



DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-240405>

EDN: <https://elibrary.ru/opxmxh>

УДК 631.466.1*630*114

Научная статья

Микромицеты лесной подстилки в опытных культурах сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl.)

В.А. Ковалева , Ю.А. Виноградова , Т.А. Пристова* 

*Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, 167000, Россия,
г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28*

*pristova@ib.komisc.ru

Аннотация. В течение вегетационного периода 2023 г. изучено сообщество почвенных микромицетов лесной подстилки в экспериментальных культурах Краснозатонского лесничества Республики Коми, созданных на вырубке с применением вида-интродуцента – сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl.). Показано, что видовой состав микромицетов насчитывает 34 вида из 8 родов, 7 порядков и 2 отделов, включая стерильный мицелий. Большинство видов относится к аскомицетам (88.2% от всего видового разнообразия). Представители рода *Penicillium* доминируют по количеству видов, частоте встречаемости и обилию. Микоценоз подстилки подвержен значительной сезонной динамике, численность микромицетов возрастает с мая ($17.1 \pm 7.5 \times 10^3$ КОЕ/г) по сентябрь ($60.9 \pm 19.2 \times 10^3$ КОЕ/г), количество видов увеличивается с 12 до 25. Биомасса микромицетов за вегетационный период варьирует от 1.04 ± 0.17 до 7.68 ± 3.31 мг/г. Полученные результаты в дальнейшем могут быть использованы при оценке влияния лесных культур, созданных с применением интродуцентов, на формирующуюся лесную подстилку.

Ключевые слова: сосновые леса, экспериментальные культуры, интродуцент, микоценоз, микробная биомасса

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке тем госзадания Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Средообразующая роль и продуктивность лесных и болотных экосистем европейского северо-востока России», 2025–2029 гг. (№ 125020501547-8) и «Микробные сообщества экосистем Севера, их биотехнологический потенциал и технологии его реализации» регистрационный номер (№ 125021201993-3).

ORCID:

В.А. Ковалева, <https://orcid.org/0000-0001-5465-6134>

Ю.А. Виноградова, <https://orcid.org/0000-0003-4891-4904>

Т.А. Пристова, <https://orcid.org/0000-0002-8266-8113>

Для цитирования: Ковалева, В.А. и др., 2025. Микробиоты лесной подстилки в опытных культурах сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl.). *Трансформация экосистем* 8 (3), 82–98. <https://doi.org/10.23859/estr-240405>

Поступила в редакцию: 05.04.2024

Принята к печати: 02.08.2024

Опубликована онлайн: 01.08.2025

DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-240405>

EDN: <https://elibrary.ru/opxmxh>

UDC 631.466.1*630*114

Article

Fungi of forest litter in experimental plantations of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.)

V.A. Kovaleva , Yu.A. Vinogradova , T.A. Pristova 

Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Kommunisticheskaya St. 28, Syktyvkar, 167000 Russia

*pristova@ib.komisc.ru

Abstract. The paper deals with the community of soil fungi of forest litter in experimental plantations of the Krasnozatonksy forestry in the Komi Republic, created in a clear-cut area using an introduced species, i.e. lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.), during the growing season of 2023. The species composition of fungi is shown to include 34 species from 8 genera, 7 orders and 2 divisions, including sterile mycelium. Most species belong to ascomycetes (88.2% of the total species diversity). Representatives of the genus *Penicillium* dominate by species number, frequency of occurrence and abundance. The litter fungal community is subject to significant seasonal dynamics with the microbial abundance increasing from May ($17.1 \pm 7.5 \times 10^3$ CFU/g) to September ($60.9 \pm 19.2 \times 10^3$ CFU/g) and the number of species increasing from 12 to 25. The biomass of fungi during the growing season ranges from 1.04 ± 0.17 to 7.68 ± 3.31 mg/g. The results obtained can be further used in assessing the impact of forest crops grown with the use of introduced species on the forming forest litter.

Keywords: pine forests, experimental plantations, introduced species, fungi, microbial biomass

Funding. The work was carried out with the financial support of the state tasks of the Institute of Biology, Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences titled “Environment-forming role and productivity of forest and peatland ecosystems of the European North-East of Russia” (№ 125020501547–8) and “Microbial communities of ecosystems in the North, their biotechnological potential and its realisation technologies” (№ 125021201993–3).

ORCID:

V.A. Kovaleva, <https://orcid.org/0000-0001-5465-6134>

Yu.A. Vinogradova, <https://orcid.org/0000-0003-4891-4904>

T.A. Pristova, <https://orcid.org/0000-0002-8266-8113>

To cite this article: Kovaleva, V.A. et al., 2025. Fungi of forest litter in experimental plantations of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.). *Ecosystem Transformation* 8 (3), 82–98. <https://doi.org/10.23859/estr-240405>

Received: 05.04.2024

Accepted: 02.08.2024

Published online: 01.08.2025

Введение

Интенсивное использование и воспроизводство лесов требует ускоренного выращивания древесины, которое предполагает, в том числе, использование быстрорастущих древесных пород. Одной из таких пород для таежной зоны РФ является сосна скрученная (*Pinus contorta* Dougl.) (Мелехов, 1984). Естественный ареал этого вида – западная часть Северной Америки (Элайс, 2014). Известно, что сосна скрученная превосходит сосну обыкновенную по скорости роста (Раевский, 2015; Феклистов и др., 2008; Elfving et al., 2001; Fedorkov and Gutiy, 2017). Использование видов-интродуцентов способно привести не только к их натурализации и внедрению в естественные биоценозы (Загурская, 2022), но и к изменениям качества опада и подстилки при искусственном восстановлении лесов. Это, в свою очередь, может вызвать изменения в экосистемных процессах (скорости разложения и круговорота питательных веществ), а также в свойствах экосистемы (изменение величины почвенного пула углерода) (McIntosh et al., 2012). Даже если интродуцированные и местные виды функционально схожи, но различаются темпами роста и, как следствие, поступлением органического материала с опадом в подстилку, это все равно приведет к изменениям в свойствах и процессах экосистем (McIntosh et al., 2012).

Процесс восстановления лесной экосистемы влияет на интенсивность биологических процессов и аккумуляцию органического вещества. Почвенные микроорганизмы определяют направление и скорость преобразования растительного опада (Добровольская и др., 2015). Почвенные микроскопические грибы обладают широким набором внеклеточных ферментов, образуют кислоты, антибиотики, токсины, фитогормоны, пигменты и др. (Берестецкий, 2008; Добровольский и Никитин, 2006; Looby and Treseder, 2018; Karlovsky, 2008). Благодаря этому они активно участвуют в процессах гумусообразования, иммобилизации и мобилизации питательных веществ, обеспечивают поддержание гомеостаза и восстановление при антропогенных нарушениях в лесных экосистемах (Александрова и др., 2006а; Бахмет и Медведева, 2022; Добровольская и др., 2015; Хабибуллина и др., 2018). Лесная подстилка имеет оптимальные условия для развития разных групп микроскопических грибов: высокое содержание органического вещества, физико-химические и гидротермические параметры (Добровольская и др., 2015; Kitikidou, 2012). В сообщество микромицетов лесной подстилки входят виды грибов филосферы и непосредственно почвенные виды, что определяет высокое разнообразие и изменения в таксономической структуре в процессе разложения опада (Кураков, Семенова, 2016; Пристова и др., 2012; Семенова, 2002; Терехова и др., 1998; Хабибуллина и Творожникова, 2007; Voříšková and Baldrian, 2013). Сообщества микромицетов искусственных насаждений отличаются от естественных качественными и количественными показателями, что связано с особенностями лесной подстилки этих сообществ (Шебалова, 2008; Шебалова и Залесов, 2006). Микромицеты подстилки искусственных насаждений сосны, а также лесных культур, созданных с использованием интродуцированных видов, исследуются редко (Бахмет и Медведева, 2022; Шебалова и Залесов, 2006; McIntosh et al., 2012). Результаты исследований почвенных микоценозов в насаждениях сосны скрученной в литературе нами не обнаружены.

