

УДК 630\*182

*Н. Н. Гаврицкова, Т. Х. Гордеева*

## **БИОИНДИКАЦИОННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ МИКОБИОТЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЗОНАХ РЕКРЕАЦИИ**

*Рассмотрен вопрос о возможности использования микобиоты в качестве индикаторов антропогенной трансформации фитоценозов. Приведена структура и видовое разнообразие макромицетов и почвенных микромицетов в лесопарках г. Йошкар-Ола с выделением экологических групп.*

**Введение.** Рекреационные воздействия вызывают глубокие изменения исходного состояния лесных сообществ, включая все компоненты: они приводят к изменениям видового состава избытка травяного и мохового покровов, а иногда и к полному уничтожению некоторых видов, изреживанию подлеска, уменьшению мощности лесной подстилки (нарушению стратификации, частичному или полному ее уничтожению), а также к уплотнению верхнего горизонта почвы и изменению ее физических и химических свойств. Таким образом, основная тяжесть рекреационных нагрузок, в частности вытаптывание, приходится на нижние ярусы сообществ и верхний, корнеобитаемый слой почвы, что приводит к нарушениям аэрации в нем и обнажению поверхностной корневой системы деревьев. В связи с этим изменяется пространственная структура и видовое разнообразие микобиоты [1, 2].

Сообщество грибов является одним из главных функциональных и структурных компонентов лесных экосистем и в целом биологических систем. В лесных биогеоценозах группировки грибов выполняют разнообразные функции, занимают различные трофо-топические уровни, их видовой состав отличается огромным многообразием, их взаимоотношения с высшими растениями и вообще с биологическими объектами изучены еще далеко не полно, что и определяет широкий круг исследований по биологии, экологии грибных консорциев и в целом микоценозов. Невозможно в полной мере ответить на волнующие человечество вопросы, касающиеся оптимизации биоразнообразия и строения биоты, накопления и утилизации биомассы, циклов углерода и воды и других все более обостряющихся проблем, без изучения грибных ценозов, их строения и состава, консортивных взаимоотношений в экосистемах, без правильного определения того места и значения, которое они занимают в растительных сообществах как деструктивный и формирующий элемент биогеоценоза [3, 4]. Грибы – как макромицеты, так и микромицеты – играют важную роль в жизни лесных биогеоценозов, являясь гетеротрофным компонентом, тесно связанным с автотрофными растениями. Данные о видовом составе грибов, экологических группах и их распределении крайне необходимы для понимания сложных взаимоотношений между компонентами биоценозов.

**Целью** работы является изучение особенностей структурной и экологической организации микобиоты в рекреационных лесах (на примере лесопарков г. Йошкар-Ола).

**Задачи** исследования: 1) изучить видовое разнообразие макро- и микромицетов с выделением экологических групп; 2) выявить тенденцию изменения в структурной организации микобиоты в условиях рекреации.

**Методика исследования.** Микобиота в лесопарках изучалась в 2005 – 2006 гг. на пробных площадях (10 x 10 м) и маршрутных ходах. Описание объектов исследования

приведено ранее [5]. Определение макромицетов проводили по базидиомам в полевых и камеральных условиях, пользуясь определителями [6, 7]. Экологические группы грибов выделяли по Бондарцеву и Частухиной [6]. Одновременно отбирали почвенные образцы из органо-минерального слоя 0–20 см для микологического анализа. Численность и видовой состав макромицетов определяли на среде Чапека со стрептомицином. Структуру комплекса микроскопических грибов характеризовали по показателям обилия и частоты встречаемости [8]. Общую микробную биомассу определяли методом регидратации [9]. Идентификацию макромицетов проводили с использованием стандартных определителей [10–12].

**Интерпретация результатов.** По данным учетов на пробных площадях и маршрутных ходах было выявлено 83 вида грибов-макромицетов, обитающих на различных органических субстратах (табл.1). По способу питания все изученные грибы рассматривались в составе экологических групп (табл. 2).

