

УДК 579.695628.381.1

ДИНАМИКА МИКОБИОТЫ ПРИ КОМПСТИРОВАНИИ КОРОВЬЕГО НАВОЗА И СОЛОМЫ

© 2023 г. А. В. Кураков^а, *, Е. Н. Биланенко^а^аМГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

*e-mail: kurakov57@mail.ru

Поступила в редакцию 29.11.2022 г.

После доработки 08.12.2022 г.

Принята к публикации 15.12.2022 г.

Проведено исследование динамики микобиоты при компстировании коровьего навоза и соломы пшеницы с применением ДНК-баркодинга и культурального метода. С помощью ДНК-баркодинга были обнаружены грибы отделов Ascomycota, Basidiomycota, Mortierellomycota, Chytridiomycota, Rozellomycota, Aphelidiomycota. Культуральный метод (посев) выявил Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota. Все порядки грибов, установленные методом посева, за исключением Saccharomycetales в Ascomycota и Mucogales в Mucoromycota, были обнаружены и с помощью ДНК-баркодинга, но последним и многие другие. Совпадение видов, выявленных обоими методами, было единичным. Прослежены изменения в числе колониеобразующих и операционно-таксономических единиц таксонов разного уровня при трансформации навоза с соломой в компост. ДНК-баркодинг позволил полнее выявить изменения таксономической и эколого-трофической структуры грибного сообщества при компстировании навоза и соломы. Они выражаются в существенном увеличении представленности базидиомицетов, особенно *Coprinus* spp., *Coprinellus* spp., в компосте, способных к трансформации лигнина, сложных органических веществ навоза, и снижении доли доминирующих в исходных субстратах обильно спороносящих “сахарных” и целлюлозолитических аскомицетов: Sordariomycetes в навозе и Dothideomycetes в соломе. При компстировании произошли значимые перестройки в составе копрофильных, эпифитных и фитопатогенных грибов. Обсуждаются значение токсинообразующих, аллергенных и термофильных видов грибов, представляющих опасность для здоровья человека, возможности оценки готовности компоста для внесения в почву в качестве биоудобрения с учетом данных по микобиоте.

Ключевые слова: грибы, компост, таксономическая структура, сообщества, эколого-трофические группы, базидиомицеты, ДНК-баркодинг, метагеномные подходы

DOI: 10.31857/S0032180X22601542, **EDN:** NOXCCU

ВВЕДЕНИЕ

Ежегодно на предприятиях сельского хозяйства, пищевой и деревообрабатывающей промышленности образуется огромное количество отходов с высоким содержанием органических веществ. Часть отходов находит применение, но большая часть сжигается или накапливается, что приводит к серьезным экологическим последствиям. Одно из решений этой проблемы – переработка органических отходов в компосты.

Компстирование – аэробный процесс, при котором благодаря метаболической активности преимущественно разнообразных видов прокариот и грибов происходят глубокие изменения физико-химических свойств исходных субстратов и их трансформация в ценные биоудобрения [3, 6]. В последние годы в исследованиях микобиоты компостов наряду с методами посева на питательные среды стали применять современ-

ные молекулярно-генетические подходы [15, 21, 28, 32, 37, 39]. Они позволили выявить значительно большее разнообразие бактерий и архей, чем культуральные методы, как в органических отходах, так и в конечных продуктах компстирования [21, 32, 39]. Показано, что модификация состава бактерий связана с изменением рН органических субстратов уже в начале их трансформации. Выявлены таксономические и физиологические группы прокариот и виды, активные на мезофильной и термофильной стадиях компстирования [3, 10, 20, 21, 23, 35]. Изучена структура сообщества прокариот в компостах в зависимости от состава органических отходов и на разных стадиях их компстирования [3, 10, 15, 28].

Заметно меньше исследований по характеристике разнообразия и роли грибов при компстировании отходов [11, 16, 24]. Вместе с тем именно грибам принадлежит ключевая роль в деградации

сложных труднодоступных полимерных соединений, а синергические взаимодействия грибов с прокариотами обеспечивают эффективность этого процесса при переработке лигноцеллюлозных субстратов [4, 38]. Особенно мало работ по изучению микобиоты компостов с применением современных метагеномных подходов, а с их помощью можно получить значительно больше сведений о составе грибов и выявить организмы, которые невозможно или трудно изолировать на питательные среды, в том числе патогенные и условно патогенные виды [11, 24]. Спектры патогенных грибов могут варьировать в зависимости от отходов, а также природно-климатических регионов. Поэтому актуально выяснение состава и плотности популяций патогенных и условно-патогенных видов грибов, которые развиваются в ходе компостирования различных субстратов и могут сохраняться в значимом количестве в компостах. Эти данные необходимы для оценки возможных рисков для здоровья людей при производстве и применении компостов. Молекулярно-генетические подходы позволяют полнее проследить изменения в грибном сообществе на начальной стадии компостирования, установить, что при разложении листвы тополя доминируют 5 родов грибов двух отделов: аскомицетов и базидиомицетов, уточнить роль термофильных видов [16, 24, 41]. Однако необходимы дальнейшие исследования по выяснению динамики микобиоты при полном цикле получения компостов из различных субстратов, в частности, из отходов сельскохозяйственных предприятий. В настоящей работе применяли одновременно метод посева на питательную среду и высокопроизводительное секвенирование ITS2 рДНК грибов с биоинформатической обработкой данных для получения более полного представления о сукцессии грибной биоты при трансформации исходных субстратов в компост.

Цель работы – характеристика таксономической и эколого-трофической структуры грибной биоты при компостировании навоза с добавкой соломы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Изучали микобиоту коровьего навоза, соломы пшеницы, исходных компонентов для приготовления компоста. В контейнеры (5.5 л) из пластика размером (11 × 30 × 16 см) вносили и тщательно перемешивали 430 г навоза, 100 г воздушно-сухой соломы и 1000 мл дистиллированной воды. Солому пшеницы измельчали на установке КР-01 Фермер-5 до размеров 0.3–0.5 см. Компостирование субстратов проводили при комнатной температуре (18–23°C) и постоянной влажности 75–80% от полной влагоемкости в течение 60 сут. Влажность поддерживали периодическим добав-

лением стерильной водопроводной воды. Наблюдали повышение температуры в компостируемых субстратах приблизительно на 15°C в течение первых недель, а затем она выравнивалась до комнатной. Убыль компостируемых субстратов составила 25%. Повторность в опытах трехкратная.

Химические свойства исходных компонентов и компоста определяли по следующим методикам в МГУЛАБ. Элементный состав в образцах исследовали методом ИСП-ОЭС на спектрометре 5110 ICP-OES Agilent. Предварительно пробы разлагали в микроволновой печи Вольта МС-10. Предварительно высушенные при 105°C навески (0.25 г) помещали в автоклав микроволновой печи, к ним приливали 8 мл концентрированной азотной кислоты и 2 мл перекиси водорода, после чего запускали стандартную программу для разложения органических образцов. После окончания программы и охлаждения пробы переносили в мерную колбу на 25 мл и доводили объем до метки дистиллированной водой. Далее в пробе определяли массовые доли элементов по методике М-МВИ-80-2008 [2].

Измерение рН в образцах компоста и исходных субстратов проводили в водной вытяжке по ГОСТ 11623-89 на рН-метре рН-150-МИ (Россия). Электропроводность измеряли в той же вытяжке на кондуктометре HI 2300, Hanna Instruments. Содержание органического вещества определяли классическим гравиметрическим методом при 525°C по ГОСТ 26213.

Полученный компост значительно отличается от исходных субстратов: навоза и соломы – по содержанию органического вещества, элементов минерального питания, рН, показателем электропроводности (табл. 1). По этим характеристикам он соответствует требованиям к компостам для растениеводства (ГОСТ 33830-2016). Компост обладал способностью повышать супрессивные свойства почв к фитопатогенам. При его внесении в дерново-подзолистую почву в вегетационных опытах с инфекционным фоном *Fusarium oxysporum* ВКМ F-140 (5×10^6 КОЕ/г) послевсходовая гибель огурцов снижалась в среднем на 13%, а кресс-салата – на 33%.

Выделение и идентификация чистых культур грибов, оценка относительного обилия видов. Отбор и подготовку смешанных образцов из исходных субстратов навоза и соломы (0 сут) и в ходе компостирования их смеси проводили на 10, 20, 40 и 60 сут. Повторность образцов измельченной соломы, коровьего навоза и компостов в посевах 3-кратная, чашек Петри из каждого образца 6-кратная. Навеску образца массой 1 г переносили в пробирку с 10 мл стерильной воды, перемешивали на мешалке Вортекс в течение 5 мин. Поверхностный посев проводили из разведения 1 : 100 и 1 : 1000 на мальт-агар. Для подавления роста бактерий в сре-

Таблица 1. Химические свойства коровьего навоза, соломы пшеницы и компоста

| Вариант | C _{орг} , % | рН | Проводимость, мкСм/см | мг/кг | | | | | |
|---------|----------------------|-----|--------------------------|-------|-------|------|-------|------|------|
| | | | | P | K | S | Ca | Mg | Na |
| Навоз | 80 | 9.3 | 5050 | 65478 | 22254 | 2562 | 20023 | 7187 | 6563 |
| Солома | 90 | 7.0 | 952 | 1766 | 8199 | 587 | 3575 | 1417 | 788 |
| Компост | 74 | 7.4 | 2285 | 3448 | 11096 | 2889 | 16241 | 3678 | 2038 |

ду добавляли 4 мл/л молочной кислоты (рН 5.0) или антибиотик стрептомицин сульфат. Чашки Петри инкубировали при комнатной температуре 18–22°C, периодически подсчитывали число колоний разных морфотипов и выделяли для идентификации в чистые культуры. Чистые культуры грибов хранили в пробирках со скошенным мальт-агаром при 5°C.

Рассчитывали общее число колониеобразующих единиц (**КОЕ**) грибов в 1 г воздушно-сухих образцов соломы, навоза и компоста и КОЕ часто выделяемых видов. Коэффициент вариации данных КОЕ грибов в среднем был около 10%. Представленность видов в изучаемых местообитаниях оценивали по показателю относительного обилия. Относительное обилие оценивали как отношение числа КОЕ данного вида к общему числу КОЕ, выраженное в процентах. Статистическую обработку данных проводили с применением программы Excel 6.0.

