

Распределение микроскопических грибов в мерзлотной торфяной почве плоскобугристого болота лесотундры

© 2019. Ю. А. Виноградова, к. б. н., н. с.,
Е. М. Лаптева, к. б. н., доцент, зав. отделом,
В. А. Ковалева, м. н. с., Е. М. Перминова, м. н. с.,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28,
e-mail: vinogradova@ib.komisc.ru

Исследован комплекс микроскопических грибов в торфяной мерзлотной почве плоскобугристого болота (бассейн нижнего течения р. Печора, лесотундра). Таксономический список включает 42 вида микромицетов, в том числе две формы стерильного мицелия. Отдел Zygomycota представлен 8 видами (19%) из родов *Mucor*, *Mortierella*, *Umbelopsis*, отдел Ascomycota – 32 видами (76%), среди которых по числу видов доминирует род *Penicillium* (17 видов). Остальные роды – *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Pseudogymnoascus*, *Chrysosporium*, *Fusarium*, *Talaromyces*, *Trichoderma* – представлены единичными видами. Наибольшим видовым разнообразием грибов (38 видов) отличается верхняя часть сезонно-талого слоя (глубина 0–20 см). В нижней его части (20–55 см) и мёрзлых слоях торфа (5–115 см) количество видов соответственно 11 и 9. Численность микромицетов в сезонно-талом слое составила 5–104 тыс. КОЕ/г почвы, в мёрзлой толще торфа – 0,2–3,7 тыс. КОЕ/г почвы. В структуре микромицетного комплекса на долю редких видов приходится 60%, частых – 12%, доминирующих – 29%. В верхней части сезонно-талого слоя наиболее обильны *Penicillium simplicissimum* (23,6%), *Pseudogymnoascus pannorum* (12,0%), *Mycelia sterilia* (светлоокрашенный) (19,9%), в его нижней части – *Penicillium simplicissimum* (43,8%) и *P. lanosum* (47,7%), в многолетнемёрзлых слоях торфа – *Penicillium implicatum* (32,3%), *P. simplicissimum* (19,4%), *Mycelia sterilia* (светлоокрашенный) (17,7%).

Ключевые слова: бугристые болота, торфяники, мерзлота, микробная биомасса микроскопические грибы, структура, разнообразие.

Distribution of microfungi in the permafrost peat soil of the flat-hilly bog of the forest-tundra

© 2019. Yu. A. Vinogradova ORCID: 0000-0003-4891-4904, E. M. Lapteva ORCID: 0000-0002-9396-7979,
V. A. Kovaleva ORCID: 0000-0001-5465-6134, E. M. Perminova ORCID: 0000-0002-8650-2524,
Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of RAS,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: vinogradova@ib.komisc.ru

The micromycetes complex was studied in the permafrost affected peat soil of the forest-tundra peatland (lower course of the Pechora river, forest tundra). Taxonomical list of microscopic fungi contains 42 species (including two forms of sterile mycelium). Division Zygomycota contains eight species (19%) from genera *Mucor*, *Mortierella*, and *Umbelopsis*; division Ascomycota – 32 species (76%). *Penicillium* genus contains the highest number of species (21). The other genera – *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Pseudogymnoascus*, *Chrysosporium*, *Cephalosporium*, *Fusarium* and *Trichoderma* are presented by single species. The highest number of fungi species was found in the upper part of the active layer (depth 0–20 cm) – 38 species (Shannon index $H = 2.53$), the lowest – in the lower part of the active layer (20–55 cm) – 11 species ($H = 0.90$) and permafrost layer (55–115 cm) – 9 species ($H = 1.31$). The highest number (51–84 thousands CFU per g of soil) of microscopic fungi was found in the upper part of the active layer (depth 0–4 cm). In the lower part of active layer, high number of micromycetes (60–104 thousands CFU per g of soil) was found only at rich by hydrocarbons media (worth agar, Sabouraud's medium). In the permafrost layer, this number was lower by 1–2 orders of magnitude (0.2–3.7 thousands CFU per g of soil). According to the species abundance, the structure of micromycetes complex is presented by rare species – 60%, abundant species count 12–29%. *Penicillium simplicissimum* (23.6–48.3%), *Pseudogymnoascus pannorum* (12.0%), and *Mycelia sterilia* (white) (19.9%) were the most abundant in the active layer; *Penicillium implicatum* (32.3%) and *Penicillium simplicissimum* (19.4%) and *Mycelia sterilia* (white) (17.7%) – in the permafrost layers.

