

Микроскопические грибы в почвах лесных экосистем Воронежского государственного природного биосферного заповедника

© 2023. Н. Н. Назаренко¹, к. б. н., доцент,
И. Д. Свистова², д. б. н., профессор,

¹Воронежский государственный аграрный университет им. императора Петра I,
394087, Россия, г. Воронеж, ул. Мичурина, д. 1,

²Воронежский государственный педагогический университет,
394043, Россия, г. Воронеж, ул. Ленина, д. 86,
e-mail: talalajko@mail.ru

Дана оценка видового разнообразия и выявлен состав почвенных микроскопических грибов (микромитцев), характерных для лесных экосистем подзоны типичной лесостепи. Изучение микобиоты было проведено в разных биотопах смешанных и широколиственных лесов, расположенных на территории Воронежского государственного природного биосферного заповедника (Россия). Из лесных почв выделено и идентифицировано 43 вида микромитцев из 20 родов, относящихся к 6 семействам и 3 классам.

В комплекс типичных почвенных микромитцев заповедника входят 19 видов. Это нетоксигенные, медленно растущие олиготрофные, мезофильные и психрофильные виды. Состав случайных включал 24 вида, в основном, это быстро растущие сапротрофы, среди которых присутствуют и потенциально фитопатогенные и токсигенные виды. Состояние комплекса микромитцев почв заповедника характеризуется высокими показателями биоразнообразия и низким индексом доминирования. По принятой в микологии градации, это соответствует адаптивной зоне «гомеостаза». Полученные результаты могут быть использованы для оценки и прогнозирования экологического состояния почв с помощью микоиндикации в данной природно-климатической зоне.

Ключевые слова: лесные экосистемы, почвенные микромитцы, биоразнообразие, таксономическая структура.

Microscopic fungi in the soils of forest ecosystems of the Voronezh State Natural Biosphere Reserve

© 2023. N. N. Nazarenko¹ ORCID: 0000-0002-6309-2219^{*}
I. D. Svistova² ORCID: 0000-0003-0275-5645^{*}

¹Voronezh State Agrarian University,

1, Michurina St., Voronezh, Russia, 394087,

²Voronezh State Pedagogical University,

86, Lenina St., Voronezh, Russia, 394043,

e-mail: talalajko@mail.ru

The species diversity is estimated and the composition of soil microscopic fungi (micromycetes) characteristic of forest ecosystems of the typical forest-steppe subzone is revealed. The study of mycobiota was carried out in various biotopes of mixed and broad-leaved forests located on the territory of the Voronezh State Natural Biosphere Reserve (Russia). 43 species of micromycetes from 20 genera belonging to 6 families and 3 classes were isolated and identified from forest soils.

The complex of typical soil micromycetes of the reserve includes 19 species. These are nontoxigenic, slow-growing oligotrophic, mesophilic, and psychrophilic species. The composition of the group included 24 species, mainly fast-growing saprotrophs, among which there are potentially phytopathogenic and toxigenic species. The state of the complex of micromycetes of the reserve's soils is characterized by high indicators of biodiversity and equalization, and a low index of dominance. According to the gradation accepted in mycology, this corresponds to the adaptive zone of "homeostasis". The results obtained can be used to assess and predict the ecological state of the soils of forest ecosystems using mycoindication in this natural and climatic zone.

Keywords: forest ecosystems, soil micromycetes, biodiversity, taxonomic structure.

В настоящее время уделяется пристальное внимание особо охраняемым природным территориям (ООПТ), имеющим огромное значение в сохранении биоразнообразия и поддержании естественных ландшафтов. В условиях значительной антропогенной трансформации окружающей среды особенно важны такие работы для заповедников, где ведётся инвентаризация видового состава всех групп организмов и анализ их состояния в будущем.

В лесных экосистемах микроскопические грибы (микромикеты) являются неотъемлемым гетеротрофным компонентом, участвуют в деструкции органических веществ, гумусообразовании и поддержании круговорота биогенных элементов [4]. Микромикеты активны в широком интервале экологических факторов; обладают большой генетической изменчивостью; способны быстро реагировать на действие неблагоприятных факторов среды [2, 3]. Многие авторы указывают на высокую информативность показателей структуры микобиома при биомониторинге природных и антропогенных экосистем [4–6]. Тем не менее, на сегодняшний день сведений о видовом разнообразии почвообитающих грибов различных регионов как нашей страны, так и мира, недостаточно [5, 7].