Таблица 1

## Результаты учетов грибов-макромицетов на пробных площадях

№ пр.пл.	Квартал /выдел	Состав	ГЛУ	Полнота	Бонитет	Возраст, лет	Количество видов макромицетов, шт.	
							Почвенных и подстилочных	Ксилотрофных
Сосновая роща								
1	8 /12	7С2Б1Ос	С2	0,9	Іб	55	9	3
2	8 /25	7Д1Ос1Б1В	Д2	0,9	І	55	1	4
3	8 /13	9С1Ос	С2	0,9	Іб	65	5	4
4	8 /15-16	4Ос2Б2С1Д1	С2	0,7	Іа	45	7	5
		Е 4Ос2Б2С2Лп	С2	0,7	І	45		
5	11 /6	5Д2В2Лп1Ос	Д2	0,6	ІІІ	Д-135 В-115 Лп-55	3	5
6	8 /2-7	7Лп2С1Б	С2	0,7	Іа	53	3	5
		6Лп3С1Б	С2	0,8	Іа	54		
7	8 /4	9С1Е	С2	0,9	Іб	56	6	6
8	8 /10	7Б1Лп1С1Ос	С2	0,7	Іа	45	5	3
9	8 /11	4С3Б2Ос1Е	С2	0,8	Іб	49	5	4
10	8/3	4Д2Б3С1Лп	Д2	0,3	І	45	6	1
Дубовая роща								
1	2/29	10Лп	С2	0,9	Іа	45	12	1
2	2/36	10Лп	С2	0,9	Іа	47	10	7
3	2/24	10Т	Д2	0,8	Іа	55	5	7
4	2/17	8Ос1Д1П	Д2	0,8	І	50	5	7
5	1/16	160Т	Д2	0,8	І	55	6	4
6	1/22	4Д3Лп2П1Ос	Д2	0,4	ІІІ	Д-145 Лп-125 П-105 Ос-60	9	4

Для лесных биоценозов важна и необходима деятельность разных экологических групп грибов.

Микоризообразователи (симбиотрофы) – наиболее чувствительная группа к воздействию антропогенного фактора. Большинство выявленных микоризных макромицетов

относились к семействам *Tricholomataceae* и *Russulaceae*. Из семейства *Boletaceae* были отмечены четыре представителя, и лишь один относился к семейству *Amanitaceae*. К часто встречающимся видам из этой группы относится *Russula vesca*. Во всех исследованных ситуациях отмечалось очень бедное видовое разнообразие симбиотрофов, что указывает на антропогенный прессинг в лесопарках.

Таблица 2

**Распределение выявленных видов макромицетов по экологическим группам**

Ксилотрофы			Микоризные	Подстилочные	Копротрофы и гумусовые
Сапротрофы	Факультативные паразиты	Факультативные сапротрофы			
Всего выявлено видов					
12	16	9	17	19	10
В Дубовой роще					
9	9	5	8	11	3
В Сосновой роще					
10	13	8	11	13	10

Подстилочные грибы играют существенную роль в процессе гумификации и минерализации растительного опада. Количество подстилочных макромицетов имеет прямую связь с образованием элементов питания для автотрофов. Все выявленные подстилочные макромицеты были представителями семейства *Tricholomataceae* и *Hygrophoraceae*, кроме *Psilocybe semilanceata*, который относится к семейству *Strophariaceae*.

Видовое разнообразие подстилочных сапротрофов было несколько выше микоризообразователей (2–6 видов), кроме ситуаций, где в составе преобладал дуб (2 и 5 пр. пл. в Сосновой роще), где вся подстилка состояла исключительно из дубового опада. К часто встречающимся видам этой группы можно отнести *Mycena pura*, *M. alcalina*, *M. galericulata*, *Marasmius scorodonius*, *Collybia dryophila*. Это виды, способные разрушать как лигнин, так и клетчатку, играют существенную роль в разложении лесного опада.

Доля гумусовых сапротрофов и копротрофов обычно связана с появлением нарушенных участков, занятых луговой и рудеральной растительностью. Все встреченные виды грибов-макромицетов из этой группы присутствовали в Сосновой роще и относились к родам *Coprinus*, *Auriscalpium*, *Ramaria* и *Lycoperdon* (базидиомицеты) и только один вид – *Aleuria aurantia* – из отдела сумчатых грибов. К доминирующим видам в этой экологической группе относится *Laccaria laccata* и грибы, которые довольно часто встречаются не только на почве, но и на древесном детрите – *Pluteus atricapillus* и *Suillus striatus*. Определение общей микробной биомассы методом регидратации показало, что наибольшая микробная биомасса сапротрофов отмечалась в дубово-вязовой и дубово-пихтовой парцеллах (рис. 1). Наименьшая численность и активность отмечалась в сосновых и лиственничных насаждениях.