Keywords: peatland, peatbogs, permafrost, microbial biomass, microscopic fungi, structure, diversity.

Экстремальные условия Крайнего Севера определяют низкую численность почвенных микробных сообществ, их адаптированность к низким температурам, высокой кислотности и олиготрофности среды [1], а также карликовость клеток прокариот [2]. Отрицательные температуры не препятствуют распространению и сохранности в почвах криолизоны спор и фрагментов мицелия микромицетов [3]. В настоящее время из тундровых почв выделено около 135 видов микромицетов [4], многолетнемерзлых грунтов Арктики – порядка 80 видов [5], почв континентальной Антарктиды – 115 видов микроскопических грибов [6]. Остаются слабо исследованными вопросы о роли вечной мерзлоты в распределении микромицетов в толще торфяных отложений бугристых болот Арктики и Субарктики, изменении их численности и разнообразия в системе «сезонно-талые слои (СТС) – многолетнемерзлые породы (ММП)».

Цель данной работы заключалась в выявлении особенностей распределения комплекса микроскопических грибов в сезонно-талых и многолетнемерзлых слоях торфяной почвы бугристого болота лесотундры.

Материалы и методы

Исследования проводили в северо-западной части Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ) на территории бугристо-мочажинного болотного комплекса, расположенного на правобережной надпойменной террасе долины р. Печора. Пробы

торфа для микологического анализа отбирали с соблюдением условий, препятствующих биологической контаминации образцов, из СТС (0–4, 4–10, 10–20, 20–30, 30–47, 47–55 см) и верхней части ММП (55–70, 70–90, 90–115 см) торфяного бугра (67°39'10,7" с.ш.; 53°23'24,9" в.д.). До начала исследований образцы торфа хранили при температуре -18– -20 °С.

Численность бактерий, спор грибов, длину мицелия и их биомассу определяли методом люминесцентной микроскопии [7]. Изоляты грибов выделяли на подкисленной среде Чапека, сусло-агаре, средах Сабура и Гетчинсона при температурах размораживания образцов (+25, +35, +52 °С) и культивирования посевов (+4, +25, +35 °С). Их таксономическую принадлежность идентифицировали с использованием современных определителей. Названия и положения таксонов унифицировали с помощью базы данных CBS (www.indexfungarum.org). Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью [8].

Результаты и обсуждение

Суммарная биомасса микроорганизмов в торфяной залежи варьирует от 1,7 до 15,3 мг/г (рис. 1А). Максимум её концентрации приходится на глубину 20–30 см, где сосредоточено больше всего спор (510±40 млн кл./г) и мицелия (1044±227 м/г) грибов. В верхней части СТС (0–20 см) и в мерзлой толще торфа (55–115 см) ведущую роль играют споры грибов (80–97%) (рис. 1Б). В нижней части СТС

