

УДК 631.466.1 : 574.47

© А. Е. Иванова, В. В. Николаева

**ВЛИЯНИЕ РАЗЛОЖЕНИЯ ОПАДА НА ФОРМИРОВАНИЕ ГРИБНЫХ СООБЩЕСТВ ГОРОДСКИХ ПОЧВ (НА ПРИМЕРЕ МОСКВЫ)**

IVANOVA A. E., NIKOLAEVA V. V. INFLUENCE OF LITTER DESTRUCTION ON THE FORMATION OF FUNGAL COMMUNITIES OF URBAN SOILS (MOSCOW)

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Россия  
М. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia  
ivanovaane@gmail.com*

Исследованы сукцессии сообществ почвенных культивируемых грибов в ходе 2-летнего эксперимента по разложению опада липы в городском урбаноземе и фоновой дерново-подзолистой почве: с поверхности разлагающегося опада, из контактного с опадом почвенного слоя (0.5 см) и самих почв в качестве контроля. При внесении опада в городскую почву поступает иное сообщество микромицетов, отличное от имеющегося почвенного, что способствует общему увеличению исходно более низкого разнообразия грибов в урбаноземе. В период разложения субстрата в контактном с опадом почвенном слое разнообразие грибов возрастает, в структуре грибных сообществ увеличивается присутствие эпифитных и целлюлозолитических грибов с поверхности опада. Более того, активизируется развитие пула грибов, характерных для фоновых почв, но не выявляемых на опаде и в городской почве без опада. В урбаноземе изменения грибных сообществ контактного слоя на каждом этапе происходят быстрее, а в фоновой почве постепенно. После разложения опада изменения сообществ грибов в урбаноземе не сохраняются. В фоновой почве все изменения при поступлении и разложении опада происходят в границах почвенного сообщества.

Ключевые слова: городские почвы, разложение опада, микроскопические грибы, сукцессия.

The successions of communities of cultivated soil fungi from litter decomposition were investigated in urban soils of Moscow (district Tuschino). Litter of *Tilia cordata* was incubated during 2 years into Urbic Technosols Humic of residential area and Albic Retisols of urban forest as background soil. There were investigated fungal communities in three ecotopes: the surface of decomposing litter, soil layer touching with litter (0.5 cm), and soil samples as control. The microfungus community arrives with litter into urban soil; it differs from that one existing in the soil. That promotes for enrichment of initially lower fungal diversity of urban soil. During the substrate decomposing the total fungal diversity and the presence of epiphytic and cellulolytic fungi is increased in soil layer contacted with litter. Moreover, in this soil layer a pool of fungi typical for background soil is found out and some of these fungi have not been detected in the litter and in control samples of urban soil. The structure of fungal communities from soil layer contacted with litter changes more rapidly and abruptly in urban soil in comparison with its gradual change in background soil. An increase of species diversity and changes of structure of fungal community of soil layer contacted with litter are disappearing in urban soil after litter decomposition. It is because a one-time litter application has little influence on urban soil mycobiota. It needs a regular addition of litter into soils for decrease of urban soil degradation. In background soil all changes of fungal communities determined by litter's adding and decomposition are part of soil mycobiota content because of regular litter addition.

Key words: urban soil, litter decomposition, microscopic fungi, succession.

В настоящее время собраны обширные сведения об особенностях структуры грибных сообществ при разложении растительных остатков в естественных условиях лесных экосистем, подробно изучены сукцессионные изменения состава грибов на разных этапах деструкции опада, свойства и взаимосвязи до-

минирующих на разных стадиях разложения видов (Chastukhin, Nikolaevskaya, 1969; Aristovskaya, 1980; Ljungdahl, Eriksson, 1985; Rayner, Boddy, 1988; Eriksson et al., 1990; Grishina et al., 1990; Semenova, 2002; Osono et al., 2003; Terekhova, Semenova, 2005; Osono et al., 2006; Osono, 2007; Rakhleeva et al., 2011). Однако

в современной биосфере значительно возрастает роль почв, сформированных в результате деятельности человека, — почв городских экосистем (Soil., 1997; Gerasimova et al., 2003; McDonald et al., 2013). Для урбоэкосистем характерен ряд особенностей, которые могут определять иные закономерности формирования грибных сообществ городских почв. Это сокращение и замещение зональной древесной растительности искусственными посадками (Soil., 1997), ежегодное изъятие листового опада (Resolution., 2010) и широко внедряемое использование органо-минеральных рекультивационных смесей (Resolution., 2002; Prokofyeva et al., 2011).

Последствия хозяйственного использования городских территорий для почвенной микобиоты активно изучаются. К настоящему времени собран уже ряд данных, свидетельствующих о снижении целлюлозной активности микроорганизмов в антропогенно-преобразованных городских почвах, о деградации разнообразия и изменении структуры важнейшей функциональной группы целлюлозолитических грибов (Svistova et al., 2003; Pavao-Zuckerman, Coleman, 2005; Shan et al., 2008; Ivanova et al., 2008, 2015).

При угнетении в городах растительности и подстилки из листового опада почвенные грибные сообщества лишаются важного местообитания и субстрата для роста, снижается возможность распространения грибных спор (Newbound et al., 2010). Изменяется не только объем, но и химический состав подстилок в результате деятельности человека, что также оказывает влияние на состав грибных сообществ в городских почвах (Carreiro, 2005). Наибольшее сокращение численности жизнеспособных грибов-деструкторов органических остатков в городских условиях может отмечаться в весенний период, особенно после мало-снежных зим (Artamonova, 2005).