Цель исследований – оценка видового разнообразия микромицетов, их численности и биомассы в экспериментальных искусственных насаждениях сосны скрученной.

Материалы и методы

Объектом исследования послужили экспериментальные культуры сосны скрученной, расположенные на территории Краснозатонского участкового лесничества (кв. 34) Сыктывкарского лесничества Республики Коми (N 61°40' E 51°03') (Рис. 1). Изучение микромицетов в лесной подстилке проводилось в течение вегетационного периода 2023 г.

Культуры созданы посадкой двухлетних сеянцев с закрытой корневой системой, выращенных из семян шведской репродукции, на вырубке сосняка бруснично-лишайникового в 2006 г. Подготовка почвы проведена тракторным клином ТК-1 летом 2005 г. Площадь участка – 1.0 га, общее количество сеянцев – 2531 шт. Почва – иллювиально-железистый подзол. Средняя мощность подстилки 3.9 см. На участке насчитывается 36 видов растений: 8 видов деревьев, 7 – кустарников и кустарничков, 16 – трав, 5 – мхов, а также 3 вида лишайников. Из древесно-кустарниковых пород произрастают *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., а также единичные экземпляры *Salix caprea* L., *Sorbus aucuparia* L., *Populus tremula* L. и *Picea obovata* Ledeb., имеющие семенное происхождение.

Общее проективное покрытие (ОПП) растений напочвенного покрова на участке составляет в среднем 90%, варьируя от 60 до 100%. Проективное покрытие мохового покрова составляет 55%, с доминированием *Polytrichum commune* Hedw.; *Pleurozium schreberi* (Willd ex Brid.) Mitt.; *Dicranum polysetum* Sw.. Превалирование мхов, в частности политриховых, связано с особенностью микрорельефа на участке: сочетание рядов с посадками сосны и междурядий (понижений). В междурядьях условия более влажные, что способствует развитию мохового покрова. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем составляет 45%, варьируя от 15 до 80%. Ведущая роль в формировании яруса принадлежит кустарничкам, их проективное покрытие может достигать 55% от ОПП, в среднем составляя 30% с доминированием *Vaccinium vitis-idaea* L. Среди трав наиболее распространены *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.; *Chamerion angustifolium*



Рис. 1. Опытные культуры сосны скрученной Краснозатонского лесничества.

(L.). Scop.; *Luzula pilosa* (L.) Willd; *Agrostis gigantea* Roth.. В живом напочвенном покрове папоротники, плауны и лишайники встречаются редко или единично с проективным покрытием менее 1%.

Комплекс микромицетов в подстилке культур сосны скрученной анализировался в начале (май) и в конце вегетационного периода (август и сентябрь). Образцы лесной подстилки для изучения комплекса микромицетов отбирали по всей площади экспериментальных культур: 12 образцов в мае, 12 – в августе и 15 – в сентябре. Отбор материала производили по общепринятым методикам (Кураков, 2001). До начала проведения микробиологических работ образцы подстилок хранились в морозильной камере при температуре $-18...-20$ °С. Выделение микромицетов и определение их численности (в колониеобразующих единицах на грамм абсолютно сухой почвы – КОЕ/г а.с.п.) проводили методом посева из серийных разведений на агаризованную среду Чапека (рН = 4.5) в пятикратной повторности для каждого образца. Учет колоний грибов проводили на 5–7 сутки (Казеев и др., 2003). Таксономическую принадлежность изолятов грибов устанавливали до вида с помощью определителей микроскопических грибов (Александрова и др., 2006b; Егорова, 1986; Ellis, 1971; Domsch et al., 2007; Pitt, 1991; Ramirez, 1982 и др.). Название и положение таксонов унифицировали с помощью базы данных Index Fungorum¹. Для характеристики комплекса культивируемых микромицетов использовали индексы видового разнообразия Шеннона (H), выравненности сообществ Пиелу (E), доминирования Симпсона (D) а также показатели пространственной частоты встречаемости и относительного обилия видов (Кураков, 2001). Пространственную частоту встречаемости определяли как долю образцов, где выявлен данный вид, к общему количеству отобранных образцов.

Численность спор, длину и жизнеспособность грибного мицелия, величину биомассы грибов учитывали методом люминесцентной микроскопии (Методы..., 1991; Полянская, 1996) с использованием красителя – флюоресцеин диацетата (ФДА) (Gaspar et al., 2001).

Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью программы Microsoft Excel Office 2010.

Результаты и обсуждение

Численность и видовое разнообразие грибов

Численность грибов в изученных образцах существенно различалась в мае и сентябре. В начале сезона численность грибов составляла $17.1 \pm 7.5 \times 10^3$ КОЕ/г, в августе и сентябре – $25.4 \pm 14.3 \times 10^3$ и $60.9 \pm 19.2 \times 10^3$ КОЕ/г соответственно. Численность микромицетов относительно невысока по сравнению с естественными сосновыми лесами Кольского полуострова, где численность микромицетов варьирует от 46×10^3 до 216×10^3 КОЕ/г (Корнейкова и др., 2018).

Из образцов подстилки исследуемых культур сосны выделено 34 вида микромицетов из 8 родов, 7 порядков и 2 отделов, включая стерильный мицелий (Табл. 1).

Анализ таксономической структуры комплекса микромицетов показал, что видовое разнообразие грибов в подстилке опытных культур сосны скрученной выше по сравнению с результатами, полученными нами ранее для культур сосны скрученной в Сторожевском лесничестве, где наблюдалось 17 видов из 9 родов (Ковалева и др., 2023), и в сосняках Кольского полуострова – 12 видов из 5 порядков (Корнейкова и др., 2018).

Отдел *Mucoromycota* немногочислен и представлен тремя видами: *Mortierella alpina*, *Mucor hiemalis* и *Umbelopsis vinacea*, что составляет 8.8% от всего видового состава. Данные виды широко распространены повсеместно и являются типичными не только для почв средней тайги Республики Коми (Хабибуллина и Творожникова, 2007; Хабибуллина и др., 2018), но и для более высоких широт (Виноградова и др., 2019; Vinogradova et al., 2023). *M. hiemalis*, как и другие представители отдела, относится к группе сапротрофных сахаролитических грибов, которые используют в первую очередь легкодоступные сахара (Domsch et al., 2007). С этим связано его выделение в конце вегетационного периода, на этапе поступления свежего опада, особенно травяно-кустарничкового яруса (Табл. 1).

Подавляющее число видов микромицетов относится к отделу *Ascomycota* – 30 видов из 5 родов, что составляет 88.2% от общего видового состава. На долю грибов рода *Penicillium*, который является доминирующим в почвах Республики Коми (Виноградова и др., 2019; Ковалева и др., 2023; Сизоненко и др., 2010; Хабибуллина и др., 2018; Vinogradova et al., 2023), приходится 51%

¹ Index Fungorum. Интернет-ресурс. URL: <https://www.indexfungarum.org> (дата обращения: 14.03.2024).

Табл. 1. Видовое разнообразие, относительное обилие видов и пространственная частота встречаемости (ПЧВ) видов микромицетов. Категории частоты встречаемости: > 60% – доминант (Д), 30–60% – часто встречающийся (ЧВ), 10–30% – редкий (Р), < 10% –случайный (С).

