений пещеры Мраморная (Приморский край) // *Микробиология*. 2024. Т. 93, № 1. С. 79–90. EDN: EOPWGG. <https://doi.org/10.31857/S0026365624010086>
58. Stone B.W., Li J., Koch B.J., Blazewicz S.J., Dijkstra P., Hayer M., Hofmockel K.S., Liu X.-J.A., Mau R.L., Morrissey E.M. et al. Nutrients cause consolidation of soil carbon flux to small proportion of bacterial community // *Nat. Commun*. 2021. Vol. 12. Art. 3381. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23676-x>
59. Садунова А.В. Общая характеристика бактерий рода *Bacillus* // *Студенческий научный форум : материалы VI Междунар. студ. науч. конф.*, 2014. URL: <https://scienceforum.ru/2014/article/2014001198?ysclid=m64o2ridfe559064868> (дата обращения: 03.09.2024).

60. Краткий определитель бактерий Берджи / под ред. Дж. Хоулт; пер. с англ. под ред. Г.А. Заварзина. 7-е изд. М.: Мир, 1980. 495 с.
61. Hartmans S., De Bont J.A.M., Stackebrandt E. The genus *Mycobacterium* – nonmedical // *The Prokaryotes*. New York: Springer; 2006. P. 889–918. https://doi.org/10.1007/0-387-30743-5_33
62. Иванов П.В. Изменение состава, строения и свойств дисперсных грунтов при активизации их природного микробного комплекса: автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. М., 2015. 24 с. EDN: ZPYCKD
63. Цавкелова Е.А., Егорова М.А., Петрова Е.В., Непрусов А.И. Образование биогаза микробными сообществами при разложении целлюлозы и пищевых отходов // *Прикладная биохимия и микробиология*. 2012. Т. 48, № 4. С. 417–424. EDN: OYIRDD.
64. Zhou W., Wang J., Chen P., Ji C., Kang Q., Lu B., Li K., Liu J., Ruan R. Bio-mitigation of carbon dioxide using microalgal systems: Advances and perspectives // *Renewable Sustainable Energy Rev.* 2017. Vol. 76. P. 1163–1175. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2017.03.065>
65. Cheah W.Y., Show P.L., Chang J.-S., Ling T.C., Juan J.C. Biosequestration of atmospheric CO₂ and flue gas-containing CO₂ by microalgae // *Bioresour. Technol.* 2015. Vol. 184. P. 190–201. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2014.11.026>
66. Мокроносов А.Т. Глобальный фотосинтез и биоразнообразие растительности // *Круговорот углерода на территории России* / под общ. ред. Г.А. Заварзина. М.: Московский филиал Гос. науч.-исслед. центра прогнозирования и предупреждения геоэкологических и техногенных катастроф при Кубанском гос. ун-те, 1999. С. 19–62.
67. Ивановский Р.Н., Лебедева Н.В., Кеппен О.И., Чудновская А.В. Выделение продуктов фотосинтеза аноксигенными фототрофными бактериями // *Микробиология*. 2020. Т. 89, № 1. С. 34–41. EDN: MAUPVW. <https://doi.org/10.31857/S0026365620010073>
68. Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Academia, 2006. 445 с. EDN: QKOLXF.
69. Adachi O., Moonmangmee D., Toyama H., Yamada M., Shinagawa E., Matsushita K. New developments in oxidative fermentation // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2003. Vol. 60. P. 643–653. <https://doi.org/10.1007/s00253-002-1155-9>