Причиной этого служит повсеместный сбор и вывоз осеннего листового опада. Однако нормативные документы (Resolution., 2002, 2010) предусматривают уборку листьев с тротуаров, дорог и с поросших травой газонов на расстоянии 10 м от проезжей части и 5 м от домов. На большем удалении листовая опад предписано не вывозить, а распределять по поверхности с последующей осенней или весенней неглубокой (5—10 см) прикопкой и полностью сохранять на территориях лесопарков, парков и скверов. Однако в большинстве случаев это правило не соблюдается.

Целью работы был анализ изменения сообществ культивируемых микроскопических грибов при сохранении и разложении растительного опада липы в городских почвах (на примере г. Москвы).

## Материалы и методы

Исследование проводили на двух участках городских почв, расположенных в районе Тушина (г. Москва, СЗАО), где уже около 10 лет осуществляется мониторинг состояния городских территорий (Ivanova et al., 2008, 2015; Stroganova et al., 2008; Marfenina et al., 2011; Samoylova, Rakhleeva, 2011; Prokofyeva et al.,

2013). Подробное описание объектов, их физико-химических свойств и показателей биологической активности представлено в отдельных публикациях (Stroganova, 2008; Ivanova et al., 2015), поэтому здесь приводим их краткую характеристику.

Первый участок — урбанозем, расположен во дворе жилого квартала 50-летней застройки. Растительность представлена посадками липы, березы, клена, рябины (проективное покрытие ~ 10—15 %), в травяном покрове — подорожник, клевер, лапчатка, пырей (развит слабо). В почвенном профиле заметно использование органо-минеральных смесей. Подстилка практически отсутствует, что связано с регулярной уборкой территории.

Второй участок — дерново-подзолистая почва, расположена в сосново-широколиственном лесопарке Алешкинский. Была выбрана в качестве фоновой, так как профиль и свойства соответствуют природным аналогам, выражен горизонт лесной подстилки (~ 2 см). Рекреационная нагрузка на участок минимальная.

Сообщества микроскопических грибов при разложении опада исследовали методом изоляции опада в капроновых мешках (размер мешочков — 10 × 10 см, размер ячеек капрона — 0.1 мм во избежание попадания внутрь мезофауны) (Striganova, 1975; Verhoef, 1995; Osono et al., 2007). В качестве субстрата использовали нестерильный опад липы (*Tilia cordata*), который помещали по 1 г в каждый мешочек. Мешочки размещали вертикально в верхние почвенные горизонты (0—10 см).

Модельный эксперимент был заложен в ноябре 2009 г. по окончании листопадного периода. Работы осуществляли по сентябрь 2011 г. Отбор проб проводили посезонно: в конце осени (ноябрь — 0 и 12 месяцев инкубации); в начале весны после снеготаяния (март—апрель — 5 и 17 месяцев инкубации); в начале лета (июнь — 7 и 19 месяцев); в начале осени до листопада (сентябрь — 10 и 22 месяца). В каждый период в течение двух лет эксперимента изымали по 6 мешочков с остатками опада и отбирали образцы прилегающего к опадку контактного почвенного слоя (0.5 см). Для контроля отбирали образцы верхних горизонтов самих городских почв на удалении 2—3 м в 3-кратной повторности.

Сообщества грибов с разлагающегося опада изучали методом отпечатков (Methods., 1991). Повторность чашек Петри для каждого мешочка была 3-кратной. Анализ грибных сообществ из почвенных образцов (контактного слоя и контроля) проводили стандартным методом посева почвенных разведений (Methods., 1991). Предварительно почвенные образцы обрабатывали на приборе Vortex (в режиме 3000 об./мин, 2 мин) для десорбции микроорганизмов с поверхности почвы. Посевы осуществляли из разведения 1 : 100. Повторность навесок для каждого образца 2-кратная, повторность чашек Петри для каждой навески 3-кратная. Выделение микроскопических грибов во всех экспериментах осуществляли на питательную среду Чапека с добавлением в качестве бактериального ингибитора стрептомицина (100 мг/л). Посевы инкубировали

в термостате при 25 °С в течение 10—14 суток. Идентификацию чистых культур проводили по культурально-морфологическим признакам с использованием современных определителей для соответствующих групп и родов и последующей проверкой по таксономической базе данных Index Fungorum.

Для описания структуры грибных сообществ и выявления доминирующих групп и родов грибов использовали показатели частоты встречаемости и относительного обилия видов, рассчитывали индексы разнообразия Шеннона, индексы сходства Сёренсена—Чекановского (Methods..., 1991). Градации для разделения видов на группы по частоте встречаемости применяли следующие: доминирующие ( $\geq 60\%$ ), частые ( $\geq 30\%$ ), редкие ( $\geq 10\%$ ), случайные (менее 10%). Градации видов по обилию применяли следующие: доминирующие ( $\geq 30\%$ ), типичные ( $\geq 10\%$ ), редкие (менее 10%) (Mirchink, 1988).

Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Office Excel 2010. Факторный анализ (методом главных компонент) структуры грибных сообществ выполнен по показателям относительного обилия в Statistica 7.0.

## Результаты

В городской почве урбаноземе видовое богатство грибных сообществ, выделяемое как с поверхности опада, так и из почвенных образцов контактного с опадом слоя и контрольных, на каждом этапе эксперимента было меньше, чем в фоновой почве (табл. 1). Наибольшее богатство и индексы разнообразия Шеннона грибных сообществ и в урбаноземе, и в фоновой почве на всем протяжении эксперимента регистрировали в прилегающем (контактном) к разлагающемуся опадом слою. Однако к концу эксперимента — к окончанию разложения опада — в урбаноземе видовое разнообразие сообщества контактного слоя снижалось, тогда как в фоновой почве в контактном слое разнообразие сохранялось на достаточно высоком уровне.