Виды микромицетов	май		август		сентябрь	
	Обилие, %	ПЧВ	Обилие, %	ПЧВ	Обилие, %	ПЧВ
Отдел Mucoromycota						
Порядок Mortierellales						
<i>Mortierella alpina</i> Peyron	–	–	1.1	С	–	–
Порядок Mucorales						
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	–	–	0.5	С	2.5	Р
Порядок Umbelopsidales						
<i>Umbelopsis vinacea</i> (Dixon.) W. Gams	–	–	0.5	С	0.3	С
Отдел Ascomycota						
Порядок Capnodiales						
<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link	–	–	–	–	0.5	С
Порядок Eurotiales						
<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx	–	–	5.3	Р	0.3	С
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx	–	–	–	–	0.3	С
<i>P. canescens</i> Sopp	–	–	5.3	ЧВ	15.4	ЧВ
<i>P. camemberti</i> Thom	–	–	–	–	0.3	С
<i>P. commune</i> Thom	–	–	–	–	0.5	Р
<i>P. citreonigrum</i> Dierckx	–	–	0.5	С	2.2	ЧВ
<i>P. expansum</i> Link	1.6	С	2.1	С	–	–
<i>P. decumbens</i> Thom	1.6	С	4.3	ЧВ	8.0	Д
<i>P. dierckxii</i> Biourge	–	–	1.1	С	1.1	Р
<i>P. granulatum</i> Bainier	–	–	6.9	Р	–	–
<i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling	–	–	0.5	С	–	–
<i>P. jensenii</i> K.W. Zaleski	6.3	Р	0.5	С	6.3	ЧВ
<i>P. lanosum</i> Westling	–	–	0.5	С	3.3	Р
<i>P. lividum</i> Westling	3.2	Р	2.7	Р	5.5	Д
<i>P. raistrickii</i> G. Sm.	–	–	0.5	С	1.4	Р
<i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom	–	–	2.1	С	2.7	Р

Виды микромицетов	май		август		сентябрь	
	Обилие, %	ПЧВ	Обилие, %	ПЧВ	Обилие, %	ПЧВ
<i>P. thomii</i> Maire	15.9	ЧВ	36.2	Д	28.6	Д
<i>P. vulpinum</i> (Cooke & Massee) Seifert & Samso	1.6	С	6.9	Р	–	–
<i>P. waksmanii</i> K.M. Zaleski	1.6	С	–	–	–	–
<i>Penicillium</i> sp.	3.2	Р	1.1	Р	1.9	Р
<i>Talaromyces diversus</i> (Raper & Fennell) Samson, N. Yilmaz & Frisvad	–	–	0.5	С	-	-
<i>T. funiculosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	–	–	–	–	3.0	ЧВ
<i>T. rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	6.3	Р	1.6	Р	–	–
<i>T. variabilis</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	–	–	0.5	С	0.3	С
Порядок Нурокреалес						
<i>Trichoderma koningii</i> Oudemans	1.6	С	–	–	–	–
<i>T. hamatum</i> (Bonord.) Bainier	–	–	2.7	Р	–	–
<i>T. polysporum</i> (Link) Rifai	–	–	–	–	1.4	С
<i>T. viride</i> Pers.	1.6	С	0.5	С	0.5	С
Порядок Thelebolales						
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link) Minnis & D.L. Lindner	–	–	–	–	14.0	Р
Стерильный мицелий						
<i>Mycelia sterilia</i>	55.6	Д	15.4	ЧВ	0.3	С

от общего количества выделенных видов (Рис. 2).

Грибы рода *Penicillium* в основном принадлежат к типичным гидролитикам, которые способны развиваться при низкой доступности питательных веществ и усваивать трудно разлагаемые полимерные субстраты в местах с низкой скоростью минерализационных процессов (Domsch et al., 2007; Osono, 2007; Vinogradova et al., 2023). В связи с этим грибы данного рода составляют основу комплекса микромицетов подстилки в начале вегетационного периода, поскольку участвуют в процессе минерализации прошлогоднего опада.

Роды *Trichoderma* и *Talaromyces* насчитывают по 4 вида, остальные роды представлены единичными видами. Грибы рода *Talaromyces* в основном являются сапротрофами, которые широко распространены в почвах (Кураков и Семенова, 2016; Domsch et al., 2007). Виды рода *Trichoderma* встречаются на самых разнообразных субстратах (Александрова и др., 2006b) и входят в группу целлюлозолитиков, участвующих в минерализации трудно разлагаемых органических соединений (Рахлеева и др., 2011; Osono and Takeda, 2001; Osono et al., 2003). Представители этого рода выделены из образцов подстилки всех сроков отбора: в мае – *T. koningii*, в августе – *T. hamatum*,

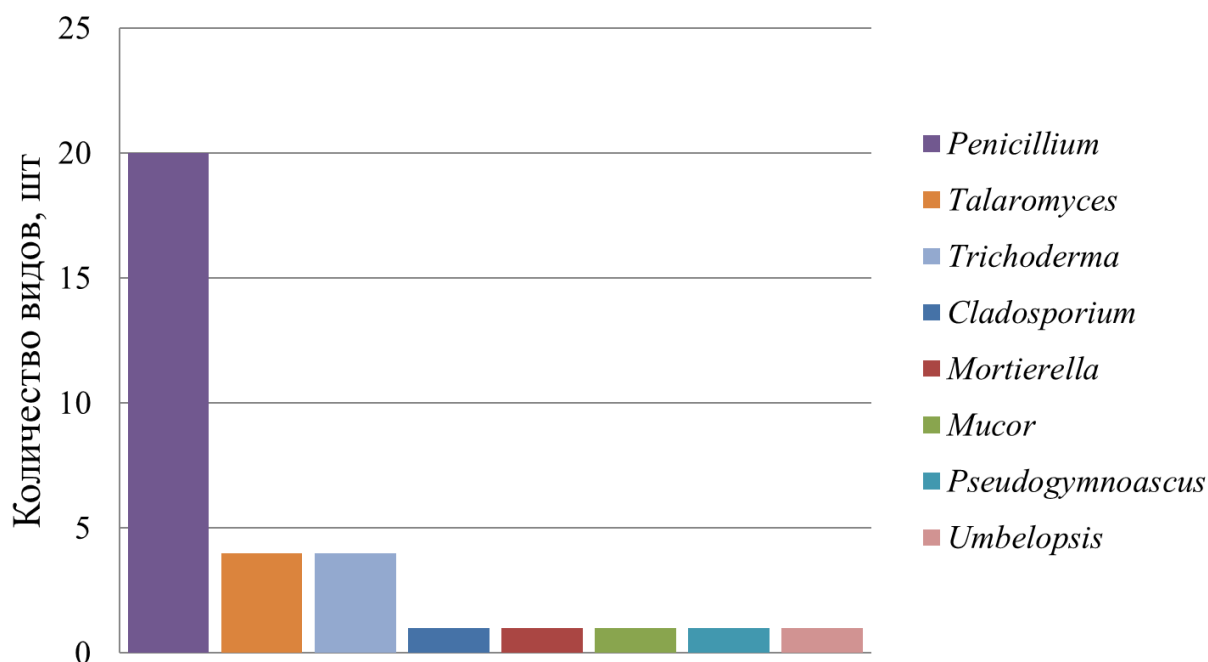


Рис. 2. Число видов микромицетов основных родов.

в сентябре – *T. polysporum*; вид *T. viride* обнаружен повсеместно.