Природный комплекс Воронежского государственного природного биосферного заповедника им. В. М. Пескова (Воронежский заповедник) является эталоном биогеоценологического покрова. В 1923 г. впервые получил природоохранный статус территории, где все компоненты были изъяты из хозяйственной деятельности, а в 1985 г. заповедник был включён в список ЮНЕСКО. Микологические исследования на ООПТ крайне необходимы для понимания механизмов устойчивого функционирования лесных экосистем. Сведений о составе микобиоты Воронежского заповедника совсем немного. В большей части они касаются изучения биоразнообразия макромицетов. Экологическая группа почвенных микромикетов оставалась до последнего времени неисследованной.

В связи с этим цель настоящей работы – изучение видового состава и структуры почвенных микроскопических грибов в лесной экосистеме Воронежского государственного природного биосферного заповедника.

Объекты и методы исследования

Исследования микобиоты проводили в вегетационный сезон 2015–2017 гг. на территории Воронежского заповедника, расположенного в

подзоне типичной лесостепи центральной части Европейской России. Территория заповедника – это покрытая лесом равнина надпойменно-террасового типа. Образцы почв отбирали в следующих лесных экосистемах (биотопах): I надпойменная терраса реки Воронеж (сосняки, осоковые фитоценозы); II надпойменная терраса р. Воронеж (сосняки, дубняки и осинники, лугово-неморальные); III надпойменная терраса р. Воронеж (дубняки, сосняки и осинники, разнотравье); IV надпойменная терраса р. Воронеж (березняки и осинники, лугово-боровые фитоценозы). Всего за период исследования было отобрано 60 почвенных образцов из верхних органических горизонтов почв, характерных для данных биотопов. На низких (I и II) террасах под смешанными лесами сформировались дерново-лесные почвы лёгкого гранулометрического состава, а на высоких (III и IV) террасах под широколиственными лесами – серые почвы песчано-супесчаного состава с подстилающим суглинком [8].

Микромикеты выделяли общепринятым методом серийных разведений с последующим высевом почвенной суспензии на агаризованную среду Чапека [9]. Анализ биологического разнообразия микроскопических грибов выполнен на основе культурально-морфологических признаков с использованием классических определителей для конкретной таксономической группы. Наименование видов и систематическое положение дано по базе данных «Index Fungorum» (2017).

Для характеристики разнообразия комплексов микромикетов использовали ряд структурных показателей. Представленность выделенных видов в структуре микобиома характеризовали по критериям пространственной и временной частоты встречаемости и плотности видов [10]. Типичными считали виды грибов с частотами встречаемости более 30%, остальные виды – случайные. К рангу доминантов относили виды с частотами встречаемости более 60%; к рангу часто встречающихся – с временной встречаемостью более 60%, а пространственной встречаемостью более 30%; к рангу редких – с встречаемостью от 30 до 60%. Для оценки разнообразия микобиома рассчитывали различные индексы: Шеннона (H), Симпсона (C), Пиелу (U). Обработку данных проводили в программах Excel и Statistica.

Результаты и обсуждение

Таксономический состав почвенных микромикетов лесного массива Воронежского

заповедника. Выделено 43 вида микромицетов из 20 родов, относящихся к 6 семействам и 3 классам, а также стерильный мицелий (табл. 1). Самыми богатыми по числу обнаруженных видов в лесных экосистемах заповедника были представители родов *Penicillium* (11 видов) и *Aspergillus* (7 видов). Такие роды грибов, как *Mucor*, *Trichoderma* и *Fusarium*, были представлены 3–4 видами, а остальные 15 родов – по 1 виду, что составило 75% родового разнообразия выявленной микобиоты.