Сценарии изменения грибных сообществ контактного слоя по мере разложения опада в урбаноземе и в фоновой почве были сходны, их можно наглядно проследить при анализе индексов сходства Сёренсена—Чекановского, рассчитанных для пар сообществ контактного слоя с опадом и контактного слоя с контрольной почвой (рис. 1). В первый год деструкции опада в контактном с субстратом слое сходство с сообществом опада возрастало (рис. 1, а), что указывает на поступление грибов с поверхности опада в прилегающий слой. При этом сообщество контактного слоя оказалось максимально отлично от сообществ, выделяемых из самих городских почв (рис. 1, б), т. е. после помещения опада в почву в прилегающем почвенном слое происходило резкое изменение исходных грибных сообществ, которое сохранялось до конца разложения опада. К концу эксперимента, наоборот, в контактном слое уменьшалось присутствие видов с остатков опада (рис. 1, а), а сообщество контактного слоя снова соответствовало контрольной почве (рис. 1, б).

Однако скорости изменения грибных сообществ контактного слоя по мере разложения опада в исследованных почвах различались: в урбаноземе все изменения происходили быстрее, были резче. При анализе уравнений, описывающих тренды изменения коэффициентов сходства Сёренсена—Чекановского, видно, что в урбаноземе сходство сообществ на опаде и в контактном слое возрастало в начале разложения и уменьшалось в конце быстрее, чем в фоновой почве. Это отражают большие значения коэффициентов при  $t^2$ , описывающих крутизну параболы. Расчет координат вершин парабол ( $t_0$ ,  $S_0$ ), описывающих тренды (рис. 1, а), показал, что максимального сходства ( $t_0$ ) сообщества контактного слоя и разлагающегося опада в урбаноземе достигали уже спустя 11.6 месяцев инкубации, тогда как в фоновой почве лишь через 14.6 месяцев, т. е. позже на 3 месяца. При этом сходство видового состава и структуры сообществ в обеих почвах не превышало 40% ( $S_0 = 0.4$ ).

Тренды изменения коэффициентов сходства Сёренсена—Чекановского сообществ контактного слоя с

Таблица 1

Сравнение сообществ микроскопических грибов\*

Месяц экспозиции	Урбанозем						Дерново-подзолистая почва					
	разлагающийся опад		контактный слой		контрольная почва		разлагающийся опад		контактный слой		контрольная почва	
	N	H'	N	H'	N	H'	N	H'	N	H'	N	H'
0	7	—	—	—	10	1.92	7	—	—	—	14	2.33
5	10	1.75	13	2.42	8	1.78	11	1.50	17	2.67	10	2.02
7	8	1.97	18	2.68	15	2.42	12	2.12	20	2.86	17	2.60
10	11	1.84	18	2.64	13	2.29	13	2.31	23	2.84	17	2.53
12	7	2.08	14	2.51	11	2.16	6	2.27	26	3.08	18	2.68
17	5	1.08	18	2.66	8	1.37	7	1.49	21	2.80	9	1.84
19	6	1.60	11	2.21	10	2.01	8	1.80	17	2.69	11	2.35
22	4	1.09	9	1.95	8	1.59	—	—	—	—	13	2.43

\*В системе «разлагающийся опад—контактный слой—контрольная почва» в фоновой дерново-подзолистой почве и в урбаноземе; N — количество видов, H' — индекс разнообразия Шеннона.

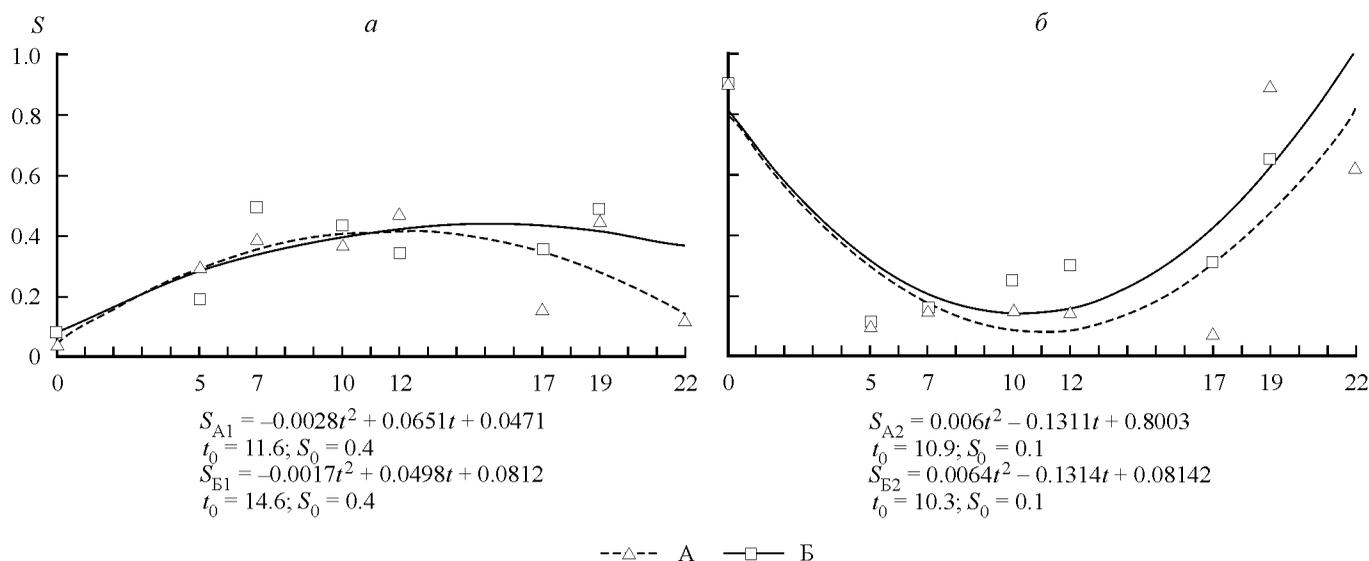


Рис. 1. Тренды изменения индексов сходства Сёренсена—Чекановского ( $S$ ) структуры культивируемых грибных сообществ контактного с разлагающимся опадом слоя с сообществом на опаде ( $a$ ) и сообществом самих почв ( $b$ ) в урбаноэме (А) и фоновой дерново-подзолистой почве (Б).

