

Экологический тренд сукцессии микобиома в чернозёме старого ботанического сада

© 2022. И. Д. Свистова¹, д. б. н., профессор,
Н. Н. Назаренко², к. б. н., доцент,

¹Воронежский государственный педагогический университет,
394043, Россия, г. Воронеж, ул. Ленина, д. 86,

²Воронежский государственный аграрный университет,
394087, Россия, г. Воронеж, ул. Мичурина, д. 1,
e-mail: talalajko@mail.ru

В статье представлены результаты многолетних биоиндикационных исследований микобиома чернозёма выщелоченного старого ботанического сада имени Б.А. Келлера Воронежского государственного аграрного университета. Приводится общий список видов почвенных микромицетов, представленный 45 видами, относящимися к 3 классам, 5 семействам и 22 родам. Преобладающей являлась группа несовершенных грибов класса Deuteromycetes (39 видов). Семейство Moniliaceae представлено 9 родами, семейство Dematiaceae – 8 родами, а семейство Tuberculariaceae – 1 родом. Впервые установлен экологический тренд сукцессии микобиома чернозёма ботанического сада. Сукцессия почвенных грибов проявлялась в перегруппировке типичных видов, снижении доли случайных стенопотных видов, накоплении копитрофов, гидролитиков, фитопатогенов и токсигенных видов. Был выбран чувствительный метод определения биологической (фитотоксической) активности почвы и подтверждена решающая роль микромицетов как биотического фактора в её развитии. Стрессовая реакция микобиома и рост фитотоксической активности почвы свидетельствуют о важной роли микробно-растительных взаимодействий в снижении устойчивости даже такого высокобуферного типа почв, как чернозём выщелоченный.

Ключевые слова: почвенные микромицеты, биоразнообразие, таксономическая структура, биоиндикация, фитотестирование.

Ecological trend of succession in mycobiome of the old botanical garden chernozem

© 2022. I. D. Svistova¹ ORCID: 0000-0003-0275-5645¹
N. N. Nazarenko² ORCID: 0000-0002-6309-2219²
¹Voronezh State Pedagogical University,
86, Lenina St., Voronezh, Russia, 394043,
²Voronezh State Agrarian University,
1, Michurina St., Voronezh, Russia, 394087,
e-mail: talalajko@mail.ru

The article presents the results of long-term bioindication studies of the mycobiome of the leached chernozem of the B.A. Keller Botanical Garden of the Voronezh State Agrarian University. In this article, for the first time in our long-standing bioindication studies, we established the ecological trend of the succession of soil mycobiome of the Botanical Garden. The influence of plant rhizodeposits led to an increase in the α - and β -diversity of mycobiome compared to virgin soil, the accumulation of copiotrophic, hydrolytic, phytopathogenic species. However, the transition of soil mycobiome to the adaptive response of “stress” is observed, what appeared in the concentration of dominance of typical species, a decrease in the proportion of stenotopic species and the accumulation of toxigenic micromycetes. A sensitive method was selected for determining the biological (phytotoxic) activity of the soil, and the decisive role of micromycetes as a biotic factor in its development was confirmed. The main direction of succession of the soil mycobiome under intense microbial-plant interactions is the accumulation of species of fungi that synthesize mycotoxins. The stress reaction of the mycobiome and the growth of phytotoxic activity of the soil indicate the important role of microbial-plant interactions in reducing the stability of even such a high-buffer type of soil as leached chernozem. The results obtained can be used to assess and predict the ecological state of soil ecosystems using mycoindication.

Keywords: soil micromycetes, biodiversity, taxonomic structure, mycoindication, phytotesting.