70. Кадысева А.А., Безухова С.В., Гильмутдинов Р.М. Биохимическое окисление органических веществ в анаэробных условиях // *Вестн. ОмГАУ*. 2014. № 1 (13). С. 42–46. EDN: SYNTB.
71. Каллистова А.Ю., Меркель А.Ю., Тарновецкий И.Ю., Пименов Н.В. Образование и окисление метана прокариотами // *Микробиология*. 2017. Т. 86, № 6. С. 661–683. EDN: ZTXEPD. <https://doi.org/10.7868/S002636561706009X>
72. Jagadamma S., Mayes M.A., Steinweg M.J., Schaeffer S.M. Substrate quality alters microbial mineralization of added substrate and soil organic carbon // *Biogeosci.* 2014. Vol. 11, iss. 17. P. 4665–4678. <https://doi.org/10.5194/bg-11-4665-2014>
73. Paterson E., Gebbing T., Abel C., Sim A., Telfer G. Rhizodeposition shapes rhizosphere microbial community structure in organic soil // *New Phytol.* 2007. Vol. 173, iss. 3. P. 600–610. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01931.x>
74. Rousk J., Bååth E. Growth of saprotrophic fungi and bacteria in soil // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2011. Vol. 78, iss. 1. P. 17–30. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01106.x>
75. Chen R., Senbayram M., Blagodatsky S., Myachina O., Dittert K., Lin X., Blagodatskaya E., Kuzyakov Y. Soil C and N availability determine the priming effect: microbial N mining and stoichiometric decomposition theories // *Glob. Chang. Biol.* 2014. Vol. 20, iss. 7. P. 2356–2367. <https://doi.org/10.1111/gcb.12475>
76. Hessen D.O., Ågren G.I., Anderson T.R., Elser J.J., De Ruiter P.C. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry // *Ecol.* 2004. Vol. 85, iss. 5. P. 1179–1192. <https://doi.org/10.1890/02-0251>
77. Kuzyakov Y., Friedel J.K., Stahr K. Review of mechanisms and quantification of priming effects // *Soil Biol. Biochem.* 2000. № 11–12. P. 1485–1498. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5)
78. Шевцова Л.К., Черников В.А., Сычев В.Г., Беличенко М.В., Рухович О.В., Иванова О.И. Влияние длительного применения удобрений на состав, свойства и структурные характеристики гумусовых кислот основных типов почв. Сообщение 1 // *Агрохимия*. 2019. № 10. С. 3–15. EDN: UAPMMI. <https://doi.org/10.1134/S0002188119100120>
79. Deng S., Zheng X., Chen X., Zheng Sh., He X., Ge T., Kuzyakov Y., Wu J., Su Y., Hu Y. Divergent mineralization of hydrophilic and hydrophobic organic substrates and their priming effect in soils depending on their preferential utilization by bacteria and fungi // *Biol. Fertil. Soils*. 2021. Vol. 57. P. 65–76. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01503-7>
80. Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Стольникова Е.В., Звягинцев Д.Г. Соотношение биомассы грибов и бактерий в профиле лесных почв // *Изв. РАН. Серия биол.* 2010. № 3. С. 308–317. EDN: LRGAEB.
81. Tian X., Zhang Y., Liang Y., Fu R., Sun L., Yu Zh., Shi J., Sailike A., Hao H., Zhang W. Differential response of soil bacteria and fungi to carbon and respiration components in abandoned grasslands on the Loess Plateau, China // *Plant Soil*. 2024. Vol. 504. P. 347–365. <https://doi.org/10.1007/s11104-024-06628-4>