По оси абсцисс: время экспозиции, месяцы.

микобиотой самих почв оказались фактически сходны в обеих почвах (рис. 1, б). Коэффициенты сходства были минимальны ( $S_0 = 0.1—0.2$ ) уже на первых периодах разложения опада, и после 10—11 месяцев ( $t_0 = 10.3—10.9$ ) сообщество контактного слоя начинало приобретать черты исходной контрольной почвы. Спустя 1.5 года коэффициенты сходства сообществ возрастали достаточно резко, что может указывать на весьма быстрое замещение сформированного сообщества контактного слоя по окончании разложения опада микромицетами, присутствующими в самой почве.

При анализе сукцессии грибных сообществ на опаде в урбаноэме был выявлен одинаковый набор доминирующих по обилию и встречаемости видов с таковым на опаде в фоновой почве (табл. 2). В первый год деструкции на разных этапах доминировали темноокрашенные грибы — представители эпифитной микобиоты листового опада *Alternaria alternata*, *Cladosporium cladosporioides*, *Papulaspora immersa*. Как частые, но с низким обилием встречались *Aureobasidium pullulans*, *Humicola grisea*, а также *Mucor hiemalis*, как редкие и случайные — представители рода *Trichoderma*.

Во второй год разложения опада в городских почвах присутствие эпифитных видов *Alternaria alternata* и *Cladosporium cladosporioides* сокращалось, на доминирующие позиции в обеих почвах на разлагающемся опаде выходили типичные почвенные грибы, обильно выделяемые и из контрольных почв, — *Cunninghamella echinulata*, *Albonectria rigidiuscula*, *Penicillium waksmanii*.

Можно выделить некоторые особенности протекания грибной сукцессии на разлагающемся опаде в урбаноэме (табл. 2). Так, вид *Trichoderma virens* доминировал на первых этапах разложения, тогда как в фоновой почве только в конце. Появление *Papulaspora*

*immersa* регистрировали через 10—12 месяцев, что значительно позже, чем в фоновой почве. Спустя год в урбаноэме полностью элиминировал вид *Humicola grisea*, сокращалось присутствие вида *Mucor hiemalis*, тогда как на опаде в лесопарке их доминирование сохранялось.

Полученные нами данные о составе грибов — деструкторов опада в городском урбаноэме в целом соответствуют известным закономерностям присутствия тех или иных видов грибов на разных стадиях разложения растительных остатков в зависимости от наличия компонентов субстрата — преобладанию эпифитных видов в начале разложения и поздних колонизаторов опада к концу разложения (Chastukhin, Nikolaevskaya, 1969; Ljungdahl, Eriksson, 1985; Eriksson et al., 1990; Osono et al., 2003). Однако в начале разложения опада в урбаноэме, да и в фоновой почве городского лесопарка, нами не были обнаружены представители родов *Phoma*, *Dicoccum*, а также *Acremonium*, *Penicillium*, которые часто встречаются как типичные представители подгоризонта подстилки L на стадии развития первичных сапротрофных грибов (Semenova, 2002; Terekhova, Semenova, 2005; Osono et al., 2006; Chigineva et al., 2009).

На втором этапе разложения опада в урбаноэме доминировали виды родов *Fusarium* и *Penicillium*, как и в почвах ненарушенных лесных экосистем (Rayner, Boddy, 1988; Rakhleeva et al., 2011). Однако далее в природных условиях по мере истощения субстрата возрастает встречаемость поздних колонизаторов растительных остатков — грибов родов *Trichoderma*, *Chaetomium*, *Mycogone*, *Mortierella* (Blanchette, 1995; Osono et al., 2003; Terekhova, Semenova, 2005), появляются стерильные мицелии, представители типичных почвенных родов *Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium* (Blanchette, 1995; Semenova, 2002; Osono, 2007; Rakhleeva et