Микроскопические грибы (микромитеты) играют важную роль в экосистемах, они минерализуют в почве биополимеры растительной мортмассы и являются основными редуцентами, замыкая циклы биогенных элементов [1]. Некоторые виды почвенных микромитетов проявляют фитопатогенные свойства [2, 3]. Накопление микотоксинов в почве является биотическим фактором развития почвоутомления [4, 5]. Географические и экологические факторы природных зон определяют специфический состав комплекса микромитетов (микобиома) разных типов почв и его сезонную динамику [6]. Важную роль играет также видовой состав конкретного фитоценоза; установлено, что прижизненные растительные ризодепозиты и растительный опад формируют видовой состав почвенных микромитетов [7–9].

Старый ботанический сад (создан в 1916 г.), названный именем известного ботаника Бориса Александровича Келлера, расположен на территории студенческого городка Воронежского государственного аграрного университета, является памятником природы, имеет научное значение, используется как рекреационная зона. В саду высажены 30 основных видов местной флоры: каштан конский *Aesculus hippocastanum* L., клён ясенелистный *Acer negundo* L., клён остролистный *A. plantanoides* L., акация белая *Robinia pseudoacacia* L., вяз шершавый *Ulmus pumila* L., тополь пирамидальный *Populus italica* Münchh., тополь бальзамический *P. balsamifera* L., дуб черешчатый *Quercus rubrum* L., липа мелколистная *Tilia cordata* Mill., сосна обыкновенная *Pinus silvestris* L., сирень обыкновенная *Syringia vulgaris* L. и др. Кроме того, интродуцированы более 40 видов древесных растений – экзотов, в том числе бархат амурский *Phellodendron amurense* Rupr., аралия манчжурская *Aralia elata* Seem., багряник японский *Cercidiphillum japonicum* Zuss., гинкго билоба *Ginkgo biloba* L. и др. По нашему мнению, многолетнее произрастание местных видов деревьев и интродуцентов в фитоценозе могло привести к изменению биологической активности почвы ботанического сада.

Актуальность исследования почвенного покрова ботанических садов обусловлена необходимостью выявления информативных параметров микоиндикации для оценки и прогнозирования экологического состояния почвы, подверженной антропогенному воздействию.

Цель работы – изучение многолетней биодинамики микобиома и выяснение экологического тренда микробной сукцессии в чернозёме старого ботанического сада.

Объекты и методы исследования

Вся территория проведения исследования находится в рекреационной зоне Центрального района г. Воронежа в пределах студенческого городка Воронежского государственного аграрного университета. Объектами исследования послужили два участка: ботанический сад им. Б.А. Келлера и контрольный участок на удалении 200 м от территории ботсада (опытные поля агроуниверситета), на котором удаляли растительность в течение вегетационного сезона.

Почвы исследуемых участков имеют одинаковые агрохимические показатели – чернозём выщелоченный малогумусный среднесуглинистый (гумус 4,4–5,2%, рН_{водн.} 6,0–6,2, рН_{сол.} 5,5–5,7, Нг 2,4–3,1 мг · экв/100 г, степень насыщенности катионами 74–80%).

Древесную растительность на территории ботсада представляют растения примерно 50–80-летнего возраста высотой до 12 м с диаметром стволов 27–55 см. В составе травяного покрова доминируют рудеральные злаки и разнотравье; площадь проективного покрытия составляет от 15 до 65%.

На выбранных участках отбирали 15 проб методом конверта из верхнего слоя почвы (0–20 см), анализировали смешанные образцы. Исследования проводили трижды за вегетационный период в течение трёх лет (2017–2019 гг.).

Микромитеты выделяли методом серийных разведений и посева почвенной суспензии на среду Чапека [10]. Численность микромитетов выражали в колониеобразующих единицах (КОЕ) в 1 г сухой почвы. Все опыты проведены в 5 биологических повторах.

Анализ разнообразия микроскопических грибов выполнен на основе культурально-морфологических признаков с использованием классических определителей для конкретной таксономической группы [11–15]. Наименование видов и систематическое положение дано по базе данных «Index Fungorum». Виды микромитетов считали токсигенными [16] и фитотоксичными [17] согласно предложенным спискам для чернозёмов. Эколого-физиологические стратегии грибов (копиотрофы, гидролитики, олиготрофы) установлены нами ранее на примере изолятов из чернозёмов [18].

