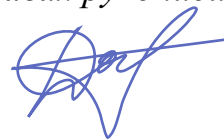


МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА  
ФАКУЛЬТЕТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ  
ИНСТИТУТ БИОХИМИИ И ФИЗИОЛОГИИ МИКРООРГАНИЗМОВ имени  
Г.К.СКРЯБИНА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК —  
обособленное подразделение ФГБУН «Федеральный исследовательский центр  
«Пущинский научный центр биологических исследований  
Российской академии наук»

*На правах рукописи*

**Данилогорская Анастасия Александровна**



**Таксономическая структура и функциональное разнообразие  
сообществ микроскопических грибов в почвах при разных  
температурах**

1.5.11. Микробиология

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научные руководители:

доктор биологических наук, профессор

**Марфенина Ольга Евгеньевна**

кандидат биологических наук

Качалкин Алексей Владимирович

Москва – 2023

## Содержание

1. Введение .....	6
2. Обзор литературы .....	12
2.1. Современные изменения климата (с конца XIX в). .....	12
2.1.1. Глобальный масштаб .....	12
2.1.2. Изменение климата России .....	13
2.1.3. Возможные причины изменения климата и сценарии дальнейших изменений .....	13
2.2. Температурный режим почв в условиях возможного изменения климата.....	15
2.2.1. Отклик температурного режима почв на современное изменение климата .....	15
2.3. Влияние повышения температуры на почвенную биоту.....	18
2.3.1. Влияние на почвенное дыхание.....	19
2.3.2. Влияние потепления климата на почвенные грибные сообщества.....	22
2.3.3. Результаты полевых модельных экспериментов .....	27
3. Объекты и методы .....	32
3.1. Объекты .....	32
3.1.1. Отбор образцов и анализ почвенных свойств .....	33
3.2. Методы .....	34
3.2.1. Схема эксперимента.....	34
3.2.2. Измерение содержания лабильных форм углерода и азота в почве .....	34
3.2.3. Метод посева .....	35
3.2.4. Мультисубстратное тестирование.....	37
Методика проведения анализа .....	38
Методика расчёта основных показателей функционального разнообразия .....	42
3.2.5. Статистическая обработка данных .....	45
4. Результаты .....	47
4.1. Содержание лабильных форм углерода и азота в почве при разных температурах инкубации.....	47
4.2. Характеристика грибных сообществ при разных температурах инкубации.....	52

4.2.1.	Численность .....	52
4.2.2.	Количество выделенных видов .....	52
4.2.3.	Комплекс типичных видов микромицетов .....	54
4.2.4.	Структура почвенных грибных сообществ согласно относительному обилию видов .....	57
	Тёмноокрашенные микромицеты .....	60
	Микромицеты с фитопатогенными свойствами .....	61
	Микромицеты, обладающие хитинолитическими свойствами .....	62
	Зигомицетовые грибы .....	63
	Потенциально патогенные микромицеты из группы BSL-2 .....	63
4.2.5.	Индекс разнообразия Шеннона .....	64
4.2.6.	Количество и относительное обилие видов микромицетов с разными средними значениями оптимальной температуры роста .....	66
4.3.	Функциональное разнообразие грибных комплексов при разных температурах инкубации .....	70
4.3.1.	Количество потребляемых субстратов .....	70
4.3.2.	Среднее значение оптической плотности на наборе субстратов .....	74
4.3.3.	Значение оптической плотности на отдельных субстратах .....	79
4.3.4.	Функциональный спектр .....	80
4.3.5.	Индексы разнообразия .....	83
5.	Обсуждение .....	86
5.1.	Содержание лабильных форм углерода и азота в исследованных почвах .....	86
5.2.	Состав и структура почвенных грибных комплексов .....	87
5.3.	Функциональное разнообразие .....	92
6.	Заключение .....	97
7.	Выводы .....	99
8.	Список литературы .....	100
	Приложения .....	123

Приложение 1: Общий список выделенных видов .....	123
Приложение 2А: Пространственная частота встречаемости (%) видов, выделенных в ходе эксперимента в подзоле при 10, 20, 30 и 35 °С .....	128
Приложение 2Б: Пространственная частота встречаемости (%) видов, выделенных в дерново-подзолистой почве при 10, 20, 30 и 35 °С в ходе эксперимента .....	129
Приложение 2В: Пространственная частота встречаемости (%) видов, выделенных в урбанозёме при 10, 20, 30 и 35 °С в ходе эксперимента .....	130
Приложение 3А: Структура комплекса типичных видов подзола при разных температурах на основе встречаемости в эксперименте .....	133
Приложение 3Б: Структура комплекса типичных видов дерново-подзолистой почвы при разных температурах на основе встречаемости в эксперименте .....	134
Приложение 3В: Структура комплекса типичных видов урбанозёма при разных температурах на основе встречаемости в эксперименте .....	135
Приложение 4: Наиболее обильные и часто встречающиеся виды микромицетов в почвенных грибных комплексах на разных сроках сукцессии* .....	136
Приложение 5А: Структура грибного сообщества подзола в процессе сукцессии при разных температурах (10, 20, 30 и 35 °С) .....	137
Приложение 5Б: Структура грибного сообщества дерново-подзолистой почвы в процессе сукцессии при разных температурах (10, 20, 30 и 35 °С) .....	138
Приложение 5В: Структура грибного сообщества урбанозёма в процессе сукцессии при разных температурах (10, 20, 30 и 35 °С) .....	139
Приложение 6А: Наборы субстратов, на которых развивался грибной мицелий в течение сукцессии при разных температурах: подзол .....	140
Приложение 6Б: Набор субстратов, на которых развивался грибной мицелий в течение сукцессии при разных температурах: дерново-подзолистая почва .....	141
Приложение 6В: Набор субстратов, на которых развивался грибной мицелий в течение сукцессии при разных температурах: урбанозём .....	142
Приложение 7А: Степень влияния факторов температуры и стадии сукцессии на скорость развития мицелия на использованных субстратах согласно критерию Краскела-Уоллеса (Н): подзол .....	143

Приложение 7Б: Степень влияния факторов температуры и стадии сукцессии на скорость развития мицелия на использованных субстратах согласно критерию Краскела-Уоллеса (H): дерново-подзолистая почва.....	144
Приложение 7В: Степень влияния факторов температуры и стадии сукцессии на скорость развития мицелия на использованных субстратах согласно критерию Краскела-Уоллеса (H): урбанозём.....	145
Приложение 8А: Сравнительная таблица основных показателей, используемых для анализа функционального разнообразия по данным МСТ, для подзола.....	146
Приложение 8Б: Сравнительная таблица основных показателей, используемых для анализа функционального разнообразия по данным МСТ, для дерново-подзолистой почвы.....	147
Приложение 8В: Сравнительная таблица основных показателей, используемых для анализа функционального разнообразия по данным МСТ, для урбанозёма.....	148
Приложение 9А: Коэффициент корреляции Пирсона между основными показателями, характеризующими функциональное разнообразие грибных комплексов подзола в процессе сукцессии при разных температурах .....	149
Приложение 9Б: Коэффициент корреляции Пирсона между основными показателями, характеризующими функциональное разнообразие грибных комплексов дерново-подзолистой почвы в процессе сукцессии при разных температурах.....	150
Приложение 9В: Коэффициент корреляции Пирсона между основными показателями, характеризующими функциональное разнообразие грибных комплексов урбанозёма в процессе сукцессии при разных температурах .....	151

## 1. Введение

На современном этапе развития биосферы отмечаются существенные климатические изменения. Разработанные на сегодня сценарии дальнейшего изменения климата крайне разнообразны и определяются тем, что считают основной причиной этих изменений: естественные колебания климата или антропогенную деятельность человека (МГЭИК, 2007, 2014; Фролов и др., 2007; IPCC, 2023). Рост глобальной приземной температуры к концу XXI в. по сравнению с периодом 1850–1900 гг. прогнозируется всего на несколько градусов (от 1,5–2,0 °C до 4,4 °C в разных моделях), однако во всех сценариях отмечается риск увеличения частоты и длительности случаев экстремальной жары (IPCC, 2023). Температурный режим почв является важным индикатором современных климатических изменений (Чудинова и др., 2001; Reshotkin, Khudyakov, 2019; Chen et al., 2021) и, соответственно, отражает глобальные климатические тренды.

Температура является одним из основных экологических факторов, определяющих развитие почвенной биоты. Последствия глобального изменения климата могут существенно влиять на её структуру и функционирование. Грибы являются одной из важнейших групп почвенных организмов, осуществляющих деструкцию органических веществ в почве, в том числе и труднодоступных для других микроорганизмов (Мирчинк, 1988; Thevenot et al., 2010; Chen et al., 2018; De Beek et al., 2021). Изменение температуры, как результат глобального потепления, может оказывать воздействие на различные таксономические и экологические группы почвенных грибов (например, микоризообразующие, патогены растений и животных, тёмноокрашенные микромицеты), что уже показано в полевых и модельных экспериментах в отдельных природных зонах земного шара (Allison, Treseder, 2008; Бареева, 2013; Xiong et al., 2014; Semenova et al., 2015; Geml et al., 2016; Solly et al., 2017 и др.), и, соответственно, на осуществляемые грибными комплексами функции.

Однако сопоставление результатов краткосрочных и долгосрочных воздействий повышенной не более чем на 6 °C температуры почвы показывает, что пока в экосистеме не зафиксированы устойчивые изменения в других факторах среды (влажности почвы, содержании органического вещества почвы, глубине залегания вечной мерзлоты, растительном сообществе и др.), изменения в почвенном грибном сообществе если и происходят, то носят краткосрочный и обратимый характер и часто не выходят за рамки сезонных колебаний. Это значит, что воздействие повышенной температуры на природное почвенное грибное сообщество по современным данным носит скорее косвенный характер и изменения в нём во многом будут определяться конкретными экологическими условиями (Blankinship et al., 2011; Xu et al., 2017; Baldrian et al., 2022). Поэтому проведение лабораторных экспериментов, позволяющих изучать данную реакцию при регуляции остальных факторов среды, остаётся важным для

прогнозирования последствий при реализации наиболее пессимистических климатических сценариев.

Наиболее уязвимыми для потепления климата в связи с их адаптацией к низкотемпературным условиям являются естественные экосистемы северных регионов, где в настоящее время отмечается быстрый по сравнению с низкими широтами рост среднегодовой температуры воздуха (МГЭИК, 2007; IPCC, 2023), и уже наблюдаются видимые изменения: повышение температуры почвы, таяние вечной мерзлоты и, как следствие, нарушение в обмене парниковыми газами между почвой и атмосферой (МГЭИК, 2007, 2014; Kurylyk et al., 2014; IPCC, 2023), смещение на север границы древесной растительности, возрастание биомассы злаков и лиственных кустарников, сокращение относительного покрова светлюбивых мхов и лишайников (Walker et al., 2006; Elmendorf et al., 2012). Долгосрочные полевые эксперименты (Semenova et al., 2015, Geml et al., 2015, 2016) позволили установить, что данные изменения в растительных экосистемах могут сопровождаться и перестройками в почвенных грибных сообществах, однако в центре Европейской части России такие исследования не многочисленны (Шишкина, Шишкина, 2022).

Грибные сообщества городских почв формируются и существуют в условиях городского острова тепла (Почва..., 1997; Балдина и др., 2012; Lokoshchenko, 2014) и интенсивного влияния других антропогенных факторов. Вследствие большого разнообразия содержащихся органических субстратов в данных почвах и путей заноса в них диаспор грибов (Марфенина, 2005) они содержат в своём составе виды, не характерные для зональных условий, например, типичные южные, среди которых немало потенциально патогенных для человека. В связи с этим данные грибные сообщества могут оказаться более устойчивыми к потеплению климата по сравнению с сообществами зональных почв. Однако и температура приземного воздуха, а также почвы, в больших городах растёт быстрее, чем на прилегающих природных территориях (Lokoshchenko, 2014; Lokoshchenko, Korneva, 2015).

С точки зрения экологии человека важным вопросом микологических исследований является изучение распространения в окружающей среде потенциально опасных для человека грибов. Особый интерес среди них представляет группа, чьи представители при попадании в организм здорового человека могут развиваться в нём и вызывать локализованные микозы, а в случае ослабленного иммунитета у заражённого человека — распространяться более широко. По зарубежной классификации они относятся к группе BSL-2 (biosafety levels — по уровню риска для здоровья) (de Hoog et al., 2020), а в отечественной системе классификации — частично входят в 3 и 4 группы патогенности, однако отечественная классификация менее подробна (Озерская и др., 2011). Большинство микромицетов, известных как условно

патогенные, является почвообитающими. При соответствующих методах анализа они могут быть выявлены в самых разных типах почв. Однако возможность их накопления в почвах определяется экологическими условиями, в том числе и температурой. Так, например, их выявляемое обилие и разнообразие в почвах умеренных широт увеличивается в засушливые и жаркие года (Марфенина, 2005). При этом известно, что некоторые климатические явления, при которых происходит воздействие на почву и увеличение частоты которых прогнозируется при глобальном потеплении (например, ураганы), способствуют росту заболеваемости данными видами в результате формирования благоприятных условий для ингаляционного инфицирования (Липницкий и др., 2018). Соответственно особый интерес представляет проблема накопления потенциально патогенных микромицетов в связи с текущими и прогнозируемыми климатическими изменениями в почвах густонаселенной территории Европейской части России.

**Цель работы** — оценка изменения таксономической структуры и функционального разнообразия грибных сообществ в почвах разных типов в условиях повышенных температур.

**Задачи исследования:**

1. Исследование в процессе сукцессии в природных (Al-Fe-гумусовом подзоле, дерново-подзолистой почве) и антропогенной (урбанозёме) почвах при характерных летних (10, 20 °С) и повышенных (30, 35 °С) почвенных температурах:
  - содержания лабильных форм углерода и азота;
  - таксономической структуры комплексов культивируемых микроскопических грибов;
  - функционального разнообразия комплексов культивируемых микроскопических грибов.
2. Сравнительный анализ видового и функционального разнообразия грибных комплексов почв, развивающихся при стандартных и повышенных летних температурах.
3. Оценка развития потенциально патогенных грибов в разных почвах при повышенных температурах.

**Объекты исследования**

Исследование проводилось на образцах двух природных почв: Al-Fe-гумусовом подзоле (Histic Leptosol), типичном для высоких широт, на территории Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова и дерново-подзолистой почве (Umbric Albeluvisol), типичной для бореальных широт Европейской части России, на территории ненарушенной зоны лесного заказника «Алешкинский лес» природно-исторического городского лесопарка «Тушинский» (г. Москва). В качестве антропогенной почвы был изучен урбанозём (Urbic Technosol) на территории СВАО г. Москвы.



### Научная новизна

Впервые проведено исследование влияния повышенной температуры на формирование грибных комплексов подзола, дерново-подзолистой почвы и урбанозёма при их развитии из состояния покоя в условиях постоянной высокой ( $w = 60\%$ ) влажности.

Впервые оценен состав типичных видов в изученных почвах в зависимости от температуры инкубации. При 35 °С состав типичных видов подзола полностью изменился, ни один из вошедших в него видов не был типичен при других исследованных температурах. В дерново-подзолистой почве и урбанозёме при повышенной температуре в число типичных видов вошли, как встречающиеся при других температурах, так и не характерные для других температур виды, состав обновился на 14–17%. Наибольшие различия между комплексами типичных видов при разных температурах были выявлены в урбанозёме.

Впервые показано, что наибольшее влияние температуры на богатство постоянно потребляемых субстратов было зафиксировано для грибных комплексов урбанозёма (при 35 °С оно упало на 44% по сравнению с таковым при 20 °С), а наименьшее — для грибных комплексов подзола, где оно практически не изменилось. В урбанозёме при повышенной температуре наблюдался тренд к формированию более специфических, чем в природных почвах, грибных комплексов, как по видовому составу, так и по потенциальному функциональному разнообразию.

Впервые обнаружено, что при повышении температуры инкубации возрастает количество видов, встречаемость и относительное обилие потенциально патогенных грибов из группы BSL-2 в сообществах всех исследованных почв (выделены виды, отсутствовавшие при 10 и 20 °С: *Aspergillus flavus*, *A. fumigatus*, *Scedosporium aurantiacum*).

### Практическая значимость

В результате проведённых экспериментов Коллекция микроскопических грибов природных и антропогенных местообитаний Кафедры биологии почв была пополнена 20 штаммами прежде отсутствовавших в ней видов и родов, четыре из которых были помещены во Всероссийскую коллекцию микроорганизмов (ВКМ F-4656, ВКМ F-4689, ВКМ F-4704, ВКМ F-4705), а их нуклеотидные последовательности депонированы в ГенБанки (ENA, NCBI, DDBJ) под номерами LT560380 — LT560383.

Контроль за потенциально патогенными микроорганизмами в окружающей среде является одной из основных задач государственной политики РФ в области обеспечения химической и биологической безопасности (Указ Президента РФ N 97 от 11.03.2019 г.). Выполненная работа выявила большое видовое богатство и встречаемость потенциально патогенных микромицетов в почвах при повышенных температурах и высокой влажности, что

указывает на необходимость мониторинга данных показателей и их возможное использование для прогнозирования степени опасности окружающей среды.

В проведённых экспериментах была отработана модифицированная методика мультисубстратного тестирования для почвенных грибных комплексов, которая показала свою эффективность в определении влияния повышенных температур на грибные комплексы исследованных природных почв, а также выявлен наиболее информативный для этих целей биодиагностический субстрат (N-ацетил-D-глюкозамин).

### **Методология исследования**

В работе были сконструированы микрокосмы и поставлен краткосрочный модельный эксперимент по влиянию температур на почвенное грибное сообщество в них. Для анализа результатов этого воздействия был применён сукцессионный подход. Оценка видового разнообразия велась традиционным методом посева на твёрдую питательную среду. Видовая принадлежность микромицетов определялась по культурально-морфологическим признакам, а также молекулярно-генетическим методом с помощью секвенирования ITS1–5.8S–ITS2 участка рДНК. Также было оценено влияние температуры инкубации почв на отдельные эколого-функциональные группы грибов. Оценка функционального разнообразия проводилась методом мультисубстратного тестирования, модифицированным для работы с мицелиальными грибами без использования красителя. Полученные результаты были подвергнуты статистической обработке.

### **Основные положения, выносимые на защиту**

1. Численность культивируемых грибов, их разнообразие и состав типичных видов в течение сукцессии при разных температурах зависят от типа почвы и доступности в ней углерода и азота, наименьшее видовое разнообразие во всех исследованных почвах характерно для температуры инкубации 35 °С.
2. Наиболее выраженная перестройка структуры (по относительному обилию и видовому составу) сообщества почвенных микромицетов происходит при 35 °С по сравнению с 10, 20 и 30 °С во всех изученных почвах.
3. Наибольшее влияние температуры на число постоянно потребляемых субстратов, выявленных методом МСТ, характерно для грибных комплексов урбанозёма, а наименьшее — для грибных комплексов подзола.
4. Инкубация при повышенных (30 и 35 °С) температурах по сравнению с 10 и 20 °С во всех исследованных почвах приводит к более высокой встречаемости и доли в сообществе потенциально патогенных мицелиальных грибов.

### **Обоснованность и достоверность результатов**

Результаты работы и выводы получены с использованием современных методов и оборудования, достоверность подтверждена статистически.

### **Личный вклад автора**

Диссертационная работа является результатом исследования автора за период с 2012 по 2016 гг. Самостоятельно было выбрано направление исследований, разработаны цели и задачи работы. Получен основной объем экспериментальных данных, интерпретированы и обобщены полученные результаты, подготовлены публикации научных работ.

### **Апробация работы**

Основные положения и материалы работы были доложены на 7 всероссийских и международных конференциях и съездах: 3-ий съезд микологов России (Москва, 2012), VIII Международная конференция «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (Ульяновск, 2012), VI Съезд общества почвоведов им. В.В. Докучаева (Петрозаводск, 2012), SUITMA 7: Soils of Urban, Industrial, Traffic, Mining and Military Areas (Польша, Торунь, 2013), Международная конференция молодых учёных «Изменение климата и природной среды Северной Евразии: анализ прогноз, адаптация» (Кисловодск, 2014), 3-ий Международный микологический форум (Москва, 2015), XVII Congress of European Mycologists (Португалия, Мадейра, 2015).

### **Публикации по теме диссертации**

По материалам диссертации опубликовано 3 статьи в рецензируемых журналах, индексируемых в базах Scopus и/или WoS и/или RSCI, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В.Ломоносова. Подготовка к публикации полученных результатов проводилась совместно с соавторами. Вклад автора в публикации был основополагающим.

### **Благодарности**

Выражаю искреннюю благодарность врачу-психиатру, психотерапевту к.м.н. А.А. Курсакову и психологу О.Ю. Родичевой за профессиональную психологическую помощь в процессе подготовки диссертации, старшему научному сотруднику лаборатории мицелиальных грибов ВКМ ИБФМ РАН к.б.н. Г.А. Кочкиной за свежий экспертный взгляд на результаты экспериментальной работы, старшему научному сотруднику АНОО ВО «Сколковский институт науки и технологии» к.ф.-м.н. Ю.А. Яновичу за консультации по статистической обработке данных.

## 2. Обзор литературы

### 2.1. Современные изменения климата (с конца XIX в.).

#### 2.1.1. Глобальный масштаб

С возникновением инструментальных методов и длительных программ наблюдений за метеорологическими показателями было замечено, что средняя приземная температура Земли с конца XIX в. увеличилась, на что стали указывать и косвенные явления. Наиболее распространённым показателем при анализе изменения климата является глобальная средняя приземная температура Земли (температура в пределах 2 м над поверхностью земли), которая по данным Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК) в настоящее время растёт. Прирост за период 1850–2020 гг. составил  $1,09 \pm 0,11$  °С, наиболее сильным он стал начиная с 1970 г. (IPCC, 2023). Причём прирост глобально усреднённой приземной температуры над сушей ( $1,59 \pm 0,24$  °С) значимо больше, чем над океаном ( $0,88 \pm 0,20$  °С) (IPCC, 2023). Важно отметить, что за последние 60 лет потепление распространилось по всему земному шару и было наиболее выражено в высоких северных широтах. Самые высокие относительные показатели наблюдаются в северном полушарии зимой (декабрь – февраль) и весной (март – май). Текущее потепление сопровождается повсеместным уменьшением количества морозных дней в среднеширотных регионах, увеличением числа теплых экстремумов (самых теплых 10% дней или ночей) и уменьшением числа дневных холодных экстремумов (самых холодных 10% дней или ночей) (МГЭИК, 2007). Так с 1950-х гг. частота и интенсивность тёплых экстремумов, включая волны жары, возросли над большинством регионов суши, а холодных — снизились (IPCC, 2023). Наиболее заметные изменения — в числе холодных ночей, которое за 1951–2003 гг. уменьшилось во всех регионах, где ведутся метеорологические наблюдения (76% суши) (МГЭИК, 2007).

С 1980-х по 2000-е года повышение температуры верхней части слоя вечной мерзлоты в Арктике составило около 3 °С. Максимальная площадь сезонномерзлых грунтов в северном полушарии с 1900 года уменьшилась приблизительно на 7%, а их максимальная высота в Евразии с середины XX века понизилась приблизительно на 0,3 м (МГЭИК, 2007).

Средний глобальный уровень моря с 1901 по 2018 гг. повысился на  $(0,20 \pm 0,05)$  м (IPCC, 2023), что сопровождалось общей убылью ледников, ледяных шапок и ледовых щитов, а также нагревом поверхности океана, средняя температура которого в верхней 75-метровой толще с 1971 по 2010 г. росла со скоростью  $(0,11 \pm 0,02)$  °С/10 лет (МГЭИК, 2014).

С конца XIX в. содержание водяного пара в вертикальном столбе и в верхних слоях тропосферы выросло, увеличилось количество случаев сильных осадков и повысилась вероятность наводнений на многих участках суши, даже там, где общее количество осадков уменьшилось (МГЭИК, 2007; IPCC, 2023). Хотя количество осадков во многих районах земного

шара возросло, площадь, охваченная засухой, также увеличилась. Возросли как продолжительность, так и интенсивность засух. Объясняется это тем, что количество водяного пара увеличивается при повышении глобальной температуры вследствие увеличения испарения там, где присутствует поверхностная влага, и это, как правило, приводит к увеличению осадков. Однако повышение континентальных температур в дальнейшем, как ожидается, приведет к росту испарения и высыхания, что особенно важно в засушливых регионах, где количество поверхностной влаги ограничено.

### **2.1.2. Изменение климата России**

Ситуация в России, как и в любом другом регионе, несколько отличается от глобальной, однако общие тренды вносят ощутимый вклад в изменение климата на территории РФ. Анализ многолетних изменений метеорологических показателей на территории всей страны ведётся с 1936 г., а для отдельных физико-географических регионов и Федеральных округов — с 1976 г. По данным на 2021 год среднегодовые, весенние и осенние температуры растут на всей территории РФ, причём потепление оказывается более резким, чем глобальное. В среднем по территории России тренд среднегодовой температуры за 1976–2021 гг. составляет  $+0,50\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$ . Наиболее интенсивное потепление наблюдается весной, особенно в Западной Сибири и на Чукотке (до  $+1,4\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$ ), а также осенью, особенно в Восточной Сибири и на островах Северной Земли ( $+2,0\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$ ). Зимой и летом наибольшая скорость потепления отмечается на территории Европейской части России (ЕЧР) (до  $+1,1\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$  — зимой, около  $+0,7\text{ }^{\circ}\text{C}/10\text{ лет}$  — летом) (Изменение ..., 2021; Третий ..., 2022).

Также в целом по РФ отмечается рост количества осадков, среднегодовые показатели которых за последние 15 лет остаются заметно выше таковых для периода 1970–1990 гг., однако положительный тренд является достаточно слабым и составляет  $2,1\%/10\text{ лет}$ . От региона к региону выраженность данного тренда меняется, а в некоторых регионах (центр ЕЧР, Забайкалье, Приамурье и Чукотка) наблюдаются даже отрицательные показатели. Возрастание в целом по России происходит в основном за счёт весеннего и зимнего сезонов (Изменение ..., 2021).

Таким образом, на территории России тенденции глобальных климатических изменений больше проявляются в изменении температуры, чем осадков.

### **2.1.3. Возможные причины изменения климата и сценарии дальнейших изменений**

Изменения климата происходили на протяжении миллионов лет, т.е. климат Земли менялся и в прошлом, и будет меняться в будущем. В качестве основных факторов,

способствующих его колебаниям, рассматривают: астрономические факторы – изменения приходящей солнечной радиации в результате изменения излучения Солнца; изменения орбитальных параметров Земли; геофизические факторы — мощные вулканические извержения, приводящие к изменению прозрачности атмосферы, тектонические процессы на суше и в океанах; изменения циркуляции атмосферы и океана (NAO, Эль-Ниньо); изменения альbedo поверхности Земли; изменение химического состава атмосферы (содержания углекислого газа, метана, окислов азота, озона) (Лемешко, 2007). Однако современное потепление климата часто связывают не столько с естественными колебаниями, сколько с увеличением концентрации парниковых газов, вызванным антропогенной деятельностью человека (МГЭИК, 2007, 2014; IPCC, 2023). Они уменьшают потерю тепла из атмосферы и нарушают тем самым энергетический баланс. По оценке рабочих групп МГЭИК, концентрации углекислого газа, метана, окислов азота, за последние несколько десятилетий возросли. В результате промышленных выбросов в атмосфере стали присутствовать такие парниковые газы как хлорфторуглероды (ХФУ) и гидрохлорфторуглероды (ГХФУ), тропосферный озон, аэрозоли. Несмотря на то, что химический состав атмосферы может существенно варьироваться в зависимости от природных факторов, большая часть потепления за последние 80 лет объясняется деятельностью человека. Так, если при моделировании климата учитываются только естественные составляющие изменений, получаемые на выходе климатические характеристики менее приближены к реальным, чем в моделях с учтёнными как естественными, так и антропогенными составляющими (МГЭИК, 2007; IPCC, 2023).

Так как прогнозирование изменений климата, исходя из данной теории, зависит от будущих выбросов парниковых газов, что в свою очередь определяется мировой экономикой, МГЭИК были разработаны сценарии дальнейшего развития мира и представлены соответствующие гипотезы возможных изменений климатических параметров. Крупномасштабные проекции на XXI век показывают положительные изменения температуры и уровня океана для всех сценариев (ожидаемое повышение температуры к 2100 г. относительно 1850–1900 гг. при наиболее оптимистичном сценарии составит 1,4 °С, а при самом неблагоприятном — 4,4 °С) (IPCC, 2023). Сильнее всего они будут проявляться над сушей и в самых высоких широтах северного полушария в зимнее время. В схожих по географическому положению районах потепление будет выражено сильнее в засушливых областях. Также увеличится вероятность температурных экстремумов: увеличение частоты и, возможно, длительности случаев экстремальной жары. Данные изменения будут наблюдаться над большей частью планеты, кроме районов, где свойства поверхности (например, снежный покров или влажность почвы) изменятся (МГЭИК, 2007, 2014; IPCC, 2023).

## **2.2. Температурный режим почв в условиях возможного изменения климата**

Климат является одним из важных факторов почвообразования. Он напрямую определяет температурный, а также гидротермический режимы почв, существенно влияющие на характер и интенсивность всех протекающих в них физических, химических и биологических процессов (Чудинова и др., 2001; Кудеяров и др., 2009).

Температуры приземного слоя воздуха и почвы взаимосвязаны: в рамках суток суммарная солнечная радиация нагревает верхний слой почвы и наземную растительность, за счёт потери тепла из которых и происходит нагрев приземного слоя воздуха. Поэтому максимальные температуры поверхности почвы обычно выше, а ночные минимумы, наоборот, ниже, чем воздуха на высоте метеорологических измерений (1,5–2,0 м). Например, в Московской области летом поверхность обнажённой почвы может прогреваться до +55 °С. (Хромов, Петросянц, 2001). Однако растительность и снежный покров значительно уменьшают её годовую амплитуду (Димо, 1972). Глубина и скорость проникновения суточных и годовых температурных колебаний в нижележащие почвенные горизонты напрямую зависят от влажности и плотности почвы. Причём с глубиной амплитуда данных колебаний падает, а наступление минимальных и максимальных значений запаздывает (Хромов, Петросянц, 2001).

Показано, что существует практически прямолинейная связь между температурой приземного воздуха и температурой почвы на глубине 20 см от поверхности (глубина наиболее корнеобитаемого слоя) как по среднегодовым, так и среднесезонным показателям (Волобуев, 1983). При фиксируемых в настоящее время климатических изменениях, изменение температурного режима почв особенно важно для России, где более половины территории занято вечной мерзлотой (Кудеяров и др., 2009). Кроме того, считают (Gilichinsky et al., 1998 цит. по Чудинова и др., 2001; Reshotkin, Khudyakov, 2019), что оценка тенденции многолетних изменений температуры почвы более эффективна для выявления климатических изменений конкретного региона, чем определение температуры воздуха, т.к. достоверность трендов по температуре почвы выше. Из чего следует, что температурный режим почв — важный индикатор современных изменений климата.

### **2.2.1. Отклик температурного режима почв на современное изменение климата**

Территория России вследствие своей большой площади и разнообразия природно-климатических условий является репрезентативной для оценки отклика температурного режима почв на современное изменение климата. На настоящий момент существует огромный массив данных о температуре почв, накопленный Гидрометслужбой России в течение почти 100 лет. В

последние десятилетие по наиболее репрезентативным данным был проанализирован отклик температурного режима почв на изменение климата для разных регионов России. Положительные тренды среднегодовых температур почв отмечались на Севере Русской равнины (Чудинова и др., 2003), в Предуралье (Худяков и др., 2010а, 2010б, 2010в, 2010г), в отдельных районах Якутии (Васильев, 1999), Иркутске (Zhang et al., 2001), Европейской части РФ (Reshotkin, Khudyakov, 2019), территории Забайкалья (Балыбина, Трофимова, 2019).

На основании работ по отдельным регионам провели оценку (Чудинова и др., 2003) отклика температурного режима почв на изменение температуры воздуха на всей территории России. Для этого был выбран период 1969–1990 гг. как наиболее показательный по устойчивому росту температуры воздуха и максимальному количеству метеоданных. В течение этого периода рост среднегодовой температуры почв и грунтов до глубин 320 см соответствовал росту среднегодовой температуры воздуха. Максимальное повышение среднегодовой температуры почв наблюдалось на Урале, в Западной Сибири, на Среднесибирском плоскогорье и в горах Забайкалья, а минимальное — на территории Русской равнины. Однако фиксируемые тренды для всех выделенных регионов редко превышали 0,1 °C/год. Если рассматривать среднесезонные показатели, то преимущественно отмечался рост зимних температур по всей территории России. Но на Урале, в Западной Сибири, на Севере Русской равнины рост температуры почв в летнее время для данного периода был более значителен, чем в зимнее (Чудинова и др., 2003). Однако при расширении периода наблюдений вклад летнего и зимнего сезона может меняться, например, в Западной Сибири при анализе среднегодовой температуры почвы за 1932–2000 гг. было показано, что её рост произошёл за счёт температуры в зимний период, тогда как в летний — изменений практически не происходило (Кудеяров и др., 2009).

Так же, как и для приземной среднегодовой температуры воздуха, сравнение метеоданных за 1969–1990 гг. с периодом 2001–2015 гг. (Reshotkin, Khudyakov, 2019) выявило значимый прирост температуры почв: так для Европейской территории России среднегодовая температура почвы на глубине 20 см возросла на 0,7–0,9 °C, а на глубине 160 см — на 0,5–0,8 °C. При этом рост температуры наблюдался как в тёплое, так и в холодное время года, а его скорость падала с севера на юг (Reshotkin, Khudyakov, 2019). Усреднённая по всей территории России скорость роста среднегодовой температуры почвы на глубине 80–320 см с 1975 по 2016 гг. составила 0,30–0,31 °C/10 лет по данным с 457 метеостанций (Chen et al., 2021).

Для Арктических районов России было выполнено прогнозирование изменений температур почв для первой половине XXI века из расчета дальнейшего потепления климата: предсказываемое повышение температуры почвы к 2025 г. составляет 0,4 °C (воздуха —



0,6 °С), а к 2050 г. — 1,0 °С (воздуха — 1,6 °С) (Павлов, 2008). Для криолитозоны Восточной Сибири в районе г. Якутска было выполнено моделирование температурного режима почвы к 2080 г. (Федотов и др., 2020). на основе двух климатических сценариев ИРСС: умеренного, с ростом среднегодовой приземной температуры воздуха на 2 °С к 2100 г., и пессимистичного, с ростом более чем на 4 °С. Согласно умеренному сценарию глубина слоя оттаивания–промерзания вечной мерзлоты увеличится в два раза, а её температура возрастёт в среднем на 2,5 °С. Моделирование по пессимистичному сценарию показало полное исчезновение слоя вечной мерзлоты на глубине от 30 м и более к 2080 г. (Федотов и др., 2020).

В зарубежных исследованиях также отмечают положительные тренды почвенных температур в связи с современным изменением климата. На территории Канады за период 1958–2000 гг. были выявлены положительные тренды средних весенних и летних температур почвы без изменений зимних и среднегодовых значений. Наибольшая скорость роста  $0,28 \pm 0,02$  °С/10 лет наблюдалась в весеннее время на всех исследованных глубинах (5–150 см) и коррелировала с температурой воздуха и глубиной снежного покрова (Qian et al., 2011). Анализ более длительного периода (1905–2005 гг.) с применением математических моделей показал прирост среднегодовой температуры почвы, усреднённой по всей территории страны, на 0,6 °С, в то время как среднегодовая температура приземного воздуха выросла на 1,0 °С (Zhang et al., 2005). На территории северной Ирландии среднегодовая температура почвы за 1904–2002 гг. выросла на 1 °С, однако прирост произошёл за счёт повышения весенних, летних и осенних температур, а влияние зимних было нивелировано развитым снежным покровом (Garcia-Suarez, Butler, 2006). На сопредельной территории США положительный тренд температуры почвы на глубине 10 см за 1967–2002 гг. составил 0,31 °С/10 лет (Hu, Feng, 2003), анализ же температуры на глубине 10, 20 и 50 см за 1948–2008 гг. показал положительный тренд в  $0,3 \pm 0,1$  °С за 61 год (Нао et al., 2014). На территории Финляндии темп прироста температуры почвы на глубине 20 см по данным за 1971–2010 гг. составил 0,2–0,4 °С/10 лет в зависимости от широты, на которой расположена метеостанция (Helama et al., 2011). В Англии на территории экспериментальной площадки Хилтон с 1982 по 2006 гг. скорость роста температуры почвы на поверхности и глубине 100 см составила 0,1 и 0,05 °С/год соответственно (Subedi, Fullen, 2009). Повышение температуры почвы также было зафиксировано в Голландии (Jacobs et al., 2011), восточной Австралии (Knight et al., 2018), северном Иране (Araghi et al., 2017), Хорватии (Sviličić et al., 2016), Турции (Yeşilirmak, 2014), Китае (Du et al., 2007; Fang et al., 2019), Исландии (Petersen, 2021).

### 2.3. Влияние повышения температуры на почвенную биоту

На сегодняшний день самой распространённой гипотезой о причинах изменения климата является увеличение концентрации парниковых газов в атмосфере Земли вследствие антропогенной деятельности. Почвенные микроорганизмы, в свою очередь, играют ключевую роль в регулировании потоков парниковых газов между почвой и атмосферой. Поэтому актуальным становится изучение характера связи между почвенной биотой и текущими изменениями климата. Такие исследования стали широко проводиться в последние 30–40 лет. Основная методология этих работ в настоящее время состоит в постановке полевых и модельных экспериментов. При этом исследуется «поведение» почвенной биоты в широком интервале температур (5–40 °C) в микрокосмах в течение короткого времени (от 6 недель до полутора лет) (Waldrop, Firestone, 2004; Barcenas-Moreno et al., 2009; и др.), а также в течение длительного времени (от нескольких месяцев до 20 лет) в полевых условиях с разными типами приспособлений для увеличения температуры почвы. Среди них наибольшую величину прогрева почвы обеспечивали греющие кабели (в среднем на  $3,41 \pm 1,25$  °C), затем теплицы ( $1,84 \pm 0,27$  °C), инфракрасные лампы ( $1,74 \pm 0,72$  °C), открытые камеры ( $1,38 \pm 1,05$  °C), автоматические отражающие купола (шторы) ( $0,74 \pm 0,30$  °C) (Xu, Yuan, 2017). Стоит отметить, что некоторые полевые эксперименты проводятся под полным контролем электроники с дозированным увлажнением почвы, соблюдением суточного хода температуры в сконструированной экосистеме (с внесением только определенных почвенных организмов в ранее стерилизованную почву) (Kandeler et al., 1998; Castro et al., 2010 и др.). Также получил распространение способ повышения воздействующей среднегодовой температуры с помощью переноса ненарушенных почвенных кёрнов в более южное местообитание в пределах одной (Vanhala et al., 2010) или разных (Waldrop, Firestone, 2006) экосистем. Однако у экспериментального подхода есть ряд ограничений, которые затрудняют обобщение данных и прогноз: длительность, степень воздействия и местные климатические условия. В течение эксперимента одновременно несколько компонентов экосистемы меняются в ответ на прямое или косвенное воздействие манипуляций, эффект от воздействия меняется в течение времени и постепенно происходит адаптация. Замечено, что одним из первых реагирует на прогрев растительное сообщество тем, что изменяет свою продуктивность, позже изменяется и его состав (Baldrian et al., 2022). Местные климатические условия с высокой межгодовой вариативностью, могут маскировать экспериментальное воздействие, особенно в краткосрочных экспериментах. Степень прогрева, используемая в части экспериментов, намного сильнее, чем предсказывается современными климатическими моделями, что

осложняет использование результатов эксперимента для целей прогноза. Помимо этого на экспериментальные участки продолжает действовать текущее потепление.

Другим важным способом изучения влияния потепления по почвенные сообщества являются мониторинговые исследования в регионах, где среднегодовые и среднемесячные показатели приземной температуры воздуха значительно меняются (Boddy et al., 2014; Левитин, 2015, Diez et al., 2020), однако таких наблюдений мало (Baldrian et al., 2022).

### **2.3.1. Влияние на почвенное дыхание**

Потепление и связанные с ним каскадные эффекты (например, засуха) рассматриваются в качестве факторов отрицательно влияющих на запасы углерода в почве, что в свою очередь может вызвать положительный обратный эффект. Поэтому наиболее пристальное внимание в исследованиях посвященных последствиям прогнозируемого потепления уделяется его влиянию на разложение органического вещества почвы и, в особенности, на интенсивность общего почвенного дыхания, 80% которого приходится на микроорганизмы (DeAngelis et al., 2015). Данные работы посвящены в основном обороту углерода в почве, поэтому в них чаще всего изучается только общая микробная биомасса, в лучшем случае разделённая на несколько составляющих (например, грибную и бактериальную) для формирования представления о качестве синтезируемого и поступающего в почву органического вещества (Ziegler et al., 2013). Внимание к динамике микробной биомассы также объясняется её вкладом в стабилизацию углерода в почве, т.к. она обладает большей устойчивостью к дальнейшему разложению, чем самая трудноразлагаемая часть растительной органики (Conant et al., 2011; Pold, DeAngelis, 2013).

В результате многочисленных полевых и лабораторных экспериментов удалось установить, что в большинстве исследований в краткие сроки после начала воздействия повышенной температуры ускоряется эмиссия  $\text{CO}_2$  из почвы (Romero-Olivares et al., 2017; Walker et al., 2018; Garcia-Palacios et al., 2021), что по данным мета-анализа более 100 полевых исследований продолжительностью не менее года, выполненных в пяти экосистемах (тундра, леса, земли, занятые кустарниками, луга, пахотные угодья), сопровождается значимым приростом микробной биомассы (Xu, Yuan, 2017), т.е. увеличением микробной активности. Также в качестве дополнительного фактора роста интенсивности почвенного дыхания на начальном этапе модельных экспериментов рассматривают воздействие температуры на стабильность органического вещества почвы. Это может выражаться в снижении энергии, необходимой для разрушения связей в процессе разложения (т.е. органическое вещество становится более доступным для потребления микроорганизмами) или в снижении физической

стабилизации органического углерода в почве (т.е. увеличение интенсивности дыхания происходит за счёт абиотических факторов) (Waldrop, Firestone, 2004).

Однако в течение нескольких десятилетий после начала воздействия данная динамическая фаза заканчивается: интенсивность почвенного дыхания постепенно уменьшается и в большинстве случаев возвращается к исходным значениям (Romero-Olivares et al., 2017; Walker et al., 2018; Garcia-Palacios et al., 2021), а величина микробной биомассы падает (Blankinship et al., 2011; Xu, Yuan, 2017). При этом сопоставление этих показателей говорит о том, что физиологическая активность микроорганизмов, отнесенная к единице их биомассы, не снижается с течением времени при воздействии повышенной температуры и продолжает оставаться на таком же высоком уровне (Walker et al., 2018). Кроме того в ряде исследований при продолжительном экспериментальном потеплении не удалось выявить изменений ни температурного оптимума работы внеклеточных ферментов (Jing et al., 2014; Schindlbacher et al., 2015), ни состава микробного сообщества на уровне родов по данным глубокого секвенирования (Walker et al., 2018). Отсюда следует, что адаптация почвенного микробного сообщества к потеплению, как на физиологическом уровне, так и на уровне состава, не является причиной падения эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы при длительном воздействии повышенной температуры (Walker et al., 2018), как считалось ранее (например, Bradford et al., 2008).

Данное явление скорее связано с общим сокращением активной биомассы микробного сообщества (DeAngelis et al., 2015). При повышенной температуре с течением времени высокий уровень активности микроорганизмов вызывает сокращение пула органического вещества почвы, что было подтверждено результатами многих полевых экспериментов (Cheng et al., 2017; Garcia-Palacios et al., 2021). При этом в первую очередь потребляется легкодоступная органика. Если в результате особенностей постановки опыта и исследуемой экосистемы поступление свежего легкодоступного органического вещества блокируется (например, лабораторные экосистемы без растений) или происходит в недостаточном количестве для компенсации возросшего уровня активности микроорганизмов (например, скашивание и изъятие растительной биомассы) (Feng et al., 2017), то микробное сообщество переходит на использование более труднодоступного (например, лигнина, гуминовых веществ), а также «старого» углерода (Cheng et al., 2017; Xu, Yuan, 2017). Это подтверждается во многих полевых и лабораторных экспериментах по потеплению климата ростом доли данных соединений в эмиссии CO<sub>2</sub> (Waldrop, Firestone, 2004; Biasi et al., 2005; Feng, Simpson, 2008; Conant et al., 2011; Streit et al., 2014) и усилением, прогрессирующим во времени, синтеза внеклеточных ферментов, участвующих в их разложении, как на единицу массы почвы, так и биомассы микроорганизмов (Chen et al., 2018). Вследствие такого перехода снижается эффективность

микробного роста, т.е. углерод тратится микроорганизмами преимущественно на дыхание, а не на конвертацию в биомассу (Conant et al., 2011; Xu, Yuan, 2017; Romero-Olivares et al., 2019), содержание которой в почве начинает падать и стабилизируется на более низком уровне, что приводит к снижению эмиссии  $\text{CO}_2$  относительно единицы массы почвы (Walker et al., 2018).

Стоит отметить, что согласно недавним исследованиям (Cheng et al., 2017; Feng et al., 2017) упомянутое стимулирование синтеза ферментов, вовлечённых в процесс разложения почвенного органического вещества, при повышении температуры происходит на молекулярном уровне за счёт стимулирования кодирующих их генов. Если в почве хорошо представлены разные по доступности и возрасту группы органического вещества, то потепление в равной степени стимулирует экспрессию генов, связанных с разложением этих групп. Если же в углеродном почвенном пуле доминирует "старая" труднодоступная органика, повышение температуры способствует ускорению разложения именно её, стимулируя только соответствующие гены микроорганизмов. Причём данные изменения не обязательно сопровождаются изменениями в структуре и составе микробного сообщества (Cheng et al., 2017).

Также стоит отметить, что если первичное возрастание и дальнейший спад в интенсивности почвенного дыхания при инициировании экспериментов по потеплению климата скорее связывают с неспецифическими изменениями в общей микробной биомассе, то вторичное повышение эмиссии  $\text{CO}_2$  после 20 лет круглогодичного прогрева почвы (DeAngelis et al., 2015; Garcia-Palacios et al., 2021), которое сопровождалось увеличением эффективности использования микроорганизмами углерода труднодоступного органического вещества (Frey et al., 2013), объясняют уже изменениями в структуре, составе и функционировании почвенного микробного сообщества, т.е. его возможной адаптацией к длительному экспериментальному повышению температуры почвы (DeAngelis et al., 2015; Garcia-Palacios et al., 2021).

Хотя такой физиологический ответ почвенного микробного сообщества как скорость эмиссии  $\text{CO}_2$  в разных экспериментах и биомах по данным полевых и лабораторных опытов в основном согласуется с тем, что потепление увеличивает скорость минерализации углерода (Cheng et al., 2017), микробные сообщества в разных биомах отвечают на него по-разному (DeAngelis et al., 2015). Например, в мета-анализе 150 полевых экспериментов, изучавших воздействие потепления на обилие или биомассу почвенной биоты (бактерий, грибов и почвенных беспозвоночных) в экосистемах по всему миру, было установлено, что местный климат и тип экосистемы наилучшим образом объясняют её ответ на потепление. Повышение температуры почвы уменьшило обилие почвенной биоты в экосистемах с низкими значениями среднегодовых показателей температуры воздуха и количества осадков. Эффект снижался с

ростом среднегодовой температуры и возрастал при увеличении длительности эксперимента (Blankinship et al., 2011). Однако в мета-анализе 58 полевых экспериментов, изучавших влияние повышенной температуры на содержание в почве углерода и азота общей микробной биомассы (биомассы грибов и бактерий) в экосистемах по всему миру, не обнаружили значимой связи между среднегодовой температурой воздуха и данными показателями. Хотя изменение содержания углерода и азота микробной биомассы в почве при повышении её температуры значительно отличалось в разных типах экосистем. Так положительное воздействие потепления оказало на указанные показатели в почвах лугов и бореальных и умеренных лесов, что особенно хорошо было выражено в лесных экосистемах с низкой температурой воздуха в качестве основного лимитирующего фактора. В тундре же значимых изменений анализируемых показателей при экспериментальном потеплении выявлено не было (Xu, Yuan, 2017).