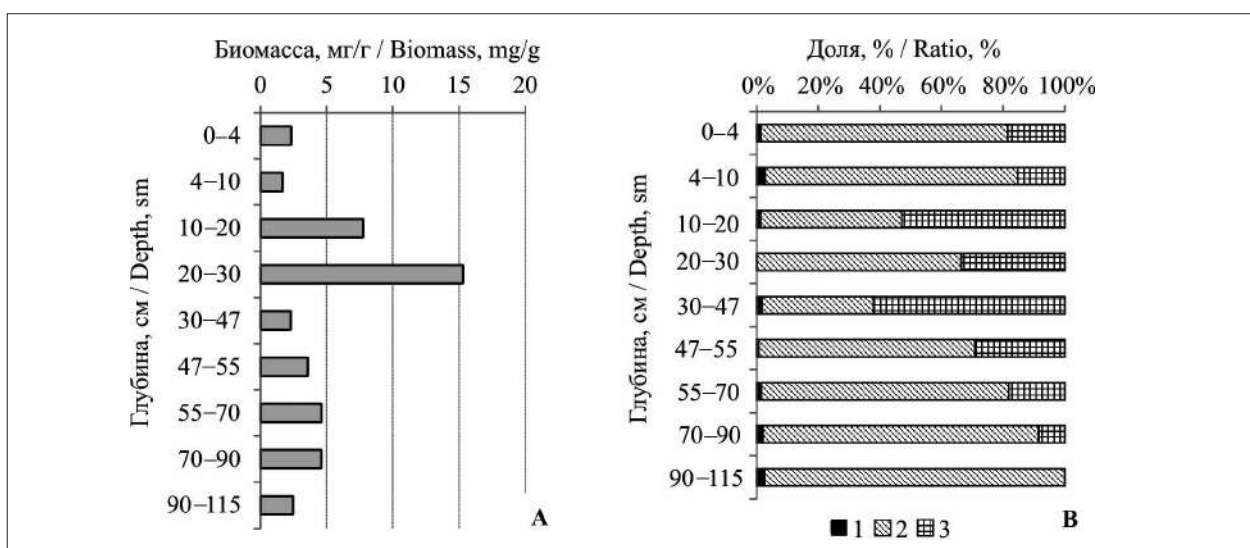


Рис. 1. Профильное изменение суммарной биомассы микроорганизмов (А, мг/г) в торфяной мерзлотной почве бугристого болота лесотундры и долевое участие в ней бактерий (1), спор (2) и мицелия (3) биомассы микроскопических грибов (В, %) в торфяной мерзлотной почве бугристого болота лесотундры.

Таблица 1 / Table 1

Показатели структуры комплекса микромицетов в торфяной мерзлотной почве плоскобугристого болота лесотундры / Main characteristics of the structure of the micromyces complex in the peat permafrost affected soil of the forest-tundra peatland

Показатели / Indicators	Слои торфяной почвы / Layer of peat soil		
	СТС active layer		ММП permafrost layer
	0–20 см/cm	20–55 см/cm	55–115 см/cm
Количество выделенных видов The number of species	39	11	10
Индекс видового разнообразия Шеннона (H) Shannon index of species diversity (H)	2,53	0,90	1,31
Индекс выравненности Пиелу (E) Pielou index (E)	0,70	0,39	0,59
Индекс полидоминантности Вильямса (D ⁻¹) Williams index of polydominance (D ⁻¹)	8,03	2,17	4,82
Коэффициент Сьёренсена-Чекановского (Ks) Sørensen-Chekanovsky coefficient (Ks)	12,30%		

(20–55 см) отмечено некоторое выравнивание между биомассой спор (36–66%) и биомассой мицелия грибов (34–62%), что, скорее всего, обусловлено сфагновым составом торфа.

Из проанализированных образцов торфа выделено 42 вида микромицетов из 11 родов, в том числе две формы стерильного мицелия. Основу таксономического списка (32 вида) составляют анаморфные грибы. Практически половина из них (53%) – это виды р. *Penicillium*. Они занимают лидирующее положение в почвах тайги [9], в мерзлых грунтах Арктики [10] и Антарктики [11, 12]. Роды *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Pseudogymnoascus*, *Chrysosporium*, *Cephalosporium*, *Talaromyces*, *Trichoderma* представлены единичными видами. Отдел Zygomycota включает 8 видов из родов *Mucor*, *Mortierella*, *Umbelopsis*. Ведущие позиции по обилию занимают виды *Penicillium simplicissimum* (37,0%), *P. lanosum* (26,9%) и *Pseudogymnoascus pannorum* (5,4%). Отмечено достаточно высокое обилие стерильного светлоокрашенного мицелия (9,3%), который также доминирует в микоценозах криогенных почв [13].

Комплекс микромицетов торфяной мерзлотной почвы представлен в основном психротолерантными видами, которые дают рост колоний при температуре культивирования +4–+25 °C [14]. Однако её увеличение до +35 °C позволило учесть те виды микромицетов, которые являются представителями почв более южных регионов, например, виды р. *Aspergillus* [15].