Таксономическую структуру микобиома определяли по критериям пространственной и временной частоты встречаемости и плотности (обилия видов) [19]. Типичными считали виды грибов с частотами встречаемости более 30%, остальные виды – случайные. К рангу доминантов относили виды грибов с частотами встречаемости более 60%, к рангу часто встречающихся – с временной встречаемостью более 60%, а пространственной встречаемостью более 30%, к рангу редких – с частотами встречаемости до 30%. Показатели видового разнообразия почвенных микобиомов рассчитывали по плотности (доли, в %) изолятов [19].

Экологическую структуру оценивали на основании различных индексов. Для оценки α -разнообразия микобиома использовали индексы разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона [20]. Для оценки β -разнообразия комплексов использовали индекс Сьёренсена, который позволяет сравнить степень сходства в видовом составе двух сообществ [21].

Для оценки экологического состояния почв использовали градации (адаптивные зоны), характеризующие состояние микробных сообществ в зависимости от интенсивности действия внешнего фактора на почвенные экосистемы [22]. Градации для разделения применяли следующие: зона гомеостаза микробной системы почвы характеризуется составом и количественным соотношением видов практически неотличимым от контрольного; зона стресса – перераспределение типичных видов микромицетов по частотам встречаемости; зона резистентности – смена видового состава и появление нехарактерных видов.

Фитотоксичность почвы определяли методом биотестов на почвенных пластинках [23], тест-растение – редис (*Raphanus sativus* L.). Оценивали степень ингибирования всхожести семян и роста корня проростка. Критерием токсичности считали достоверные различия с контролем, превышающие 20%.

Полученные данные обрабатывали стандартными методами статистического анализа с использованием пакета программы Microsoft Office Excel – Synecol. В таблицах данные представлены как средние \pm стандартная ошибка. Достоверность различий оценивали по *t*-критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Всего в ранге типичных из чернозёма выщелоченного было выделено 45 видов

микромицетов, относящихся к 3 классам, 5 семействам и 22 родам. При составлении таксономических списков традиционно в почвенной микологии принято называть виды по тем стадиям, в которых они выделяются из почвы (табл. 1).

Преобладали несовершенные грибы класса Deuteromycetes (39 видов). Сем. Moniliaceae (бесцветный мицелий) и сем. Dematiaceae (тёмный мицелий) представлены 9 и 8 родами соответственно, сем. Tuberculariaceae (многоклеточные конидии) и группа со стерильным мицелием – по 1 роду. Наибольшим видовым разнообразием характеризовался род *Penicillium* (10 видов), представители которого являются типичными сапротрофами [16].

Видовая структура микобиома на двух участках заметно различалась. Из контрольной почвы без растений в ранге типичных было выделено 13 видов микромицетов (табл. 2), ещё 13 видов относились к случайным, выделялись с низкой частотой. Видовой состав и структура почвы в контроле соответствовала данным других исследований по чернозёмным почвам [1, 24].

По эколого-физиологической стратегии в почве контрольного варианта преобладали медленно растущие олиготрофные виды грибов. Доминирующие виды *Paec. lilacinum*, *Acr. alternatum*, *P. tardum*, *A. terreus*, *P. daleae* и *Ceph. acremonium* известны как стенотопные – индикаторы почв степной зоны. Большинство типичных видов относятся к термофильным и ксерофильным.

Из почвы ботанического сада нами выделены в ранге типичных 22 вида грибов. Ещё 19 видов микромицетов относились к случайным для данной экосистемы. В целом, видовое разнообразие почвенных грибов чернозёма ботсада оказалось в 1,5 раза выше, чем на контрольных окрестных территориях. Причиной этого, по нашему мнению, является тот факт, что климаксовая растительная ассоциация поставляет в почву разнокачественные прижизненные ризодепозиты и растительные остатки, которые разлагаются многими видами микромицетов. Свой вклад вносит и изменение микроклимата, под пологом деревьев влажность почвы выше, и повышается микроразнообразие в распределении мицелия грибов в ризосфере разных растений [6].

