

УДК 582.28:631.466.1(571.63)

© Л. Н. Егорова, Л. Н. Щапова, Г. В. Ковалева, О. В. Полохин

**ПОЧВЕННЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ ТЕХНОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ
НА ЮГЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ**EGOROVA L. N., SHCHAPOVA L. N., KOVALEVA G. V., POLOKHIN O. V. SOIL MICROMYCETES
OF TECHNOGENIC LANDSCAPES IN THE SOUTH PRIMORSKY TERRITORYБиолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток
egorova@ibss.dvo.ru

По результатам проведенного исследования приводятся первые сведения о почвенных микромицетах молодых техногенных почв, формирующихся на отвальных породах Павловского угольного разреза. Выделен 41 вид грибов из 22 родов, в том числе 5 видов из 4 родов *Zygomycetes*, 1 вид *Eurotiomycetes*, 35 видов из 17 родов анаморфных грибов (33 вида из 15 родов *Hyphomycetes*, 2 вида из 2 родов *Coelomycetes*). Наиболее многовидовой род *Penicillium* представлен 14 видами, 17 родов микромицетов (более 75 % родового разнообразия) включают по 1 виду каждый. Виды секции *Monoverticillata* рода *Penicillium* (*P. velutinum*, *P. glabrum*, *P. thomii*, *P. decumbens*) преобладают по частоте встречаемости. Выявлено нарастание численности и таксономического разнообразия микромицетов в зависимости от временной стадии посттехногенного почвообразования.

Ключевые слова: техногенные почвы, микромицеты, анаморфные грибы, *Penicillium*.

As the result of soil mycobiota investigation, the first data on the micromycetes found in young technogenic soils of the Pavlovski coal cut are given. The total of 41 fungal species belonging to 22 genera from *Zygomycetes* (5 species from 4 genera), *Eurotiomycetes* (1 species), anamorphic fungi (33 species from 15 genera of *Hyphomycetes*, 2 species from 2 genera of *Coelomycetes*) have been isolated. The most numerous genus is *Penicillium* which includes 14 species; 17 genera (75 % of genus diversity) are represented by 1 species. Most frequently species are *Penicillium velutinum*, *P. glabrum*, *P. thomii*, *P. decumbens* (*Monoverticillata*). The number and diversity of soil mycobiota increase depending on the time stage of post-technogenic soil formation.

Key words: technogenic soils, micromycetes, anamorphic fungi, *Penicillium*.

Разработка угольных месторождений открытым способом неизбежно связана с разрушением растительного и почвенного покровов и возникновением техногенных ландшафтов в виде отвалов вскрышных пород. Формирование растительного покрова отвалов идет, как правило, на глубинных горных породах, так как потенциально плодородные грунты попадают в основание отвалов, а на их поверхность выносятся тяжелоглинистые и песчано-галечниковые породы (Костенков, Оздобихин, 2007; Полохин и др. 2011). При естественном зарастании отвалов достаточно быстро формируются молодые техногенные почвы — эмбриоземы (Андроханов и др., 2004). Наиболее качественным признаком, отличающим их от материнской породы, является развитие различных групп микроорганизмов, в том числе микромицетов, и накопление гумуса.

Изучению влияния антропогенных (в том числе техногенных) факторов на формирование структуры

сообществ почвенных микромицетов посвящен целый ряд исследований, выполненных как на территории европейской части России (Лебедева, Каневец, 1991; Кирцидели и др., 1995; Киреева, Водопьянов, Мифтахова, 2001; Марфенина, 2005; Терехова, 2007; Евдокимова и др., 2009), так и на Дальнем Востоке (Жилин, Егорова, Куимова, 2004; Егорова, Ковалева, 2011; Шумилова, 2012). На юге Приморского края (Павловское угольное месторождение) было проведено микробиологическое исследование эмбриозем, формирующихся на отвалах разного возраста при их естественном зарастании (Пуртова, Щапова, Комачкова, 2010). Структура комплексов и таксономическое разнообразие микромицетов, участвующих в формировании молодых техногенных почв, оставались неисследованными, что и послужило целью данной работы.

