

отношениям, так как имеет необходимый потенциал: комплексную структуру хозяйства, экспортно-ориентированные отрасли (цветная металлургия, горнодобывающий комплекс), выгодное экономико-географическое положение. Архангельская область имеет менее эффективную структуру экономики, которая проявляется в чрезмерной концентрации и узкой специализации производств, падении спроса на производимую продукцию, снижении конкурентоспособности, преобладании первичного сектора экономики и нерыночных услуг. В перспективе Архангельская область может достичь уровня социально-экономического развития Мурманской области, что станет возможным благодаря разработке месторождений алмазов и углеводородного сырья.

Проведенный ретроспективный анализ показал, что существует взаимосвязь между структурой природопользования и уровнем социально-экономического развития: структура природопользования определяет уровень социально-экономического развития

региона и наоборот – социально-экономические условия влияют на структуру природопользования.

### **Литература**

1. Орлов Б.П. Вопросы ретроспективного анализа экономического развития Сибири // Известия СО АН СССР, 1977. Вып. 3 № 14. С. 79-88.
2. Кочемасова Е.Ю. Ретроспективный анализ регионального развития в программировании социально-экономического развития регионов России. // Сб. науч. трудов молодых ученых «Региональная наука». Книга 1. М.: СОПС, 2005. С. 158-171.
3. Русский Север: Этническая история и народная культура. XII–XX века. М.: Наука, 2001. 848 с.
4. Региональное природопользование: Учебное пособие / Отв. ред. А.П.Капица. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2003. С. 26-29.
5. Евсеев А.В., Красовская Т.М. Закономерности формирования импактных зон в Арктике и Субарктике России // География и природные ресурсы. 1997. №4. С. 19-24.

УДК 631.466

## **Микробиота органогенного слоя почв послерубочных лиственных насаждений средней тайги**

© 2008. Ф.М. Хабибуллина<sup>1</sup>, И.А. Лиханова<sup>1</sup>, Т.А. Творожникова<sup>1</sup>, И.З. Ибатуллина<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт Биологии Коми НЦ УрО РАН

<sup>2</sup>Московский государственный университет

В статье даётся характеристика органогенных слоев почв вторичных лиственных насаждений средней тайги. Отмечено доминирование микромицетов в микробном комплексе почв. Биомасса микромицетов превышает 98% от общей биомассы микроорганизмов. В исследованных сообществах выделено 49 видов грибов.

The article describes the microbiota of organic soil layers in secondary deciduous plantings in the middle taiga zone. Micromycetes dominate in the soil microbial complex. Micromycetes biomass accounts for more than 98% of the total microorganisms biomass. In the communities under survey there were found 49 species of fungi.

Следствием интенсивного лесопользования в Республике Коми стало существенное уменьшение площадей коренных хвойных лесов на значительной части территории. В результате экзогенных сукцессий произошла смена пород; на вырубках, а также на гарях повсеместно сформировались смешанные или почти чистые насаждения лиственных пород – берёзы и осины. Анализ имеющейся к настоящему времени литературы показывает, что лиственные леса региона лишь в последние 20 лет XX века привлекли внимание учёных.

Поэтому отдельные компоненты производных насаждений, в том числе их микробный комплекс слабо изучены. Следовательно, изучение микробиоты производных сообществ на современном этапе является актуальным.

Исследования проводились на стационаре лаборатории проблем природовосстановления Института биологии Коми НЦ УрО РАН, расположенном в Сыктывдинском районе Республики Коми. Климат района умеренно-континентальный. Среднегодовая температура воздуха +0,4°С. Средняя температура са-

мого холодного месяца (январь) –  $-15,1^{\circ}\text{C}$ , самого теплого (июль) –  $+16,5^{\circ}\text{C}$ . Общая годовая сумма осадков – от 404 до 603 мм. Согласно геоботаническому районированию, рассматриваемая территория относится к Кольско-Печорской подпровинции североευропейской таёжной провинции Евразийской таёжной области, подзоне средней тайги [1].