Комплекс типичных видов грибов в чернозёме ботанического сада также включает в себя эвритопные виды в ранге доминантов: *Penicillium tardum*, *P. expansum*, *P. simplicissimus*, *Paec. lilacinum*. Однако состав типичных видов

Таблица 1 / Table 1

Общий список видов почвенных микромицетов, выделенных из чернозёма выщелоченного
General list of types of soil micromycetes isolated from leached chernozem

Класс / Class	Семейство / Family	Род / Genus	Вид / Species	
Zygomycetes	Mucoraceae	<i>Mucor</i>	<i>hiemalis</i> Wehmer	
			<i>miehei</i> Cooney et Emerson	
			<i>ramosissimus</i> Samutsevitch	
		<i>Rhizopus</i>	<i>stolonifer</i> (Ehrenb. Ex Link) L.	
Ascomycetes	Trichocomataceae	<i>Talaromyces</i>	<i>flavus</i> * (Klocker) Stolk et Sams	
Deuteromycetes	Moniliaceae	<i>Acremonium</i>	<i>alternatum</i> Lk. ex Fries	
		<i>Aspergillus</i>	<i>candidus</i> Link	
			<i>clavatus</i> * Desmaz.	
			<i>alliaceus</i> Thom. et Church.	
			<i>ochraceus</i> * Wilhelm	
			<i>fischeri</i> * Thom. et Church	
			<i>niger</i> * V. Tiegh.	
			<i>ustus</i> * (Bain) Thom. et Church.	
			<i>terreus</i> * Thom.	
		<i>wentii</i> * Wehmer		
		<i>Botrytis</i>	<i>cinerea</i> Persoon ex Fries	
		<i>Cephalosporium</i>	<i>acremonium</i> Corda	
		<i>Gliocladium</i>	<i>virens</i> * Miller, Giddens et Fost	
		<i>Paecilomyces</i>	<i>lilacinum</i> Thom.	
		<i>Penicillium</i>	<i>simplicissimus</i> (Oud.) Thom.	
			<i>daleae</i> Zaleski	
			<i>restrictum</i> * Gilb. et Abb.	
			<i>tardum</i> Thom.	
			<i>canescens</i> Sopp.	
			<i>lanosum</i> Westling	
			<i>funiculosum</i> * Thom.	
			<i>viridicatum</i> * Westling	
			<i>janthinellum</i> Biourge	
			<i>notatum</i> * West.	
		<i>Trichoderma</i>	<i>koningii</i> * Oudem	
			<i>pseudokoningii</i> * Rifai	
			<i>harzianum</i> * Rifai	
			<i>album</i> Preuss	
		<i>Sporotrichum</i>	<i>piluliferum</i> Link et Fries	
		Dematiaceae	<i>Alternaria</i>	<i>alternata</i> * Ness.
			<i>Botryotrichum</i>	<i>piluliferum</i> Sacc. et March.
			<i>Drechslera</i>	<i>sorokiniana</i> Sacc. Subram
			<i>Humicola</i>	<i>grisea</i> Traaen
			<i>Stachybotrys</i>	<i>chartarum</i> * (Ehrenb.) Hugnes
			<i>Cladosporium</i>	<i>herbarum</i> (Pers.) Link
			<i>Stemphyllium</i>	<i>botryosum</i> Wallr.
		Tuberculariaceae	<i>Fusarium</i>	<i>solani</i> * (Mart) Appl.
<i>oxysporum</i> * Snyd et Hans				
<i>solani</i> * Kuhn.				
Mycelia sterilia		<i>Rhizoctonia</i>	<i>solani</i> * Kuhn.	

Примечание: * – токсигенные виды [16].
Note: * – toxigenic species [16].