Во все сроки отбора в образцах подстилки по частоте встречаемости и обилию доминирует вид *Penicillium thomii*. При этом обилие этого вида возрастает от мая к сентябрю (Табл. 1). Кроме *P. thomii* общими для всех дат отбора проб являются следующие виды: *Penicillium jensenii*, *P. lividum*, *Trichoderma viride*, а также *Mycelia sterilia*. Относительное обилие *Penicillium decumbens* и *Penicillium lividum* возрастает к концу вегетационного периода, в то время как обилие *Trichoderma viride* и *Mycelia sterilia* к сентябрю снижается (Табл. 1). Возможно, это связано с тем, что *Trichoderma viride* и *Mycelia sterilia* активно развиваются на заключительных этапах минерализации органического вещества и играют важную роль в разложении прошлогоднего опада (Рахлеева и др., 2011; Osono, 2005; Osono et al., 2003). Стерильный мицелий выделялся во всех образцах с разными показателями частоты встречаемости и относительного обилия. К образованию стерильного мицелия приводит утрата способности спорообразования на всех использованных средах. Наличие разнообразных форм стерильного мицелия является характерной чертой сообществ почвенных микромицетов естественных сосняков (Евдокимова и Мозгова, 2001; Корнейкова и др., 2018).

Таким образом, основу комплекса микромицетов подстилки в культурах сосны скрученной составляют повсеместно распространенные виды, которые встречаются как в почвах средней тайги Республики Коми (Сизоненко и др., 2010; Хабибуллина и др., 2018), так и севернее, в более высоких широтах (Виноградова и др., 2019; Vinogradova et al., 2023).

В сезонных наблюдениях за изменением численности и видового разнообразия почвенных микромицетов подстилки сосны скрученной выявлено, что в мае сообщество микромицетов характеризовалось относительно низкими количественными и качественными показателями. Из майских образцов подстилки было выделено 12 видов из 3 родов микромицетов, включая стерильный мицелий. Все виды относятся к аскомицетам, абсолютное большинство (8 видов) – к роду *Penicillium*. По частоте встречаемости доминировали *Penicillium thomii* и стерильный мицелий, который в мае характеризовался максимальной величиной относительного обилия (Рис. 3).

Остальные виды по показателям частоты встречаемости входят в группу редких и случайных видов, относительное обилие которых варьирует от 1.6 до 6.3%. Очевидно, что в начале вегетационного периода, когда количество свежего растительного опада невелико и подстилка недостаточно прогрелась, процессы разложения и преобразования органического вещества, в которых микромицеты играют ключевую роль, замедлены. На неблагоприятные условия для развития грибов в подстилке в мае указывает и высокое обилие стерильного мицелия. В этот период в минерализации прошлогоднего опада участвует небольшая группа микромицетов, представ-

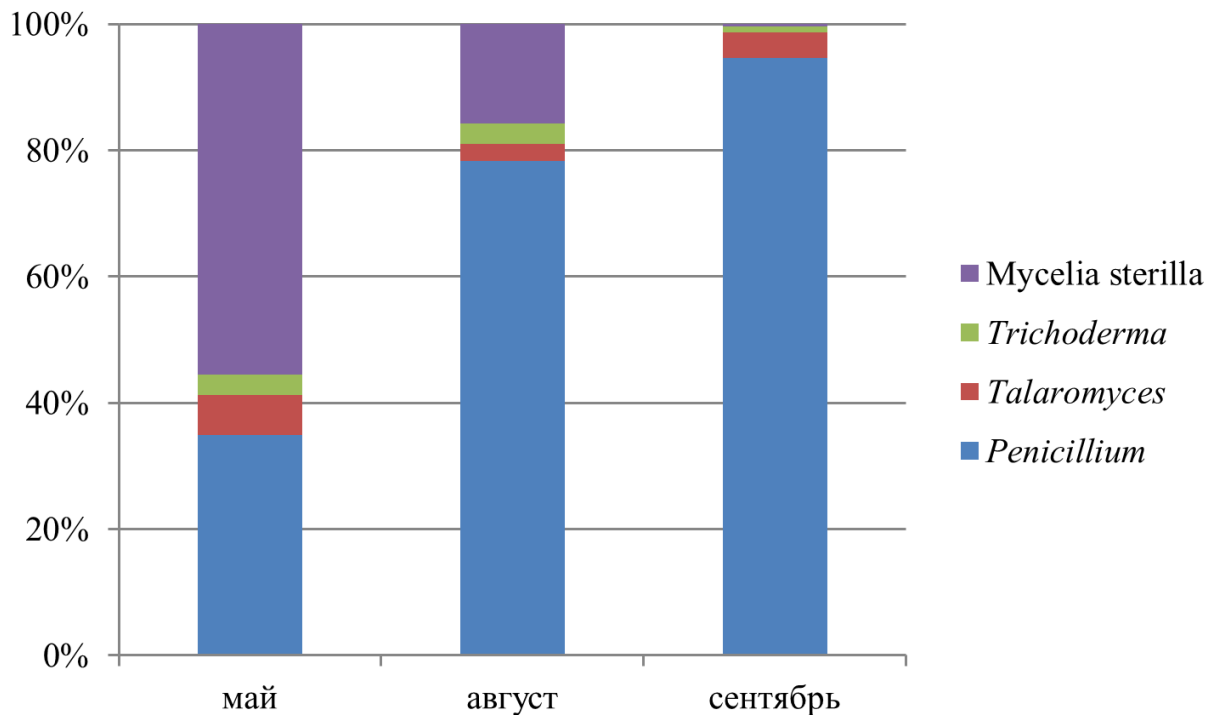


Рис. 3. Сезонная динамика относительного обилия стерильного мицелия и основных родов грибов в подстилке.

ленная видами рода *Penicillium*.

В конце вегетационного периода численность микромицетов возрастает, вместе с этим увеличивается и их видовое разнообразие. Из подстилок в августе–сентябре выделено 24–25 видов микромицетов, включая стерильный мицелий (Табл. 1). В августе в группу доминантов и часто встречающихся видов входят *Penicillium canescens*, *P. decumbens*, *P. thomii* и стерильный мицелий. В сентябре группа доминантов и часто встречающихся видов значительно увеличивается, однако, в основном только за счет видов рода *Penicillium* (*P. citreonigrum*, *P. jensenii*, *P. lividum*) и *Talaromyces funiculosus*.

В конце вегетационного периода в группу доминантов уже не входит стерильный мицелий, численность и обилие которого резко снижается (Рис. 3). При этом большинство видов так же относится к группе редких и случайных видов (Табл. 1). Их развитие связано с изменением трофической структуры сообщества микромицетов. Поступление свежего растительного опада стимулирует развитие микромицетов и увеличение видового разнообразия за счет появления новых видов: *Penicillium aurantiogriseum*, *P. canescens*, *P. citreonigrum*, *P. dierckxii*, *P. lanosum*, *P. raistrickii*, *P. simplicissimum*, *Talaromyces funiculosus*, *T. variabilis*, *Trichoderma hamatum*, *T. polysporum*, *Umbelopsis vinacea* и др. Помимо этого, в конце вегетационного периода численность и видовое разнообразие микоценоза подстилки исследуемого искусственного насаждения увеличивается за счет видов фитопланы, которые попали в подстилку вместе с опадом (*Cladosporium herbarum*, *Mucor hiemalis*).

Конец вегетационного периода характеризуется наибольшими значениями индекса видового разнообразия Шеннона ($H = 2.37$), что связано с возрастанием относительного обилия видов-доминантов (Табл. 2).

Полученные данные по относительному обилию видов подтверждаются и индексом Симпсона. Его значение минимально в сентябре, когда сообщество микромицетов перестраивается, увеличивается число видов-доминантов по относительному обилию. Вместе с этим возрастает выравненность сообщества микромицетов по обилию.