References

1. Chernykh N.A. Migration flows of matter in the biosphere. *Ecology in the modern world*. N. A. Chernykh, R. A. Aliyev (eds.). Moscow: Aspect Press; 2022:297-318. (In Russ.).
2. Kudeyarov V.N. Soil respiration and biogenic carbon dioxide sink in the territory of Russia: an analytical review. *Eurasian Soil Science*. 2018;51(6):599-612. EDN: VAYCWK. <https://doi.org/10.1134/S1064229318060091>
3. Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biol*. 2004;10(10):1756-1766. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00816.x>
4. Kudeyarov V.N. Soil respiration and carbon sequestration: a review. *Eurasian Soil Science*. 2023;56(9):1191-1200. EDN: PSRZDQ. <https://doi.org/10.1134/S1064229323990012>
5. Fedorov Yu.A., Sukhorukov V.V., Trubnik R.G. Analytical review: emission and absorption of greenhouse gases by soils. Environmental problems. *Anthropogenic Transformation of the Natural Environment*. 2021;7(1):6-34. (In Russ.). EDN: WKLFBN. <https://doi.org/10.17072/2410-8553-2021-1-6-34>
6. Popov V.N., Korneeva O.S., Iskusnykh O.Yu., Iskusnykh A.Yu. Innovative methods of processing poultry biowaste. *Bulletin of the Voronezh State University of Engineering Technologies*. 2020;82(1):194-200. (In Russ.). EDN: YHVGII. <https://doi.org/10.20914/2310-1202-2020-1-194-200>
7. Volodin V.V., Shubakov A.A., Volodina S.O., Shergina N.N., Vasilov R.G. Trends in the development of methods for recycling bark and bark and wood waste of long-term storage (review). *Agricultural Science Euro-North-East*. 2022;23(5):611-632. (In Russ.). EDN: BJQCVW. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2022.23.5.611-632>
8. Pakusina A.P., Platonova T.P. Strategy for handling polymer waste. *Natural and Technical Sciences*. 2022;(2):50-55. (In Russ.). EDN: OLTFOI. <https://doi.org/10.25633/ETN.2022.02.01>
9. Molochny V.A. Biogas plant - production of biofuel and environmentally friendly organic fertilizers. New unique technology for obtaining energy from biomass. *Small Energy*. 2011;(3-4):71-76. (In Russ.).
10. Rice C.W., Pires C.B., Sarto M.V.M. Carbon cycle in soils: Dynamics and management. *Encyclopedia of soils in the environment*. M.J. Goss, M. Oliver (eds.). 2nd ed. Academic Press, 2023:219-227. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822974-3.00154-3>
11. Zvyagintsev D.G., Babeva I.P., Zenova G.M. *Soil biology*. Textbook. 3rd ed., rev. and add. Moscow: Moscow State University; 2005. 445 p. (In Russ.). EDN: RBBHHL.
12. Emtsev V.T., Mishustin E.N. *Microbiology*. Textbook for universities. 8th ed., revised. and add. M.: Yurayt; 2018. 428 p. (In Russ.). EDN: MEMJNM.
13. Zavarzin G.A., Kudeyarov V.N. Soil as the key source of carbonic acid and reservoir of organic carbon on the territory of Russia. *Herald of the Russian Academy of Sciences*. 2006;76(1):12-26. EDN: MHFLTP. <https://doi.org/10.1134/S1019331606010035>
14. Silva-Olaya A.M., Cerri C.E.P., La Scala N.Jr., Dias C.T.S., Cerri C.C. Carbon dioxide emissions under different soil tillage systems in mechanically harvested sugarcane. *Environ. Res. Lett*. 2013;8(1):015014. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/1/015014>
15. Eglin T. *Organic carbon in soils - meeting climate change and food security challenges*. ADEME; 2015. 32 p.
16. Zavarzin G.A., ed. *Carbon pools and flows in terrestrial ecosystems of Russia*. Moscow: Science; 2007. 315 p. (In Russ.). EDN: PZQYLX.
17. Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*. 2004;304(5677):1623-1627. <https://doi.org/10.1126/science.1097396>
18. Zamolodchikov D.G., Grabowsky V.I., Chestnykh O.V. Dynamic pattern of carbon balance in the forests of federal districts of the Russian Federation. *Forest Science Issues*. 2019;2(S2):1-19. EDN: NXNVIU. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-2019-2-2-1-19>
19. Ivanov A.L., Kulik K.N., Stolbovoy V.S., Khitrov N.B., Konyushkov D.E. Methodology for monitoring the carbon balance in soil ecosystems and agroforestry complexes under climate change. *Soils - a strategic resource of Russia*. Proceedings of the plenary reports of the 8th Congress of the Dokuchaev Soil Science Society and the School of Young Scientists on Soil Morphology and Classification. S.A. Shoba, I.Yu. Savin, E.M. Lapteva (eds.). Moscow, Syktyvkar: Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2022:59-64. (In Russ.). EDN: MWEJAP.
20. Geider R.J., DeLucia E.H., Falkowski P.G., Finzi A., Grime J.P., Grace J., Kana T.M., LaRoche J., Long S.P., Osborne B.A. et al. Primary productivity of planet earth: biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats. *Global Change Biology*. 2001;7(8):849-882. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2001.00448.x>
21. Kovda V.A. *Biogeochemistry of soil cover*. Moscow: Science; 1985. 263 p. (In Russ.). EDN: VXFJNS.
22. Friedlingstein P., Jones M.W., O'Sullivan M., Andrew R.M., Hauck J., Peters G.P., Peters W., Pongratz J., Sitch S., Le Quéré C. et al. Global Carbon Budget 2019. *Earth Syst. Sci. Data*. 2019;11(4):1783-1838. <https://doi.org/10.5194/essd-11-1783-2019>