Таблица 1

Таксономическая структура биоты почвенных микромицетов
в техногенных ландшафтах открытой угледобычи
(по системе: Kirk et al., 2008)

Класс, Порядок	Семейство	Род	Количество видов
<i>Zygomycetes</i>			
<i>Mortierellales</i>	<i>Mortierellaceae</i>	<i>Mortierella</i>	1
<i>Mucorales</i>	<i>Mucoraceae</i>	<i>Absidia</i>	1
		<i>Mucor</i>	2
	<i>Umbelopsidaceae</i>	<i>Umbelopsis</i>	1
<i>Eurotiomycetes</i>			
<i>Eurotiales</i>	<i>Trichocomaceae</i>	<i>Emericella</i>	1
Анаморфные грибы			
<i>Hyphomycetes</i>		<i>Acremonium</i>	3
		<i>Aspergillus</i>	3
		<i>Aureobasidium</i>	1
		<i>Botrytis</i>	1
		<i>Cladosporium</i>	1
		<i>Fusarium</i>	1
		<i>Geomyces</i>	1
		<i>Geotrichum</i>	1
		<i>Humicola</i>	1
		<i>Myrothecium</i>	1
		<i>Oidiodendron</i>	2
		<i>Paecilomyces</i>	1
		<i>Penicillium</i>	14
		<i>Scopulariopsis</i>	1
		<i>Trichoderma</i>	1
<i>Coelomycetes</i>		<i>Coniothyrium</i>	1
		<i>Phoma</i>	1
		Всего видов:	41

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили почвенные образцы, отобранные в летний период 2008 г. на отвалах Павловского угольного разреза с различной временной посттехногенной стадией — 2, 8, 13, 18 лет после их отсыпки. Павловское месторождение угля находится в Михайловском р-не Приморского края (пос. Новошахтинский), в 30 км севернее г. Уссурийска, состоит из действующих и законсервированных разрезов. Исследуемые молодые техногенные почвы представлены инициальным, органо-аккумулятивным, дерновым и гумусово-аккумулятивным типами эмбриоземов.

Для выделения грибов использовался общепринятый метод серийных разведений с последующим высевом почвенной суспензии на среду Чапека и сусло-агар (Методы., 1982). Анализ структуры выделенных сообществ почвенных микромицетов проводился на основании показателей частоты встречаемости и обилия видов (Мирчинк, 1988).

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что численность микромицетов в отвалах двухлетнего возраста, на которых идет формирование инициальных эмбриоземов,

крайне низкая и не превышает 2—5.7 тыс. КОЕ/г почвы в верхних горизонтах. Растительность отвалов скудная: произрастают отдельные экземпляры злаков (*Phleum pratense*) и полыни (*Artemisia argyi*).

Органо-аккумулятивные эмбриоземы, формирующиеся на отвалах 8-летнего возраста, характеризуются низким содержанием гумуса (в пределах 0.63%), а также появлением на поверхности отвалов клевера (*Trifolium hybridum*), осота (*Sonchus arvensis*), бодяка (*Cirsium setosum*) и хвоща (*Equisetum arvense*) с явным доминированием в фитоценозе полыни и клевера. Микроскопические грибы составляют уже 0.5% от всей суммы микроорганизмов и исчисляются более чем 100 000 КОЕ/г.

В дерновом эмбриоземе, сформированном на отвалах 13-летнего возраста, отмечено увеличение количества гумуса до 1.1%. В составе растительной группировки преобладают представители семейства бобовых (*Kummerowia striata*, *Melilotus suaveolens*, *Trifolium hybridum*) и злаки (*Calamagrostis epigeios*). Содержание микромицетов достаточно высокое (23.5—52 000 КОЕ/г).