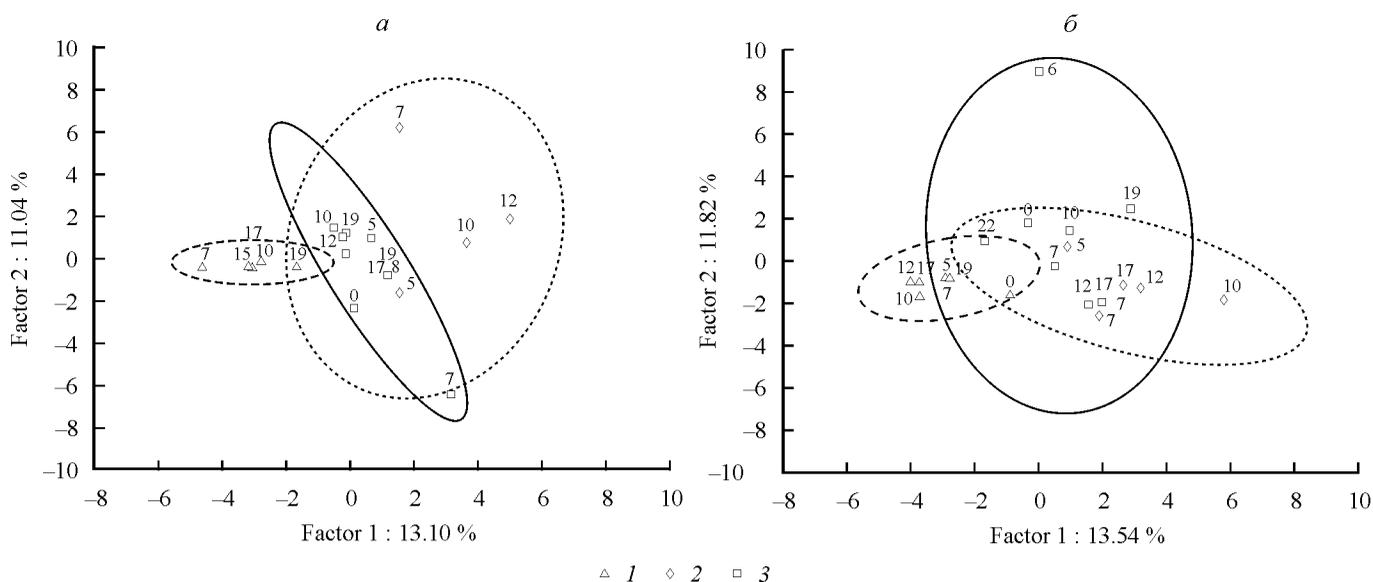


Рис. 2. Многофакторный анализ (метод главных компонент) культивируемых грибных сообществ на разлагающемся опаде (1), в контактом с ним почвенном слое (2) и в контрольной почве (3) на исследованных участках урбанозема (а) и дерново-подзолистой почвы (б).

al., 2011). На последних стадиях разложения опада в городских почвах мы тоже регистрировали уменьшение видового разнообразия (см. табл. 1), но в составе сообщества опада в урбаноземе абсолютно доминировали по разнообразию, обилию и встречаемости представители отдела *Zygomycota*: *Cunninghamella echinulata*, *Mucor hiemalis*, *Mortierella gamsii* (см. табл. 2). Возможно, их развитие обусловлено появлением дополнительного количества легкодоступных источников углерода из прилегающего к опаду слоя почвы. Увеличение доступности углерода в почве при разложении растительных остатков может вызывать перестройки в структуре сообщества почвенных грибов в сторону доминирования первичных колонизаторов (Chigineva et al., 2009).

Сообщества микромицетов в самом урбаноземе существенно отличались по структуре от фоновой дерново-подзолистой почвы (см. табл. 2). Для урбанозема в каждый сезон было характерно сниженное видовое разнообразие, меньшее количество редких и случайных видов, но установлено возрастание доли в сообществе доминирующих видов, когда более трети сообщества представлено частыми, типичными и даже доминирующими по встречаемости и обилию видами. Феномен снижения разнообразия при одновременном возрастании концентрации доминирования на фоне смены состава доминирующих видов является характерной чертой почвенной микобиоты городских экосистем и был описан неоднократно (Marfenina et al., 2002; Svistova et al., 2003; Marina-Chernnykh, 2012). Можно отметить также появление в городском урбаноземе в отдельные сезоны грибов рода *Aspergillus*, что является другой важной особенностью городских почв (Marfenina et al., 2014), например, *Aspergillus fumigatus* выделялся в исследованном урбаноземе как доминирующий по частоте встречаемости и обилию летом—в начале осени 2010 г.

При попадании в урбанозем растительных остатков в контактом с опадом почвенном слое в первый год разложения были обнаружены виды грибов, развивавшиеся в ходе сукцессии на опаде, — *Alternaria alternata*, *Cladosporium cladosporioides*, *Aureobasidium pullulans*, *Papulaspora immersa*, *Humicola grisea*, *Chaetomium globosum*, *Trichoderma virens*. Подчеркнем, что в контактом слое урбанозема также выделялись виды, не обнаруженные ни на опаде, ни в самом урбаноземе, но присутствовавшие в фоновой почве, например *Sarocladium strictum*, *Trichoderma koningii*, *Mucor heterogamus* (см. табл. 2), т. е. поступление субстрата в почвенный слой могло активировать покоящийся пул грибов, сохранявшихся, но не развивавшихся в городской почве в обычных условиях. Во второй год разложения в контактом слое также присутствовал ряд видов с поверхности разлагающегося опада — *Trichoderma virens*, *Mucor hiemalis*, *Cunninghamella echinulata*, *Penicillium waksmanii*, *Cladosporium herbarum*, но выявленные ранее редкие и случайные новые виды уже не выделялись. В эти периоды в составе грибного сообщества контактного слоя отмечали большое разнообразие грибов, характерных для поздних стадий разложения растительных остатков (Chastukhin, Nikolaevskaya, 1969; Semenova, 2002; Osono et al., 2003; Osono, 2007; Rakhleeva et al., 2011), — видов родов *Aspergillus*, *Chaetomium*, *Fusarium*, *Mortierella*, *Penicillium*, *Trichoderma* (рис. 2). Интересно отметить, что на самом опаде многие виды не выделялись, некоторые из них могли как редкие, случайные выделяться в контрольных образцах почв. Однако вблизи разлагающегося субстрата в контактом слое эти грибы присутствовали иногда даже как частые, типичные.