Для понимания данных различий необходимо обращаться к анализу состава и структуры почвенного микробного сообщества при воздействии на него повышенной температуры. При этом широко обсуждаются две гипотезы, которые могут объяснить происходящие в нём изменения. В основе первой лежит общее разнообразие микробных сообществ: более разнообразные сообщества, с акцентом на большее богатство видов, характеризующихся разными оптимумами экологических факторов, не только более продуктивны, но и более устойчивы к высоким и экстремальным температурам, т.е. обладают лучшей способностью поддерживать свои экологические функции в условиях стресса и восстанавливать их после его снятия (Setälä, McLean, 2004; Pold, DeAngelis, 2013; Garcia et al., 2018). В основе второй — присутствие таксона или группы микроорганизмов, связанных с выполнением определённой функции, например, способностью разлагать более труднодоступные или ранее физически защищённые органические вещества, в сообществе: изменение в их обилии может быть более значимо для функционирования сообщества, чем изменение в общем разнообразии (Pold, DeAngelis, 2013).

### **2.3.2. Влияние потепления климата на почвенные грибные сообщества**

Значение грибов в стабилизации органического углерода в почве велико. Значительная доля химически устойчивого органического вещества, чьё усиленное разложение отмечается в исследованиях при повышении температуры почвы, представлена лигнином (Biasi et al., 2005), за деградацию которого в основном отвечают грибы, особенно базидиомицеты, вызывающие белую и коричневую гниль древесины (Thevenot et al., 2010; Chen et al., 2018). Грибы, по сравнению с бактериями, обладают большей эффективностью ассимиляции углерода, т.е. синтезируют большую биомассу из одинакового количества добавленного субстрата и,

соответственно, более эффективно используют углерод (Zhang et al., 2005; Schindlbacher et al., 2011), а синтезируемое ими органическое вещество за счёт своих химических свойств (например, хитин) дольше сохраняется в почве. Развитый грибной мицелий способствует укрупнению почвенных агрегатов и большей структурированности почвы, что также приводит к усилению стабилизации органического углерода в почве (Мирчинк, 1988; Звягинцев и др., 2005; Zhang et al., 2005). Поэтому важно уделять внимание реакции грибной компоненты микробного почвенного сообщества на возможное потепление климата в разных экосистемах.

По лабораторным данным хорошо известно о влиянии основных климатических параметров на физиологию грибов. Метаболическая активность грибов при росте температуры изменяется нелинейно: увеличивается при продвижении к температурному оптимуму для протекания белково-каталитических реакций и падает при его превышении. В природе в умеренных и бореальных условиях температура редко превышает данный оптимум, за исключением открытых участков с прямой инсоляцией, но ближе к экватору это может быть обычным явлением. Также метаболическую активность грибов ограничивают как переизбыток влаги, особенно при высокой температуре, так и иссушение (Boddy et al., 2014). Однако лабораторные данные об пределах выносливости грибов по температуре дают информацию только о потенциальном ответе вида на повышение температуры без учёта влияния биотических взаимодействий, которые также могут меняться при потеплении климата (Baldrian et al., 2022; Chaloner et al., 2020).

На данный момент температуру рассматривают в качестве ведущего фактора в формировании ареалов обитания грибов (Boddy et al., 2014). Так мета-исследование глобального распространения грибов в природе (Vetrovsky et al., 2019) показало, что климатические факторы значимо ограничивают их географическое распространение и объясняют около 40–80% изменчивости ареала обитания, что существенно больше вклада растительности и почвенных свойств. Причём среди климатических факторов именно температура объясняла наибольший процент изменчивости. В рамках данного исследования был проведён анализ реализованных экологических ниш 200 наиболее распространённых почвенных грибов (Baldrian et al., 2022). Самые низкие значения среднегодовой температуры были характерны для ареалов обитания эктомикоризных грибов (среднее значение среднегодовой температуры  $4,8 \pm 2,2$  °C), затем данный показатель повышался в ряду «грибы эрикоидной микоризы — сапротрофы — патогены растений (среднее значение среднегодовой температуры  $8,1 \pm 3,7$  °C)». По среднегодовому количеству осадков ареалы обитания данных экологических групп грибов отличались слабо. Самая узкая по обоим показателям реализованная ниша была характерна для эктомикоризных грибов (диапазон среднегодовой

температуры 5,5 °C), а самая широкая — для патогенов растений (диапазон среднегодовой температуры 10,3 °C). Из чего следует, что от глобального потепления в наибольшей степени будет страдать первая группа, а патогены растений могут быстрее адаптироваться к изменению климата, чем мутуалистические грибы (Baldrian et al., 2022).

Неблагоприятный прогноз для группы эктомикоризных грибов в рамках потепления климата связан не только с повышением температуры, но также с увеличением поступления азота в почву из атмосферы (Askerman et al., 2019), где растёт концентрация его оксидов в результате антропогенных выбросов (IPCC, 2023). При увеличении доступности неорганических форм азота в почве данная группа грибов, используя метаболически затратные пути по получению азота из органических соединений, окажется в менее выгодном положении относительно других экологических групп, её численность в почве будет снижаться (Baldrian et al., 2022).

Другая широко распространённая группа симбиотических грибов — грибы арбускулярной микоризы. Растения с данными микоризными симбионтами распространены преимущественно в тёплом мягком климате и произрастают на почвах с высоким содержанием азота (Barcelo et al., 2019). Реализованные экологические ниши по температуре этих грибов также имеют ограниченный размер. Однако данная группа очень разнородна как по температурным оптимумам реализованных ниш, так и по особенностям колонизации корней растений, что будет играть определяющую роль в реакции на потепление климата и увеличение концентрации азота (Davison et al., 2021). Так, например, в условиях повышенного содержания азота в почве, обилие видов, образующих больше экстраметрического мицелия, т.е. больше вкладывающихся в более дорогостоящее потребление питательных веществ, будет снижаться (Baldrian et al., 2022).

Анализ ширины реализованной и фундаментальной ниши грибов патогенов растений по отношению температуре (Chaloner et al., 2020) показал, что потепление климата окажет на них наименее неблагоприятное воздействие, по сравнению с другими проанализированными группами. Потепление в районах с выраженной сменой сезонов увеличивает выживаемость патогенов зимой, а увеличение продолжительности вегетативного периода способствует их быстрому распространению и более сильным вспышкам грибковых инфекций (Harvell et al., 2002; Baldrian et al., 2022). В настоящее время наблюдается продвижение вредителей сельскохозяйственных культур в высокие широты, что связывают с текущим трендом потепления климата и, как следствие, возможностью для теплолюбивых видов адаптироваться на новых местах обитания. При этом скорость продвижения к полюсам грибов-вредителей с 1960-х годов составляет 5 км/год, что значительно выше, чем у других организмов (Bebber,



2013). Так с 1960 г. отмечается расширение ареалов и продвижение на север *Pyrenophora tritici-repentis*, вызывающего желтую пятнистость листьев пшеницы; *Ramularia collo-cygni*, основного патогена ячменя; *Fusarium graminearum*, основного возбудителя фузариоза зерновых культур; *Septoria tritici* (Bebber, 2013, 2014; Левитин, 2015). К началу 2010-х годов перечисленные виды вышли за пределы своих основных местообитаний и получили распространение на Северо-Западе России (Левитин, 2015). *Fusarium culmorum*, *Microdochium nivale* раньше были преобладающими видами в прохладном умеренном климате Европы, а в 1990–2010 гг. стали доминирующими видами, вызывающими фузариоз колоса в Голландии, Англии, Уэльсе и Северной Германии (Chakraborty, Newton, 2011). Повышение среднесезонной температуры вызвало также смену доминирующих видов фитопатогенных грибов. Так, в Северной Италии на кукурузе обычно преобладал *Fusarium verticillioides*, имеющий оптимальную температуру роста 25–30 °С. Жаркие и сухие летний сезоны 2003 и 2004 гг. в данном регионе привели к смене его на более ксеротолерантный *Aspergillus flavus* (Magan et al., 2011; Левитин, 2015), развивающийся в более широком температурном диапазоне (19–35 °С) (Magan et al., 2011), заражению которым способствует жаркая и засушливая погода в начале развития сельскохозяйственных культур (Cotty, Jaime-Garcia, 2007).

Согласно анализу 235 ненарушенных экосистем по всему миру (Delgado-Baquerizo et al., 2020) среднегодовая температура является наиболее важным фактором, определяющий относительное обилие фитопатогенных грибов в почвах, а 9-летний эксперимент на Пиренейском полуострове по моделированию потепления климата показал, что прогрев почв приводит к увеличению их доли в сообществе, а также их относительного и абсолютного обилия. Эти данные позволили дополнить существующие сценарии дальнейшего изменения климата прогнозом ожидаемого роста относительного обилия грибов патогенов растений. В теории, это может привести к увеличению частоты и тяжести вспышек заболеваний растений, однако прямые взаимосвязи между ними и обилием фитопатогенных грибов найти сложно (Baldrian et al., 2022; Romero et al., 2022). В другой работе по данным мониторинга реальных вспышек поражения растений грибами (Romero et al., 2022) было показано, что относительная влажность играет в 2 раза более важную роль, чем температура, для предсказания вспышек грибных заболеваний растений. При этом влияние изменения климата на состав сообщества патогенов менее важен, т.к. вспышки заболеваний вызываются представителями отдельных таксонов. Также следует отметить, что в природной среде грибы патогены растений более многочисленны в почвах, богатых пищевыми ресурсами, т.е. сопутствующий потеплению рост концентрации азота в почвах также может увеличить риск их дальнейшего распространения (Baldrian et al., 2022).

Предсказать влияние потепления на сапротрофные грибы сложно, т.к. не удалось выявить общие особенности представителей этой группы, ответственные за реакцию на повышение температуры (Baldrian et al., 2022). Реакция всего грибного сообщества на потепление скорее всего будет определяться местными климатическими условиями, например, такими как среднегодовая температура. Так в Антарктике приземная температура воздуха является наиболее сильным и значимым фактором в формировании разнообразия и состава почвенных грибных сообществ, а скорость потепления — самой высокой на Земле (приземная температура воздуха за период 1960 – 2010 гг. возросла на 2,8 °C) (Newsham et al., 2016). В связи с этим к концу 2100 г. ожидается возрастание разнообразия видов почвенных грибов на 20–27% (Newsham et al., 2016). Однако, такой сильный прирост данного показателя вероятнее всего возможен только в холодных регионах, в почвах которых по современным представлениям сосредоточено максимальное богатство грибных видов (Vetrovsky et al., 2019).

Установлено, что текущее потепление климата влияет на время начала плодоношения шляпочных грибов. В исследованиях последних лет для сапротрофных и эктомикоризных грибов была выявлена его взаимосвязь с климатическими факторами, в том числе с температурой приземного слоя воздуха (Kauserud et al., 2012; Boddy et al., 2014, Andrew et al., 2018). Так для территории Европы было показано, что дата начала плодоношения в зависимости от широты меняется в пределах 25 дней, а в зависимости от высоты — в пределах 30 дней (Andrew et al., 2018): у грибов с осенним плодоношением с ростом широты и высоты плодовые тела формируются раньше, что согласуется с более ранним наступлением климатической осени, а у грибов с весенним плодоношением — позже, что соответствует позднему началу климатической весны. Из чего можно предполагать сильное влияние температуры на данный процесс (Baldrian et al., 2022). На текущий момент зафиксировано, что время начала плодоношения шляпочных сапротрофных и эктомикоризных грибов сместилось: на более ранние (Kauserud et al., 2010; Boddy et al., 2014) или более поздние, вплоть до смены сезона (Boddy et al., 2014), сроки по сравнению с 1960–1970 гг. Для части изученных видов образование плодовых тел стало происходить дважды в год, вместо одного раза в осеннее время. В среднем сам сезон осеннего плодоношения грибов на данной территории стал более продолжительным с тенденцией к более позднему началу (Gange et al., 2007; Kauserud et al., 2012). Параллельно удлинился и вегетационный сезон (Boddy et al., 2014). Также в качестве последствия текущего потепления рассматривают значительные тренды по увеличению средней высоты формирования плодовых тел сапротрофных и эктомикоризных грибов в Альпах (Швеция) между 1960 и 2010 гг. (Diez et al., 2020).

### 2.3.3. Результаты полевых модельных экспериментов

На сегодняшний момент проведено большое количество полевых модельных экспериментов, по влиянию потепления климата на почвенные грибные сообщества. Чаще всего в таких работах оценивают влияние повышенной температуры на ряд стандартных характеристик: биомасса, разнообразие, доля в сообществе (соотношение грибной и бактериальной биомассы), структура сообщества. Однако для обобщения результатов этих модельных экспериментов нужно учитывать величину прогрева, местные климатические условия и длительность воздействия. Последнее особенно важно, т.к. согласно последним исследованиям, результаты которых приведены в разделе по влиянию на почвенное дыхание, отличия наблюдаемые в первые годы воздействия могут сглаживаться в дальнейшем, чему могут способствовать микробная акклиматизация, изменение сообщества, падение концентрации легкодоступного органического вещества в почве и др. (Romero-Olivares et al., 2017). Например, в опытах, проводившихся в сухой вересковой тундре Швеции без вечной мерзлоты, с повышением среднегодовой температуры воздуха на 1,2–4 °C и постоянной влажностью почвы после 6–7 лет (Ruess et al., 1999; Rinnan et al., 2008) воздействия наблюдался тренд к увеличению живой грибной биомассы в почве относительно контрольных участков, а на 15 и 16 год эксперимента отличий по данному показателю между площадками выявлено не было (Clemmensen et al., 2006; Rinnan et al., 2007).

Был проведён анализ 63 результатов полевых модельных экспериментов по воздействию температуры на почвенное грибное сообщество, соответствующих следующим критерием: прогрев не более чем на 5 °C, длительность воздействия не менее одного года (Baldrian et al., 2022). Оказалось, что доли работ, в которых содержание грибной биомассы в почве снижалось (например, Zhang et al., 2005; Frey et al., 2008; Gray et al., 2011; Gutknecht et al., 2012; Peltoniemi et al., 2015; Xiong et al., 2016; Shao et al., 2018) или повышалось (например, Zhang et al., 2005; Clemmensen et al., 2006; Wang et al., 2017; Kim et al., 2018) под действием повышенной температуры, было примерно одинаковыми. Однако негативный эффект на содержание грибной биомассы чаще наблюдался между 3–5 годами эксперимента (например, Zhang et al., 2005; Peltoniemi et al., 2015; Xiong et al., 2016; Shao et al., 2018). В более длительных опытах (например, Rinnan et al., 2007) эффект был менее выражен, а воздействие на грибы арбускулярной микоризы было ещё меньше (Baldrian et al., 2022). В абсолютном большинстве проанализированных экспериментов не было обнаружено значимых изменений в соотношении грибной и бактериальной биомасс в почве (Jeanbille et al., 2021; Baldrian et al., 2022). Исключение составили всего пять экспериментов, в которых доля грибной биомассы как снижалась (Zhang et al., 2005; Rinnan et al., 2007; Gutknecht et al., 2012; Xiong et al., 2016; Kim et al., 2018), так и повышалась (Zhang et al., 2005).

В работах сообщалось как о положительном (Allison, Treseder, 2008; McGuire et al., 2010; Li et al., 2018; de Oliveira et al., 2020), так и отрицательном (Zhang et al., 2016; Zhang et al., 2017) влиянии потепления на общее разнообразие грибов, но эффект отсутствовал, если эксперимент длился более трёх лет (например, Semenova et al., 2015, Geml et al., 2015, 2016; Kim et al., 2018; Wang et al., 2019). Снижение разнообразия грибов арбускулярной микоризы также наблюдалось только в короткие сроки (Baldrian et al., 2022). Во многих отдельных экспериментах сообщалось о сильном влиянии на соотношение экологических групп грибов, что однако зависело от контекста исследования (Baldrian et al., 2022). Единственное исключение – грибы-патогены растений, во всех случаях было показано увеличение их доли в сообществе (Semenova et al., 2015, Romero-Olivares et al., 2019; Garcia et al., 2020; Anthony et al., 2020). В большинстве исследований сообщалось об изменении состава грибного сообщества, часто внутри группы эктомикоризных грибов (Fernandez et al., 2017; van Nuland et al., 2020), а также было зафиксировано снижение представителей сем. *Glomeraceae* внутри группы грибов арбускулярной микоризы (Cao et al., 2020a, 2020b). Почти все исследования с продолжительностью эксперимента более 10 лет и с прогревом более чем на 2 °C показывают значительные изменения в составе грибного сообщества (Baldrian et al., 2022). При этом обсуждается гипотеза, нашедшая подтверждение в 3-летнем полевом исследовании, что чем выше связность сообщества (т.е. чем выше доля в сообществе таксонов с сильной взаимосвязью, основанной на парной совместной встречаемости), тем оно может быть более устойчиво к потеплению (van Nuland et al., 2020). Реакция же отдельных грибных родов на увеличение температуры положительно связана с наличием у них функциональных генов, отвечающих за устойчивость к стрессу (например,  $\beta$ -1,3-глюкансинтаза — предотвращение высыхания и повреждения от замерзания клеточной стенки; РНК-геликаза и белки теплового шока — толерантность к холоду и жаре; трегалаза — защита от потери воды, повреждений при замерзании и теплового шока) (Romero-Olivares et al., 2019; Garcia et al., 2020; Treseder et al., 2021). Механизмы стрессоустойчивости в свою очередь могут придавать патогенность грибным таксонам (Garcia et al., 2020).

В мета-анализе результатов экспериментов по влиянию факторов глобального изменения климата на почвенное микробное сообщество (Li et al., 2022) было показано, что потепление приводит к уменьшению грибного богатства, но длительность эксперимента на это не влияет.

Однако стоит заметить, что экспериментальные работы, включённые в мета-исследования и обзоры, моделировали потепление в рамках существующих прогнозов, т.е. не более чем на 5 °C. В то время как есть данные об отличиях между результатами воздействия на почвенное микробное сообщество такого потепления и наблюдаемых в настоящее время (2018–2019 гг.)

волн жары (Bei et al., 2023). Например, для грибного сообщества были зафиксированы различия в структуре: экстремальные температуры привели к росту относительного обилия грибов порядка *Eurotiales*, а предсказанные климатическими сценариями — порядка *Hypocreales* (Bei et al., 2023). Изменения в почвенном микробном сообществе, вызванные таким экстремальным повышением температуры, сохраняются на протяжении определенного времени (García-Palacios et al., 2021). Поэтому остаются актуальны и лабораторные исследования с использованием воздействия высоких температур.

Таким образом, в мире на сегодняшний день было проведено большое количество исследований по изучению возможного влияния потепления климата на почвенное микробное сообщество, в том числе и грибные комплексы, разных экосистем. Изначально предполагалось, что более сильные изменения будут происходить в почвенных микробных комплексах высоких широт, однако исследования показывают, что эффект смешанный и многие экосистемы могут быть более устойчивы, чем предполагалось (Pold, DeAngelis, 2013; Baldrian et al., 2022). При этом полученные результаты порой даже в рамках одной экосистемы плохо согласуются между собой, что связано с местными микроклиматическими, эдафическими (влажности, доступность питательных веществ) и биотическими (растительном сообществе, сообществе почвенных животных) условиями и их изменениями, вызванными экспериментальным прогревом (Pold, DeAngelis, 2013; Baldrian et al., 2022). Даже там, где изменения сглаживают существующие ограничения, могут возникнуть новые ограничения. Так для экосистемы тундры лимитирующим фактором в реакции на прогнозируемое и происходящее на данный момент потепление является гидрологический режим: активные изменения в экосистеме происходят, если вызванная потеплением повышенная эвапотранспирация не приводит к недостатку влаги в почве. Причём выявленные изменения в почвенном грибном сообществе тундры в ответ на экспериментальное повышение температуры на 3 °C, скорее всего, являются косвенными и происходят в результате изменений, вызванных потеплением в растительном сообществе (Clemmensen et al., 2006; Rinnan et al., 2009; Deslippe et al., 2012; Morgado et al., 2014, Semenova et al., 2015).

Анализ проведённых полевых экспериментов показывает, что значение, на которое увеличивают температуру почвы в разных экспериментах и которое в среднем определяется используемыми приспособлениями (открытые камеры, парники и т.п.) (Xu, Yuan, 2017), а также местными климатическими и погодными условиями (Бареева, 2013), влияет на получаемые результаты. Например, повышение температуры почвы на 1 °C и менее во многих длительных полевых экспериментах достоверно не влияло на размер, оценённый по общей концентрации

фосфолипидов жирных кислот, и состав микробного сообщества (Rousk et al., 2013), хотя в среднем способствовало увеличению концентрации углерода микробной биомассы в почве (Ху, Yuan, 2017). Повышение же температуры более чем на 2 °С в среднем отрицательно влияло на углерод микробной биомассы (Ху, Yuan, 2017) и часто сопровождалось изменениями в почвенном микробном (Rousk et al., 2013) и в частности в грибном (Baldrian et al., 2022) сообществе.

Помимо этого почвенное микробное сообщество разных экосистем может быть исходно подготовлено к повышению температуры с помощью адаптации к тому же или другому стрессовому фактору среды (например, недостатку влаги). С этим также может быть связано отсутствие согласованности в изменении филогенетического и функционального разнообразия почвенных микробных сообществ в ответ на повышение температуры почвы в исследованиях, где проводили их одновременное измерение. Иными словами потепление может уменьшать богатство функциональных генов без изменения микробного обилия или активности, что уменьшает функциональную устойчивость сообщества к возможным будущим стрессам (Pold, DeAngelis, 2013; Baldrian et al., 2022).

Сопоставление результатов краткосрочных и долгосрочных полевых экспериментов с повышением температуры почвы в среднем не более чем на 5–6 °С показывает, что пока в экосистеме ещё не зафиксированы устойчивые изменения в других факторах среды (влажности почвы, содержании органического вещества почвы, глубине залегания вечной мерзлоты, растительном сообществе и др.), изменения в почвенном грибном сообществе если и происходят, то носят краткосрочный и обратимый характер и часто не выходят за рамки сезонных колебаний. При этом реакции почвенного грибного сообщества на повышение температуры почвы во многом будут определяться конкретными экологическими условиями. Поэтому проведение лабораторных экспериментов, позволяющих изучать данную реакцию при регуляции остальных факторов среды, остаётся важным.

Также во многих работах находят связь между увеличением скорости разложения труднодоступной органики при потеплении и изменениями в почвенном грибном сообществе. Так при потеплении в биомассе грибов увеличивается доля углерода сложных, а также более старых органических веществ почвы (Ziegler et al., 2013; Streit et al., 2014) и происходит развитие отдельных грибных таксонов, активно участвующих в их разложении (Hanson et al., 2008; McGuire et al., 2010; Treseder et al., 2016; Newsham et al., 2018; Pec et al., 2021). Кроме того потепление стимулирует гены, в том числе и грибные, ответственные за разложение сложных источников углерода в почвах, таких как целлюлоза и гемицеллюлоза (Feng et al., 2017; Newsham et al., 2018; Anthony et al., 2021).

Таким образом, опубликованные материалы научных исследований и результаты модельных опытов свидетельствуют, что несмотря на то, что общих тенденций по изменению биоразнообразия и численности грибов при повышении температуры почвы не наблюдается, поскольку все изменения надо рассматривать в рамках конкретной экосистемы, все же преобразования в функционировании грибного сообщества прослеживаются во всех представленных случаях. В связи с этим решение задач, поставленных в настоящей работе, даст новую информацию о влиянии потепления на грибные комплексы почв ЕЧР.

### 3. Объекты и методы

#### 3.1. Объекты

Исследование проводилось на образцах природных почв: Al-Fe-гумусовом подзоле (Histic Leptosol), типичном для высоких широт, и дерново-подзолистой почве (Umbric Albeluvisol), типичной для бореальных широт Европейской части России. В качестве антропогенной почвы был изучен урбанозём (Urbic Technosol) на территории СВАО г. Москвы.

Образцы Al-Fe-гумусового подзола (далее подзол) были отобраны на территории Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова (66° 33' N, 33° 06' E). Растительность на участках отбора представлена сосняком (*Pinus sylvestris*) чернично-моховым с подростом берёзы (*Betula alba*). Среднегодовая температура почвы данного региона на глубине 0,2 м составляет +3,1 °С, средняя температура почвы в самый тёплый месяц +13,6 °С, в самый холодный месяц –5,3 °С (Димо, 1972). Анализ температуры почвы в течение июля 2014 г. с использованием термохронов (iButton 1-Wire DS1921G-F5#), показал, что на бездревесных участках под лишайниковым покровом на глубине 5–10 см она достигала +33 °С в дневное время.

Образцы почвы дерново-подзолистой типичной крайне мелкой неглубокоосветленной глубоко оглеенной легкосуглинистой на покровных суглинках (Строганова и др., 2008) (далее дерново-подзолистая почва) были отобраны в ненарушенной зоне лесного заказника «Алёшкинский лес» природно-исторического городского лесопарка «Тушинский» (г. Москва) (55° 52' N, 37° 25' E). Растительность на участках отбора была представлена сосняком неморальным (*Pinus sylvestris*) с хорошо развитым травянистым ярусом и подстилкой.

Образцы урбанозёма мелкого среднесуглинистого на покровных суглинках (Строганова и др., 2008) (далее урбанозём) были отобраны на территории 40-летней жилой застройки (55° 51' N, 37° 25' E) (Москва, СЗАО, Северное Тушино) в 0,5 км к югу места отбора образцов дерново-подзолистой почвы. Это типичный современный дворовый участок, с комплексом мероприятий по поддержанию зеленых насаждений в городе. Растительность на данном участке представлена 35–40-летними посадками берёзы (*Betula alba*), липы (*Tilia cordata*), клёна (*Acer platanoides*), ясеня (*Fraxinus excelsior*). Травянистый покров скудный, несмотря на подсыпку органо-минеральных смесей (заметно в почвенном профиле) и подсев газонных смесей, подстилка отсутствует, что связано с регулярной уборкой территории.

В целом, для природных территорий Московской области характерны среднегодовая температура почвы на глубине 0,2 м +6,1 °С, средняя температура почвы в самый тёплый месяц +17,7 °С, в самый холодный месяц –1,1 °С (Димо, 1972). Температура почвы в центре г. Москвы в среднем отличается на +0,6...+0,8 °С от прилегающих природных территорий, а на



городской окраине — на  $+0,4...+0,6$  °С. При этом наибольшая разница отмечается в зимнее время и составляет  $+0,9...+1,2$  °С (Lokoshchenko, Korneva, 2015). По данным метеорологической обсерватории МГУ температура почвы в г. Москве в самый жаркий месяц (июль) 2013 г., когда проводился отбор почвенных образцов, на глубине 5 см достигала  $+35$  °С в дневное время. При этом стоит отметить, что измерения на метеостанции ведутся с помощью ртутных термометров на открытой площадке, лишенной растительности. В июле 2013 г. были заложены термохроны (iButton 1-Wire DS1921G-F5#) для самостоятельного исследования динамики температуры почвы на участке с изучаемым урбанозёмом, а также на газоне Ботанического сада МГУ, расположенного рядом с площадкой метеостанции, но покрытым плотной травянистой растительностью. По результатам мониторинга максимальная температура на этих участках составила 21,5 и 24 °С соответственно.

### 3.1.1. Отбор образцов и анализ почвенных свойств

Почвенные образцы дерново-подзолистой почвы и урбанозёма были отобраны из горизонта А (глубина 5–10 см) в 5-кратной повторности в июне 2013 г. Образцы подзола были отобраны из горизонта  $O_{F+H}$  (глубина 1–3 см) в 5-кратной повторности в июле 2014 г. Разная глубина отбора проб в данных почвах обусловлена строением их профиля и распределением микроорганизмов по горизонтам, т.е. были отобраны гумусовые горизонты с наибольшей представленностью микромицетов (Мирчинк, 1988). Образцы были отобраны в стерильные бумажные пакеты и высушены при комнатной температуре до воздушно-сухого состояния, в котором хранились в течение месяца до проведения экспериментов. Описание разрезов, физические и химические свойства почв были опубликованы в соответствующих статьях (Строганова и др., 2008; Переверзев, Литвинова, 2008). Для исследованных горизонтов подзола, дерново-подзолистой почвы и урбанозёма рН водной вытяжки (1:5) составил 3,9, 4,2 и 6,4 соответственно, общее содержание органического углерода — 36,09, 2,82 и 1,60% от массы высушенной почвы соответственно, содержание лабильных форм углерода в воздушно-сухих образцах —  $(2306,93 \pm 218,80)$  мкг/г,  $(713,17 \pm 17,81)$  мкг/г и  $(259,07 \pm 28,34)$  мкг/г соответственно, содержания лабильных форм азота в воздушно-сухих образцах —  $(196,94 \pm 30,37)$  мкг/г,  $(78,82 \pm 1,63)$  мкг/г и  $(24,69 \pm 4,87)$  мкг/г соответственно. Последние две характеристики были определены по методике, приведённой в разделе 3.2.2.

## 3.2. Методы

### 3.2.1. Схема эксперимента

Воздушно-сухие образцы почв были просеяны через сито с диаметром пор 3 мм для гомогенизации образцов, растительные остатки и корни были удалены. Смешанный почвенный образец каждой исследованной почвы распределяли между 8 пластиковыми контейнерами объёмом 1 л таким образом, что толщина почвенного слоя в каждом контейнере составляла 4–5 см. Почву увлажняли до 60% от полной влагоёмкости. Контейнеры закрывали плёнкой Parafilm M для предотвращения испарения и заражения и помещали на календарный месяц в термостаты с четырьмя постоянными температурами (по 2 контейнера на каждую температуру):

— две характерные для исследованных почв температуры на глубине 5 см 10 °С (типичная температура верхнего слоя подзола и дерново-подзолистой почвы в конце весны и начале осени) и 20 °С (температура, близкая к средней летней температуре дерново-подзолистой почвы и входящая в интервал характерных летних температур подзола),

— две повышенные относительно средних летних значений — 30 и 35 °С. По литературным (Димо, 1972) и нашим экспериментальным данным эти температуры могут отмечаться в исследуемых почвах на глубине 5–10 см в конкретные отрезки времени. Известно также, что они часто используются в лабораторных модельных экспериментах по влиянию потепления на почвенное микробное сообщество (например, Pietikainen et al., 2005; Varcenas-Moreno et al., 2009 и др.). Однако срок воздействия таких повышенных температур в природе, скорее всего, будет в несколько раз меньше, чем в представленном эксперименте.

На третий день после увлажнения сухой почвы, т.е. после завершения рекомендуемого периода оживления почвенного микробного сообщества (Ананьева и др., 1993), а затем на 10, 17, 24, 31 сутки сукцессии из каждого микрокосма отбирали образцы почв для анализа содержания лабильного органического углерода в почвах, видового разнообразия почвенных грибных комплексов методом посева на среду Чапека и их функционального разнообразия методом мультисубстратного тестирования (МСТ), которое также дополнительно анализировалось на шестые сутки.

### 3.2.2. Измерение содержания лабильных форм углерода и азота в почве

Концентрация лабильных, т.е. легкодоступных для почвенных микроорганизмов и растений, форм углерода (растворимых органических соединений) и азота (аммонийного, нитратного и растворимых органических соединений) в почве определялась путём экстракции в 0,05 М растворе  $K_2SO_4$  при взбалтывании в течение 1 ч на ротаторе (Макаров и др., 2013, 2017). Соотношение почва : раствор для дерново-подзолистой почвы и урбанозёма составило 1:5, для подзола — 1:30. Анализ был выполнен для воздушно-сухих образцов (исходная концентрация),

а также на 3, 10, 17, 24, 31 сутки сукцессии. Для всех почв использовали 4-кратную повторность для каждой температуры и стадии сукцессии при 2-кратной повторности образцов для каждого микрокосма. Концентрацию экстрагированного органического углерода и азота определяли на TOC-VCPN автоанализаторе (Shimadzu Corporation, Kyoto, Japan) на кафедре общего почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова.

### 3.2.3. Метод посева

Изучение численности микроскопических грибов, а также состава и структуры их комплексов в образцах почвы проводилось методом глубинного посева (Методы почвенной..., 1991) на агаризованную питательную среду Чапека ( $\text{NaNO}_3$  — 3,0 г,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  — 1,0 г,  $\text{KCl}$  — 0,5 г,  $\text{MgSO}_4$  — 0,5 г,  $\text{FeSO}_4$  — 0,01 г, сахароза — 20 г, агар — 20 г, вода дистиллированная — 1000 мл) с добавлением стрептомицин сульфата в концентрации 100 мг/л в качестве бактериального ингибитора, а также пентахлорнитробензола (ПХНБ) в качестве ограничителя роста зигомицетовых грибов и грибов рода *Trichoderma*, бурное развитие которых в посевах в течение эксперимента было установлено в предварительных опытах и мешало учёту общего разнообразия микромицетов на чашках Петри. Рабочая концентрация ПХНБ была подобрана опытным путем на исследуемых образцах почвы, т.к. в зависимости от целей культивирования рекомендуемые концентрации ПХНБ в среде сильно варьируют (Семёнов, 1990). Было исследовано действие концентраций 0,05, 0,1, 0,2, 0,5, 1 и 2 г/л. При визуальном обследовании и микроскопировании колоний были выбраны концентрации 0,2 г/л для дерново-подзолистой почвы и урбанозёма и 0,1 г/л для подзола. Посев проводили в 6-кратной повторности для всех исследуемых почв при каждой заданной температуре на каждой стадии сукцессии (3-кратная повторность для каждого заложенного микрокосма на каждой стадии сукцессии). Использовались разные разведения почвенной суспензии, которую перед посевом встряхивали на вортексе (Heidolph MultiReax) в течение 3 мин при 800 об/мин. При исследовании дерново-подзолистой почвы и урбанозёма использовали разведение 1:100. Для подзола использовали разведение 1:1000 (3–17 сутки сукцессии) и 1:10 000 (24–31 сутки сукцессии).

Все посева инкубировались при температуре 25–26 °С в течение 7–10 дней. Видовая идентификация была проведена на чистых культурах по культурально-морфологическим признакам с использованием соответствующих определителей (Алимова, 2005; Sutton, 1980; Gams, 1981; Klich, Pitt, 1988; Pitt, 1988; Domsch et al., 2007 и др.) с учётом современных данных в последних опубликованных исследованиях. Стерильный мицелий и штаммы с неясными морфологическими характеристиками были определены молекулярно-генетическим методом с помощью секвенирования ITS1–5.8S–ITS2 участка рДНК (Schoch et al., 2012). Для выделения ДНК были использованы свежие культуры микромицетов, возрастом не более 14 дней.

Собранная биомасса помещалась в микропробирку объёмом 1,5 мл, куда затем были добавлены 100–200 мкл стерильного мелко битого стекла и 450 мкл лизирующего буфера (TrisBase 50 mM, NaCl 250 mM, ЭДТА 50 mM, SDS 0,3%, pH = 8) (Глушакова и др., 2016). Подготовленный образец взбалтывали на вортексе на максимальной скорости в течение 15 мин. и инкубировался 1 ч при температуре 65 °С. Затем дважды был проведён следующий цикл: полная заморозка при –20 °С (30 мин.), инкубация 1 ч при 65 °С, обработка на вортексе на максимальной скорости 15 мин. Далее образцы центрифугировали (13,4 тыс. об/мин) 10 мин. Надосадочная жидкость объёмом 0,5 мкл использовалась в качестве ДНК-матрицы для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР). Для амплификации были использованы праймеры ITS1f (5'-СТТ GGT CAT TTA GAG AAG TA) и NL4 (5'-GGT CCG TGT TTC AAG ACG G) и смесь для ПЦР ScreenMix (ЗАО «Евроген», Москва). Секвенирование ДНК выполнялось Научно-производственной компанией Синтол (Москва) с использованием реактивов Big Dye Terminator V3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, США), анализ продуктов реакции проводился на секвенаторе Applied Biosystems 3130xl Genetic Analyzer. Для секвенирования был использован праймер ITS1f. Идентификация полученных результатов была проведена с использованием данных ГенБанка NCBI ([www.ncbi.nlm.nih.gov](http://www.ncbi.nlm.nih.gov)) и базы данных Mycobank ([www.mycobank.org](http://www.mycobank.org)).

Проверка текущих названий видов осуществлялась по базе данных Mycobank ([www.mycobank.org](http://www.mycobank.org)). Классификация установленных видов грибов по уровню безопасности (biosafety levels — BSL) была проведена согласно специальным рекомендациям (de Hoog et al., 2020; [www.clinicalfungi.org](http://www.clinicalfungi.org)). При разделении видов микромицетов на тёмно- и светлоокрашенные, т.е. по наличию меланина в стенках мицелия, руководствовались определителями под авторством Ellis M. V. (1971, 1976). Информация о наличии фитопатогенных свойств и способности разлагать хитин, а также данные об оптимальной температуре роста выделенных видов были взяты из литературных источников (Klich, Pitt, 1988; Pitt, 1988; Алимова, 2005; Domsch et al., 2007; Ellis et al., 2007 и др.) (Приложение 1).

Численность грибов была определена по количеству диаспор (колониеобразующих единиц, КОЕ) на 1 г почвы. Структура почвенных грибных комплексов характеризовалась при помощи показателей относительного обилия (%), т.е. усреднённое по количеству повторностей соотношение между числом колоний (КОЕ) вида и общим количеством колоний (КОЕ) в одной повторности (чашке Петри), и встречаемости (%) видов и основных эколого-трофических групп (тёмноокрашенные, микромицеты с фитопатогенными и хитинолитическими свойствами, потенциально патогенные микромицеты из группы BSL-2).

Комплекс типичных видов при заданных температурах был выделен на основе пространственной и временной встречаемости микромицетов в эксперименте (Мирчинк, 1988).

Пространственная встречаемость (ПВ) — это в данном случае соотношение количества повторностей (чашек Петри), в которых вид присутствовал, к общему количеству повторностей, а временная (ВВ) — количество сроков сукцессии, в которых вид был обнаружен к общему количеству проанализированных сроков. Структура комплекса типичных видов по Мирчинк (1988) состоит из доминирующих видов (ПВ > 60% и ВВ > 60%), часто встречающихся (ПВ > 30% и ВВ > 30%) и редких, но типичных (ПВ < 10% и ВВ > 30%).

Также отдельно анализировали виды с наибольшими показателями относительного обилия и встречаемости на разных сроках сукцессии.

Анализ разнообразия грибных комплексов был проведён на основе:

1. Мера  $\beta$ -разнообразия Уиттекера (Мэгарран, 1992):

$$\beta_W = \frac{S}{\alpha} - 1,$$

где  $S$  — общее количество видов, выделенное из почвы в течение всего эксперимента,  $\alpha$  — среднее количество видов, выделенное при каждой температуре.

2. Коэффициент сходства Сёрнсена-Чекановского (Мирчинк, 1988):

$$S = \frac{2C_{min}}{A+B},$$

где  $C_{min}$  — сумма частот пространственной встречаемости общих для двух вариантов видов по минимальным значениям встречаемости,  $A$  и  $B$  — сумма всех пространственных частот встречаемости видов первого ( $A$ ) и второго ( $B$ ) вариантов.

3. Индекс Шеннона (Методы почвенной..., 1991; Мэгарран, 1992)

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

где  $S$  — общее число выделенных видов,  $p_i$  — относительное обилие вида  $i$  в исследованной почве при заданной температуре и стадии сукцессии. Измеряется в битах (бит).

#### 3.2.4. Мультисубстратное тестирование

Мультисубстратное тестирование (МСТ) — один из современных подходов к оценке потенциального функционального разнообразия микробных сообществ (Galazka et al., 2020; Kunito et al., 2023; Moran et al., 2023), предназначенный для упрощения стандартного метода селективных сред и стремящийся к идее экспресс оценки возможности потребления микробными сообществами разных органических субстратов (Preston-Mafham et al., 2002;

Горленко, Кожевин, 2005; Stefanowicz, 2006). За основу процесса пробоподготовки была взята и несколько доработана методика проведения данной процедуры для системы ЭКОЛОГ (Горленко, Кожевин, 2005). Образцы почвы для анализа отбирались в двух повторностях из центра средней части почвенного слоя каждого микрокосма во все сроки сукцессии (3, 6, 10, 17, 24, 31 сутки).

### Методика проведения анализа

1. Приготовить почвенную суспензию: 1 г почвы (в пересчёте на сухой вес) и 25 мл стерильной дистиллированной воды. Встряхнуть на вортексе (Heidolph Multi Reax) в течение 3 мин при 2 тыс. об/мин, затем центрифугировать со скоростью 2 тыс. об/мин. Затем 20 мл супернатанта слить в стерильную чашку Петри.

Во многих исследованиях вместо дистиллированной воды часто применяют фосфатный буфер (Preston-Mafhametal., 2002; Stefanowicz, 2006). Его решено было не применять, т.к. с ним вносятся дополнительные фосфаты, необходимое количество которых уже предусмотрено для внесения в ячейки планшетов. Также фосфаты, связываясь с двухвалентными катионами ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$ ) почвы, могут изменять оптическую плотность растворов, служить дополнительными источниками питания микроорганизмов (Kelly, Tate, 1998).

2. Приготовить растворы 23 субстратов (таблица 1) в концентрации 0,02 г/мл жидкой стерильной минеральной среды Чапека с двойной концентрацией солей ( $\text{NaNO}_3$  — 6,0 г,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  — 2,0 г,  $\text{KCl}$  — 1,0 г,  $\text{MgSO}_4$  — 1,0 г,  $\text{FeSO}_4$  — 0,02 г, вода дистиллированная — 1000 мл).

В сформированном для работы наборе из 23 субстратов 19 были выбраны из системы ЭКОЛОГ, а остальные четыре — подобраны дополнительно (D-галактоза — компонент растительных и бактериальных полисахаридов, целлобиоза — мономер целлюлозы, L-изолейцин — незаменимая аминокислота, N-ацетил-D-глюкозамин — мономер хитина) (таблица 1). Таким образом, большинство выбранных для анализа органических веществ являются компонентами корневых выделений (Campbell et al., 1997) и типичны для исследованных почв. Так, например, выбранные аминокислоты типичны для дерново-подзолистых почв (Мошкина, 2009), другие являются мономерами соединений, в разложении которых в почве грибы играют важную роль (Мирчинк, 1988). Группа аминокислот была наиболее широко представлена, что было связано с исходным предположением о более интенсивном разложении веществ белкового происхождения почвенным грибом

сообществом при повышенной температуре (35 °С), а также с необходимостью включения веществ с более сложными для разрыва химическими связями (ароматические, гетероциклические группы и т.п.) в исследуемый набор.

Таблица 1

Использованный в экспериментах набор субстратов для мультисубстратного тестирования

Группа	Субстрат	Далее упоминаются в тексте как:
Сахара	L-Арабиноза D-Галактоза D-Глюкоза D-Ксилоза D-(+)-Мальтоза D-(-)-Рибоза Сахароза Целлобиоза	Арабиноза Галактоза Глюкоза Ксилоза Мальтоза Рибоза Сахароза Целлобиоза
Аминокислоты	L-Аланин L-Аспарагин L-Гистидин L-Глутамин L-Изолейцин L-Лизин L-Серин L-Фенилаланин L-Цистеин	Аланин Аспарагин Гистамин Глутамин Изолейцин Лизин Серин Фенилаланин Цистеин
Амиды	Креатин	Креатин
Амины	N-ацетил-D-глюкозамин	Ацетилглюкозамин
Спирты	Дульцит D-(-)-Маннит	Дульцит Маннит
Полимеры	Крахмал	Крахмал
Органические кислоты	Янтарная кислота	Янтарная кислота

3. Подготовить по одному 96-луночному культуральному планшету (с плоским дном и крышкой) для каждого почвенного образца: поместить по 0,1 мл растворов каждого вещества в 4 лунки, ещё в 4 лунки внести 0,1 мл стерильной минеральной среды Чапека с двойной концентрацией солей.

В системах BioLog и ЭКОЛОГ используются планшеты, в которых в каждой ячейке уже находится определенный органический субстрат и/или комплекс минеральных солей в высушенном состоянии. Однако в ходе предварительных экспериментов оказалось, что сухие субстраты в ячейках плохо растворяются в выбранных условиях инкубации и формируют высокое фоновое (исходное) значение оптической плотности. В связи с этим

детектирование развития мицелия по оптической плотности без использования красителя в таких планшетах затруднено. Поэтому супернатант почвенной суспензии было решено вносить в свежие растворы органических субстратов и/или минеральных веществ вместо их предварительного высушивания.

4. Приготовить раствор стрептомицина в концентрации 140 мг/мл стерильной дистиллированной воды, 0,3 мл раствора внести в 20 мл слитого в чашку Петри супернатанта почвенной суспензии, перемешать.

В работах, посвященных исследованию функционального разнообразия грибов в системе BioLog, для подавления развития бактерий обычно используется невысокая концентрация комплекса антибиотиков, например: гентамицин (0,05 мг/мл), рифампицин (0,1 мг/мл), стрептомицин (0,05 мг/мл) (Buyer et al., 2001) или стрептомицин (0,1 мг/мл), хлортетрациклин гидрохлорид (0,05 мг/мл) (Sobek, Zak, 2003; Grizzle, Zak, 2006). Использование стрептомицин сульфата в выбранной концентрации оказалось достаточным для подавления бактериального роста в ячейках планшетов при проведении МСТ для изученных почв. Сама же концентрация (2,1 мг на 1 мл супернатанта или 52,5 мг на 1 г почвы) является высокой, однако её применение обосновано, т.к. в предварительных экспериментах в два раза меньшая концентрация показала себя не эффективной для исследуемых почв. Также сопоставимые концентрации антибиотиков (в расчёте на 1 г) используют при внесении в почву и в других методах, например, при определении активности грибных сообществ по методу субстрат индуцированного дыхания (СИД) при добавлении глюкозы (Ananyeva et al., 2006, 2010).

5. Смесь супернатанта и антибиотика в объёме 0,1 мл внести во все ячейки планшета. Таким образом, конечный объем раствора в каждой ячейке составит 0,2 мл, разведение почвы 1:50, концентрация каждого субстрата 0,01 г/мл, концентрация антибиотика 2,1 мг/мл супернатанта (или 52,5 мг/г почвы).

При проведении серийных анализов в каждой партии планшетов для контроля стерильности (отсутствие грибного заражения) вместо супернатанта почвенной суспензии в две повторности набора субстратов вносилась стерильная дистиллированная вода (0,1 мл). Также данные ячейки использовались для определения оптической плотности растворов, обусловленной самими субстратами.



6. Инкубировать закрытые крышкой и заклеенные по стыку плёнкой Parafilm M планшеты на орбитальном шейкере (Heidolph Titramax 1000) при 600 об./мин и 24–26 °С в течение выбранного периода времени: 72 ч для образцов дерново-подзолистой почвы и подзола и 120 ч — для образцов урбанозёма.

Использование шейкера предотвращало выпадение субстрата в осадок и уменьшало неравномерность роста грибного мицелия в ячейках (например, рост по стенкам и дну ячеек). Последнее является одной из проблем использования метода МСТ для мицелиальных грибов, т.к. вследствие этого отсутствует четкая зависимость между значениями оптической плотности и сухой биомассой грибов, развивающихся в ячейках. Однако корреляция между ними в определённых пределах по литературным данным существует (Broekaert et al., 1990; Langvad, 1999) и использование показателей оптической плотности мицелия возможно (Preston-Mafham et al., 2002). Крышка и плёнка Parafilm M использовались для снижения испарения воды из планшетов. Температура инкубации (24–26 °С) была одинакова для всех вариантов температуры инкубации контейнеров с почвой и выбрана исходя из наиболее оптимальных условий роста большей части почвенных грибов (Domsh et al., 2007). В литературе при этом с одной стороны рекомендуют использовать несколько температур для инкубации (Dobranic, Zak, 1999; Preston-Mafham et al., 2002) для выявления наиболее полного функционального спектра. С другой стороны есть данные (Classen et al., 2003) о слабом влиянии температуры инкубации планшетов на получаемый функциональный спектр изучаемого микробного сообщества, если она задана в пределах характерных температур для анализируемых почв.

7. Измерить оптическую плотность в микропланшетном фотометре (Sunrise Tecan) при длине волны 405 нм и точном режиме измерения (в каждой лунке измерение выполняется в 3 точках, по 8 замеров на точку).