По современным представлениям сукцессия микромицетов при разложении органической мортмассы в почве протекает в направлении: гидролитики → копиотрофы → олиготрофы [12]. Среди выделенных нами видов микромицетов были все перечисленные экологические группы, отличающиеся по источникам питания и стратегиям роста [13]. Наиболее многочисленны сапротрофные микромицеты, развивающиеся в почве и на растительных остатках. Это, в первую очередь, представители родов *Talaromyces*, *Trichoderma*, *Acremonium* и связанных с ними анаморфных родов *Aspergillus* и *Penicillium*. Значительным числом видов представлены факультативно-фитопатогенные грибы: *Cladosporium*, *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Botrytis*. Многие выделенные виды грибов являются токсигенными, продуцируют микотоксины различного спектра действия.

Класс *Zygomycetes* представлен сапротрофными видами двух родов, относящихся к группе копиотрофов с высокой линейной скоростью роста мицелия. Класс *Ascomycetes* – сапротрофы группы гидролитиков, уступают в скорости линейного роста предыдущей группе. Подавляющая часть выделенных видов микромицетов – это типичные сапротрофы из класса *Deuteromycetes* (несовершенные грибы). В таксономическом списке класс представлен 15 родами и 36 видами. Это сборная группа грибов, различающаяся по экофизиологическим стратегиям. Среди выделенных видов семейства *Moniliaceae* (бесцветный мицелий) есть представители олиготрофной группы с низкой скоростью роста мицелия (*Penicillium tardum*, *P. daleae*, *Paecilomyces lilacinum*, *Acremonium alternatum*, *Cephalosporium acremonium*), предпочитающие микрозоны с малой концентрацией питательных веществ. Из этого же семейства многие виды относятся к типичным гидролитикам: *P. funiculosum*, *P. notatum*, *Aspergillus ustus*, *A. wentii*, *A. niger*, *A. alliaceus*. Многие представители семейства *Dematiaceae* (тёмноцветные гифомицеты)

и *Tuberculariaceae*, а также представители группы *Mycelia sterilia* являются факультативными паразитами растений. Например, обнаруженные нами виды рода *Cladosporium*, вызывают листостебельные болезни растений, а виды рода *Fusarium*, *Rhizoctonia solani* и *Drechslera sorokiniana* входят в комплекс возбудителей корневых гнилей [15]. Указанные виды грибов сохраняются на растительных остатках, обеспечивая инфекционный потенциал почвы. Выявленное распределение видового состава микромицетов характеризует фитосанитарное состояние изученных фитоценозов.

Видовая структура почвообитающих микромицетов исследуемых биотопов заповедника. Нами были выделены в общем комплексе микобиома заповедника 19 типичных видов микромицетов. Зигомицеты представлены одним видом *Rhizopus stolonifer*, сумчатые грибы – видом *Chaetomium piluliferum*. Несовершенные грибы преобладают и представлены 17 видами. Среди представителей данного класса наиболее распространены виды семейства *Moniliaceae*: *Aspergillus* (*A. alliaceus*, *A. candidum*, *A. ustus*, *A. wentii*), *Penicillium* (*P. expansum*, *P. funiculosum*, *P. simplicissimus*, *P. tardum*), *Paecilomyces lilacinum*, *Acremonium alternatum*, *Cephalosporium acremonium*, *Botrytis cinerea*, *Sporotrichum piluliferum*, *Trichoderma koningii*, *Gliocladium virens*. Семейство *Dematiaceae* представлено одним видом *Humicola grisea*. Семейство *Tuberculariaceae* – грибов с многоклеточными конидиями – представлено видом *Fusarium solani*.

По экологической валентности комплекс типичных микромицетов лесных экосистем заповедника включает в себя эвритопные виды: *Penicillium tardum*, *P. expansum*, *P. simplicissimus*, которые встречаются также в лесных почвах Российской Федерации [10, 16], включая Республику Бурятия [17]. К stenотопным видам – индикаторам почв лесостепной зоны относятся *Paecilomyces lilacinum*, *Aspergillus candidum*, *Acremonium alternatum*, *Cephalosporium acremonium*, эти микромицеты являются термофильными и ксерофильными [13, 18].

Состав случайных видов микромицетов в почвах заповедника был достаточно многочисленным (24 вида). Класс *Zygomycetes* представлен тремя видами рода *Mucor*: *M. hiemalis*, *M. michei*, *M. ramosissimus*. Класс *Ascomycetes* – видом *Talaromyces flavus*, который относится к олиготрофам, но обладает высокой устойчивостью в неблагоприятных условиях среды.