Выделенные штаммы грибов идентифицировали с использованием культурально-морфологических и молекулярно-генетических подходов. Описание культур проводили на сусло-агаре и среде Чапека с использованием рекомендуемых для соответствующего таксона определителей [5, 7–9, 12, 13, 19, 26, 27, 29–31, 33, 34, 36] и по генетическим признакам с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) и дальнейшего секвенирования ITS-региона рДНК. Современное таксономическое положение видов дано по базе данных Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>).

Высокопроизводительное NGS секвенирование ITS2 рДНК грибов и биоинформатическая обработка данных. Метод ПЦР. Геномную ДНК из образцов соломы, коровьего навоза и компоста выделяли с использованием набора DNeasy PowerSoil Kit в соответствии с рекомендациями производителя (https://www.bio.vu.nl/~microb/Protocols/Manuals/PowerSoil_DNA.pdf). Использовали смешанные образцы (из 9 отдельно отобранных), анализы проводили в двухкратной повторности. Для амплификации гипервариабельного ITS2 участка гена 18S рРНК использовали следующие праймеры: прямой NR_5.8SR – TCGTCGGCAGCGTCAGATGTG-TATAAGAGACAGATCTCGATGAAGAACGCAGCG,

обратный NR ITS4R – GTCTCGTGGGCTCG-GAGATGTGTATAAGAGACAGGCATCCTCCGCT-TATTGATATGC в концентрации 5 мкМ. Амплификацию проводили в объеме 25 мкл в смеси, содержащей 5× KTN-mix (Evrogen) 5 мкл, смесь праймеров 2 мкл, 50× SYBR(Evrogen) 0.5 мкл, в амплификаторе в реальном времени CFX96 Touch (Bio-Rad) при следующих условиях: первичная денатурация 3 мин при 95°C; 35 циклов: денатурация 30 с при 95°C, отжиг 30 с при 57°C, элонгация 30 с при 72°C; заключительная элонгация 5 мин при 72°C.

Синтез библиотек для секвенирования методом ПЦР. Амплификацию ПЦР продукта, полученного на первом этапе, с целью баркодирования (индексирования) библиотек проводили в объеме 25 мкл в смеси, содержащей 5× KTN-mix (Evrogen) 5 мкл, смесь праймеров 2 мкл, 50× SYBR(Evrogen) 0.5 мкл, в амплификаторе в реальном времени CFX96 Touch (Bio-Rad) при следующих условиях: первичная денатурация 3 мин при 95°C; 7 циклов: денатурация 30 с при 95°C, отжиг 30 с при 55°C, элонгация 30 с при 72°C; заключительная элонгация 5 мин при 72°C. Для амплификации использовали индексы, рекомендованные производителем: Nextera Index Kit (Illumina).

Секвенирование на платформе Illumina. Ампликоны после второго этапа очищали с использованием магнитных частиц AMPure XP (KAPABio-systems) в следующих соотношениях: 1 : 0.6, где 0.6 – доля AMPure для очистки продуктов ПЦР амплификации гипервариабельного ITS2 участка гена 18S рРНК. Данные очищенные ампликоны являются готовыми библиотеками для мультиплексного секвенирования на платформе Illumina. Библиотеки смешивали между собой и доводили до общей концентрации 2 нМ. К отобранным 5 мкл смеси добавляли 5 мкл 0.2 М NaOH и инкубировали в течение 5 мин. К денатурированной ДНК добавляли 990 мкл НТИ и 1 мкл 12.5 мМ заранее денатурированного PhуX. Анализ библиотек проводили на секвенаторе нового поколения Illumina MiSeq методом парноконцевого чтения генерацией не менее 10000 парных прочтений на каждый образец с использованием следующих реактивов: MiSeq Reagent Kit v2 nano и MiSeq v2 Reagent Kit (500 Cycles PE).

Таблица 2. Структура комплексов грибов в навозе, соломе и при их переработке в компост (метод посева)

| Вид | Относительное обилие, % | | | | | |
|------------------------------------|-------------------------|------|--------|--------|--------|--------|
| | 0 сут | | 10 сут | 20 сут | 40 сут | 60 сут |
| | Н* | С | НС | НС | НС | К |
| <i>Alternaria alternata</i> | | 15.5 | | | | 0.3 |
| <i>Alternaria</i> sp. | | 2.2 | | | | |
| <i>Aspergillus flavus</i> | | 10.0 | | | | 2.3 |
| <i>A. fumigatus</i> | 21.6 | 3.3 | 53.0 | | | 11.5 |
| <i>Aureobasidium pullulans</i> | | 6.6 | | | | |
| <i>Dipodascus geotrichum</i> | | | | | 67.3 | 26.3 |
| ** <i>Filobasidium wieringae</i> | | 2.2 | | | 4.1 | |
| <i>F. oxysporum</i> | | 1.1 | | | 8.2 | 4.3 |
| <i>F. solani</i> | | | 2.0 | | | |
| ** <i>F. sporotrichioides</i> | | 2.2 | 2.0 | | | 36.8 |
| <i>Mucor hiemalis</i> | | | | | | 0.1 |
| ** <i>M. circinelloides</i> | 35.2 | | 2.0 | 22.5 | 18.4 | 3.8 |
| <i>Penicillium aurantiogriseum</i> | | | | | | 2.0 |
| <i>P. canescens</i> | | | 34.0 | | | |
| <i>P. commune</i> | | | | | 2.0 | 1.5 |
| <i>P. echinulatum</i> | | 2.4 | | | | |
| <i>P. simplicissimum</i> | | 6.6 | | | | |
| <i>Penicillium</i> sp. | 8.1 | | | 35.0 | | |
| <i>P. spinulosum</i> | 2.7 | | 3.0 | | | |
| <i>Rhizopus stolonifer</i> | | | | 5.0 | | 0.6 |
| ** <i>Rhodotorula glutinis</i> | | | | | | 1.4 |
| <i>Talaromyces funiculosus</i> | | 10.0 | | | | |
| <i>T. rugulosus</i> | | | | | | 0.5 |
| <i>T. variabilis</i> | | 37.9 | | | | 0.1 |
| ** <i>Trichoderma atroviride</i> | 32.4 | | 4.0 | 37.5 | | 8.5 |
| Общее число видов | 5 | 12 | 7 | 4 | 5 | 15 |

* Субстрат: Н – коровий навоз, С – солома, НС – компостируемый навоз с соломой; К – компост. ** Идентификация подтверждена секвенированием ITS рДНК.

Обработка данных. Данные секвенирования обрабатывали программе, написанной с использованием алгоритма QIIME 1.9.1, включающего объединение прямых и обратных прочтений, удаление технических последовательностей, фильтрацию последовательностей с низкими показателями достоверности прочтения отдельных нуклеотидов (качество <Q30), фильтрацию химерных последовательностей, выравнивание прочтений на референсную последовательность, распределение последовательностей по таксономическим единицам (ОТЕ) с использованием базы данных Silva версии 132 и Unite v8. Использован алгоритм классификации операционных ОТЕ с открытым референсом (Open-reference OTU), порог классификации 97%.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура грибных сообществ навоза, соломы и компоста по данным культурального метода. Структура сообществ, т.е. показатели видового богатства и численности микроскопических грибов в субстратах для компостирования и получаемом компосте существенно различались (табл. 2). Общее число грибов в соломе составляло 8800 КОЕ/г, в навозе в несколько раз меньше 2400 КОЕ/г. В ходе компостирования численность грибов изменялась следующим образом: исходно в смеси навоза с соломой было 7300 КОЕ/г, к 10 сут их число возросло до 9800 КОЕ/г, затем снижалось в период повышения температуры на порядок, а к 40–60 сут стабилизировалось на уровне 4500–4900 КОЕ/г компоста.

Метод посева позволил выявить в образцах навоза, соломы и при их трансформации в компост грибы трех отделов: анаморфы Ascomycota, Mucoromycota и дрожжевые грибы из Basidiomycota. Среди аскомицетов это были представители класса Sordariomycetes (порядка Hypocreales — *Fusarium* spp., *Trichoderma atroviride*), Eurotiomycetes (Eurotiales — *Penicillium* spp., *Aspergillus* spp., *Talaromyces* spp.), Dothideomycetes (Pleosporales — *Alternaria* spp., Dothideales — *Aureobasidium pullulans*), Saccharomycetes (Saccharomycetales — *Dipodascus geotrichum*). Среди мукоромицетов порядка Mucorales выявлены *Mucor* spp., *Rhizopus stolonifer*, среди базидиомицетов — только дрожжевые грибы *Filobasidium wieringae*, *Rhodotorula glutinis* из классов Tremellomycetes и Microbotryomycetes соответственно.

Из соломы изолировано больше видов (12), чем из коровьего навоза (5), за счет выявления *Aureobasidium pullulans*, *Alternaria* sp., *A. alternata*, *Aspergillus flavus*, *Fusarium oxysporum*, *F. sporotrichioides*, *Talaromyces* spp., *Penicillium* spp., дрожжевых грибов *Filobasidium wieringae*. Только в коровьем навозе были отмечены *Trichoderma atroviride*, *Mucor circinelloides*, *Penicillium* sp. и *P. spinulosum* sp. Общим для соломы и навоза был *Aspergillus fumigatus*, представители родов *Trichoderma*, *Penicillium*. Высокие показатели относительного обилия (более 10%) имели *A. fumigatus*, *M. circinelloides*, *T. atroviride* в коровьем навозе, *A. alternata*, *A. flavus*, *Talaromyces funiculosus*, *T. variabilis* в соломе.

В течение почти 6 нед. трансформации навоза и соломы в компост число видов грибов по данным посевов снизилось по сравнению с исходными субстратами. На 10, 20, 40 сут изолировали из компостируемой смеси 7, 4 и 5 видов соответственно, но к 60 сут их число возросло до 15 видов. В основном это было связано с выявлением *Dipodascus geotrichum*, *Fusarium sporotrichioides*, *Penicillium* spp., *Talaromyces* spp. на завершающем этапе компостирования (с 40 до 60 сут). В течение всего времени компостирования навоза с соломой выделяли *A. fumigatus*, *M. circinelloides*, *T. atroviride*, *Fusarium* spp., *Penicillium* spp. Виды рода *Alternaria* (*A. alternata*, *Alternaria* sp.) присутствовали в образцах с соломой (10^3 – 10^4 КОЕ/г) и выявлялись на начальных стадиях компостирования, но их число у *A. alternata* в компосте снижалось до 10^2 КОЕ/г.