Биомасса микромицетов

Биомасса грибов в подстилке экспериментальных культур сосны скрученной в течение вегетационного периода снижается от 7.68 ± 3.31 мг/г в мае до 1.04 ± 0.17 в сентябре. Это связано с

Табл. 2. Значение индексов разнообразия, доминирования и выравнивания для комплексов микроскопических грибов.

Месяц отбора проб	Индекс		
	Шеннона	Симпсона	Пиелу
Май	1.58	0.33	0.73
Август	2.32	0.17	0.78
Сентябрь	2.37	0.14	0.81

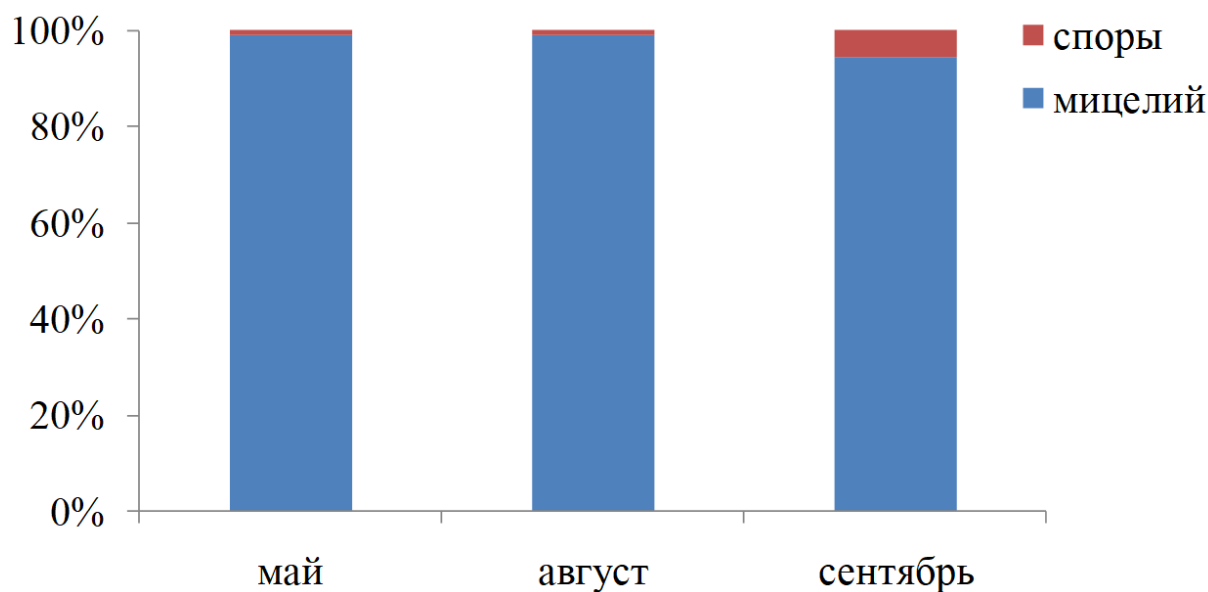


Рис. 4. Соотношение биомассы мицелия грибов и спор в течение вегетационного периода.

тем, что основной вклад в структуру биомассы вносит мицелий грибов, а его длина в мае имеет максимальные показатели: 1963 ± 865 м/г а.с.п., затем снижается к концу вегетационного периода и достигает в сентябре 139.22 ± 21.56 м/г а.с.п. В сентябре увеличивается доля спор по сравнению с маем (Рис. 4). В целом наблюдаемые показатели биомассы микроскопических грибов выше, чем полученные нами ранее данные по грибной биомассе в подстилке сосны скрученной в Сторожевском лесничестве (Ковалева и др., 2023). В подзолах Кольского полуострова биомасса грибов в естественном сосновом лесу варьировала от 1.2 до 2.1 мг/г почвы (Корнейкова и др., 2018).

Заключение

Исследуемый экспериментальный объект является результатом ряда преобразований: от естественной лесной экосистемы (сосняка), последующей рубки, затем вспашки и посадки сеянцев сосны обыкновенной местного происхождения и интродуцированного вида – сосны скрученной. Уничтожение лесной подстилки и последующее ее восстановление в искусственно созданном лесном фитоценозе оказывает влияние на формирующийся микоценоз. В целом численность микроскопических грибов ниже, чем в естественных сосняках. Исследования таксономической структуры микоценоза подстилки в культурах сосны показали, что видовой состав насчитывает 34 вида из 8 родов (включая стерильный мицелий), относящихся к двум отделам. Видовое разнообразие микромицетов в конце вегетационного периода возрастает: в мае выделено 12 видов из 3 родов, а в сентябре – 24 вида из 7 родов.

Большинство видов принадлежит к роду *Penicillium*. Общими для всех сроков отбора проб яв-

ляются виды *Penicillium thomii*, *P. jensenii*, *P. lividum*, *Trichoderma viride* и *Mycelia sterilia*. По частоте встречаемости и относительному обилию доминирует вид *Penicillium thomii*, при этом его обилие от мая к сентябрю возрастает.

Наблюдается сезонная динамика характеристик сообщества микромицетов. В августе–сентябре изменяются группы доминантов и увеличивается число редких и случайных видов, которые, возможно, в начале вегетации выделялись из подстилки в форме стерильного мицелия. Для конца вегетационного периода характерно развитие сахаролитических грибов, которые первыми поселяются на свежем растительном опаде и разлагают простые органические соединения. Вместе с тем активизируется развитие деструкторов биополимеров и олиготрофных микромицетов, завершающих минерализацию прошлогоднего опада. Дополнительным источником разнообразия микромицетов в конце вегетационного периода становятся грибы фитопланы, поступающие в подстилку вместе с растительным опадом. Численность микромицетов увеличивается с $17.1 \pm 7.5 \times 10^3$ КОЕ/г в мае до $60.9 \pm 19.2 \times 10^3$ КОЕ/г в сентябре.

Микроскопические грибы, участвующие в процессе формирования подстилки, характеризуются достаточно высокими показателями биомассы. При этом максимальное ее развитие наблюдается в начале вегетационного периода (май), с преобладанием (до 99%) «активного» мицелия. Возможно, более высокая биомасса грибов в начале вегетационного периода при относительно низких показателях видового разнообразия и численности связана со снижением внутривидовой конкуренции и обильным развитием стерильного мицелия.

Анализ полученных количественных и качественных показателей и сравнение их с данными других исследователей (Евдокимова и Мозгова, 2001; Корнейкова и др., 2018; Хабибулина и Творожникова, 2007; Хабибуллина и др., 2018) показали, что микоценоз подстилки культур сосны скрученной представлен видами, характерными для таежных естественных лесных экосистем, и видами-космополитами, встречающимися повсеместно. Это позволяет сделать вывод о том, что за 20 лет в лесных культурах, созданных на месте сосновой вырубki в формирующейся лесной подстилке, развивается микоценоз, схожий с естественными лесными экосистемами.