В эксперименте определение оптической плотности проводилось по изменению мутности ячеек в связи с нарастанием грибного мицелия, а не по изменению окраски красителя, как в системах BioLog и ЭКОЛОГ. Отказ от использования тетразолового красителя 3[4,5-диметилтиазолил-2]-2,5-дифенилтетразолиумбромида (МТТ), предложенного Dobranic J. K. и Zak J. C. (Dobranic, Zak, 1999) в качестве способного восстанавливаться грибами, в эксперименте был обусловлен плохой корреляцией выраженности окраски ячеек с уровнем развития в них мицелия, что было установлено при прямой микроскопии ячеек в предварительных опытах.

По данным предварительных экспериментов и высевов из ячеек планшетов на твёрдую среду Чапека в лунках с субстратами также развивались дрожжи. Однако по наблюдениям они не получали доминирующего развития в лунках по сравнению с грибным мицелием, а также, вероятно, осаждались на его стенки, т.е. их вклад в формирование значений оптической плотности был мал и не принимался во внимание при обсуждении результатов.

### **Методика расчёта основных показателей функционального разнообразия**

При обработке данных, получаемых с помощью МСТ, проводится анализ изменения оптической плотности (мутности), вызванного нарастанием грибного мицелия. В нашем эксперименте оптическая плотность в ячейке складывается из оптических плотностей почвенной суспензии, раствора солей среды Чапека, органического вещества (субстрата) и грибного мицелия. При этом в каждом планшете были ячейки без внесения органического вещества, рассматриваемые в качестве контроля, а также проводился контроль на стерильность — в ячейки с субстратами вместо почвенной суспензии в том же объёме добавляли стерильную дистиллированную воду.

Оптическую плотность каждой ячейки корректировали путём вычитания из неё оптических плотностей контрольной ячейки без органического вещества (Garland, Mills, 1991; Dobranic, Zak, 1999; Горленко, Кожевин, 2005) и соответствующей ячейки с органическим веществом без почвенной суспензии. Получаемые отрицательные значения принимались за ноль, как не превышающие значения фона.

Затем для каждой стадии сукцессии и температуры для всех почв рассчитывали среднее значение оптической плотности на всех субстратах, отдельно на сахарах и отдельно на аминокислотах.

Для того чтобы по данным оптической плотности ответить на вопрос, развивался ли грибной мицелий на данном субстрате или нет, была рассмотрена задача двухвыборочного тестирования. В качестве первой выборки использовали данные оптической плотности в контрольной ячейке (без субстрата). В качестве второй — данные по ячейкам с субстратом, из которых была вычтена оптическая плотность, обусловленная субстратом. По двум полученным выборкам требовалось определить, способствует ли субстрат развитию мицелия. При этом наличие или отсутствие роста мицелия объясняется присутствием в почвенной суспензии, помещённой в ячейку, грибов, способных развиваться на данном субстрате, что зависит от их обилия и встречаемости в данных почвенных пробах. Оптическая плотность среды с субстратом выше оптической плотности среды без субстрата с некоторой неизвестной вероятностью  $p$  — вероятностью попадания грибов, способных развиваться на данном

органическом веществе. Была рассмотрена следующая статистическая модель: вероятность  $p$  велика (больше  $1/4$ ), но вклад мал, т.е. мицелий может развиваться хоть и слабо, но во многих ячейках. Противопоставлялось две гипотезы: основная гипотеза ( $H_0$ ) — две выборки имеют различное распределение, т.е. рост на данном субстрате есть; альтернативная гипотеза ( $H_1$ ) — выборки имеют одинаковое распределение, т.е. роста на данном субстрате нет.

Для проверки основной гипотезы был выполнен перестановочный тест, в котором рассчитывалась доля элементов  $\xi$  второй выборки (оптическая плотность ячеек с субстратом), превышавших среднее значение  $k$  двух наибольших элементов первой выборки (оптическая плотность контрольных ячеек без субстрата).  $\xi$  имеет биномиальное распределение с параметром успеха  $q$  и количеством испытаний  $n$  (в нашем случае  $n$  — повторность ячеек). Математическое ожидание  $\xi$  ( $\bar{\xi}$ ) равно  $q$ . Если роста нет, то  $q = 1/n$ . Если рост есть, то  $q > 1/n$ . Чтобы отвергнуть гипотезу об отсутствии роста проверяли, превышает ли  $\xi$  пороговое значение, которое выбирали, чтобы вероятность ошибки второго рода (решить, что рост есть, когда он статистически не значим) была меньше 10%. В нашем случае (8 наблюдений в каждой из двух выборок) правило приняло вид: если хотя бы в трёх повторностях по данному субстрату оптическая плотность превышает  $k$ , можно с вероятностью 93% говорить, что на данном субстрате грибной мицелий развивался.

Для анализа функционального разнообразия грибных комплексов на определённых сутках сукцессии при заданной температуре были рассчитаны индексы разнообразия, которые были выбраны с учётом того, что измеряемые значения оптической плотности — это не целые числа и к ним сложно применять методы анализа целых значений, как, например, для числа особей. При этом значения оптической плотности в ячейках с субстратами, где рост был статистически не подтверждён, принимали за 0, в остальных случаях для расчёта для каждого субстрата использовалось усреднённое значение скорректированной оптической плотности по 8 повторностям:

1. Индекс Шеннона (Методы почвенной..., 1991; Мэгарран, 1992):

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

где  $S$  — число субстратов, на которых рост мицелия был статистически подтверждён,  $p_i$  — доля оптической плотности на субстрате  $i$  от суммарной оптической плотности на всех субстратах со статистически подтверждённым ростом в исследованной почве при заданной температуре и стадии сукцессии.

Данный индекс является наиболее популярным среди остальных и также используется и для обработки данных МСТ (Preston-Mafham et al., 2002). Некоторые исследователи отмечают, что его применение в качестве меры функционального разнообразия микробных сообществ проблематично, а использование обусловлено отсутствием лучшего индекса (Derry et al., 1999). Так, известно, что он придает больший вес малым значениям (Мэгарран, 1992). Однако малые значения при анализе МСТ могут появляться не только вследствие слабого роста грибов, но и из-за погрешностей вычисления, а также ошибки метода. Указывают, что основное внимание в расчетах индексов стоит уделять оценке данных по субстратам, на которых микроорганизмы развиваются наиболее активно, поскольку такой анализ делает более точным передачу функциональных особенностей микробных сообществ в природе (Garland, Mills, 1991). Поэтому при расчёте индекса Шеннона, а также других индексов и мер разнообразия по данным МСТ для трёх исследованных почв были использованы только те субстраты, развитие мицелия на которых было статистически подтверждено.

2. Индекс Джини (Harch et al., 1997; Preston-Mafham et al., 2002):

$$G = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N |x_i - x_j|}{2N^2 \bar{x}}$$

где  $N$  — общее число субстратов (23),  $x_i, x_j$  — значения оптической плотности в ячейках с субстратами,  $\bar{x}$  — среднее значение оптической плотности на всём наборе субстратов.

Данный индекс представляет собой оценку неравномерности (выравненности) распределения по сравнению с идеально равномерным распределением и меняется в пределах от 0 до 1, чем ближе значение к 0, тем оно более равномерно. В случае данных МСТ индекс Джини представляет собой ожидаемое различие между парами субстратов, деленное на среднее значение оптической плотности и отражает неравномерность степени развития мицелия на субстратах. Чем ближе значение индекса к нулю, тем выше функциональное разнообразие сообщества, которое подразумевает одинаковую активность на большинстве используемых в анализе субстратов (Harch et al., 1997). Достоинство индекса Джини в том, что его значение остаётся неизменным при увеличении на примерно одинаковое значение оптической плотности на всех субстратах, т.е. при росте общей численности исследуемой популяции, а недостаток — в том, что разные распределения могут иметь одинаковое значение данного индекса.

3. Q-статистика (Мэгарран, 1992):

$$Q = \frac{\frac{1}{2}n_{R1} + \sum_{R1-1}^{R2-1} n_r + \frac{1}{2}n_{R2}}{\ln(R2/R1)}$$

где  $n_r$  — общее количество субстратов между квантилями R1 и R2, R1 — оптическая плотность субстрата в классе нижнего квантиля (25%) (значения оптической плотности для расчёта были округлены до второго знака после запятой) и R2 — оптическая плотность субстрата в классе верхнего квантиля (75%),  $n_{R1}$  — число субстратов в классе, на который приходится нижний квантиль R1,  $n_{R2}$  — число субстратов в классе, на который приходится верхний квантиль R2.

Одним из популярных математических описаний является анализ рангового распределения обилий видов в сообществе (Мэгарран, 1992). Данные, полученные методом МСТ, также могут быть ранжированы по интенсивности потребления субстратов и дать информацию о равномерности их потребления. Однако применить четыре основные модели рангового распределения обилий видов (геометрического ряда, лог-ряда, разломанного стержня и лог-нормального распределения) сложно из-за того, что значения оптической плотности не целые числа. К таким данным применима Q-статистика, не требующая соответствия данных какой-либо модели (Мэгарран, 1992). Этот показатель соответствует межквантильному наклону кривой кумулятивной интенсивности потребления субстратов, при этом данные на концах кривой не учитываются (Мэгарран, 1992). Таким образом, происходит оценка разнообразия ответов почвенного грибного сообщества на предложенном наборе субстратов без учёта минимальных и максимальных значений.

4. Индекс Бергера-Паркера (Мэгарран, 1992):

$$d = x_{max} / \sum_{i=1}^N x_i$$

где  $x_{max}$  — оптическая плотность на субстрате с её максимальным значением,  $x_i$  — значения оптической плотности в ячейках с субстратами, N — общее число субстратов (23).

Данный индекс представляет собой относительно данных МСТ долю субстрата с максимальным значением оптической плотности от суммарной оптической плотности на всём наборе субстратов.

### 3.2.5. Статистическая обработка данных

Для всех выполненных статистических анализов уровень вероятности  $p \leq 0,05$  рассматривался как статистически значимый.

При статистической обработке данных посева численность микромицетов, относительное обилие и встречаемость видов, индекс Шеннона были рассчитаны в Microsoft Excel 2007. Для каждой изученной почвы значимость различий между численностью грибов при разных температурах на каждой стадии сукцессии определялась с помощью U-критерия

Манна-Уитни,  $p \leq 0,05$  в программе Statistica 7.0. Для оценки сходства почвенных грибных комплексов на разных стадиях сукцессии при разных температурах был использован кластерный анализ (Евклидово расстояние, метод объединения по Варду) в Statistica 7.0.

Статистическая обработка данных мультисубстратного тестирования и содержания лабильного углерода и азота в почве (описательная статистика, расчёт индексов разнообразия, тест Краскела-Уоллеса) была проведена в программах Microsoft Office Excel 2007 и Statistica 7.0.

Влияние температуры и стадии сукцессии на структуру грибных комплексов, а также среднее значение оптической плотности на наборе из 23 субстратов, обусловленное ростом грибного мицелия, было показано с помощью неметрического многомерного шкалирования на основе матрицы расстояний, полученной в кластерном анализе (Евклидово расстояние, метод объединения по Варду) в Statistica 7.0. Для выявления видов микромицетов, за счёт которых отличаются грибные комплексы, или органических веществ, оптическая плотность в ячейках с которыми вносит различия в функциональный спектр, были рассчитаны значения коэффициента корреляции Пирсона ( $r$ ) между осями координат многомерного шкалирования и относительным обилием видов или оптической плотностью отдельных субстратов. Статистически значимая корреляция ( $|r| > 0,5$ ) была отображена на графиках многомерного шкалирования с помощью векторов, построенных согласно методу PC-ORD (McCune et al., 2002).

Значимость влияния температуры и стадии сукцессии на структуру грибных комплексов изученных почв определялась с помощью перестановочного теста и многофакторного перестановочного непараметрического дисперсионного анализа (Anderson, 2001) в программе MatLab 2014b. При этом доля дисперсии, объясняемая температурой и/или стадией сукцессии, была рассчитана в MatLab 2014b как отношение дисперсии, обусловленной данными факторами, к общей дисперсии.

Вклад факторов (температуры и срок сукцессии) в дисперсию средней оптической плотности, обусловленную ростом мицелия, и оптической плотности на отдельных субстратах, а также содержание лабильного углерода и азота в почве оценивался с помощью H-критерия при выполнении теста Краскела-Уоллеса в программе Statistica 7.0.

Корреляция между температурой и относительным обилием потенциально патогенных видов из группы BSL-2, тёмноокрашенных, а также видов, обладающих фитопатогенными и хитинолитическими свойствами оценивалась с помощью коэффициента корреляции Пирсона в Statistica 7.0.

## 4. Результаты<sup>1</sup>

### 4.1. Содержание лабильных форм углерода и азота в почве при разных температурах инкубации

С целью характеристики доступности ресурсов для развития почвенного грибного сообщества в процессе сукцессии при разных температурах был проведен анализ содержания лабильных форм углерода и азота в почве.

Начальная концентрация лабильных форм как углерода, так и азота в сухой почве перед увлажнением была наибольшей в подзоле ( $2306,9 \pm 218,8$ ) и ( $196,9 \pm 30,4$ ) мкг/г, соответственно, наименьшей — в урбанозёме ( $259,1 \pm 28,3$ ) и ( $24,7 \pm 4,9$ ) мкг/г, соответственно (Рис. 1, 2).

В подзоле температура оказала значимое влияние на динамику содержания лабильного углерода и азота в процессе сукцессии ( $H = 52,98$  и  $H = 64,61$ , соответственно) в отличие от времени сукцессии. Содержание лабильных форм углерода при  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$  в течение эксперимента значимо не изменилось, оставшись на том же уровне, что и в исходных сухих почвенных образцах, тогда как при остальных температурах после резкого снижения в 1,7–2,8 раза в течение первых 10 дней сукцессии скорость его падения сильно замедлилась. Наименьшая концентрация лабильного углерода к концу сукцессии наблюдалась при  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Рис. 1А). Содержание лабильных форм азота при  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$  увеличилось в 2,4 раза к 24 дню опыта, при  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$  — значимо не изменилось, а при  $10$  и  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$  — сократилось в 2,2–2,8 раз в начале сукцессии и только к 24 дню возросло и перестало значимо отличаться от исходного содержания в сухих образцах (Рис. 2А). При этом соотношение лабильных форм углерода и азота при повышенных температурах ( $30$  и  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) планомерно снижалось в течение сукцессии, а при  $10$  и  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$  — колебалось при общем тренде к снижению (возрастание на 3 и 17 сутки сукцессии), что можно

---

<sup>1</sup> Основные результаты, изложенные в данной главе, опубликованы в следующих научных статьях автора в журналах, индексируемых в базах данных WoS, Scopus и RSCI, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В.Ломоносова:

1. Марфенина О.Е., Бубнова Е.Н., Семенова Т.А., Иванова А.Е., Данилогорская А.А. Грибы рода *Aspergillus*: распространение и условия накопления в разных природных средах (на примере Европейской части России) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48, N 3. С. 139–150. (РИНЦ IF 0,737; SJR IF 0,234) (1,50/0,30) (здесь и далее в скобках приведен объем публикации в печатных листах и вклад автора в печатных листах).
2. Данилогорская А.А., Марфенина О.Е., Тухбатова Р.И. Опыт применения мультисубстратного тестирования для определения функционального разнообразия почвенных грибов // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49, N 6.С. 340–348 (РИНЦ IF 0,737; SJR IF 0,234) (1,13/0,90).
3. Marfenina O.E., Danilogorskaya A.A. Effect of elevated temperatures on composition and diversity of microfungus communities in natural and urban boreal soils, with emphasis on potentially pathogenic species // Pedobiologia. 2017. Vol. 60. P. 11–19. DOI: 10.1016/j.pedobi.2016.11.002 (SJR IF 0,56) (1,13/0,90).

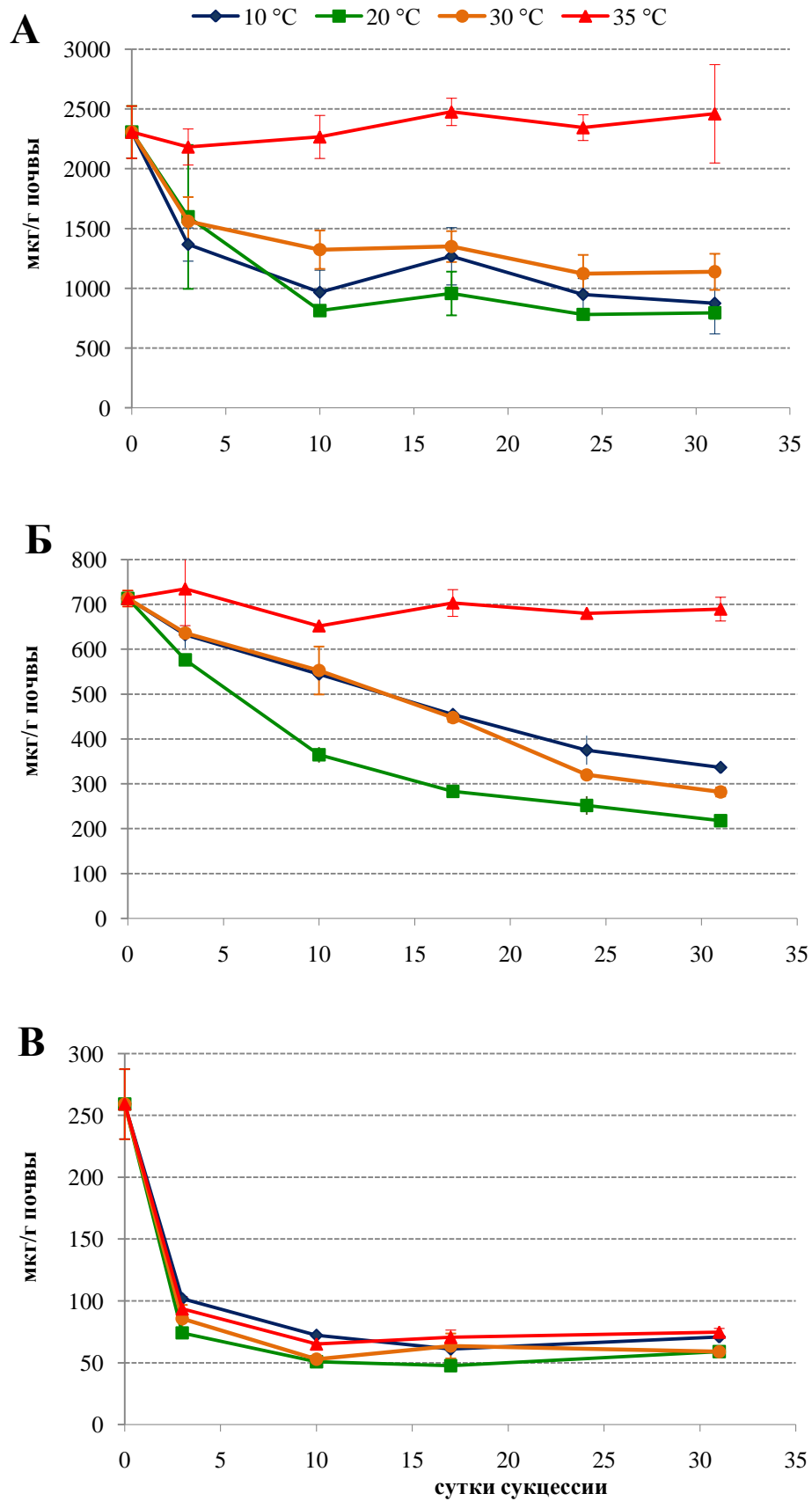


Рис. 1. Динамика содержания (среднее значение мкг/г  $\pm$  95% доверительный интервал) лабильных форм углерода в почвах (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) в течение сукцессии при разных температурах: 10, 20, 30, 35 °C.



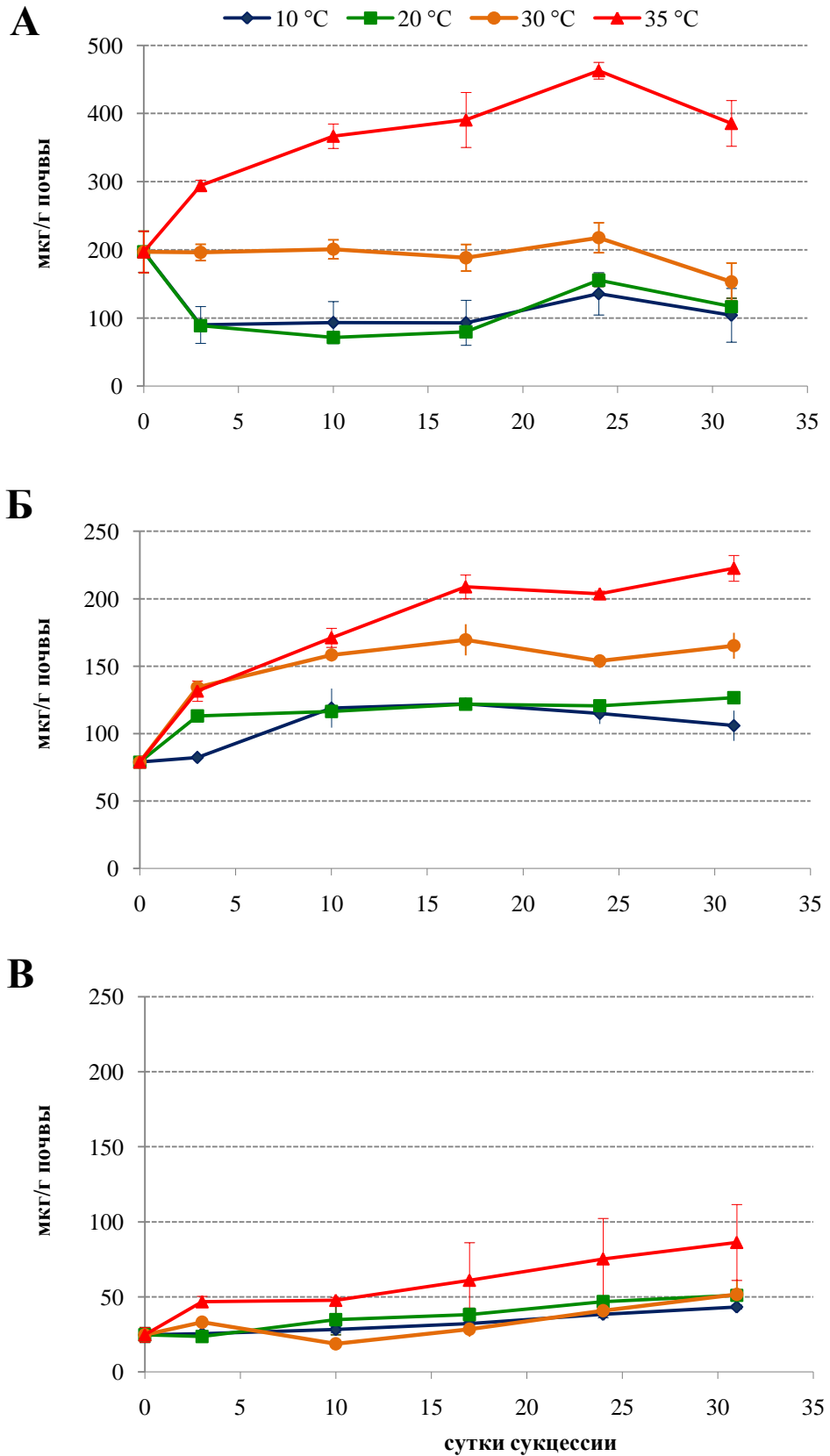


Рис. 2. Динамика содержания (среднее значение мкг/г  $\pm$  95% доверительный интервал) лабильных форм азота в почвах (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) в процессе сукцессии при разных температурах: 10, 20, 30, 35 °С.

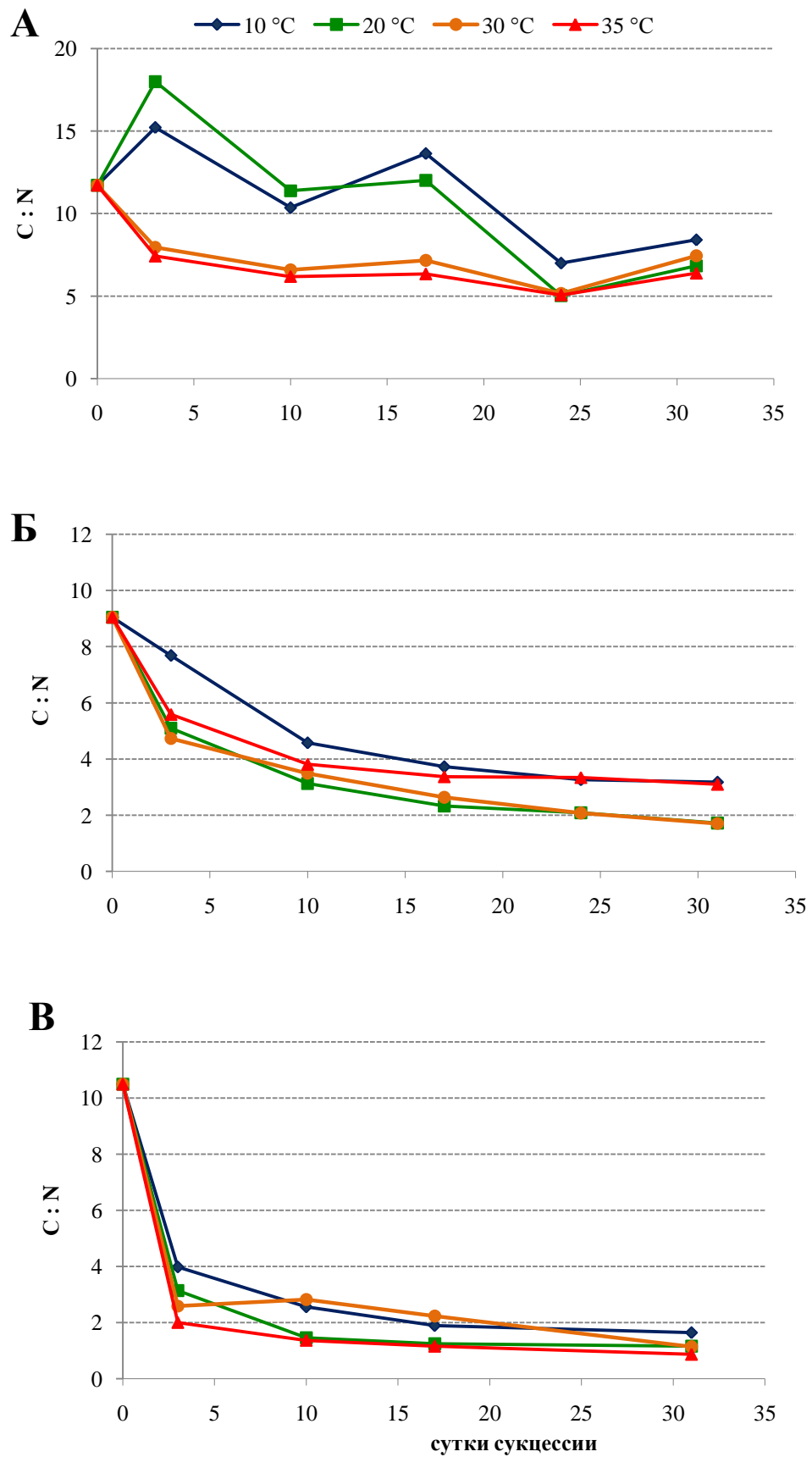


Рис. 3. Динамика соотношения лабильных форм углерода и азота в почвах (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) в процессе сукцессии при разных температурах: 10, 20, 30 и 35 °C.

связать с меньшей активностью микроорганизмов по разложению лабильного органического вещества при данных температурах по сравнению с повышенными (Рис. 3А).

В дерново-подзолистой почве влияние температуры и времени сукцессии на динамику содержания лабильных форм углерода было значимо ( $H = 13,7$  и  $H = 29,4$  соответственно). Так же, как и в подзоле, содержание лабильных форм углерода при  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$  в процессе сукцессии значимо не изменилось, оставшись на таком же уровне, как и в исходных сухих почвенных образцах (Рис. 1Б). При других температурах их концентрация в течение эксперимента снижалась с разной скоростью: наиболее быстро при  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ , как и в подзоле, при  $10$  и  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$  — в течение первых 17 дней с одинаковой скоростью, затем быстрее при  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ . В целом падение концентрации лабильного углерода при  $10$ ,  $20$  и  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$  замедлилось к концу эксперимента. При всех температурах содержание лабильных форм азота к концу опыта возросло (влияние времени сукцессии  $H = 29,2$ ), рост был наиболее выражен при  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$  (в 2,8 раз), как и в подзоле, наименее — при  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  (влияние температуры  $H = 14,7$ ) (Рис. 2Б). Соотношение концентрации лабильного углерода к лабильному азоту сокращалось в процессе сукцессии при всех температурах, наиболее активно процесс происходил при  $20$  и  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Рис. 3Б).

В урбанозёме и время сукцессии ( $H = 52,73$ ), и температура ( $H = 11,09$ ), хотя и в меньшей степени, значимо повлияли на динамику содержания лабильного углерода в течение эксперимента. В отличие от природных почв в урбанозёме при всех изученных температурах в течение первых 10 дней резко упало содержание лабильного углерода (в 3,6–5,1 раз), что было наиболее выражено при  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Рис. 1В). С середины сукцессии (17 суток) также при всех температурах отмечалась слабая тенденция к его росту. Содержание лабильного азота при всех температурах имело тренд к возрастанию, причём наибольшая скорость, как и в остальных почвах, отмечалась при  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Рис. 2В). Влияние температуры ( $H = 21,8$ ) и времени сукцессии ( $H = 45,9$ ) на содержание лабильного азота было также статистически значимо. Соотношение лабильных форм углерода и азота резко сократилось в течение первых 3 дней сукцессии (в 2,6–5,2 раза) с демонстрацией тренда к дальнейшему снижению в течение оставшегося времени. При этом скорость снижения была наибольшей при  $20$  и  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Рис. 3В), т.е. можно предположить, что при этих температурах почвенное микробное сообщество было наиболее активно.

Таким образом, динамика содержания лабильных форм углерода в природных почвах при разных температурах была сходна: сохранение концентрации лабильного углерода при  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$  на уровне высушенных образцов и падение при остальных температурах, которое в наибольшей степени было выражено при  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ . В урбанозёме, отличавшимся низким исходным

содержанием лабильного углерода, сокращение произошло при всех температурах, однако в дальнейшем, к концу сукцессии стал наблюдаться незначительный тренд к его возрастанию.

Содержание лабильных форм азота к концу сукцессии в дерново-подзолистой почве и урбанозёме возросло или имело тренд к росту при всех температурах, в подзоле же это было справедливо только для 35 °С, а при остальных температурах к концу сукцессии оно снизилось по сравнению с исходными высушенными почвенными образцами.

Соотношение содержания лабильных форм углерода к азоту сократилось в процессе сукцессии во всех почвах при всех температурах, однако в подзоле при 10 и 20 °С этот процесс не был стабилен и фазы роста чередовались с падением.

## **4.2. Характеристика грибных сообществ при разных температурах инкубации**

### **4.2.1. Численность**

В природных почвах численность почвенных микромицетов обычно была тем выше, чем при более высокой температуре инкубировали почву, что было наиболее выражено в подзоле (Рис. 4). Численность в подзоле и дерново-подзолистой почве при 35 °С была в 2–8 раз выше, чем при 10 °С на большинстве стадий сукцессии (U-критерий Манна-Уитни), за исключением третьих суток в подзоле и десятых суток в дерново-подзолистой почве, когда значимых отличий между этими температурами не наблюдалось. В урбанозёме же численность микромицетов при разных температурах в течение всего эксперимента значимо не отличалась. Единственным исключением был третий день сукцессии, когда численность при 10 °С была выше, чем при 35 °С.

### **4.2.2. Количество выделенных видов**

В процессе эксперимента были изолированы микромицеты 92 видов: 32, 46 и 60 вида из подзола, дерново-подзолистой почвы и урбанозёма соответственно (Приложение 1, 2). Шесть из них принадлежало к *Mucoromycota*, классам *Mucoromycetes* и *Umbelopsidomycetes*, порядкам *Mucorales* и *Umbelopsidales*; 87 вида — к филуму *Ascomycota* порядкам *Eurotiales* (42 вида), *Hypocreales* (31 вид), *Sordariales* (8 видов), *Pleosporales* (6 видов) и другим. Количество видов микромицетов, относящихся к тёмноокрашенным, составило 6, 5 и 8 соответственно (Приложение 2). В результате проведённых экспериментов лабораторная коллекция микромицетов была пополнена 20 штаммами прежде отсутствовавших в ней видов и родов, четыре которых были помещены во Всероссийскую коллекцию микроорганизмов (ВКМ F-4656, ВКМ F-4689, ВКМ F-4704, ВКМ F-4705), а их нуклеотидные последовательности депонированы

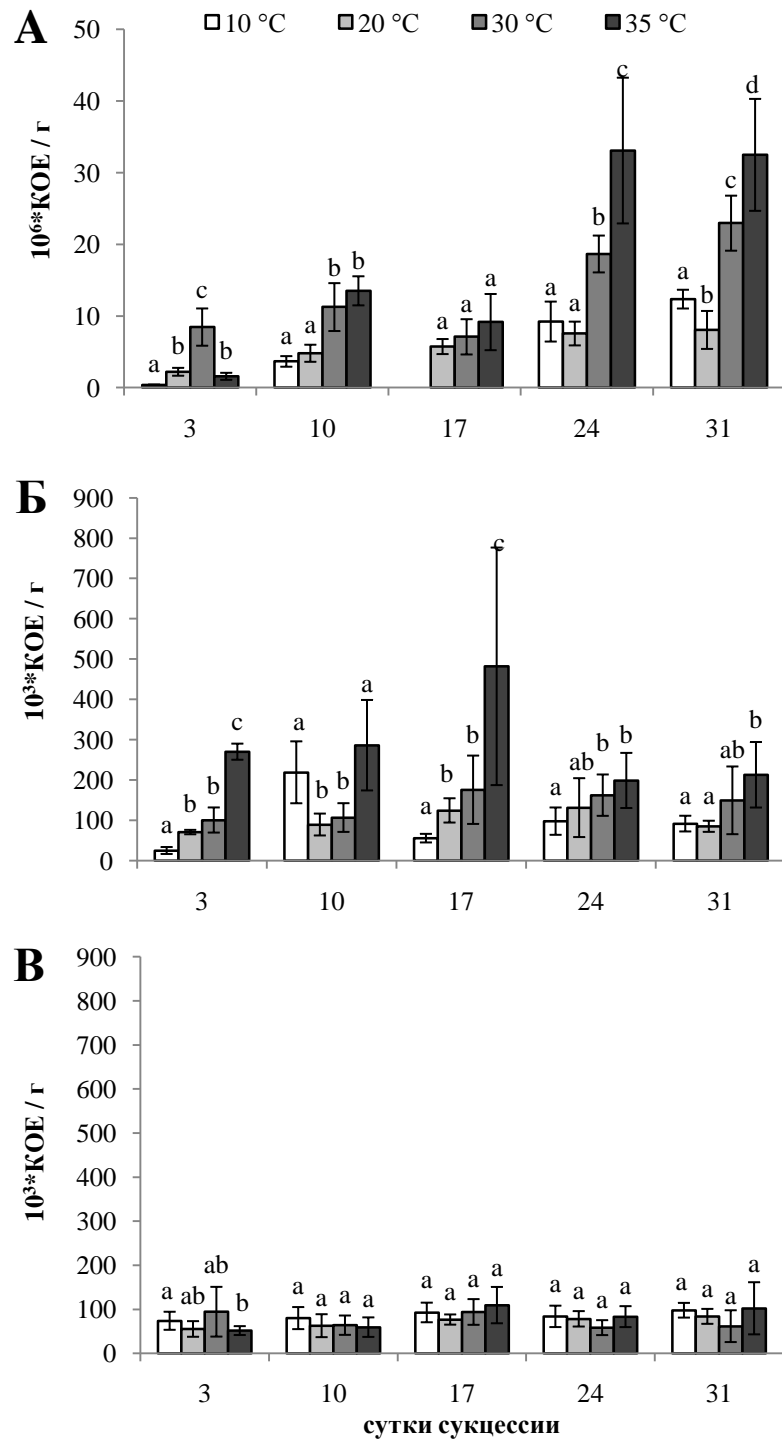


Рис. 4. Численность микромицетов (среднее значение КОЕ/г  $\pm$  95% доверительный интервал) в подзоле (А), дерново-подзолистой почве (Б) и урбанозёме (В) в течение сукцессии при разных температурах (10, 20, 30, 35 °C). Средние значения численности при разных температурах, установленные для одного срока сукцессии и обозначенные одной и той же латинской буквой, статистически не различаются (U-критерий Манна-Уитни,  $p \leq 0,05$ ).

в ГенБанки (ENA — European Nucleotide Archive и NCBI — The National Center for Biotechnology Information) под номерами LT560380 — LT560383.

Количество видов, выделенных в ходе эксперимента из дерново-подзолистой почвы и урбанозёма, уменьшалось при переходе от 10 к 35 °С температуры инкубации почвы (Приложение 2Б, 2В) в основном за счёт редких типичных и случайных видов (Приложение 3Б, 3В), а в подзоле — данный тренд нарушался при 30 °С, когда было выделено их наибольшее число (Приложение 2). Такая же тенденция наблюдалась для видового богатства тёмноокрашенных видов микромицетов при разных температурах. В ряду подзол — дерново-подзолистая почва — урбанозём возрастало количество видов, встречающихся при всех исследованных температурах (1, 7, 15 соответственно). При этом в каждой почве были обнаружены виды, встречающиеся только при заданной температуре инкубации (Приложение 2). Причём наибольшее их количество в подзоле (8 видов) было обнаружено при 30 °С, в дерново-подзолистой почве (9 видов) — при 10 °С, а в урбанозёме (9 видов) — также при 10 °С. Интересно, что большинство из них являлось минорными компонентами грибных сообществ изученных почв при данных температурах, за исключением *Talaromyces funiculosus* и *Coniochaeta mutabilis* в подзоле и *Penicillium decumbens*, *Pseudogymnoascus pannorum* и *Absidia cylindrospora* в дерново-подзолистой почве, вошедших в состав комплекса типичных видов (Приложение 3А, 3Б). В подзоле виды, выделенный только при 30 °С, были в основном представлены тёмноокрашенными микромицетами (Приложение 2). Во всех почвах было выявлено по 2–4 вида, выделявшихся только при обеих повышенных (30 и 35 °С) температурах: в подзоле — *Aspergillus fumigatus*, *A. niger*, в дерново-подзолистой почве — *A. flavus*, *A. fumigatus*, *Botrytis cinerea*, *Talaromyces verruculosus*, в урбанозёме — *Penicillium waksmanii*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Scedosporium aurantiacum*, *Wardomyces* sp.

Таким образом, количество общих видов микромицетов, выделенных при разных значениях температуры инкубации почвы, возрастало в ряду подзол — дерново-подзолистая почва — урбанозём, а β-разнообразие, т.е. степень различия видового состава между исследованными температурами, наоборот, падало: согласно мере β-разнообразия Уиттекера ( $\beta_w$ ) оно составило 1,31, 1,06 и 0,85, соответственно. При этом сходство между грибными комплексами (Таблица 2) подзола падало вдоль всего изученного градиента температур, а дерново-подзолистой почвы и урбанозёма — только в интервале 10–30 °С, а между 30 и 35 °С вновь возрастало.

#### 4.2.1. Комплекс типичных видов микромицетов

Понятие комплекса типичных видов было введено для характеристики своеобразия грибного сообщества разных типов почв, формирующихся в определённых климатических

условиях, например, природной зоны (Мирчинк, 1988). Включаемые в него виды должны обладать достаточно высокими значениями как пространственной, так и временной встречаемости (см. раздел 3.2.3) в рассматриваемой почве. В работе данное понятие использовалось для характеристики своеобразия грибных сообществ, сформировавшихся при разных температурах в исследованных почвах в ходе эксперимента.

Таблица 2

Коэффициент сходства Сёрнсена-Чекановского между почвенными грибными комплексами  
вдоль градиента температур

Почва	Коэффициент сходства между грибными комплексами при температурах:		
	10 и 20 °С	20 и 30 °С	30 и 35 °С
Подзол	0,67	0,51	0,14
Дерново-подзолистая	0,68	0,39	0,47
Урбанозём	0,71	0,57	0,70

В подзоле при переходе от 10–20 °С к 30 °С увеличился спектр типичных видов микромицетов (Приложение 3А) за счёт увеличения количества редких видов. При этом при 10 и 20 °С он был представлен одними и теми же видами (представители родов *Penicillium*, *Umbelopsis* и *Trichoderma*), которые по разному были перераспределены между тремя группами (доминирующие, часто встречающиеся, редкие) в зависимости от температуры, а при 30 °С в комплексе появились новые виды, все из которых обладали фитопатогенными свойствами, в том числе тёмноокрашенные (*Aureobasidium pullulans*, *Coniochaeta mutabilis*), а также относящиеся к зигомицетовым грибам (*Mucor circinelloides*), частично заместившие типичные 10- и 20-градусные. При 35 °С состав типичных видов полностью изменился, ни один из вошедших в него видов (*A. fumigatus*, *A. niger*, *Talaromyces verruculosus*, *Trichoderma oblongisporum*) не был типичен при других исследованных температурах. Интересно, что как при 10, так и при 35 °С не была представлена группа редких, но типичных видов.

Комплекс типичных видов дерново-подзолистой почвы (Приложение 3Б) при переходе от 10 к 20 °С сократился за счёт некоторых часто встречающихся (темноокрашенный *Coniochaeta lignicola*, *Pseudogymnoascus pannorum*) и редких (*Absidia cylindrospora*, *Penicillium decumbens*, *P. spinulosum*) видов, при 30 °С — расширился, сохранив в своём составе некоторые типичные 10- и 20-градусные виды, в числе же доминирующих появились новые, в том числе потенциально патогенные для человека (*Neocosmospora solani* быв. *Fusarium solani*) и фитопатогенные (*N. solani*) виды. При 35 °С состав вновь сократился, в него вошли как не типичные для других температур виды (потенциально патогенный *A. fumigatus*), так и некоторые типичные для 10, 20 и 30 °С (*P. waksmanii*, *Trichoderma koningii*).

Спектр типичных видов урбанозёма (Приложение 3В) по сравнению с природными почвами был более богат видами, особенно при 10 и 20 °С, однако при повышении температуры от 10 к 35 °С — сократился с 19 до 7 видов. При 10 и 20 °С основные различия в комплексах состояли в составе редких видов: при 20 °С сократилось количество видов, способных разлагать хитин (*Beauveria bassiana*, *Trichocladium griseum*), появились тёмноокрашенные микромицеты (*Cladosporium cladosporioides*, *T. griseum*), изменился состав и уменьшилось количество видов с фитопатогенными свойствами (*Fusarium lateritium*, *Coniothyrium fuckelii*). Состав же доминирующих и часто встречающихся типичных видов был практически идентичен, но при 20° по сравнению с 10 °С количество доминант сократилось: большинство из них перешли в группу часто встречающихся при 20 °С. При 30 °С в составе доминирующих и часто встречающихся типичных видов сохранились некоторые представители, типичные для 10 и 20 °С (представители родов *Penicillium* и *Pseudogymnoascus*), однако появились и новые виды: потенциально патогенные для человека (*N. solani*, *Scedosporium aurantiacum*), с установленными фитопатогенными свойствами (*Mucor circinelloides*, *N. solani*, *Trichoderma harzianum*). Основные изменения по сравнению со стандартными температурами произошли в составе редких типичных видов, которые при 30 °С состояли только из двух представителей рода *Trichoderma*. При 35 °С в число доминирующих вошли виды, встречавшиеся и даже доминировавшие при 10 °С (*Penicillium janczewskii*, *P. simplicissimum*), 20 °С (*P. janczewskii*, *P. simplicissimum*) и 30 °С (*Mucor circinelloides*, *P. janczewskii*, *P. simplicissimum*, *S. aurantiacum*), отсутствовали часто встречающиеся виды, редкие типичные были представлены, как типичными для стандартных температур (*P. citrinum*, *F. oxysporum*), так и новым (*Pseudeurotium hygrophilum*) видами.

Таким образом, комплекс типичных видов был наиболее богат в урбанозёме при 10 °С. В нём же различия в составе типичных видов при разных температурах были наиболее сильно выражены ( $\beta_w = 1,51$ ), причём только за счёт редких видов, а в наименьшей степени различия проявились в дерново-подзолистой почве ( $\beta_w = 1,19$ ). Также в данных двух почвах комплексы при 30 °С занимали переходное положение между стандартными (10 и 20 °С) температурами и 35 °С, что было обусловлено присутствием в их составе типичных 10-, 20- и 35-градусных видов. В подзоле же мера  $\beta$ -разнообразия Уиттекера составила 1,50, а в грибном комплексе, выделенном при 30 °С, отсутствовали типичные 35-градусные виды.



#### 4.2.2. Структура почвенных грибных сообществ согласно относительному обилию видов

Влияние температуры на структуру грибных комплексов, определённую по относительному обилию видов, во всех почвах по данным MANOVA (Anderson, 2001) было статистически значимо (подзол:  $F = -3,39$ ,  $P = 0$ ; дерново-подзолистая почва:  $F = 28,03$ ,  $P = 0$ ; урбанозём:  $F = -31,89$ ,  $P = 0$ ). Температурный эффект отвечал за 83,68% вариации в структуре грибного сообщества в подзоле, 92,07% в дерново-подзолистой почве и 92,08% в урбанозёме. Влияние фактора времени было значимо только в урбанозёме ( $F = -21,47$ ,  $P = 0$ ).

Кластерный анализ, основанный на относительном обилии видов, позволил разделить грибные комплексы на несколько групп с разным уровнем сходства (Рис. 5). Метод неметрического многомерного шкалирования проиллюстрировал данные различия в двумерном пространстве, а также позволил выделить виды, которые вносили основные отличия в сообщества при разных температурах (Рис. 6).

Наиболее выраженные отличия в почвенных грибных комплексах при разных температурах наблюдались в подзоле (Рис. 5А, 6А). В нём менее всего по своей структуре были схожи грибные комплексы при 10, 30 и 35 °С. Основные различия между ними состояли в более высоком относительном обилии *Penicillium waksmanii*, *P. thomii* и *Coniochaeta hoffmannii* при 10 °С, при 30 °С — *Umbelopsis isabellina*, при 35 °С — *Aspergillus fumigatus* и *A. niger*. При этом комплекс микромицетов при 20 °С по своей структуре занимал промежуточное положение между 10- и 30-градусными сообществами.

В дерново-подзолистой почве (Рис. 5Б, 6Б) наблюдалась сходная с подзолом картина, однако отличия между комплексами при 10, 30 и 35 °С были меньше, сообщество при 20 °С также занимало промежуточное положение между 10- и 30-градусным. Основной вклад в различия между комплексами вносило высокое относительные обилие видов *P. solitum*, *P. waksmanii*, *Pseudogymnoascus pannorum* и *Mucor hiemalis* при 10 °С, при 30 °С — *P. simplicissimum*, при 35 °С — *Aspergillus fumigatus*, *A. niger*, *Botrytis cinerea*.

В урбанозёме в структуре комплексов микромицетов при разных температурах в течение сукцессии наблюдались наименьшие отличия (Рис. 5В, 6В), что было наиболее выражено в начале эксперимента (3 сутки), когда грибные комплексы при разных температурах были схожи друг с другом на уровне 86%. Ближе к концу эксперимента различия между ними стали более выражены, а также выше стало сходство между комплексами при одной температуре на разных сроках сукцессии, что наиболее заметно было при 35 °С на 24 и 31 сутки сукцессии (62% сходства).