Ключевым моментом в функционировании лесных экосистем в пространстве и времени является участие организмов-редуцентов, способствующих отпаду старых деревьев и осуществляющих деструкцию отмершей древесины. В этих процессах определенное значение имеют организмы-гетеротрофы из разных царств и классов, однако ведущая роль принадлежит дереворазрушающим грибам, которые развиваются на древесине, находящейся на различных стадиях разложения – от свежего отпада до почти гумифицированных остатков.

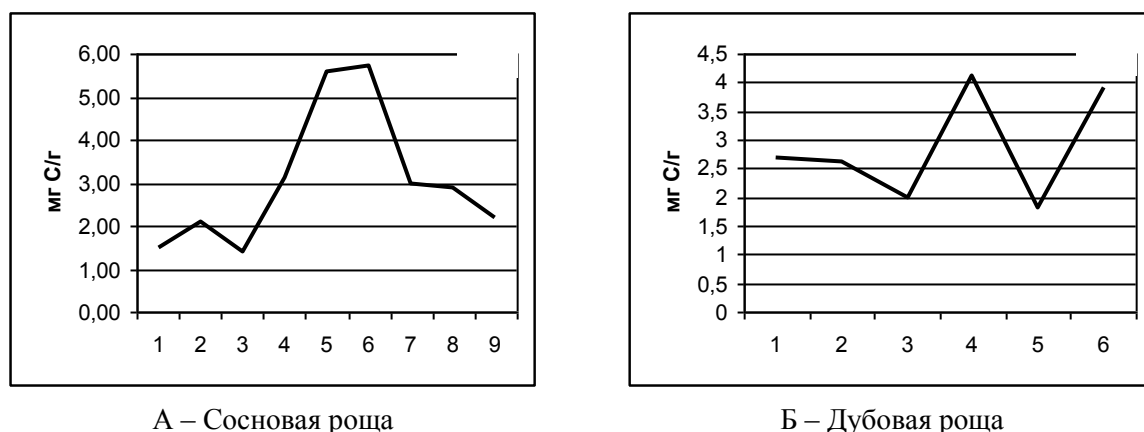


Рис. 1. Микробная биомасса сапротрофов

Ксилотрофные грибы в лесных фитоценозах выполняют двойственную функцию. Среди ксилотрофов есть группа грибов, поражающих живые деревья, вызывая гнили и этим ослабляя их. Другая группа ксилотрофных грибов разлагает сухостой, валеж и опад, вызывая ксилолиз образовавшейся в биоценозе мортмассы. Они могут быть использованы в качестве индикаторов антропогенной трансформации лесов [5, 13, 14].

Грибы-биотрофы осуществляют биологический контроль за другими организмами, в частности за древесными растениями, участвуют в изменении структур фитоценозов, то есть в формировании возрастной, вертикальной и горизонтальной структур биоценозов; грибы-сапротрофы – в подготовке субстрата для питания автотрофов, разложения его до грубого гумуса, способствуют появлению естественного возобновления новых поколений леса. Одним из положительных качеств сапротрофов является их антагонизм ко многим видам грибов, обладающих высокими патогенными свойствами. В этом заключается формирующая функция ксилотрофных грибов.

Из 37 видов выявленных ксилотрофных макромицетов 12 относятся к сапротрофам, которые активно участвуют в разложении мортмассы и тем самым служат агентами, осуществляющими биологический круговорот. 80% из встреченных ксилотрофных грибов относились к группе афиллофоровых, среди которых были представители различных родов: *Stereum*, *Fomitopsis*, *Poria*, *Fomes*, *Phellinus*, *Polyporus* и др. Среди фитофильных грибов-патогенов абсолютное доминирование составляли факультативные паразиты: *Stereum hirsutum*, *S. Purpureum*, *Fomitopsis pinicola* и другие виды, которые обычно развиваются в отмерших тканях растений и только в определенных условиях могут переходить к паразитическому образу жизни. Из факультативных сапротрофов на сырораствующих стволах были отмечены в основном виды из рода *Phellinus*: на сосне – *Phellinus pini*, на дубе – *P. Robustus*, на осине – *P. Tremulae*. К наиболее патогенным видам принадлежит *Inonotus dryophilus*, поражающий только живые деревья дуба и относящийся в наших исследованиях к редко встречающимся видам. Распределение грибов-макромицетов на различных древесных субстратах имело следующий вид (табл.3). Наибольшая частота встречаемости среди ксилотрофных макромицетов была у видов, которые можно отнести к антропофильным и антрополептантным: *Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor*, *Fomitopsis pinicola*, *Bjerkandera adusta*,