Таксономическое разнообразие микромицетов закономерно снижается вниз по профилю почвы торфяного бугра (табл. 1).

Наиболее высокими значениями индексов видового разнообразия Шеннона (2,53) и выравненности Пиелу (0,7) отличаются микоценозы верхней части СТС. Здесь выявлено максимальное количество видов микроскопических грибов (табл. 2). Основная их часть (31 вид) сконцентрирована в верхнем 0–4 см слое (рис. 2А), где наряду с остатками дикрановых мхов присутствуют фрагменты лишайников.

В болотных экосистемах таёжной зоны наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются слои торфа на глубину до 50 см от поверхности почвы [16], в исследованном нами мерзлом болоте лесотундры – лишь верхние 0–20 см торфяной залежи (рис. 2А). Здесь наиболее обильны *Penicillium simplicissimum* (23,6%), светлоокрашенный *Mycelia sterilia* (19,9%) и *Pseudogymnoascus pannorum* (12,0%). Основная часть выделенных видов микромицетов (59 % от общего числа видов) имеет показатели обилия менее 1%, а треть видов – от 1 до 7%.

Активное прогревание в летний период верхней части СТС (0–20 см) почвы торфяного бугра обусловило, по всей видимости, присутствие здесь видов *Aspergillus flavus* и *A. niger*, более характерных для почв южных регионов [15]. Их изоляты были идентифицированы при анализе образцов торфа с глубины 4–20 см. Возможно, отсутствие этих видов в поверхностных слоях почвы (0–4 см) связано с их низкой конкурентной способностью в условиях активного роста других видов.

К отличительной особенности микромицетного комплекса верхней части СТС следует отнести также наличие в нём меланин-

Таблица 2 / Table 2

Распределение микромицетов в различных слоях торфяной мерзлотной почвы
плоскобугристого болота лесотундры / Distribution of the micromycetes
in the permafrost affected peat soil of the forest-tundra peatland

Слои торфяной почвы / Layer of peat soil		
СТС / Active layer		ММП / Permafrost layer
0–20 см/cm	20–55 см/cm	55–115 см/cm
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link) Sigler, J.W. Carmich., <i>Penicillium commune</i> Thom, <i>P. lanosum</i> Westling, <i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom, <i>Talaromyces variabilis</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert, <i>Mycelia sterilia</i> (светлоокрашенный / white)		
<i>Penicillium raistrickii</i> G. Sm., <i>P. spinulosum</i> Thom, <i>Talaromyces rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad, Seifert, <i>Trichoderma polysporum</i> (Link) Rifai		<i>Penicillium implicatum</i> Biourge, <i>Talaromyces diversus</i> (Raper, Fennell) Samson, N. Yilmaz, Frisvad
<i>Mortierella alpina</i> Peyron, <i>M. verticillata</i> Linnem., <i>Mortierella</i> sp., <i>Mucor hiemalis</i> Wehmer, <i>M. racemosus</i> Fresen., <i>Mucor</i> sp., <i>Umbelopsis ramanniana</i> (Moller) W. Gams, <i>U. vinacea</i> (Dixon-Stew.) Arx, <i>Alternaria tenuis</i> Nees, <i>Aspergillus flavus</i> Link, <i>Aspergillus</i> sp., <i>Fusarium</i> sp., <i>Chrysosporium merdarium</i> (Ehrenb.) J.W. Carmich., <i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries, <i>Cephalosporium terricola</i> Kamyschko, <i>Penicillium digitatum</i> (Pers.) Sacc., <i>P. camemberti</i> Sopp, <i>P. canescens</i> Sopp, <i>P. citrinum</i> Thom, <i>P. chrysogenum</i> Thom, <i>P. granulatum</i> Bainier, <i>P. thomii</i> K.M. Zaleski, <i>P. turbatum</i> Westling, <i>P. waksmanii</i> K.M. Zaleski, <i>P. sp.</i> , <i>Trichoderma</i> sp., <i>Mycelia sterilia</i> (тёмноокрашенный / dark)		<i>Penicillium verrucosum</i> Dierckx <i>Aspergillus niger</i> Tiegh.*, <i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link*

Примечание / Note: * – общие виды для слоёв СТС (0–20 см) и ММП (55–115 см) торфяной залежи / common species for active layer (0–20 cm) and permafrost layer (55–115 cm) of peat soil.