Объект исследования – микробиота органического слоя почв послерубочных осинника и березняка. Древостой березняка состоит из *Betula pubescens* и *B. pendula* с примесью *Pinus sylvestris* и *Picea obovata*. Сомкнутость крон – 0,7. Подлесок разреженный из *Lonicera pallasii*, *Daphne mezereum*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова, где доминирует *Aegopodium podagraria* – 65-95%. Моховой покров выражен слабо. Почва слабодерновая, слабоподзоленная суглинистая. В осиннике древостой состоит из *Populus tremula* с примесью ели и сосны. Сомкнутость крон – 0,8–0,9. Подлесок разреженный из *Lonicera pallasii*, *Daphne mezereum*, *Padus avium*, *Rosa acicularis*. В травяно-кустарничковом покрове господствует *Calamagrostis arundinacea*. Моховой покров практически отсутствует. Почва слабодерновая слабоподзолистая суглинистая [2].

### Методы исследования

Образцы почв для микробиологического анализа отбирали из верхних горизонтов почв – подстилки ( $\text{AoA}_1$ ) и органического горизонта  $\text{A}_1$  с соблюдением стерильности. Подстилки березняка и ольшаника характеризуются довольно высокой актуальной кислотностью почвенного раствора ( $\text{pH}_{\text{водн}}$  в осиннике – 4,6, в березняке – 4,9), максимальным, по отношению к остальным почвенным горизонтам, содержанием элементов-биогенов (в осиннике содержание гумуса – 9,0%, гидролизуемого азота – 5,4 мг на 100 г в.с.п., в березняке 9,4 и 6,8, соответственно). В органическом горизонте березняка сохраняются практически те же значения химических показателей, в осиннике отмечено небольшое уменьшение кислотности почвенного раствора ( $\text{pH}$  4,8), значительное уменьшение содержания гумуса – 3% и гидролизуемого азота – 3,9%.

Для анализов использовали смешанные образцы из 10 индивидуальных с каждого участка. Количество разных групп микроорганизмов определяли методом разведения по-

чвенной суспензии с последующим высевом её на агаризованные питательные среды. Численность аммонификаторов в образцах учитывали на мясо-пептонном агаре (МПА), бактерий, усваивающих минеральные формы азота – на крахмально-аммиачном агаре (КАА), сахаролитиков – на среде Чапека, целлюлозолитиков – на среде Гетчинсона (с целлюлозой на поверхности среды), олигокарбофилы – на среде Виноградского, олигонитрофилы – на среде Эшби. Повторность навесок из смешанного образца трёхкратная для каждой использованной среды. Повторность чашек Петри при посевах – трёхкратная. Идентификацию микроскопических грибов после выделения их в чистую культуру проводили по определителям для различных таксономических групп [3 – 7]. Комплексы микромицетов почв характеризовали на основе относительного обилия и встречаемости видов [8,9]. На основании величины пространственной частоты встречаемости выделяли случайные виды (частота встречаемости 1–25%), редкие (26–50%), частые (56–75%) и доминирующие (76–100%) [10].

Общее количество микроорганизмов, кроме метода посева на твёрдые питательные среды, определяли и с помощью метода люминесцентной микроскопии. Суспензии образцов наносили микропипеткой на обезжиренные предметные стёкла (0,01 мл на препарат для бактерий, 0,02 мл на препарат для грибов) и равномерно распределяли петлей на площади  $4 \text{ см}^2$ . После полного высыхания препарат фиксировали лёгким нагреванием на пламени горелки. Для одного образца готовили 12 мазков. Препараты для подсчёта бактерий окрашивали раствором акридина оранжевого (1:10000) в течение 2–3 минут, для учёта спор и мицелия грибов – калькофлюором белым (1:10000) в течение 15 минут. Расчёт количества клеток (мицелия) на 1 г почвы проводили по формуле:  $N = S_1 a n / v S_2 c$ , где  $N$  – количество клеток (длина мицелия, мкм) в 1 г почвы;  $S_1$  – площадь препарата ( $\text{мкм}^2$ );  $n$  – показатель разведения почвенной суспензии;  $a$  – среднее число клеток (длина мицелия) в поле зрения;  $v$  – объём капли, наносимой на стекло (мл);  $S_2$  – площадь поля зрения микроскопа ( $\text{мкм}^2$ );  $c$  – навеска почвы (г) [11 – 14].