На песчано-галечниковых отвалах 18-летнего возраста с развитым травянистым покровом формируются гумусово-аккумулятивные эмбриоземы, в которых содержание гумуса составляет 7.98%, а числен-

Таблица 2

Распределение видов грибов в почвах отвалов разного возраста посттехногенного развития

Таксоны	2-летний отвал	8-летний отвал	13-летний отвал	18-летний отвал
<i>Absidia caerulea</i> Bainier	—	—	—	+
<i>Acremonium roseogriseum</i> (S. B. Saksena) W. Gams	—	—	+	+
<i>A. rutilum</i> W. Gams	—	—	+	—
<i>A. strictum</i> W. Gams	—	—	+	—
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fresen.	+	+	+	+
<i>A. niger</i> var. <i>niger</i> Tiegh.	+	—	—	—
<i>A. ochraceus</i> G. Wilh.	+	+	—	—
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) G. Arnaud	—	—	—	+
<i>Botrytis bifurcata</i> J. H. Mill., Giddens et A. A. Foster	—	—	—	+
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G. A. de Vries	—	—	—	+
<i>Coniothyrium fuckelii</i> Sacc.	+	+	+	+
<i>Emericella nidulans</i> (Eidam) Vuill.	—	—	+	—
<i>Fusarium oxysporum</i> Schldl.	—	—	+	—
<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler et J. W. Carmich.	—	—	—	+
<i>Geotrichum candidum</i> Link	—	+	—	+
<i>Humicola grisea</i> var. <i>grisea</i> Traaen	—	+	+	+
<i>Mortierella stylospora</i> Dixon-Stew.	—	+	+	—
<i>Mucor circinelloides</i> f. <i>circinelloides</i> Tiegh.	—	+	—	+
<i>M. piriformis</i> A. Fisch.	—	+	—	—
<i>Myrothecium verrucaria</i> (Alb. et Schwein.) Ditmar	—	—	—	+
<i>Oidiodendron flavum</i> Svlv.	+	+	—	—
<i>O. tenuissimum</i> (Peck) S. Hughes	+	+	+	+
<i>Paecilomyces variotii</i> Bainier	—	—	+	—
<i>Penicillium atramentosum</i> Thom	+	—	—	+
<i>P. aurantiogriseum</i> Dierckx	+	+	+	+
<i>P. canescens</i> Sopp	—	+	+	—
<i>P. chrysogenum</i> Thom	—	+	—	+
<i>P. decumbens</i> Thom	+	+	—	+
<i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling	+	+	+	+
<i>P. janczewskii</i> K. M. Zalessky	+	+	+	+
<i>P. purpurogenum</i> Stoll	+	+	+	+
<i>P. thomii</i> Maire	+	+	+	+
<i>P. turbatum</i> Westling	+	+	—	—
<i>P. variabile</i> Sopp	—	—	+	+
<i>P. velutinum</i> J. F. H. Beyma	+	+	+	+
<i>P. vinaceum</i> J. C. Gilman et E. V. Abbott	—	+	+	—
<i>P. waksmanii</i> K. M. Zalessky	+	+	+	+
<i>Phoma humicola</i> J. C. Gilman et E. V. Abbott	—	+	—	—
<i>Scopulariopsis brevicaulis</i> (Sacc.) Bainier	—	—	+	—
<i>Trichoderma viride</i> Pers.	—	+	+	+
<i>Umbelopsis isabellina</i> (Oudem.) W. Gams	—	+	+	+

ность микроскопических грибов увеличивается до 86.5 000 КОЕ/г в верхнем горизонте почвы.

Всего за период исследования из отобранных почвенных образцов выделен 41 вид грибов из 22 родов (табл. 1). Таксономическая структура выявленной микобиоты представлена отделами *Zygomycota* (5 видов из 4 родов, 3 семейств и 2 порядков класса *Zygomycetes*) и *Ascomycota* (1 вид класса *Eurotiomycetes*), а также группой анаморфных грибов, включающих представителей классов *Hyphomycetes* — 33 вида из 15 родов и *Coelomycetes* — 2 вида из 2 родов. Наиболее многовидовой род *Penicillium* представлен 14 видами, 2 рода — *Acremonium* и *Aspergillus* включают в себя по 3 вида,

еще 2 — *Mucor* и *Oidiodendron* содержат по 2 вида. Остальные 17 родов представлены 1 видом каждый, что составляет более 75 % родового разнообразия выявленной микобиоты.