которые проявляют максимальную биотическую активность в рудеральных местообитаниях.

Таблица 3

## Приуроченность макромицетов к различным состояниям субстрата

№ экологической ниши	Тип субстрата	Виды грибов
1	Живое дерево	<i>Phellinus tremulae</i> , <i>Phellinus pini</i> , <i>Phellinus robustus</i> , <i>Armillaria mellea</i> , <i>Polyporus squamosus</i> , <i>Oxyporus populinus</i> , <i>Laetiporus sulphureus</i> , <i>Pleurotus dryinus</i> , <i>Inonotus obliquus</i> , <i>Fomitopsis pinicola</i> , <i>Inonotus dryophilus</i> .
2	Сухостой текущего года	<i>Fomitopsis pinicola</i> , <i>Fomes fomentarius</i> , <i>Ganoderma applanatum</i> , <i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Stereum hirsutum</i> , <i>Stereum frustulosum</i> , <i>Daedaleopsis confragosa</i> , <i>Trichaptium biforme</i> , <i>Trametes hirsuta</i> , <i>Stereum sanguinolentum</i> , <i>Pholiota aurivella</i> .
3	Старый сухостой	<i>Fomes fomentarius</i> , <i>Ganoderma applanatum</i> , <i>Trametes versicolor</i> , <i>Fomitopsis pinicola</i> , <i>Stereum hirsutum</i> , <i>Daedaleopsis confragosa</i> , <i>Auricularia mesenterica</i> .
4	Свежий валеж	<i>Fomitopsis pinicola</i> , <i>Fomes fomentarius</i> и <i>Stereum hirsutum</i> , <i>Schizophyllum commune</i> , <i>Stereum rufum</i> , <i>Cortizium lacteum</i> , <i>Рыснопорус синабаринус</i> , <i>Fuligo septica</i> , <i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Trichaptium biforme</i> , <i>Ganoderma applanatum</i> , <i>Trametes versicolor</i> , <i>Auricularia mesenterica</i> .
5	Старый валеж	<i>Fomitopsis pinicola</i> , <i>Fomes fomentarius</i> и <i>Stereum hirsutum</i> , <i>Mycena alcalina</i> , <i>Tyromyces semipileatus</i> , <i>Aleurodiscus amorphus</i> , <i>Lycoperdon pyriforme</i> .
6	Пни	<i>Phaeolus Schweinitzii</i> , <i>Fomitopsis pinicola</i> , <i>Flammulina velutipes</i> , <i>Fomes fomentarius</i> , <i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Stereum hirsutum</i> , <i>Schizophyllum commune</i> , <i>Hipholoma fasciculare</i> , <i>H. sublateritium</i> , <i>Trichaptium biforme</i> , <i>Ganoderma applanatum</i> , <i>Hymenochaete cinnamomea</i> , <i>Pluteus cervinus</i> , <i>Trametes versicolor</i> , <i>Fuligo septica</i> , <i>Lucoperdon pyriforme</i> .

Чем выше видовое разнообразие и биотическая активность синантропных видов грибов, тем сильнее антропогенная трансформация грибных сообществ. Одним из последствий антропогенной трансформации экосистем является унификация микобиоты – снижение ее видового богатства, что приведет к снижению стабильности и активности микогенных процессов и отразится на состоянии фитоценозов.