Таблица 2 / Table 2

Влияние фитоценоза на структуру комплекса типичных микромицетов чернозёма выщелоченного
Influence of phytocenosis on the structure of the complex of typical micromycetes of leached chernozem

Ранг видов Species rank micromycetes	Контроль Control	Ботанический сад Botanical garden	
Доминанты / Dominants	<i>Paec. lilacinum</i>	<i>Paec. lilacinum</i>	
	<i>Acr. alternatum</i>	<i>P. simplicissimus</i>	
	<i>P. tardum</i>		<i>P. tardum</i>
			<i>P. expansum</i>
			<i>T. koningii</i>
			<i>C. acremonium</i>
			<i>Acr. alternatum</i>
<i>F. solani</i>			
Частые / Frequent	<i>Tr. koningii</i>	<i>A. candidus</i>	
	<i>P. daleae</i>	<i>H. grisea</i>	
	<i>A. terreus</i>		<i>A. ustus</i>
			<i>G. virens</i>
			<i>B. cinerea</i>
			<i>S. piluliferum</i>
			<i>Ch. piluliferum</i>
<i>Alt. alternata</i>			
Редкие / Rare	<i>F. oxysporum</i>	<i>P. funiculosum</i>	
	<i>F. solani</i>	<i>Rh. stolonifer</i>	
	<i>Ch. piluliferum</i>	<i>A. wentii</i>	
	<i>P. funiculosum</i>	<i>A. alliaceus</i>	
	<i>P. simplicissimus</i>	<i>Tal. flavus</i>	
	<i>M. hiemalis</i>	<i>Rhiz. solani</i>	
	<i>C. acremonium</i>		

микобиома расширился и заметно менялся по экологической стратегии за счёт быстрорастущих грибов сем. Mucoraceae, а также активных гидролитиков – целлюлолитических грибов родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Sporotrichum*, *Humicola* и *Stachybotrys*. К осени возрастала доля лигнолитических грибов родов *Sporotrichum*, *Aureobasidium* и *Chaetomium*.

Также отмечен рост частоты встречаемости факультативных фитопатогенов. К ним относятся виды микромицетов *Cladosporium herbarum*, *Alternaria alternata*, *Botrytis cinerea*, *Mucor hiemalis*, *Fusarium* spp., которые в контрольной почве без растений были случайными.

Наряду с ростом видового богатства и индекса разнообразия Шеннона, в почве ботанического сада проявлялась «концентрация доминирования» за счёт снижения плотности случайных видов (табл. 3).

Небольшие значения индекса доминирования и примерно равная плотность как типичных, так и случайных видов в контрольном участке без растений обеспечивает функциональную стабильность микробного

комплекса, что соответствует адаптивной зоне «гомеостаза» [22]. Обнаруженные изменения в микобиоме почвы ботанического сада по сравнению с контролем (перегруппировка по степени доминирования) соответствуют адаптивной зоне «стресса». Коэффициент Съеренсена равен 0,7 и указывает на среднюю степень сходства микобиомов почвы ботсада и контрольной почвы.

Установлено, что на территории ботанического сада фитотоксическая активность почвы значительно превышает контрольный уровень (табл. 4). Этот интегральный показатель отражает суммарное влияние как загрязняющих веществ, так и биологических факторов на рост и развитие растений. Превышение фитотоксической активности в 2 раза в почве ботанического сада соответствует росту численности грибных зачатков и суммарной плотности видов грибов, способных к синтезу микотоксинов (табл. 1 и 4).