Методом посева выявлены существенные различия в численности КОЕ, видовом составе и, соответственно, в структуре грибного сообщества в исходных субстратах, изменения этих показателей при трансформации смеси навоза с соломой в компост. В компосте уменьшилось разнообразие и численность грибов, характерных для соломы (*Alternaria* spp., *Aureobasidium pullulans*, *Aspergillus flavus*, *Talaromyces funiculosus*). При сравнении компоста с навозом наблюдали снижение в последнем численности *A. fumigatus*, *M. circinelloides*.

Установлено, что в компосте разнообразие грибов больше, чем в исходных субстратах, в нем сильно возрастает показатель относительного обилия *F. sporotrichioides*.

Структура грибных сообществ навоза, соломы и компоста по данным ДНК-баркодинга. В образцах коровьего навоза среди грибов, идентифицированных методом высокопроизводительного секвенирования, есть представители 6 отделов. Преобладали в микобиоте навоза таксоны отдела Ascomycota — 75.6%, затем следуют Basidiomycota — 11.4%, Mortierellomycota — 10.1%, Chytridiomycota — 0.8%, Aphelidiomycota — 1.8%, Rozellomycota — 0.3% (табл. 3).

В микобиоте навоза отдел Ascomycota представлен классами Sordariomycetes, Eurotiomycetes, Pezizomycetes, Dothideomycetes, Leotiomycetes. Грибы класса Sordariomycetes преобладали (36.02% ОТЕ) и были представлены таксонами из порядков Sordariales (33.94%), Chaetosphaeriales (0.88%), Microascales (0.65%), Hypocreales (0.41%), Glomerellales (0.14%). Среди Sordariales сем. Chaetomiaceae выявлены *Zopfiella tardifaciens*, *Zopfiella* sp., *Mycothermus thermophilus*, *Botryotrichum atrogriseum*, *B. spirotrichum*, в семействе Lasiosphaeriaceae — *Cladorrhinum phialophoroides*, *Cercophora coronata*, *Fimetaria* sp., *Podospora multipilosa*, в Insertae sedis — *Papulaspora equi*, в Chaetosphaeriales сем. Chaetosphaeriaceae *Dinemasporium spinificis*; в Microascales семейства Microasaceae — *Rhinocladium lesnei*, *Pseudallescheria boydii*, *Scedosporium prolificans*. В Glomerellales отмечен только *Colletotrichum hanau* из Glomerellaceae. В Hypocreales идентифицированы *Penicillifer diparietisporus* и *Cylindrodendrum hubeiense* из семейства Nectriaceae.

Вторыми по представленности в навозе были грибы класса Eurotiomycetes (15.65% ОТЕ) порядков Chaetothyriales (14.67%, Herpotrichiellaceae — *Phialophora cyclaminis*), Onygenales (0.97%, Incertae sedis — *Chrysosporium pseudomerdarium*), Eurotiales (0.01%, Trichocomaceae — *Thermomyces lanuginosus*, *Sagenomella oligospora*).

Заметно меньше в навозе было грибов класса Pezizomycetes (5.71% ОТЕ) порядка Pezizales, среди которых удалось идентифицировать *Ascobolus furfuraceus*. Доля грибов класса Dothideomycetes составила 1.06%, они были представлены видами порядка Pleosporales (1.06%) — *Didymella aurea*, *Preussia flanaganii*, *Alternaria iridialustralis*. Наименьшая доля в сообществе была у видов класса Leotiomycetes (0.31%) порядков Thelebolales (0.28% — *Pseudogymnoascus appendiculatus*, *P. roseus*, *Pseudeurotium bakeri*) и Helotiales (0.03% — *Chalara* sp. и неидентифицированные таксоны). 17% ОТЕ Ascomycota не были идентифицированы на уровне класса.

Среди Basidiomycota в коровьем навозе преобладали грибы класса Agaricomycetes (10.43%) порядка Agaricales (10.15% ОТЕ), до уровня рода

Таблица 3. Структура комплекса грибов в коровьем навозе (метод высокопроизводительного секвенирования ITS рДНК)

| ОТЕ число | ОТЕ % | Отдел | Класс | Порядок | Семейство | Род, вид* |
|-----------|-------|-------------------|--------------------|-------------------|---------------------|--------------------------------------|
| 421 | 19.40 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | — | — |
| 371 | 17.09 | Ascomycota | — | — | — | — |
| 315 | 14.52 | Ascomycota | Eurotiomycetes | Chaetothyriales | Herpotrichiellaceae | <i>Phialophora cyclaminis</i> |
| 202 | 9.31 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Agaricales | — | — |
| 158 | 7.28 | Mortierellomycota | Mortierellomycetes | Mortierellales | Mortierellaceae | <i>Mortierella polygonia</i> |
| 116 | 5.35 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | <i>Zopfiella tardifaciens</i> |
| 107 | 4.93 | Ascomycota | Pezizomycetes | Pezizales | Ascobolaceae | — |
| 45 | 2.07 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | — |
| 41 | 1.89 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Lasiosphaeriaceae | — |
| 35 | 1.61 | Aphelidiomycota | Aphelidiomycetes | GS16 | — | — |
| 21 | 0.97 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Lasiosphaeriaceae | — |
| 19 | 0.88 | Ascomycota | Sordariomycetes | Chaetosphaeriales | Chaetosphaeriaceae | <i>Dinemasporium spinificis</i> |
| 19 | 0.88 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Didymellaceae | <i>Didymella aurea</i> |
| 17 | 0.78 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | <i>Mycothermus thermophilus</i> |
| 16 | 0.74 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | — | — |
| 16 | 0.74 | Ascomycota | Eurotiomycetes | Onygenales | Incertae sedis | <i>Chrysosporium pseudomerdarium</i> |
| 15 | 0.69 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Trichosporonales | Trichosporonaceae | — |
| 14 | 0.65 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Agaricales | Hygrophoraceae | — |
| 14 | 0.65 | Chytridiomycota | — | — | — | — |
| 10 | 0.46 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | — | — |
| 9 | 0.41 | Ascomycota | Pezizomycetes | Pezizales | Pyronemataceae | — |
| 9 | 0.41 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Incertae sedis | <i>Papulaspora equi</i> |
| 8 | 0.37 | Mortierellomycota | Mortierellomycetes | Mortierellales | Mortierellaceae | <i>Mortierella gamsii</i> |
| 8 | 0.37 | Ascomycota | Pezizomycetes | Pezizales | Ascobolaceae | <i>Ascobolus furfura-ceus</i> |
| 7 | 0.32 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | <i>Botryotrichum spiro-trichum</i> |
| 7 | 0.32 | Ascomycota | Sordariomycetes | Microascales | — | — |
| 7 | 0.32 | Mortierellomycota | Mortierellomycetes | Mortierellales | Mortierellaceae | <i>Mortierella indohii</i> |
| 6 | 0.28 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Polyporales | Meruliaceae | <i>Ceraceomyces microsporus</i> |
| 6 | 0.28 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Lasiosphaeriaceae | — |
| 5 | 0.23 | Ascomycota | Eurotiomycetes | Onygenales | Incertae sedis | — |
| 5 | 0.23 | Ascomycota | Sordariomycetes | Hypocreales | — | — |
| 5 | 0.23 | Ascomycota | Sordariomycetes | Microascales | Microascaceae | <i>Rhinocladium lesnei</i> |
| 5 | 0.23 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Incertae sedis | — |

* Приведены виды с числом ОТЕ = 1: *Schizangiella serpentis*, *Cercophora coronate*, *Zopfiella tardifaciens*, *Podospora multipilosa*, *Papulaspora equi*, *Coprinellus marculentus*, *Scedosporium prolificans*, *Thermomyces lanuginosus*, *Sagenomella oligospora*, *Mortierella hyaline*, *Mortierella gamsii*, *Conocybe papillata*, *Phialophora cyclaminis*, *Leucosporidium escuderoi*, *Pseudallescheria boydii*, *Pseudeurotium bakeri*; ОТЕ = 2: *Penicillifer diparietisporus*, *Cylindrodendrum hubeiense*, *Preussia flanagani*, *Apiotrichum aescaraborum*, *Solicoccozyma terricola*, *Tausonia pullulans*, *Pseudogymnoascus appendiculatus*, *Alternaria iridiaustralis*, *Pseudogymnoascus roseus*, *Rhinocladium lesnei*; ОТЕ = 3: *Colletotrichum hanau*, *Cladorrhinum phialophoroides*, *Phialophora cyclaminis*, *Remersonia thermophile*, *Botryotrichum atrogriseum*; ОТЕ = 4: *Pluteus longistriatus*. Здесь и далее. Прочерк — не удалось идентифицировать.

доминирующие грибы не удалось идентифицировать. ОТЕ из Polyporales составили 0.28% (*Ceraceomyces microsporus*), в Atheliales единичные ОТЕ (*Tylospora* sp.). В небольшом количестве выявлены ОТЕ класса Tremellomycetes (0.97% ОТЕ), преимущественно из Trichosporonales (0.79%), доли ОТЕ из Filobasidiales и Cystofilobasidiales составили по 0.09%.

Грибы Mortierellomycota представлены исключительно видами класса Mortierellomycetes (8.34% ОТЕ) порядка Mortierellales – *Mortierella polygonia*, *Mortierella* spp.).