Таблица 1 / Table 1

Таксономический состав почвенной микобиоты Воронежского заповедника
Taxonomic composition of the soil mycobiota of the Voronezh Nature Reserve

| 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> Samutsevitsch |
| | | <i>Rhizopus</i> | <i>stolonifer</i> (Ehrenb. Ex Link) L. |
| Ascomycetes | Trichocommataceae | <i>Talaromyces</i> | <i>flavus</i> * (Klocker) Stolk et Sams |
| | Chaetomiaceae | <i>Chaetomium</i> | <i>piluliferum</i> Daniels |
| 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>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>expansum</i> Link. |
| | | | <i>rubrum</i> * Stoll. |
| | | | <i>janthinellum</i> Biourge |
| | | | <i>notatum</i> * West. |
| | | <i>Trichoderma</i> | <i>koningii</i> * Oudem |
| | | | <i>viride</i> * Pers. |
| | | | <i>harzianum</i> * Rifai |
| <i>Sporotrichum</i> | <i>piluliferum</i> Link et Fries | | |
| Dematiaceae | <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 | |
| Tuberculariaceae | <i>Fusarium</i> | <i>solani</i> * (Mart) Appl. | |
| | | <i>oxysporum</i> * Snyder et Hans | |
| | | <i>nivale</i> (Fr) Ces. | |
| | | <i>sumbucinum</i> * Fuckel | |
| Группа Mycelia sterilia | | <i>Rhizoctonia</i> | <i>solani</i> * Kuhn. |

Примечание: * – токсигенные виды [11].

Note: * – toxigenic species [11].

Таблица 2 / Table 2

Видовое богатство и разнообразие почвенных микромицетов в лесных экосистемах Воронежского заповедника (средние значения по изученным биотопам)
Species richness and diversity of soil micromycetes in forest ecosystems of the Voronezh Nature Reserve (average values for the studied biotopes)

| Показатели / Indicators | Значения / Values |
|--|-------------------|
| Всего выделенных видов / Total number of species | 43 |
| Количество типичных видов / Number of typical species | 11 |
| Из них доминантов и часто встречающихся Of these, the dominant and frequent | 8 |
| Суммарная плотность типичных видов, % Percentage of typical species, % | 50–55 |
| Суммарная плотность случайных видов, % Total density of random species, % | 45–50 |
| Индекс разнообразия Шеннона (H) / Shannon diversity index | 3,10–3,32 |
| Индекс доминирования Симпсона (C) / Simpson's dominance index | 0,09–0,12 |
| Индекс выровненности Пиелу (U) / Pielu alignment index | 0,72–0,78 |

Среди случайных также преобладает класс Deuteromycetes (19 видов). Представители семейства Moniliaceae – виды родов *Aspergillus* (*A. terreus*, *A. clavatus*, *A. niger*), *Penicillium* (*P. daleae*, *P. janthinellum*, *P. notatum*, *P. rubrum*, *P. canescens*, *P. lanosum*, *P. estrictum*), *Trichoderma* (*T. viride*, *T. harzianum*). Более разнообразны представители семейства Dematiaceae, они представлены видами из 4 родов – *Cladosporium herbarum*, *Drechslera sorokiniana*, *Botryotrichum piluliferum*, *Stachybotrys chartarum*. Семейство Tuberculariaceae – представлено видами рода *Fusarium* (*F. oxysporum*, *F. submicinum*, *F. nivale*). Наши данные совпадают с результатами других авторов [19, 20] в том, что грибы рода *Fusarium* в основном встречаются в почвах смешанных лесов умеренных климатических зон, покрытых травянистой растительностью, и весьма бедно представлены в почвах хвойных лесов. Среди случайных видов обнаружена *Rhizoctonia solani* – представитель *Mycelia sterilia*.