Ранее нами было показано, что микотоксины выделенных изолятов типичных видов почвенных грибов проявляют широкий спектр

Таблица 3 / Table 3

Показатели видового разнообразия микобиома чернозёма без растений и под фитоценозом ботанического сада / Indicators of the species diversity of the mycobioma of chernozem without plants and under the phytocenosis of the botanical garden

Показатели Indicators	Контроль Control	Ботанический сад Botanical garden
Общее количество видов Total number of species	26	41
Количество типичных видов Number of typical species	13	22
Суммарная плотность типичных видов, % Percentage of typical species, %	43	67
Суммарная плотность случайных видов, % Share of typical types of, %	57	33
Индекс разнообразия Шеннона Shannon diversity index	2,9	3,8
Индекс доминирования Симпсона Simpson's dominance index	0,19	0,09
Коэффициент сходства Сьёренсена The coefficient of similarity of Sørensen	1,0	0,7

Таблица 4 / Table 4

Вклад биогенного фактора в фитотоксическую активность чернозёма выщелоченного
The contribution of the biogenic factor to the phytotoxic activity of leached chernozem

Показатели / Indicators	Контроль Control	Ботанический сад Botanical garden
Ингибирование всхожести семян тест-растения, % Germination inhibition seed test plants, %	3,6±0,5	4,8±1,2
Ингибирование роста корня проростка тест-растения, % Root growth inhibition test plants, %	6,5±0,7	12,1±0,8*
Численность микромицетов, тыс. КОЕ/г почвы The number of micromycetes, thousand CFU/g soil	28±5	48±6*
Плотность токсигенных видов микромицетов, % Density of toxigenic species micromycetes, %	13±5	27±9*

Примечание: * – статистически достоверные различия с контролем, погрешность измерения 5%.
Note: * – statistically significant differences with the control, the measurement error is 5%.

токсического действия (антибиотического, фунгицидного, фитотоксического) [4]. По нашему предположению, возрастание доли токсигенных видов в почве отражает обостряющуюся конкурентную борьбу микромицетов за пищевые ресурсы в условиях воздействия лимитирующего фактора, например, дефицита элементов минерального питания. Фитотоксическая активность почвы ботсада не достигла принятых пороговых значений санитарного неблагополучия (20%), но достоверные различия с контрольными показателями указывают на негативную тенденцию и необходимость мониторинга развития почвоутомления.

Заключение

Высокое видовое разнообразие растений местной флоры и интродуцентов старого бо-

танического сада вызывает специфическую грибную сукцессию в почве. Основные черты сукцессии микобиома – рост численности грибов, перегруппировка по степени доминирования типичных для чернозёма выщелоченного стенотопных видов, возрастание α - и β -разнообразия и «концентрация доминирования» с одновременным снижением доли случайных видов по сравнению с контрольной почвой без растений.

В прикорневой зоне растений накапливаются специфические эколого-физиологические группы микромицетов: копиотрофы, гидролитики и фитопатогены. К негативным последствиям грибной сукцессии в почве ботсада относится рост фитотоксической активности почвы, важный вклад в этот процесс вносит микробный фитотоксикоз за счёт накопления токсигенных видов грибов.

Подобный экологический тренд микробиома на влияние фитоценоза старого ботанического сада соответствует адаптивной зоне «стресса» [22] и свидетельствует о важной роли микробно-растительных взаимодействий в снижении устойчивости даже такого высокобуферного типа почв, как чернозём. Полученные результаты могут быть использованы при микоиндикации для оценки и прогнозирования экологических ситуаций в городских рекреационных зонах.