Список литературы

- Александрова, А.В., Заяц, А.Л., Великанов, Л.Л., Сидорова, И.И., 2006а. Разнообразие почвенных микромицетов в лесных экосистемах Тверской области. *Микология и фитопатология* **40** (1), 3–12.
- Александрова, А.В., Великанов, Л.Л., Сидорова, И.И., 2006б. Ключ для определения видов рода *Trichoderma*. *Микология и фитопатология* **40** (6), 457–468.
- Бахмет, О.Н., Медведева, М.В., 2022. Разложение опада хвои в почвах лесных культур сосны восточной Финноскандии. *Лесоведение* **3**, 239–249.
- Берестецкий, А.О., 2008. Фитотоксины грибов: от фундаментальных исследований к практическому использованию (Обзор). *Прикладная биохимия и микробиология* **44** (5), 501–514.
- Виноградова, Ю.А., Лаптева, Е.М., Ковалева, В.А., Перминова, Е.М., 2019. Распределение микроскопических грибов в многолетнемерзлых торфяниках лесотундры. *Микология и фитопатология* **53** (6), 342–353.
- Добровольский, Г.В., Никитин, Е.Д., 2006. Экология почв. Учение об экологических функциях почв. МГУ, Москва, Россия, 412 с.
- Добровольская, Т.Г., Звягинцев, Д.Г., Чернов, И.Ю., Головченко, А.В., Зенова, Г.М. и др., 2015. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв. *Почвоведение* **9**, 1087–1087. <https://doi.org/10.7868/S0032180X15090038>
- Евдокимова, Г.А., Мозгова, Н.П., 2001. Микроорганизмы тундровых и лесных подзолов Кольского Севера. Издательство КНЦ РАН, Апатиты, Россия, 184 с.

- Егорова, Л.Н., 1986. Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Наука, Санкт-Петербург, СССР, 207 с.
- Загурская, Ю.В., 2022. Основные аспекты изучения инвазийных видов рода *Solidago* *Трансформация экосистем* 5 (2), 102–115. <http://www.doi.org/10.23859/estr-211029>
- Казеев, К.Ш., Колесников, С.И., Вальков, В.Ф., 2003. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. РГУ, Ростов-на-Дону, Россия, 216 с.
- Ковалева, В.А., Виноградова, Ю.А., Пристова, Т.А., Федорков, А.Л., 2023. Характеристика микромицетного комплекса в подстилке экспериментальных культур сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl.). *Принципы экологии* 2 (48), 67–77. <http://www.doi.org/10.15393/j1.art.2023.13642>
- Корнейкова, М.В., Редькина, В.В., Шалыгина, Р.Р., 2018. Альго-микологическая характеристика почв в сосновом и березовом лесах на территории заповедника «Пасвик». *Почвоведение* 2, 211–220. <https://www.doi.org/10.7868/S0032180X18020090>
- Кураков, А.В., 2001. Методы выделения и характеристика комплексов микроскопических грибов наземных экосистем. Макс Пресс, Москва, Россия, 92 с.
- Кураков, А.В., Семенова, Т.А., 2016. Видовое разнообразие микроскопических грибов в лесных экосистемах южной тайги европейской части России. *Микология и фитопатология* 50 (6), 367–378.
- Мелехов, И.С., 1984. Интродукция хвойных в лесном хозяйстве. *Лесоведение* 6, 72–78.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991. МГУ, Москва, Россия, 304 с.
- Полянская, Л.М., 1996. Микробиологическая сукцессия в почве. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Москва, Россия, 96 с.
- Пристова, Т.А., Хабибуллина, Ф.М., Виноградова, Ю.А. 2012. Роль микромицетов в формировании лесной подстилки лиственных насаждений средней тайги. *Лесоведение* 4, 47–55.
- Раевский, Б.В., 2015. Селекция и семеноводство сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm) на Северо-Западе таежной зоны России. *Диссертация на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук*. Санкт-Петербург, Россия, 322 с.
- Рахлеева, А.А., Семенова, Т.А., Стриганова, Б.Р., Терехова, В.А., 2011. Динамика зоомикробных комплексов при разложении растительного опада в ельниках южной тайги. *Почвоведение* 1, 44–55.
- Семенова, Т.А., 2002. Сукцессия микромицетов на различных естественных субстратах в ходе многолетнего модельного эксперимента. В: Ковалева, Н.О. (ред.), *Роль почв в биосфере (Труды Института почвоведения МГУ – РАН. Вып. 1)*. МГУ, Москва, Россия, 185–201.
- Сизоненко, Т.А., Загирова, С.В., Хабибуллина, Ф.М., 2010. Микробные сообщества в подстилке ельника черничного средней тайги. *Почвоведение* 10, 1221–1228.
- Терехова, В.А., Семенова, Т.А., Трофимов, С.Я., 1998. Структура комплексов микромицетов в подстилке заповедных ельников Тверской области. *Микология и фитопатология* 32 (3), 18–24.

- Феклистов, П.А., Бирюков, С.Ю., Федяев, А.Л., 2008. Сравнительные эколого-биологические особенности сосны скрученной и обыкновенной в северной подзоне европейской тайги. Архангельский государственный технический университет, Архангельск, Россия, 118 с.
- Хабибуллина, Ф.М., Творожникова, Т.А., 2007. Роль микромицетов в трансформации растительных остатков в ельнике чернично-зеленомошном средней подзоны тайги *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал* 4, 40–47.
- Хабибуллина, Ф.М., Кузнецова, Е.Г., Панюков, А.Н., Кураков, А.В., 2018. Почвенная микобиота на начальных этапах посттехногенной сукцессии в подзоне средней тайги. *Микология и фитопатология* 52 (5), 356–364. <http://www.doi.org/10.1134/S0026364818050045>
- Шебалова, Н.М., 2008. Почвенная микрофлора сосновых насаждений, расположенных в техногенных зонах. *Аграрный вестник Урала* 7, 69–72.
- Шебалова, Н.М., Залесов, С.В., 2006. Микромицеты лесных почв сосновых насаждений, произрастающих в зонах техногенного загрязнения. *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал* 1, 28–32.
- Элайс, Т.С., 2014. Североамериканские деревья: определитель. Гео, Новосибирск, Россия, 959 с.
- Domsch, K.H., Gams, W., Anderson, T.H., 2007. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eching, Germany, 672 p.
- Elfving, B., Ericsson, T., Rosvall, O., 2001. The introduction of lodgepole pine for wood production in Sweden – a review. *Forest Ecology and Management* 141 (1–2), 15–29.
- Ellis, M.B., 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. Kew, UK, 608 p.
- Fedorov, A., Gutiy, L., 2017. Performance of lodgepole pine and Scots pine in field trials located in north-west Russia. *Silva Fennica* 51 (1)б 1–10. Gaspar, M.L., Cabello, M.N., Pollero, R., Aon, M.A., 2001. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of fungal biomass in soil. *Current Microbiology* 42, 339–344. <https://www.doi.org/10.1007/s002840010226>
- Karlovsky, P., 2008. Secondary metabolites in soil ecology. *Springer Berlin Heidelberg* 7, 1–19.
- Kitikidou, K., 2012. Forest floor nutrient dynamics in chestnut plantation ecosystems. *Journal Agricultural Science* 4 (4), 51–54. <http://www.doi.org/10.5539/jas.v4n4p51>
- Looby, C.I., Treseder, K.K., 2018. Shifts in soil fungi and extracellular enzyme activity with simulated climate change in a tropical montane cloud forest. *Soil Biology and Biochemistry* 117, 87–96. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.11.014>
- McIntosh, A.C.S., Macdonald, S.E., Gundale, M.J., 2012. Tree species versus regional controls on ecosystem properties and processes: an example using introduced *Pinus contorta* in Swedish boreal forests, *Canadian Journal of Forest Research* 42, 1228–1238. <https://doi.org/10.1139/X2012-049>
- Osono, T., 2007. Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. *Ecological Research* 22 (6), 955–974. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0390-z>
- Osono, T., Takeda, H., 2001. Organic chemical and nutrient dynamics in decomposing beech leaf litter in relation to fungal ingrowth and succession during 3-year decomposition processes in a cool temperate deciduous forest in Japan. *Ecological Research* 16, 649–670.
- Osono, T., Fukasawa, Y., Takeda, H., 2003. Roles of diverse fungi in larch needle-litter decomposition. *Mycologia* 95 (5), 820–826.