Из 5 представителей класса *Zygomycetes*, обнаруженных в почвах техногенных ландшафтов, к числу широко распространенных и довольно часто встречающихся на Дальнем Востоке видов относятся *Absidia caerulea*, *Mucor circinelloides* f. *circinelloides*, *Umbelopsis isabellina*, остальные — *Mortierella stylospora* и *Mucor piriformis* характерны для почв хвойно-широколиственных лесов южного Приморья (Егорова, 2009). В инициальных эмбриоземах, формирующихся на от-

валах двухлетнего возраста, зигомицеты отсутствуют полностью, а наибольшее их разнообразие отмечено в отвалах 8-летнего возраста (табл. 2). Представитель рода *Absidia* — *A. caerulea* — обнаружен лишь в отвалах 18-летнего возраста.

Отдел *Ascomycota* представлен в исследованных техногенных ландшафтах единственным видом — *Emericella nidulans*, который был обнаружен в виде единичных изолятов в дерновом эмбриоземе, сформированном на отвалах 13-летнего возраста. Этот вид относится к числу широко распространенных в регионе, но встречается чаще в виде анаморфы — *Aspergillus nidulans* var. *nidulans* (Егорова, 2003).

Анаморфные грибы характеризуются наибольшим родовым и видовым разнообразием и включают в себя самый многовидовой род выявленной микофиты — *Penicillium*, представленный 6 видами секции *Monoverticillata* (подрод *Aspergilloides* по: Domsch et al., 2007), 2 — секции *Biverticillata-Symmetrica* (подрод *Biverticillium*), 6 — *Asymmetrica*, 3 из которых относятся к подсекции *Divaricata* (подрод *Furcatum*), 2 — *Velutina* и 1 — *Fasciculata* (подрод *Penicillium*).

Как показал анализ распространения анаморфных грибов в исследованных техногенных почвах, только 10 видов являются для них общими — это *Aspergillus fumigatus*, *Oidiodendron tenuissimum*, *Coniothyrium fuckelii*, *Penicillium aurantiogriseum* (*Fasciculata*), *P. janczewskii* (*Divaricata*), *P. purpurogenum* (*Biverticillata*), *P. glabrum*, *P. thomii*, *P. waksmanii*, *P. velutinum* (*Monoverticillata*). Все перечисленные виды, за исключением последнего, относятся к числу широко распространенных и часто встречающихся в почвах Дальнего Востока (Егорова, 1986). Вид *P. velutinum* при достаточно ограниченном (юг региона) распространении характеризуется обычно и редкой встречаемостью. Исключение составляют аллювиальные серогумусовые почвы окрестностей г. Благовещенска (Амурская обл.), где *P. velutinum* является одним из доминирующих по частоте встречаемости видов (Шумилова, 2012).

В исследованных нами эмбриоземах *P. velutinum* также относится к числу доминантов (частота встречаемости более 60%) в отвалах ранних стадий посттехногенного развития (от 2 до 8 лет после их отсыпки). В отвалах 13—18-летнего возраста этот вид относится к числу типичных частей видов (частота встречаемости 30—60%), а в роли доминанта выступает вид *P. purpurogenum*.

Микромицеты родов *Aspergillus* (*A. fumigatus*, *A. ochraceus*, *A. niger* var. *niger*) и *Oidiodendron* (*O. flavum*, *O. tenuissimum*) также чаще встречаются в отвалах ранних стадий посттехногенного развития, а представители родов *Aureobasidium* (*A. pullulans*), *Botrytis* (*B. bifurcata*), *Geomyces* (*G. pannorum*), *Cladosporium* (*C. cladosporioides*), *Myrothecium* (*M. verrucaria*) — в отвалах 18-летнего возраста. Микромицеты рода *Acremonium* — *A. rutilum*, *A. strictum*, *A. roseogriseum*, а также *Fusarium oxysporum*, *Scopulariopsis brevicaulis*, *Paecilomyces variotii* отмечены, в основном, в дерновых эмбриоземах, сформированных на отвалах 13-летнего возраста.