Грибное сообщество из контактного с опадом слоя в урбаноземе в целом имело ряд общих черт с сообществом контактного слоя фоновой дерново-подзолистой почвы, где также в первый год разложения опада воз-

растало присутствие эпифитных и целлюлозолитических грибов, не выделяемых из контрольных образцов. Однако сукцессионная смена видов в контактном с опадом слое в урбаноэме происходила резко, на каждом следующем этапе встречаемость и обилие доминировавших в предыдущий период видов могли изменяться существенно (см. табл. 2), тогда как в фоновой почве в контактном слое уровень присутствия видов изменялся постепенно на протяжении нескольких периодов.

Таким образом, при поступлении субстрата в урбаноэме развивалось значительно более разнообразное грибное сообщество, но после разложения опада эти виды снова не выделялись. Следовательно, прикопка растительных остатков может приводить к увеличению видового разнообразия микромицетов за счет развития видов с поверхности опада и появления видов, характерных для зональной почвы. В нашей отдельной публикации (Ivanova et al., 2015) было показано, что в результате поступления растительного опада в городской и фоновой почвах в контактном с опадом слое спустя год происходило увеличение целлюлазной активности и возрастание субстратиндуцированного целлюлозой дыхания почвенных микроорганизмов, в том числе грибов.

Факторный анализ структуры грибных сообществ подтвердил описанные выше особенности грибных сообществ из разных экониш и выявил принципиальные отличия в формировании грибного сообщества урбаноэма от фоновой дерново-подзолистой почвы (рис. 2). В фоновой почве грибные сообщества на разлагающемся опаде и в контактном с опадом почвенном слое входили в состав пула грибов, присутствующих в самой (контрольной) почве, и были между собой тесно взаимосвязаны. Напротив, в условиях городского урбаноэма сообщество грибов, которое поступало в почву с опадом и развивалось в ходе его разложения, достоверно отличалось от сообщества городской почвы, в которую этот опад поступал. В контактном слое в ходе разложения опада исходное почвенное сообщество существенно трансформировалось, максимально отличаясь от контроля и от опада на средних этапах разложения опада через 7—12 месяцев, однако к концу разложения опада почва контактного слоя снова становилась «типичной городской почвой». Обратим внимание, что изменение грибного сообщества контактного слоя происходило не в сторону развития видов с поверхности разлагающегося опада, а поступление опада оказало затравочный эффект, явилось пусковым механизмом для развития собственного микробного пула городской почвы (Zvyagintsev et al., 1992), который, однако, после исчерпания субстрата не сохранялся в активном состоянии.

Возврат к исходному состоянию состава и структуры почвенных грибных сообществ после полного разложения растительного опада обусловлен буферными свойствами почв, способностью «помнить» определенный набор химических и биологических свойств, характерных для данной почвы, и поддерживать этот набор при неэкстремальных непостоянных воздействиях (Zvyagintsev et al., 1992). В фоновой лесной почве

все сукцессионные изменения грибного сообщества контактного слоя при разложении опада происходили в диапазоне разнообразия микобиоты дерново-подзолистой почвы, поскольку регулярное поступление опада является типичным для данной почвы. В городском урбаноэме изменения в грибном сообществе контактного слоя имели временный характер и не сохранились после разложения опада, конечное сообщество контактного слоя снова заменилось сообществом городской почвы, так как внесение растительного опада явилось временным, однократно действующим фактором.

## Обсуждение

Таким образом, в городском урбаноэме обнаруживается меньшее видовое богатство и сниженное разнообразие микроскопических грибов по сравнению с фоновой почвой, в структуре сообществ возрастает число и доля доминирующих и типичных видов, сокращается присутствие редких и случайных видов. Прикопка растительного опада, как предписывают нормативные документы (но не всегда они исполняются), может служить источником поступления в городскую почву эпифитных и целлюлозолитических грибов, более того, способствует созданию условий для развития сохраняющегося в почве пула микроскопических грибов. Аккумуляция в городских почвах природных растительных субстратов благоприятна для формирования разнообразного грибного сообщества и может помочь в уменьшении деградации городских почв. Однако однократные мероприятия не дают длительного положительного эффекта, и после разложения растительных остатков почвенные грибные сообщества снова становятся «городскими», с обедненным разнообразием. Для активации пула и закрепления активированного разнообразия почвенной микобиоты в городе требуется регулярная (ежегодная) прикопка растительных остатков.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам кафедры географии почв факультета почвоведения МГУ, к. б. н. Т. В. Прокофьевой и к. б. н. А. А. Рахлеевой за ценные рекомендации и помощь при планировании эксперимента и в процессе работы на объектах, а также проф. О. Е. Марфениной за поддержку и ценные замечания при обсуждении результатов.

Проведение полевых и лабораторных исследований, выделение и учет грибных сообществ выполнены в рамках темы по госзаданию МГУ «Роль геохимической деятельности почвенных микроорганизмов в поддержании стабильности наземных экосистем». Обобщение полученных результатов выполнено при поддержке гранта РФФИ № 15-29-02499\_офи\_м «Почва как природный банк микробного биоразнообразия: новые подходы и актуальные аспекты». Идентификацию видов микроскопических грибов осуществляли при поддержке гранта РФФИ № 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