Видовая структура комплекса типичных видов грибов в лесах заповедника вполне соответствовала установленной для почв и подстилок хвойных и широколиственных лесов умеренной зоны [10, 18, 20]. К доминирующим видам, по результатам исследования, относились *P. tardum* – эвритоппный вид и стенотопные виды *Ceph. acremonium* и *Acr. alternatum*. Типичные частые и редкие виды в структуре микобиома преобладают. Так, в ранге часто встречающихся видов обнаружили *P. simplicissimus*, *P. lilacinum*, *P. expansum*, *P. janthinellum*. В исследуемых почвах насыщенность представителями этого рода достигала 30–40%. Подобное распределение по числу видов и частоте встречаемости

рода *Penicillium* отмечали и другие авторы в микромицетных сообществах северных таёжных зон и умеренных широт [20, 21]. Кроме этого, часто встречающимися были выделены виды рода *Aspergillus* (*A. ustus*, *A. wentii*, *A. candidus*), особенно в биотопах серых почв широколиственного леса заповедника. Наши данные согласуются с данными других авторов [17, 21], согласно которым грибы рода *Aspergillus* являются характерными для лесных почв. В ранге типичных частых видов обнаружили и характерные для чернозёмной почвы *Paec. lilacinum*, *H. grisea*, *T. koningii*. В ранге редко встречающихся выделяли *S. piluliferum*, *M. miehei* и отмечали рост фитопатогенных видов *F. oxysporum*, *F. solani*, *Cl. herbarum*, но их суммарная плотность не превышала 20%.

Если рассматривать показатели видового богатства, доминирования и выровненности комплекса микромицетов, то можно сделать выводы о направленности сукцессии в почвах лесной экосистемы заповедника (табл. 2).

В целом, большое количество выделенных видов, высокий индекс (H), который отражает не только видовое разнообразие, но и равномерность представленности этих видов, соответственно высокие значения индекса (U) и низкие значения индекса (C) свидетельствуют о богатстве генофонда микромицетов лесных почв Воронежского заповедника. Примерно равное количество и плотность как типичных, так и случайных видов обеспечивают функциональную стабильность микробного комплекса, что соответствует адаптивной зоне «гомеостаза» [22].

Заклучение

Изучено видовое богатство почвенных микроскопических грибов уникального природного комплекса Воронежского заповедника, не подвергавшегося антропогенному воздействию. Впервые выявлено 43 вида микроскопических грибов из 20 родов, относящихся к 6 семействам и 3 классам. Преобладающей являлась группа несовершенных грибов класса Deuteromycetes (36 видов). Отмечено высокое родовое разнообразие грибов при малой видовой насыщенности родов. Семейство Moniliaceae представлено 9 родами, семейство Dematiaceae – 5 родами, а семейство Tuberculariaceae – 1 родом. Большая часть выделенных изолятов отнесена к родам *Penicillium* и *Aspergillus*.

Микобиота лесных почв заповедника представлена не только разными экологическими группами по источникам питания и стратегиям роста, видами характерными для умеренных и северных регионов, но и грибами, приуроченными именно к природно-климатической зоне региона. В составе комплекса грибов преобладают типичные почвенные сапротрофы и значительным числом представлены потенциально патогенные виды. Поэтому знания о видовом составе грибов необходимы для решения вопросов защиты растений.

Изучение микобиоты почв заповедника показало высокое видовое разнообразие микромицетов. Видовая структура комплекса типичных видов грибов в различных биотопах заповедника представлена значительным количеством типичных частых и редких видов. Группу доминантов составили 3 вида микромицетов: *P. tardum*, *C. acremonium*, *Acr. alternatum*. Широкий спектр экофизиологических стратегий выделенных видов микромицетов из лесных почв природного заповедника свидетельствует о сформированных полноценных сукцессиях, которые сбалансировано и активно осуществляют процессы разложения растительных остатков.

Наши данные по разнообразию микромицетов, наряду с аналогичными по другим организмам, можно будет включать в реестр оценки состояния антропогенно-нарушенных экосистем при организации биомониторинга в данной природно-климатической зоне. Незатронутые антропогенным вмешательством лесные почвы Воронежского заповедника можно рассматривать эталонными в качестве регионального фона.