- Pitt, J., 1991. A laboratory guide to common *Penicillium* species. Commonwealth scientific and industrial research organization, North Ryde, New South Wales, Australia, 47 p.
- Ramirez, C., 1982. Manual and atlas of the *Penicillia*. Elsevier Biomedical Press, Oxford – Amsterdam - New York, 874 p.
- Vinogradova, Y.A., Kovaleva, V.A., Perminova, E.M., Shakhtarova, O.V., Lapteva, E.M., 2023. Zonal patterns of changes in the taxonomic composition of culturable microfungi isolated from permafrost peatlands of the European Northeast. *Diversity* **15** (5), 639–650. <http://www.doi.org/10.3390/d15050639>
- Voříšková, J., Baldrian, P., 2013. Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *The ISME journal* **7** (3), 477–486. <https://www.doi.org/10.1038/ismej.2012.116>

References

- Aleksandrova, A.V., Zayats, A.L., Velikanov, L.L., Sidorova, I.I., 2006a. Raznoobrazie pochvennykh mikromitsetov v lesnykh ekosistemakh Tverskoi oblasti [Diversity of soil micromycetes in forest ecosystems of the Tver region]. *Mikologiya i fitopatologiya [Mycology and phytopathology]* **40** (1), 3–12. (In Russian).
- Aleksandrova, A.V., Velikanov, L.L., Sidorova, I.I., 2006b. Ključ dlia opredeleniia vidov roda *Trichoderma* [Key for identifying species of the genus *Trichoderma*] *Mikologiya i fitopatologiya [Mycology and phytopathology]* **40** (6), 457–468. (In Russian).
- Bakhmet, O.N., Medvedeva, M.V., 2022. Razložhenie opada khvoi v pochvakh lesnykh kul'tur sosny vostochnoi Fennoskandii [Decomposition of needle litter in soils of pine forest crops in eastern Fennoscandia]. *Lesovedenie [Forest Sciences]* **3**, 239–249. (In Russian). <http://www.doi.org/10.31857/S0024114822030032>
- Berestetskiy, A.O., 2008. Fitotoksiny gribov: ot fundamental'nykh issledovaniy k prakticheskomu ispol'zovaniyu (Obzor) [Fungal phytotoxins: from basic research to practical use (Review)]. *Prikladnaia biokhimiia i mikrobiologiya [Applied Biochemistry and Microbiology]* **44** (5), 501–514. (In Russian).
- Dobrovol'skii, G.V., Nikitin, E.D., 2006. Ekologiya pochv. Uchenie ob ekologicheskikh funktsiiakh pochv [Soil ecology. The doctrine of the ecological functions of soils]. Moscow State University, Moscow, Russia, 412 p. (In Russian).
- Dobrovol'skaya, T.G., Zvyagintsev, D.G., Chernov, I.Yu., Golovchenko, A.V., Zenova, G.M. et al., 2015. Rol' mikroorganizmov v ekologicheskikh funktsiiakh pochv [The role of microorganisms in the ecological functions of soils]. *Pochvovedenie [Soil Science]* **9**, 1087–1087. (In Russian). <http://www.doi.org/10.7868/S0032180X15090038>
- Domsch, K.H., Gams, W., Anderson, T.H., 2007. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eching, Germany, 672 p.
- Elais, T.S., 2014. Severoamerikanskii derev'ia: opredelitel' [North American trees: A guide]. Geo, Novosibirsk, Russia, 959 p. (In Russian).
- Elfving, B., Ericsson, T., Rosvall, O., 2001. The introduction of lodgepole pine for wood production in Sweden – a review. *Forest Ecology and Management* **141** (1–2), 15–29.
- Ellis, M.B., 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. Kew, UK, 608 p.

- Evdokimova, G.A., Mozgova, N.P., 2001. Mikroorganizmy tundrovykh i lesnykh podzolov Kol'skogo Severa [Microorganisms of tundra and forest podzols of the Kola North]. Publishing House of the Karelian Research Centre of the RAS, Apatity, Russia, 184 p. (In Russian).
- Egorova, L.N., 1986. Pochvennye griby Dal'nego Vostoka: Gifomitsety [Soil fungi of the Far East: Hyphomycetes]. Nauka, Saint Petersburg, Russia, 207 p. (In Russian).
- Fedorkov, A., Gutiy, L., 2017. Performance of lodgepole pine and Scots pine in field trials located in north-west Russia. *Silva Fennica* **51** (1)б 1–10. Gaspar, M.L., Cabello, M.N., Pollero, R., Aon, M.A., 2001. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of fungal biomass in soil. *Current Microbiology* **42**, 339–344. <https://www.doi.org/10.1007/s002840010226>
- Feklistov, P.A., Biriukov, S.Yu., Fediaev, A.L., 2008. Sravnitel'nye ekologo-biologicheskie osobennosti sosny skruchennoi i obyknovnoi v severnoi podzone evropeiskoi taigi [Comparative ecological and biological features of lodgepole and Scots pine in the northern subzone of the European taiga]. Arkhangel'sk State Technical University, Arkhangel'sk, Russia, 118 p. (In Russian).
- Karlovsky, P., 2008. Secondary metabolites in soil ecology. *Springer Berlin Heidelberg* **7**, 1–19.
- Kazeev, K.Sh., Kolesnikov, S.I., Val'kov, V.F., 2003. Biologicheskaya diagnostika i indikatsiya pochv: metodologiya i metody issledovaniya [Biological diagnostics and indication of soils: methodology and research methods]. Rostov State University, Rostov-on-Don, Russia, 216 p. (In Russian).
- Khabibullina, F.M., Tvorozhnikova, T.A., 2007. Rol' mikromitsetov v transformatsii rastitel'nykh ostatkov v el'nike chernichno-zelenomoshnom srednei podzony taiga [The role of micromycetes in the transformation of plant residues in the blueberry-green moss spruce forest of the middle taiga subzone]. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal [News of Higher Educational Institutions. Forest Journal]* **4**, 40–47. (In Russian).
- Khabibullina, F.M., Kuznetsova, E.G., Paniukov, A.N., Kurakov, A.V., 2018. Pochvennaya mikrobiota na nachal'nykh etapakh posttekhno-gennoi suksessii v podzone srednei taigi [Soil mycobiota at the initial stages of post-technogenic succession in the middle taiga subzone]. *Mikologiya i fitopatologiya [Mycology and Phytopathology]* **52** (5), 356–364. (In Russian). <http://www.doi.org/10.1134/S0026364818050045>
- Kitikidou, K., 2012. Forest floor nutrient dynamics in chestnut plantation ecosystems. *Journal Agricultural Science* **4** (4), 51–54. <http://www.doi.org/10.5539/jas.v4n4p51>
- Kovaleva, V.A., Vinogradova, Yu.A., Pristova, T.A., Fedorkov, A.L., 2023. Kharakteristika mikromitsetnogo kompleksa v podstilke eksperimental'nykh kul'tur sosny skruchennoi (*Pinus contorta* Dougl.) [Characteristics of the micromycete complex in the litter of experimental lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.)]. *Printsipy ekologii [Principles of the Ecology]* **2** (48), 67–77. (In Russian). <http://www.doi.org/10.15393/j1.art.2023.13642>
- Korneikova, M.V., Red'kina, V.V., Shalygina, R.R., 2018. Al'go-mikologicheskaya kharakteristika pochv v sosnovom i berezovom lesakh na territorii zapovednika "Pasvik" [Algo-mycological characteristics of soils in pine and birch forests on the territory of the Pasvik Nature Reserve]. *Pochvovedenie [Soil Science]* **2**, 211–220. (In Russian). <https://www.doi.org/10.7868/S0032180X18020090>
- Kurakov, A.V., 2001. Metody vydeleniya i kharakteristika kompleksov mikroskopicheskikh gribov nazemnykh ekosistem: Uchebnoe posobie [Methods for isolating and characterizing complexes of microscopic fungi of terrestrial ecosystems: Textbook]. Maks Press, Moscow, Russia, 92 p. (In Russian).
- Kurakov, A.V., Semenova, T.A., 2016. Vidovoe raznoobrazie mikroskopicheskikh gribov v lesnykh ekosistemakh iuzhnoi taigi evropeiskoi chasti Rossii [Species diversity of microscopic fungi in forest