References

1. Fierer N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome // *Nature Reviews. Microbiology*. 2017. No. 10. P. 579–590. doi: 10.1038/nrmicro.2017.87
2. Berendsen R.L., Pieterse C.M., Bakker P.A. The rhizosphere microbiome and plant health // *Trends in Plant Science*. 2012. No. 8. P. 478–486. doi: 10.1016/j.tplants.2012.04.001
3. Mueller U.G., Sachs J.L. Engineering microbiomes to improve plant and animal health // *Trends in Microbiology*. 2015. P. 606–617. doi: 10.1016/j.tim.2015.07.009
4. Svistova I.D., Frolova L.O., Shcherbakov A.P. Phytotoxic activities of chernozem saprotrophic micromycetes: specificity, sorption and stability of phytotoxins in soil // *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*. 2003. No. 4. P. 388–392 (in Russian). doi: 10.1023/A:1024520618388
5. Saul-Tcherkas V., Steinberger Y. Soil microbial diversity in the vicinity of desert shrubs // *Microbial Ecology*. 2013. No. 3. P. 689–699. doi: 10.1007/s00248-012-0141-8
6. Tropina O.V., Terekhova V.A., Semenova T.A. Variability of the structure micromycetes complexes because of the heterogeneity of soil // *Mikologiya i fitopatologiya*. 2003. V. 37. No. 6. P. 74–79 (in Russian).
7. Nazarenko N.N., Svistova I.D. Succession of micromycetes and biological activity of chernozem in monocultures of essential oil bearing plants of the Lamiaceae family // *Vestnik of Voronezh State Agrarian University*. 2013. No. 4. P. 43–46 (in Russian).
8. Shirokikh A.A., Kolupaev A.V. Fungi in bio-monitoring of terrestrial ecosystems // *Theoretical and Applied Ecology*. 2009. No. 3. P. 4–14 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2009-3-004-014
9. Svistova I.D., Kuvshinova N.M., Nazarenko N.N. Microbial-plant associations of nontraditional sugar carriers and producers of natural sweeteners // *Theoretical and Applied Ecology*. 2016. No. 3. P. 41–47 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2016-3-041-047
10. Tepper E.Z., Shilnikova V.K., Pereverzeva G.I. Workshop on microbiology. Moskva: Drofa, 2004. 256 p. (in Russian).
11. Domsch K.H., Gams W., Anderson T.H. Compendium of soil fungi. Eching: IWH-Verlag, 2007. 672 p.
12. Bilay V.I., Koval E.Z. Aspergilly. Qualifier. Kiev: Naukova dumka, 1988. 204 p. (in Russian).
13. Rifai M.A. A revision of the genus *Trichoderma* // *Mycol. Paper*. 1969. V. 116. P. 1–56.
14. Kirilenko T.S. Key to soil marsupial fungi. Kiev: Naukova dumka, 1978. 263 p. (in Russian).
15. Milko A.A. Key to mucoral fungi. Kiev: Naukova dumka, 1974. 303 p. (in Russian).
16. Bilay V.I., Pidoplichko N.M. Toxin-producing microscopic fungi. Kiev: Naukova dumka, 1970. 246 p. (in Russian).
17. Svistova I.D., Shcherbakov A.P., Frolova L.O. Phytotoxic activity of saprophytic micromycetes of chernozem: specificity, sorption and stability of phytotoxins in soil // *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*. 2003. No. 4. P. 441–445 (in Russian).
18. Svistova I.D. Chernozem micromycetes – producers of cellulolytic enzymes. Voronezh: VGU, 2003. 152 p. (in Russian).
19. Mirchink T.G. Soil mycology. Moskva: MGU, 1988. 220 p. (in Russian).
20. Megarran E. Ecological diversity and its measurement. Moskva: Mir, 1992. 184 p. (in Russian).
21. Odum Yu. Ecology. Moskva: Mir, 1986. 325 p. (in Russian).
22. Guzev V.S., Levin S.V. Prospects for ecological and microbiological expertise of soil condition under anthropogenic impacts // *Pochvovedenie*. 1991. No. 9. P. 50–61 (in Russian).
23. Svistova I.D. Methodological approaches to the determination of phytotoxic activity of soil and soil microorganisms // *Lesotekhnicheskii zhurnal*. 2019. No. 2. P. 40–46 (in Russian). doi: 10.34220/issn.2222-7962/2019.2/5
24. Svistova I.D., Stakhurlova L.D. Dynamics of the typical Chernozems' properties in the Streletskaaya steppe national park under the influence of long-term agrogenic impact // *Rossiyskaya selskokhozyaystvennaya nauka*. 2018. No. 4. P. 40–42 (in Russian). doi: 10.31857/S250026270000567-8