В микобиоте соломы (табл. 4) отмечены ОТЕ отделов Ascomycota (67.19%) и Basidiomycota (31.8%). В Ascomycota преобладают ОТЕ классов Dothideomycetes (67.1% ОТЕ). ОТЕ из Pleosporales составляют основную часть (65.22%) и включают виды *Alternaria metachromatica* (49.7% ОТЕ), а также другие виды рода *Alternaria* (*A. iridialustralis*, *A. senecionicola*, *A. dactylidicola*, *A. rosae*, *A. kareliniae*, *A. betae-kenyensis*), *Pyrenophora tritici-repentis*, *Bipolaris eleusines*, *Stemphylium lotii*, *Neosascochyta exitialis*, *Ascochyta rabiei*, *Parastagonospora* sp., *Pseudoophiobolus italicus*, *Phaeosphaeria tofieldiae*. В Dothideales (1.89% ОТЕ) идентифицированы *Aureobasidium pullulans*, *Pyrenochaetopsis pratorum* и ряд других.

Значительно меньше в соломе выявлено грибов класса Sordariomycetes (0.97%) порядков Glomerellales (0.53%) с доминированием *Colletotrichum spathianum*, а также Xylariales (0.26%), Trichosphaeriales (0.13%), Hypocreales (0.04%), Sordariales (0.01%).

В грибном сообществе соломы отдел Basidiomycota представлен классом Agaricomycetes (24.79%) с видом *Tylospora* sp. Следующими по представленности были виды класса Tremellomycetes (5.47%), преимущественно из Tremellales – *Vishniacozyma carnescens*, *F. stepposum*, *Dioszegia* spp., *Bulleromyces albus*. Из Filobasidiales (0.09%) – *Filobasidium* spp. и Cystofilobasidiales (0.09%) – *Udeniomyces puniceus*. Доля ОТЕ таксонов класса Microbotryomycetes составила 1.51%, все ОТЕ принадлежали Sporidiobolales (*Sporobolomyces* spp.). В Cystobasidiomycetes (0.04% – *Symmetrospora coprosmae*) и Wallemiomycetes (0.01% – *Wallemia sebi*) было обнаружено по 1 виду.

После 20 сут компостирования навоза с соломой (табл. 5) доля представителей отдела Ascomycota в грибном сообществе составила 52.1%, Basidiomycota – 44.8%, Mortierellomycota 1.3%, Chytridiomycota 0.2%, Rozellomycota 1.0%, Aphelidiomycota 0.6%. Структура доминирования в сообществе грибов изменилась, возросла доля Basidiomycota класса Agaricomycetes (38.17%), преимущественно Agaricales (36.96%) – *Coprinus cordisporus*, *C. annuloporus*, *Coprinellus marculentus*, *C. subdisseminatus*, *Cuphophyllus* sp. В Polyporales (1.14% ОТЕ) идентифицирован *Ceraceomyces microsporus*, в Atheliales (0.07%) – *Tylospora* sp. Tremellomycetes (6.69%)

представлены преимущественно Trichosporonales (6.55%) – *Trichosporon* spp., *Apiotrichum scarabaeorum*, *Saitozyma podzolica*, Filobasidiales (0.07%) – *Sollicoccozyma terricola*; в Microbotryomycetes (0.14%) обнаружен только *Leucosporidium escuderoi* из Leucosporidiales.

Ascomycota включают ОТЕ преимущественно Sordariomycetes (18.93% ОТЕ), Pezizomycetes (6.32%), Dothideomycetes (4.04%), Eurotiomycetes (2.63%), Leotiomycetes (0.49% ОТЕ). 18.1% ОТЕ не были идентифицированы в аскомицетах. Sordariomycetes включают Sordariales (17.45% – *Zopfiella* spp., *Mycothermus thermophilus*, *Botryotrichum spirotrichum*, *Papulaspora equi*, *Cladorrhinum phialophoroides*, *Podospora* spp., *Remersonia thermophile*, *Conlarium* sp., *Gelasinospora saitoi*, неидентифицированные таксоны), Hypocreales (0.92% – *Paracremonium binnewijzendii*), Microascales (0.21% – *Pseudallescheria boydii*, *Rhinocladium lesnei*), Pleurotheciales (0.14% – *Sterigmatobotrys uniseptata*), Chaetosphaeriales (0.07% – *Dinemasporium spinificis*), Coniochaetales (0.07%), Glomerellales (0.07% – *Colletotrichum gloeosporioides*).

Pezizomycetes представлены исключительно Pezizales (6.32% – *Ascobolus* spp., *Scutellinia vitreola*).

В Dothideomycetes (4.04%) идентифицированы из порядка Pleosporales (3.69%) *Didymella aurea*, *Preussia flanaganii*, *Alternaria iridialustralis*, *Bipolaris eleusines*, в Capnodiales (0.28%) не удалось идентифицировать таксоны, Botryosphaeriales (0.07% – *Phyllosticta paracapitalensis*).

В Eurotiomycetes (2.63%) преобладают ОТЕ из Chaetothyriales (1.70% – *Phialophora cyclaminis*), Onygenales (0.93% – *Chrysosporium pseudomerdarium*).

Leotiomycetes (0.49% ОТЕ) представлены только Thelebolales – *Pseudogymnoascus roseus*, *P. appendiculatus*, *Pseudeurotium bakeri*.

В Mortierellomycota обнаружены ОТЕ только из Mortierellomycetes (1.28%), в порядке Mortierellales определены виды *Mortierella polygonia*, *M. gamsii*, *Mortierella* sp., *M. alpina*.

В Chytridiomycota (доля ОТЕ Chytridiomycetes 0.21%) не удалось идентифицировать таксоны.

В микобиоте компоста (табл. 6) представители отдела Ascomycota составляют 30.6%, Basidiomycota – 68.8%, Mortierellomycota – 0.4%, доли Chytridiomycota, Rozellomycota, Aphelidiomycota не превышают 0.1%. Среди Ascomycota преобладали грибы класса Sordariomycetes (16.18% ОТЕ), с меньшим числом ОТЕ – Pezizomycetes (4.84%), Dothideomycetes (4.50%), Eurotiomycetes (1.77%), Leotiomycetes (0.14%). 3.2% ОТЕ не удалось идентифицировать на уровне класса.

В Ascomycota, классе Sordariomycetes большая часть ОТЕ принадлежит порядку Sordariales (15.09%), выявлены грибы *Zopfiella* spp., *Mycothermus thermophilus*, *Papulaspora equi*, *Podospora* spp. и

Таблица 4. Структура комплекса грибов в соломе пшеницы (метод высокопроизводительного секвенирования ITS рДНК)

| ОТЕ число | ОТЕ % | Отдел | Класс | Порядок | Семейство | Род, вид* |
|-----------|-------|---------------|--------------------|-------------------|--------------------|-------------------------------------|
| 3576 | 49.70 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | <i>Alternaria metachromatica</i> |
| 1784 | 24.79 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Atheliales | Atheliaceae | — |
| 479 | 6.66 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | <i>Alternaria iridialustralis</i> |
| 330 | 4.59 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | — |
| 158 | 2.20 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Tremellales | Bulleribasidiaceae | <i>Vishniacozyma carnescens</i> |
| 136 | 1.89 | Ascomycota | Dothideomycetes | Dothideales | Aureobasidiaceae | <i>Aureobasidium pullulans</i> |
| 108 | 1.50 | Basidiomycota | Microbotryomycetes | Sporidiobolales | Sporidiobolaceae | <i>Sporobolomyces roseus</i> |
| 79 | 1.10 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Filobasidiales | Filobasidiaceae | <i>Filobasidium wieringae</i> |
| 66 | 0.92 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Phaeosphaeriaceae | — |
| 56 | 0.78 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Filobasidiales | Filobasidiaceae | <i>Filobasidium stepposum</i> |
| 55 | 0.76 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | <i>Pyrenophora tritici-repentis</i> |
| 47 | 0.65 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Didymellaceae | <i>Didymella aurea</i> |
| 38 | 0.53 | Ascomycota | Sordariomycetes | Glomerellales | Glomerellaceae | <i>Colletotrichum spathianum</i> |
| 34 | 0.47 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Tremellales | — | — |
| 26 | 0.36 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | — |
| 24 | 0.33 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Tremellales | Bulleribasidiaceae | <i>Dioszegia hungarica</i> |
| 19 | 0.26 | Ascomycota | Sordariomycetes | Xylariales | Hyponectriaceae | <i>Monographella nivalis</i> |
| 16 | 0.22 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | <i>Bipolaris eleusines</i> |
| 15 | 0.21 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | <i>Alternaria senecionicola</i> |
| 15 | 0.21 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Tremellales | Tremellaceae | <i>Bulleromyces albus</i> |
| 12 | 0.17 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Didymellaceae | <i>Neosascochyta exitialis</i> |
| 12 | 0.17 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | <i>Alternaria dactylidicola</i> |
| 9 | 0.13 | Ascomycota | Sordariomycetes | Trichosphaeriales | Trichosphaeriaceae | <i>Nigrospora oryzae</i> |
| 9 | 0.13 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Tremellales | Bulleribasidiaceae | <i>Dioszegia aurantiaca</i> |
| 8 | 0.11 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | <i>Stemphylium eturmiunum</i> |
| 6 | 0.08 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Phaeosphaeriaceae | <i>Pseudoophiobolus italicus</i> |
| 6 | 0.08 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | <i>Pyrenophora chaetomioides</i> |
| 5 | 0.07 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | — |
| 5 | 0.07 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Pleosporaceae | <i>Alternaria rosae</i> |
| 5 | 0.07 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Didymellaceae | <i>Neosascochyta graminicola</i> |

* Не приведены виды с числом ОТЕ = 1: *Pyrenochaetopsis pratorum*, *Wallemia sebi*, *Udeniomyces pyricola*, *Sporobolomyces phaffii*, *Cladosporium delicatulum*, *Cladosporium flabelliforme*, *Aspergillus appendiculatus*; ОТЕ = 2: *Alternaria betae-kenyensis*, *Phaeosphaeria tofieldiae*, *Udeniomyces puniceus*, *Dioszegia fristingensis*, *Filobasidium oeirense*; ОТЕ = 3: *Symmetrospora coprosmae*; ОТЕ = 4: *Stemphylium loti*, *Ramularia mali*, *Alternaria kareliniae*, *Vishniacozyma globispora*, *Ascochyta rabiei*, *Filobasidium stepposum*.