23. Dalal R.C., Allen D.E. Greenhouse gas fluxes from natural ecosystems. *Australian J. of Botany*. 2008;56(5):369-407. <https://doi.org/10.1071/bt0712824>.
24. Kuzyakov Y. Priming effects: interactions between living and dead organic matter. *Soil Biol. Biochem.* 2010;42(9):1363-1371. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.003>
25. Buchkowski R.W., Schmitz O.J., Bradford M.A. Microbial stoichiometry overrides biomass as a regulator of soil carbon and nitrogen cycling. *Ecology*. 2015;96(4):1139-1149. <https://doi.org/10.1890/14-1327.1>
26. Sawada K., Funakawa S., Toyota K., Kosaki T. Potential nitrogen immobilization as influenced by available carbon in Japanese arable and forest soils. *Soil. Sci. Plant. Nutr.* 2015;61(6):917-926. <https://doi.org/10.1080/00380768.2015.1075364>
27. Blagodatskaya E., Kuzyakov Y. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. *Biol. Fert. Soils*. 2008;45:115-131. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0334-y>
28. Schimel J.P., Weintraub M.N. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil. Biol. Biochem.* 2003;35(4):549-563. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00015-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00015-4)
29. Morrissey E.M., Mau R.L., Schwartz E., McHugh Th.A., Dijkstra P., Koch B.J., Marks J.C., Hungate B.A. Bacterial carbon use plasticity, phylogenetic diversity and the priming of soil organic matter. *ISME J.* 2017;11(8):1890-1899. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.43>
30. Naji N.S., Jassim Y.A., Al-Amery S.M.H. Review Algae and Fungi on Soil Ecosystem. *Int. J. Adv. Multi-discip. Res. Stud.* 2024;4(1):1037-1041. <https://doi.org/10.62225/2583049X.2024.4.1.2337>
31. Jassey V.E.J., Walcker R., Kardol P., Geisen S., Heger Th., Lamentowicz M., Hamard S., Lara E. Contribution of soil algae to the global carbon cycle. *New Phytol.* 2021;234(1):64-76. <https://doi.org/10.1111/nph.17950>
32. Blaser M.J., Cardon Z.G., Cho M.K., Dangl J.L., Donohue T.J., Green J.L., Knight R., Maxon M.E., Northen T.R., Pollard K.S., Brodie E.L. Toward a predictive understanding of Earth's microbiomes to address 21st century challenges. *Am. Soc. Microbiol.* 2016;7(3):1-16. <https://doi.org/10.1128/mBio.00714-16>
33. Allison V.J., Condron L.M., Peltzer D.A., Richardson S.J., Turner B.L. Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand. *Soil. Biol. Biochem.* 2007;39(7):1770-1781. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.02.006>
34. Amundson R., Berhe A.A., Hopmans J.W., Olson C., Sztein A.E., Sparks D.L. Soil and human security in the 21st century. *Science*. 2015;348(6235):1261071. <https://doi.org/10.1126/science.1261071>
35. Bai Y., Muller D.B., Srinivas G., Garrido-Oter R., Potthoff E., Rott M., Dombrowski N., Münch Ph. C., Spaepen S., Remus-Emsermann M. et al. Functional overlap of the Arabidopsis leaf and root microbiota. *Nature*. 2015;528:364-369. <https://doi.org/10.1038/nature16192>
36. Cairney J.W.G. Extramatrical mycelia of ectomycorrhizal fungi as moderators of carbon dynamics in forest soil. *Soil Biol. Biochem.* 2012;47:198-208. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.12.029>
37. Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*. 2013;339(6127):1615-1618. <https://doi.org/10.1126/science.1231923>
38. Smith F.A., Grace E.J., Smith S.E. More than a carbon economy: nutrient trade and ecological sustainability in facultative arbuscular mycorrhizal symbioses. *New Phytol.* 2009;182(2):347-358. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02753.x>
39. Smith S.E., Facelli E., Pope S., Smith F.A. Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas. *Plant Soil*. 2010;326:3-20. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9981-5>
40. Glazunova D.M., Galitskaya P.Yu., Selivanovskaya S.Yu. Atmospheric carbon sequestration using microalgae. *Scientific Notes of Kazan University. Series: Natural Sciences*. 2024;166(1):82-125. (In Russ.). EDN: BEWUAK. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2024.1.82-125>
41. Averill C., Turner B.L., Finzi A.C. Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*. 2014;505:543-545. <https://doi.org/10.1038/nature12901>
42. Khabibullina F.M., Kuznetsova E.G., Vaseneva I.Z. Micromycetes in podzolic and bog-podzolic soils in the middle taiga subzone of Northeastern European Russia. *Eurasian Soil Science*. 2014;47(10):1027-1032. EDN: UFFURH. <https://doi.org/10.1134/S1064229314100044>
43. Matei G.-M., Matei S., Mocanu V. Assessing the role of soil microbial communities of natural forest ecosystem. *The EuroBiotech J.* 2020;4(1):1-7. <https://doi.org/10.2478/ebtj-2020-0001>
44. Hawkins H.-J., Cargill R.I. M., Van Nuland M.E., Hagen S.C., Field K.J., Sheldrake M., Soudzilovskaia N.A., Kiers E.T. Mycorrhizal mycelium as a global carbon pool. *Cur. Biol.* 2023;33(11):R560-R573. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.027>
45. Voronina E. Yu. Mycorrhizae in terrestrial ecosystems: ecological, physiological and molecular-genetic aspects of mycorrhizal symbioses. *Mycorrhizal symbiosis today*. Yu. T. Dyakov, Yu. V. Sergeev (eds.). Moscow: National Academy of Mycology; 2007;1:142-234. (In Russ.).
46. Miller R.M., Jastrow J.D., Reinhardt D.R. External hyphal production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in pasture and tallgrass prairie communities. *Oecol.* 1995;103:17-23. <https://doi.org/10.1007/BF00328420>