Литература

- Gadd G.M. Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation // *Mycologia*. 2007. V. 111. No. 1. P. 3–49.
- Великанов Л.Л., Успенская Г.Д. Некоторые аспекты экологии грибов: пути формирования основных экологических групп грибов, их место и роль в биогеоценозах // *Итоги науки и техники. Ботаника*. Москва: ВИНТИ. 1980. Т. 4. С. 49–105.
- Dighton J. Nutrient cycling by saprotrophic fungi in terrestrial habitats // *The Mycota I. Environmental and microbial relationships* / Eds. C.P. Kubicek, I.S. Druzhinina. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. P. 287–300.
- Свистова И.Д., Назаренко Н.Н. Экологический тренд сукцессии микобиома в чернозёме старого ботанического сада // *Теоретическая и прикладная экология*. 2022. № 3. С. 142–148.
- Широких А.А., Колупаев А.В. Грибы в биомониторинге наземных экосистем // *Теоретическая и прикладная экология*. 2009. № 3. С. 4–15.
- Евдокимова Г.А. Почвенная микобиота как фактор устойчивости почв к загрязнению // *Теоретическая и прикладная экология*. 2014. № 2. С. 17–24.
- Gams W. Biodiversity of soil-inhabiting fungi // *Biodiversity and Conservation*. 2007. V. 16. P. 69–72.
- Девятова Т.А., Алаева Л.А., Стародубцева Е.А., Удоденко Ю.Г. Экологические закономерности распространения и морфологические особенности лесных почв надпойменно-террасового типа местности в пределах Воронежского заповедника // *Лесотехнический журнал*. 2019. № 2. С. 22–31.
- Теппер Е.З., Шильникова В.К., Переверзева Г.И. Практикум по микробиологии. М.: Дрофа, 2004. 256 с.
- Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: МГУ, 1988. 220 с.
- Билай В.И., Курбацкая З.А. Определитель токсинообразующих микромицетов. Киев: Наукова думка, 1990. 236 с.
- Звягинцев Д.Г. Строение и функционирование комплекса почвенных микроорганизмов // *Структурно-функциональная роль почвы в биосфере*. М.: ГЕОС, 1999. С. 101–112.
- Билай В.И., Элланская И.А., Кириленко Т.С. Микромицеты почвы. Киев: Наукова думка, 1984. 264 с.
- Свистова И.Д., Назаренко Н.Н., Корецкая И.И. Санитарно опасные мицелиальные микроорганизмы в почвах Воронежа // *Гигиена и санитария*. 2016. Т. 95. № 3. С. 247–250.
- David J.C. A contribution to the systematic of Cladosporium: Revision of the fungi previously referred to Heterosporium // *Mycologia*. 1997. V. 172. P. 1–157.
- Алдобаева И.И., Александрова А.В. Почвообитающие грибы Волго-Ахтубинской поймы // *Микология и фитопатология*. 2017. № 6. С. 319–327.

17. Дарханова Т.А., Александрова А.В. Почвенные микромицеты лесных местообитаний Республики Бурятия // Микология и фитопатология. 2010. № 6. С. 507–515.

18. Евсеев В.В. Микромицеты лесных почв и древесно-кустарниковой растительности лесостепной зоны Курганской области // Вестник Курганского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2012. № 3. С. 24–29.

19. Шералиев А.Ш. Распространение грибов рода *Fusarium* в почвах Чаткальского горнолесного заповедника // Микробиологический журнал. 2002. № 3. С. 38–41.

20. Кураков А.В., Семенова Т.А. Видовое разнообразие микроскопических грибов в лесных экосистемах южной тайги Европейской части России // Микология и фитопатология. 2016. № 6. С. 367–378.

21. Шумилова Л.П., Павлова Л.М. Видовое разнообразие культивируемых микромицетов в буро-таёжных почвах Северо-Востока Амурской области // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54. № 2. С. 124–133.

22. Гузев В.С., Левин С.В., Звягинцев Д.Г. Реакция микробной системы почв на градиент концентрации тяжёлых металлов // Микробиология. 1985. Т. 54. № 3. С. 414–420.

References

1. Gadd G.M. Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation // Mycologia. 2007. V. 111. No. 1. P. 3–49. doi: 10.1016/j.mycres.2006.12.001

2. Velikanov L.L. Some aspects of mushroom ecology: ways of formation of the main ecological groups of fungi, their place and role in biogeocenoses // Itogi nauki i tekhniki. Botanika. Moskva: VINITI, 1980. No. 4. P. 49–105 (in Russian).

3. Dighton J. Nutrient cycling by saprotrophic fungi in terrestrial habitats // The Mycota I. Environmental and microbial relationships / Eds. C.P. Kubicek, I.S. Druzhinina. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. P. 287–300.