Таблица 5. Структура комплекса грибов в компостируемом навозе с соломой на 20 сут (метод высокопроизводительного секвенирования ITS рДНК)

| ОТЕ число | ОТЕ % | Отдел | Класс | Порядок | Семейство | Род, вид* |
|-----------|-------|-------------------|--------------------|------------------|---------------------|--------------------------------------|
| 497 | 35.40 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Agaricales | Agaricaceae | <i>Coprinus cordisporus</i> |
| 270 | 18.39 | Ascomycota | — | — | — | — |
| 97 | 6.89 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | — | — |
| 62 | 4.41 | Ascomycota | Pezizomycetes | Pezizales | Ascobolaceae | — |
| 44 | 3.13 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | — |
| 42 | 2.99 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Trichosporonales | Trichosporonaceae | — |
| 30 | 2.13 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Didymellaceae | <i>Didymella aurea</i> |
| 28 | 1.99 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Trichosporonales | Trichosporonaceae | <i>Apiotrichum scarabaeorum</i> |
| 27 | 1.92 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | <i>Zopfiella longicaudata</i> |
| 23 | 1.63 | Ascomycota | Pezizomycetes | Pezizales | Pyronemataceae | — |
| 22 | 1.56 | Ascomycota | Eurotiomycetes | Chaetothyriales | Herpotrichiellaceae | <i>Phialophora cyclaminis</i> |
| 19 | 1.35 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Sporormiaceae | <i>Preussia flanaganii</i> |
| 16 | 1.14 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Polyporales | Meruliaceae | <i>Ceraceomyces microsporus</i> |
| 16 | 1.14 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Trichosporonales | Trichosporonaceae | — |
| 12 | 0.85 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | <i>Zopfiella tardifaciens</i> |
| 12 | 0.85 | Rozellomycota | Microsporidea | Incertae sedis | Caudosporidae | — |
| 12 | 0.85 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | — | — |
| 11 | 0.78 | Mortierellomycota | Mortierellomycetes | Mortierellales | Mortierellaceae | <i>Mortierella polygonia</i> |
| 9 | 0.64 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Agaricales | — | — |
| 9 | 0.64 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | <i>Mycothermus thermophilus</i> |
| 9 | 0.64 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Lasio-sphaeriaceae | — |
| 8 | 0.57 | Ascomycota | Eurotiomycetes | Onygenales | Incertae sedis | <i>Chrysosporium pseudomerdarium</i> |
| 8 | 0.57 | Ascomycota | Sordariomycetes | Hypocreales | — | — |
| 8 | 0.57 | Aphelidiomycota | Aphelidiomycetes | GS16 | — | — |
| 8 | 0.57 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Lasio-sphaeriaceae | — |
| 7 | 0.50 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Agaricales | Psathyrellaceae | <i>Coprinellus marculentus</i> |
| 5 | 0.36 | Mortierellomycota | Mortierellomycetes | Mortierellales | Mortierellaceae | <i>Mortierella gamsii</i> |
| 5 | 0.36 | Ascomycota | Eurotiomycetes | Onygenales | Incertae sedis | — |
| 5 | 0.36 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Trichosporonales | Trichosporonaceae | — |

* Не приведены виды с числом ОТЕ = 1: *Dinemasporium spinificis*, *Remersonia thermophila*, *Phyllosticta paracapitalensis*, *Saitozyma podzolica*, *Coprinus annuloporus*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Solicocozyma terricola*, *Mortierella alpine*, *Bipolaris eleusines*, *Pseudallescheria boydii*, *Rhino-cladium lesnei*, *Apiotrichum scarabaeorum*; ОТЕ = 2: *Sterigmatobotrys septata*, *Scutellinia vitreola*, *Paracremonium binnewijzendii*, *Phialophora cyclaminis*, *Ascobolus furfuraceus*, *Leucosporidium escuderoi*, *Pseudogymnoascus appendiculatus*, *Gelasinospora saitoi*, *Alternaria iridiaustralis*, *Pseudeurotium bakeri*; ОТЕ = 3: *Cladorrhinum phialophoroides*, *Paracremonium binnewijzendii*, *Pseudogymnoascus roseus*; ОТЕ = 4: *Botryotrichum spirotrichum*, *Coprinellus subdisseminatus*, *Papulaspora equi*.

Таблица 6. Структура комплекса грибов в компосте (метод высокопроизводительного секвенирования ITS рДНК)

| ОТЕ число | ОТЕ % | Отдел | Класс | Порядок | Семейство | Род, вид* |
|--------------|-------|-------------------|--------------------|------------------|-------------------|--------------------------------------|
| 510 | 34.66 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Agaricales | Psathyrellaceae | <i>Coprinellus marculentus</i> |
| 309 | 21.02 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Agaricales | Psathyrellaceae | <i>Coprinellus subdisseminatus</i> |
| 136 | 9.25 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Agaricales | Agaricaceae | <i>Coprinus cordisporus</i> |
| 66 | 4.50 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | — | — |
| 63 | 4.29 | Ascomycota | Dothideomycetes | Pleosporales | Didymellaceae | <i>Didymella aurea</i> |
| 60 | 4.08 | Ascomycota | Pezizomycetes | Pezizales | Ascobolaceae | — |
| 48 | 3.27 | Ascomycota | — | — | — | — |
| 35 | 2.38 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | — |
| 33 | 2.24 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | <i>Zopfiella longicaudata</i> |
| 33 | 2.24 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | <i>Zopfiella tardifaciens</i> |
| 18 | 1.22 | Ascomycota | Eurotiomycetes | Chaetothyriales | Herpotrichiaceae | <i>Phialophora cyclaminis</i> |
| 17 | 1.16 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Trichosporonales | Trichosporonaceae | — |
| 14 | 0.95 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Lasiochaetaceae | — |
| 13 | 0.88 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Chaetomiaceae | <i>Mycothermus thermophilus</i> |
| 13 | 0.88 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Trichosporonales | Trichosporonaceae | — |
| 7 | 0.48 | Ascomycota | Pezizomycetes | Pezizales | Pyronemataceae | — |
| 6 | 0.41 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Agaricales | — | — |
| 6 | 0.41 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Agaricales | — | — |
| 6 | 0.41 | Ascomycota | Eurotiomycetes | Onygenales | Unclassified | <i>Chrysosporium pseudomerdarium</i> |
| 5 | 0.34 | Basidiomycota | Agaricomycetes | Polyporales | Meruliaceae | <i>Ceraceomyces microsporus</i> |
| 4 | 0.27 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Lasiochaetaceae | — |
| 4 | 0.27 | Ascomycota | Sordariomycetes | Hypocreales | Nectriaceae | <i>Paracremonium binnewijzendii</i> |
| 4 | 0.27 | Basidiomycota | Tremellomycetes | Trichosporonales | Trichosporonaceae | <i>Apiotrichum scarabaeorum</i> |
| 3 | 0.20 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | — | — |
| 3 | 0.20 | Mortierellomycota | Mortierellomycetes | Mortierellales | — | — |
| 3 | 0.20 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | — | — |
| 3 | 0.20 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | — | — |
| 3 | 0.20 | Ascomycota | Sordariomycetes | Hypocreales | — | — |
| 3 | 0.20 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Lasiochaetaceae | — |

Таблица 6. Окончание

| ОТЕ число | ОТЕ % | Отдел | Класс | Порядок | Семейство | Род, вид* |
|-----------|-------|-------------------|--------------------|----------------|-------------------|--------------------------------|
| 3 | 0.20 | Ascomycota | Sordariomycetes | Microascales | Microascaceae | <i>Rhinocladium lesnei</i> |
| 3 | 0.20 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Incertae sedis | — |
| 2 | 0.14 | Ascomycota | Pezizomycetes | Pezizales | Pyronemataceae | — |
| 2 | 0.14 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Lasiosphaeriaceae | — |
| 2 | 0.14 | Ascomycota | Sordariomycetes | Sordariales | Incertae sedis | <i>Papulaspora equi</i> |
| 2 | 0.14 | Mortierellomycota | Mortierellomycetes | Mortierellales | Mortierellaceae | <i>Mortierella polygonia</i> |
| 2 | 0.14 | Ascomycota | Sordariomycetes | Microascales | Microascaceae | <i>Pseudallescheria boydii</i> |
| 2 | 0.14 | Ascomycota | Sordariomycetes | Hydrobiales | Nectriaceae | <i>Fusarium concentricum</i> |

* Не приведены виды с числом ОТЕ = 1: *Hypomyces khaoyaiensis*, *Phyllosticta paracapitalensis*, *Coprinellus pallidus*, *Paracremonium binnewijzendii*, *Mortierella indohii*, *Scutellinia vitreola*, *Coprinus annuloporus*, *Phialophora cyclaminis*, *Ascobolus furfuraceus*, *Solicoccozyma terricola*, *Alternaria iridiauxtralis*, *Penicillium aethiopicum*; ОТЕ = 2: *Papulaspora equi*, *Mortierella polygonia*, *Pseudallescheria boydii*, *Fusarium concentricum*; ОТЕ = 3: *Rhinocladium lesnei*; ОТЕ = 4: *Paracremonium binnewijzendii*, *Apiotrichum scarabaeorum*.

Таблица 7. Изменения в структуре отделов грибной биоты при компостировании коровьего навоза с соломой пшеницы (метод высокопроизводительного секвенирования), ОТЕ %

| Таксон | Навоз | Солома | Компост | |
|-------------------|-------|--------|---------|--------|
| | | | 20 сут | 60 сут |
| Ascomycota | 75.6 | 68.2 | 52.1 | 30.6 |
| Basidiomycota | 11.4 | 31.8 | 44.8 | 68.8 |
| Mortierellomycota | 10.1 | 0 | 1.3 | 0.4 |
| Chytridiomycota | 0.8 | 0 | 0.2 | <0.1 |
| Rozellomycota | 0.3 | 0 | 1.0 | <0.1 |
| Aphelidiomycota | 1.8 | 0 | 0.6 | <0.1 |

неидентифицированные таксоны, в Hydrobiales *Paracremonium binnewijzendii*, *Fusarium concentricum*, *Hypomyces khaoyaiensis*, в Microascales *Pseudallescheria boydii*, *Rhinocladium lesnei*. В классе Pezizomycetes (4.84% ОТЕ) порядок Pezizales представлен видами *Ascobolus* sp., *Scutellinia vitreola*.