Биомассы микроорганизмов в горизонтах почв разных типов вычисляли с учётом следующих показателей. Удельная масса (плотность) микроорганизмов равна  $1 \text{ г/см}^3$ , а содержание воды в клетках – 80%. Показатели сухой биомассы составляют для одной бакте-

риальной клетки объёмом  $0,1 \text{ мкм}^3 \cdot 2 \times 10^{-14} \text{ г}$ , для 1 м грибного мицелия диаметром 5 мкм –  $3,9 \times 10^{-6} \text{ г}$ , для 1 грибной споры диаметр 5 мкм –  $1 \times 10^{-11} \text{ г}$  и для 1 м мицелия актиномицетов диаметром 0,5 мкм –  $3,9 \times 10^{-8} \text{ г}$  [12,13].

### Результаты и обсуждение

В березняке в органогенно-аккумулятивном слое выделено 49 видов микромицетов, относящихся к 17 родам из четырех классов, а также три формы стерильного мицелия (табл. 1). Подавляющее число видов относится к несовершенным грибам – 28 видов из 12 родов; зигомицеты представлены 12 видами родов *Absidia*, *Mucor*, *Mortierella*, *Thamnidium*, сумчатые грибы – 4 видами рода *Chaetomium*, класс *Coelomycetes* – 1 видом рода *Phoma*. В целом в почве березняка по видовому разнообразию преобладают пенициллы (14 видов). Комплекс типичных видов грибов в органогенном слое почвы березняка включает 3 доминирующих вида (в том числе 1 «вид» стерильных форм), 10 частых, 16 редких (включая 2 «вида» стерильных форм). В число доминантов входят *Mucor racemosus*, *Mortierella ramanniana* и светлоокрашенные формы стерильного мицелия *Mycelia sterilia*. Доминирование стерильных форм характерно для северных почв, в связи с утратой способности образовывать органы полового и бесполого размножения под влиянием низкой температуры [15]. Среди частых – *Mucor globosus*, *M. hiemalis*, *Chaetomium globosum*, *Paecilomyces variotii*, *Penicillium camemberti*, *Trichoderma koningii*, *T. lignorum*.

Из аккумулятивного слоя почвы осинника за весь период наблюдений было выделено 39 видов микромицетов, принадлежащих к 14 родам из 4 классов и 2 формы стерильного мицелия (табл. 1). Комплекс типичных грибов осинника включает 2 доминирующих вида, 6 частых и 20 редких. В число доминантов входят светлоокрашенные формы стерильного мицелия *Mycelia sterilia* и *Mortierella ramanniana* – эвритопный вид, устойчивый к антропогенной нагрузке, доминирующий и в органогенном слое почвы березняка. В число часто встречающихся – *Mucor racemosus*, *Chrysosporium pannorum*, *Mortierella alpine*, *Chaetomium globosum*, *Penicillium camemberti* (табл. 1). Таким образом, в почве осинника, как и березняка преобладают одни и те же классы и семейства, однако в березняке они богаче в видовом отношении.

О схожести комплексов микромицетов в двух исследованных насаждениях говорит довольно высокий коэффициент Жаккара – 63,2%. Микобиоты почв данных сообществ характеризуются чертами, свойственными северным почвенным микобиотам. Эти черты – доминирование *Mycelia sterilia* и частая встречаемость *Chrysosporium pannorum*, крайне редкая встречаемость аспергиллов.

Количество прокариотических микроорганизмов органогенных слоёв почвы березняка, согласно данным, полученным путём высева на плотные среды, в среднем составляло 52,3 млн. кл./1г.в.с.п., количество грибов – 334 тыс. КОЕ/1г.в.с.п. В осиннике аналогичные показатели были заметно меньше, где количество бактерий было 28,6 млн.кл./1г.в.с.п., микромицетов – 112 тыс. КОЕ/1г.в.с.п. С приведёнными данными согласуются результаты изучения степени разложения растительного опада: 62% – в березняке; 35% – в осиннике (опад в течение года разлагался на поверхности подстилки в капроновых мешочках). Таким образом, полученные данные показывают, что почва осинника по сравнению с почвой березняка характеризуется несколько меньшей биологической активностью.