47. Leake J.R., Donnelly D.P., Saunders E.M., Boddy L., Read D.J. Rates and quantities of carbon flux to ectomycorrhizal mycelium following ^{14}C pulse labeling of *Pinus sylvestris* seedlings: effects of litter patches and interaction with a wood-decomposer fungus. *Tree Physiol.* 2001;21(2-3):71-82. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.2-3.71>
48. Mäkelä A., Tian X., Repo A., Ilvesniemi H., Marshall J., Minunno F., Näsholm T., Schiestl-Aalto P., Lehtonen A. Do mycorrhizal symbionts drive latitudinal trends in photosynthetic carbon use efficiency and carbon sequestration in boreal forests? *For. Ecol. Manage.* 2022;520:120355. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120355>
49. Vogt K.A., Grier C.C., Meier C.E., Edmonds R.L. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* ecosystems in western Washington. *Ecol.* 1982;63(2):370-380. <https://doi.org/10.2307/1938955>
50. Godbold D.L., Hoosbeek M.R., Lukac M.M., Cotrufo F., Janssens I.A., Ceulemans R., Polle A., Velthorst E.J., Scarascia-Mugnozza G., De Angelis P., Miglietta F., Peressotti A. Mycorrhizal hyphal turnover as a dominant process for carbon input into soil organic matter. *Plant Soil.* 2006;281:15-24. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-3701-6>
51. Nehls U., Wiese J., Guttenberger M., Hampp R. Carbon allocation in ectomycorrhizas: identification and expression analysis of an *Amanita muscaria* monosaccharide transporter. *Mol. Plant Microbe Interact.* 1998;11(3):167-176. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.3.167>
52. Bhupinderpal-Singh, Nordgren A., Ottosson Löfvenius M., Högborg M.N., Mellander P.-E., Högborg P. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant, Cell & Environment.* 2003;26(8):1287-1296. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01053.x>
53. Brundrett M.C. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biol. Rev.* 2004;79(3):473-495. <https://doi.org/10.1017/s1464793103006316>
54. Solaiman Z.M. Contribution of Arbuscular Mycorrhizal Fungi to Soil Carbon Sequestration. *Mycorrhizal fungi: use in sustainable agriculture and land restoration. Soil biology.* Berlin; Heidelberg: Springer; 2014;41:287-296. https://doi.org/10.1007/978-3-662-45370-4_18
55. Gupta Sh., Chaudhary S., Purushotham P., Aman A.S. Singh V. Exploring the Unseen: The Remarkable Role of Soil Microorganism. *Agri Articles.* 2023;3(6):651-655.
56. Berezhnaya V.V., Klykov A.G., Sidorenko M.L., Bykovskaya A.N., Bogdan P.M. The influence of bacterial complexes on the yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Bulletin of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences.* 2019;(3):103-111. EDN: ISZTZK. <https://doi.org/10.25808/08697698.2019.205.3.018>