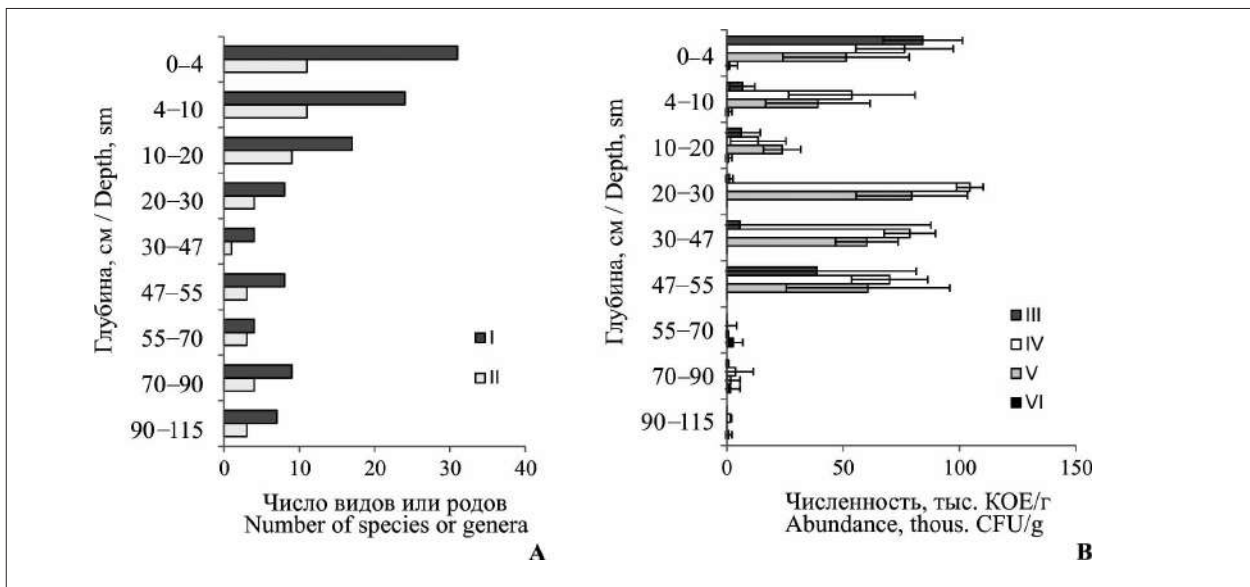


Рис. 2. Изменение таксономического разнообразия (А) и численности (В) микроскопических грибов в торфяной мерзлотной почве: I – количество видов; II – количество родов; III – среда Чапека; IV – сусло-агар; V – среда Сабуро; VI – среда Гетчинсона. Планками погрешности показана величина стандартного квадратического отклонения / Fig. 2. The profile change of the taxonomic diversity (A) and number (B) of the microscopic fungi in the peat permafrost affected soil: I – number of species; II – number of genera; III – Czapek medium; IV – beer wort agar; V – Saburo medium; VI – Getczinson medium. Error bars show the standard deviation

содержащих видов грибов: *Alternaria tenuis*, *Cladosporium cladosporioides*, *C. herbarum*. Известно, что синтез тёмных пигментов типа меланинов в клеточной стенке грибов обеспечивает их устойчивость к неблагоприятным факторам среды [17].