В Dothideomycetes доминируют грибы из Pleosporales (4.36% ОТЕ) — *Didymella aurea*, *Alternaria iridiauxtralis*, с низким процентом ОТЕ (<0.1%) Capnodiales, Botryosphaerales (*Phyllosticta paracapitalensis*).

В Eurotiomycetes преобладают виды из Chaetothyriales (1.29%) — *Phialophora cyclaminis*, Onygenales составляют 0.41% — *Chrysosporium pseudomerdarium*. Единичные ОТЕ отмечены в Eurotiales (0.07%).

В Basidiomycota доминируют Agaricomycetes (66.37%), преимущественно из Agaricales (65.89%), с преобладанием ОТЕ *Coprinellus marculentus*, *C. sub-*

disseminatus, *Coprinus cordisporus*, с меньшим числом ОТЕ *Coprinellus pallidus*, *Coprinus annuloporus*. Меньшее число ОТЕ обнаружено в Polyporales (0.34%) — *Ceraceomyces microsporus* и Sebaciales (<0.07%). Tremellomycetes в Basidiomycota составляют 2.45% ОТЕ и включают Trichosporonales (2.38%) с видами *Trichosporon* spp., *Apiotrichum scarabaeorum* и Filobasidiales (0.07%) с видом *Solicoccozyma terricola*.

Mortierellomycota включает ОТЕ из класса Mortierellomycetes (0.41%) порядка Mortierellales — *Mortierella polygonia*, *M. indohii*.

ОБСУЖДЕНИЕ

ДНК-баркодинг позволил обнаружить грибы из отделов Ascomycota, Basidiomycota, Mortierellomycota, Chytridiomycota, Rozellomycota, Aphelidiomycota (табл. 7), культуральный метод — Asco-

Таблица 8. Изменения в структуре грибной биоты при компостировании коровьего навоза с соломой пшеницы, полученной методами посева (П*) и ITS2 ДНК-баркодинга (М**)

| Таксон | | Относительное обилие | | | | | | | | |
|----------------------------|-------------------------|------------------------|-----|--------|-----|---------|----|--------|----|-----|
| | | навоз | | солома | | КОМПОСТ | | | | |
| | | | | | | 20 сут | | 60 сут | | |
| | | П | М | П | М | П | М | П | М | |
| Ascomycota | Sodariomycetes: | ++ | +++ | + | + | +++ | ++ | +++ | ++ | |
| | Sordariales | | +++ | | + | | ++ | | ++ | |
| | Chaetosphaeriales | | + | | | | + | | | |
| | Microascales | | + | | | | + | | + | |
| | Нипоореае | ++ | + | + | + | +++ | + | +++ | + | |
| | Glomerellales | | | | + | | + | | | |
| | Xylariales | | | | + | | | | | |
| | Trichosphaeriales | | | | + | | | | | |
| | Coniochaetales | | | | | | + | | | |
| | Eurotiomycetes: | +++ | ++ | +++ | + | +++ | + | ++ | + | |
| | Chaetothyriales | +++ | ++ | +++ | + | +++ | + | ++ | + | |
| | Onygenales | | + | | | | + | | + | |
| | Eurotiales | | + | | | | | | + | |
| | Pezizomycetes: | | + | | | | + | | + | |
| | Pezizales | | + | | | | + | | + | |
| | Dothideomycetes: | | + | ++ | +++ | | + | + | + | |
| | Pleosporales | | + | ++ | +++ | | + | + | + | |
| | Dothideales | | | + | + | | + | | + | |
| | Capnodiales | | | | + | | + | | + | |
| | Botryosphaeriales | | | | | | | | | |
| | Leotiomycetes: | | + | | | | + | | + | |
| | Thelebolales | | + | | | | + | | + | |
| | Helotiales | | + | | | | | | | |
| | Saccharomycetes: | | | | | | | ++ | | |
| | Saccharomycetales | | | | | | | ++ | | |
| | Basidiomycota | Agaricomycetes: | | ++ | | ++ | | +++ | | +++ |
| | | Agaricales | | ++ | | ++ | | +++ | | +++ |
| | | Polyporales | | + | | | | + | | + |
| | | Atheliales | | + | | | | | | + |
| | | Sebacinales | | | | | | | | + |
| Tremellomycetes: | | | + | + | + | | + | | + | |
| Trichosporonales | | | + | + | + | | + | | + | |
| Filobasidiales | | | + | | + | | + | | + | |
| Cystofilobasidiales | | | + | | + | | + | | | |
| Tremellales | | | | | | | | | | |
| Microbotryomycetes: | | | | | + | | + | + | | |
| Sporidiobolales | | | | | + | | + | + | | |
| Leucosporidiales | | | | | | | | | | |
| Wallemiomycetes: | | | | | + | | | | | |
| Wallemiales | | | | | + | | | | | |
| Cystobasidiomycetes | | | | + | | | | | | |

Таблица 8. Окончание

| Таксон | | Относительное обилие | | | | | | | |
|-------------------|--|----------------------|---|--------|---|----------|---|--------|---|
| | | навоз | | солома | | компост | | | |
| | | | | | | 20 сут | | 60 сут | |
| П | М | П | М | П | М | П | М | | |
| Mortierellomycota | Mortierellomycetes: Mortierellales | | + | | | | + | | + |
| Mucoromycota | Mucoromycetes Mucorales | +++ +++ | | | | ++ ++ | | + | + |
| Chytridiomycota | Chytridiomycetes: Chytridiales | | + | | | | + | | |
| Aphelidiomycota | Aphelidiomycetes | | + | | | | + | | + |
| Rozellomycota | Microsporidea | | + | | | | + | | + |

*П – показатель относительного обилия по доли КОЕ таксона от общего числа КОЕ: +++ >30%; ++ 10–30%; + <10%.

**М – показатель относительного обилия по доли ОТЕ таксона от общего числа ОТЕ: +++ >30% ОТЕ; ++ 10–30% ОТЕ; + <10% ОТЕ.

mycota, Basidiomycota, Mucoromycota. Совпадение видов, выявленных при применении метода посева и ДНК-баркодинга, было незначительным, хотя все порядки (за исключением Saccharomycetales в Ascomycota и Mucorales в Mucoromycota), обнаруженные культуральным методом, были выявлены и с помощью ДНК-баркодинга (табл. 8). Только единичные виды были установлены одновременно обоими методами. Это базидиомицет *Filobasidium wieringae* из Filobasidiales, представители аскомицетов порядков Pleosporales (*Alternaria* spp.) и Dothideales (*Aureobasidium pullulans*) в Dothideomycetes, Eurotiales (*Penicillium* spp., *Aspergillus* spp.) в Eurotiomycetes. Возможно, это связано с тем, что в посевах большая часть колоний вырастает из спор, которые трудно поддаются разрушению при подготовке ДНК для генетического анализа.

Оба метода показали, что по составу грибов компост сильно отличается от исходных субстратов, а исходные субстраты отличаются между собой по комплексам обнаруженных в них грибов. Они продемонстрировали, что в соломе и на начальном этапе компостирования соломы с навозом часто встречаются аскомицеты порядков Pleosporales (*Alternaria* spp.) и Eurotiales (*Penicillium* spp., *Aspergillus* spp.). Метод посева выявил значительно меньше видов в грибных сообществах изучаемых субстратов, чем ДНК-баркодинг. По результатам посевов доминирующие в навозе виды *Mucor circinelloides* и *Trichoderma atroviride* отсутствуют в соломе, где наблюдается большее разнообразие эпифитных и фитопатогенных аскомицетов *Alternaria* spp., *Aspergillus* spp., *Aureobasidium pullulans*, *Talaromyces* spp., базидиомицетных дрожжей *Filobasidium wieringae*. Прослежены изменения в числе КОЕ и операционно-таксономических еди-

ниц таксонов разного уровня при трансформации навоза с соломой в компост. Посевами на среды показано уменьшение при компостировании численности грибов, характерных для соломы (*Alternaria* spp., *A. pullulans*, *A. flavus*, *T. funiculosus*) и обильно представленных в навозе *A. fumigatus*, *M. circinelloides*, рост числа КОЕ в компосте таких видов, как *D. geotrichum*, базидиомицетных дрожжей. Численность и разнообразие видов, согласно культуральному методу, уменьшались в компостируемых субстратах до 40 сут, но на завершающей стадии, в компосте, видовое богатство грибов вновь возрастало.

ДНК-баркодинг позволил выявить значительно большее число видов грибов как в исходных субстратах, так и в компосте, и рельефнее показал динамику таксономической структуры грибного сообщества при компостировании навоза и соломы (табл. 9). Она выражается в существенном увеличении доли базидиомицетов (преимущественно *Coprinus* spp., *Coprinellus* spp.) и снижении таксонов других отделов в ходе этого процесса, в первую очередь доминирующих в исходных субстратах аскомицетов. Так, в навозе доля ОТЕ аскомицетов в сообществе составляла 75.6% от всех обнаруженных ОТЕ грибов (преимущественно Sordariomycetes), в соломе 68.2% ОТЕ (преимущественно из класса Dothideomycetes). Доля ОТЕ базидиомицетов с преобладанием Agaricomycetes в навозе и соломе составила 11.4 и 31.8% соответственно. После 20 сут компостирования субстратов доли ОТЕ Ascomycota и Basidiomycota в микробиоте составляли 52.1 и 44.8%, а в компосте (через 60 сут) таксоны отдела Basidiomycota значительно преобладали (68.8%) над Ascomycota (30.6%). В работе Нехера с соавт. [24] при компостировании навоза с добавками лигноцеллюлозных суб-