## REFERENCES

- Aristovskaya TV (1980) Microbiology of soil formation processes. Nauka, Leningrad (in Russ.)
- Artamonova VS (2005) Modern aspects of the remediation of the biological properties of urban soils. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* (5):855—864 (in Russ.)
- Blanchette RA (1995) Degradation of the lignocellulose complex in wood. *Can J Bot* 73(S1):999—1010
- Carreiro MM (2005) Effects of urbanization on decomposer communities and soil processes in forest remnants. In: Johnson EA and Klemens MW (eds) *Nature in Fragments: The Legacy of Sprawl*. Columbia University Press, New York, pp 125—143
- Chastukhin VYa, Nikolaevskaya MA (1969) Biodegradation and re-synthesis of organic substances in nature. Nauka, Leningrad (in Russ.)
- Chigineva NI, Aleksandrova AV, Tiunov AV (2009) The addition of labile carbon alters litter fungal communities and decreases litter decomposition rates. *Appl Soil Ecol* 42:264—270
- Eriksson KEL, Blanchette RA, Ander P (1990) Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components. Springer Berlin Heidelberg
- Gerasimova MI, Stroganova MN, Mozharova NV, Prokofyeva TV (2003) Anthropogenic soils: genesis, geography, reclamation. *Oykumena, Moskva* (in Russ.)
- Grishina LA, Koptsik GN, Makarov MI (1990) Transformation of soil organic matter. *Izdatelstvo Moskovskogo universiteta, Moskva* (in Russ.)
- Ivanova AE, Sukhanova II, Marfenina OE (2008) Functional diversity of microscopic fungi in urban soils of different ages of formation. *Mikologiya i fitopatologiya* 42(5): 450—460 (in Russ.)
- Ivanova AE, Nikolaeva VV, Marfenina OE (2015) Changes in the cellulolytic activity of urban soils induced by the removal of plant litter (using Moscow as an example). *Euras Soil Sci* 48(5):501—508
- Ljungdahl LG, Eriksson K-E (1985) Ecology of microbial cellulose degradation. In: Marshall KC (ed). *Advances in microbial ecology, vol 8*: Plenum, New York
- Marfenina OE, Bubnova EN, Semenova TA, Ivanova AE, Danilogorskaya AA (2014) Fungi of the genus *Aspergillus*: distribution and storage conditions in different natural environments (for example, the European part of Russia). *Mikologiya i fitopatologiya* 48(3):10—24 (in Russ.)
- Marfenina OE, Kulko AB, Ivanova AE, Sogonov MV (2002) Microscopic fungi in the environment of the city. *Mikologiya i fitopatologiya* 36(4):22—32 (in Russ.)
- Marfenina OE, Makarova NV, Ivanova AE (2011) Opportunistic fungi in soils and surface air of a megapolis (for the Tushino Region, Moscow). *Microbiology* 80(6):870—876
- Maryina-Chermnykh OG, Maryin GS, Apaeva NN (2012) Effect of intensive anthropogenic influence on the formation of fungi communities and soil phytotoxicity. *Vestnik Altayskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta* 10(96): 72—77 (in Russ.)
- McDonald RI, Marcotullio PJ, Güneralp B (2013) Urbanization and global trends in biodiversity and ecosystem services. In: Elmqvist T et al (eds) *Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities: a global assessment*. Springer, Dordrecht—Heidelberg, pp 31—52
- Methods of soil microbiology and biochemistry (1991) In: Zvyagintsev DG (ed) *Izdatelstvo Moskovskogo universiteta, Moskva* (in Russ.)
- Mirchink TG (1988) Soil mycology. *Izdatelstvo Moskovskogo universiteta, Moskva* (in Russ.)
- Newbound M, McCarthy MA, Lebel T (2010) Fungi and the urban environment: A review. *Landscape and Urban Planning* 96:138—145
- Osono T (2007) Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. *Ecol Res* 22(6):955—974
- Osono T, Fukasawa Y, Takeda H. (2003) Roles of diverse fungi in larch needle-litter decomposition. *Mycologia* 95(5):820—826
- Osono T, Hirose D, Fujimaki R (2006) Fungal colonization as affected by litter depth and decomposition stage of needle litter. *Soil Bio Biochem* 38:2743—2752
- Pavao-Zuckerman MA, Coleman DC (2005) Decomposition of chestnut oak (*Quercus prinus*) leaves and nitrogen mineralization in an urban environment. *Biol Fertil Soils* 41:343—349
- Prokofyeva TV, Martynenko IA, Ivannikov FA (2011) Classification of Moscow soils and parent materials and its possible inclusion in the classification system of Russian soils. *Euras Soil Sci* 44(5):561—571
- Prokofyeva TV, Rozanova MS, Poputnikov VO (2013) Some features of soil organic matter in parks and adjacent residential areas of Moscow. *Euras Soil Sci* 46(3):273—283
- Rakhleeva AA, Semenova TA, Striganova BR, Terekhova VA (2011) Dynamics of zoomicrobial complexes upon decomposition of plant litter in spruce forests of the southern taiga. *Euras Soil Sci* 44(1):38—48
- Rayner ADM, Boddy L (1988) Fungal communities in the decay of wood. *Adv Microb Ecol* 10:115—166
- Resolution of the Government of Moscow N 743-PP of September 10, 2002 (2002) «On approval of the rules of creation, maintenance and protection of green spaces of the city of Moscow» (in Russ.)
- Resolution of the Government of Moscow N 386-PP of May 11, 2010 (2010) «On Amending Resolution of the Government of Moscow on September 10, 2002 N743-PP» (in Russ.)
- Samoylova ES, Rakhleeva AA (2011) Reaction of mesofauna of urban soils on abnormal weather conditions. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni VG Belinskogo* 25:421—426 (in Russ.)
- Semenova TA (2002) Succession of micromycetes on various natural substrates during the long-term model experiment. In: *The role of soil in the biosphere: Proceedings of the Institute of Soil Science MSU Lomonosov and the Russian Academy of Sciences, vol 1*. Maks Press, Moskva, p 271 (in Russ.)
- Shan Q, Yu Y, Yu J, Zhang J (2008) Soil enzyme activities and their indication for fertility of urban forest soil. *Frontiers of Environmental Science and Engineering in China* 2(2):218—223
- Soil, city, ecology (1997) In: Dobrovolsky GV (ed) *Fund «Za ekonomicheskuyu gramotnost», Moskva* (in Russ.)
- Striganova BR (1975) Methods for evaluation of soil invertebrates saprophages. In: *Methods of soil-zoological research*. Nauka, Moskva, pp 108—128 (in Russ.)
- Stroganova MN, Martynenko IA, Prokofyeva TV, Rakhleeva AA (2008) Physical-chemical and physical-mechanical properties of urban forest soils. In: Rysin SL (ed) *Forest ecosystems and urbanization. Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, Moskva, p. 90—124* (in Russ.)
- Svistova ID, Talalayko NN, Shcherbakov AP (2003) Microbiological indication of urban soil of Voronezh. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta* 2:175—180 (in Russ.)
- Terekhova VA, Semenova TA (2005) The structure of micromycetes communities and their synecological interactions with basidiomycetes during plant debris decomposition. *Microbiology* 74(1):91—96