4. Svistova I.D., Nazarenko N.N. Ecological trend of succession in mycobiome of the old botanical garden chernozem // Theoretical and Applied Ecology. 2022. No. 3. P. 142–148 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-3-142-148

5. Shirokikh A.A., Kolupaev A.V. Fungi in bio-monitoring of terrestrial ecosystems // Theoretical and Applied Ecology. 2009. No. 3. P. 4–15 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2009-3-004-014

6. Evdokimova G.A. Soil microbiota as a factor of soil resistance to pollution // Theoretical and Applied Ecology. 2014. No. 2. P. 17–24 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2014-2-017-024

7. Gams W. Biodiversity of soil-inhabiting fungi // Biodiversity and Conservation. 2007. V. 16. P. 69–72.

8. Devyatova T.A., Alaeva L.A., Starodubtseva E.A., Udodenko Yu.G. Ecological patterns of distribution and morphological features of forest soils of the above-flood-plain-terrace type of terrain within the Voronezh Nature Reserve // Lesotekhnicheskiiy zhurnal. 2019. No. 2. P. 22–31 (in Russian). doi: 10.34220/issn.2222-7962/2019.2/3

9. Tepper E.Z., Shilnikova V.K., Pereverzeva G.I. Microbiology Workshop. Moskva: Drofa, 2004. 256 p.

10. Mirchink T.G. Soil mycology. Moskva: MGU, 1988. 220 p. (in Russian).

11. Bilay V.I., Kurbatskaya Z.A. Determinant of toxin-forming micromycetes. Kiev: Naukova dumka, 1990. 236 p. (in Russian).

12. Zvyagintsev D.G. Structure and functioning of the complex of soil microorganisms. Moskva: GEOS, 1999. P. 101–112 (in Russian).

13. Bilay V.I., Ellanskaya I.A., Kirilenko T.S. Soil micromycetes. Kiev: Naukova dumka, 1984. 264 p. (in Russian).

14. Svistova I.D., Nazarenko N.N., Koretskaya I.I. Sanitary dangerous mycelial micro-organisms in the soils of Voronezh // Gigiena i sanitariya. 2016. V. 95. No. 3. P. 247–250. doi: 10.18821/0016-9900-2016-95-3-247-250

15. David J.C. A contribution to the systematic of Cladosporium: Revision of the fungi previously referred to Heterosporium // Mycologia. 1997. V. 172. P. 1–157.

16. Aldobaeva I.I., Aleksandrova A.V. Soil-dwelling fungi of the Volga-Akhtuba floodplain // Mikologiya i fitopatologiya. 2017. V. 6. P. 319–327 (in Russian).

17. Darkhanova T.A., Aleksandrova A.V. Soil micromycetes of forest habitats of the republic of Buryatia // Mikologiya i fitopatologiya. 2010. V. 6. P. 507–515 (in Russian).

18. Evseev V.V. Micromycetes of forest soils and tree-shrub vegetation forest-steppe zone of the Kurgan Region // Vestnik Kurganskogo gosudarstvennogo universiteta. 2012. No. 3. P. 24–29 (in Russian).

19. Sheraliev A.Sh., Bukharov K., Kholmurabov Ch. Distribution of *Fusarium* fungi in the soils of the Chatkal Mountain Forest Reserve // Mikrobiologicheskiiy zhurnal. 2002. No. 3. P. 38–41 (in Russian).

20. Kurakov A.V., Semenova T.A. Species diversity of microscopic fungi in forest ecosystems of the southern taiga of the European part of Russia // Mikologiya i fitopatologiya. 2016. V. 6. P. 367–378 (in Russian).

21. Shumilova L.P., Pavlova L.M. Species diversity of cultivated micromycetes in the brown-taiga soils of the north-east of the amur region // Mikologiya i fitopatologiya. 2020. V. 54. No. 2. P. 124–133 (in Russian). doi: 10.31857/s0026364820020117

22. Guzev V.S., Levin S.V., Zvyagintsev D.G. The response of the microbial system of soil to a heavy metal concentration gradient // Mikrobiologiya. 1985. V. 54. No. 3. P. 414–420 (in Russian).