При сборах учитывали не только грибы, растущие на живых, сухостойных или валежных деревьях, а также детрите разной степени разложения, но и почвенные микромицеты, завершающие деструкцию органических веществ в почве. Из исследованных почв выделено и идентифицировано 49 видов микромицетов, относящихся к отделам *Zygomycota*-4, *Ascomycota*-1, *Deuteromycota*-44, а также темно- и светлоокрашенный стерильный мицелий. В основном преобладали *Hyphomycetes* (*Moniliales*-40 видов, *Dematiaceae*-4). По видовому разнообразию в комплексе почвенных грибов преобладали представители рода *Penicillium* (33%). Всего выделено 16 видов этого рода: секция *Monoverticillata*-3, *Asymmetrica*-11, *Biverticillata*-2. По частоте встречаемости среди видов, относящихся к роду *Penicillium*, доминировали предста-

вители секции *Asymmetrica*. Представители рода *Penicillium* выявлены во всех почвах и ценозах с общим обилием от 16,5% в тополниках до 57,7% в дубняке пихтовом (рис. 1 – 3).

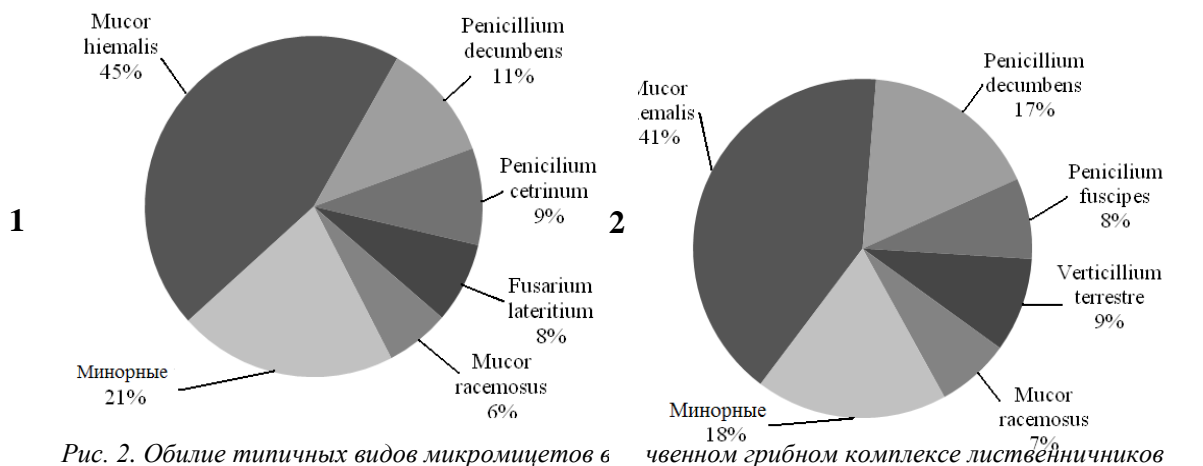


Рис. 2. Обилие типичных видов микромицетов в почвенном грибном комплексе лиственничников

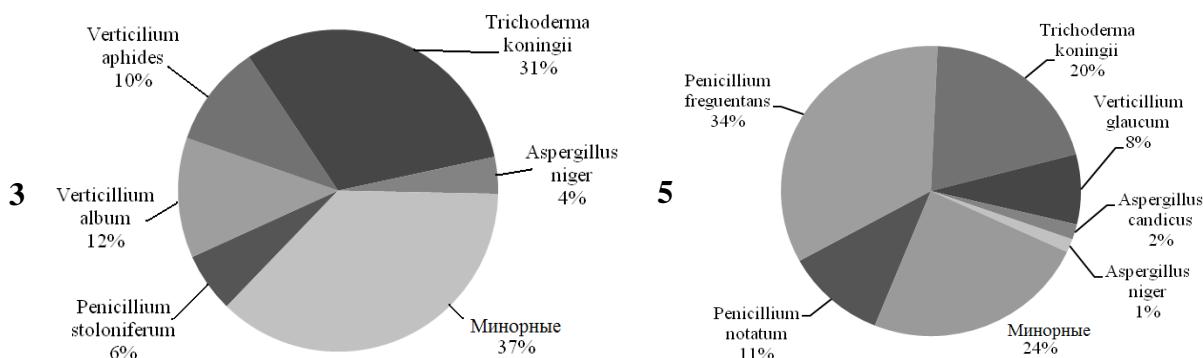


Рис.3. Обилие типичных видов микромицетов в почвенном грибном комплексе тополников

Однако численность микромицетов данной группы была несколько ниже, чем в почвах лесных экосистем. Отмечается достаточно большое разнообразие фузариев. Виды рода *Fusarium Link* встречаются в лесных почвах значительно реже, чем в луговых и окультуренных. В наших исследованиях их участие в микобиоте почв достаточно высокое – 18,4%, что обусловлено развитием травянистой луговой растительности.