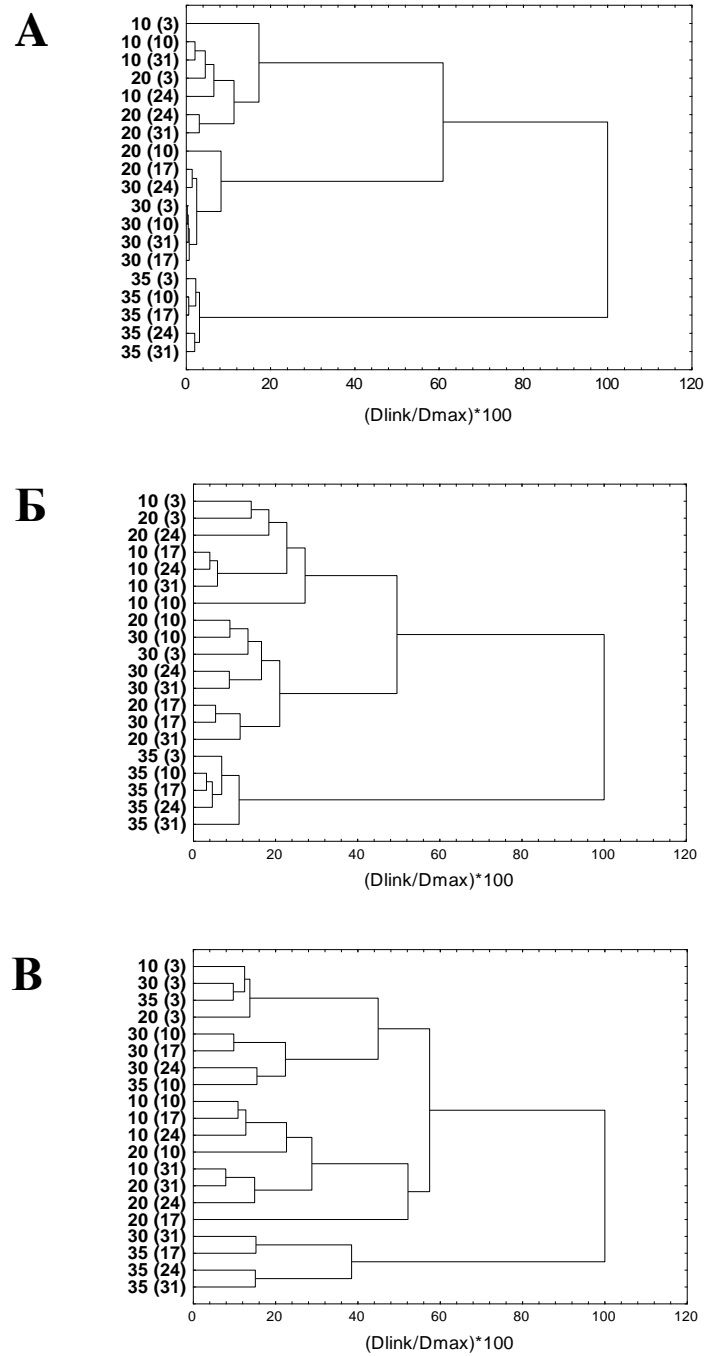


Рис. 5. Кластерная диаграмма структуры комплексов микромицетов в подзоле (А), дерново-подзолистой почве (Б) и урбанозёме (В) на разных сроках сукцессии при 10, 20, 30 и 35 °С (Евклидово расстояние, метод Варда). Число до скобок обозначает температуру, при которой проходила сукцессии, в скобках — сутки сукцессии.

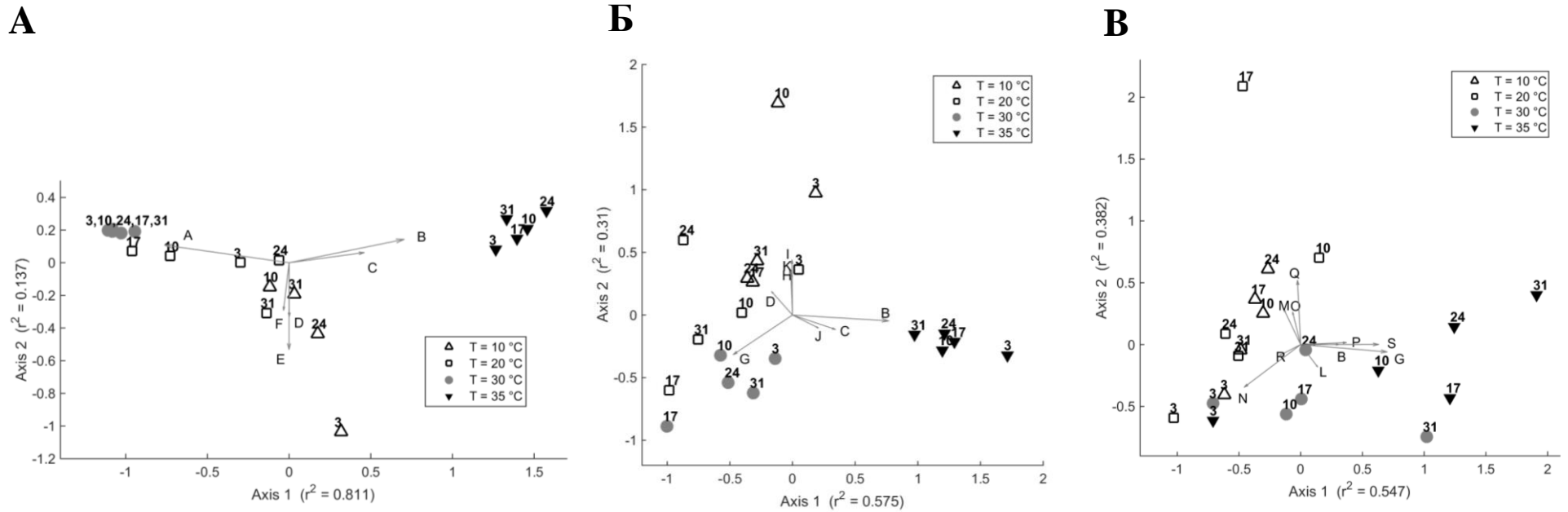


Рис. 6. Точечная диаграмма, полученная методом неметрического многомерного шкалирования, структуры почвенных грибных сообществ (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) на разных стадиях сукцессии при 10, 20, 30 и 35 °С. Числа рядом с точками означают сутки сукцессии. Векторы означают виды, средние значения относительного обилия которых коррелируют с осями графика с коэффициентом корреляции  $r \geq |0,5|$ : А — *Umbelopsis isabellina*, В — *Aspergillus fumigatus*, С — *A. niger*, D — *Penicillium waksmanii*, E — *P. thomii*, F — *Coniochaeta hoffmannii*, G — *P. simplicissimum*, H — *P. solitum*, I — *Pseudogymnoascus pannorum*, J — *Botrytis cinerea*, K — *Mucor hiemalis*, L — *M. circinelloides*, M — *Mortierella alpina*, N — *P. janczewskii*, O — *P. citrinum*, P — *Talaromyces funiculosus*, Q — *Trichoderma hamatum*, R — *Trichocladium griseum*, S — *Scedosporium aurantiacum*.

Таким образом, комплексы микромицетов согласно относительному обилию видов, входящих в их состав, в исследованных природных почвах в наибольшей степени различались в течение сукцессии при 10, 30 и 35 °С. В природных почвах при этом в течение всей сукцессии сообщества, сформировавшиеся при 20 °С, занимали промежуточное положение между 10- и 30-градусными, а в урбанозёме были наиболее близки к 10-градусным. Все почвы характеризовались наиболее выраженной перестройкой в структуре грибного сообщества при 35 °С, когда в природных почвах было высоким относительное обилие *Aspergillus fumigatus* и *A. niger*, а в городской — *Scedosporium aurantiacum*, *Talaromyces funiculosus*, *P. simplicissimum* и *A. fumigatus*.

Температура также повлияла на протекание самой сукцессии, т.е. выраженности её стадий (Приложение 5): в исследованных почвах при переходе от одного этапа сукцессии к другому по-разному была выражена смена наиболее обильного вида при разных температурах (Приложение 4). Лучше всего она проявилась в дерново-подзолистой почве и подзоле при 10 °С, тогда как при 20 и 30 °С — была менее очевидна: наиболее обильными на разных этапах сукцессии оставались одни и те же виды: *U. isabellina* — в подзоле, разные виды рода *Penicillium* — в дерново-подзолистой. При 35 °С *A. fumigatus* был наиболее обильным видом в обеих природных почвах. В городской почве *P. janczewskii* доминировал практически в течение всей сукцессии при всех температурах за исключением 30 °С, когда в самом конце сукцессии он сменялся на *P. simplicissimum*, и 35 °С, где с середины эксперимента сменялся на *P. simplicissimum*, а на последних этапах — *S. aurantiacum*.

Анализ отдельных эколого-таксономических групп микромицетов позволил дополнительно проанализировать различия в составе и структуре грибных сообществ при разных температурах.

### **Тёмноокрашенные микромицеты**

Из литературы известно, что одной из адаптаций грибного сообщества к стрессовым условиям является увеличение в их составе доли пигментированных меланинсодержащих форм грибов (Мирчинк, 1988).

В подзоле наибольшее разнообразие (7 видов) и встречаемость (37%) тёмноокрашенных микромицетов отмечались при 30 °С. При 20 °С данные виды не выделялись ни на одном из этапов сукцессии (Приложение 2А), а при остальных температурах — только на третьи сутки, причём их доля в сообществе не превышала 1,2%, что являлось максимальным значением и было зафиксировано при 30 °С (Приложение 5А). Статистически значимой корреляции между их долей в сообществе и температурой выявлено не было.

В дерново-подзолистой почве наибольшее разнообразие (4 вида) и встречаемость (70%) тёмноокрашенных грибов отмечались при 10 °С, а наименьшая встречаемость — при 20 °С (21%) (Приложение 2Б). При данных температурах их максимальная доля в сообществе приходилась на третьи сутки сукцессии (49 и 33% соответственно), на остальных же сроках их относительное обилие было значительно ниже и практически не менялось (0–6%) (Приложение 5Б). При 30 и 35 °С количество тёмноокрашенных видов (2) и их встречаемость (около 40%) не отличались, а относительное обилие при 30 °С (0–14%) было несколько выше, чем при 35 °С (0–3%). Их доля в сообществе слабо отрицательно коррелировала с температурой ( $r = -0,36$ ,  $p < 0,05$ ).

В урбанозёме количество видов тёмноокрашенных грибов и их встречаемость падали при переходе от 10 к 35 °С (с 7 до 2 видов и с 70 до 17%, соответственно) (Приложение 2В). Доля же их в сообществе в целом не превышала 13% (Приложение 5В) и демонстрировала слабую отрицательную корреляцию с температурой инкубации почвы ( $r = -0,56$ ,  $p = 0,01$ ): при 10 °С данные виды выделялись на всех стадиях сукцессии, при остальных же температурах на части сроков они изолированы не были.

Исходя из анализа относительного обилия данной группы микромицетов при разных температурах в исследованных почвах можно заключить, что наиболее неблагоприятные условия для развития грибного сообщества в подзоле сложились при 30 °С на начальном этапе сукцессии, в дерново-подзолистой почве — при 10 °С также в самом начале сукцессии, а в урбанозёме — при обеих стандартных температурах (10 и 20 °С) на протяжении большей части сукцессии.

### **Микромицеты с фитопатогенными свойствами**

В подзоле виды микромицетов с фитопатогенными свойствами выделялись постоянно (встречаемость 100%) при температурах инкубации почвы 10–30 °С, наибольшее же их количество было отмечено при 10 °С (Приложение 2А). При этом их доля в сообществе отрицательно коррелировала с температурой ( $r = -0,61$ ,  $p = 0,01$ ) и была наибольшей при стандартных температурах: при 10 °С отмечался тренд к снижению в ходе сукцессии (с 42 до 5%), а при 20 °С — тренд к накоплению к концу эксперимента (с 2 до 39%). При повышенных температурах (30 и 35 °С) их относительное обилие несколько колебалось, но не превышало 8%.

В дерново-подзолистой почве виды с фитопатогенными свойствами выделялись постоянно (встречаемость 100%) при всех исследованных температурах, при этом их наибольшее количество было выделено при 20 °С (Приложение 2Б). Однако их доля в сообществе также, как и в подзоле, отрицательно коррелировала с температурой ( $r = -0,56$ ,

$p = 0,02$ ). Наибольшее относительное обилие данных видов отмечалось в первые сутки сукцессии при 20 °С, наименьшее — на большинстве сроков при 35 °С.

В урбанозёме при переходе от 10 к 35 °С снижалось разнообразие (с 29 до 10 видов) фитопатогенных микромицетов (Приложение 2В). Статистически значимой корреляции между их обилием и температурой выявлено не было. При 30 и 35 °С оно демонстрировало тренд к снижению к концу сукцессии. В целом среди трёх изученных почв урбанозём при всех температурах отличался наибольшей выявленной долей фитопатогенных микромицетов в сообществе.

Таким образом, во всех почвах при температурах 10–30 °С встречаемость фитопатогенных микромицетов составляла 100%. И только в подзоле при 35 °С она значимо снижалась. Количество данных видов во всех почвах имело тренд к снижению при переходе от 10 к 35 °С. В природных почвах их относительное обилие слабо отрицательно коррелировало с температурой.

#### **Микромицеты, обладающие хитинолитическими свойствами**

Анализ влияния температуры инкубации почвы на группу микромицетов, способных разлагать хитин и, соответственно, относящихся к энтомопатогенным, показал, что в урбанозёме, где было выделено наибольшее количество данных видов (24) среди изученных почв, их разнообразие падало (с 19 до 10 видов) с ростом температуры инкубации при практически постоянной встречаемости (86–100%) почвы (Приложение 2В). Статистической значимой корреляции между относительным обилием хитинолитических микромицетов и температурой выявлено не было.

В дерново-подзолистой почве общее количество выделенных хитинолитиков было сходно с урбанозёмом (22 вида), доля общих с городской почвой видов составила около 55% (Приложение 2Б). Их встречаемость была практически постоянной (96–100%). Относительное обилие слабо положительно коррелировало с температурой ( $r = 0,58$ ,  $p = 0,03$ ), при 35 °С в ходе сукцессии оно демонстрировало тренд к снижению (с 95 до 70%), при остальных же температурах оставалось примерно на одном уровне.

В подзоле было выделено 10 видов, обладающих хитинолитическими свойствами, которые также, как и в других исследованных почвах, практически постоянно выделялись при всех температурах в ходе сукцессии (частота встречаемости 83–100%). Их общее относительное обилие демонстрировало слабую положительную корреляцию с температурой ( $r = 0,45$ ,  $p = 0,01$ ).

Таким образом, в почвах природных наблюдалась слабая положительная корреляция относительного обилия хитинолитических микромицетов с температурой инкубации почвы.

### Зигомицетовые грибы

Интересно также отметить, что температура 30 °С во всех изученных почвах характеризовалась наибольшей встречаемостью зигомицетовых грибов, что происходило за счёт роста встречаемости *Mucor circinelloides* во всех почвах в ряду 10–20–30 °С (Приложение 2) и сопровождалось возрастанием его максимально зафиксированной доли в сообществе в ходе сукцессии. Однако в подзоле данный вид вносил второстепенный вклад по сравнению с *Umbelopsis isabellina*, чья встречаемость (Приложение 2А) и относительное обилие достигали практически 100% при 30 °С (Приложение 5А).

### Потенциально патогенные микромицеты из группы BSL-2

При 35 °С все изученные почвы характеризовались наиболее высокой частотой встречаемости среди всех изученных температур (в подзоле — 100%, дерново-подзолистой почве — 97%, урбанозёме — 87%) грибов, известных как потенциально патогенные для людей, из группы BSL-2 (de Hoog et al., 2020). Их относительное обилие при данной температуре также было наиболее высоким, при этом в подзоле и урбанозёме оно возросло к концу сукцессии (с 80 до 95% и с 0 до 43%, соответственно), а в дерново-подзолистой почве отмечался обратный тренд — к снижению (с 81 до 46%). *A. fumigatus*, который не выделялся из природных почв при 10 и 20 °С (Приложение 2А, 2Б), стал доминирующим при 35 °С на всех стадиях сукцессии (Приложение 4). Потенциально патогенный *S. aurantiacum* (de Hoog et al., 2020) был изолирован из урбанозёма в конце сукцессии при 30 и 35 °С (Приложение 2В, 4, 5В). В эксперименте была зафиксирована положительная корреляция между температурой и относительным обилием данной группы потенциально-патогенных микромицетов в исследованных почвах, а именно *A. fumigatus*, *A. flavus* (относящихся в том числе и к микромицетам 3 группы патогенности согласно СанПиН 3.3686–21 от 28 января 2021 г.), *Paecilomyces variotii*, *Neocosmospora solani* быв. *Fusarium solani*, *F. oxysporum*, *Sarocladium kiliense*, *Purpureocillium lilacinum* (относящихся в том числе и к микромицетам 4 группы патогенности согласно СанПиН 3.3686–21) и *S. aurantiacum*. Причём несколько сильнее она была выражена в природных почвах (подзол:  $r = 0,68$ ,  $p = 0,00$ ; дерново-подзолистая почва:  $r = 0,71$ ,  $p = 0,00$ ), а чуть слабее — в городской ( $r = 0,66$ ,  $p = 0,00$ ). Упомянутые грибы обладают высоким адаптивным потенциалом и способны к росту при высоких температурах, не типичных для большинства грибов. Преобладание их при

35 °С еще раз подтверждает возможность связи потенциальной патогенности с высокой адаптивной способностью организма к различным стрессам.

#### 4.2.3. Индекс разнообразия Шеннона

Индекс разнообразия комплексов микромицетов по Шеннону и его динамика в процессе сукцессии различались значительно между исследованными почвами (Рис. 7). В целом самые низкие значения индекса Шеннона в течение сукцессии отмечались в подзоле (0,3–2,4), чуть выше они были в дерново-подзолистой почве (1,0–3,3), а наибольшими — в урбанозёме (2,1–4,3).

Температура значимо повлияла на разнообразие грибных комплексов подзола и урбанозёма (критерий Краскелла-Уоллиса,  $p \leq 0,05$ ). Наиболее выраженный эффект наблюдался в подзоле ( $N = 13,8$ ) (Рис. 7А), в котором индексы Шеннона при 10 °С (2,1–2,4) и повышенных температурах 30 °С (0,3) и 35 °С (0,4) на протяжении всей сукцессии значимо не менялись и отличались в 5–7 раз, а при 20 °С — наоборот, разнообразие заметно снижалось в середине и демонстрировало тренд к росту во второй части эксперимента.

Влияние температуры на разнообразие грибных комплексов урбанозёма было ниже ( $N = 9,2$ ), чем в подзоле. Это выражалось в меньшей разнице между полученными значениями при разных температурах (Рис. 7В). На большинстве сроков сукцессии наибольшие значения индекса Шеннона (2,8–3,3) наблюдались при 10 °С. При 20 °С они варьировали в течение эксперимента и снизились от 4,3 до 2,5 к середине сукцессии. При 30 °С изменения были менее выражены (2,8–3,3). Наиболее низкий индекс Шеннона (2,1) в урбанозёме также наблюдался при 35 °С.

В дерново-подзолистой почве (Рис. 7Б) температура значимо не повлияла на разнообразие сообществ, в течение сукцессии индекс Шеннона сильно варьировал при каждой из четырёх температур: при 10 °С возрастал (2,2–2,9) в ходе сукцессии, тогда как при 20 и 30 °С — демонстрировал общее снижение в середине эксперимента (до 1,5) с легким последующим ростом до 1,9 и 2,2, соответственно. Наиболее низкое его значение (1,0) было отмечено при 35 °С, как и в других исследованных почвах.



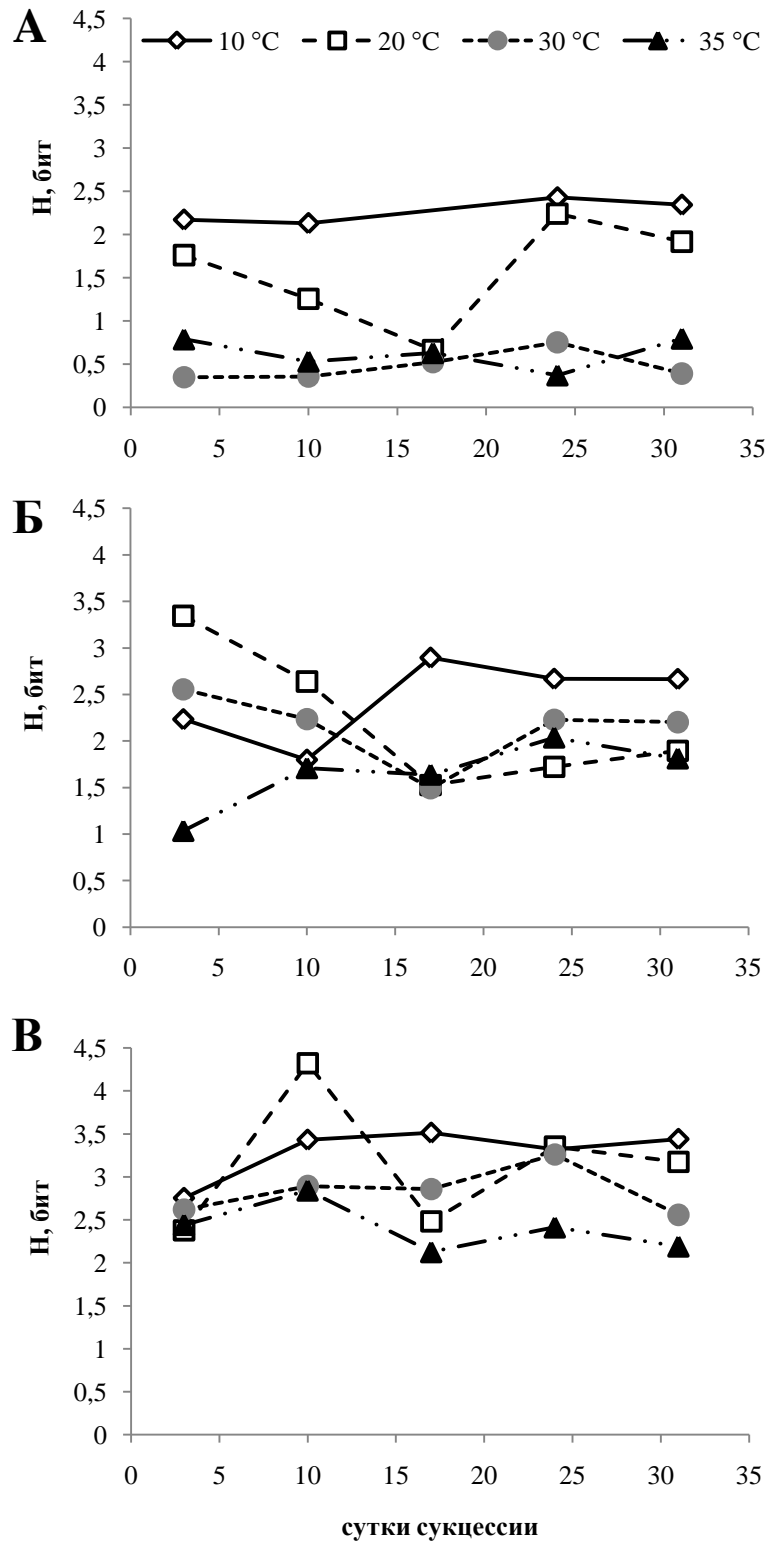


Рис. 7. Видовое разнообразие (индекс Шеннона  $H$ ) комплексов микромицетов в подзоле (А), дерново-подзолистой почве (Б) и урбанозёме (В) в течение сукцессии при разных температурах (10, 20, 30, 35 °C).

#### **4.2.4. Количество и относительное обилие видов микромицетов с разными средними значениями оптимальной температуры роста**

Во всех почвах при переходе от стандартных температур инкубации к повышенным диапазон средних оптимальных температур роста выделенных микромицетов расширился (Рис. 8) в сторону более высоких значений (с 27–31,5 до 38,5–40 °С), что произошло за счёт появления при 30 и 35 °С 1–4 видов с оптимумами роста выше 27–30 °С. При этом представители микромицетов с более низкими температурными оптимумами роста сохранились в грибных сообществах всех исследованных почв. Однако если в урбанозёме нижняя граница диапазона оптимальных температур представителей грибного комплекса была неизменна (18 °С) при всех температурах инкубации, то в природных почвах она сдвинулась в сторону чуть более высоких значений. В подзоле это произошло только при 35 °С, нижняя граница сместилась с 20 на 22,5 °С. В дерново-подзолистой почве сдвиг происходил при переходе к каждой следующей температуре инкубации в ряду 10–20–30 °С (18, 20, 24 °С соответственно), а при 35 °С — несколько сместилась назад на отметку 20 °С.

В природных почвах повышенные температуры инкубации значимо повлияли на структуру грибных комплексов согласно относительному обилию видов с разными средними оптимальными температурами роста. Несмотря на появление при 30 °С в сообществах видов с оптимумами роста выше 27–30 °С, большая часть сообщества (80–96% относительного обилия) на протяжении всего эксперимента была представлены видами с оптимумами роста при 24–25 °С, что особенно ярко было выражено в подзоле. Только при температуре инкубации 35 °С на высокотемпературные виды стала приходится наибольшая доля (80–90% относительного обилия) в сообществе. В урбанозёме распределение относительного обилия микромицетов в сообществе по средним оптимальным температурам роста в целом сохранилось при переходе от стандартных температур инкубации к 30 °С с наибольшими значениями относительного обилия (40–70%) микромицетов с оптимумами роста при 24–25 °С. Значимые изменения произошли только во второй половине сукцессии при 35 °С за счёт нарастания относительного обилия микромицетов с оптимумами роста при 38,5 °С.

Таким образом, во всех исследованных почвах при переходе к повышенным температурам инкубации в составе грибного сообщества появлялись виды с более высокими оптимальными температурами роста и одновременно сохранялись виды и с более низкими, чем заданная температура инкубации.

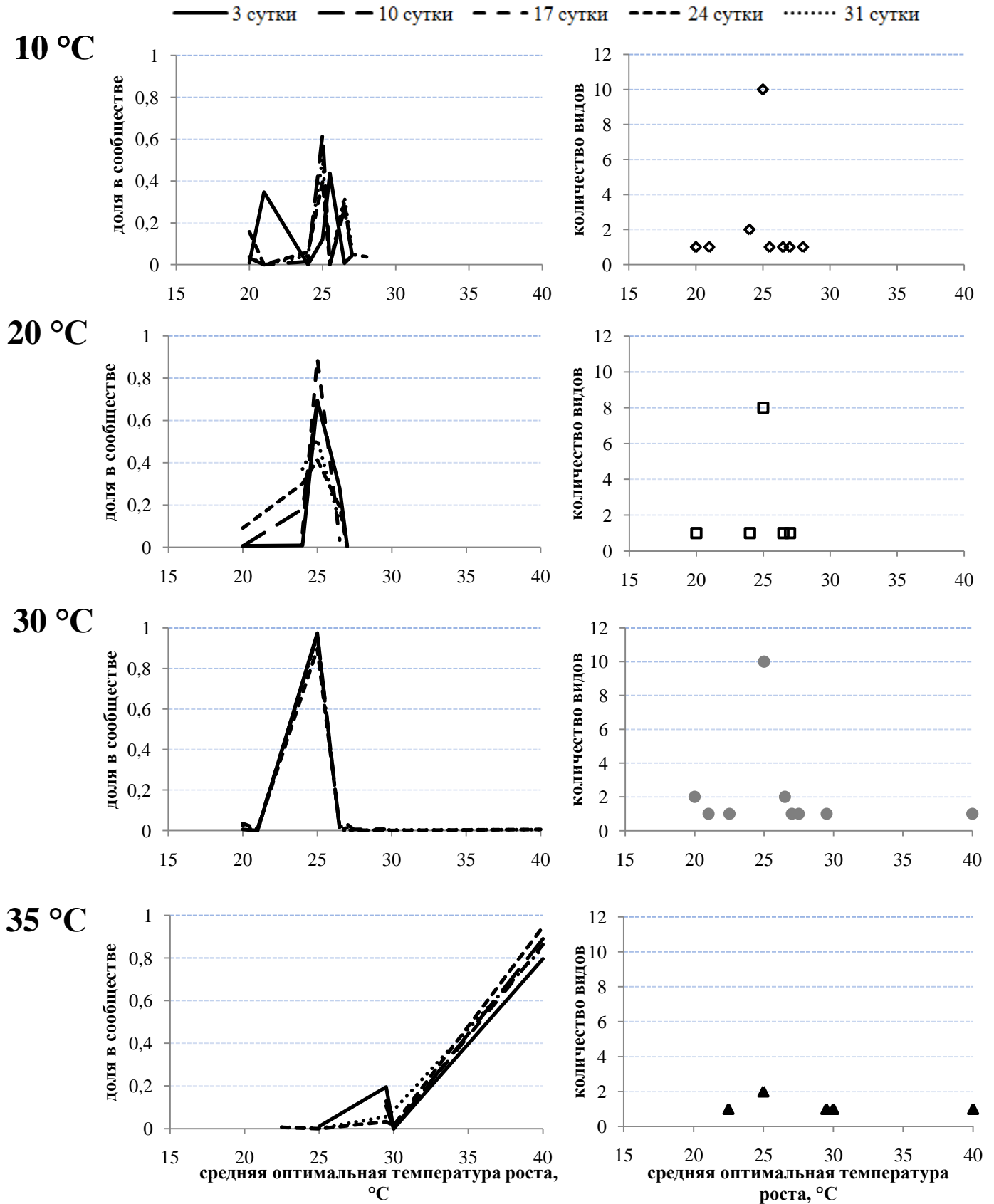


Рис. 8А. Относительное обилие и количество видов с разными средними оптимальными температурами роста в грибном сообществе подзола при разных температурах инкубации почвы: 10, 20, 30, 35 °C.

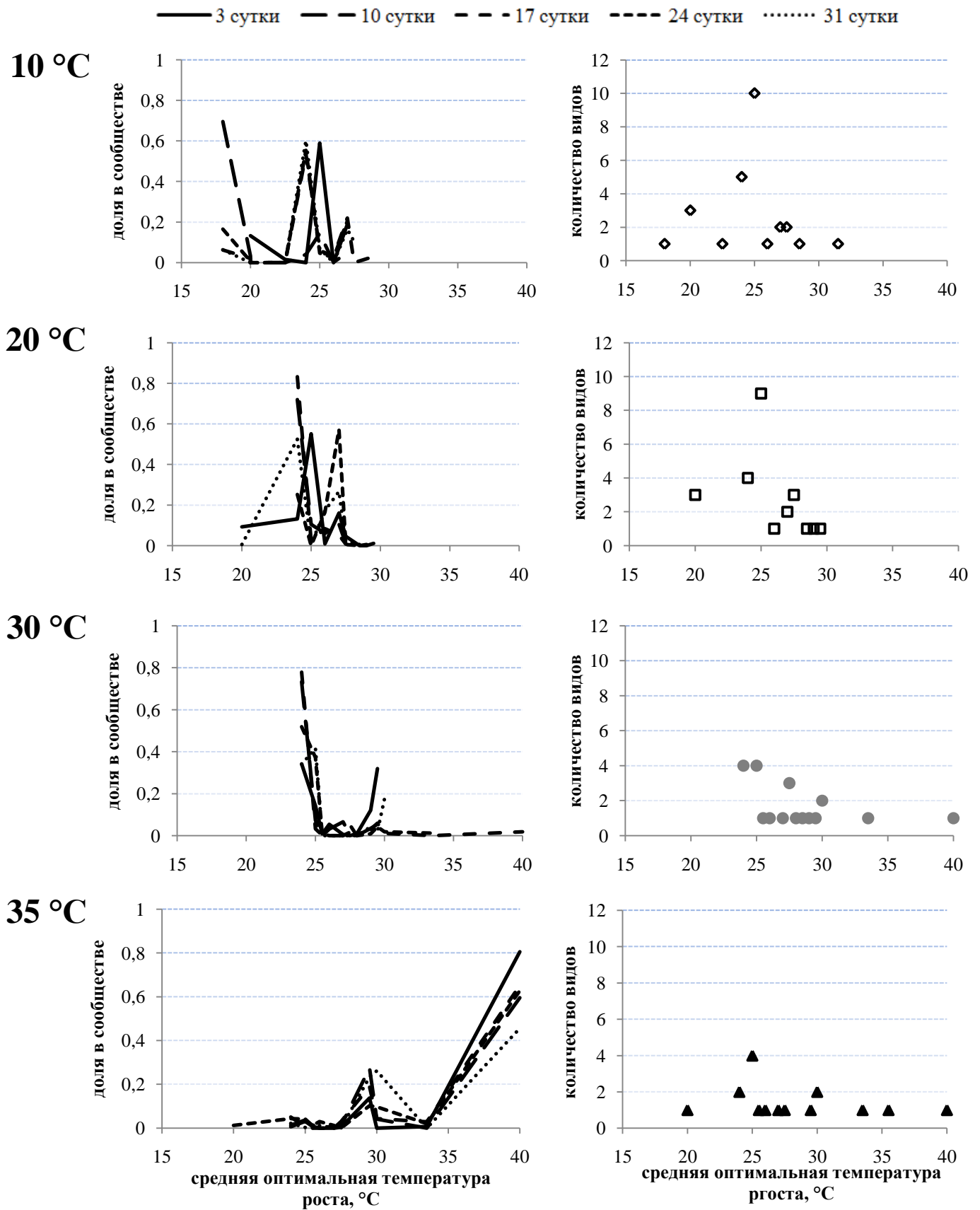


Рис. 8Б. Относительное обилие и количество видов с разными средними оптимальными температурами роста в грибном сообществе дерново-подзолистой почвы при разных температурах инкубации почвы: 10, 20, 30, 35 °C.

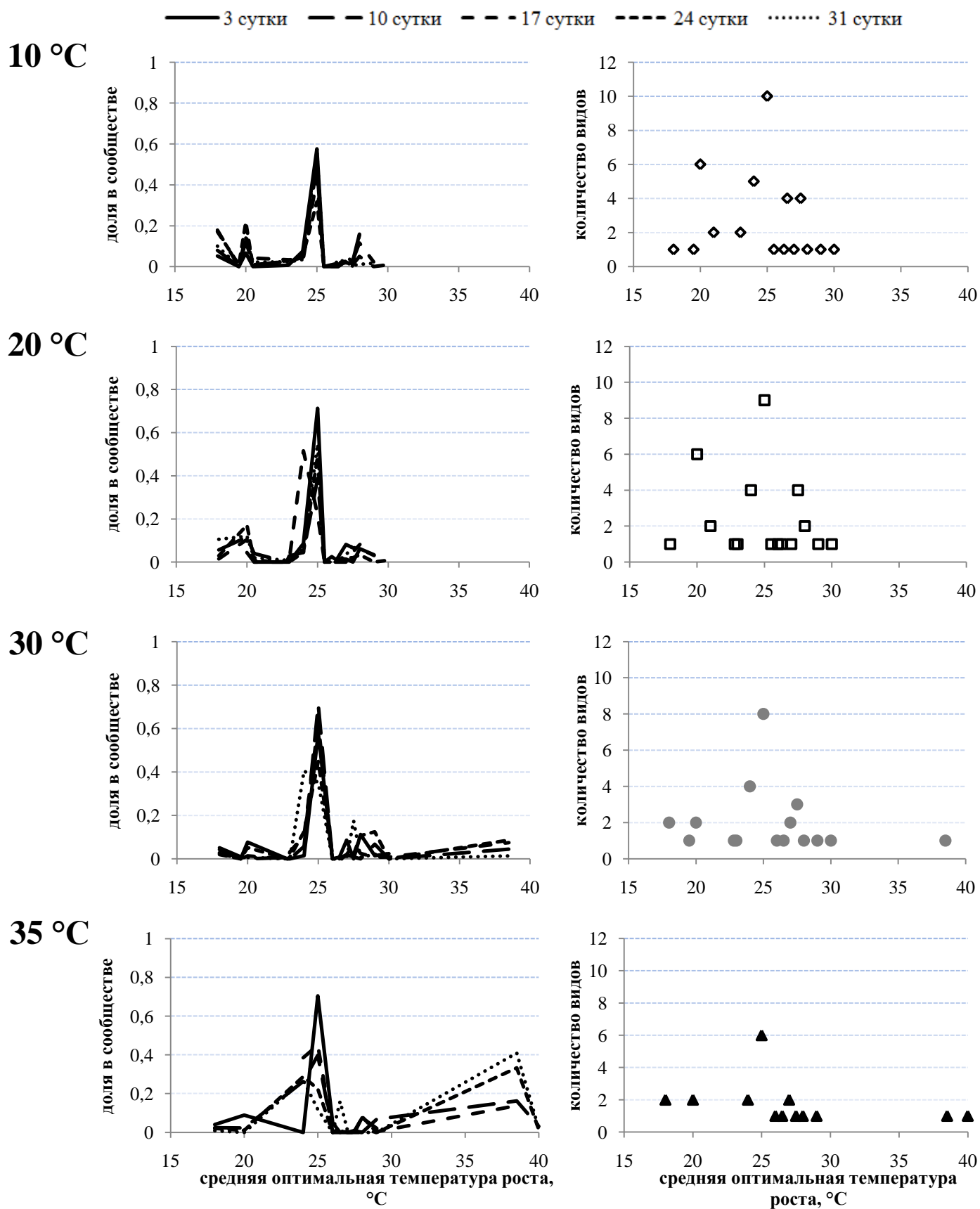


Рис. 8В. Относительное обилие и количество видов с разными средними оптимальными температурами роста в грибном сообществе урбаноэма при разных температурах инкубации почвы: 10, 20, 30, 35 °C.

### **4.3. Функциональное разнообразие грибных комплексов при разных температурах инкубации**

#### **4.3.1. Количество потребляемых субстратов**

В результате проведённых экспериментов и расчётов были получены данные по количеству субстратов, на которых с вероятностью не менее 93% развивался грибной мицелий. Количество и состав данных "потребляемых" субстратов для грибных комплексов исследованных почв при разных температурах различались. Возможность роста мицелия на конкретном субстрате определялась обилием и встречаемостью в почве грибов, способных на нем развиваться, а также зависела от степени оптимальности экологических условий для развития тех или иных видов. Поэтому количество субстратов, рост мицелия на которых фиксировали на всех стадиях сукцессии при заданной температуре, далее такой рост будет обозначаться в тексте как стабильный или постоянный, представляло наибольший интерес для обобщения полученных данных в качестве показателя функционального разнообразия доминирующих групп культивируемых микромицетов в разных почвах.

Количество субстратов, на которых развивались грибные комплексы подзола, в течение сукцессии при разных исследуемых температурах оставалось относительно стабильным (17–23) (Рис. 9А). При этом количество идентичных субстратов, рост мицелия на которых при всех температурах был стабильным и постоянным, было наибольшим среди всех исследованных почв (Таблица 3): 17 субстратов, включавших все исследованные сахара (Таблица 4, Приложение 6А). Температура инкубации подзола не оказала достоверного влияния на набор постоянно потребляемых субстратов: при 10, 20 и 30 °С он был одинаков и только при 35 °С увеличился на один субстрат — аминокислоту лизин, рост на которой при остальных температурах был нестабильным и редким в течение сукцессии. Различия в общем количестве потребляемых грибами субстратов на разных сроках сукцессии при разных температурах было обусловлено нестабильным ростом на пяти аминокислотах (цистеине, изолейцине, фенилаланине, гистидине, лизине) и креатине. При этом развитие мицелия на изолейцине, фенилаланине и гистидине отмечалось на большинстве (больше, чем на половине) этапов сукцессии при любой изученной температуре, а на цистеине и креатине — редко, только на отдельных сроках (меньше, чем на половине).

Количество субстратов, на которых развивались грибные комплексы дерново-подзолистой почвы, при 10 и 20 °С оставалось стабильным (17–20) в течение сукцессии, но заметно варьировало при 30 и 35 °С (Рис. 9Б). Вне зависимости от температуры протекания сукцессии мицелий постоянно развивался на шести идентичных субстратах, представленных в основном сахарами (Таблица 3, 4, Приложение 6Б): галактоза, глюкоза, сахароза, ксилоза,

Таблица 3

Количество субстратов, на которых грибной мицелий развивался на всех изученных сроках сукцессии

Температура, °С	Подзол	Дерново-подзолистая почва	Урбанозём
10	17	15	10
20	17	15	16
30	17	7	5
35	18	15	9
при всех температурах (идентичные субстраты)	17	6	4

Таблица 4

Органические вещества, грибной мицелий на которых развивался при всех исследуемых температурах на всех сроках сукцессии

	Подзол	Дерново-подзолистая почва	Урбанозём
Сахара	L-Арабиноза D-Галактоза D-Глюкоза D-Ксилоза D-(+)-Мальтоза D-(-)-Рибоза Сахароза Целлобиоза	D-Галактоза D-Глюкоза D-Ксилоза  Сахароза Целлобиоза	D-Глюкоза D-Ксилоза  D-(-)-Рибоза
Аминокислоты	L-Аланин L-Аспарагин L-Глутамин L-Серин		
Другие вещества	N-ацетил-D-глюкозамин Дульцит Крахмал D-(-)-Маннит Янтарная кислота	D-(-)-Маннит	D-(-)-Маннит

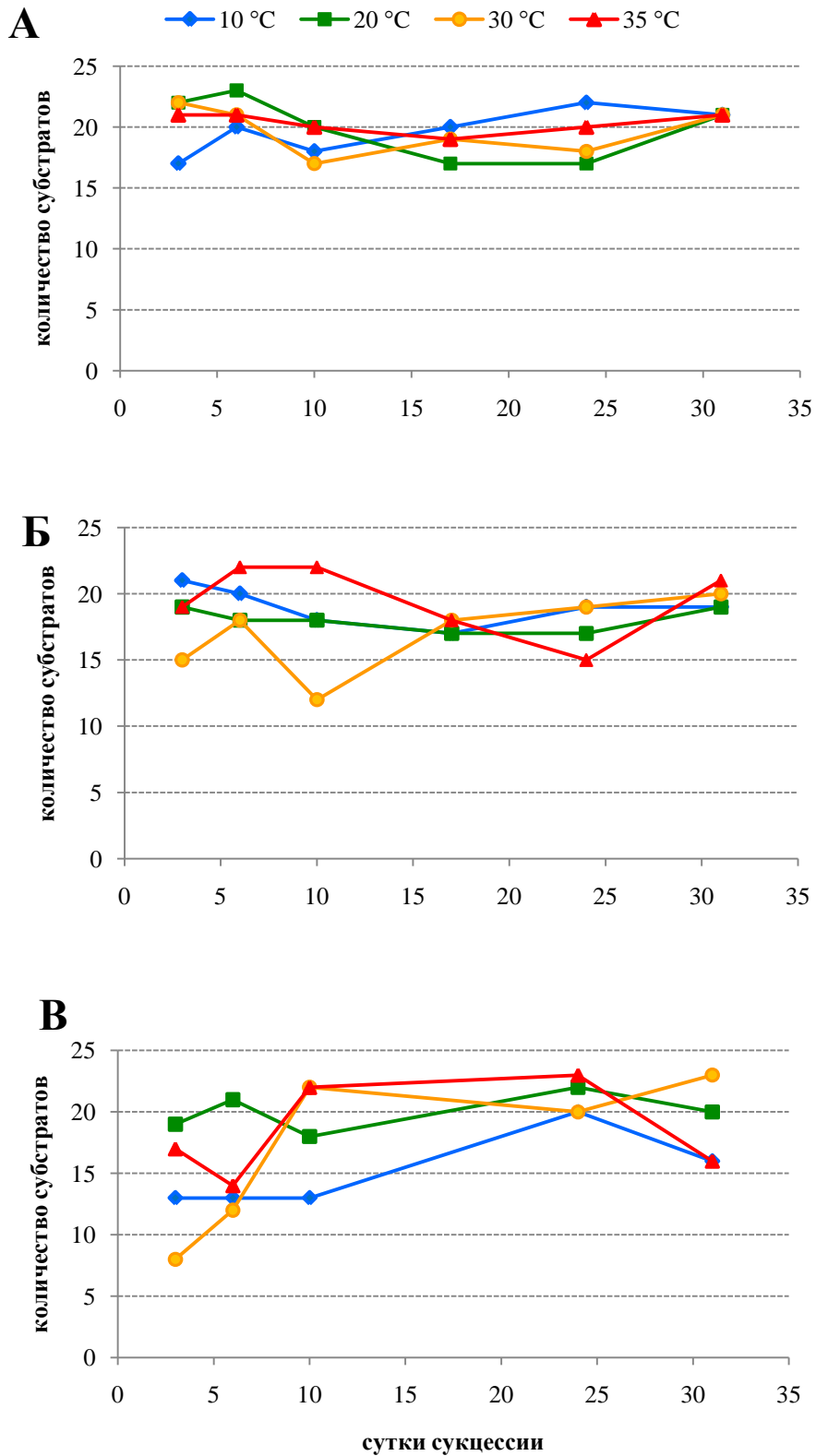


Рис. 9. Количество субстратов, на которых развивался грибной мицелий (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) в течение сукцессии при разных температурах: 10, 20, 30, 35 °С.



целлобиоза, и маннитом. После исключения из сравнения данных по 30 °С, число таких субстратов возросло до 14 за счёт включения в список арабинозы, мальтозы, аланина, серина, глутамина, аспарагина, крахмала и ацетилглюкозамина, т.к. при 30 °С рост мицелия на них был нестабильным, хотя и частым (больше, чем на половине сроков сукцессии). Уникальными веществами, мицелий на которых постоянно развивался только при определённой температуре, были янтарная кислота (10 °С) и дульцит (35 °С). Остальное варьирование в общем количестве субстратов в ходе сукцессии было связано, в основном, с нестабильным ростом на той же группе веществ (цистеин, изолейцин, фенилаланин, гистидин, лизин, креатин), что было отмечено и для подзола. Причём если при 10 и 35 °С рост мицелия на них наблюдался хотя бы на одном из этапов сукцессии, то при 30 °С он полностью пропадал на изолейцине, а при 20 °С — на цистеине, гистидине и лизине.

Количество субстратов, на которых развивались грибные комплексы урбанозёма при 20 °С, оставалось стабильным (18–22) в ходе сукцессии, тогда как для остальных температур наблюдался тренд к росту, что было особенно выражено при 30 °С (Рис. 9В). Среди постоянно потребляемых субстратов идентичными для всех температур были только четыре: глюкоза, ксилоза, рибоза и маннит (Таблица 3, 4, Приложение 6В). Так же, как и для дерново-подзолистой почвы, исключение из сравнения данных по 30 °С расширило их список до восьми веществ за счёт арабинозы, мальтозы, аланина и ацетилглюкозамина, на которых при 30 °С рост мицелия отсутствовал в начале сукцессии. В целом, для урбанозёма температура оказала существенное влияние на возможность развития мицелия на предоставленных субстратах. Так, наибольшее количество (16) постоянно потребляемых субстратов было зафиксировано при 20 °С, при этом на пяти из них (фенилаланин, серин, аспарагин, целлобиоза, крахмал) рост был постоянным только при данной температуре. Наименьшее количество — при 30 °С, как и для дерново-подзолистой почвы. При 10 °С на трёх аминокислотах (цистине, гистидине, лизине) рост мицелия отсутствовал в течение всей сукцессии. Остальное варьирование в общем количестве потребляемых субстратов на разных стадиях сукцессии при заданных температурах было связано в основном с нестабильным ростом мицелия на всех использованных в анализе аминокислотах.

Таким образом, наибольшее влияние температуры на богатство постоянно потребляемых субстратов было зафиксировано для грибных комплексов урбанозёма, а наименьшее — для грибных комплексов подзола.

Для дерново-подзолистой почвы и урбанозёма при 30 °С отмечалось наименьшее количество постоянно потребляемых субстратов по сравнению с другими температурами, в том числе и с 35 °С.

Основной вклад в варьирование количества потребляемых веществ в ходе сукцессии при разных температурах для природных почв вносили пять аминокислот (цистеин, изолейцин, фенилаланин, гистидин, лизин) и азотсодержащая карбоновая кислота креатин, рост на которых был нестабильным в течение сукцессии и мог даже совсем отсутствовать при определённых температурах. Для урбанозёма на данных веществах, за исключением фенилаланина, который потреблялся на всех стадиях сукцессии при 20 °С, также был характерен нестабильный рост мицелия, однако при температурах, отличных от 20 °С, нестабильным становилось развитие мицелия и на постоянно потребляемых в природных почвах аминокислотах (при 10, 30 и 35 °С — аспарагин, серин, при 35 °С — глутамин).

#### 4.3.2. Среднее значение оптической плотности на наборе субстратов

Среднее значение оптической плотности — показатель, который обычно используется при анализе результатов мультисубстратного тестирования. Его интерпретируют как среднюю скорость нарастания мицелия на определённом наборе субстратов (Garland, 1997, 1999).