Микромицетный комплекс нижней части СТС, несмотря на высокую численность изолятов, дающих рост на богатых углеводами средах (рис. 2Б), представлен небольшим количеством видов. Здесь идентифицированы только анаморфные грибы родов *Penicillium* (8 видов), *Trichoderma* (1 вид), *Pseudogymnoascus* (1 вид) и светлоокрашенный стерильный мицелий (табл. 2). В составе представителей р. *Penicillium* активно спорулируют и наиболее обильны *P. simplicissimum* (48,3%) и *P. lanosum* (47,7%). Кроме того, выделен вид *Penicillium waksmanii* – активный продуцент вторичных метаболитов (группы алкалоидов) [18] и протеазных внеклеточных ферментов, участвующих в гидролизе крупных белковых молекул [19]. Низкое видовое разнообразие микоценозов нижней части СТС ($H = 0,90$, $E = 0,39$) при значимом доминировании единичных видов (индекс $D^{-1} = 2,17$) может быть обусловлено не только близостью залегания мерзлоты (55 см), но и преобладанием здесь слабо разложенных остатков сфагновых мхов.

Мёрзлые слои торфа (55–115 см) отличаются крайне низкой (от 0 до 3,7 тыс. КОЕ/г) численностью изолятов (рис. 2Б). Здесь идентифицировано 10 видов грибов из отдела *Ascomycota*, 6 из которых относятся к р. *Penicillium*. Роды *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Pseudogymnoascus* представлены единичными видами. В отличие от СТС, в мёрзлой толще торфа наиболее обилён вид *Penicillium implicatum* (32,3%) – характерный представитель микоценозов торфяных почв верховых и низинных болот [20]. Присутствие в толще ММП видов *Aspergillus niger* и *Cladosporium herbarum* может быть связано с консервацией спор и их сохранением в мёрзлых слоях торфа в качестве свидетелей прошлых этапов развития бургристого торфяника лесотундры в голоцене. О сложной истории формирования торфяной залежи свидетельствует разнокачественный характер ботанического состава торфа и низкое сходство микоценозов СТС и ММП (коэффициент Сьёренсена-Чекановского 12,3%).

Заключение

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о специфичности рас-

пределения микроскопических грибов в пределах СТС–ММП торфяной мерзлотной почвы плоскобугристого болота лесотундры. Продолжительное действие отрицательных температур в ММП обуславливает снижение величины суммарной микробной биомассы, численности грибных пропагул, сокращение видового разнообразия и изменение таксономической структуры микроскопических грибов, по сравнению с микоценозами сезонно-талых слоёв торфа. В верхней части СТС (0–20 см) наряду с аскомицетами, в составе которых лидирующие позиции занимают виды р. *Penicillium*, в разложении торфа участвуют зигомицеты, представители которых являются пионерными видами – это виды рр. *Mortierella*, *Mucor*, *Umbelopsis*. В нижних слоях СТС (20–55 см) и в мерзлой части торфяной залежи (55–115 см) основные деструкторы торфа – аскомицеты с доминированием видов р. *Penicillium*. В верхней части СТС наиболее обильны *Penicillium simplicissimum* (23,6%), *Pseudogymnoascus pannorum* (12,0%), *Mycelia sterilia* (светлоокрашенный) (19,9%), в его нижней части – *Penicillium simplicissimum* (43,8%) и *P. lanosum* (47,7%). В ММП на первое место по обилию выходит *Penicillium implicatum* (32,3%) при сохранении доминирующей роли *P. simplicissimum* (19,4%) и стерильного светлоокрашенного мицелия (17,7%). В надмерзлотных слоях торфа значительную численность изолятов (60–104 тыс. КОЕ/г почвы), дающих рост на богатых углеводами твёрдых питательных средах, определяет небольшое количество (11) видов микроскопических грибов.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН (AAAA-A17-117122290011-5) и проекта УрО РАН № 18-9-4-40 (AAAA-A17-117122190039-0).

References

1. Andersen R., Chapman S.J., Artz R.R.E. Microbial communities in natural and disturbed peatlands: a review // *Soil Biology and Biochemistry*. 2013. No. 57. P. 979–994. doi: 10.1016/j.soilbio.2012.10.003
2. Evdokimova G.A., Mozgova N.P. Microflora of soils of the tundra zone of the Kola Peninsula // *Pochvovedenie*. 1995. No. 12. P. 1487–1497 (in Russian).
3. Wallenstein M.W., McMahon S., Schimel J. Bacterial and fungal community structure in Arctic tundra tussock and shrub soils // *FEMS Microbiol Ecology*. 2007. No. 59. P. 428–435.