Проведенные исследования показали, что на начальной стадии формирования молодых техногенных почв в отвалах двухлетнего возраста таксономическое разнообразие микромицетов ограничено только анаморфными грибами, представленными 16 видами из 4 родов: *Penicillium* (10 видов), *Aspergillus* (3 вида), *Oidiodendron* (2), *Coniothyrium* (1). Присутствует также темноцветный стерильный мицелий. Грибы рода *Penicillium* составляют 62.5% выявленного видового разнообразия и включают в себя в основном представитель секции *Monoverticillata* (подрод *Aspergilloides*). Доминирует по частоте встречаемости принадлежащий к этой секции вид *P. velutinum*, к типичным частым видам относятся: *P. glabrum*, *P. decumbens*, *Oidiodendron tenuissimum*, *Aspergillus fumigatus*; к типичным редким — *P. thomii*, *P. turbatum*, *P. waksmanii*, *Aspergillus ochraceus*, *A. niger* var. *niger*, *Coniothyrium fuckelii*, *O. flavum*; к случайным (частота встречаемости менее 10%) — *P. atramentosum*, *P. aurantiogriseum*, *P. janczewskii*, *P. purpurogenum*.

Таксономический состав микромицетов, выделенных из отвалов 8-летнего возраста, включает 25 видов из 11 родов, в том числе 4 вида из 3 родов *Zygomycetes* и 21 вид из 8 родов анаморфных грибов. Род *Penicillium* представлен 12 видами, что составляет 48% выявленного видового разнообразия, более половины из них принадлежат секции *Monoverticillata*. Доминирует по частоте встречаемости *P. velutinum*. К типичным частым видам относятся: *P. thomii*, *P. janczewskii*, *P. waksmanii*, *Aspergillus ochraceus*, *Mucor circinelloides* f. *circinelloides*, *Oidiodendron flavum*, *O. tenuissimum*, *Trichoderma viride*, *Umbelopsis isabellina*, к типичным редким — *P. vinaceum*, *P. glabrum*, *P. aurantiogriseum*, *P. canescens*, *P. decumbens*, *Aspergillus fumigatus*, *Coniothyrium fuckelii*, *Humicola grisea* var. *grisea*, *Phoma humicola*, к случайным — *P. chrysogenum*, *P. purpurogenum*, *P. turbatum*, *P. atramentosum*, *Geotrichum candidum*, *Mortierella stylospora*, *Mucor piriformis*.

Из дерновых эмбриоземов, сформированных на отвалах 13-летнего возраста, выделено 24 вида из 13 родов, в том числе 2 вида из 2 родов *Zygomycetes*, 1 вид *Eurotiomycetes* и 21 вид из 10 родов анаморфных грибов. Род *Penicillium* представлен 10 видами, что составляет около 42% выявленного видового разнообразия, половина из них относится к секции *Monoverticillata*. Доминирует по частоте встречаемости представитель секции *Biverticillata* — *P. purpurogenum*. К типичным частым видам относятся: *P. velutinum*, *P. vinaceum*, *P. thomii*, *Acremonium strictum*, *Oidiodendron tenuissimum*, *Trichoderma viride*, *Umbelopsis isabellina*, к типичным редким — *P. aurantiogriseum*, *P. glabrum*, *P. janczewskii*, *P. waksmanii*, *Acremonium roseogriseum*, *A. rutilum*, *Aspergillus fumigatus*, *Coniothyrium fuckelii*, *Humicola grisea* var. *grisea*, к случайным — *P. canescens*, *P. variabile*, *Paecilomyces variotii*, *Emericella nidulans*, *Fusarium oxysporum*, *Mortierella stylospora*, *Scopulariopsis brevicaulis*.

Таксономический состав микромицетов, выделенных из отвалов 18-летнего возраста, включает в себя 26 видов из 16 родов, в том числе 3 вида из 3 родов *Zygomycetes* и 23 вида из 13 родов анаморфных грибов.