Общее количество микроорганизмов в подстилках почв ( $A_0A_1$ ) и органо-минеральных слоёв ( $A_0$ ) почвы определяли также с помощью метода люминесцентной микроскопии. Как и предполагалось, их численность резко отличается от значений метода посева, вероятно, в связи с присутствием в местообитаниях значительной доли некультивируемых вообще или не растущих на используемых средах микроорганизмов. Например, количество бактерий, отмеченное в подстилке березняка, составило 2,2, осинника – 1,7 млрд. кл./г (табл. 2), что существенно выше данных, полученных посевом на твёрдые питательные среды.

Данные, приведённые в таблице 3, показывают, что в обоих сообществах максимальная биомасса в органо-аккумулятивных горизонтах отмечена у грибов, при этом соотношение мицелия и спор в березняке и осиннике составляло (в %) 98,1–98,7/1,3–1,9 и 98,0–98,2/1,8–2,0, соответственно. Биомасса бактерий, в том числе актиномицетов, составляет 1,0–1,3% от общей биомассы микроорганизмов. Основными факторами, лимитирующими активность почвенной микобиоты, являются сильноокислая реакция трудноминерализуемого субстрата и низкая теплообеспеченность

Таблица 1

Видовой состав почвенных грибов в органогенных слоях почв производных сообществ

Виды грибов	Березняк	Осинник	Виды грибов	Березняк	Осинник
<b>Zygomycota</b>			<i>P. camemberti</i> Thom		
<i>Absidia</i> sp.	C		<i>P. decumbens</i> Thom	P	P
<i>Mortierella alpina</i> Peyronel.	P	Ч	<i>P. implicatum</i> Biourge	C	C
<i>M. candelabrum</i> v. <i>minor</i> Grove	P	P	<i>P. jenseni</i> Zaleski		C
<i>M. humicola</i> Oudemans	P		<i>P. kursanovii</i> Chalabuda	P	P
<i>M. ramanniana</i> (Moller) Linnem.	Д	Д	<i>P. lanosum</i> Westl	C	C
<i>M. vinacea</i> Dixon-Stewart	P		<i>P. lividum</i> Westl	C	
<i>Mortierella</i> sp.	C		<i>P. luteum</i> Sopp.	C	C
<i>Mucor globosus</i> A. Fischer	Ч	Ч	<i>P. olivaceum</i> Sopp.	C	C
<i>M. hiemalis</i> Wehmer	Ч	P	<i>P. pauxilli</i> Bain.	P	P
<i>M. racemosus</i> Fres.	Д	Ч	<i>P. simplicissimum</i> (Oud.) Thom		P
<i>Mucor</i> sp.	C	C	<i>P. thomii</i> Maire	P	P
<i>Thamnidium elegans</i> Link	C		<i>P. verrucosum</i> var. <i>cyclopium</i> Samson, Stolk et Hadlok	P	P
<b>Deuteromycota</b>			<i>Penicillium</i> sp.	C	C
<i>Acremonium</i> sp.	P	P	<i>Phoma</i> sp.	P	P
<i>Alternaria</i> sp.	C	C	<i>Sporotrichum</i> sp.	C	C
<i>Chrysosporium pannorum</i> (Link) Hugkes	Ч	Ч	<i>Trichoderma koningii</i> Oudemans	Ч	P
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fres.) de Vries		P	<i>T. lignorum</i> (Tode) Harz	Ч	
<i>Cl. epiphyllum</i> (Pers.) Martius	C		<i>T. polysporum</i> Link ex Fries		P
<i>Cl. herbarum</i> (Pers) Link ex Fries	P	P	<i>T. sympodianum</i> Kulik	C	C
<i>Fusarium</i> sp.	C	C	<i>T. viride</i> Persoon ex Fries	P	P
<i>Monilia geophila</i> Oudemans	P		<i>Trichosporiella</i> sp.		P
<i>Monocillium</i> sp.	P		<i>Verticillium</i> sp.	C	
<i>Paecilomyces farinosus</i> (Holm) Brown et Smith	P		<b>Mycelia sterilia</b>		
<i>P. lilacinus</i> (Thom) Samson	P		<i>Mycelia sterilia</i> (Basidiomyc.)	P	
<i>P. variotii</i> Bain.	Ч	P	<i>Mycelia sterilia</i> (Mucedin)	Д	Д
<i>Paecilomyces</i> sp.	P		<i>Mycelia sterilia</i> (Dematiac.)	P	P
<i>Penicillium affine</i> Bain. et Sart	C	C	<b>Ascomycota</b>		
<i>P. albidum</i> Sopp.	C		<i>Chaetomium globosum</i> Kunze et Fr.	Ч	Ч
			<i>Ch. spirale</i> Zopf	P	P
			<i>Ch. spiralliformum</i> Bain	P	P
			<i>Chaetomium</i> sp.	C	C