Verhoef HA (1995) Litter bag method. In: Alef K, Nannipieri P (eds) *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, New York, pp 485—487

Zvyagintsev DG, Dobrovolskaya TG, Babueva IP, Zenova GM, Lysak LV, Marfenina OE (1992) The role of microorganisms in the soil functions in biogeocoenoses. *Pochvovedenie* 6:63—77 (in Russ.)

Аристовская Т. В. (Aristovskaya) Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. 186 с.

Артамонова В. С. (Artamonova) Современные аспекты ремедиации биологических свойств городских почв // Сиб. экол. журн. 2005. № 5. С. 855—864.

Герасимова М. И., Строганова М. Н., Можарова Н. В., Прокофьева Т. В. (Gerasimova et al.) Антропогенные почвы: генезис, география, рекультивация. Уч. пособие / Под ред. акад. Г. В. Добровольского. М.: Ойкумена, 2003. 270 с.

Гришина Л. А., Копчик Г. Н., Макаров М. И. (Grishina et al.) Трансформация органического вещества почв. М.: Изд-во МГУ, 1990. 88 с.

Звягинцев Д. Г., Добровольская Т. Г., Бабьева И. П., Зенова Г. М., Лысак Л. В., Марфенина О. Е. (Zvyagintsev et al.) Роль микроорганизмов в биогеоценологических функциях почв // Почвоведение. 1992. № 6. С. 63—77.

Иванова А. Е., Суханова И. И., Марфенина О. Е. (Ivanova et al.) Функциональное разнообразие микроскопических грибов в городских почвах разного возраста формирования // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42, вып. 5. С. 450—460.

Марфенина О. Е., Бубнова Е. Н., Семенова Т. А., Иванова А. Е., Данилогорская А. А. (Marfenina et al.) Грибы рода *Aspergillus*: распространение и условия накопления в разных природных средах (на примере европейской части России) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48, вып. 3. С. 10—24.

Марфенина О. Е., Кулько А. Б., Иванова А. Е., Согонов М. В. (Marfenina et al.) Микроскопические грибы во внешней среде города // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36, вып. 4. С. 22—32.

Марьина-Чермных О. Г., Марьин Г. С., Апаева Н. Н. (Maryina-Chermnykh et al.) Влияние интенсивного антропогенного воздействия на формирование микромицет-

ных сообществ и фитотоксичность почвы // Вест. Алтайского гос. аграрного ун-та. 2012. № 10 (96). С. 72—77.

Методы почвенной микробиологии и биохимии (Methods...) / Под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 303 с.

Мирчинк Т. Г. (Mirchink) Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ. 1988. 220 с.

Постановление Правительства Москва № 743-ПП от 10 сентября 2002 г. (Resolution...) «Об утверждении правил создания, содержания и охраны зеленых насаждений города Москвы».

Постановление Правительства Москвы № 386-ПП от 11 мая 2010 г. (Resolution...) «О внесении изменений в Постановление Правительства Москвы от 10 сентября 2002 г. № 743-ПП».

Почва, город, экология (Soil...) / Под ред. Г. В. Добровольского. М.: Фонд «За экономическую грамотность», 1997. 320 с.

Самойлова Е. С., Рахлеева А. А. (Samoylova, Rakhleeva) Реакция мезофауны городских почв на аномальные погодные условия // Изв. Пензенского гос. пед. ун-та им. В. Г. Белинского. 2011. Вып. 25. С. 421—426.

Свистова И. Д., Талалайко Н. Н., Щербakov А. П. (Svistova et al.) Микробиологическая индикация урбанизированного г. Воронежа // Вест. ВГУ. Сер. Химия. Биология. Формация. 2003. № 2. С. 175—180.

Семенова Т. А. (Semenova) Сукцессия микромицетов на различных естественных субстратах в ходе многолетнего модельного эксперимента // Роль почв в биосфере: Тр. Ин-та почвоведения МГУ им. М. В. Ломоносова и Российской академии наук. Вып. 1. М.: Макс Пресс, 2002. 271 с.

Стриганова Б. Р. (Striganova) Методы оценки деятельности беспозвоночных сапрофагов в почве / Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 108—128.

Строганова М. Н., Мартыненко И. А., Прокофьева Т. В., Рахлеева А. А. (Stroganova et al.) Физико-химические и физико-механические свойства урбанизированных лесных почв // Лесные экосистемы и урбанизация / Под ред. С. Л. Рысина. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. С. 90—124.

Частухин В. Я., Николаевская М. А. (Chastukhin, Nikolaevskaya) Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 326 с.

Поступила 02 06 2015