Температура согласно критерию Краскела-Уоллиса (Приложение 7А) оказала значимое влияние на скорость нарастания грибного мицелия подзола на полном наборе субстратов ( $H = 55,61$ ), с наибольшим значением (сумма рангов) средней оптической плотности при 10 °С, а наименьшим — при 30 °С, что было характерно для большинства сроков (Рис. 10А). Исключение составил начальный этап сукцессии, когда наибольшая скорость отмечалась при 20 °С, а наименьшая — при 30 и 35 °С (Рис. 10А). Стадия сукцессии также достоверно повлияла на скорость роста мицелия, хотя и в меньшей степени ( $H=19,01$ ), чем температура: наибольшее значение отмечалось в середине сукцессии на 17 сутки, наименьшее — в конце, на 31 сутки.

Средняя оптическая плотность на наборе сахаров (Рис. 11А) ( $0,53 \pm 0,090 - 1,13 \pm 0,12$ ) была в ходе эксперимента выше, чем на аминокислотах (Рис. 12А) ( $0,25 \pm 0,05 - 0,51 \pm 0,09$ ) за счёт периодического отсутствия роста мицелия на некоторых из последних. Влияние как температуры, так и срока сукцессии на скорость развития мицелия на данных группах было значимо, но в меньшей степени проявилось для сахаров (Приложение 7А). Для обеих групп веществ максимальная и минимальная сумма рангов приходились на те же значения факторов, что и для полного набора субстратов.

В течение сукцессии средняя скорость развития мицелия как на всём наборе субстратов, так и отдельно на группе сахаров и аминокислот при разных температурах менялась в довольно узких пределах (Рис. 10А, 11А, 12А). В начале сукцессии максимальная скорость развития как на всём наборе, так и на группе сахаров наблюдалась при 20 °С, а на аминокислотах — при 20 и 10 °С. В течение первых 10 дней эксперимента произошло перераспределение температур с

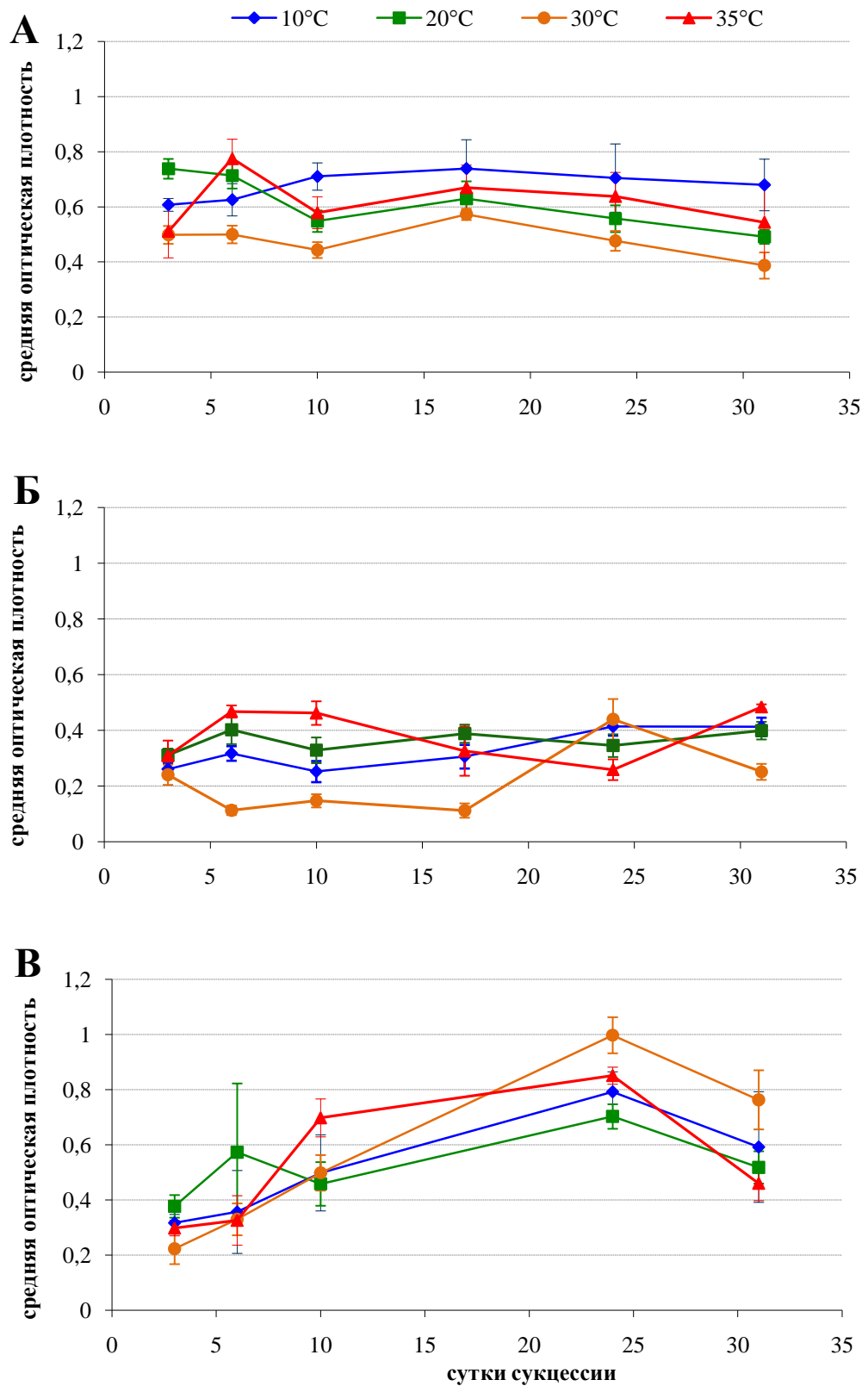


Рис. 10. Значение средней оптической плотности ( $\pm 95\%$  доверительный интервал) на всём наборе использованных субстратов (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) в течение сукцессии при 10, 20, 30, 35 °С.

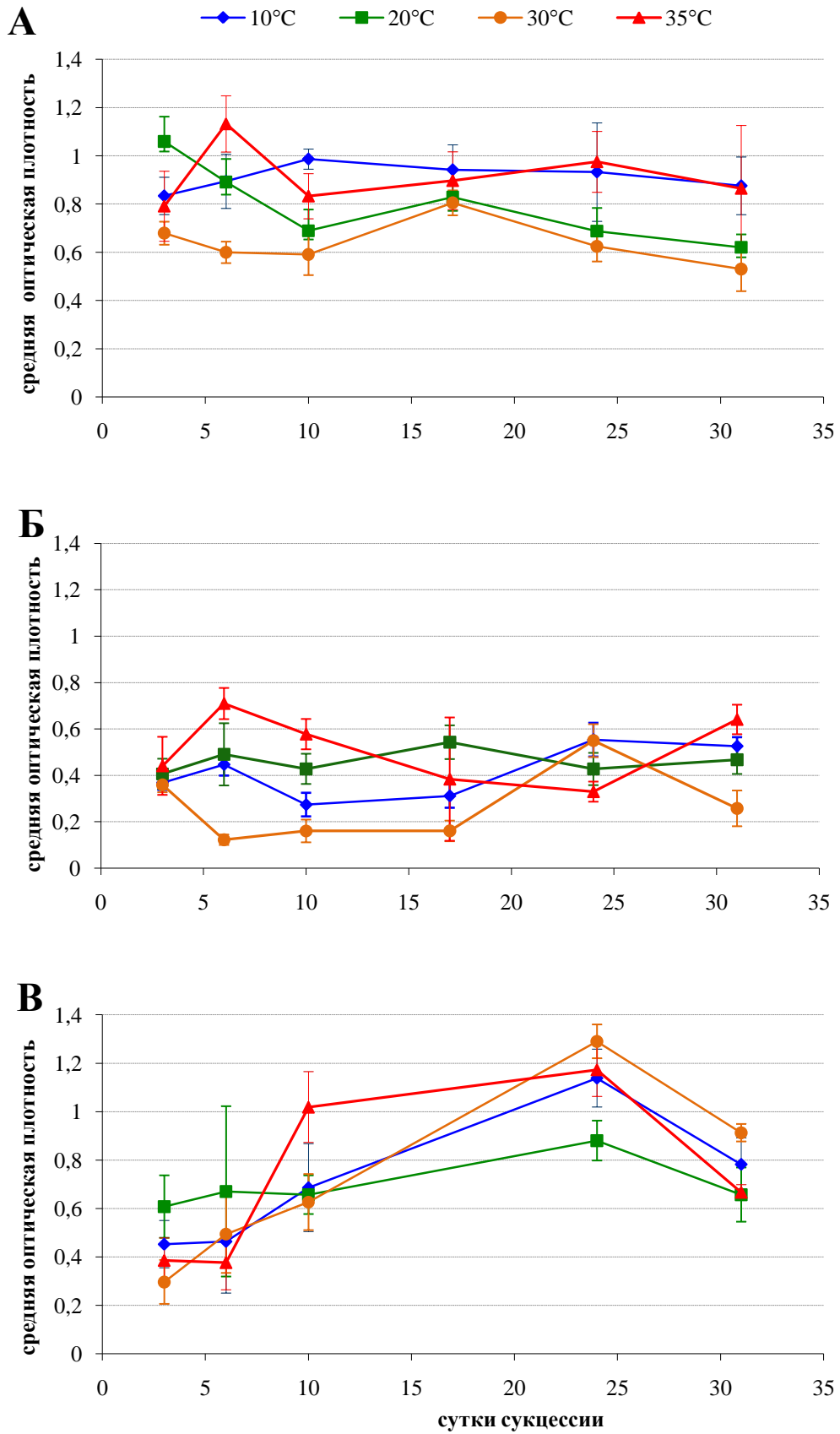


Рис. 11. Значение средней оптической плотности ( $\pm$  95% доверительный интервал) на наборе использованных сахаров (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) в течение сукцессии при 10, 20, 30, 35 °С.

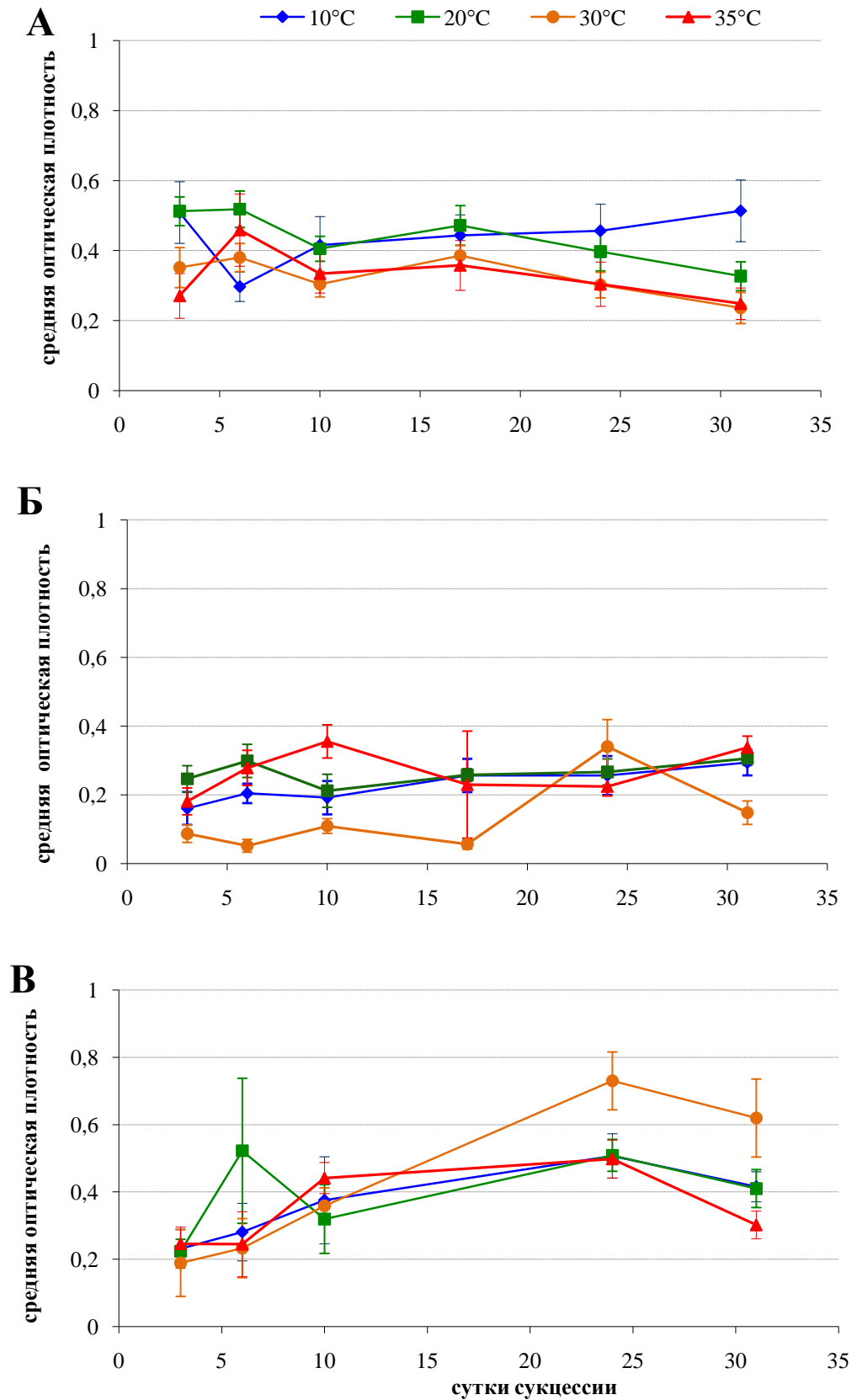


Рис. 12. Значение средней оптической плотности ( $\pm$  95% доверительный интервал) на наборе использованных аминокислот (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) в течение сукцессии при 10, 20, 30 и 35 °С.

максимальными и минимальными значениями средней оптической плотности: на всех анализируемых группах наибольшие значения с середины сукцессии наблюдались при 10 °С, а наименьшие — при 30 °С. Основные различия между аминокислотами и сахарами состояли в динамике средней оптической плотности при 35 °С в ходе сукцессии (Рис. 11А, 12А): если на сахарах данный показатель с середины сукцессии стал таким же высоким, как при 10 °С, то на аминокислотах он не отличался от самого низкого показателя при 30 °С.

На скорость развития грибного мицелия дерново-подзолистой почвы как на всём наборе субстратов, так и отдельно на сахарах и аминокислотах, оба фактора (температура и срок сукцессии) оказали значимое влияние (Приложение 7Б). Так же, как и для подзола, согласно критерию Краскела-Уоллиса, температура повлияла на среднюю оптическую плотность в большей степени, чем стадия сукцессии. При этом максимальная скорость развития мицелия (максимальная сумма рангов) на всех подборках субстратов наблюдалась при 35 °С, а минимальная — при 30 °С. Тогда как среди проанализированных суток сукцессии наибольшее значение средней оптической плотности в случае группы сахаров и полного набора субстратов приходилось на конец сукцессии (31 сутки), а наименьшее — на начало (3 сутки), а в случае группы аминокислот — середину (17 сутки) сукцессии.

Характер изменения средней скорости развития мицелия для дерново-подзолистой почвы в ходе сукцессии при разных температурах был схож на полном наборе и группах сахаров и аминокислот (Рис. 10Б, 11Б, 12Б): при 10 и 20 °С показатель оставался относительно стабильным в ходе эксперимента, при этом на сахарах в середине сукцессии (10 и 17 сутки) скорость развития мицелия была несколько выше при 20 °С, а на аминокислотах — значимо не отличалась. При 30 °С на протяжении почти всей сукцессии отмечались наиболее низкие значения оптической плотности, а при 35 °С — наиболее высокие. В среднем скорость развития на сахарах была выше, чем на аминокислотах так же, как для подзола.

На скорость развития грибного мицелия урбанозёма на полном наборе субстратов и группах сахаров и аминокислот только фактор стадии сукцессии оказал значимое влияние согласно критерию Краскела-Уоллиса (Приложение 7В). Значимость фактора уменьшалась при переходе от полного набора субстратов через группу аминокислот к сахарам. В целом, в ходе сукцессии при всех температурах на всех использованных выборках субстратов (Рис. 10В, 11В, 12В) отмечался тренд к увеличению средней скорости роста: минимальная средняя оптическая плотность была отмечена на третьи сутки, максимальная — на 24-е сутки (Приложение 7В). Наиболее значимое возрастание средней скорости развития мицелия было зафиксировано при 30 °С.

Таким образом, температура оказала значимое влияние на среднюю скорость роста мицелия на полном наборе субстратов только в природных почвах, причем при 30 °С в обеих из них были зафиксированы самые низкие значения средней оптической плотности на большинстве этапов сукцессии. Во всех почвах отмечалась тенденция к более высокой скорости развития мицелия на группе сахаров по сравнению с аминокислотами. Только в подзоле и только при 35 °С удалось выявить различия в средней скорости роста мицелия на двух группах субстратов: на сахарах она была выше, чем на аминокислотах.

#### 4.3.3. Значение оптической плотности на отдельных субстратах

Было также проанализировано влияние температуры и времени сукцессии на скорость роста мицелия трех почв на каждом субстрате в отдельности (Приложение 7А, 7Б, 7В).

Согласно критерию Краскела-Уоллиса температура оказала влияние на скорость развития мицелия грибных комплексов подзола на 19 субстратах (Приложение 7А). Наибольшее влияние ( $H \geq 50$ ) температуры на скорость роста мицелия было зафиксировано при его развитии на ацетилглюкозамине, аспарагине, янтарной кислоте, глюкозе, лизине. Фактор "сутки" оказал значимое влияние на развитие мицелия на 12 субстратах, наибольшее влияние ( $H \geq 50$ ) отмечалось на величину средней оптической плотности на крахмале и цистеине.

Средняя скорость развития мицелия грибных комплексов дерново-подзолистой почвы на 20 субстратах была подвержена влиянию температуры (Приложение 7Б). В наибольшей степени ( $H \geq 50$ ) влияние температуры проявилось при развитии мицелия на ацетилглюкозамине, арабинозе и мальтозе. Стадия сукцессии оказала влияние на величину средней оптической плотности на 18 субстратах, однако степень влияния на каждый отдельный субстрат (во всех случаях  $H < 50$ ) была намного ниже, чем у фактора температуры.

На среднюю скорость развития грибного мицелия урбанозёма только на трёх субстратах значимо повлияла температура (Приложение 7В), однако степень влияния была крайне низкая ( $H < 10$ ). Влияние же стадии сукцессии было зафиксировано для 21 субстрата, причём на большинстве из них максимальные значения показателя отмечались на 24-е сутки сукцессии, а минимальные — на третьи сутки. В наибольшей степени ( $H \geq 50$ ) влияние срока сукцессии проявилось при развитии мицелия на крахмале, дульците, целлобиозе, янтарной кислоте, арабинозе, ацетилглюкозамине и мальтозе.

Таким образом, наибольшее количество субстратов, скорость роста на которых зависела от температуры инкубации почвы, было выявлено в дерново-подзолистой почве, наименьшее — в урбанозёме. Наиболее сильное влияние температура оказала на скорость развития мицелия грибных комплексов природных почв на ацетилглюкозамине (Приложение 7А, 7Б). В подзоле

скорость роста мицелия снижалась при переходе от 10 к 35 °С (Рис. 13А), а в дерново-подзолистой почве наибольшее значение (сумма рангов) отмечалось при 20 °С, а наименьшее — при 30 °С, при этом скорость роста при 10 и 35 °С занимала промежуточное положение между 20 и 30 °С (Рис. 13Б).

Интересно отметить, что в урбанозёме ацетилглюкозамин согласно критерию Краскела-Уоллеса также оказался наиболее показательным субстратом (Приложение 7В), хотя и для проявления влияния другого фактора — стадии сукцессии (Рис. 13В).

#### 4.3.4. Функциональный спектр

Обозначим совокупность средних значений скоростей развития мицелия по всем повторностям на каждом отдельном субстрате в определённые сутки сукцессии при заданной температуре как функциональный спектр анализируемой части почвенного грибного сообщества при заданных условиях. С помощью многомерного шкалирования были визуализированы отличия в данных функциональных спектрах, а также выявлены субстраты, в наибольшей степени отвечающие за эти отличия (Рис. 14).

Функциональный спектр подзола (Рис. 14А) при четырёх температурах различался. Между 10, 30 и 35 °С эти отличия проявились наиболее чётко и состояли в том, что при 30 °С оптическая плотность на всех значимых для выявления отличий субстратов была в ходе сукцессии ниже, чем при остальных температурах. Функциональный же спектр при 35 °С отличался от 10 °С сниженной оптической плотностью на четырёх аминокислотах (аланин, глутамин, серин, аспарагин), рибозе, а также манните и ацетилглюкозамине, а более высокой на шести сахарах (арабиноза, галактоза, глюкоза, мальтоза, сахароза, ксилоза), двух аминокислотах (изолейцине, лизине), крахмале, янтарной кислотой, дульците. Функциональный спектр при 20 °С был близок к 10 °С, особенно на 3, 6 и 17 сутки, однако на 10, 24 и 31 сутки средняя оптическая плотность на ряде субстратов (аланине, глутамине, серине, аспарагине, рибозе, ксилозе, манните и ацетилглюкозамине) упала, приблизив функциональный спектр при 20 °С к 30-градусному.

Функциональный спектр анализируемой части грибного сообщества дерново-подзолистой почвы (Рис. 14Б) при 20 °С был наиболее стабильным вне зависимости от срока сукцессии. Наиболее четкие различия при этом наблюдались между ним и спектром при 30 °С, отличавшимся на большинстве проанализированных сроках сукцессии низкими значениями оптической плотности на большинстве значимых для выявления отличий субстратов: пяти сахарах (арабинозе, мальтозе, рибозе, ксилозе, целлобиозе), шести аминокислотах (аланине, изолейцине, фенилаланине, глутамине, серине, аспарагине), а также дульците, манните,



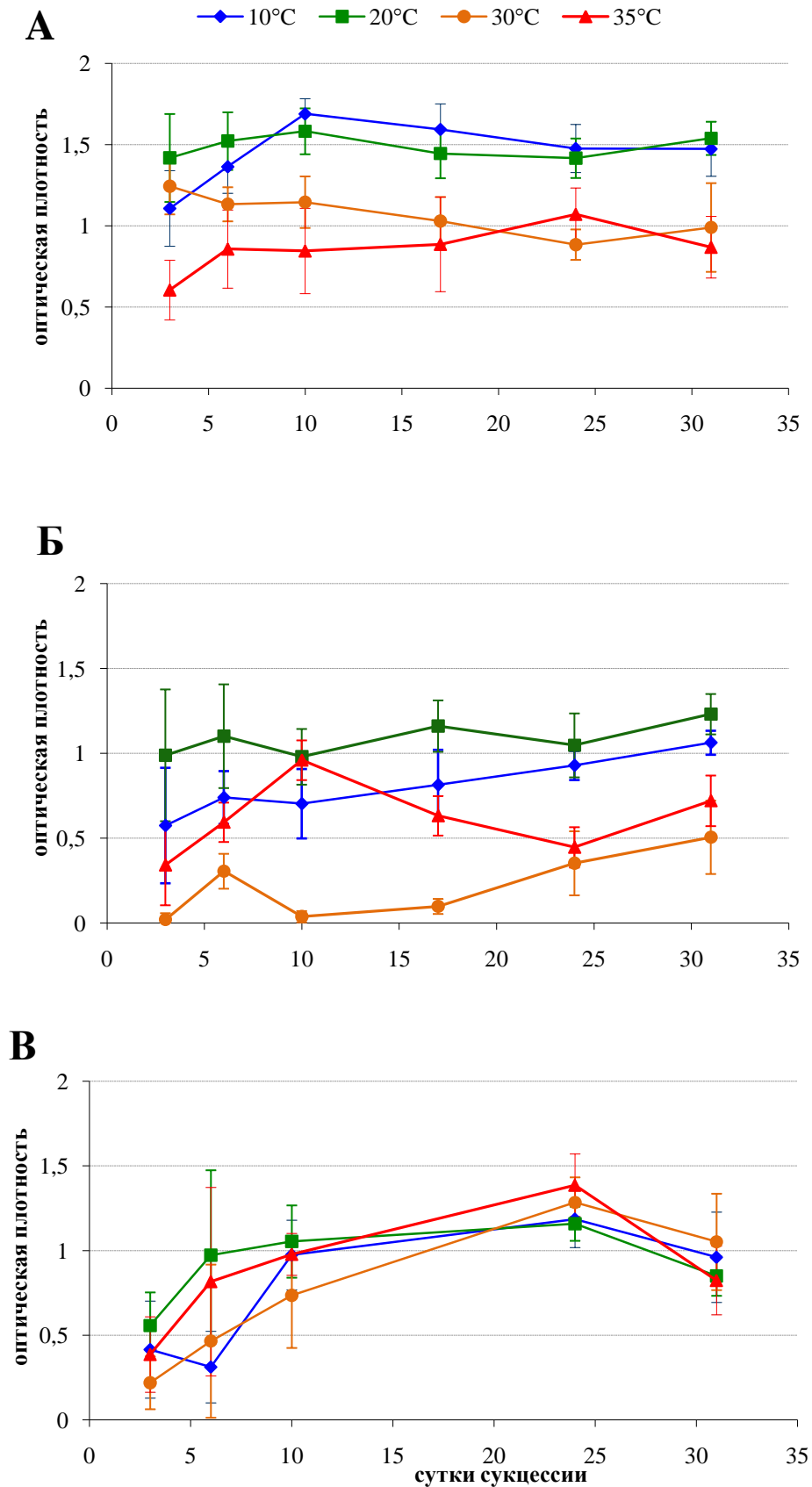


Рис. 13. Значение оптической плотности (среднее значение  $\pm$  95% доверительный интервал) на N-ацетил-D-глюкозамине (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) в течение сукцессии при 10, 20, 30 и 35 °С.

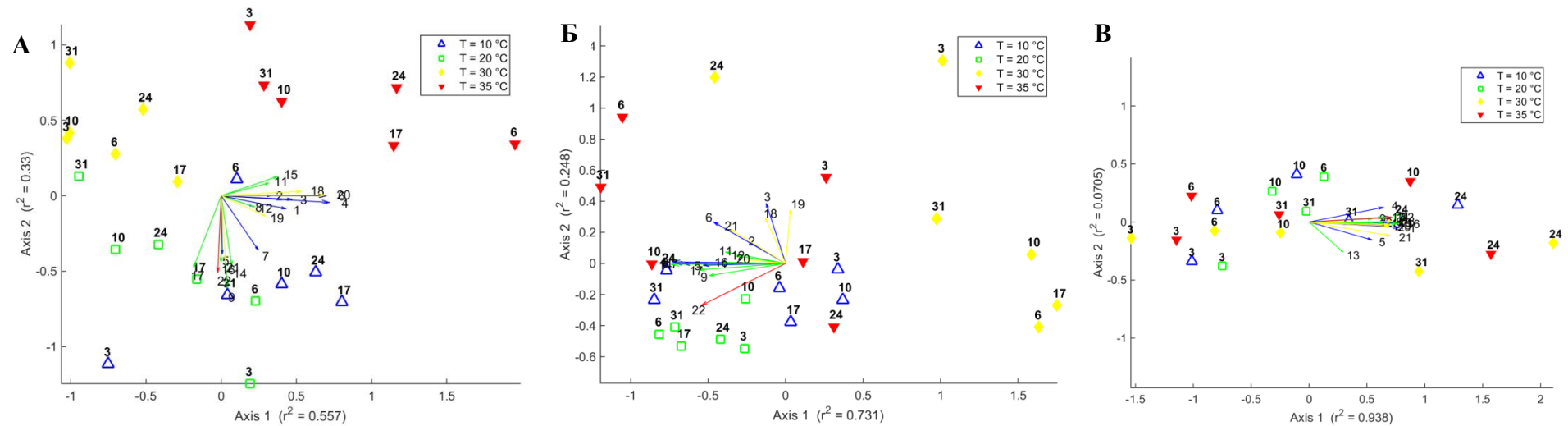


Рис. 14. Точечная диаграмма, полученная методом неметрического многомерного шкалирования, функциональных спектров почвенных грибных комплексов (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) на разных стадиях сукцессии при 10, 20, 30 и 35 °С.

Цифры, выделенные жирным шрифтом, означают сутки сукцессии.

Векторы означают субстраты, средние значения оптической плотности на которых коррелируют с осями графика с коэффициентом корреляции  $r \geq |0,5|$ .

Цвета векторов обозначают группу, к которой относится субстрат: синий — сахара, зелёный — аминокислоты, красный — N-ацетил-В-глюкозамин, жёлтый — другие вещества.

Числа рядом с векторами — названия субстратов: 1 — арабиноза, 2 — галактоза, 3 — глюкоза, 4 — мальтоза, 5 — рибоза, 6 — сахароза, 7 — ксилоза, 8 — целлобиоза, 9 — аланин, 10 — цистеин, 11 — изолейцин, 12 — фенилаланин, 13 — гистидин, 14 — глутамин, 15 — лизин, 16 — серин, 17 — аспарагин, 18 — крахмал, 19 — янтарная кислота, 20 — дульцит, 21 — маннит, 22 — N-ацетил-D-глюкозамин, 23 — креатин.

Коэффициент  $r^2$  в подписи осей означает долю дисперсии, приходящуюся на данную ось.

ацетилглюкозамине, и, наоборот, более высокими значениями оптической плотности на 3 и 24 сутки сукцессии на глюкозе, сахарозе, крахмале и янтарной кислоте. Спектр при 10 °С был схож с 20-градусным, но в зависимости от стадии сукцессии оптическая плотность на той же группе субстратов была или чуть выше (конец сукцессии) или чуть ниже (начало и середина сукцессии). Функциональный спектр при 35 °С только на 3, 6 и 31 сутки значимо отличался от спектров при 20 и 10 °С за счёт увеличения оптической плотности на глюкозе, сахарозе, крахмале и янтарной кислоте.

При анализе функциональных спектров урбанозёма (Рис. 14В) на разных стадиях сукцессии и при разных температурах было выделено две группы в зависимости от суток сукцессии: первая группа — начальная стадия сукцессии и её середина при всех проанализированных температурах, когда наблюдалось низкое значение оптической плотности на значимых при выявлении отличий субстратов (все субстраты, кроме цистеина, лизина, креатина), вторая группа — 24 сутки сукцессии при всех температурах, куда также попали 10 сутки при 35 °С и 31-ые при 30 °С, когда значения оптической плотности были высокие на большинстве субстратов.

Таким образом, наиболее четкие различия в функциональном спектре при разных температурах были выявлены в подзоле, где в ряду 10–20–30 °С снижалась активность на выявленных и значимых для разделения спектров субстратах, а при 35 °С — происходила перестройка соотношения оптических плотностей на данных субстратах, что качественно отличало функциональный спектр на всех изученных сутках сукцессии при этой температуре по сравнению с остальными. В дерново-подзолистой почве значимая перестройка спектра при 35 °С также наблюдалась, но только на отдельных сроках сукцессии (3, 6, 31 сутки), как и при 30 °С (24 сутки). Для урбанозёма таких отличий выявлено не было.

#### 4.3.5. Индексы разнообразия

Полученные значения индексов Шеннона, Джинни, Бергера-Паркера и Q-статистики приведены в таблицах (Приложение 8А, 8Б, 8В). Для того, чтобы оценить количество дополнительной информации, которую несут эти показатели относительно более простых и общеупотребимых (количества потребляемых субстратов и среднего значения оптической плотности), был выполнен анализ корреляции Пирсона между их значениями (Приложение 9А, 9Б, 9В). Было выявлено, что индекс Шеннона для всех трёх почв показывает высокое значение корреляции с количеством субстратов (0,87–0,98), а для урбанозёма и дерново-подзолистой почвы — и со средней оптической плотностью (0,74 и 0,63, соответственно). Таким образом, для исследованных почв он не даёт дополнительной информации к более простым показателям.

Использование индекса Джини дало интересные результаты: практически во всех случаях показатель был близок к нулю, т.е. демонстрировал высокую степень выравниваемости, изменения происходили только в третьем знаке после запятой. Однако его значения для всех почв показали высокую степень корреляции с индексом Бергера-Паркера ( $r = 1$ ), а для урбанозёма и дерново-подзолистой почвы — и с индексом Шеннона ( $-0,81... -0,92$ ).

Целесообразность использования Q-статистики определялась типом почвы. В случае подзола данный показатель не коррелировал ни с одним другим показателем и индексом, для дерново-подзолистой почвы — корреляция наблюдалась со всеми показателями, однако в случае количества потребляемых субстратов и среднего значения оптической плотности была невысокая ( $r = 0,53$  и  $r = 0,41$ ), для урбанозёма — корреляция с количеством потребляемых субстратов отсутствовала. Сходная ситуация наблюдалась и для индекса Бергера-Паркера.

Таким образом, в качестве дополнительной информации для трёх почв была проанализирована динамика значения Q-статистики в процессе сукцессии.

В подзоле анализ Q-статистики, которая не берёт в расчёт минимальные и максимальные значения оптической плотности, входящие в нижний и верхний квартили, показал, что функциональное разнообразие в течение сукцессии при заданных температурах не было стабильным (Рис. 15А), как было показано по среднему значению оптической плотности на всём наборе субстратов (Рис. 10А). Наибольшее разнообразие согласно значению Q-статистики в начале эксперимента (6 сутки) наблюдалось при  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ , а в середине — при  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ . К 24 суткам сукцессии при  $10$  и  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$  функциональное разнообразие снижалось.

Анализ Q-статистики дерново-подзолистой почвы (Рис. 15Б) показал, что в начале сукцессии (3–10 сутки) функциональное разнообразие при  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  было выше, чем при остальных температурах, несмотря на более низкие значения средней оптической плотности относительно  $20$  и  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Рис. 10Б). С середины сукцессии наибольшее разнообразие отмечалось при  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ , несмотря на более низкие или сходные показатели средней оптической плотности и количества субстратов по сравнению с остальными температурами. При  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$  разнообразие согласно данному параметру оставалось на большинстве проанализированных сроков самым низким, как и по другим показателям.

Анализ Q-статистики для урбанозёма (Рис. 15В) показал, что наибольшее функциональное разнообразие в процессе сукцессии отмечалось при  $35$  и  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ , а также что наиболее сильный его прирост, как для количества потребляемых субстратов и средней оптической плотности, наблюдался при  $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Таким образом, во всех проанализированных почвах на определённых этапах сукцессии функциональное разнообразие при повышенных температурах ( $30$  и  $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) согласно Q-статистике было выше, чем при других температурах.

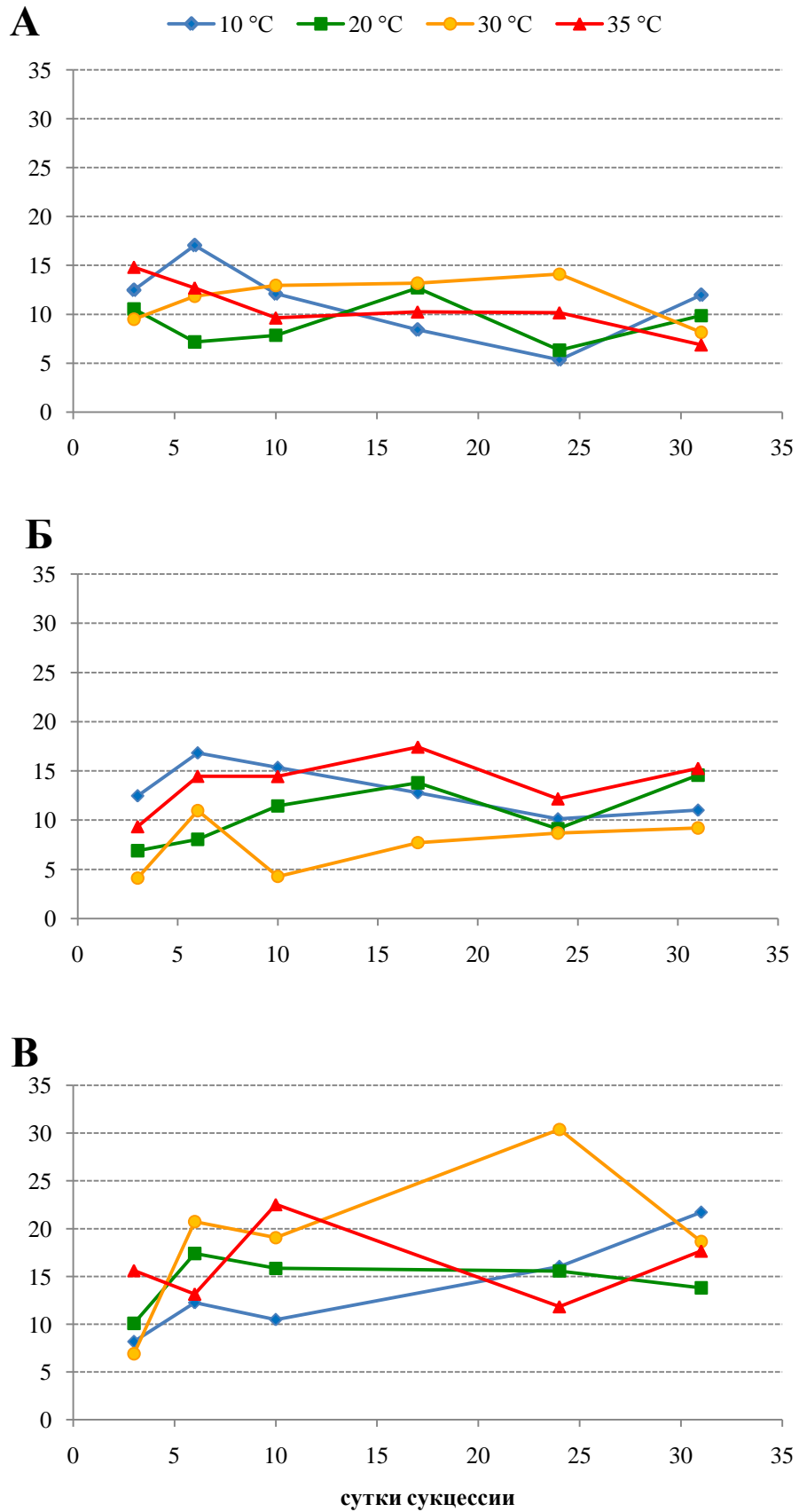


Рис. 15. Значение Q-статистики (А — подзол, Б — дерново-подзолистая почва, В — урбанозём) в течение сукцессии при разных температурах: 10, 20, 30, 35 °С.

## 5. Обсуждение

### 5.1. Содержание лабильных форм углерода и азота в исследованных почвах

Содержание лабильных форм углерода и азота в высушенных и просеянных почвенных образцах отличается от свежих: после выполненных манипуляций оно возрастает по сравнению с исходным и этот эффект тем сильнее, чем меньше почва была подвержена иссушению в естественных условиях (Макаров и др., 2017), т.е. начальные условия в эксперименте отличались от природных, что, вероятно, в наименьшей степени было выражено в урбанозёме из-за его низкой влажности в летнее время.

Общей закономерностью экспериментов по инкубации высушенных почвенных образцов после их увлажнения является снижение концентрации экстрагируемых форм углерода вследствие их минерализации микроорганизмами, что было показано для широкого спектра температур (Feng, Simpson, 2009; Макаров и др., 2017). В исследованных почвах, несмотря на относительно небольшую продолжительность опыта (31 день), данная тенденция наблюдалась в подзоле и дерново-подзолистой почве при 10, 20 и 30 °С, а в урбанозёме при всех температурах.

В природных почвах при 35 °С содержание лабильных форм углерода за время эксперимента осталось на уровне исходных сухих образцов, однако соотношение концентраций лабильных форм углерода и азота к концу сукцессии сократилось, как и при других температурах. Последнее в литературе связывают с минерализацией органического вещества почв, в том числе и органических форм азота, которое сопровождается образованием продуктов их разложения — неорганических соединений азота, входящих в состав экстрагируемой фракции лабильного азота (Макаров и др., 2017). Таким образом, можно предположить, что причиной сохранения содержания лабильного углерода при 35 °С на уровне исходных образцов является не слабая интенсивность процессов минерализации, а, наоборот, высокая. Причём возможность поддержания такой концентрации, вероятно, была связана с высоким исходным содержанием общего органического вещества в данных почвах, наличием в них растительных тканей и мелких корней, которые остались после просеивания и могли служить дополнительным источником поступления лабильной органики (Feng, Simpson, 2009), а также вовлечением в процесс минерализации более труднодоступных органических соединений, что по литературным данным отмечается при высокой температуре инкубации почв (Conant et al., 2011).

Отсутствие такого эффекта при 35 °С в урбанозёме, возможно, было связано с низким уровнем содержания общей органики и её лабильных форм, а также меньшим количеством мелких корней и растительных тканей, оставшихся в почве после просеивания из-за отсутствия

подстилки и выраженного травянистого яруса при отборе образцов. Также из литературы известно, что структура биомассы грибов в урбанозёмах отличается от природных почв: в нём возрастает доля спор с одновременным сокращением длины мицелия (Марфенина, 2005), из чего можно предположить, что грибные комплексы присутствуют в них преимущественно в виде пула спор и им требуется больше времени для «активации» после высушивания и повторного увлажнения почвы. В совокупности эти факторы не дали возможности за первые трое суток сукцессии массово развиваться быстрорастущим видам, способным разлагать широкий спектр органических веществ, которые могли бы поддерживать пул лабильной органики при 35 °С на исходном уровне. Однако на последних сроках сукцессии начал наблюдаться слабый тренд к возрастанию содержания лабильных органических веществ, который сопровождался увеличением относительного обилия представителей видов *Penicillium simplicissimum* и *Scedosporium aurantiacum*, способных разлагать более широкий спектр органических веществ, по сравнению с *P. janczewskii*, доминировавшим на начальных этапах. Интересно, что при остальных температурах также отмечалась данная закономерность, но в меньшей степени: при 30 °С к концу сукцессии начинали выделяться и увеличивали своё относительное обилие те же виды, что и при 35 °С, при 10 и 20 °С на последнем сроке сукцессии был изолирован *A. sydowii*.

## 5.2. Состав и структура почвенных грибных комплексов

Самые низкие значения индекса разнообразия грибных комплексов при всех исследованных температурах на каждой стадии сукцессии были зарегистрированы в северном подзоле, а наибольшее видовое разнообразие — в городской почве. Такой результат может быть связан, во-первых, с исходным уровнем видового богатства культивируемых микромицетов в почве. Например, в литературных источниках его высокое значение в урбанозёме связывают с гетерогенностью физико-химических свойств городских почв (Почва..., 1997) и многочисленностью источников поступления в них грибных спор (Ivanova, Marfenina, 2015). Во-вторых, уровень разнообразия может быть обусловлен количеством доступной для микромицетов органики в исследованных почвах. Высокое содержание лабильного углерода и азота в подзоле могло способствовать активному развитию представителей быстрорастущих видов микромицетов после увлажнения почвы и подавлению ими представителей медленно развивающихся видов. В урбанозёме же пул лабильного углерода и азота был намного меньше и интенсивного развития быстрорастущих видов возможно не произошло. В-третьих, выявленное при 10 °С низкое разнообразие грибного комплекса подзола по сравнению с дерново-подзолистой почвой и урбанозёмом при той же температуре может быть связано с умеренно высокой температурой инкубации (25–26 °С)

чашек Петри с посевом для микромицетов подзола, развивавшихся в микрокосме при 10 °С и возможно адаптированных к росту при этой температуре (Voyles et al., 2017; Carro-Huerga et al., 2021). В то же время высокое разнообразие микромицетов в урбанозёме при повышенной температуре (35 °С) вероятно обусловлено как уже упомянутыми факторами, так и условиями городской среды, в которой температура воздуха часто на несколько градусов выше по сравнению с зональной (Почва..., 1997; Балдина и др., 2012) и к которой адаптировано грибное сообщество.

Во всех почвах на большинстве стадий сукцессии наибольшие индексы разнообразия грибных комплексов отмечались при 10 °С, т.е. при температуре обычной для поздней весны и раннего лета для всех изученных почв. При 20 °С все изученные почвы характеризовались наиболее выраженной динамикой индекса Шеннона в течение сукцессии с заметным (в 2 раза) его снижением в середине сукцессии. Это явление также наблюдалось в дерново-подзолистой почве при 25 °С (Polyanskaya et al., 1994). Такую динамику индекса Шеннона можно объяснить развитием в середине сукцессии быстрорастущих целлюлозолитических грибов, обладающих антагонистическими свойствами, например *Trichoderma* spp. (Domsch et al., 2007). При повышенных температурах (30 и 35 °С) на большинстве стадий сукцессии отмечались наиболее низкие показатели разнообразия во всех исследованных почвах, что было наиболее выражено в подзоле, для которого эти температуры не являются обычными и к которым, соответственно, не адаптирован грибной комплекс в нём.

Снижение видового разнообразия в природных лесных почвах при повышенных температурах сопровождалось ростом численности (КОЕ) микромицетов. Поскольку большинство колоний, растущих на твёрдых средах, развиваются из спор (Schmit, Lodge, 2005), такое увеличение численности при повышенной температуре возможно было обусловлено ускорением цикла развития: сокращением времени до начала спорообразования и увеличением его интенсивности у некоторых термотолерантных видов, что, например, было показано для *A. terreus* при повышении температуры культивирования на чашках Петри от 25 до 32 °С (Иванушкина, 1984). Увеличение интенсивности спорообразования наблюдалось и для *A. sydowii* при его развитии в дерново-подзолистой почве при повышенной температуре (30 °С) и высокой влажности (WHC=95%) (Marfenina et al., 2010). Такая же стратегия была обнаружена у штаммов *Neurospora discreta*, адаптированных к повышенной температуре (28 °С) путём прохождения в данных условиях 1500 митотических генераций (Romero-Olivares et al., 2015).



Грибные сообщества в природной среде формируются в результате направленных изменений в их составе и относительном обилии входящих в него видов, что определяют как сукцессии (Frankland, 1998; Carlie et al., 2001). Сукцессионный подход в проведённом эксперименте позволил диагностировать различия между грибными комплексами при разных температурах, а также определить влияние температуры на последовательность изменений в сообществе с течением времени. Эксперименты показали, что состав комплексов культивируемых почвенных микромицетов был разным при разных температурах почвы в процессе сукцессии. Также был выявлен выраженный эффект прогрева (воздействия повышенной температуры 35 °С) на состав и уровень разнообразия грибных сообществ в процессе сукцессии.

В природных почвах при 20 °С состав типичных видов грибных сообществ был практически идентичен 10-градусному, но по своей структуре согласно относительному обилию комплексы при 20 °С на разных стадиях сукцессии демонстрировали высокое сходство с сообществами как при 10, так и при 30 °С. При этом в подзоле на большей части проанализированных сроков проявлялось сходство комплексов при 10 и 20 °С, а в дерново-подзолистой — при 20 и 30 °С. Для исследованных почв данные температуры типичны для летнего периода (Димо, 1972), и к ним почвенные грибные сообщества адаптированы. В городской почве отличия в структуре комплексов микромицетов на разных стадиях сукцессии внутри широкого интервала температур (10–30 °С) были выражены намного слабее, а состав типичных видов отличался, в основном, за счёт группы редких. В ней также было зафиксировано наибольшее количество видов, выделенных при всех температурах инкубации. Известно, что городские почвы содержат больше видов грибов, устойчивых к неблагоприятным экологическим факторам (Марфенина и др., 2002) и способных развиваться в широком интервале температур (Domsch et al., 2007). Однако примечательно, что при 35 °С состав грибных комплексов во всех исследованных почвах отличался значительно от наблюдаемых при других температурах на всех или большинстве проанализированных сроках сукцессии. Эта температура, на которой разнообразие снизилось и состав грибного комплекса сильно изменился, может, таким образом, рассматриваться как неблагоприятная для развития грибного комплекса в исследованных почвах.

Во всех исследованных почвах помимо отличий в составе и структуре грибных сообществ при переходе от стандартных температур инкубации к повышенным, особенно к 35 °С, область оптимальных температур роста представителей сообщества сместилась в сторону высоких температур, при чём относительное обилие видов с такими оптимальными температурами стало наибольшим в сообществе. Данные результаты согласуются с

результатами сходного по постановке лабораторного эксперимента с пахотными почвами Швеции (Barcenas-Moreno et al., 2009), в котором грибное сообщество адаптировалось к повышенным температурам при инкубации почвы при 35 °C и выше, что было установлено по скорости прироста биомассы, однако состав и структуру сообщества авторы не анализировали.