Род *Penicillium* представлен 10 видами, что составляет около 38 % выявленного видового разнообразия, половина из них принадлежит к секции *Monoverticillata*. Доминирует по частоте встречаемости *P. purpurogenum*. К типичным частым видам относятся: *P. aurantiogriseum*, *P. chrysogenum*, *P. velutinum*, *Aspergillus fumigatus*, *Cladosporium cladosporioides*, *Geomyces pannorum*, *Mucor circinelloides* f. *circinelloides*, к типичным редким — *P. glabrum*, *P. janczewskii*, *P. waksmanii*, *P. thomii*, *Absidia caerulea*, *Aureobasidium pullulans*, *Coniothyrium fuckelii*, *O. tenuissimum*, *Trichoderma viride*, *Umbelopsis isabellina*, к случайным — *P. decumbens*, *P. variabile*, *Acremonium roseogriseum*, *Botrytis bifurcata*, *Geotrichum candidum*, *Humicola grisea* var. *grisea*, *Myrothecium verrucaria*.

Таким образом, наиболее характерными чертами сообщества микромицетов, выделенного из исследованных техногенных почв являются: 1) довольно высокое родовое разнообразие анаморфных грибов при малой видовой насыщенности родов, 2) преобладание по числу видов и частоте встречаемости представителей секции *Monoverticillata* рода *Penicillium* на ранних стадиях формирования молодых техногенных почв, 3) постепенное нарастание численности и таксономического разнообразия микромицетов по мере увеличения возраста промышленных отвалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроханов В. А., Куляпина Е. Д., Курачев В. М. Почвы техногенных ландшафтов: генезис и эволюция. Новосибирск: Наука, 2004. 151 с.
- Евдокимова Г. А., Корнейкова М. В., Лебедева Е. В., Калмыкова В. В. Микромицеты в песках и песчаных почвах природного и техногенного генезиса // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43, вып. 2. С. 84—92.
- Егорова Л. Н. Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 192 с.
- Егорова Л. Н. Почвообитающие аскомицеты российского Дальнего Востока // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 2. С. 13—21.
- Егорова Л. Н. Почвообитающие зигомицеты (Zygomycetes: Mucorales, Mortierellales) хвойных лесов российского Дальнего Востока // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43, вып. 4. С. 292—298.
- Егорова Л. Н., Ковалева Г. В. Структура сообществ микромицетов в естественных и антропогенно нарушенных бурых лесных почвах полуострова Муравьева-Амурского (Южное Приморье) // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45, вып. 2. С. 125—133.
- Жилин О. В., Егорова Л. Н., Куимова Н. Г. Микромицеты рудных и россыпных месторождений золота в Амурской области // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 2. С. 34—39.
- Киреева Н. А., Водопьянов В. В., Мифтахова А. М. Биологическая активность нефтезагрязненных почв. Уфа: Гилем, 2001. 376 с.
- Кирцидели И. Ю., Воробьева Н. И., Терешенкова О. М. Влияние промышленного загрязнения на сообщества почвенных микромицетов лесотундры полуострова Таймыр // Микология и фитопатология. 1995. Т. 29, вып. 4. С. 12—19.
- Костенков Н. М., Ознобихин В. И. Биологическая рекультивация пород угольных отвалов. Владивосток: Дальнаука, 2007. 99 с.
- Лебедева Е. В., Каневец Т. В. Микромицеты почв, подверженных влиянию горно-металлургического комбината // Микология и фитопатология. 1991. Т. 25, вып. 2. С. 111—116.
- Марфешина О. Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.
- Методы экспериментальной микологии. Справочник / Под ред. И. А. Дудка и др. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
- Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М.: МГУ, 1988. 220 с.
- Полохин О. В., Пуртова Л. Н., Сибирина Л. А., Клышевская С. В. Сингенетичность почв и растительности техногенных ландшафтов юга Приморья // Естественные и технические науки. 2011. № 5. С. 164—166.
- Пуртова Л. Н., Шапова Л. Н., Комачкова И. В. Продуктивность растительности и процессы гумусоаккумуляции в почвах техногенных ландшафтов юга Приморья // Вестн. ДВО РАН. 2010. № 4. С. 62—68.
- Терехова В. А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука, 2007. 215 с.
- Шумилова Л. П. Оценка экологического состояния почв и воздушной среды г. Благовещенска: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2012. 20 с.
- Domsch K. H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of soil fungi. Eching: IHW-Verlag, 2007. 672 p.
- Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. Ainsworth et Bisby's Dictionary of the fungi. Wallingford: CABI, 2008. 771 p.

Поступила 8 VI 2012