Таблица 9. Изменения в структуре классов и порядков грибной биоты (ОТЕ %) при компостировании коровьего навоза с соломой пшеницы (метод высокопроизводительного секвенирования)

| Таксон | Навоз | Солома | Компост | | |
|----------------------------|----------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | | | 20 сут | 60 сут | |
| Ascomycota | Sodariomycetes: | 36.02 | 0.97 | 18.93 | 16.18 |
| | Sordariales | 33.94 | 0.01 | 17.45 | 15.09 |
| | Chaetosphaeriales | 0.88 | | 0.07 | |
| | Microascales | 0.65 | | 0.21 | 0.34 |
| | Нипокреалес | 0.41 | 0.04 | 0.92 | 0.75 |
| | Glomerellales | 0.14 | 0.53 | 0.07 | |
| | Xylariales | | 0.26 | | |
| | Trichosphaeriales | | 0.13 | | |
| | Coniochaetales | | | 0.07 | |
| | Pleurotheciales | | | 0.14 | |
| | Eurotiomycetes: | 15.65 | 0.01 | 2.63 | 1.77 |
| | Chaetothyriales | 14.67 | | 1.70 | 1.29 |
| | Onygenales | 0.97 | | 0.93 | 0.41 |
| | Eurotiales | 0.01 | 0.01 | | 0.07 |
| | Pezizomycetes: | 5.71 | 0 | 6.32 | 4.84 |
| | Pezizales | 5.71 | | 6.32 | 4.84 |
| | Dothideomycetes: | 1.06 | 67.19 | 4.04 | 4.50 |
| | Pleosporales | 1.06 | 65.22 | 3.69 | 4.36 |
| | Dothideales | | 1.89 | | |
| | Capnodiales | | 0.08 | 0.28 | 0.07 |
| Botryosphaeriales | | | 0.07 | 0.07 | |
| Leotiomycetes: | 0.31 | 0 | 0.49 | 0.14 | |
| Thelebolales | 0.28 | | 0.49 | | |
| Helotiales | 0.03 | | 0 | 0.14 | |
| Basidiomycota | Agaricomycetes: | 10.43 | 24.79 | 38.17 | 66.37 |
| | Agaricales | 10.15 | 0 | 36.96 | 65.89 |
| | Polyporales | 0.28 | 0 | 1.14 | 0.34 |
| | Atheliales | <0.01 | 24.79 | 0.07 | 0.07 |
| | Sebacinales | | | | 0.07 |
| | Tremellomycetes: | 0.97 | 5.47 | 6.69 | 2.45 |
| | Trichosporonales | 0.79 | | 6.55 | 2.38 |
| | Filobasidiales | 0.09 | 2.00 | 0.07 | 0.07 |
| | Cystofilobasidiales | 0.09 | 0.04 | | |
| | Tremellales | | 3.43 | 0.07 | |
| | Microbotryomycetes: | 0 | 1.51 | 0.14 | 0 |
| | Sporidiobolales | | 1.51 | | |
| | Leucosporidiales | | | 0.14 | |
| | Wallemiomycetes: | 0 | 0.01 | 0 | 0 |
| | Wallemiales | | 0.01 | | |
| Cystobasidiomycetes | 0 | 0.04 | 0 | | |
| Mortierellomycota | Mortierellomycetes: | 8.34 | 0 | 1.28 | 0.41 |
| | Mortierellales | 8.34 | | 1.28 | 0.41 |
| Chytridiomycota | Chytridiomycetes: | 0.14 | 0 | 0.21 | 0 |
| | Chytridiales | 0.14 | | | |

стратов (древесной щепы, бумаги, сена, соломы) с помощью метода высокопроизводительного секвенирования наблюдали близкую смену преобладающих таксонов грибов, только на начальном этапе были зигомицеты, затем следовали аскомицеты и на конечном этапе — базидиомицеты.

Число ОТЕ отделов Mortierellomycota, Chytridiomycota, Rozellomycota и Aphelidiomycota, которые были обнаружены в коровьем навозе, уменьшилось на порядок уже к 20 сут. Оно не превышало 12 ОТЕ в компостируемых субстратах, а в компосте выявлено не более 2–3 их ОТЕ. До уровня рода и вида представители Chytridiomycota, Rozellomycota и Aphelidiomycota не идентифицированы. Это зооспоровые грибы, и логично уменьшение их численности в компосте, местообитании заметно менее влажном, чем свежий навоз.

В отличие от метода посева общее разнообразие выявленных видов грибов ДНК-баркодингом было больше в исходных субстратах, чем в компосте. В целом есть виды с разными показателями численности в компосте и в исходных субстратах. Так, *Zopfiella* spp., *Phialophora cyclaminis*, *Mycothermus thermophilus* присутствовали в навозе и в компосте, *Didymella aurea*, *Alternaria iridialustralis* — в навозе, соломе и компосте. Этот факт отмечали и ранее [6, 11, 16, 24], но есть определенная специфика, связанная с особенностями состава грибов в исходных субстратах и условиями компостирования.

Помимо изменения таксономической структуры микобиоты при компостировании навоза и соломы произошли значимые перестройки в составе эколого-трофических групп грибов. Число ОТЕ термофильных видов *Thermomyces lanuginosus*, *Mycothermus thermophiles*, *Remersonia thermophile* несколько возросло в компосте, что можно объяснить повышением температуры субстратов в начальный период компостирования. Увеличилось число КОЕ термотолерантных видов родов *Aspergillus*, *Talaromyces*, что наблюдали и другие исследователи [11, 24]. В грибном сообществе соломы разнообразны виды родов *Bipolaris*, *Colleotrichum*, *Alternaria*, *Pyrenophora*, *Stemphylium*, *Ramularia*, *Parastagonospora*, *Neoascochyta*, *Didymella*, которые представляют опасность как фитопатогены или потенциальные фитопатогены. В компосте их существенно меньше или они отсутствуют. В компосте снизилось число ОТЕ и разнообразие эпифитных видов родов *Cladosporium*, *Vishniacozyma*, *Filobasidium*, *Sporobolomyces*, *Aureobasidium pullulans*, которые составляли типичный компонент микобиоты соломы. Базидиальный дрожжевой гриб *Filobasidium wieringae*, обнаруженный с помощью обоих использованных методов, широко распространен на поверхности и в тканях многих растений, откуда он попадает в компостируемые

субстраты [14]. Наблюдали уменьшение числа ОТЕ грибов родов *Coprinus*, *Coprinellus*, *Ascobolus*, *Podospora*, *Zopfiella*, или оно было сходным с таковым в навозе [18]. *Zopfiella* spp., имеющие значимые показатели ОТЕ в навозе, в смеси навоза и соломы на 20 сут, а также в компосте, известны и как копрофильные аскомицеты, так и ассоцианты многих растений, в том числе эндофиты [22, 40]. *Coprinus* spp. и *Coprinellus* spp. — наиболее известные как копрофильные виды, встречаются в разнообразных местообитаниях, таких как почвы газонов и пастбищ, навоз копытных, остатки трав и упавшие стволы деревьев в лесах [17]. Они развиваются на поздних стадиях разложения древесных остатков, участвуя в трансформации их в гумусовые соединения [25].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сукцессонные изменения структуры комплексов грибов в субстратах при компостировании выражаются в существенном увеличении представленности базидиомицетов, способных к разрушению труднодоступных органических соединений, таких как лигноцеллюлоза, и в снижении доли доминирующих в исходных субстратах аскомицетов, использующих более простые и легкодоступные соединения.

Относительное обилие КОЕ, обнаруженное методом посева, показывает на интенсивность спорообразования того или иного вида, так как большая часть колоний при посевах на питательные среды вырастает из спор. Исходя из этого, можно отметить активное спорообразование ряда видов на определенных этапах компостирования. Это очень важно для оценки потенциальных рисков для здоровья человека, так как многие обнаруженные анаморфные аскомицеты образуют токсины, а их споры служат причиной аллергических реакций и микозов у людей с ослабленной иммунной системой [9]. Так, *Aspergillus fumigatus* имел высокие показатели относительного обилия, составляющие 53% после 10 сут компостирования. Этот гриб имеет уровень опасности для человека BSL-2, это основной возбудитель аспергиллезов, типичных ингаляционных микозов, сопровождающихся аллергическими реакциями разных проявлений [1]. Из воздуха эти споры благодаря малым размерам (2.5–3.0 мкм) попадают в легкие и вызывают легочные аспергиллезы. *A. flavus* имеет тот же уровень опасности, что и *A. fumigatus*, и является основным агентом аллергических бронхиальных аспергиллезов [9]. *Dipodascus geotrichum* имеет меньший по сравнению с аспергиллами уровень опасности BSL-1 и может поражать как кишечный тракт человека, так и вызывать бронхолегочные микозы. Виды рода *Fusarium* являются широко известными продуцентами токсинов (трихотеценов, зearелона,

фумонизинов). *A. alternata* также продуцирует микотоксины и может вызывать аллергию и астму у детей [10]. Микотоксины способны долго сохраняться в субстрате, даже после потери грибами-продуцентами жизнеспособности, и могут попадать в почву, а затем и в растения с биоудобрениями [1]. Это свидетельствует о том, что при компстировании отходов для поддержания нужных санитарно-эпидемиологических условий и качества биоудобрений необходим микологический контроль. Анализ микобиоты может внести ценный вклад при проверке готовности компоста для внесения в почву в качестве биоудобрения. Компост является не только ценным сбалансированным органическим удобрением, но и может существенно повышать супрессивность почв к фитопатогенным микроорганизмам.