Важным фактором ограничения фузариев являются пенициллы. В почве под пологом леса эту функцию выполняют также микоризные грибы и сапротрофы. Снижение численности микоризных грибов и сапротрофов также обусловило увеличение доли фузариев в почвах лесопарков.

Достаточно слабо представлены темноокрашенные гифомицеты, большинство которых относятся к целлюлозоразрушающим формам. Они занимают 9% в структуре почвенной микобиоты и представлены 4 родами: *Alternaria Ness*: *Cladosporium Link*: *Nigrospora (Sreg) Mason*: *Stachybotrys (Srinivasan) Barron*. Частота встречаемости их была невелика.

Установлено участие представителей родов *Alternaria Ness* и *Cladosporium Link* в процессах гумусообразования и устойчивости почв к загрязнению тяжелыми метал-

лами. Группа мукоральных грибов составляет 8,2% от всей выделенной почвенной микобиоты. Наибольшая частота встречаемости (100%) и обилие (41 – 45%) представителей порядка Mucorales наблюдалось в почвах лиственничников. Мукоральные грибы приурочены в основном к верхним горизонтам почвы и, обладая слабым ферментативным аппаратом, способны расщеплять в основном белки, пектиновые вещества и другие, сравнительно нестойкие органические соединения.

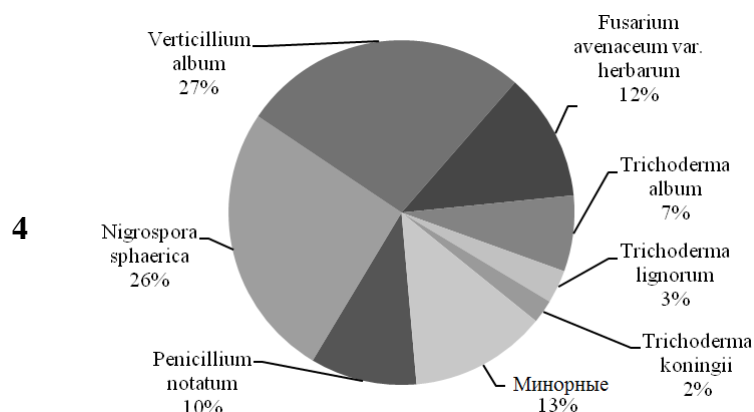


Рис.4. Обилие типичных видов микромицетов в почвенном грибном комплексе осинника

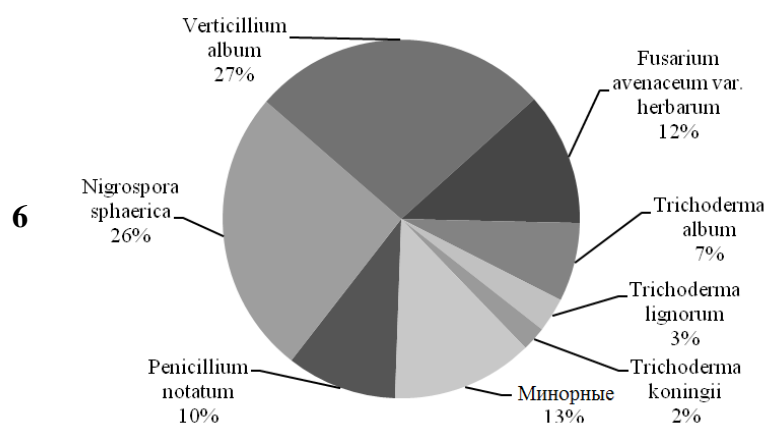


Рис.5. Обилие типичных видов микромицетов в почвенном грибном комплексе пихтового

Анализ структуры изучаемых сообществ микромицетов показал, что преобладали виды, относящиеся к роду *Penicillium*. Типичными частыми, выявляемыми с частотой более 60% являлись представители родов: *Mucor*, *Trichoderma*, *Verticillium*, *Nigrospora*, *Fusarium* (табл. 4). Более половины выявленных микромицетов попадали в разряд редких и случайных видов, имеющих низкую частоту встречаемости, менее 30%. Большинство из них являются «сорными», эвритопами видами. Это такие виды, как: *Aspergillus flavus* Link; *A. versicolor* (Vuill) Tieroboschi; *Chaetomium globosum* Fres; *P. funiculosum* Thom; *P. chrysogenum* Thom. Виды *Penicillium funiculosum* Thom, *P. chrysogenum* Thom, *P. purpurogenum* Stoll. более типичны для урбаноземов и луговых почв.