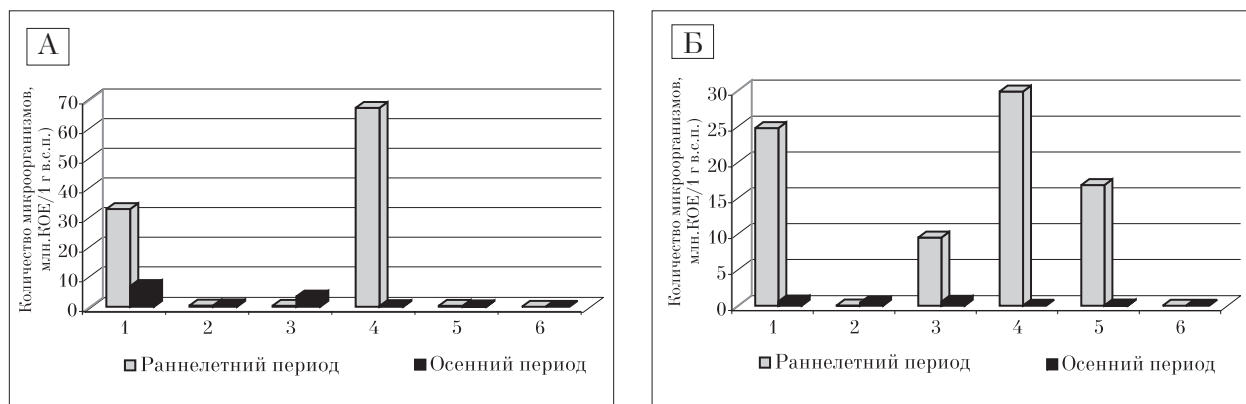
Примечание: Д – доминирующий вид, Ч – частый, P – редкий, C – случайный.

Таблица 2

Количественная характеристика почвенной микробиоты березняка и осинника, определённая методом люминесцентной микроскопии

Горизонт глубина, см	Мицелий грибов, м/г	Споры грибов, млн. спор/г	Мицелий актиномицетов, м/г	Бактерии, млрд. кл/г
Березняк				
A <sub>0</sub> A <sub>1</sub> 0-5(6) см	$\frac{839,6}{612-1216}$	$\frac{6,6}{6,3-6,9}$	$\frac{134,8}{130-146}$	$\frac{2,2}{1,7-2,3}$
A <sub>1</sub> 5(6)-8(10) см	$\frac{1112}{550-1560}$	$\frac{5,7}{4,8-7,2}$	$\frac{101}{80-110}$	$\frac{2,5}{2,4-2,9}$
Осинник				
A <sub>0</sub> A <sub>1</sub> 0-6 см	$\frac{829,2}{528-1110}$	$\frac{6,5}{5,9-7,1}$	$\frac{129,8}{122-151}$	$\frac{1,7}{1,6-1,9}$
A <sub>1</sub> 6-8(9) см	$\frac{840}{520-1060}$	$\frac{6,1}{5,6-7,0}$	$\frac{106,2}{81-120}$	$\frac{1,52}{1,0-1,7}$

Примечание: над чертой – среднее значение, под чертой – пределы колебаний.