Полученные данные указывают, что характеристика грибных сообществ изучаемого экотопа будет значительно полнее и детальнее при их изучении методами посева и метабаркодинга.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение 075-15-2021-1396).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Конonenko Г.П.* Токсигенные микромицеты-космополиты рода *Aspergillus*: новые факты последних десятилетий // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2021. № 4. С. 77–82.
2. М-МВИ-80-2008. Методика выполнения измерений массовой доли элементов в пробах почв, грунтов и донных отложений методами атомно-эмиссионной и атомно-абсорбционной спектроскопии. 000 Мониторинг. СПб., 2008. 27 с.
3. *Ножневникова А.Н., Миронов В.В., Бочкова Е.А., Литти Ю.В., Русскова Ю.И.* Состав микробного сообщества на разных стадиях компстирования, перспектива получения компоста из муниципальных органических отходов (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55. № 3. С. 211–221.
4. *Antunes L.P., Martins L.F., Pereira R.V., Thomas A.M., Barbosa D., Lemos L.N., Machado Silva G.M. et al.* Microbial community structure and dynamics in thermophilic composting viewed through metagenomics and metatranscriptomics // Sci. Rep. 2016. V. 6. № 38915. <https://doi.org/10.1038/srep38915>
5. *Arx von J.A.* The Genera of fungi sporulating in pure culture. Vaduz, 1981. 424 p.
6. *Bertoldi de M., Vallini G., Pera A.* The biology of composting: a review // Waste Management Research. 1983. № 133. P. 157–176.
7. *Booth C.* Fusarium. Laboratory guide to the identification of the major species. C.M.I., 1977. 57 p.
8. *Crous P.W., Braun U., Schubert K., Groenewald J.Z.* The genus *Cladosporium* and similar dematiaceous hyphomycetes // Stud Mycol. 2007. V. 58. P. 1–253.
9. *De Hoog G.S., Guarro J., Gené J., Figueras M.J.* Atlas of Clinical Fungi. Utrecht: CBS-KNAW. Fungal Biodiversity Centre, 2011. 1126 p.
10. *De Gannes V., Eudoxie G., Hickey W.J.* Prokaryotic successions and diversity in composts as revealed by 454-pyrosequencing // Bioresour. Technol. 2013a. № 133. P. 573–580. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2013.01.138>
11. *De Gannes V., Eudoxie G., Hickey W.J.* Insights into fungal communities in composts revealed by 454-pyrosequencing: implications for human health and safety // Frontiers Microbiology. 2013. V. 4. № 164. P. 1–9.
12. *Domsch K.H., Gams W., Anderson T.-H.* Compendium of Soil Fungi. IHW-Verlag et Verlagsbuchhandlung, Eching, 2007. 672 p.
13. *Ellis M.B.* Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, 390 Surrey. England. 1971. 608 p.
14. *Glushakova A.M., Kachalkin A.V.* Yeasts of Nikitsky Botanical Garden Plants // Microbiology. 2017. V. 86. № 5. P. 647–652.
15. *Green S.J., Michel F.C., Yadar Y., Minz D.* Similarity of bacterial community in sawdust – and straw-amended cow manure compost // FEMS Microbiol. Lett. 2004. V. 233. P. 115–123. <https://doi.org/10.1016/j.femsle.2004.01.049>
16. *Hansgate A.M., Schloss P.D., Anthony G.H., Walker L.P.* Molecular characterization of fungal community dynamics in the initial stages of composting // FEMS Microbiol. Ecol. 2005. № 51. P. 209–214. <https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.08.009>
17. *Keirle M.R., Hemmes D.E., Desjardin D.E.* Agaricales of the Hawaiian Islands. 8. Agaricaceae: *Coprinus* and *Podaxis*; *Psathyrellaceae*: *Coprinopsis*, *Coprinellus* and *Parasola*. Fungal Diversity. 2004. № 15. P. 33–124.
18. *Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A.* Dictionary of the Fungi. Wallingford: CAB Int., 2008. 2600 p.
19. *Klich M.A.* Identification of Common *Aspergillus* Species. Utrecht: Centraalbureau voor Schimmelcultures, 2002. 528 p.
20. *Latgé J.-P., Chamilos G.* *Aspergillus fumigatus* and *Aspergilliosis* in 2019 // Am. Soc. Microbiol. 2019. V. 33. № 1. <https://doi.org/10.1128/CMR.00140-18>
21. *Lopez-Gonzalez J.A., Suarez-Estrella F., Vargas-García M.C., Lopez M.J., Jurado M.M., Moreno J.* Dynamics of bacterial microbiota during lignocellulosic waste composting: Studies upon its structure, functionality and biodiversity // Bioresour. Technol. 2015. № 175. P. 406–416.

22. *Melo R.F.R., Maia L.C., Miller A.N.* Coprophilous ascomycetes with passive ascospore liberation from Brazil // *Phytotaxa*. 2017. V. 295. № 2. P. 159–172. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.295.2.4>
23. *Mohammadipour Z., Enayatizamir N., Ghezlbash G., Moezzi A.* Bacterial Diversity and Chemical Properties of Wheat Straw-Based Compost Leachate and Screening of Cellulase Producing Bacteria // *Waste and Biomass Valorization*. 2021. V. 12. № 6. <https://doi.org/10.1007/s12649-020-01119-w>
24. *Neher D.A., Weicht T.R., Bates S.T., Leff J.W., Fierer N.* Changes in Bacterial and Fungal Communities across Compost Recipes, Preparation Methods, and Composting Times // *PLoS One*. 2013. V. 8. № 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079512>
25. *Oliver J.P., Perkins J., Jellison J.* Effect of fungal pretreatment of wood on successional decay by several inky cap mushroom species // *Int. Biodeterioration Biodegradation*. 2010. V. 64. № 7. P. 646–651.
26. *Partanen P., Hultman J., Paulin L., Auvinen P., Romantschuk M.* Bacterial diversity at different stages of the composting process // *BMC Microbiol*. 2010. № 10. P. 94. <https://doi.org/10.1186/1471-2180-10-94>
27. *Paulussen C., Hallsworth J.E., Alvarez-Perez S., Nierman W.C., Hamill P.G., Blain D., Rediers H., Lievens B.* Ecology of aspergillosis: insights into the pathogenic potency of *Aspergillus fumigatus* and some other *Aspergillus* species // *Microbial Biotechnology*. 2017. V. 10. № 2. P. 296–322. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12367>
28. *Peters S., Koschinsky S., Schwieger, Tebbe C.C.* Succession of microbial communities during hot composting as detected by PCR-single-strand-conformation polymorphism-based genetic profiles of small-subunit rRNA genes // *Appl. Environ. Microbiol*. 2000. V. 66. P. 930–936.
29. *Raper K.B., Fennell D.I.* The Genus *Aspergillus*. The Williams and Wilkins Company, Baltimore. 1965. 686 p.
30. *Raper K.B., Thom C., Fennell D.I.* A Manual of the Penicillia. N.Y.: Hafner Publishing Company, 1968. 875 p.
31. *Rifai M.A.* A revision on the genus *Trichoderma* // *Mycol Pap*. 1969. V. 116. P. 1–56.
32. *Ryckeboer J., Mergaert J., Vaes K., Klammer S., De Clerco D., Coosemans J., Insam H., Swings J.* A survey of bacteria and fungi occurring during composting and self-heating processes // *Annals Microbiol*. 2003. V. 53. № 4. P. 349–410.
33. *Samson R.A., Houbraken J.* Phylogenetic and taxonomic studies on the genera *Penicillium* and *Talaromyces* // *Stud Mycol*. 2011. V. 70. P. 1–183.
34. *Schipper M.A.* On certain species of *Mucor* with a key to all accepted species: 2. On the genera *Rhizomucor* and *Parasitella* // *Stud. Mycol*. 1978. V. 17. P. 1–71.
35. *Schloss P.D., Hay A.G., Wilson D.B., Walker L.P.* Tracking temporal changes of bacterial community fingerprints during the initial stages of composting // *FEMS Microbiol. Ecol*. 2003. V. 46. P. 1–9.
36. *Seifert K., Morgan-Jones G., Gams W., Kendrick B.* The Genera of Hyphomycetes. Utrecht: CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 2011. 997 p. <https://doi.org/10.3767/003158511X617435>
37. *Takaku H., Kodaira S., Kimoto A., Nashimoto M., Takagi M.* Microbial communities in the garbage composting with rice hull as an amendment revealed by culture-dependent and independent approaches // *J. Biosci. Bioeng*. 2006. V. 101. P. 42–50.
38. *Tuomela M., Vikman M., Hatakka A., Itavaara M.* Biodegradation of lignin in a compost environment: a review // *Bioresour Technol*. 2000. V. 72. P. 169–183.
39. *Wang C., Guo X., Deng H., Dong D., Tu Q., Wu W.* New insights into the structure and dynamics of actinomycetal community during manure composting // *Appl. Microbiol. Biotechnol*. 2014. V. 98. № 7. P. 3327–3337.
40. *Yi X.W., He J., Sun L.T., Liu J.K., Wang G.K., Feng T.* 3-Decalinoyltetramic acids from kiwi-associated fungus *Zopfiella* sp. and their antibacterial activity against *Pseudomonas syringae* // *RSC advances*. 2021. V. 11. № 31. P. 18827–18831. <https://doi.org/10.1039/d1ra02120f>
41. *Zhang L.L., Zhang H.Q., Wang Z.H., Chen G.J., Wang L.S.* Dynamic changes of the dominant functioning microbial community in the compost of a 90-m(3) aerobic solid state fermentor revealed by integrated meta-omics // *Bioresour Technol*. 2016. V. 203. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2015.12.040>

Dynamics of Mycobiota during Composting of Cow Manure and Straw

A. V. Kurakov^{1, *} and E. N. Bilanenko¹

¹Moscow State University, Faculty of Biology, Leninskie Gory, 1, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: kurakov57@mail.ru

The study of the dynamics of mycobiota during composting of cow manure and wheat straw using DNA barcoding and culture method was carried out. Using DNA barcoding, fungi of phyla Ascomycota, Basidiomycota, Mortierellomycota, Chytridiomycota, Rozellomycota, Aphelidiomycota were found. Cultural method (plating) identified Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota. All the orders of fungi established by the plating method, with the exception of Saccharomycetales in Ascomycota and Mucorales in Mucoromycota, were also discovered using DNA barcoding, but many others were the latter. The coincidence of the species detected by both methods was very rare. Changes in the number of colony-forming and operational-taxonomic units of taxa of different levels during the transformation of manure with straw into compost were traced. DNA barcoding

made more fully identify changes in the taxonomic and ecological-trophic structure of the fungal community during composting of manure and straw. They are expressed in a significant increase in the representation of basidiomycetes, especially *Coprinus* spp., *Coprinellus* spp., in compost, capable of transformation of lignin, complex organic substances of manure, and a decrease in the proportion of abundantly spore-bearing, "sugar" and cellulolytic ascomycetes dominating in the initial substrates: Sordariomycetes in manure and Dothideomycetes in straw. During composting, significant rearrangements occurred in the composition of coprophilic, epiphytic and phytopathogenic fungi. The importance of toxin-forming, allergenic and thermophilic species of fungi that pose a danger to human health, and the possibility of assessing the readiness of compost for application to the soil as a biofertilizer, taking into account data on mycobiota, are discussed.

Keywords: fungi, taxonomic structure, communities, ecological and trophic groups, composting, manure, straw