Известно, что споры таких эвритопадных видов легко переносятся воздушными потоками. Довольно часто выделяется стерильный мицелий *Mycelia sterilia*.

Таким образом, проведенные исследования микобиоты лесопарков показали, что воздействие рекреации приводит к обеднению видового состава симбиотрофных грибов и увеличению количества видов с более широкой экологической амплитудой. Эти изменения отражаются на состоянии древостоя. По итогам проведенного обследования лесопатологического состояния древостоя в лесопарках наблюдается тенденция к уменьшению количества деревьев первой категории санитарного состояния и увеличения числа ослабленных и усыхающих стволов.

Таблица 4

## Структура сообществ микромицетов лесопарка «Дубовая роща»

№ пробн. площади	Доминанты	Типичные
1	<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer; <i>Penicillium decumbens</i> Thom; <i>P. citrinum</i> Thom.	<i>M. racemosus</i> Fres; <i>P. lanosum</i> Westling; <i>P. notatum</i> Westling; <i>Trichoderma lignorum</i> (Tode) Harz; <i>Nigrospora sphaerica</i> (Speg) Mason; <i>Verticillium terrestre</i> (Link) Lindau; <i>Botrytis cinerea</i> Persoon ex Freise; <i>T. koningii</i> Oudem.
2	<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer; <i>Penicillium decumbens</i> Thom; Saccardo; <i>P. fuscipes</i> Saccardo; <i>Verticillium terrestre</i> (Link) Lindau.	<i>P. lanosum</i> Westling; <i>P. citrinum</i> Thom; <i>P. cyclopium</i> Westl; <i>V. glaucum</i> Bonorden; <i>V. nubilum</i> Pethybr; <i>T. koningii</i> Oudem; <i>F. sporotrihella</i> Bilai; <i>M. hiemalis</i> Wehmer; <i>F. sambucinum</i> Fuck.
3	<i>Penicillium stoloniferum</i> Thom; <i>Trichoderma koningii</i> Oudem; <i>Verticillium album</i> (Preuss) Pidopliczko; <i>Verticillium aphides</i> Baumler.	<i>P. notatum</i> Westling; <i>P. digitatum</i> Saccardo; <i>P. Jenseni</i> Zaleski; <i>P. chrysogenum</i> Thom; <i>Aspergillus niger</i> van Tiegh; <i>T. lignorum</i> (Tode) Harz; <i>Fusarium lateritium</i> Nees; <i>F. oxysporum</i> Schlecht; <i>F. avenacum</i> (Fr) Sac.
4	<i>Penicillium notatum</i> Westling; <i>Nigrospora sphaerica</i> (Speg) Mason; <i>Fusarium avenaceum</i> var. <i>herbarum</i> (Corda) Sacc; <i>Verticellium album</i> (Preuss) Pidopliczko.	<i>Trichoderma album</i> Preuss; <i>P. cyclopium</i> Westl; <i>P. nigricans</i> (Bain) Thom; <i>P. citrinum</i> Thom; <i>P. frequentans</i> Westl; <i>Verticillium aphides</i> Baumler; <i>V. puniceum</i> Cooke; <i>T. lignorum</i> (Tode) Hanz; <i>T. koningii</i> Oudem; <i>Mucor hiemalis</i> Wehmer; <i>F/ sporotrichella</i> Bilai.
5	<i>Penicillium frequentans</i> Westl; <i>Penicillium notatum</i> Westling; <i>Trichoderma koningii</i> Oudem; <i>Verticillium glaucum</i> Bonorden.	<i>P/ digitatum</i> Saccardo; <i>P/ Jenseni</i> Zaleski; <i>Aspergillus candidus</i> Link; <i>Alternaria tennis</i> Nees; <i>V/ album</i> (Preuss) Pidopliczko; <i>P/ canescens</i> Sopp; <i>A. niger</i> van Tiegh; <i>Fusarium avenaceum</i> var. <i>herbarum</i> (Corda) Sacc; <i>P/ funiculosum</i> Thom; <i>Stachybotrys bisbyi</i> Barron.
6	<i>Penicillium lanosum</i> Westling; <i>Penicillium notatum</i> Westling; <i>Verticillium album</i> (Preuss) Pidopliczko; <i>Verticillium puniceum</i> Cooke.	<i>P. digitatum</i> Saccardo; <i>P. canescens</i> Sopp; <i>P. cyclopium</i> Westl; <i>P. spinulosum</i> Thom; <i>Mortirella ramaniana</i> ; <i>Mucor hiemalis</i> Wehmer; <i>Cladosporium herbarum</i> (Persoon) Link ex Fies; <i>Trichoderma koningii</i> Oudem; <i>T. album</i> Preuss; <i>Fusarium avenaceum</i> var. <i>herbarum</i> (Corda) Sacc; <i>T. lignorum</i> (Tode) Hanz; <i>Nigrospora sphaerica</i> (Speg) Mason.