**Рис.** Количество микроорганизмов в органогенном слое почвы, определённых методом посева на селективные питательные среды (А – березняк, Б – осинник; 1 – аммонификаторы, 2 – олигокарбофилы, 3 – олигонитрофилы, 4 – сахаролитики, 5 – бактерии, использующие минеральные формы азота, 6 – целлюлозолитики)

почвы. Необходимо отметить довольно близкие показатели численности и биомассы микроорганизмов в органогенных горизонтах исследованных сообществ, однако эти данные также подтверждают более высокую активность почвы березняка.

Для характеристики динамики основных физиологических групп микроорганизмов и изменения видового состава микромицетов органогенного слоя в ходе вегетационного сезона нами проведён микробиологический анализ раннелетних и позднеосенних образцов органогенных слоев почв березняка и осинника, отобранных 8 июня и 4 ноября 2004 года.

Исследования показали, что ранним летом в органогенном слое почвы березняка среди физиологических групп микроорганизмов преобладают сахаролитики и аммонификаторы (рисунок). Остальные группы микроорганизмов представлены в небольшом количестве. В осенних почвенных образцах численность микроорганизмов уменьшилась, причем

наиболее многочисленной оказалась группа аммонификаторов, немного уступает ей по численности группа олигонитрофилов.

В разные сезоны наблюдаются значительные различия в обилии почвенных микромицетов. В весенний период в березняке наиболее обильно представлен род *Penicillium* (свыше 90%). Обилие остальных родов и стерильного мицелия *Mycelia sterilia* невысокое. В осенний период по обилию преобладают род *Paecilomyces* и стерильный мицелий *Mycelia sterilia*, обилие каждого свыше 40%.

В органогенном слое осинника в весенний период среди физиологических групп максимальная численность отмечена у сахаролитиков и гетеротрофов, использующих органический и минеральный азот. Минимальная численность – у целлюлозолитиков. Осенью наиболее активными группами являлись аммонификаторы, а также олигокарбофилы и олигонитрофилы (рис.).

В весенних почвенных пробах осинника наибольшим обилием обладали *Mycelia*

**Таблица 3**

Биомасса микроорганизмов в почвах березняка и осинника, мг/г

Горизонт глубина, см	Мицелий грибов, м/г	Споры грибов, млн.спор/г	Мицелий актиномицетов, м/г	Бактерии, млрд.кл/г
Березняк				
A <sub>0</sub> A <sub>1</sub> 0-5(6) см	$\frac{3,27}{2,38-4,74}$	$\frac{0,065}{0,063-0,069}$	$\frac{0,005}{0,005-0,006}$	$\frac{0,04}{0,03-0,05}$
A <sub>1</sub> 5(6)-8(10) см	$\frac{4,34}{2,15-6,08}$	$\frac{0,057}{0,048-0,072}$	$\frac{0,004}{0,003-0,005}$	$\frac{0,05}{0,05-0,06}$
Осинник				
A <sub>0</sub> A <sub>1</sub> 0-6 см	$\frac{3,23}{2,06-4,32}$	$\frac{0,065}{0,05,9-0,071}$	$\frac{0,005}{0,005-0,006}$	$\frac{0,03}{0,03-0,04}$
A <sub>1</sub> 6-8(9) см	$\frac{3,28}{2,03-4,13}$	$\frac{0,061}{0,056-0,07}$	$\frac{0,004}{0,003-0,005}$	$\frac{0,03}{0,02-0,03}$

Примечание. Над чертой – среднее значение, под чертой – пределы колебаний



*sterilia* (59%) и *Cladosporium* (20%), обилие остальных родов невелико. В осенних пробах максимальное обилие достигает род *Mortierella* (49%), уменьшается обилие *Mycelia sterilia* (25%). Довольно высоко обилие рода *Penicillium* (25%), обилие остальных родов незначительно.