57. Rusakova D.A., Sidorenko M.L., Kim A.V. Characteristics of psychrotolerant *Pseudomonads* isolated from organogenic clay deposits of the Mramornaya cave (Primorskii krai). *Microbiology.* 2024;93(1):92-103. EDN: TMMDYM. <https://doi.org/10.1134/S0026261723603263>
58. Stone B.W., Li J., Koch B.J., Blazewicz S.J., Dijkstra P., Hayer M., Hofmockel K.S., Liu X.-J.A., Mau R.L., Morrissey E.M. et al. Nutrients cause consolidation of soil carbon flux to small proportion of bacterial community. *Nat. Commun.* 2021;12:3381. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23676-x>
59. Sadunova A.V. General characteristics of bacteria of the genus *Bacillus*. *Student Scientific Forum. Proceedings of the 6th International Student Scientific Conference.* 2014. Available from: <https://scienceforum.ru/2014/article/2014001198?ysclid=m64o2ridfe559064868> [Accessed 3rd September 2024]. (In Russ.).
60. Houlst J., ed. *Bergey's brief guide to bacteria*. Transl. from English by G.A. Zavarzin. 7th ed. Moscow: World; 1980. 495 p. (In Russ.).
61. Hartmans S., De Bont J.A.M. Stackebrandt E. The genus *Mycobacterium* - nonmedical. *The Prokaryotes.* New York: Springer; 2006:889-918. https://doi.org/10.1007/0-387-30743-5_33
62. Ivanov P.V. Changes in the composition, structure and properties of dispersed soils during activation of their natural microbial complex. Abstract of PhD thesis. Moscow, 2015. 24 p. (In Russ.). EDN: ZPYCKD.
63. Tsavkelova E.A., Egorova M.A., Petrova E.V., Netrusov A.I. Biogas production by microbial communities via decomposition of cellulose and food waste. *Appl. Biochem. Microbiol.* 2012;48(4):377-384. (In Russ.). EDN: RGBROJ. <https://doi.org/10.1134/s0003683812040126>
64. Zhou W., Wang J., Chen P., Ji C., Kang Q., Lu B., Li K., Liu J., Ruan R. Bio-mitigation of carbon dioxide using microalgal systems: advances and perspectives. *Renewable Sustainable Energy Rev.* 2017;76:1163-1175. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2017.03.065>
65. Cheah W.Y., Show P.L., Chang J.-S., Ling T.C., Juan J.C. Biosequestration of atmospheric CO₂ and flue gas-containing CO₂ by microalgae. *Bioresour. Technol.* 2015;184:190-201. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2014.11.026>
66. Mokronosov A.T. Global photosynthesis and vegetation biodiversity. *Carbon cycle in Russia.* Moscow: Moscow Branch of the State Scientific Research Center for Forecasting and Prevention of Geocological and Man-made Disasters at Kuban State University; 1999:19-62. (In Russ.).
67. Ivanovsky R.N., Lebedeva N.V., Keppen O.I., Chudnovskaya A.V. Release of photosynthetically fixed carbon as dissolved organic matter by anoxygenic phototrophic bacteria. *Microbiology.* 2020;89(1):28-34. EDN: FTHCKH. <https://doi.org/10.1134/S0026261720010075>
68. Mokronosov A.T., Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V. *Photosynthesis. Physiological, ecological and biochemical aspects.* Moscow: Academia; 2006. 445 p. (In Russ.). EDN: QKOLXF.