При инкубации подзола при 30 °C температурный оптимум доминирующей доли микромицетов в сообществе в течение всего эксперимента приходился только на одно значение температуры (25 °C). Одновременно при данной температуре (30 °C) отмечалось наибольшее видовое богатство, встречаемость и относительное обилие тёмноокрашенных микромицетов, большинство из которых не выделялось при других температурах, что по литературным данным (Мирчинк, 1988) может свидетельствовать о стрессовых условиях для развития грибного сообщества.

Также необходимо отметить специфический характер грибной сукцессии в городской почве. Грибные комплексы при всех температурах в этой почве были более сходны между собой на начальных стадиях сукцессии. Это предположительно результат низкого содержания доступных органических веществ в урбанозёме, которое ограничивает прорастание спор и рост быстрорастущих видов микромицетов r-стратегов.

Было отмечено, что отсутствовала ярко выраженная смена наиболее обильных видов в процессе сукцессии в зональных бореальных почвах при повышенных температурах. Одинаковые "доминирующие" виды присутствовали в процессе всей сукцессии на фоне низкого грибного разнообразия. Можно предположить, что временное понижение разнообразия грибных комплексов при повышенных температурах могло произойти за счёт влияния на разные виды стрессовых условий окружающей среды (Марфенина, 2005). Однако неметрическое многомерное шкалирование выявило, что обилие некоторых видов грибов в почвах сильно зависело от температуры. Стоит отметить, что увеличение в относительном обилии происходило при температуре оптимальной для развития данных видов. Например, виды рода *Penicillium*, рассматриваемые в качестве типичных для бореальных почв (Мирчинк, 1988), были более обильны при 10 и 20 °C в природных почвах. Обилие *Pseudogymnoascus pannorum* (бывш *Geomyces pannorum*), вида типичного для холодных местообитаний (Domsch et al., 2007; Kochkina et al., 2007), возрастало при 10 °C. *Umbellopsis isabellina*, известный как устойчивый к тепловому стрессу (Domsch et al., 2007), выделялся при 20 и 30 °C, тогда как виды рода *Aspergillus*, типичные для почв южных широт (Domsch et al., 2007), выделялись в природных почвах при 30 и 35 °C.

По литературным данным в связи с потеплением климата происходит расширение на север ареала фитопатогенных видов грибов (Bebber 2013, 2014; Левитин, 2015). Также в некоторых длительных полевых экспериментах в тундре (Semenova et al., 2015, Geml et al., 2015, 2016) повышение температуры коррелировало с увеличением богатства ОТЕ патогенов растений. В проведённом эксперименте во всех почвах при всех температурах встречаемость микромицетов с фитопатогенными свойствами была практически постоянной (около 100%). Исключение составил подзол при 35 °С, где резко сократилось общее видовое богатство. При этом в природных почвах отмечалась слабая отрицательная корреляция относительного обилия таких видов с температурой инкубации почв. Таким образом, для всех изученных почв из результатов эксперимента какой-либо вывод о влиянии температуры на степень неблагоприятности грибного сообщества для растений сделать сложно. Хотя относительное обилие фитопатогенных микромицетов в природных почвах отрицательно коррелировало с температурой, их встречаемость оставалась на одном и том же уровне, т.е. способность к поражению растений сохранялась и осталось не известным, как бы изменилась ситуация при внесении в систему растений.

Во всех исследованных почвах встречаемость и относительное обилие зигомицетовых грибов были наибольшими при 30 °С, что в основном определялось встречаемостью и долей в сообществе в дерново-подзолистой почве и урбанозёме *Mucor circinelloides*, а в подзоле — *Umbelopsis isabellina* и *M. circinelloides*. В литературе представители зигомицетовых грибов во многих экспериментах были группой, активно реагирующей на повышение температуры: богатство их ОТЕ положительно коррелировало с повышением температуры почвы в тундре (Semenova et al., 2015, Geml et al., 2015, 2016); в Al-Fe-гумусовом подзоле хвойного леса повышение среднесуточной температура почвы в течение месяца привело к увеличению доли некоторых их представителей в составе грибного комплекса, выделявшегося с целлюлозных приманок (Бареева, 2013). В последней упомянутой работе автор связала такой результат с возросшей интенсивностью разложения целлюлозы и, соответственно, увеличившейся доступностью продуктов её деградации для сахаролитических грибов, т.е. данные виды служили спутниками и индикаторами интенсивного процесса разложения. Такое объяснение может быть применено и к встречаемости и обилию *M. circinelloides* в исследованных почвах при 30 °С. Также, вероятно, этому способствовал и температурный оптимум роста (25 °С) данного вида.

Во всех исследованных почвах при 35 °С увеличилось присутствие потенциально патогенных грибов (BSL-2) (de Hoog et al., 2020). В природных почвах основное их обилие

было представлено *A. fumigatus*. В настоящее время этот вид считается главным возбудителем оппортунистического микозов у человека (de Hoog et al., 2020). Он известен как повсеместно распространённый микромицет с широким интервалом оптимальных температур роста и оптимумом между 37 и 43 °C (Domsch et al., 2007), а также является видом доминантом или содоминантом в термотолерантных сообществах аридных, тропических почв (Domsch et al., 2007; Grishkan, Kidron, 2013). В естественных условиях данный вид не типичен для бореальных почв (Мирчинк, 1988), но очевидно присутствует как минорный компонент в споровом состоянии. Увеличение доли *A. fumigatus* в экспериментах при повышенной температуре согласуется с данными, полученными в природных условиях при повышенной температуре. Например, в Москве в почвах в июле 2010 г., когда температура почвы на глубине 10 см в течение дня превышала 30 °C (по данным метеорологической обсерватории МГУ), относительное обилие и частота встречаемости видов *Aspergillus* увеличивались. В то же время в другие годы исследований при более низких температурах почвы эти виды выделялись редко (Марфенина и др., 2014).

Интересно, что в урбаноэме доля *A. fumigatus* в сообществе, как и других представителей данного рода, была низкой даже при повышенных температурах. Вместо него наиболее обильным представителем группы BSL-2 при повышенных температурах был *Scedosporium aurantiacum*, термотолерантный вид, широко распространённый в почвах и грунтах промышленных и городских территорий и практически не встречающийся в ненарушенных естественных условиях. Он чаще обнаруживается в умеренной климатической зоне, чем в тропиках, а его относительное обилие положительно коррелирует с содержанием общего азота в почве (Kaltseis et al., 2009; Rougeron et al., 2018). *S. aurantiacum* способен вызывать целый ряд заболеваний, по степени тяжести сходных с вызываемыми грибами рода *Aspergillus*: мицетомы, инфекции глаз, ушей, центральной нервной системы, легких (Ellis et al., 2007; Kaur et al., 2015).

### 5.3. Функциональное разнообразие

Результаты МСТ показывают изменения в части грибного сообщества, которая попадает и может развиваться в жидкой среде с высокой концентрацией органического вещества в качестве единственного источника энергии (Garland, 1997, 1999; Preston-Mafham et al., 2002; Горленко, Кожевин, 2005). Также в процессе развития микромицетов в ячейках меняется исходная структура сообщества: часть его (копиотрофы) получает преимущества, а часть — подавляется (Garland, 1997, 1999). В целом же роль межпопуляционных взаимоотношений в ячейках с субстратами в формировании значения оптической плотности неизвестна (Preston-

Mafham et al., 2002; Горленко, Кожевин, 2005), т.е. различия в функциональном разнообразии, выявленные методом МСТ, не равны различиям в данном показателе в природных почвенных грибных комплексах и не могут быть интерпретированы напрямую как изменения в изобилии определенных филогенетических или функциональных групп (Garland, 1997, 1999). Однако, как и в случае данных, получаемых при посеве на твёрдые питательные среды, представление о сообществе как о взаимодействующих популяциях даёт возможность предположить, что если одна его часть изменяется, то изменятся и другие (Garland, 1999). Также по литературным данным изменение структуры сообщества находит отражение в результатах тестирования, т.е. результаты тестирования чувствительны к изменениям в сообществе, а манипуляция с его функциями (предварительное внесение субстрата в почвенные образцы) может не выявляться при МСТ (Garland, 1997, 1999).

Средняя оптическая плотность на наборе субстратов — показатель, который с одной стороны коррелирует с численностью микромицетов в почве, а с другой — отражает изменения в структуре грибного сообщества (Garland, 1997, 1999). В ряду подзол — дерново-подзолистая почва — урбаноём в самом начале сукцессии (3 сутки) диапазон полученных при четырёх температурах значений средней оптической плотности смещался в сторону нуля. Одновременно в данном ряду почв снижалось максимальное выявленное значение численности культивируемых микромицетов на среде Чапека. Однако в ходе сукцессии при каждой заданной температуре корреляции между численностью микромицетов и значениями средней оптической плотности не отмечалось. Например, в подзоле при 35 °С наблюдался тренд к росту плотности популяции к концу сукцессии, а значение средней оптической плотности оставалось стабильным. Т.е. можно предположить, что изменения основных показателей функционального разнообразия в связи с разными температурами инкубации и временем сукцессии отражали главным образом изменения в структуре грибных сообществ.

При 30 °С в начале сукцессии во всех почвах средняя оптическая плотность на всем наборе субстратов была ниже, чем при остальных температурах, а в зональных почвах в дальнейшем так и осталась самой низкой на большинстве этапов сукцессии. В дерново-подзолистой почве этому соответствовало наименьшее количество постоянно потребляемых субстратов, т.е. мицелий не успевал вырасти к моменту снятия данных. В подзоле же показатель разнообразия (Q-статистика) при данной температуре, не учитывающий максимальные и минимальные значения, на некоторых этапах сукцессии был выше, чем при других температурах. Из чего можно заключить, что при инкубации природных почв при 30 °С одновременно на всём наборе субстратов сильно снизились значения оптической плотности, интерпретируемые в литературе как скорость развития мицелия, что можно связать с

изменившимся по сравнению со стандартными температурами (10 и 20 °С) составом и структурой грибного сообщества. Например, при данной температуре в обеих природных почвах увеличилась встречаемость и относительное обилие зигомицетовых грибов. Однако на некоторых сроках сукцессии в дерново-подзолистой почве удалось выявить и качественную перестройку функционального спектра при данной температуре — увеличение оптической плотности на глюкозе, сахарозе, крахмале и янтарной кислоте на 3 и 24 сутки сукцессии, чего не наблюдалось в подзоле. Такое явление можно связать с выявленным уровнем разнообразия и структурой грибных комплексов данных почв. Если в подзоле при 30 °С наблюдалось чёткое монодоминирование как по обилию (более 90%), так по встречаемости одного и того же вида зигомицетовых грибов в течение всей сукцессии при крайне низком уровне разнообразия, то в дерново-подзолистой почве на большинстве стадий сукцессии хотя и доминировал один и тот же вид, но его доля в сообществе была ниже (30–80%) и менялась в ходе сукцессии, при этом уровень разнообразия всего сообщества был в 3–5 раз выше, чем в подзоле. Поэтому на разных сроках сукцессии микромицеты дерново-подзолистой почвы попадали в ячейки планшетов в разном соотношении, что и приводило к изменению функционального спектра в ходе эксперимента при данной температуре. Также можно предположить, что причиной отличий в степени выраженности сукцессионных изменений была степень доступности лабильной органики: в подзоле при 30 °С в течение всего эксперимента её содержание не опускалось ниже 1000 мкг/г почвы, а в дерново-подзолистой — начальный уровень и скорость убыли в ходе сукцессии были выше, что, вероятно, привело к более быстрым сукцессионным изменениям в составе и структуре сообщества в связи с возможностью входящих в него видов утилизировать более труднодоступные органические вещества.

В среднем более высокая скорость развития мицелия и изменение функционального спектра при инкубации природных почв при 35 °С по сравнению с 30 °С также можно объяснить формированием отличного от других температур почвенного грибного комплекса, что было показано методом посева. И в подзоле, и в дерново-подзолистой почве в сообществах при данных температурах доминировал *Aspergillus fumigatus*, характеризующийся быстрым развитием на широком наборе субстратов (Domsh et al., 2007). Однако если функциональный спектр подзола при 35 °С на протяжении всего эксперимента чётко отличался от других температур, то у дерново-подзолистой почвы такие отличия наблюдались только на 3, 6 и 31 сутки сукцессии. В подзоле при 35 °С наблюдалось монодоминирование данного вида как по обилию (80–95%), так и по встречаемости, уровень разнообразия был также крайне низким, т.е. варьирование в структуре комплекса микромицетов, попадавших в ячейки планшетов было крайне низким. В дерново-подзолистой почве уровень разнообразия при 35 °С был выше на

большинстве сроков сукцессии, доля *A. fumigatus* ниже, а структура грибного комплекса не была настолько стабильна во времени, как в подзоле. Поэтому и функциональный спектр, и скорость развития мицелия не оставались стабильными в процессе сукцессии.

Только в самом начале сукцессии (3 суток) функциональный спектр урбанозёма и скорость развития мицелия его грибного сообщества при разных температурах демонстрировали сходные с природными почвами закономерности: при 30 °С наблюдалось самое низкое количество потребляемых субстратов, а при 35 °С — сопоставимое с количеством при 10 °С, — что можно связать с тем, что в начале сукцессии содержание лабильного органического вещества было достаточно для развития сообщества. В дальнейшем функциональный спектр урбанозёма при всех температурах (но наиболее сильно это было выражено при 30 и 35 °С) демонстрировал тренд к увеличению количества потребляемых субстратов и скорости развития мицелия на них. При этом сообщества культивируемых микромицетов менялось, постепенно адаптируя свой состав под заданную температуру инкубации почвы, что особенно было заметно по изменению оптимальной температуры роста большей доли сообщества. Из чего можно предположить, что недостаток лабильного углерода стал ведущим фактором, определившим направление развития грибного сообщества в сторону эффективного разложения труднодоступных веществ при любой из заданных температур. Данное предположение может найти подтверждение в смене тренда с убыли на слабый прирост содержания лабильных органических веществ в конце сукцессии, а также в появлении и увеличении доли в сообществе в конце эксперимента видов, способных разлагать более широкий спектр труднодоступных органических соединений, по сравнению с доминирующими в начале.

Интересно, что в урбанозёме при каждой температуре инкубации был выявлен специфический и достаточно широкий спектр редких типичных видов, что не было характерно для природных почв. При этом в литературе более богатый набор данных видов рассматривается в качестве характерной черты городских почв при сравнении с зональными (Марфенина, 2005). Одновременно по результатам МСТ в урбанозёме было выявлено и наибольшее количество субстратов, на которых грибной мицелий развивался стабильно, т.е. на всех сроках сукцессии, только при определённой температуре. Можно сделать предположение, что в этой почве при каждой температуре наблюдался тренд к формированию более специфических, чем в природных почвах, грибных комплексов как по видовому составу, так и по потенциальному функциональному разнообразию.

Большой вклад в варьирование (изменение) количества потребляемых субстратов и средней оптической плотности на наборе субстратов во всех почвах вносили аминокислоты по сравнению с сахарами. Это, вероятно, связано с тем, что в использованном наборе аминокислот присутствовало много соединений с трудными для разрыва химическими связями (наличие ароматических, гетероциклических групп в составе и т.п.), а сам по себе метод МСТ больше ориентирован на копитрофов, быстро развивающихся на легкодоступных субстратах. По сравнению с грибами данной экологической группы скорость развития микромицетов, способных разлагать более труднодоступные субстраты, ниже, как и их встречаемость в почвах, что и обеспечивало меньшую стабильность развития на них грибного мицелия по сравнению с легкодоступными субстратами (Garland, 1997, 1999).

По результатам статистической обработки данных МСТ ацетилглюкозамин (мономер хитина, поступающего в почву с останками грибов и беспозвоночных животных, а также компонент муреина, входящего в состав клеточных стенок бактерий, и гиалуроновой кислоты) являлся субстратом, на котором развитие мицелия грибных комплексов зональных почв в наибольшей степени зависело от температуры инкубации почвы. Скорость развития на данном субстрате при повышенных температурах (30 и 35 °C) была ниже, чем при 10 и 20 °C на большинстве сроков сукцессии. Поэтому ацетилглюкозамин можно рассматривать в качестве биоиндикационного субстрата-показателя для выявления влияния повышенных температур на грибные комплексы исследованных зональных почв. Интересно, что при этом для дерново-подзолистой почвы и урбанозёма при повышенных температурах количество и встречаемость видов, обладающих хитинолитической активностью, было ниже, чем при стандартных, особенно, если не принимать в расчёт виды *Aspergillus*, не являющиеся узкоспециализированными на разложении хитина. Такой результат сопоставим с данными некоторых полевых экспериментов в ненарушенных смешанных лесах Аляски и Северных Альп, в которых небольшой, но продолжительный прогрев почвы приводил к снижению активности фермента ацетилглюкозаминидазы, участвующего в разложении данного вещества (Allison, Treseder, 2008; Schindlbacher et al., 2015). Также похожую закономерность наблюдали в лабораторных экспериментах по формированию хитинолитических комплексов в почвах разных климатических зон при разных температурах (5, 27, 50 °C): в почвах северных (глее-подзолистая) и средних широт (серая лесная) разложение хитина наиболее активно происходило при низких температурах (+5 °C) (Манучарова и др., 2007, 2011).



## 6. Заключение

В проведённом эксперименте было показано, что температура оказывает влияние на формирование состава и структуры грибных комплексов исследованных почв при их развитии из состояния покоя в условиях постоянной высокой ( $w = 60\%$ ) влажности. Во всех исследованных почвах при переходе от стандартных температур инкубации к повышенным в сообществе получили развитие виды с более высокими средними оптимальными температурами роста и одновременно продолжились выделяться виды с более низкими. Наибольшие отличия между сформированными грибными сообществами были выявлены в природных почвах, особенно в подзоле, при 10, 30 и 35 °C, а при 20 °C они по своему составу, особенно составу комплекса типичных видов, были сходны с 10-градусным, а по структуре — занимали промежуточное положение между 10- и 30-градусными. При этом при повышенных температурах, особенно при 35 °C, отмечались наиболее низкие значения разнообразия грибных сообществ. Данные закономерности прослеживались и в городской почве, однако в следствие особенностей протекания сукцессии в ней, наиболее чётко фиксировались ближе к концу эксперимента. Для всех почв были характерны наибольшие значения встречаемости и выявленного относительного обилия зигомицетовых грибов при 30 °C и потенциально патогенных из группы BSL-2 при 35 °C.

Влияние на разнообразие и протекание сукцессии помимо температуры оказало содержание лабильных органических веществ в исследованных почвах. Так крайне низкое содержание и быстрое исчерпание в ходе эксперимента лабильных форм углерода в урбанозёме, по сравнению с природными почвами, не дало массово развиваться быстрорастущим видам, позволило выявить большое разнообразие микромицетов в ней и, возможно, было одной из причин более медленных перестроек в составе и структуре сообщества в течение эксперимента. С другой стороны, высокое содержание лабильных органических веществ в подзоле на протяжении всей сукцессии позволило поддерживать высокое обилие быстрорастущих микромицетов, особенно при 30 и 35 °C, что также уменьшило выраженность сукцессионных смен и привело к большей стабильности структуры грибных комплексов в ходе эксперимента.

Выявленное с помощью метода мультисубстратного тестирования функциональное разнообразие отражало изменения в видовой структуре грибного сообщества. Наибольшие отличия в функциональном спектре при разных температурах, как и в таксономической структуре, наблюдались в подзоле в течение всей сукцессии, в дерново-подзолистой почве различия были слабее и хорошо выражены только на определённых сроках эксперимента, а в урбанозёме — выявлены не были. Для обеих природных почв при 30 °C была характерна наименьшая средняя скорость нарастания мицелия на полном наборе использованных

органических веществ по сравнению со стандартными температурами, а для дерново-подзолистой почвы — и количество субстратов, на которых в течение всей сукцессии стабильно развивался грибной мицелий. При 35 °С эти значения вновь были выше, чем при 30 °С, что вероятно было связано с доминированием в сообществе видов рода *Aspergillus*. В урбанозёме при 30 °С только в самом начале сукцессии, когда содержание лабильной органики было относительно высоким, наблюдалось наименьшее значение средней оптической плотности на всём наборе субстратов, по сравнению с остальными использованными температурами. Количество стабильно потребляемых субстратов в течение всего эксперимента в городской почве при этой температуре также, как и в природных, было наименьшим, что, однако определялось только их наименьшим количеством в самом начале опыта. В целом же урбанозём характеризовался трендами к росту к концу сукцессии как количества субстратов, на котором развивался мицелий, так и средней скорости его нарастания на всём наборе веществ при всех температурах инкубации, что наиболее сильно было выражено при 30 и 35 °С. А также формированием при каждой изученной температуре специфического набора стабильно потребляющихся субстратов. Такой результат, вероятно, был связан с быстрым исчерпанием лабильных форм органических веществ и постепенным переходом грибного сообщества к разложению их более труднодоступных форм, что можно проследить по появлению и увеличению доли в сообществе видов, обладающих способностью к разложению более широкого спектра органических веществ.

## 7. Выводы

1. Установлено, что в природных почвах (подзол, дерново-подзолистая) численность микромицетов (КОЕ) возрастает при более высокой температуре инкубации почв, а в урбанозёме при разных температурах значимо не различается.
2. Разнообразие обнаруживаемых в почвах культивируемых микромицетов, определяемое типом исследованной почвы и содержанием лабильных форм углерода и азота, также зависит от температуры инкубации. Минимальное разнообразие было отмечено при 35 °С. Во всех почвах было выявлено по 2–4 вида, выделявшихся только при повышенных (30 и 35 °С) температурах. Наибольшее разнообразие микромицетов в течение сукцессии выявлено в урбанозёме (60 таксонов), а более низкое — в дерново-подзолистой почве (46 таксонов) и подзоле (32 таксонов).
3. Состав типичных видов микромицетов зависит от температуры инкубации почв. В природных почвах их состав слабо различается при температурах 10–30 °С. Изменения происходят при 35 °С: максимальные в подзоле, где состав полностью изменился, и менее значимые в дерново-подзолистой почве, где он обновился на 14–17%. В урбанозёме различия в составе типичных видов обнаружены при всех исследованных температурах.
4. Установлена выраженная перестройка в структуре грибных комплексов во всех почвах при 35 °С. В природных почвах при этой температуре на всех стадиях сукцессии отмечено доминирование по относительному обилию *Aspergillus fumigatus*, а в урбанозёме происходила смена доминантов: *Penicillium janczewskii*, *Penicillium simplicissimum*, *Scedosporium aurantiacum*.
5. Наибольшее влияние температуры на число постоянно потребляемых субстратов было зафиксировано для грибных комплексов урбанозёма, а наименьшее — подзола. В урбанозёме при повышенной температуре наблюдался тренд к формированию более специфичных, чем в природных почвах, грибных комплексов по потенциальному функциональному разнообразию. Наибольшей информативностью для выявления влияния повышенных температур на грибные комплексы исследованных природных почв обладал N-ацетил-D-глюкозамин.
6. Установлено, что высокая температура инкубации почв приводит к увеличению встречаемости и относительного обилия в исследованных почвах потенциально патогенных мицелиальных грибов, часто наиболее приспособленных к стрессовым условиям окружающей среды.

## 8. Список литературы

1. Алимova Ф.К. *Trichoderma / Hypocrea (Fungi, Ascomycetes, Hypocreales)*: таксономия и распространение. Казань: Казанский государственный университет им. В.И. Ульянова-Ленина, 2005. 264 с.
2. Ананьева Н.Д., Благодатская Е.В., Орлинский Д.Б., Мякшина Т.Н. Методические аспекты определения скорости субстрат-индуцированного дыхания почвенных микроорганизмов // Почвоведение. 1993. N 11. С. 72–77.
3. Балдина Е.А., Грищенко М.Ю., Федоркова Ю.В. Использование космических снимков в тепловом инфракрасном диапазоне для географических исследований [Электронный ресурс]. М., 2012.  
Режим доступа: [http://www.geogr.msu.ru/cafedra/karta/materials/heat\\_img/start.htm](http://www.geogr.msu.ru/cafedra/karta/materials/heat_img/start.htm).
4. Балыбина А.С., Трофимова И.Е. Динамика температуры почвы на территории Забайкалья в условиях изменения климата // Метеорология и гидрология. 2019. Т. 44, N 10. С. 109–116.
5. Бареева Л.Ф. Реакции целлюлозолитических грибов на повышение температуры почвы: дипломная работа. М. 2013. 107 с.
6. Васильев И.С. Реакция термического режима почвогрунтов Якутии на современные изменения климата // Метеорология и гидрология. 1999. N 2. С. 98–103.
7. Волобуев В.Р. Соотношение между тепловым режимом почв и климатом приземного слоя воздуха // Почвоведение. 1983. N 2. С. 52–63.
8. Глушакова А.М., Качалкин А.В., Максимова И.А., Чернов И.Ю. Дрожжи в млечном соке *Nevea brasiliensis* // Микробиология. 2016. Т. 85, N 4. С. 466–471.
9. Горленко М.В., Кожевин П.А. Мультисубстратное тестирование природных микробных сообществ: Учебное пособие. М.: Макс Пресс, 2005. 88 с.
10. Димо В.Н. Тепловой режим почв СССР. М.: Колос, 1972. 360 с.
11. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв: Учебник. — 3-е изд., испр. и доп. М.: Изд-во МГУ, 2005. 445 с.
12. Иванушкина Н.Е. Влияние температуры и водного потенциала на рост и развитие почвенных грибов: канд. дисс. М., 1984. 218 с.
13. Изменение климата: 2021 год (декабрь 2020 — ноябрь 2021). Обзор состояния и тенденций изменения климата России / ФБГУ «Институт глобального климата и экологии», 2021. 44 с.
14. Кудеяров В.Н., Дёмкин В.А., Гиличинский Д.А., Горячкин С.В., Рожков В.А. Глобальные изменения климата и почвенный покров // Почвоведение. 2009. N 9. С. 1027–1042.

15. Левитин М.М. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата // Сельскохозяйственная биология. 2015. Т. 50, N 5. С. 641–647. DOI: 10.15389/agrobiology.2015.5.641rus.
16. Лемешко Н.А. Современные изменения климата. Сценарии глобального потепления. Региональные изменения температуры воздуха и атмосферных осадков. Возможные изменения режима влагосодержания почвы / Сборник лекций «Перспективные технологии для современного сельскохозяйственного производства». Международная школа молодых ученых и специалистов. Санкт-Петербург, 23–28 сентября 2007. С. 144–171.
17. Липницкий А.В., Топорков А.В., Маркин А.М., Шаров Т.Н., Викторов Д.В. Глобальное потепление и микозы // Успехи медицинской микологии. 2018. Т. 18. С. 408–411.
18. Макаров М.И., Кузнецова Е.Ю., Малышева Т.И., Маслов М.Н., Меняйло О.В. Влияние условий хранения образцов почв на экстрагируемость углерода и азота // Почвоведение. 2017. N 5. С. 569–579.
19. Макаров М.И., Шулева М.С., Малышева Т.И., Меняйло О.В. 2013 Растворимость лабильных форм углерода и азота почв в  $K_2SO_4$  разной концентрации // Почвоведение. 2013. N 4. С. 408–413.
20. Манучарова Н.А., Власенко А.Н., Менько Е.В., Звягинцев Д.Г. Специфика хитинолитического микробного комплекса в почвах, инкубируемых при различных температурах // Микробиология. 2011. Т. 80, N 2. С. 219–229.
21. Манучарова Н.А., Власенко А.Н., Степанов А.Л. Температура как аутоэкологический фактор формирования хитинолитического микробного комплекса в почвах // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2007. N 2. С. 205–211.
22. Марфенина О. Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.
23. Марфенина О.Е., Бубнова Е.Н., Семенова Т.А., Иванова А.Е., Данилогорская А.А. Грибы рода *Aspergillus*: распространение и условия накопления в разных природных средах (на примере Европейской части России) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48, N 3. С. 139–150.
24. Марфенина О.Е., Кулько А.Б., Иванова А.Е., Согонов М.В. Микроскопические грибы во внешней среде города // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36, N 4. С. 22–32.
25. МГЭИК, 2007: Изменение климата, 2007 г.: Обобщающий доклад. Вклад рабочих групп I, II и III в Четвертый доклад об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата / Под ред. Пачаури, Р.К., Райзингер А. и основной группы авторов. МГЭИК, Женева, Швейцария, 2007. 104 с.

26. МГЭИК, 2014: Изменение климата, 2014 г.: Обобщающий доклад. Вклад рабочих групп I, II и III в Пятый оценочный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата / Под ред. основной группы авторов, Пачаури Р.К., Мейер Л.А.. МГЭИК, Женева, Швейцария, 2014. 163 с.
27. Методы почвенной микробиологии и биохимии: Учебное пособие / Под ред. Д.Г. Звягинцева. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
28. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
29. Мошкина Е.В. Содержание аминокислот в лесных почвах средней тайги как показатель качества азотного фонда / Продуктивность и устойчивость лесных почв: Материалы III Международной конференции. Петрозаводск, 7–11 сентября 2009. С. 80–83.
30. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 1992. 161 с.
31. Озерская С.М., Иванушкина Н.Е., Кочкина Г.А. Микроскопические грибы в связи с проблемами биологической безопасности (обзор) // Проблемы медицинской микологии. 2011. Т. 13, N 3. С. 3–13.
32. Павлов А.В. Тренды современных изменений температуры почвы на севере России // Криосфера Земли. 2008. Т. 12, N 3. С. 22–27.
33. Переверзев В.Н., Литвинова Т.И. Гидроморфизм и Al-Fe-гумусовое почвообразование на песчаных породах Кольского полуострова // Почвоведение. 2008. N 7. С. 773–782. DOI: 10.1134/S1064229308070016.
34. Почва, город, экология / Под ред. Г. В. Добровольского. М.: Фонд «За экономическую грамотность», 1997. 320 с.
35. Семёнов М.С. Лабораторные среды для актиномицетов и грибов: Справочник. М.: Агропромиздат, 1990. 240 с.
36. Строганова М.Н., Мартыненко И.А., Прокофьева Т.В., Рахлеева А.А. Физико-химические и физико-механические свойства урбанизированных лесных почв / Лесные экосистемы и урбанизация. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2008. С. 90–125.
37. Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. – СПб.: Научное издание, 2022. 124 с.
38. Федотов А.А., Канибер В.В., Храпов П.В. Прогноз температурного режима грунта в криолитозоне с учетом потепления климата // International Journal of Open Information Technologies. 2020. Т. 8, N 6. С. 53–61.
39. Фролов И.Е., Гудкович З.М., Карклин В.П., Ковалёв Е.Г., Смоляницкий В.М. Климатические изменения ледовых условий в Арктических морях Евразийского шельфа // Проблемы Арктики и Антарктики. 2007. N 75. С. 149–159.

40. Хромов С.П., Петросянц М.А. Метеорология и климатология. М.: Изд-во МГУ, 2001. 528 с.
41. Худяков О.И., Решоткин О.В., Бедрина Т.Н. Динамика температуры дерново-подзолистых почв Предуралья в связи с потеплением климата // Известия Самарского научного центра РАН. 2010а. Т. 12, N 1. С. 1085–1089.
42. Худяков О.И., Решоткин О.В., Бедрина Т.Н. Изменение климата тундровых почв Предуралья в связи с потеплением // Известия Самарского научного центра РАН. 2010б. Т. 12, N 1. С. 1064–1068.
43. Худяков О.И., Решоткин О.В., Бедрина Т.Н. Изменение климата чернозёмов лесостепи Предуралья в связи с современной тенденцией потепления климата // Известия Самарского научного центра РАН. 2010в. Т. 12, N 1. С. 1079–1084.
44. Худяков О.И., Решоткин О.В., Бедрина Т.Н. Температурный режим подзолистых почв Предуралья в связи с потеплением климата // Известия Самарского научного центра РАН. 2010г. Т. 12, N 1. С. 1059–1063.
45. Чудинова С.М., Быховец С.С., Сороковиков В.А., Барри Р.Г., Жанг Т., Гиличинский Д.А. Особенности изменения температуры почв России в период последнего потепления климата // Криосфера Земли. 2003. Т. 7, N 3. С. 23–30.
46. Чудинова С.М., Быховец С.С., Федоров-Давыдов Д.Г., Сороковиков В.А., Губанов В.С., Барри Р.Г., Гиличинский Д.А. Реакция температурного режима почв Русского Севера на изменение климата во второй половине XX века // Криосфера Земли. 2001. Т. 5, N 3. С. 63–69.
47. Шишкина А.А., Шишкина А.А. К проблеме усыхания насаждений от болезней после засухи на примере недавних эпифитотий в ряде регионов Европейской части России / Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы XI международной конференции. Петрозаводск, 2022. С. 118–120.
48. Ackerman D., Millet D.B., Chen X. Global estimates of inorganic nitrogen deposition across four decades // *Global Biogeochemical Cycles*. 2019. Vol. 33. P. 100–107. DOI: 10.1029/2018GB005990.
49. Allison S.D., Treseder K.K. Warming and drying suppress microbial activity and carbon cycling in boreal forest soils // *Global Change Biology*. 2008. Vol. 14(2). P. 2898–2909. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01716.x.
50. 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(3). P. 254–262. DOI: 10.1134/S1062359010030064.

51. Ananyeva N.D., Susyan E.A., Chernova O.V., Chernov I.Yu, Makarova O.L. The ratio of fungi and bacteria in the biomass of different types of soil determined by selective inhibition // *Microbiology*. 2006. Vol. 75(6). P. 702–707. DOI: 10.1134/S0026261706060130.
52. Anderson M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // *Austral Ecology*. 2001. Vol. 26(1). P. 32–46. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x.
53. Andrew C, Heegaard E, Hoiland K, et al. Explaining European fungal fruiting phenology with climate variability // *Ecology*. 2018. Vol. 99. P. 1306–1315. DOI: 10.1002/ecy.2237.
54. Anthony M.A., Knorr M., Moore J.A.M. , Simpson M. , Frey S.D. Fungal community and functional responses to soil warming are greater than for soil nitrogen enrichment // *Elementa: Science of the Anthropocene*. 2021. Vol. 9(1). 000059. DOI: 10.1525/elementa.2021.000059.
55. Anthony M.A., Stinson, K.A., Moore J.A.M. et al. Plant invasion impacts on fungal community structure and function depend on soil warming and nitrogen enrichment // *Oecologia*. 2020. Vol. 194. P. 659–672. DOI: 10.1007/s00442-020-04797-4.
56. Araghi A., Mousavi-Baygi M., Adamowski J. Detecting soil temperature trends in Northeast Iran from 1993 to 2016 // *Soil and Tillage Research*. 2017. Vol. 174. P. 177–192. DOI: 10.1016/j.still.2017.07.010.
57. Arreguin-Perez C.A., Miranda-Miranda E., Folch-Mallol J.L., Cossío-Bayúgar R. Identification of virulence factors in entomopathogenic *Aspergillus flavus* isolated from naturally infected *Rhipicephalus microplus* // *Microorganisms*. 2023. Vol. 11(8). 2107. DOI: 10.3390/microorganisms11082107.
58. Baldrian, P., Bell-Dereske L., Lepinay C., Větrovský T., Kohout P. Fungal communities in soils under global change // *Studies in Mycology*. 2022. Vol. 103(1). DOI: 10.3114/sim.2022.103.01.
59. Barcelo M., van Bodegom P.M., Soudzilovskaia N.A. Climate drives the spatial distribution of mycorrhizal host plants in terrestrial ecosystems // *Journal of Ecology*. 2019. Vol. 107. P. 2564–2573. DOI: 10.1111/1365-2745.13275.
60. Barcenas-Moreno G., Gomez-Brandon M., Rousk J., Baath E. Adaptation of soil microbial communities to temperature: comparison of fungi and bacteria in a laboratory experiment // *Global Change Biology*. 2009. Vol. 15. P. 2950–2957.
61. Bebbler D.P., Holmes T., Gurr S.J. The global spread of crop pests and pathogens // *Global Ecology and Biogeography*. 2014. Vol. 23(12). P. 1398–1407. DOI:10.1111/geb.12214.
62. Bebbler D.P., Ramotowski M.A., Gurr S.J. Crop pests and pathogens move polewards in a warming world // *Nature Climate Change*. 2013. Vol. 3(11). P. 985–988. DOI: 10.1038/nclimate1990.



63. Bei Q., Reitz T., Schnabel B. et al. Extreme summers impact cropland and grassland soil microbiomes // *The ISME Journal*. 2023. DOI: 10.1038/s41396-023-01470-5.
64. Biasi C., Rusalimova O., Meyer H., Kaiser C., Wanek W., Barsukov P., Junger H., Richter A. Temperature-dependent shift from labile to recalcitrant carbon sources of arctic heterotrophs // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. 2005. Vol. 19(11). P. 1401–1408. DOI:10.1002/rcm.1911.
65. Blankinship J.C., Niklaus P.A., Hungate B.A. A meta-analysis of responses of soil biota to global change // *Oecologia*. 2011. Vol. 165(3). P. 553–565. DOI: 10.1007/s00442-011-1909-0.
66. Boddy L., Büntgen U., Egli S., Gange A.C., Heegaard E., Kirk P.M., Mohammad A., Kauserud H. Climate variation effects on fungal fruiting // *Fungal Ecology*. 2014. Vol.10. P. 20–33. DOI: 10.1016/j.funeco.2013.10.006.
67. Bradford M.A., Davies C.A., Frey S.D., Maddox T.R., Melillo J.M., Mohan J.E., Reynolds J.F., Treseder K.K., Wallenstein M.D. Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature // *Ecology Letters*. 2008. Vol. 11(12). P. 1316–1327. DOI:10.1111/j.1461-0248.2008.01251.x.
68. Broekaert W.F., Terras F.R., Cammue B.P., Vanderleyden J. An automated quantitative assay for fungal growth inhibition // *FEMS Microbiology Letters*. 1990. Vol. 69(1/2). P. 55–59. DOI: 10.1111/j.1574-6968.1990.tb04174.x.
69. Buyer J.S., Roberts D.P., Millner P., Russek-Cohen E. Analysis of fungal communities by sole carbon source utilization profiles // *Journal of Microbiological Methods*. 2001. Vol. 45(1). P. 53–60. DOI: 10.1016/S0167-7012(01)00221-4.
70. Campbell C.D., Grayston S.J., Hirst D.J. Use of rhizosphere carbon sources in sole carbon source tests to discriminate soil microbial communities // *Journal of Microbiological Methods*. 1997. Vol. 30(1). P. 33–41. DOI: 10.1016/S0167-7012(97)00041-9.
71. Cao J.L., Lin T.C., Yang Z.J., et al. Warming exerts a stronger effect than nitrogen addition on the soil arbuscular mycorrhizal fungal community in a young subtropical *Cunninghamia lanceolata* plantation // *Geoderma*. 2020b. Vol. 367. 114273. DOI: 10.1016/j.geoderma.2020.114273.
72. Cao J.L., Xie L., Zheng Y.X., et al. Drought intensify the effects of warming on root-colonizing arbuscular mycorrhizal fungal community in subtropical Chinese fir plantation // *Forest Ecology and Management*. 2020a. Vol. 464. 118078. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118078.
73. Cao X.T., Bian Y.B., Xu Z.Y. First report of *Trichoderma oblongisporum* causing green mold disease on *Lentinula edodes* (shiitake) in China // *Plant Disease*. 2014. Vol. 98(10). P. 1440-1440. DOI: 10.1094/PDIS-05-14-0537-PDN.

74. Cardot C., Mappa G., La Camera S., Gaillard C., Vriet C., Lecomte P., Ferrari G., Coutos-Thévenot P. Comparison of the molecular responses of tolerant, susceptible and highly susceptible grapevine cultivars during interaction with the pathogenic fungus *Eutypa lata* // *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. DOI: 10.3389/fpls.2019.00991.
75. Carlie M., Watkinson S., Gooday G. *The Fungi*, 2nd ed. Elsevier Academic Press UK. Academic Press New York. 2001.
76. Carro-Huerta G., Mayo-Prieto S., Rodríguez-González Á., Álvarez-García S., Gutiérrez S., Casquero P.A. The influence of temperature on the growth, sporulation, colonization, and survival of *Trichoderma* spp. in grapevine pruning wounds // *Agronomy*. 2021. Vol. 11(9). 1771. DOI: 10.3390/agronomy11091771.
77. Castro H.F., Classen A.T., Austin E.E., Norby R.J., Schadt C.W. Soil Microbial Community Responses to Multiple Experimental Climate Change Drivers // *Applied and Environmental Microbiology*. 2010. Vol. 76(4). P. 999–1007.
78. Chakraborty S., Newton A.C. Climate change, plant diseases and food security: an overview // *Plant Pathology*. 2011. Vol. 60. P. 2–14. DOI: j.1365-3059.2010.02411.x.
79. Chaloner T.M., Gurr S.J., Bebber D.P. Geometry and evolution of the ecological niche in plant-associated microbes // *Nature Communications*. 2020. Vol. 11. 2955. DOI: 10.1038/s41467-020-16778-5.
80. Chen J., Luo Y., García-Palacios P., Cao J., Dacal M., Zhou X., Li J., Xia J., Niu S., Yang H., Shelton S., Guo W., van Groenigen K.J. Differential responses of carbon-degrading enzyme activities to warming: implications for soil respiration // *Global Change Biology*. 2018. Vol. 24(10). P. 4816–4826. DOI: 10.1111/gcb.14394.
81. Chen L., Aalto J., Luoto M. Significant shallow–depth soil warming over Russia during the past 40 years // *Global and Planetary Change*. 2021. Vol. 197. 103394. DOI: 10.1016/j.gloplacha.2020.103394.
82. Cheng L., Zhang N., Yuan M., Xiao J., Qin Y., Deng Y., Tu Q., Xue K., Van Nostrand J.D., Wu L., He Z., Zhou X., Leigh M.B., Konstantinidis K.T., Schuur E.A., Luo Y., Tiedje J.M., Zhou J. Warming enhances old organic carbon decomposition through altering functional microbial communities // *The ISME Journal*. 2017. Vol. 11(8). P. 1825–1835. DOI: 10.1038/ismej.2017.48.
83. Classen A.T., Boyle S.I., Haskins K.E., Overby S.T., Hart S.C. Community-level physiological profiles of bacteria and fungi: plate type and incubation temperature influences on contrasting soils // *FEMS Microbiology Ecology*. 2003. Vol. 44(3). P. 319–328. DOI: 10.1016/S0168-6496(03)00068-0.

84. Clemmensen K.E., Michelsen A., Jonasson S., Shaver G.R. Increased ectomycorrhizal fungal abundance after long-term fertilization and warming of two arctic tundra ecosystems // *New Phytologist*. 2006. Vol. 171(2). P. 391–404. DOI:10.1111/j.1469-8137.2006.01778.x.
85. Conant R.T., Ryan M.G., Ågren G.I., Birge H.E., Davidson E.A., Eliasson P.E., Evans S.E., Frey S.D., Giardina C.P., Hopkins F.M., Hyvönen R., Kirschbaum M.U., Lavalley J.M., Leifeld J., Parton W.J., Megan Steinweg J., Wallenstein M.D., Martin Wetterstedt J.Å., Bradford M.A. Temperature and soil organic matter decomposition rates – synthesis of current knowledge and a way forward // *Global Change Biology*. 2011. Vol. 17(11). P. 3392–3404. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02496.x.
86. Cotty P.J., Jaime-Garcia R. Influences of climate on aflatoxin producing fungi and aflatoxin contamination // *International Journal of Food Microbiology*. 2007. Vol. 119(1/2). P. 109–115. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2007.07.060.
87. Cui L., Chen J., Zhang X., Yan Y., Li M. First report of damping-off caused by *Mucor circinelloides* on *Aconitum carmichaelii* in China // *Plant Disease*. 2021. Vol. 105(2). P. 507–507. DOI: 10.1094/PDIS-02-20-0359-PDN.
88. da Silva Santos A.C., Diniz A.G., Tiago P.V., de Oliveira N.T. Entomopathogenic *Fusarium* species: a review of their potential for the biological control of insects, implications and prospects // *Fungal Biology Reviews*. 2020. Vol. 34(1). P. 41–57. DOI:10.1016/j.fbr.2019.12.002.
89. da Silveira A.A., Andrade J.S.P., Guissoni A.C.P., et al. Larvicidal potential of cell wall degrading enzymes from *Trichoderma asperellum* against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) // *Biotechnology Progress*. 2021. Vol. 37(5). e3182. DOI: 10.1002/btpr.3182.
90. Davison J., Moora M., Semchenko M., et al. Temperature and pH define the realised niche space of arbuscular mycorrhizal fungi // *New Phytologist*. 2021. Vol. 231. P. 763–776. DOI: 10.1111/nph.17240.
91. De Beeck M.O., Persson P., Tunlid A. Fungal extracellular polymeric substance matrices—highly specialized microenvironments that allow fungi to control soil organic matter decomposition reactions // *Soil Biology and Biochemistry*. 2021. Vol. 159. 108304. DOI: 10.1016/j.soilbio.2021.108304.
92. de Hoog G.S., Cuarro J., Gene J., Ahmed S.A., Al-Hatmi A.M.S., Figueras M.J., Vitale R.G. Atlas of Clinical Fungi, 4th ed. CBS, Utrecht, 2020.
93. de Hoog G.S., Vicente V.A., Najafzadeh M.J., Harrak M.J., Badali H., Seyedmousavi S. Waterborne *Exophiala* species causing disease in cold-blooded animals // *Persoonia*. 2011. Vol. 27. P.46–72. DOI: 10.3767/003158511X614258.

94. de Oliveira T.B., de Lucas R.C., Scarcella A.S.D., et al. Fungal communities differentially respond to warming and drought in tropical grassland soil // *Molecular ecology*. 2020. Vol. 29(8). P. 1550–1559. DOI: 10.1111/mec.15423.
95. DeAngelis K.M., Pold G., Topçuoğlu B.D., van Diepen L.T. A., Varney R.M., Blanchard J.L., Melillo J., Frey S.D. Long-term forest soil warming alters microbial communities in temperate forest soils // *Frontiers in Microbiology*. 2015. Vol. 6. P. 104–117. DOI: 10.3389/fmicb.2015.00104.
96. Delgado-Baquerizo M., Guerra C.A., Cano-Diaz C., et al. The proportion of soil-borne pathogens increases with warming at the global scale // *Nature Climate Change*. 2020. Vol. 10. P. 550–559. DOI: 10.1038/s41558-020-0759-3.
97. Derry A.M., Staddon W.J., Kevan P.G. et al. Functional diversity and community structure of micro-organisms in three arctic soils as determined by sole-carbon-source-utilization // *Biodiversity and Conservation*. 1999. Vol. 8. P. 205–221. DOI: 10.1023/A:1008893826597.
98. Deslippe J.R., Hartmann M., Simard S.W., Mohn W.W. Long-term warming alters the composition of Arctic soil microbial communities // *FEMS Microbiol Ecology*. 2012. Vol. 82(2). P. 303–315. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2012.01350.x.
99. Diez J., Kauserud H., Andrew C., Heegaard E., Krisai-Greilhuber I., Senn-Irlet B., Høiland K., Egli S., Büntgen U. Altitudinal upwards shifts in fungal fruiting in the Alps // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2020. Vol. 287. 20192348. DOI: 10.1098/rspb.2019.2348.
100. Dobranic J.K., Zak J.C. A microtiter plate procedure for evaluating fungal functional diversity // *Mycologia*. 1999. P. 756–765. DOI: 10.2307/3761529.
101. Domsch K.H., Gams W., Anderson T.H. *Compendium of Soil Fungi*, 2nd ed. Academic Press, New York, 2007. 672 p. DOI: 10.2307/1220704.
102. Draganova D., Valcheva I., Stoykov Y., Tumbarski Y., Krastanov A. Isolation and identification of new chitinolytic fungus *Petromyces alliaceus* H5 // *BioTech 2014 and 6th Czech-Swiss Symposium with Exhibition*. 2014.
103. Du J., Li C., Liao J., Pa L., Lu H. Responses of climatic change on soil temperature at shallow layers in Lhasa from 1961 to 2005 (in Chinese) // *Meteorol. Mon.* 2007. Vol. 33(10). P. 61–67.
104. El-Beltagi H.S., El-Mahdy O.M., Mohamed H.I., El-Ansary A.E. Antioxidants, antimicrobial, and anticancer activities of purified chitinase of *Talaromyces funiculosus* strain CBS 129594 biosynthesized using crustacean bio-wastes // *Agronomy*. 2022. Vol. 12(11). 2818. DOI: 10.3390/agronomy12112818.
105. Ellis D., Davis S., Alexiou H., Handke R., Bartley R. *Descriptions of medical fungi*. 2nd ed. Australia, Adelaide: Nexus Print Solutions, 2007. 198 p.