- ecosystems of the southern taiga of the European part of Russia]. *Mikologiya i fitopatologiya [Mycology and Phytopathology]* **50** (6), 367–378. (In Russian).
- Looby, C.I., Treseder, K.K., 2018. Shifts in soil fungi and extracellular enzyme activity with simulated climate change in a tropical montane cloud forest. *Soil Biology and Biochemistry* **117**, 87–96. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.11.014>
- McIntosh, A.C.S., Macdonald, S.E., Gundale, M.J., 2012. Tree species versus regional controls on ecosystem properties and processes: an example using introduced *Pinus contorta* in Swedish boreal forests, *Canadian Journal of Forest Research* **42**, 1228–1238. <https://doi.org/10.1139/X2012-049>
- Melekhov, I.S., 1984. Introduktsiia khvoynykh v lesnom khoziaistve [Introduction of conifers in forestry]. *Lesovedenie [Forest Sciences]* **6**, 72–78. (In Russian).
- Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii [Methods of soil microbiology and biochemistry], 1991. Moscow State University, Moscow, Russia, 304 p. (In Russian).
- Osono, T., 2007. Ecology of ligninolytic fungi associated with leaf litter decomposition. *Ecological Research* **22** (6), 955–974. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0390-z>
- Osono, T., Takeda, H., 2001. Organic chemical and nutrient dynamics in decomposing beech leaf litter in relation to fungal ingrowth and succession during 3-year decomposition processes in a cool temperate deciduous forest in Japan. *Ecological Research* **16**, 649–670.
- Osono, T., Fukasawa, Y., Takeda, H., 2003. Roles of diverse fungi in larch needle-litter decomposition. *Mycologia* **95** (5), 820–826.
- Pitt, J., 1991. A laboratory guide to common *Penicillium* species. Commonwealth scientific and industrial research organization, North Ryde, New South Wales, Australia, 47 p.
- Polianskaia, L.M., 1996. Mikrobiologicheskaiia suksessiia v pochve [Microbiological succession in soil]. *Doctor of Sciences in Biology thesis abstract*. Moscow, Russia, 96 p. (In Russian).
- Pristova, T.A., Khabibullina, F.M., Vinogradova, Yu.A., 2012. Rol' mikromitsetov v formirovanii lesnoi podstilki listvennykh nasazhdenii srednei taiga [The role of micromycetes in the formation of forest litter of deciduous plantations in the middle taiga]. *Lesovedenie [Forest Sciences]* **4**, 47–55. (In Russian).
- Ramirez, C., 1982. Manual and atlas of the *Penicillia*. Elsevier Biomedical Press, Oxford – Amsterdam - New York, 874 p.
- Raevskii, B. V., 2015. Seleksiia i semenovodstvo sosny obyknovennoi (*Pinus sylvestris* L.) i sosny skruchennoi (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm) na Severo-Zapade taezhnoi zony Rossii [Selection and seed production of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm) in the North-West taiga zone of Russia]. *Doctor of Sciences in Agriculture thesis*. Saint Petersburg, Russia, 322 p. (In Russian).
- Rakhleeva, A.A., Semenova, T.A., Striganova, B.R., Terekhova, V.A., 2011. Dinamika zoomikrobnnykh kompleksov pri razlozhenii rastitel'nogo opada v el'nikakh iuzhnoi taigi [Dynamics of zoomicrobial complexes during the decomposition of plant litter in the spruce forests of the southern taiga]. *Pochvovedenie [Soil Science]* **1**, 44–55. (In Russian).
- Semenova, T.A., 2002. Suksessiia mikromitsetov na razlichnykh estestvennykh substratakh v khode mnogoletnego model'nogo eksperimenta [Succession of micromycetes on various natural substrates during a long-term model experiment]. In: Kovaleva, N.O. (ed.), *Rol' pochv v biosfere (Trudy Instituta*

pochvovedeniia MGU – RAN. Vyp. 1) [The role of soils in the biosphere (Proceedings of the Institute of Soil Science MSU – RAS. Issue 1)]. Moscow State University, Moscow, Russia, 185–201. (In Russian).

Shebalova, N.M., 2008. Pochvennaia mikroflora sosnovykh nasazhdenii, raspolozhennykh v tekhnogennykh zonakh [Soil microflora of pine plantations located in technogenic zones]. *Agrarnyi vestnik Urala [Agrarian Bulletin of the Urals]* **7**, 69–72. (In Russian).

Shebalova, N.M., Zalesov, S.V., 2006. Mikromitsety lesnykh pochv sosnovykh nasazhdenii, proizrastaiushchikh v zonakh tekhnogenogo zagriazneniia [Micromycetes of forest soils of pine plantations growing in zones of technogenic pollution]. *Izvestiia vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal [News of Higher Educational Institutions. Forest Journal]* **1**, 28–32. (In Russian).

Sizonenko, T.A., Zagirova, S.V., Khabibullina, F.M., 2010. Mikrobnye soobshchestva v podstilke el'nika chernichnogo srednei taiga [Microbial communities in the litter of blueberry spruce forests in the middle taiga]. *Pochvovedenie [Soil Science]* **10**, 1221–1228. (In Russian).

Terekhova, V.A., Semenova, T.A., Trofimov, S.Ya., 1998. Struktura kompleksov mikromitsetov v podstilke zapovednykh el'nikov Tverskoi oblasti [The structure of micromycete complexes in the litter of protected spruce forests in the Tver region]. *Mikologiya i fitopatologiya [Mycology and Phytopathology]* **32** (3), 18–24. (In Russian).

Vinogradova, Yu.A., Lapteva, E.M., Kovaleva, V.A., Perminova, E.M., 2019. Raspredelenie mikroskopicheskikh gribov v mnogoletnemerzlykh torfianikakh lesotundry [Distribution of microscopic fungi in permafrost peatlands of forest-tundra]. *Mikologiya i fitopatologiya [Mycology and phytopathology]* **53** (6), 342–353. (In Russian). <http://www.doi.org/10.31857/S0026364822030126>

Vinogradova, Y.A., Kovaleva, V.A., Perminova, E.M., Shakhtarova, O.V., Lapteva, E.M., 2023. Zonal patterns of changes in the taxonomic composition of culturable microfungi isolated from permafrost peatlands of the European Northeast. *Diversity* **15** (5), 639–650. <http://www.doi.org/10.3390/d15050639>

Voříšková, J., Baldrian, P., 2013. Fungal community on decomposing leaf litter undergoes rapid successional changes. *The ISME journal* **7** (3), 477–486. <https://www.doi.org/10.1038/ismej.2012.116>

Zagurskaya, Yu.V., 2022. Main aspects of studying invasive species of the genus *Solidago*. *Ecosystem transformation* **5** (2), 102–115. <http://www.doi.org/10.23859/estr-211029>