69. Adachi O., Moonmangmee D., Toyama H., Yamada M., Shinagawa E., Matsushita K. New developments in oxidative fermentation. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2003;60:643-653. <https://doi.org/10.1007/s00253-002-1155-9>
70. Kadyseva A.A., Bezukhova S.V., Gilmudinov R.M. Biochemical oxidation of organic substances under anaerobic conditions. *Bulletin of Omsk State Agrarian University.* 2014;(1):42-46. (In Russ.). EDN: SYNTB.
71. Kallistova A.Y., Merkel A.Y., Tarnovetskii I.Y., Pimenov N.V. Methane formation and oxidation by prokaryotes. *Microbiology.* 2017;86(6):671-691. EDN: RYGPKR. <https://doi.org/10.1134/S0026261717060091>
72. Jagadamma S., Mayes M.A., Steinweg M.J., Schaeffer S.M. Substrate quality alters microbial mineralization of added substrate and soil organic carbon. *Biogeosci.* 2014;11(17):4665-4678. <https://doi.org/10.5194/bg-11-4665-2014>
73. Paterson E., Gebbing T., Abel C., Sim A., Telfer G. Rhizodeposition shapes rhizosphere microbial community structure in organic soil. *New Phytol.* 2007;173(3):600-610. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01931.x>
74. Rousk J., Bååth E. Growth of saprotrophic fungi and bacteria in soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2011;78(1):17-30. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01106.x>
75. Chen R., Senbayram M., Blagodatsky S., Myachina O., Dittert K., Lin X., Blagodatskaya E., Kuzyakov Y. Soil C and N availability determine the priming effect: microbial N mining and stoichiometric decomposition theories. *Glob. Chang. Biol.* 2014;20(7):2356-2367. <https://doi.org/10.1111/gcb.12475>
76. Hessen D.O., Ågren G.I., Anderson T.R., Elser J.J., De Ruiter P.C. Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. *Ecol.* 2004;85(5):1179-1192. <https://doi.org/10.1890/02-0251>
77. Kuzyakov Y., Friedel J.K., Stahr K. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biol. Biochem.* 2000;(11-12):1485-1498. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5)
78. Shevtsova L.K., Chernikov V.A., Sychev V.G., Belichenko M.V., Rukhovich O.V., Ivanova O.I. Effect of long-term application of fertilizers on the composition, properties and structural characteristics of humic acids of the main soil types. Message 1. *Agrochemistry.* 2019;(10):3-15. (In Russ.). EDN: UAPMMI. <https://doi.org/10.1134/S0002188119100120>
79. Deng S., Zheng X., Chen X., Zheng Sh., He X., Ge T., Kuzyakov Y., Wu J., Su Y., Hu Y. Divergent mineralization of hydrophilic and hydrophobic organic substrates and their priming effect in soils depending on their preferential utilization by bacteria and fungi. *Biol. Fertil. Soils.* 2021;57:65-76. <https://doi.org/10.1007/s00374-020-01503-7>
80. Ananyeva N.D., Polyanskaya L.M., Stolnikova E.V., Zvyagintsev D.G. Ratio of fungal and bacterial biomass in forest soil profiles. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological Series.* 2010;(3):308-317. (In Russ.). EDN: LRGAEB
81. Tian X., Zhang Y., Liang Y., Fu R., Sun L., Yu Zh., Shi J., Sailike A., Hao H., Zhang W. Differential response of soil bacteria and fungi to carbon and respiration components in abandoned grasslands on the Loess Plateau, China. *Plant Soil.* 2024;504:347-365. <https://doi.org/10.1007/s11104-024-06628-4>

Информация об авторах

М.Л. Сидоренко – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории почвоведения и экологии почв ФНЦ ДВО РАН.

О.В. Нестерова – кандидат биологических наук, заведующая Дальневосточной лабораторией системного контроля за глобальным изменением климата ДВФУ.

Information about the authors

M.L. Sidorenko – Candidate of Science (Biology), Leading Researcher, Laboratory of Soil Science and Soil Ecology, FSC FEB RAS.

O.V. Nesterova – Candidate of Science (Biology), Head of the Far Eastern Laboratory of Systematic Control of Global Climate Change, FEFU.

Статья поступила в редакцию 25.10.2024; одобрена после рецензирования 26.02.2025; принята к публикации 23.04.2025.
The article was submitted 25.10.2024; approved after reviewing 26.02.2025; accepted for publication 23.04.2025.