106. Ellis M.B. Dematiaceous hyphomycetes. England, Surrey: CMI Kew, 1971.
107. Ellis M.B. More dematiaceous hyphomycetes. England, Surrey: CMI Kew, 1976. 507 p.
108. Elmendorf S.C., Henry G.H., Hollister R.D., Björk R.G., Bjorkman A.D., Callaghan T.V. et al. Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time // *Ecology Letters*. 2012a. Vol. 15(2). P. 164–175. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01716.x.
109. Fang X., Luo S., Lyu S. Observed soil temperature trends associated with climate change in the Tibetan Plateau, 1960–2014 // *Theoretical and applied climatology*. 2019. Vol. 135(1–2). P. 169–181. DOI: 10.1007/s00704-017-2337-9.
110. Feng W., Liang J., Hale L.E., Jung C.G., Chen J., Zhou J., Xu M., Yuan M., Wu L., Bracho R., Pegoraro E., Schuur E.A., Luo Y. Enhanced decomposition of stable soil organic carbon and microbial catabolic potentials by long-term field warming // *Global Change Biology*. 2017. Vol. 23. P. 4765–4776. DOI: 10.1111/gcb.13755.
111. Feng X., Simpson M.J. Temperature and substrate controls on microbial phospholipid fatty acid composition during incubation of grassland soils contrasting in organic matter quality // *Soil Biology and Biochemistry*. 2009. Vol. 41(4). P. 804–812. DOI: 10.1016/j.soilbio.2009.01.020.
112. Feng X., Simpson M.J. Temperature responses of individual soil organic matter components // *Journal of Geophysical Research*. 2008. Vol. 113(G3). P. 36–50. DOI: 10.1029/2008JG000743.
113. Fernandez C.W., Nguyen N.H., Stefanski A., et al. Ectomycorrhizal fungal response to warming is linked to poor host performance at the boreal-temperate ecotone // *Global Change Biology*. 2017. Vol. 23. P. 1598–1609. DOI: 10.1111/gcb.13510.
114. Frankland J.C. Fungal succession — unravelling the unpredictable // *Mycological Research*. 1998. Vol. 102. P. 1–15. DOI: 10.1017/S0953756297005364.
115. Frey S.D., Drijber R., Smith H., Melillo J. Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. Vol. 40(11). P. 2904–2907. DOI: 10.1016/j.soilbio.2008.07.020.
116. Frey S.D., Lee J., Melillo J.M., Six J. The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate // *Nature Climate Change*. 2013. Vol. 3. P. 395–398. DOI: 10.1038/nclimate1796.
117. Fu Y., Wu H., Wang S., Yu Q., Tian D., Xu X. First report of *Trichoderma atroviride* causing rot of *Morchella sextelata* in Anhui Province, China // *Crop Protection*. 2023. Vol. 168. 106206. DOI: 10.1016/j.cropro.2023.106206.
118. Galazka A., Grządziel J., Gałazka R., Gawryjolek K., Ukalska-Jaruga A., Smreczak B. Fungal community, metabolic diversity, and glomalin-related soil proteins (GRSP) content in soil

- contaminated with crude oil after long-term natural bioremediation // *Frontiers in Microbiology*. 2020. Vol. 11. 572314. DOI: 10.3389/fmicb.2020.572314.
119. Gams W. *Cephalosporium-artige* Schimmelpilze (Hyphomycetes). VEB Gustav Fisher-Verlag: Ienn, 1971. 262 p.
  120. Gange A.C., Gange E.G., Sparks T.H., Boddy L. Rapid and recent changes in fungal fruiting patterns // *Science*. 2007. Vol. 316(5821). P. 71–71. DOI: 10.1126/science.1137489.
  121. Garcia F.C., Bestion E., Warfield R., Yvon-Durocher G. Changes in temperature alter the relationship between biodiversity and ecosystem functioning // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018. Vol. 115(43). P. 10989–10994. DOI: 10.1073/pnas.1805518115.
  122. Garcia M.O., Templer P.H., Sorensen P.O., et al. Soil microbes trade-off biogeochemical cycling for stress tolerance traits in response to year-round climate change // *Frontiers in Microbiology*. 2020. Vol. 11. 616. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00616.
  123. García-Gómez P., Bahaji A., Gámez-Arcas S., et al. Volatiles from the fungal phytopathogen *Penicillium aurantiogriseum* modulate root metabolism and architecture through proteome resetting // *Plant Cell Environ*. 2020. Vol. 43. P. 2551–2570. DOI:10.1111/pce.13817.
  124. García- Palacios P., Crowther T., Dacal M., Hartley I., Reinsch S., Rinnan R., Rousk J., van den Hoogen J., Ye J., Bradford M. Evidence for large microbial-mediated losses of soil carbon under anthropogenic warming // *Nature Reviews Earth and Environment*. 2021. Vol. 2. P. 507–517. DOI: 10.1038/s43017-021-00178-4.
  125. Garcia-Suarez A.M., Butler C.J. Soil temperatures at Armagh observatory, Northern Ireland, from 1904 to 2002// *International Journal of Climatology*. 2006. Vol. 26. P. 1075–1089.
  126. Garland J.L. Analysis and interpretation of community-level physiological profiles in microbial ecology // *FEMS Microbiology Ecology*. 1997. Vol. 24(4). P. 289–300. DOI: 10.1111/j.1574-6941.1997.tb00446.x.
  127. Garland J.L. Potential and limitations of BIOLOG for microbial community analysis // *Microbial Biosystems: New Frontiers. Proceedings of the 8th International Symposium on Microbial Ecology*. Halifax, NS: Atlantic Canada Society for Microbial Ecology, 1999. P. 1–7.
  128. Garland J.L., Mills A.L. Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level sole-carbon-source utilization // *Applied and Environmental Microbiology*. 1991. Vol. 57(8). P. 2351–2359.
  129. Geml J., Morgado L.N., Semenova T.A., Welker J.M., Walker M.D., Smets E. Long-term warming alters richness and composition of taxonomic and functional groups of arctic fungi // *FEMS Microbiology Ecology*. 2015. Vol. 91(8). fiv095. DOI: 10.1093/femsec/fiv095.

130. Geml J., Semenova T.A., Morgado L.N., Welker J.M. Changes in composition and abundance of functional groups of arctic fungi in response to long-term summer warming // *Biology Letters*. 2016. Vol. 12(11). pii: 20160503. DOI: 10.1098/rsbl.2016.0503.
131. Gray S.B., Classen A.T., Kardol P., Yermakov Z., Michael Mille R. Multiple climate change factors interact to alter soil microbial community structure in an old-field ecosystem // *Soil Science Society of America Journal*. 2011. Vol. 75(6). P. 2217–2226. DOI: 10.2136/sssaj2011.0135.
132. Grishkan I., Kidron G.J. Biocrust-inhabiting cultured microfungi along a dune catena in the western Negev Desert, Israel // *European Journal of Soil Biology*. 2013. Vol. 56. P. 107–114. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2013.03.005.
133. Grizzle H.W., Zak J.C. A microtiter plate procedure for evaluating fungal functional diversity on nitrogen substrates // *Mycologia*. 2006. Vol. 98(2). P. 353–363. DOI: 10.1080/15572536.2006.11832706.
134. Gutknecht J.L., Field C.B., Balsler T.C. Microbial communities and their responses to simulated global change fluctuate greatly over multiple years // *Global Change Biology*. 2012. Vol. 18(7). P. 2256–2269. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2012.02686.x.
135. Halim Y., Fransiska, Hardoko, Handayani R. Production of N-acetylglucosamine from shrimp shells' chitin using intracellular chitinase from *Mucor circinelloides* // *Food Research*. 2020. Vol. 4. P. 1582–1587. DOI: 10.26656/fr.2017.4(5).135.
136. Hanson C.A., Allison S.D., Bradford M.A., Wallenstein M.D., Treseder K.K. Fungal taxa target different carbon sources in forest soil // *Ecosystems*. 2008. Vol. 11(7). P. 1157–1167. DOI: 10.1007/s10021-008-9186-4.
137. Hao G., Zhuang Q., Pan J., Jin Z., Zhu X., Liu S. Soil thermal dynamics of terrestrial ecosystems of the conterminous United States from 1948 to 2008: an analysis with a process-based soil physical model and AmeriFlux data // *Climatic Change*. 2014. Vol. 126(1–2). P. 135–150. DOI: 10.1007/s10584-014-1196-y.
138. Harch B.D., Correl R.L., Meech W., Kirkby C.A., Pankhurst C.E. Using the Gini coefficient with BIOLOG substrate utilization data to provide an alternative quantitative measure for comparing bacterial soil communities // *Journal of Microbiological Methods*. 1997. Vol. 30(1). P. 91–101. DOI: 10.1016/S0167-7012(97)00048-1.
139. Harvell C.D., Mitchell C.E., Ward J.R., et al. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota // *Science*. 2002. Vol. 296. P. 2158–2162. DOI: 10.1126/science.10636.

140. Helama S., Tuomenvirta H., Venalainen A. Boreal and subarctic soils under climatic change // *Global and Planetary Change*. 2011. Vol. 79(1–2). P. 37–47. DOI: 10.1016/j.gloplacha.2011.08.001.
141. Hu Q., Feng S. A daily soil temperature dataset and soil temperature climatology of the Contiguous United States // *Journal of Applied Meteorology and Climatology*. 2003. Vol. 42. P. 1139–1156.
142. IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 184 pp. DOI: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.
143. Ippolito A., Ghaouth A.E., Wilson C.L., Wisniewski M. Control of postharvest decay of apple fruit by *Aureobasidium pullulans* and induction of defense responses // *Postharvest Biology and Technology*. 2000. Vol. 19(3). P. 265–272. DOI: 10.1016/S0925-5214(00)00104-6.
144. Ivanova A., Marfenina O. Soil fungal communities as bioindicators of ancient human impacts in medieval settlements in different geographic regions of Russia and southwestern Kazakhstan // *Quaternary International*. 2015. Vol. 365. P. 212–222. DOI: 10.1016/j.quaint.2014.10.016.
145. Jacobs A.F.G., Heusinkveld B.G., Holtslag A.A.M. Long-term record and analysis of soil temperatures and soil heat fluxes in a grassland area, The Netherlands // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2011. Vol. 151(7). P. 774–780. DOI: 10.1016/j.agrformet.2011.01.002.
146. Jeanbille D.M., Clemmensen D.K., Juhanson D.J., et al. Site-specific responses of fungal and bacterial abundances to experimental warming in litter and soil across arctic and alpine tundra // *Arctic science*. 2021. Vol. 8(3). P. 992–1005. DOI:10.1139/as-2020-0053.
147. Jing X., Wang Y., Chung H., Mi Z., Wang S., Zeng H., He J.-S. No temperature acclimation of soil extracellular enzymes to experimental warming in an alpine grassland ecosystem on the Tibetan Plateau // *Biogeochemistry*. 2014. Vol. 117(1). P. 39–54. DOI: 10.1007/s10533-013-9844-2.
148. Kaltseis J., Rainer J., De Hoog G.S. Ecology of *Pseudallescheria* and *Scedosporium* species in human-dominated and natural environments and their distribution in clinical samples // *Medical Mycology*. 2009. Vol. 47(4). P. 398–405. DOI: 10.1080/13693780802585317.
149. Kandeler E., Tschirko D., Bardgett R.D., Hobbs P.J., Kampichler C., Jones T.H. The response of soil microorganisms and roots to elevated CO<sub>2</sub> and temperature in a terrestrial model ecosystem // *Plant and Soil*. 1998. Vol. 202. P. 251–262.



150. Kaur J., Duan S.Y., Vaas L.A.I., Penesyan A., Meyer W., Paulsen I.T., Nevalainen H. Phenotypic profiling of *Scedosporium aurantiacum*, an opportunistic pathogen colonizing human lungs // PLoS One. 2015. Vol. 10(3). e0122354. DOI: 10.1371/journal.pone.0122354.
151. Kauserud H., Heegaard E., Büntgen U., Halvorsen R., Egli S., Senn-Irlet B., Krisai-Greilhuber I., Dämon W., Sparks T., Norden J., Høiland K., Kirk P., Semenov M., Boddy L., Stenseth N.C. Warming-induced shift in European mushroom fruiting phenology // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. Vol. 109(36). P. 14488–14493. DOI: 10.1073/pnas.1200789109.
152. Kauserud H., Heegaard E., Semenov M.A., Boddy L., Halvorsen R., Stige L.C., Sparks T. H., Gange A.C., Stenseth N.C. Climate change and spring-fruited fungi // Proceedings of the Royal Society B. Biological sciences. 2010. Vol. 277(1685). P. 1169–1177. DOI: 10.1098/rspb.2009.1537.
153. Kelly J.J., Tate R.L. Use of BIOLOG for the analysis of microbial communities from zinc-contaminated soils // Journal of Environmental Quality. 1998. Vol. 27(3). P. 600–608. DOI: 10.2134/jeq1998.00472425002700030018x.
154. Khan I.H., Javaid A. *Penicillium echinulatum* causing blue mold on tomato in Pakistan // Journal of Plant Pathology. 2022. Vol. 104. P. 1143. DOI: 10.1007/s42161-022-01110-5.
155. Kim D., Park H.J., Kim J.H., et al. Passive warming effect on soil microbial community and humic substance degradation in maritime Antarctic region // Journal of Basic Microbiology. 2018. Vol. 58. P. 513–522. DOI: 10.1002/jobm.201700470.
156. Klich M.A., Pitt J.I. A laboratory guide to common *Aspergillus* species and their teleomorphs. Commonwealth scientific and industrial research organization. N.S.W. Australia, 1992. 116 p.
157. Knight J.H., Minasny B., McBratney A.B., Koen T.B., Murphy B.W. Soil temperature increase in eastern Australia for the past 50 years // Geoderma. 2018. Vol. 313. P. 241–249. DOI: 10.1016/j.geoderma.2017.11.015.
158. Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Akimov V.N., Gilichinskii D.A., Ozerskaya S.M. Halo- and psychrotolerant *Geomyces* fungi from arctic cryopegs and marine deposits // Microbiology. 2007. Vol. 76. P. 31–38. DOI: 10.1134/S0026261707010055.
159. Kumar M., Brar A., Vivekanand V., Pareek N. Process optimization, purification and characterization of a novel acidic, thermostable chitinase from *Humicola grisea* // International Journal of Biological Macromolecules. 2018. Vol. 116. P. 931–938. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2018.05.125.
160. Kumar N.P. New fruit rot diseases caused by *Penicillium citrinum* Thom and *Fusarium sambucinum* Fukel. in star gooseberry (*Phyllanthus acidus* (L.) Skeels) from Andhra Pradesh,

- India // Journal of Agricultural and Crop Research. 2021. Vol. 9(10). P. 236–240. DOI: 10.33495/jacr\_v9i10.21.139.
161. Kunito T., Hibino S., Sumi H., Sawada K., Park H.D., Nagaoka K. Bacterial and fungal community composition and community-level physiological profiles in forest soils // PLoS One. 2023. Vol. 18(4). e0284817. DOI: 10.1371/journal.pone.0284817.
162. Kurylyk B.L., MacQuarrie K.T.B., McKenzie J.M. Climate change impacts on groundwater and soil temperatures in cold and temperate regions: Implications, mathematical theory, and emerging simulation tools // Earth-Science Reviews. 2014. Vol. 138. P. 313–334. DOI: 10.1016/j.earscirev.2014.06.006.
163. Langvad F. A rapid and efficient method for growth measurement of filamentous fungi // Journal of microbiological methods. 1999. Vol. 37(1). P. 97–100. DOI: 10.1016/S0167-7012(99)00053-6.
164. Lee D.H., Cho S.E., Park J.H. et al. First report of *Aureobasidium pullulans* causing anthracnose on *Paeonia suffruticosa* in Korea // Journal of Plant Pathology. 2019. Vol. 101. 1255. DOI: 10.1007/s42161-019-00315-5.
165. Lee S.A., Kang M.J., Kim T.D., Park E.J. First report of *Clonostachys rosea* causing root rot of *Gastrodia elata* in Korea // Plant Disease. 2020. Vol. 104(11). P. 3069–3069. DOI: 10.1094/PDIS-01-20-0148-PDN.
166. Li G., Kim S., Han S.H., Chang H., Du D., Son Y. Precipitation affects soil microbial and extracellular enzymatic responses to warming // Soil Biology and Biochemistry. 2018. Vol. 120. P. 212–221. DOI: 10.1016/j.soilbio.2018.02.014.
167. Li Y., Ma J., Yu Y., et al. Effects of multiple global change factors on soil microbial richness, diversity and functional gene abundances: a meta-analysis // Science of the total environment. 2022. Vol. 815. 152737. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.152737.
168. Liu S., Wang J., Guo N., Sun H., Ma H., Zhang H., Shi J. *Talaromyces funiculosus*, a novel causal agent of maize ear rot and its sensitivity to fungicides // Plant Disease. 2021. Vol. 105(12). P. 3978–3984. DOI: 10.1094/PDIS-04-21-0686-RE.
169. Lokoshchenko M.A. Urban ‘heat island’ in Moscow // Urban Climate. 2014. Vol. 10(3). P. 550–562. DOI: 10.1016/j.uclim.2014.01.008.
170. Lokoshchenko M.A., Korneva I.A. Underground urban heat island below Moscow city // Urban Climate. 2015. Vol. 13. P. 1–13. DOI: 10.1016/j.uclim.2015.04.002.
171. Magan N., Medina A., Aldred D. Possible climate-change effects on mycotoxin contamination of food crops pre- and postharvest // Plant Pathology. 2011. Vol. 60(1). P. 150–163. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2010.02412.x.

172. Maharachchikumbura S.S., Larignon P., Hyde K.D., Al-Sadi A.M., Li Z.Y. Characterization of *Neopestalotiopsis*, *Pestalotiopsis* and *Truncatella* species associated with grapevine trunk diseases in France // *Phytopathologia Mediterranea*. 2016. Vol. 55(3). P. 380–390. DOI: 10.14601/Phytopathol\_Mediterr-18298.
173. Marfenina O.E., Fomicheva G.M., Vasilenko O.V., Naumova E.M., Kul'ko A.B. Sporulation in saprotrophic and clinical strains of *Aspergillus sydowii* (Bain. & Sart.) Thom & Church under various environmental conditions // *Microbiology*. 2010. Vol. 79. P. 753–758. DOI: 10.1134/S0026261710060056.
174. McCune B., Grace J.B., Urban D. L. Analysis of ecological communities (Vol. 28). Glenden Beach, OR: Mjm Software Design, 2002. 300 p.
175. McGuire K.L., Bent E., Borneman J., Majumde, A., Allison S.D., Treseder K.K. Functional diversity in resource use by fungi // *Ecology*. 2010. Vol. 91(8). P. 2324–2332. DOI: 10.1890/09-0654.1.
176. Moran X.A.G, Arandia-Gorostidi N., Huete-Stauffer T.M., Alonso-Sáez L. Temperature enhances the functional diversity of dissolved organic matter utilization by coastal marine bacteria // *Environmental Microbiology Reports*. 2023. Vol. 15(1). P. 31–37. DOI: 10.1111/1758-2229.13123.
177. Morgado L.N., Semenova T.A., Welker J.M., Walker M.D., Smets E., Geml J. Summer temperature increase has distinct effects on the ectomycorrhizal fungal communities of moist tussock and dry tundra in Arctic Alaska // *Global Change Biology*. 2015. Vol. 21(2). P. 959–972. DOI: 10.1111/gcb.12716.
178. Newsham K.K., Garnett M.H., Robinson C.H., Cox F. Discrete taxa of saprotrophic fungi respire different ages of carbon from Antarctic soils // *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8(1). P. 7866–7876. DOI: 10.1038/s41598-018-25877-9.
179. Newsham K.K., Hopkins D.W., Carvalhais L.C., Fretwell P.T., Rushton S.P., O'Donnell A.G., Dennis P.G. Relationship between soil fungal diversity and temperature in the maritime Antarctic // *Nature Climate Change*. 2016. Vol. 6(2). P. 182–186. DOI: 10.1038/nclimate2806.
180. Nguyen V.N., Oh I.J., Kim Y.J., Kim K.Y., Kim Y.C., Park R.D. Purification and characterization of chitinases from *Paecilomyces variotii* DG-3 parasitizing on *Meloidogyne incognita* eggs // *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*. 2009. Vol. 36(2). P. 195. DOI: 10.1007/s10295-008-0485-8.
181. Pec G.J., van Diepen L.T.A., Knorr M., et al. Fungal community response to long-term soil warming with potential implications for soil carbon dynamics // *Ecosphere*. 2021. Vol. 12(5). e03460. DOI: 10.1002/ecs2.3460.

182. Peltoniemi K., Laiho R., Juottonen H. et al. Microbial ecology in a future climate: effects of temperature and moisture on microbial communities of two boreal fens // FEMS Microbiology Ecology. 2015. Vol. 91(7). pii: fiv062. DOI: 10.1093/femsec/fiv062.
183. Petersen G.N. Trends in soil temperature in the Icelandic highlands from 1977 to 2019 // International Journal of Climatology. 2022. Vol. 42(4). P. 2299–2310. DOI: 10.1002/joc.7366.
184. Pietikainen J., Pettersson M., Bååth E. Comparison of temperature effects on soil respiration and bacterial and fungal growth rates // FEMS Microbiology Ecology. 2005. Vol. 52(1). P. 49–58. DOI: 10.1016/j.femsec.2004.10.002.
185. Pitt J.I. A laboratory guide to common *Penicillium* species. Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization. N.S.W. Australia, 1991. 187 p.
186. Pold G., DeAngelis K.M. Up against the wall: the effects of climate warming on soil microbial diversity and the potential for feedbacks to the carbon cycle // Diversity. 2013. Vol. 5(2). P. 409–425. DOI: 10.3390/d5020409.
187. Polyanskaya L.M., Orazova M.K., Mirchink T.G., Zvyagintsev D.G. Dynamics of the abundance and structure of microbial complex in the root zone of pea // Microbiology. 1994. Vol. 63(2). P. 314–325.
188. Preston-Mafham J., Boddy L., Randerson P. F. Analysis of microbial community functional diversity using sole-carbon-source utilisation profiles — a critique // FEMS Microbiology Ecology. 2002. Vol. 42(1). P. 1–14. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2002.tb00990.x.
189. Qian B., Gregorich E.G., Gameda S., Hopkins D.W., Wang X.L. Observed soil temperature trends associated with climate change in Canada // Journal of Geophysical Research: Atmospheres. 2011. Vol. 116(D2). D02106. DOI: 10.1029/2010JD015012.
190. Qin S., Wang J., Liu S., et al. First report of green mold disease caused by *Penicillium citrinum* on *Dictyophora rubrovolvata* in China // Plant Disease. 2023. Vol. 107(3). P. 966. DOI: 10.1094/PDIS-10-21-2291-PDN.
191. Razak N.J., Abass M.H. First report of *Cladosporium cladosporioides*, *C. oxysporum*, and *C. uredinicola* as potential pathogens on tomato shoots system in Iraq // Applied Nanoscience. 2023. Vol. 13. P. 1065–1072. DOI: 10.1007/s13204-021-01851-2.
192. Reda H.A., Bakr S.Z., Hassan A.A. Isolation and identification of entomopathogenic fungi and evaluation of their activity for control of palm borers *Oryctes* spp. // International Journal of Agricultural and Statistical Sciences. 2022. Vol. 18. Supplement 1. P. 2003–2011.
193. Reshotkin O.V., Khudyakov O.I. Soil temperature response to modern climate change at four sites of different latitude in the European part of Russia // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 2019. Vol. 368. 012040. DOI:10.1088/1755-1315/368/1/012040.

194. Rinnan R., Michelsen A., Bååth E., Jonasson S. Fifteen years of climate change manipulations alter soil microbial communities in a subarctic heath ecosystem // *Global Change Biology*. 2007. Vol. 13(1). P. 28–39. DOI:10.1111/j.1365-2486.2006.01263.x.
195. Rinnan R., Michelsen A., Jonasson S. Effects of litter addition and warming on soil carbon, nutrient pools and microbial communities in a subarctic heath ecosystem // *Applied Soil Ecology*. 2008. Vol. 39(3). P. 271–281. DOI: 10.1016/j.apsoil.2007.12.014.
196. Rinnan R., Stark S., Tolvanen A. Responses of vegetation and soil microbial communities to warming and simulated herbivory in a subarctic heath // *Journal of Ecology*. 2009. Vol. 97(4). P. 788–800. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01506.x.
197. Romero F., Cazzato S., Walder F., Vogelgsang S., Bender S.F., van der Heijden M.G. Humidity and high temperature are important for predicting fungal disease outbreaks worldwide // *New Phytologist*. 2022. Vol. 234. P. 1553–1556. DOI: 10.1111/nph.17340.
198. Romero-Olivares A.L., Allison S.D., Treseder K.K. Soil microbes and their response to experimental warming over time: a meta-analysis of field studies // *Soil Biology and Biochemistry*. 2017. Vol. 107. P. 32–40. DOI: 10.1016/j.soilbio.2016.12.026.
199. Romero-Olivares A.L., Meléndrez-Carballo G., Lago-Lestón A., Treseder K.K. Soil metatranscriptomes under long-term experimental warming and drying: fungi allocate resources to cell metabolic maintenance rather than decay // *Frontiers of Microbiology*. 2019. Vol. 10. 1914. DOI: 10.3389/fmicb.2019.01914.
200. Romero-Olivares A.L., Taylor J.W., Treseder K.K. *Neurospora discreta* as a model to assess adaptation of soil fungi to warming // *BMC Evolutionary Biology*. 2015. Vol. 15(1). P. 198. DOI: 10.1186/s12862-015-0482-2.
201. Rougeron A., Giraud S., Alastruey-Izquierdo A., Cano-Lira J., Rainer J., Mouhajir A., Le Gal S., Nevez G., Meyer W., Bouchara J. P. Ecology of *Scedosporium* species: present knowledge and future // *Mycopathologia*. 2018. Vol. 183(1). P. 185–200. DOI: 10.1007/s11046-017-0200-2.
202. Rousk J., Smith A.R., Jones D.L. Investigating the long-term legacy of drought and warming on the soil microbial community across five European shrubland ecosystems // *Global Change Biology*. 2013. Vol. 19(12). P. 3872–3884. DOI: 10.1111/gcb.12338.
203. Ruess L., Michelsen A., Schmidt I.K., Jonasson S. Simulated climate change affecting microorganisms, nematode density and biodiversity in subarctic soils // *Plant and Soil*. 1999. Vol. 212(1). P. 63–73. DOI: 10.1023/A:1004567816355.
204. Schindlbacher A., Rodler A., Kuffner M., Kitzler B., Sessitsch A., Zechmeister-Boltenstern S. Experimental warming effects on the microbial community of a temperate mountain forest soil //

- Soil Biology and Biochemistry. 2011. Vol. 43(7). P. 1417–1425. DOI: 10.1016/j.soilbio.2011.03.005.
205. Schindlbacher A., Schnecker J., Takriti M., Borken W., Wanek W. Microbial physiology and soil CO<sub>2</sub> efflux after 9 years of soil warming in a temperate forest — no indications for thermal adaptations // *Global Change Biology*. 2015. Vol. 21(11). P. 4265–4277. DOI: 10.1111/gcb.12996.
206. Schmit J.P., Lodge D.J. Classical methods and modern analysis for studying fungal diversity. In: Dighton J., White J.F., Oudemans P. (Eds.) *The fungal community: its organization and role in the ecosystem*. CRC Press, Boca Raton, 2005. P. 193–214.
207. Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf S., Robert V., Spouge J.L., Levesque C.A., Chen W., Fungal Barcoding Consortium Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012. V. 109(16). P. 6241–6246. DOI: 10.1073/pnas.1117018109
208. Semenova T.A., Morgado L.N., Welker J.M., Walker M.D., Smets E., Geml J. Long-term experimental warming alters community composition of ascomycetes in Alaskan moist and dry arctic tundra // *Molecular Ecology*. 2015. Vol. 24(2). P. 424–437. DOI: 10.1111/mec.13045.
209. Setälä H., McLean M.A. Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi // *Oecologia*. 2004. Vol. 139(1). P. 98–107. DOI: 10.1007/s00442-003-1478-y.
210. Shao P., He H., Zhang X., Xie H., Bao X., Liang C. Responses of microbial residues to simulated climate change in a semiarid grassland // *Science of the Total Environment*. 2018. Vol. 644. P. 1286–1291. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.07.055.
211. Sharaf E.F. A potent chitinolytic activity of *Alternaria alternata* isolated from Egyptian black sand // *Polish Journal of Microbiology*. 2005. Vol. 54(2). P. 145–151.
212. Sobek E. A., Zak J. C. The soil FungiLog procedure: method and analytical approaches toward understanding fungal functional diversity // *Mycologia*. 2003. Vol. 95(4). P. 590–602. DOI: 10.1080/15572536.2004.11833063.
213. Solly E.F., Lindahl B.D., Dawes M.A., Peter M., Souza R.C., Rixen C., Hagedorn F. Experimental soil warming shifts the fungal community composition at the alpine treeline // *New Phytologist*. 2017. Vol. 215(2). P. 766–778. DOI: 10.1111/nph.14603.
214. Stefanowicz A. The biologi plates technique as a tool in ecological studies of microbial communities // *Polish Journal of Environmental Studies*. 2006. Vol. 15(5). P. 669–676.

215. Streit K., Hagedorn F., Hiltbrunner D., Portmann M., Saurer M., Buchmann N., Wild B., Richter A., Wipf S., Siegwolf R.T. Soil warming alters microbial substrate use in alpine soils // *Global Change Biology*. 2014. Vol. 20(4). P. 1327–1338. DOI: 10.1111/gcb.12396.
216. Subedi M., Fullen M.A. Temporal changes in soil temperature at the Hilton Experimental Site, Shropshire, UK (1982–2006): evidence of a warming trend? // *Archives of Agronomy and Soil Science*. 2009. Vol. 55(1). P. 105–113. DOI: 10.1080/03650340802343159.
217. Sutton B.C. *The Celomyces: fungi imperfecti with pycnidia, acervuli and stromata*. Kew, Surrey, England: Commonwealth Mycological Institute, 1980. 264 p.
218. Sviličić P., Vučetić V., Filić S., Smolić A. Soil temperature regime and vulnerability due to extreme soil temperatures in Croatia // *Theoretical and Applied Climatology*. 2016. Vol. 126(1–2). P. 247–263. DOI: 10.1007/s00704-015-1558-z.
219. Thevenot M., Dignac M.-F., Rumpel C. Fate of lignins in soils: a review // *Soil Biology and Biochemistry*. 2010. Vol. 42(8). P. 1200–1211. DOI: 10.1016/j.soilbio.2010.03.017.
220. Tian F.H., Li C.T., Li Y. First report of *Penicillium brevicompactum* causing blue mold disease of *Grifola frondosa* in China // *Plant Disease*. 2017. Vol. 101(8). P. 1549–1549. DOI: 10.1094/PDIS-09-16-1301-PDN.
221. Tinivella F., Dani E., Minuto G., Minuto A. First report of *Sydowia polyspora* on aleppo pine (*Pinus halepensis*) in Italy // *Plant Disease*. 2014. Vol. 98(2). P. 281–281. DOI: 10.1094/PDIS-06-13-0658-PDN.
222. Treseder K.K., Alster C.J., Cat L.A., et al. Nutrient and stress tolerance traits linked to fungal responses to global change: four case studies // *Elementa: Science of the Anthropocene*. 2021. Vol. 9(1). 00144. DOI: 10.1525/elementa.2020.00144.
223. Treseder K.K., Marusenko Y., Romero-Olivares A.L., Maltz M.R. Experimental warming alters potential function of the fungal community in boreal forest // *Global Change Biology*. 2016. Vol. 22(10). P. 3395–3404. DOI: 10.1111/gcb.13238.
224. Valdez J.G., Makuch M.A., Ordovini A.F., Frisvad J.C., Overy D.P., Masuelli R.W., Piccolo R.J. Identification, pathogenicity and distribution of *Penicillium* spp. isolated from garlic in two regions in Argentina // *Plant Pathology*. 2009. Vol. 58. P. 352–361. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2008.01960.x.
225. van Nuland M.E., Smith D.P., Bhatnagar J.M., et al. Warming and disturbance alter soil microbiome diversity and function in a northern forest ecotone // *FEMS Microbiology Ecology*. 2020. Vol. 96(7). fiaa108. DOI: 10.1093/FEMSEC/FIAA108.
226. Vanhala P., Karhu K., Tuomi M., Björklöf K., Fritze H., Hyvärinen H., Liski J. Transplantation of organic surface horizons of boreal soils into warmer regions alters microbiology but not the

- temperature sensitivity of decomposition // *Global Change Biology*. 2011. Vol. 17(1). P. 538–550. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.02154.x.
227. Velez M.L., Marfetán J.A., Salgado Salomón M.E., Taccari L.E. *Mortierella* species from declining *Araucaria araucana* trees in Patagonia, Argentina // *Forest Pathology*. 2020. Vol. 50. e12591. DOI: 10.1111/efp.12591.
228. Vetrovsky T., Kohout P., Kopecky M. et al. A meta-analysis of global fungal distribution reveals climate-driven patterns // *Nature Communications*. 2019. Vol. 10. 5142. DOI: 10.1038/s41467-019-13164-8.
229. Voyles J., Johnson L.R., Rohr J. et al. Diversity in growth patterns among strains of the lethal fungal pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* across extended thermal optima // *Oecologia*. 2017. Vol. 184. P. 363–373 (2017). DOI: 10.1007/s00442-017-3866-8.
230. Waldrop M.P., Firestone M.K. Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions // *Biogeochemistry*. 2004. Vol. 67(2). P. 235–248. DOI: 10.1023/B:BIOG.0000015321.51462.41.
231. Waldrop M.P., Firestone M.K. Response of microbial community composition and function to soil climate change // *Microbial Ecology*. 2006. Vol. 52(4). P. 716–724. DOI: 10.1007/s00248-006-9103-3.
232. Walker M.D., Wahren C.H., Hollister R.D., Henry G.H.R., Ahlquist L.E., Alatalo J.M. et al. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2006. Vol. 103(5). P. 1342–1346. DOI: 10.1073/pnas.0503198103.
233. Walker T.W., Kaiser C., Strasser F., Herbold C.W., Leblans N.I.W., Woebken D., Janssens I.A., Sigurdsson B.D., Richter A. Microbial temperature sensitivity and biomass change explain soil carbon loss with warming // *Nature Climate Change*. 2018. Vol. 8. P. 885–889. DOI: 10.1038/s41558-018-0259-x.
234. Wang C., Zhao X., Zi H., Hu L., Ade L., Wang G., Lerdau M. The effect of simulated warming on root dynamics and soil microbial community in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau // *Applied Soil Ecology*. 2017. Vol. 116. P. 30–41. DOI: 10.1016/j.apsoil.2017.03.005.
235. Wang H., Liu S., Schindlbacher A. et al. Experimental warming reduced topsoil carbon content and increased soil bacterial diversity in a subtropical planted forest // *Soil Biology and Biochemistry*. 2019. Vol. 133. P. 155–164. DOI: 10.1016/j.soilbio.2019.03.004.
236. Wasli A.S., Salleh M.M., Abd-Aziz S. et al. Medium optimization for chitinase production from *Trichoderma virens* using central composite design // *Biotechnology and Bioprocess Engineering*. 2009. Vol. 14. P. 781–787. DOI: 10.1007/s12257-008-0127-z.



237. Xie Y., Fang L., Mao X., Wu J., Wang L., Wang H. First report of *Aureobasidium pullulans* var. *pullulans* causing spot blight of pear (*Pyrus pyrifolia*) in Zhejiang province of China // *Plant Disease*. 2022. Vol. 106(8). 2259. DOI: 10.1094/PDIS-10-21-2367-PDN
238. Xiong J., Peng F., Sun H., Xue X., Chu H. Divergent responses of soil fungi functional groups to short-term warming // *Microbial Ecology*. 2014. Vol. 68(4). P. 708–715. DOI: 10.1007/s00248-014-0385-6.
239. Xiong Q., Pan K., Zhang L., Wang Y., Li W., He X., Luo H. Warming and nitrogen deposition are interactive in shaping surface soil microbial communities near the alpine timberline zone on the eastern Qinghai–Tibet Plateau, southwestern China // *Applied Soil Ecology*. 2016. Vol. 101. P. 72–83. DOI: 10.1016/j.apsoil.2016.01.011.
240. Xu W., Yuan W. Responses of microbial biomass carbon and nitrogen to experimental warming: a meta-analysis // *Soil Biology and Biochemistry*. 2017. Vol. 115. P. 265–274. DOI: 10.1016/j.soilbio.2017.08.033.
241. Yeşilirmak E. Soil temperature trends in Büyük Menderes Basin, Turkey // *Meteorological Applications*. 2014. Vol. 21(4). P. 859–866. DOI: 10.1002/met.1421.
242. Zhang K., Shi Y., Jing X., et al. Effects of short-term warming and altered precipitation on soil microbial communities in alpine grassland of the Tibetan Plateau // *Frontiers in Microbiology*. 2016. Vol. 7. 1032. DOI: 10.3389/fmicb.2016.01032.
243. Zhang T., Barry R.G., Gilichinsky D.A., Bykhovets S.S., Sorokovikov V.A., Ye J. An amplified signal of climatic change in ground temperatures during the last century at Irkutsk, Russia // *Climate Change*. 2001. Vol. 49(1/2). P. 41–76. DOI: 10.1023/A:1010790203146.
244. Zhang T., Huang C., Deng C., et al. First report of corm rot on saffron caused by *Penicillium solitum* in China // *Plant Disease*. 2020. Vol. 104(2). P. 579–579. DOI: 10.1094/PDIS-09-19-1927-PDN.
245. Zhang W., Parker K.M., Luo Y., Wan S., Wallace L.L., Hu S. Soil microbial responses to experimental warming and clipping in a tallgrass prairie // *Global Change Biology*. 2005. Vol. 11(2). P. 266–277. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2005.00902.x.
246. Zhang Y., Chen W., Smith S.L., Riseborough D.W., Cihlar J. Soil temperature in Canada during the twentieth century: complex responses to atmospheric climate change // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 2005. Vol. 110(D3). D03112. DOI: 10.1029/2004JD004910.
247. Zhang Y., Dong S.K., Gao Q.Z., et al. Soil bacterial and fungal diversity differently correlated with soil biochemistry in alpine grassland ecosystems in response to environmental changes // *Scientific reports*. 2017. Vol. 7. P. 1–10. DOI: 10.1038/srep43077.

248. Ziegler S.E., Billings S.A., Lane C.S., Li J., Fogel M.L. Warming alters routing of labile and slower-turnover carbon through distinct microbial groups in boreal forest organic soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 2013. Vol. 60. P. 23–32. DOI: 10.1016/j.soilbio.2013.01.001.

## Приложения

## Приложение 1: Общий список выделенных видов

Текущие названия видов (согласно Mycobank.org)	Свойства видов по литературным данным			
	тёмно-окрашенные	хитино-литические свойства	фитопатогенные свойства	потенциально патогенные из группы BSL-2
<i>Absidia cylindrospora</i> Hagem 1908				
<i>Acremonium</i> spp.				
<i>Acrostalagmus luteoalbus</i> (Link 1809) Zare et al. 2004		Domsch et al., 2007	Domsch et al., 2007	
<i>Alternaria alternata</i> (Fries 1832) Keissler 1912	Ellis 1971; 1976	Sharaf, 2005	Domsch et al., 2007	
<i>Aspergillus alliaceus</i> Thom et Church 1926		Draganova et al., 2014		
<i>Aspergillus flavus</i> Link 1809		Arreguin-Perez et al., 2023	Domsch et al., 2007	de Hoog et al., 2020
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fresenius 1863		Domsch et al., 2007		de Hoog et al., 2020
<i>Aspergillus niger</i> van Tieghem 1867		Domsch et al., 2007		
<i>Aspergillus sydowii</i> (Bainier et R. Sartory 1913) Thom et Church 1926				
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary 1866) G. Arnaud 1918	Ellis 1971; 1976	Ippolito et al., 2000	Xie et al., 2022; Lee et al., 2019	
<i>Beauveria bassiana</i> (Balsamo-Crivelli 1835) Vuillemin 1912		Domsch et al., 2007		
<i>Beauveria brongniartii</i> (Saccardo 1892) Petch 1926		Domsch et al., 2007		
<i>Botrytis cinerea</i> Persoon 1794	Ellis 1971; 1976		Domsch et al., 2007	
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresenius 1850) G.A. de Vries 1952	Ellis 1971; 1976		Razak, Abass, 2023	

<i>Clonostachys rosea</i> (Link 1816) Schroers et al. 1999		Domsch et al., 2007	Lee et al., 2020	
<i>Clonostachys solani</i> (Harting 1846) Schroers et W. Gams 2001				
<i>Coniochaeta hoffmannii</i> (J.F.H. Beyma 1938) Z.U. Khan, Gene et Guarro 2013			Domsch et al., 2007	
<i>Coniochaeta lignicola</i> (Nannfeldt 1934) Z.U. Khan, Gene et Guarro 2013	Ellis 1971; 1976		Domsch et al., 2007	
<i>Coniochaeta mutabilis</i> (J.F.H. Beyma 1944) Z.U. Khan, Gene et Guarro 2013	Ellis 1971; 1976		Domsch et al., 2007	
<i>Cordyceps fumosorosea</i> (Wize 1904) Kepler, B. Shrestha et Spatafora 2017		Domsch et al., 2007		
<i>Neonectria</i> spp.			Domsch et al., 2007	
<i>Didymella pomorum</i> (Thümen 1879) Qian Chen et L. Cai 2015	Ellis 1971; 1976		Domsch et al., 2007	
<i>Diplogelasinospora grovesii</i> Udagawa et Y. Horie 1972	Ellis 1971; 1976			
<i>Eutypa lata</i> (Persoon 1796) Tulasne et C. Tulasne 1863			Cardot et al., 2019	
<i>Haplographium debellae-marengoi</i> var. <i>equinum</i> Pollacci 1923	de Hoog et al., 2011			
<i>Fusarium lateritium</i> Nees 1816			Domsch et al., 2007	
<i>Fusarium oxysporum</i> Schlechtendal 1824		da Silva Santos et al., 2020	Domsch et al., 2007	de Hoog et al., 2020
<i>Neocosmospora solani</i> (Martius 1842) L. Lombard et P.W. Crous 2015		da Silva Santos et al., 2020	Domsch et al., 2007	de Hoog et al., 2020
<i>Fusarium sporotrichioides</i> Sherbakoff 1915			Domsch et al., 2007	
<i>Fusarium tricinctum</i> (Corda 1838) Saccardo 1886			Domsch et al., 2007	
<i>Gliomastix murorum</i> (Corda 1838) S. Hughes 1958	Ellis 1971; 1976	Domsch et al., 2007		
<i>Humicola fuscoatra</i> Traaen 1914	Ellis 1971; 1976			
<i>Trichocladium griseum</i> (Traaen 1914) X. Wei Wang et Houbraken 2018	Ellis 1971; 1976	Kumar et al., 2018		

<i>Juxtiphoma eupyrena</i> (Saccardo 1879) Valenzuela-Lopez, P.W. Crous, Stchigel, J. Guarro et J.F. Cano 2017	Ellis 1971; 1976		Domsch et al., 2007	
<i>Mariannaea elegans</i> (Corda 1838) Samson 1974		Domsch et al., 2007		
<i>Bisifusarium dimerum</i> (Penzig 1882) L. Lombard et Crous 2015			Domsch et al., 2007	
<i>Mortierella alpina</i> Peyronel 1913		Domsch et al., 2007	Velez et al., 2020	
<i>Mucor circinelloides</i> van Tieghem 1875		Halim et al., 2020	Cui et al., 2021	
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer 1903		Domsch et al., 2007	Domsch et al., 2007	
<i>Myxocephala albida</i> G. Weber, Spaaij et Oberwinkler 1989				
<i>Aspergillus fischeri</i> Wehmer 1907				
<i>Paecilomyces variotii</i> Bainier 1907		Nguyen et al., 2009	Domsch et al., 2007	de Hoog et al., 2020
<i>Coniothyrium fuckelii</i> Saccardo 1876			Domsch et al., 2007	
<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx 1901			García-Gómez et al., 2020	
<i>Penicillium brevicompactum</i> Dierckx 1901		Tian et al., 2017	Valdez et al., 2009	
<i>Penicillium canescens</i> Sopp 1912				
<i>Penicillium citreonigrum</i> Dierckx 1901				
<i>Penicillium citrinum</i> Thom 1910		Qin et al., 2023	Kumar, 2021	
<i>Penicillium decumbens</i> Thom 1910				
<i>Penicillium echinulatum</i> Raper et Thom ex Fassatiová 1977			Khan, Javaid, 2022	
<i>Penicillium expansum</i> Link 1809			Domsch et al., 2007	
<i>Penicillium glabrum</i> (Wehmer 1893) Westling 1911		Reda et al., 2022		
<i>Penicillium glandicola</i> (Oudemans 1903) Seifert et Samson 1986				
<i>Penicillium griseofulvum</i> Dierckx 1901		Reda et al.,	Domsch et	

		2022	al., 2007	
<i>Penicillium janczewskii</i> K.M. Zalessky 1927			Domsch et al., 2007	
<i>Penicillium lividum</i> Westling 1911				
<i>Penicillium melinii</i> Thom 1930				
<i>Penicillium miczynskii</i> K.M. Zalessky 1927				
<i>Penicillium montanense</i> M. Christensen et Backus 1962				
<i>Penicillium restrictum</i> J.C. Gilman et E.V. Abbott 1927				
<i>Penicillium roqueforti</i> Thom 1906				
<i>Penicillium simplicissimum</i> (Oudemans 1903) Thom 1930				
<i>Penicillium solitum</i> Westling 1911			Zhang et al., 2020	
<i>Penicillium spinulosum</i> Thom 1910		Domsch et al., 2007		
<i>Penicillium thomii</i> Maire 1917				
<i>Penicillium waksmanii</i> K.M. Zalessky 1927				
<i>Sydowia polyspora</i> (Brefeld & Tavel 1891) E. Müller 1953	Ellis 1971; 1976		Tinivella et al., 2014	
<i>Pseudeurotium hygrophilum</i> (Sogonov, W. Gams, Summerbell et Schroers 2005) Minnis et D.L. Lindner 2013				
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link 1824) Minnis et D.L. Lindner 2013				
<i>Purpureocillium lilacinum</i> (Thom 1910) Luangsa-ard, Houbraken, Hywel-Jones et Samson 2011		Domsch et al., 2007		de Hoog et al., 2020
<i>Sarocladium kiliense</i> (Grütz 1925) Summerbell 2011			Domsch et al., 2007	de Hoog et al., 2020
<i>Sarocladium strictum</i> (W. Gams 1971) Summerbell 2011				
<i>Scedosporium aurantiacum</i> Gilgado, Cano, Gene et Guarro 2005				de Hoog et al., 2020; Ellis et al., 2007
<i>Talaromyces funiculosus</i> (Thom 1910) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert 2011		El-Beltagi et al., 2022	Liu et al., 2021	
<i>Talaromyces rugulosus</i> (Thom 1930) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert 2011				
<i>Talaromyces variabilis</i> (Sopp 1912) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert 2011				
<i>Talaromyces verruculosus</i> (Peyronel 1913) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert 2011				

<i>Tolypocladium geodes</i> W. Gams 1971				
<i>Trichoderma asperellum</i> Samuels, Lieckfeldt et Nirenberg 1999		da Silveira et al., 2021		
<i>Trichoderma atroviride</i> P. Karsten 1892		Fu et al., 2023		
<i>Trichoderma fertile</i> Bissett 1992				
<i>Trichoderma hamatum</i> (Bonorden 1851) Bainier 1906			Алимова, 2005	
<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai 1969		Draganova et al., 2014	Алимова, 2005	
<i>Trichoderma koningii</i> Oudemans 1902		Алимова, 2005	Алимова, 2005	
<i>Trichoderma oblongisporum</i> Bissett 1992		Сao et al., 2014		
<i>Trichoderma virens</i> (J.H. Miller, Giddens et A.A. Foster 1957) Arx 1987		Wasli et al., 2009		
<i>Trichoderma viride</i> Persoon 1794		Алимова, 2005	Алимова, 2005	
<i>Truncatella</i> sp.			Маhаrаch-chikumbura et al., 2016	
<i>Umbelopsis isabellina</i> (Oudemans 1902) W. Gams 2003				
<i>Umbelopsis ramanniana</i> (A. Moeller 1903) W. Gams 2003			Domсh et al., 2007	
<i>Verticillium nubilum</i> Pethybridge 1919			Domсh et al., 2007	
<i>Wardomyces</i> sp.				