Таким образом, для обоих исследованных сообществ характерно преобладание в органо-генном слое сахаролитиков и аммонификаторов, что свидетельствует о более активном потреблении органических веществ, а не минеральных. Отношение количества аммонификаторов к нитрификаторам (коэффициент минерализации) очень низкий, что свидетельствует о заторможенности процессов минерализации растительных остатков, их накопления в подстилке, что достаточно важно для функционирования экосистем Севера в условиях промывного режима. Минимальная численность среди физиологических групп в исследуемых сообществах отмечена у группы целлюлозолитиков.

Среди наиболее типичных сапротрофов в почвах обоих фитоценозов выделяются виды родов *Penicillium*, *Paecilomyces*, *Mortierella*, *Cladosporium*, а также стерильный мицелий *Mycelia sterilia*.

Таким образом, изучение микобиоты двух послерубочных листовых сообществ показало высокое видовое разнообразие почвенных микромицетов. В березняке в органо-генно-аккумулятивном слое почвы выделено 49 видов микромицетов и три формы стерильного мицелия, в осиннике – 39 видов микромицетов и 2 формы стерильного мицелия. Для микобиоты органо-генных почвенных слоев вторичных сообществ характерны незначительные различия в биологической активности и численности микроорганизмов. Однако, по-видимому, лучшие химические показатели и меньшая по сравнению с осинником кислотность почвенного раствора органо-генного слоя почвы березняка благоприятствует более интенсивному развитию микроорганизмов, в том числе и микромицетов. Подобную картину ранее наблюдала И.Б. Гришкан [15] в березняках и осинниках верховья Колымы.

Наши данные показали резкое преобладание мицелия грибов по биомассе в органо-аккумулятивных почвах вторичных листовых насаждений. Бактерии, в том числе актиномицеты, составляют не более 1,3% от общей биомассы микроорганизмов. Основными факторами, лимитирующими активность дан-

ной прокариотической биоты, являются сильнокислая реакция трудноминерализуемого субстрата и низкая теплообеспеченность почвы. Основными деструкторами органики в данных экосистемах являются почвенные микромицеты, которые находятся, в основном, в вегетативной форме развития (мицелий): 98,0-98,7% от общей биомассы грибов, остальные 1,3-2,0% составляет биомасса спор.

## Литература

1. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10-20.
2. Посттехногенные экосистемы Севера. СПб.: Наука, 2002. 159 с.
3. Литвинов М.А. Методы изучения почвенных микроскопических грибов. Л.: Наука, 1969. 118 с.
4. Литвинов М.А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л.: Наука, 1967. 303 с.
5. Милько А.А. Определитель мукоральных грибов. Киев: Наук. думка, 1974. 303 с.
6. Raper B., Thom C., Fennell D. I. A manual of Penicillia. New York; London: Hafner Publishing Company, 1968. 875 p.
7. Ramirez C. Manual and atlas of the Penicillia. Amsterdam; New York; Oxford: Elsevier Biomedical Press, 1982. 874 p.
8. Билай В.И., Элланская И.А., Кириленко Т.С. и др. Микромицеты почв. Киев: Наукова Думка, 1984. 264 с.
9. Мирчинк Т.Г., Озерская С.М., Марфенина О.Е. Способы выявления типичных для определенных условий комплексов микроскопических грибов на основе характеристики их структуры // Биологические науки. 1982. Вып. 20. С. 198-226.
10. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
11. Князева И.Н., Полянская Л.М., Кожевин П.А., Звягинцев Д.Г. Учет почвенных микроорганизмов с помощью микроскопии при низкой численности объектов // Вестник МГУ. Сер. Почвоведение. 1985. Т. 2. С. 62-70.
12. Кожевин П.А., Полянская Л.М., Звягинцев Д.Г. Динамика развития различных микроорганизмов в почве // Микробиология. 1979. Т. 48. С. 490-494.
13. Полянская Л.М. Популяция *Streptomyces olivocinereus* в почвах разных типов. Дис. канд.б.н. М.: Изд-во МГУ, 1978. 136 с.
14. Полянская Л.М. Прямой микроскопический подсчет спор и мицелия грибов в почве // Изучение грибов в биогеоценозах. Свердловск, 1988. С. 30.
15. Гришкан И.Б. Микобиота и биологическая активность почв верховий Колымы. Владивосток: Дальнаука, 1997. 136 с.