**Вывод.** Стадии развития сукцессий фитотрофных макро- и микромицетов, включая конкуренцию, стабилизацию в разных по степени нарушенности лесных экосистемах, исходя из экологических особенностей конкретных популяций грибов, дают материал для реконструкции и предсказания дальнейшей эволюции сообществ грибов и их влияния



на лесные породы – центральные виды консорциев и на экосистему в целом. Эти материалы могут быть использованы для разработки новых подходов к оценке и прогнозированию экологических ситуаций в лесных экосистемах с помощью микологического мониторинга.

### Список литературы

1. Марфенина, О.Е. Антропогенные изменения комплексов микроскопических грибов в почвах / О.Е. Марфенина // Микология и фитопатология. – 2002. – Т.36. Вып.4. – С. 45–57.
2. Бондарцева, М.А. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах / М.А. Бондарцева // Грибные сообщества лесных экосистем. – М., 2000. – С. 9–26.
3. Звягинцев, Д.Г. Разнообразие грибов и актиномицетов и их экологические функции / Д.Г. Звягинцев, И.П. Бабьева, Г.М. Зенова // Почвоведение. – 1996. – №6. – С. 705–713.
4. Билай, В.И. Основы общей микологии / В.И. Билай. – Киев: Высшая школа, 1989. – 392 с.
5. Гаврицкова, Н.Н. Влияние антропогенного фактора на формирование микобиоты в лесопарке «Сонозная роща» / Н.Н. Гаврицкова, Т.Х. Гордеева, А.А. Даминова // Современные проблемы почвоведения и экологии. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2006. – С. 25 – 29.
6. Бондарцев, А.С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа / А.С. Бондарцев. – М.-Л., 1953. – 1106 с.
7. Журавлев, И.И. Определитель грибных болезней деревьев и кустарников: справочник / И.И. Журавлев, Т.Н. Селиванова, Н.А. Черемисинов. – М.: Лесная промышленность, 1979. – 247 с.
8. Теппер, Е.З. Практикум по микробиологии / Е.З. Теппер, В.К. Шильникова, Г.И. Переверзева. – М.: Дрофа, 2004. – 256 с.
9. Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д.Г. Звягинцева. – М.: Изд-во МГУ, 1991. – 304 с.
10. Курсанов, Л.И. Определитель низших растений / Л.И. Курсанов. – М.: Изд-во Советская наука, 1956. – 449 с.
11. Литвинов, М.А. Определитель микроскопических почвенных грибов / М.А. Литвинов. – Л.: Наука, 1967. – 303 с.
12. Пидопличко, Н.М. Грибы – паразиты культурных растений: справочник / Н.М. Пидопличко. – Киев: Наукова Думка, 1977. – 299 с.
13. Стороженко, В.Г. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / В.Г. Стороженко, М.А. Бондарцева, В.А. Соловьев, В.И. Крутов. – М.: Наука, 1992. – 221 с.
14. Domsh, K.H. Compendium of soil fungi / K.H. Domsh, W. Gams, T.H. Andersen. – London: Acad. Press, 1993. – Vol. 1. – 859 p.

Поступила в редакцию 17.09.07