**Приложение 2А: Пространственная частота встречаемости (%) видов, выделенных в ходе эксперимента в подзоле при 10, 20, 30 и 35 °С**

	10 °С	20 °С	30 °С	35 °С
<i>Acremonium</i> sp.	4			
<i>Aspergillus fumigatus</i> * #			20	100
<i>Aspergillus niger</i> #			17	100
<b><u>Aureobasidium pullulans</u></b> #	4		7	
<i>Clonostachys solani</i>	25			
<i>Coniochaeta hoffmannii</i>	13	7	63	10
<b><u>Coniochaeta lignicola</u></b>	4		10	13
<b><u>Coniochaeta mutabilis</u></b>			10	
<i>Diplogelasinospora grovesii</i>			3	
<i>Eutypa lata</i>			3	
<b><i>Exophiala</i> sp.</b>			3	
<b><i>Humicola fuscoatra</i></b>			17	
<i>Mucor circinelloides</i> #	4	3	10	
<i>Penicillium aurantiogriseum</i>	13			
<i>Penicillium canescens</i>	13			
<i>Penicillium citrinum</i> #	13			
<i>Penicillium echinulatum</i>	4			
<i>Penicillium glabrum</i> #	79	73	53	
<i>Penicillium glandicola</i>	13	7	10	
<i>Penicillium lividum</i>	71	67	13	
<i>Penicillium solitum</i>		3		
<i>Penicillium</i> sp.		20		
<i>Penicillium thomii</i>	17	27	23	
<i>Talaromyces variabilis</i>	8	3		
<i>Penicillium waksmanii</i>	67	10	17	
<b><u>Talaromyces funiculosus</u></b> #			30	
<i>Talaromyces verruculosus</i>				40
<i>Trichoderma atroviride</i> #			17	
<i>Trichoderma oblongisporum</i> #				40
<b><u>Trichoderma viride</u></b> #	54	90		
<i>Umbelopsis isabellina</i>	58	97	100	
<i>Umbelopsis ramanniana</i>	63	30	53	
<i>Verticillium nubilum</i>	25		27	
<b>т/о стерильный мицелий</b>			10	
<b>встречаемость тёмноокрашенных видов (в т.ч. т/о стерильного мицелия)</b>	8	0	37	13
<b>встречаемость <u>видов микромицетов с фитопатогенными свойствами</u></b>	100	100	100	23
<b>встречаемость видов, способных разлагать хитин #</b>	83	100	83	100
общее количество видов	20	13	22	6
количество видов, выделенных только при заданной температуре инкубации почвы	6	2	8	2
количество тёмноокрашенных видов (в т.ч. т/о	2	0	7	1



стерильный мицелий)				
количество видов микромицетов с фитопатогенными свойствами	10	5	9	2
количество видов, способных разлагать хитин #	5	3	7	3
количество видов микромицетов из группы BSL-2*	0	0	1	1

**Приложение 2Б: Пространственная частота встречаемости (%) видов, выделенных в дерново-подзолистой почве при 10, 20, 30 и 35 °С в ходе эксперимента**

	10 °С	20 °С	30 °С	35 °С
<i>Absidia cylindrospora</i>	7			
<b><i>Alternaria alternata</i> #</b>	3			
<i>Aspergillus alliaceus</i> #			3	
<i>Aspergillus flavus</i> * #			17	17
<i>Aspergillus fumigatus</i> * #			7	93
<i>Aspergillus niger</i> #		4	73	100
<b><i>Aureobasidium pullulans</i> #</b>	20	11		
<i>Beauveria bassiana</i> #		7		
<b><i>Botrytis cinerea</i></b>			13	27
<b><i>Cladosporium cladosporioides</i></b>	7			
<i>Coniochaeta hoffmannii</i>	17	14	13	27
<b><i>Coniochaeta lignicola</i></b>	50	21	33	23
<i>Coniochaeta</i> sp.				7
<i>Cordyceps fumosorosea</i> #	3			
<i>Fusarium lateritium</i>		4		3
<i>Fusarium oxysporum</i> * #			7	
<i>Neocosmospora solani</i> * #		4	67	
<i>Mariannaea elegans</i> #		11		
<i>Mucor circinelloides</i> #		4	93	23
<i>Mucor hiemalis</i> #	27	4		
<i>Myxocephala albida</i>			13	
<i>Aspergillus fischeri</i>				13
<i>Paecilomyces variotii</i> * #				3
<i>Coniothyrium fuckelii</i>	3			3
<i>Penicillium aurantiogriseum</i>	40	39	30	
<i>Penicillium decumbens</i>	3			
<i>Penicillium citrinum</i> #		4		
<i>Penicillium janczewskii</i>	3	14		
<i>Penicillium lividum</i>	3	4		
<i>Penicillium miczynskii</i>	3			
<i>Penicillium simplicissimum</i>	53	64	87	3
<i>Penicillium solitum</i>	20	21	3	
<i>Penicillium spinulosum</i> #	10	14		
<i>Penicillium waksmanii</i>	93	86	10	10
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i>	43			
<i>Purpureocillium lilacinum</i> * #			7	
<i>Talaromyces variabilis</i>	3			
<i>Talaromyces verruculosus</i>			17	50

<i>Tolypocladium geodes</i>	13	4		
<i>Trichoderma atroviride</i> #	17	14	17	13
<i>Trichoderma fertile</i>	3			
<i>Trichoderma hamatum</i>	10	7	20	77
<i>Trichoderma harzianum</i> #			33	
<i>Trichoderma koningii</i> #	10	82	37	30
<i>Trichoderma virens</i> #	3	4	3	
<i>Trichoderma viride</i> #	77	54	3	
<i>Umbelopsis ramanniana</i>		11		
<b>встречаемость тёмноокрашенных видов</b>	70	21	40	43
встречаемость <u>видов микромицетов с фитопатогенными свойствами</u>	100	100	100	100
встречаемость видов, способных разлагать хитин #	100	96	100	100
встречаемость видов микромицетов из группы BSL-2*	0	4	80	97
общее количество видов	27	25	23	18
количество видов, выделенных только при заданной температуре инкубации почвы	9	4	5	4
<b>количество тёмноокрашенных видов</b>	4	2	2	2
количество <u>видов микромицетов с фитопатогенными свойствами</u>	13	15	13	10
количество видов, способных разлагать хитин #	9	13	13	7
количество видов микромицетов из группы BSL-2*	0	1	5	3

**Приложение 2В: Пространственная частота встречаемости (%) видов, выделенных в урбаноэме при 10, 20, 30 и 35 °С в ходе эксперимента**

	10 °С	20 °С	30 °С	35 °С
<i>Absidia cylindrospora</i>		3	7	
<i>Acrostalagmus luteoalbus</i> #	10	3		
<b><i>Alternaria alternata</i> #</b>			4	
<i>Aspergillus fumigatus</i> * #				13
<i>Aspergillus sydowii</i>	3	3		
<i>Beauveria bassiana</i> #	7	7		
<i>Beauveria brongniartii</i> #		3		
<b><i>Cladosporium cladosporioides</i></b>	3	7	4	
<i>Clonostachys rosea</i> #	7			
<i>Coniochaeta</i> sp.	3	3		
<i>Cordyceps fumosorosea</i> #	10			
<i>Neonectria</i> sp.	7	14		
<b><i>Didymella pomorum</i></b>	3		4	
<b><i>Haploglyphium debellae-marengoi</i> var. <i>equinum</i></b>	47	38	22	3
<i>Fusarium lateritium</i>	3	7		
<i>Fusarium oxysporum</i> * #	10	3	19	7
<i>Neocosmospora solani</i> * #	17	10	37	13
<i>Fusarium sporotrichioides</i>	10	3		

<i>Fusarium tricinctum</i>		3	4	
<b><i>Gliomastix murorum</i> #</b>	3	3		
<b><i>Trichocladium griseum</i> #</b>	13	7	7	13
<b><i>Juxtiphoma eupyrena</i></b>	13	10		
<i>Bisifusarium dimerum</i>	3			
<i>Mortierella alpina</i> #	77	66	19	13
<i>Mucor circinelloides</i> #	3	21	74	70
<i>Mucor hiemalis</i> #	37	31	11	10
<i>Coniothyrium fuckelii</i>	13	7		
<i>Coniothyrium</i> sp.		7		
<i>Penicillium aurantiogriseum</i>	7	24	4	3
<i>Penicillium brevicompactum</i> #	30	10	11	
<i>Penicillium canescens</i>	63	24	15	7
<i>Penicillium citreonigrum</i>			4	
<i>Penicillium expansum</i>	3			
<i>Penicillium glabrum</i> #	3		4	
<i>Penicillium griseofulvum</i> #	3			
<i>Penicillium citrinum</i> #	53	51	19	10
<i>Penicillium janczewskii</i>	100	83	93	87
<i>Penicillium melinii</i>				3
<i>Penicillium montanense</i>	3			
<i>Penicillium restrictum</i>	80	41	33	20
<i>Penicillium roqueforti</i>			4	
<i>Penicillium simplicissimum</i>	50	38	56	70
<i>Penicillium solitum</i>	7	21	11	
<i>Penicillium waksmanii</i>			4	3
<b><i>Sydowia polyspora</i></b>	7	3		
<i>Pseudeurotium hygrophilum</i>			4	10
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i>	73	38	44	17
<i>Sarocladium kiliense</i> *	3			
<i>Sarocladium strictum</i>		10		
<i>Scedosporium aurantiacum</i> *			48	77
<i>Talaromyces funiculosus</i> #	3			27
<i>Talaromyces rugulosus</i>	33	34	15	7
<i>Trichoderma asperellum</i> #		3		
<i>Trichoderma atroviride</i> #	3		22	
<i>Trichoderma fertile</i>	3	24	7	
<i>Trichoderma hamatum</i>	13	24	7	
<i>Trichoderma harzianum</i> #	3		7	
<i>Trichoderma koningii</i> #		7		3
<i>Trichoderma viride</i> #	3			
<i>Truncatella</i> sp.	3			
<i>Wardomyces</i> sp.			4	3
<b>встречаемость тёмноокрашенных видов</b>	70	52	30	17
<b>встречаемость видов микромицетов с фитопатогенными свойствами</b>	100	100	100	97
<b>встречаемость видов, способных разлагать хитин #</b>	100	86	100	90





встречаемость видов микромицетов из группы BSL-2*	23	14	70	87
количество видов	45	38	33	23
количество видов, выделенных только при заданной температуре инкубации почвы	9	4	3	2
количество <b>тёмноокрашенных видов</b>	7	6	5	2
количество <u>видов микромицетов с фитопатогенными свойствами</u>	29	22	16	10
количество видов, способных разлагать хитин #	19	14	12	10
количество видов микромицетов из группы BSL-2*	3	2	3	4

подчёркивание — виды микромицетов с фитопатогенными свойствами

**полужирный шрифт** — тёмноокрашенные виды микромицетов

# — виды микромицетов, способных разлагать хитин

\* — потенциально-патогенные виды микромицетов, относящиеся к группе BSL-2

	— виды, выделенные только при 10 °С
	— виды, выделенные только при 20 °С
	— виды, выделенные только при 30 °С
	— виды, выделенные только при 35 °С

**Приложение 3А: Структура комплекса типичных видов подзола при разных температурах на основе встречаемости в эксперименте**

10 °C	20 °C	30 °C	35 °C
<b>Доминирующие</b>			
<i>Umbelopsis ramanniana</i> <i>Penicillium lividum</i> <i>Penicillium glabrum</i> <i>Penicillium waksmanii</i>	<i>Umbelopsis isabellina</i> <i>Penicillium lividum</i> <i>Penicillium glabrum</i> <i>Trichoderma viride</i>	<i>Umbelopsis isabellina</i> <i>Coniochaeta hoffmannii</i>	<i>Aspergillus fumigatus</i> <i>Aspergillus niger</i>
<b>Часто встречающиеся</b>			
<i>Umbelopsis isabellina</i> <i>Trichoderma viride</i>	<i>Umbelopsis ramanniana</i>	<i>Umbelopsis ramanniana</i> <i>Penicillium glabrum</i> <i>Talaromyces funiculosus</i>	<i>Talaromyces verruculosus</i> <i>Trichoderma oblongisporum</i>
<b>Редкие, но типичные</b>			
-	<i>Penicillium waksmanii</i>	<i>Mucor circinelloides</i> <i>Coniochaeta mutabilis</i> <i>Aureobasidium pullulans</i>	-

**Приложение 3Б: Структура комплекса типичных видов дерново-подзолистой почвы при разных температурах на основе встречаемости в эксперименте**

10 °С	20 °С	30 °С	35 °С
<b>Доминирующие</b>			
<i>Penicillium waksmanii</i> <i>Trichoderma viride</i>	<i>Penicillium waksmanii</i> <i>Penicillium simplicissimum</i> <i>Trichoderma koningii</i>	<i>Aspergillus niger</i> <i>Penicillium simplicissimum</i> <i>Neocosmospora solani</i> <i>Mucor circinelloides</i>	<i>Aspergillus fumigatus</i> <i>Aspergillus niger</i> <i>Trichoderma hamatum</i>
<b>Часто встречающиеся</b>			
<i>Penicillium simplicissimum</i> <i>Penicillium aurantiogriseum</i> <i>Pseudogymnoascus pannorum</i> <i>Coniochaeta lignicola</i>	<i>Penicillium aurantiogriseum</i> <i>Trichoderma viride</i>	<i>Penicillium aurantiogriseum</i> <i>Trichoderma koningii</i> <i>Trichoderma harzianum</i> <i>Coniochaeta lignicola</i>	<i>Talaromyces verruculosus</i> <i>Trichoderma koningii</i>
<b>Редкие, но типичные</b>			
<i>Penicillium decumbens</i> <i>Penicillium spinulosum</i> <i>Trichoderma koningii</i> <i>Absidia cylindrospora</i>	<i>Trichoderma hamatum</i>	<i>Penicillium waksmanii</i>	<i>Penicillium waksmanii</i>

Приложение 3В: Структура комплекса типичных видов урбаноэма при разных температурах на основе встречаемости в эксперименте

10 °C	20 °C	30 °C	35 °C
<b>Доминирующие</b>			
<i>Mortierella alpina</i> <i>Penicillium janczewskii</i> <i>Penicillium restrictum</i> <i>Penicillium canescens</i> <i>Pseudogymnoascus pannorum</i>	<i>Mortierella alpina</i> <i>Penicillium janczewskii</i>	<i>Mucor circinelloides</i> <i>Penicillium janczewskii</i>	<i>Mucor circinelloides</i> <i>Penicillium janczewskii</i> <i>Penicillium simplicissimum</i> <i>Scedosporium aurantiacum</i>
<b>Часто встречающиеся</b>			
<i>Mucor hiemalis</i> <i>Penicillium citrinum</i> <i>Penicillium brevicompactum</i> <i>Penicillium simplicissimum</i> <i>Talaromyces rugulosus</i> <i>Haplographium debellae-marengoi</i> var. <i>equinum</i>	<i>Mucor hiemalis</i> <i>Penicillium restrictum</i> <i>Penicillium citrinum</i> <i>Penicillium simplicissimum</i> <i>Talaromyces rugulosus</i> <i>Pseudogymnoascus pannorum</i> <i>Haplographium debellae-marengoi</i> var. <i>equinum</i>	<i>Penicillium restrictum</i> <i>Penicillium simplicissimum</i> <i>Neocosmospora solani</i> <i>Pseudogymnoascus pannorum</i> <i>Scedosporium aurantiacum</i>	—
<b>Редкие, но типичные</b>			
<i>Beauveria bassiana</i> <i>Penicillium aurantiogriseum</i> <i>Penicillium solitum</i> <i>Cordyceps fumosorosea</i> <i>Clonostachys rosea</i> <i>Fusarium sporotrichioides</i> <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Acrostalagmus luteoalbus</i>	<i>Beauveria bassiana</i> <i>Fusarium lateritium</i> <i>Coniothyrium fuckelii</i> <i>Coniothyrium</i> sp. <i>Trichocladium griseum</i> <i>Cladosporium cladosporioides</i>	<i>Trichoderma fertile</i> <i>Trichoderma harzianum</i>	<i>Penicillium citrinum</i> <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Pseudeurotium hygrophilum</i>

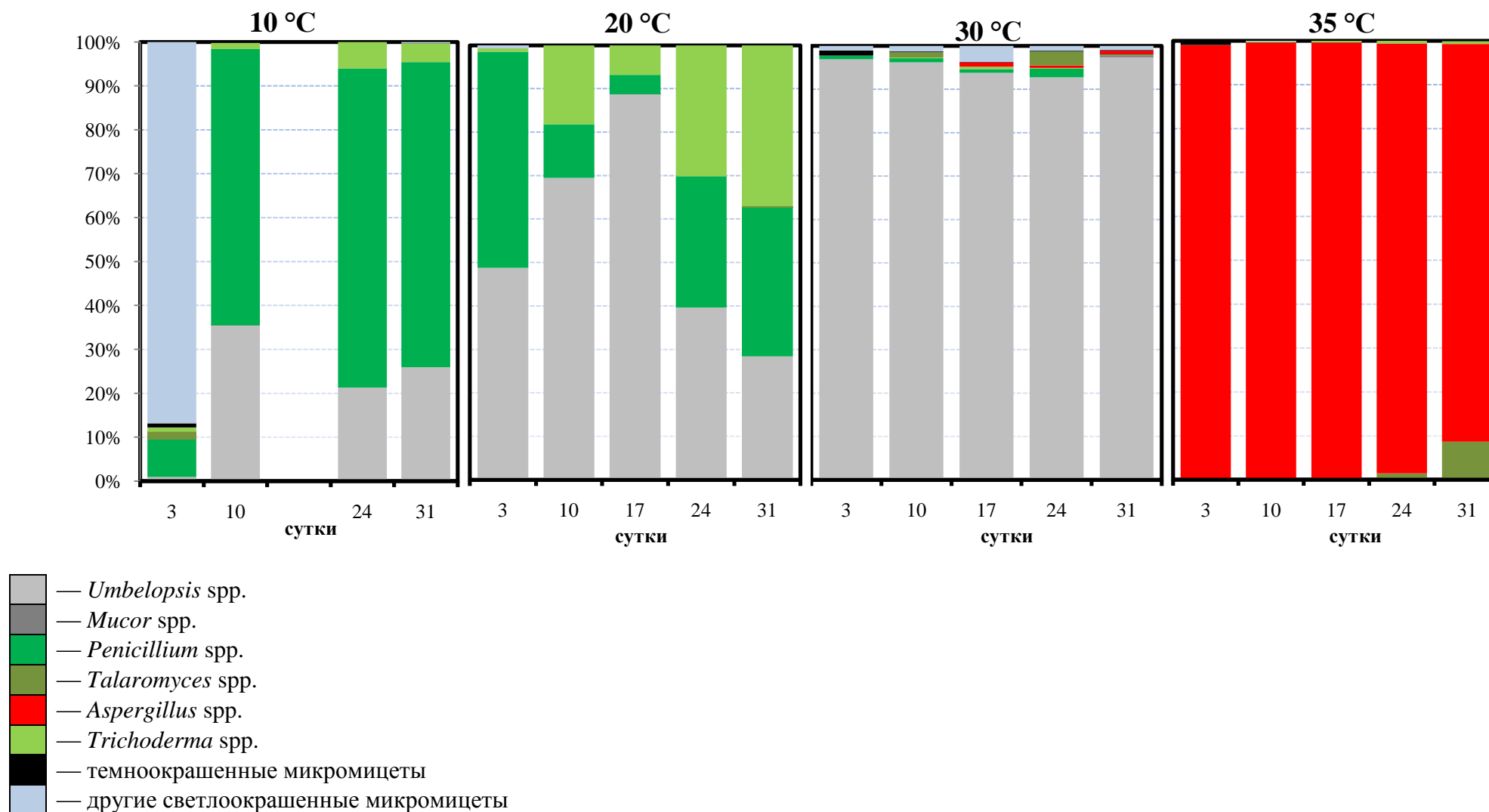
Приложение 4: Наиболее обильные и часто встречающиеся виды микромитетов в почвенных грибных комплексах на разных сроках сукцессии\*

Почва	Сутки сукцессии	Температура			
		10 °C	20 °C	30 °C	35 °C
Подзол	3	<i>Clonostachys solani</i> 44/100 <i>Verticillium nubilum</i> 35/100	<i>Umbelopsis isabellina</i> 48/100	<i>Umbelopsis isabellina</i> 96/100	<i>Aspergillus fumigatus</i> 80/100
	10	<i>Umbelopsis isabellina</i> 32/100 <i>Penicillium lividum</i> 30/67 <i>Penicillium glabrum</i> 27/100	<i>Umbelopsis isabellina</i> 69/100	<i>Umbelopsis isabellina</i> 96/100	<i>Aspergillus fumigatus</i> 89/100
	17	No data	<i>Umbelopsis isabellina</i> 89/100	<i>Umbelopsis isabellina</i> 93/100	<i>Aspergillus fumigatus</i> 86/100
	24	<i>Penicillium lividum</i> 33/100 <i>Penicillium glabrum</i> 30/100	<i>Umbelopsis isabellina</i> 31/100 <i>Trichoderma viride</i> 30/100	<i>Umbelopsis isabellina</i> 89/100	<i>Aspergillus fumigatus</i> 95/100
	31	<i>Penicillium glabrum</i> 32/100	<i>Trichoderma viride</i> 37/100	<i>Umbelopsis isabellina</i> 95/100	<i>Aspergillus fumigatus</i> 85/100
Дерново-подзолистая почва	3	<i>Aureobasidium pullulans</i> 49/100	<i>Coniochaeta lignicola</i> 23/100	<i>Aspergillus niger</i> 32/100 <i>Penicillium simplicissimum</i> 32/100	<i>Aspergillus fumigatus</i> 81/100
	10	<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> 70/100	<i>Penicillium aurantiogriseum</i> 27/50	<i>Penicillium simplicissimum</i> 48/83	<i>Aspergillus fumigatus</i> 60/100
	17	<i>Trichoderma viride</i> 28/100	<i>Penicillium simplicissimum</i> 69/100	<i>Penicillium simplicissimum</i> 77/100	<i>Aspergillus fumigatus</i> 65/83
	24	<i>Trichoderma viride</i> 32/100	<i>Penicillium waksmanii</i> 57/100	<i>Penicillium simplicissimum</i> 49/100	<i>Aspergillus fumigatus</i> 63/83
	31	<i>Trichoderma viride</i> 40/100	<i>Penicillium simplicissimum</i> 50/100	<i>Mucor circinelloides</i> 42/100 <i>Penicillium simplicissimum</i> 31/50	<i>Aspergillus fumigatus</i> 46/100
Урбанозём	3	<i>Penicillium janczewskii</i> 48/100	<i>Penicillium janczewskii</i> 60/100	<i>Penicillium janczewskii</i> 50/100	<i>Penicillium janczewskii</i> 53/100
	10	<i>Penicillium janczewskii</i> 28/100	<i>Penicillium janczewskii</i> 10/67	<i>Penicillium janczewskii</i> 40/100	<i>Penicillium janczewskii</i> 28/83 <i>Penicillium simplicissimum</i> 26/100
	17	<i>Penicillium janczewskii</i> 27/100	<i>Trichoderma hamatum</i> 50/50	<i>Penicillium janczewskii</i> 39/83	<i>Penicillium simplicissimum</i> 38/83
	24	<i>Penicillium janczewskii</i> 21/100	<i>Penicillium janczewskii</i> 36/100	<i>Penicillium janczewskii</i> 31/100	<i>Scedosporium aurantiacum</i> 33/100 <i>Penicillium simplicissimum</i> 29/100
	31	<i>Penicillium janczewskii</i> 39/100	<i>Penicillium janczewskii</i> 41/100	<i>Penicillium simplicissimum</i> 41/100	<i>Scedosporium aurantiacum</i> 41/100

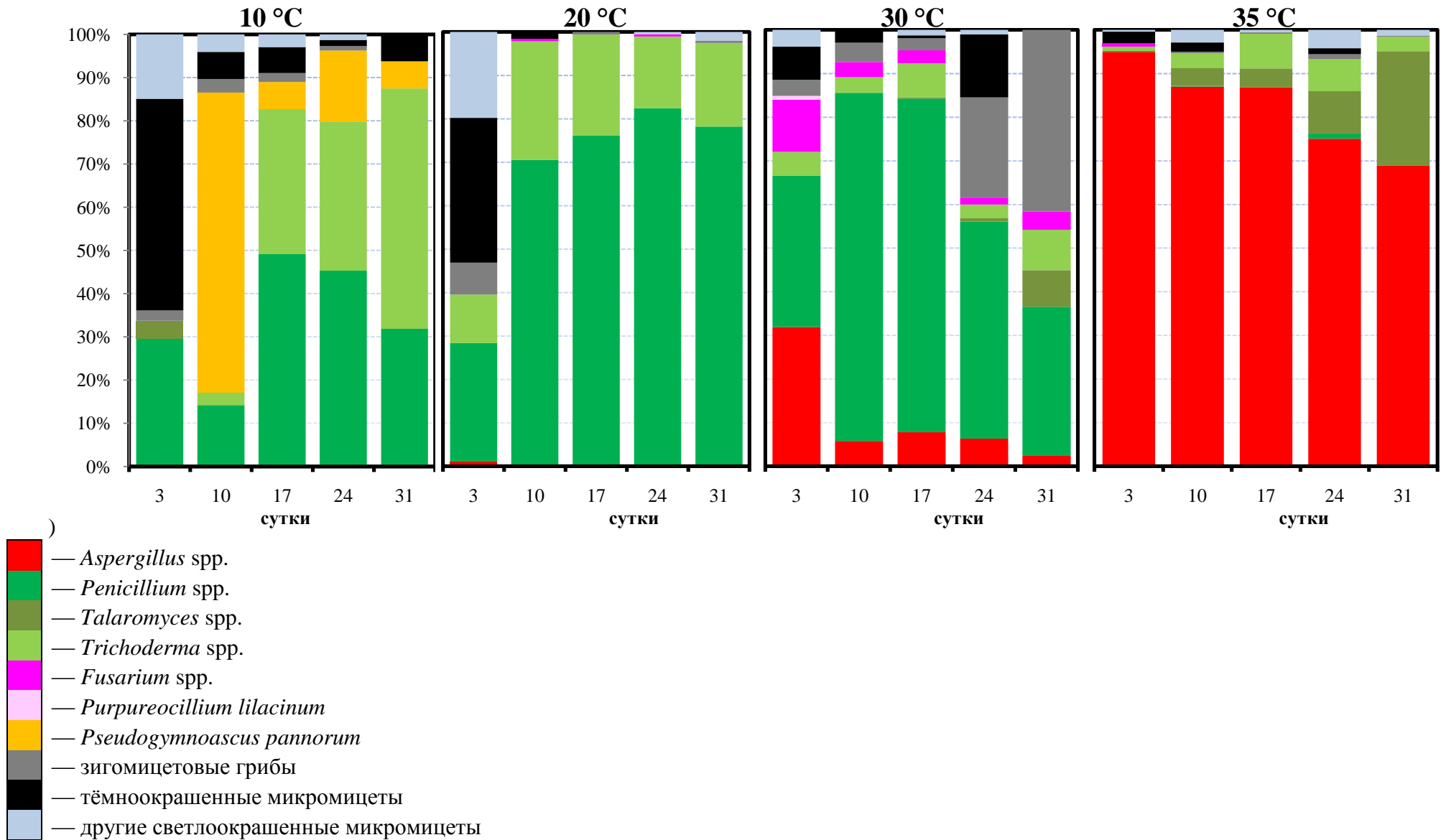
\*Число до знака дроби представляет среднее относительное обилие (%), после — частоту встречаемости (%).



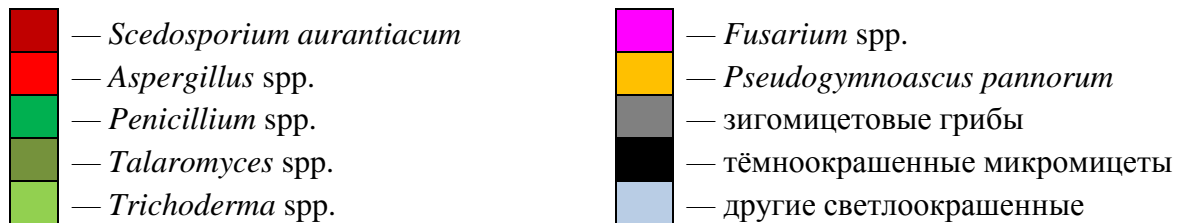
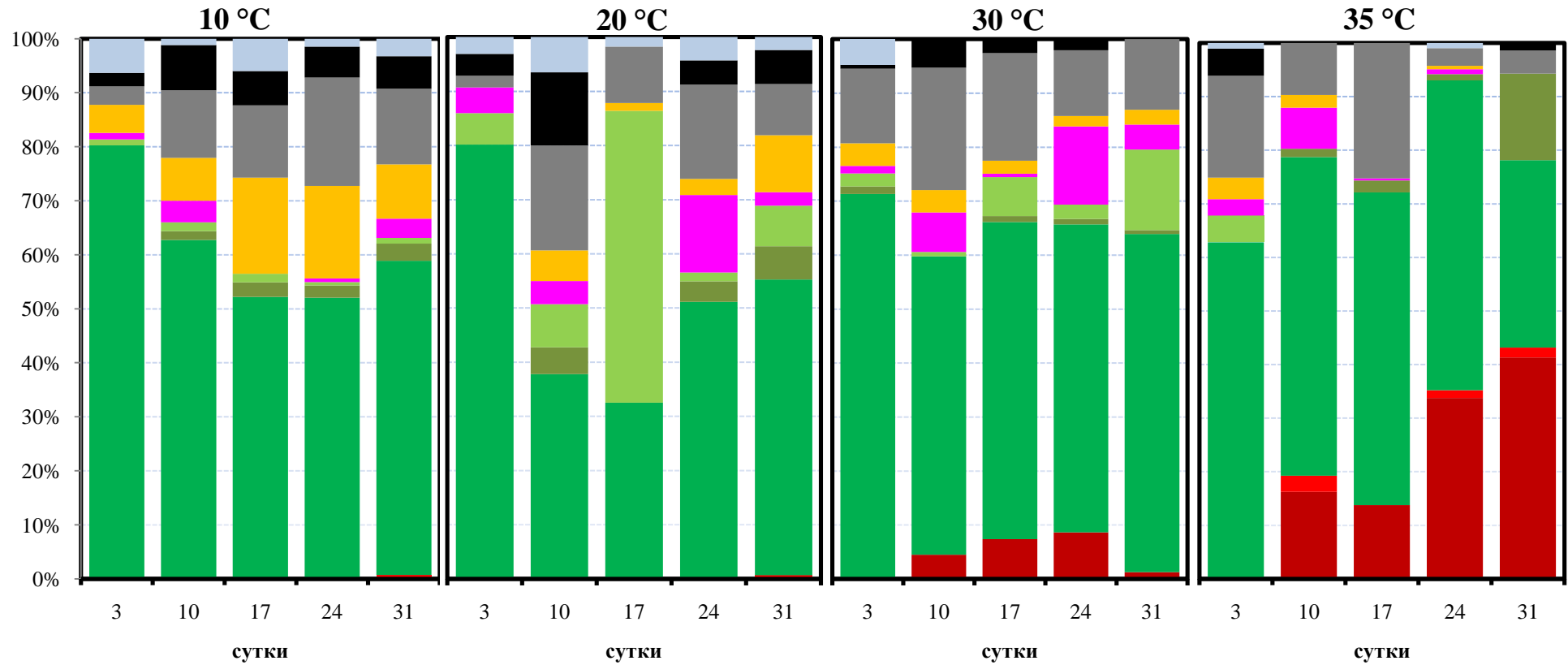
Приложение 5А: Структура грибного сообщества подзола в процессе сукцессии при разных температурах (10, 20, 30 и 35 °С)



Приложение 5Б: Структура грибного сообщества дерно-подзолистой почвы в процессе сукцессии при разных температурах (10, 20, 30 и 35 °C)



Приложение 5В: Структура грибного сообщества урбаноёма в процессе сукцессии при разных температурах (10, 20, 30 и 35 °С)



Приложение 6А: Наборы субстратов, на которых развивался грибной мицелий в течение сукцессии при разных температурах: подзол

температура	сутки	крахмал	арабиноза	янтарная кислота	дульцит	галактоза	глюкоза	маннит	мальтоза	рибоза	сахароза	ксилоза	целлобиоза	аланин	ацетилглюкозамин	цистеин	изолейцин	фенилаланин	гистидин	глутамин	лизин	серин	креатин	аспарагин	
10 °С	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	
	6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	
	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	
	17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1
	24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	31	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
20 °С	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
	6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1
	17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1
	24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1
	31	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1
30 °С	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
	6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1
	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1
	17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1
	24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1
	31	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1
35 °С	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
	6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
	17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1
	24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
	31	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1



**Приложение 6В: Набор субстратов, на которых развивался грибной мицелий в течение сукцессии при разных температурах: урбанозём**

температура	сутки	крахмал	арабиноза	янтарная кислота	Дульцит	галактоза	глюкоза	маннит	мальтоза	рибоза	сахароза	ксилоза	целлобиоза	аланин	ацетилглюкозамин	цистеин	изолейцин	фенилаланин	гистидин	глутамин	лизин	серин	креатин	аспарагин	
10 °C	3	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0		
	6	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
	10	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
	24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1
	31	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1
20 °C	3	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	
	6	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	
	24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	31	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1
30 °C	3	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
	6	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1
	31	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
35 °C	3	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
	6	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
	10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	31	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1

**Приложение 7А: Степень влияния факторов температуры и стадии сукцессии на скорость развития мицелия на использованных субстратах согласно критерию Краскела-Уоллеса (Н): подзол**  
( $p \leq 0,05$ ; н.з. — влияние не значимо)

субстраты	Н (температура)	сумма рангов для разных температур инкубации, °С		субстраты	Н (стадия сукцессии)	сумма рангов для разных стадий сукцессии, сутки	
		макс	мин			макс	мин
все	55,61	10	30	все	19,01	17	31
аминокислоты	54,59	10	30	аминокислоты	16,14	17	31
сахара	41,82	10	30	сахара	13,75	17	31
целлюбиоза	н.з.			глюкоза	н.з.		
цистеин	н.з.			маннит	н.з.		
фенилаланин	н.з.			мальтоза	н.з.		
креатин	н.з.			рибоза	н.з.		
ацетилглюкозамин	86,19	10	35	сахароза	н.з.		
аспарагин	68,57	10	35	аланин	н.з.		
янтарная кислота	62,70	10	30	ацетилглюкозамин	н.з.		
глюкоза	51,98	35	30	фенилаланин	н.з.		
лизин	50,62	35	20	гистидин	н.з.		
сахароза	47,26	35	30	глутамин	н.з.		
дульцит	45,71	35	30	аспарагин	н.з.		
мальтоза	44,83	35	30	цистеин	84,13	31	24
изолейцин	42,13	35	20	крахмал	79,32	24	31
глутамин	39,43	10	30	лизин	41,47	24	17
крахмал	36,19	35	30	креатин	40,62	6	10
аланин	33,33	10	30	арабиноза	36,14	17	31
ксилоза	32,41	10	30	серин	35,72	3	31
арабиноза	30,45	10	30	изолейцин	22,04	6	17
рибоза	27,78	10	35	дульцит	18,32	6	31
серин	20,05	10	35	целлюбиоза	17,03	6	31
маннит	15,30	10	35	янтарная кислота	16,77	6	17
галактоза	12,62	35	30	ксилоза	15,11	17	10
гистидин	10,88	10	30	галактоза	10,50	17	10

**Приложение 7Б: Степень влияния факторов температуры и стадии сукцессии на скорость развития мицелия на использованных субстратах согласно критерию Краскела-Уоллеса (H): дерново-подзолистая почва**

(p ≤ 0,05; н.з. — влияние не значимо)

субстраты	H (температура)	сумма рангов для разных температур инкубации, °С		субстраты	H (стадия сукцессии)	сумма рангов для разных стадий сукцессии, сутки	
		макс	мин			макс	мин
все	45,32	35	30	все	21,03	31	3
сахара	43,71	35	30	сахара	21,49	31	3
аминокислоты	44,24	35	30	аминокислоты	14,15	31	17
глюкоза	н.з.			арабиноза	н.з.		
маннит	н.з.			дульцит	н.з.		
креатин	н.з.			глюкоза	н.з.		
ацетилглюкозамин	88,93	20	30	ацетилглюкозамин	н.з.		
арабиноза	54,34	35	30	креатин	н.з.		
мальтоза	51,31	35	30	лизин	36,28	31	3
дульцит	44,55	35	30	ксилоза	26,66	31	3
глутамин	43,11	20	30	крахмал	25,03	31	3
гистидин	39,94	35	20	цистеин	23,69	6	3
рибоза	39,48	35	30	галактоза	21,64	34	3
цистеин	39,35	30	20	фенилаланин	20,84	31	10
серин	38,28	35	30	изолейцин	18,93	31	3
аланин	38,22	20	30	сахароза	18,90	24	17
янтарная кислота	36,74	30	20	аспарагин	18,46	24	3
аспарагин	36,46	20	30	глутамин	17,01	24	3
целлюбиоза	32,82	20	30	маннит	16,87	31	3
ксилоза	31,15	35	30	рибоза	16,60	6	24
сахароза	27,18	35	30	янтарная кислота	16,28	6	3
изолейцин	25,96	35	30	целлюбиоза	14,73	24	3
крахмал	24,05	35	20	аланин	13,31	10	3
фенилаланин	18,10	35	30	мальтоза	12,33	31	10
лизин	17,71	35	20	гистидин	12,33	31	3
галактоза	11,19	35	30	серин	11,68	31	3



**Приложение 7В: Степень влияния факторов температуры и стадии сукцессии на скорость развития мицелия на использованных субстратах согласно критерию Краскела-Уоллеса (Н): урбанозём**  
( $p \leq 0,05$ ; н.з. — влияние не значимо)

субстраты	Н (температура)	сумма рангов для разных температур инкубации, °С	
		макс	мин
все	н.з.		
аминокислоты	н.з.		
сахара	н.з.		
крахмал	н.з.		
арабиноза	н.з.		
янтарная кислота	н.з.		
дульцит	н.з.		
галактоза	н.з.		
глюкоза	н.з.		
маннит	н.з.		
мальтоза	н.з.		
рибоза	н.з.		
сахароза	н.з.		
ксилоза	н.з.		
целлюбиоза	н.з.		
аланин	н.з.		
ацетилглюкозамин	н.з.		
цистеин	н.з.		
фенилаланин	н.з.		
глутамин	н.з.		
лизин	н.з.		
серин	н.з.		
креатин	н.з.		
гистидин	11,20	30	20
аспарагин	9,11	10	35
изолейцин	8,56	35	10

субстраты	Н (стадия сукцессии)	сумма рангов для разных стадий сукцессии, сутки	
		макс	мин
Все	82,54	24	3
сахара	60,84	24	3
аминокислоты	76,53	24	3
гистидин	н.з.		
лизин	н.з.		
крахмал	63,30	24	3
дульцит	61,85	24	3; 6
целлюбиоза	60,20	24	3
янтарная кислота	57,05	24	3
арабиноза	55,77	24	3
ацетилглюкозамин	55,03	24	3
мальтоза	54,00	24	3
серин	47,51	31	3
ксилоза	45,22	24	3
аспарагин	42,35	24	3
глутамин	40,71	24	3
рибоза	39,27	24	6
маннит	37,86	24	6
сахароза	36,63	24	3
галактоза	36,13	24	6
глюкоза	36,02	24	3
аланин	35,09	24	3
изолейцин	34,01	24	3
фенилаланин	28,58	24	3
цистеин	15,92	6	10
креатин	10,32	24	6

**Приложение 8А: Сравнительная таблица основных показателей, используемых для анализа функционального разнообразия по данным МСТ, для подзола**

Температура (°C)	Сутки сукцессии	Количество потребляемых субстратов	Индекс Шеннон	Индекс Джини	Q-статистика	Индекс Бергера-Паркера	Среднее значение оптической плотности
10	3	17	3,91	0,002	12,47	0,10	0,61
10	6	20	4,09	0,002	17,06	0,10	0,63
10	10	18	4,01	0,002	12,10	0,10	0,71
10	17	20	4,03	0,002	8,41	0,09	0,74
10	24	22	4,08	0,002	5,35	0,09	0,70
10	31	21	4,12	0,002	11,97	0,09	0,68
20	3	22	4,16	0,002	10,54	0,09	0,74
20	6	23	4,20	0,002	7,17	0,09	0,71
20	10	20	3,95	0,003	7,85	0,13	0,55
20	17	17	3,95	0,002	12,70	0,10	0,63
20	24	17	3,87	0,002	6,33	0,11	0,56
20	31	21	4,06	0,003	9,86	0,14	0,49
30	3	22	4,19	0,002	9,49	0,11	0,50
30	6	21	4,09	0,002	11,84	0,10	0,50
30	10	17	3,94	0,002	12,95	0,11	0,44
30	17	19	4,05	0,002	13,19	0,08	0,57
30	24	18	4,03	0,002	14,10	0,10	0,48
30	31	21	4,08	0,002	8,15	0,11	0,39
35	3	21	4,10	0,002	14,82	0,11	0,51
35	6	21	4,13	0,002	12,70	0,11	0,78
35	10	20	4,10	0,002	9,63	0,10	0,58
35	17	19	4,03	0,002	10,24	0,11	0,67
35	24	20	4,02	0,003	10,16	0,12	0,64
35	31	21	4,05	0,002	6,87	0,11	0,54

**Приложение 8Б: Сравнительная таблица основных показателей, используемых для анализа функционального разнообразия по данным МСТ, для дерново-подзолистой почвы**

Температура (°С)	Сутки сукцессии	Количество потребляемых субстратов	Индекс Шеннон	Индекс Джини	Q-статистика	Индекс Бергера-Паркера	Среднее значение оптической плотности
10	3	21	4,02	0,0037	12,47	0,17	0,26
10	6	20	4,19	0,0021	16,82	0,09	0,32
10	10	18	4,04	0,0025	15,34	0,12	0,25
10	17	17	3,93	0,0029	12,77	0,13	0,31
10	24	19	3,99	0,0029	10,13	0,14	0,41
10	31	19	4,04	0,0025	11,01	0,11	0,41
20	3	19	3,92	0,0030	6,90	0,14	0,31
20	6	18	3,95	0,0026	8,04	0,12	0,40
20	10	18	3,96	0,0029	11,44	0,13	0,33
20	17	17	3,93	0,0029	13,78	0,13	0,49
20	24	17	3,89	0,0030	9,12	0,14	0,35
20	31	19	4,03	0,0030	14,57	0,14	0,40
30	3	15	3,30	0,0051	4,11	0,23	0,24
30	6	18	3,90	0,0039	10,97	0,18	0,11
30	10	12	3,26	0,0043	4,28	0,20	0,15
30	17	18	3,75	0,0048	7,71	0,22	0,11
30	24	19	4,06	0,0022	8,68	0,10	0,44
30	31	20	4,07	0,0027	9,20	0,12	0,25
35	3	19	4,04	0,0026	9,35	0,12	0,31
35	6	22	4,18	0,0027	14,46	0,12	0,47
35	10	22	4,30	0,0020	14,44	0,09	0,46
35	17	18	4,08	0,0020	17,42	0,09	0,33
35	24	15	3,78	0,0026	12,17	0,12	0,26
35	31	21	4,25	0,0021	15,26	0,10	0,48

**Приложение 8В: Сравнительная таблица основных показателей, используемых для анализа функционального разнообразия по данным МСТ, для урбанозёма**

Температура (°С)	Сутки сукцессии	Количество потребляемых субстратов	Среднее значение оптической плотности	Индекс Шеннон	Индекс Джини	Q-статистика	Индекс Бергера-Паркера
10	3	13	0,32	3,59	0,003	8,19	0,14
10	6	13	0,36	3,64	0,002	12,25	0,11
10	10	13	0,50	3,64	0,002	10,49	0,11
10	24	20	0,79	4,21	0,002	16,04	0,08
10	31	16	0,59	3,97	0,002	21,71	0,09
20	3	19	0,38	4,04	0,002	10,09	0,11
20	6	21	0,57	4,27	0,002	17,41	0,09
20	10	18	0,46	4,03	0,002	15,84	0,11
20	24	22	0,70	4,34	0,002	15,57	0,07
20	31	20	0,52	4,21	0,002	13,80	0,09
30	3	8	0,22	2,90	0,004	6,90	0,21
30	6	12	0,33	3,52	0,003	20,74	0,12
30	10	22	0,50	4,38	0,002	19,05	0,08
30	24	20	1,00	4,27	0,001	30,38	0,07
30	31	23	0,76	4,40	0,001	18,65	0,07
35	3	17	0,30	3,98	0,002	15,61	0,11
35	6	14	0,33	3,71	0,003	13,15	0,14
35	10	22	0,70	4,27	0,002	22,53	0,09
35	24	23	0,85	4,34	0,001	11,83	0,07
35	31	16	0,46	3,95	0,002	17,66	0,09

**Приложение 9А: Коэффициент корреляции Пирсона между основными показателями, характеризующими функциональное разнообразие грибных комплексов подзола в процессе сукцессии при разных температурах**

(статистически значимые коэффициенты корреляции при  $p \leq 0,05$  отмечены красным цветом)

	Количество потребляемых субстратов	Индекс Шеннон	Индекс Джини	Q-статистика	Индекс Бергера-Паркера	Среднее значение оптической плотности
Количество потребляемых субстратов	1,00	0,87	-0,14	-0,33	-0,11	0,18
Индекс Шеннон	0,87	1,00	-0,33	0,02	-0,32	0,22
Индекс Джини	-0,14	-0,33	1,00	-0,15	1,00	-0,46
Q-статистика	-0,33	0,02	-0,15	1,00	-0,16	0,07
Индекс Бергера-Паркера	-0,11	-0,32	1,00	-0,16	1,00	-0,45
Среднее значение оптической плотности	0,18	0,22	-0,46	0,07	-0,45	1,00

**Приложение 9Б: Коэффициент корреляции Пирсона между основными показателями, характеризующими функциональное разнообразие грибных комплексов дерново-подзолистой почвы в процессе сукцессии при разных температурах**

(статистически значимые коэффициенты корреляции при  $p \leq 0,05$  отмечены красным цветом)

	Количество потребляемых субстратов	Индекс Шеннон	Индекс Джини	Q-статистика	Индекс Бергера-Паркера	Среднее значение оптической плотности
Количество потребляемых субстратов	1,00	0,88	-0,52	0,53	-0,51	0,55
Индекс Шеннон	0,88	1,00	-0,81	0,75	-0,81	0,63
Индекс Джини	-0,52	-0,81	1,00	-0,67	1,00	-0,71
Q-статистика	0,53	0,75	-0,67	1,00	-0,67	0,41
Индекс Бергера-Паркера	-0,51	-0,81	1,00	-0,67	1,00	-0,70
Среднее значение оптической плотности	0,55	0,63	-0,71	0,41	-0,70	1,00

**Приложение 9В: Коэффициент корреляции Пирсона между основными показателями, характеризующими функциональное разнообразие грибных комплексов урбанозёма в процессе сукцессии при разных температурах**

(статистически значимые коэффициенты корреляции при  $p \leq 0,05$  отмечены красным цветом)

	Количество потребляемых субстратов	Индекс Шеннон	Индекс Джини	Q-статистика	Индекс Бергера-Паркера	Среднее значение оптической плотности
Количество потребляемых субстратов	1,00	0,98	-0,85	0,43	-0,84	0,74
Индекс Шеннон	0,98	1,00	-0,92	0,52	-0,92	0,74
Индекс Джини	-0,85	-0,92	1,00	-0,57	1,00	-0,78
Q-статистика	0,43	0,52	-0,57	1,00	-0,58	0,59
Индекс Бергера-Паркера	-0,84	-0,92	1,00	-0,58	1,00	-0,77
Среднее значение оптической плотности	0,74	0,74	-0,78	0,59	-0,77	1,00