4. Khabibullina F.M. Soil mycobiota of natural and anthropogenically disturbed ecosystems of the North-East of the European part of Russia: Avtoref. ... doct. nauk. Syktyvkar, 2009. 45 p. (in Russian).
5. Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E., Kochkina G.A., Fattakhova R.N., Gilichinsky D.A. Mycelial fungi in cryopegs // International Journal of Astrobiology. 2004. V. 3. P. 327–331 (in Russian). doi: 10.1017/S1473550405002260
6. Godinho V.M., Gonzalves V.N., Santiago I.F., Figueredo H.M., Vitoreli G.A., Schaefer Carlos E.G.R., Barbosa E.C., Oliveira J.G., Alves T.M.A., Zani C.L., Junior P.A.S., Murta S.M.F., Romanha A.J., Kroon E.G., Cantrell C.L., Wedge D.E., Duke S.O., Ali A., Rosa C.A., Rosa L.H. Diversity and bioprospection of fungal community present in oligotrophic soil of continental Antarctica // Extremophiles. 2015. No. 19. P. 585–596. doi: 10.1007/s00792-015-0741-6
7. Polyanskaya L.M., Zvyagintsev D.G. The content and composition of microbial biomass as an index of the ecological status of soil // Pochvovedenie. 2005. No. 6. P. 706–714 (in Russian).
8. Novakovskiy A.B. The interaction between Excel and the statistical package R for data processing in ecology // Vestnik Instituta Biologii. 2016. No. 3. P. 26–33 (in Russian).
9. Khabibullina F.M., Kuznetsova E.G., Vaseneva I.Z. Micromycetes in podzolic and bog-podzolic soils in the middle taiga subzone of northeastern European Russia // Pochvovedenie. 2014. No. 10. P. 1228–1234 (in Russian).
10. Ozerskaya S., Kochkina G., Ivanushkina N., Gilichinskii D.A. Fungi in permafrost // Ed. R Margesin. Permafrost Soils. Soil Biology 16. Chapter 7. Berlin: Springer, 2009. P. 85–95.
11. Ruisi S., Barreca D., Selbmann L., Zucconi L., Onofri S. Fungi in Antarctica // Reviews in Environ. Science Biotechnology. 2007. No. 6. P. 127–141. doi: 10.1007/s11157-006-9107-y
12. Zucconi L., Selbmann L., Buzzini P., Turchetti B., Guglielmin M., Frisvad J.C., Onofri S. Searching for eukaryotic life preserved in Antarctic permafrost // Polar Biology. 2012. No. 35. P. 749–757. doi: 10.1007/s00300-011-1119-6
13. Kochkina G.A., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E., Chigineva N.I., Vasilenko O.V., Spirina E.V., Gilichinskii D.A. Fungal diversity in the antarctic active layer // Microbiologiya. 2014. V. 83. No. 2. P. 236–244 (in Russian).
14. Hassan N., Rafiq M., Hayat M., Shah A.A., Hasan F. Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review // Reviews in Environmental Science and Bio/Technology. 2016. No. 15. P. 147–172. doi: 10.1007/s11157-016-9395-9
15. Marfenina O.E., Bubnova E.N., Semenova T.A., Ivanova A.E., Danilogorskaya A.A. Microfungi of the genus *Aspergillus*: distribution and accumulation in different conditions of natural environments (on example of European Russia) // Mikologia i fitopatologiya. 2014. V. 48. No. 3. P. 139–219 (in Russian).
16. The functioning of complexes of microorganisms in raised peat bogs – an analysis of the reasons for the slow decomposition of peat. Moskva: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2013. 128 p. (in Russian).
17. Marfenina O. E., Makarova N.V., Ivanova A.E. Opportunistic moulds in soils and upper soil air layers in megalopolis (on an example of region Tushino, Moscow) // Mikologia i fitopatologiya. 2011. V. 45. No. 5. P. 397–407 (in Russian).
18. Antipova T.V., Zhelifonova V.P., Baskunov B.P., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E., Kozlovsky A.G. New producers of biologically active compounds-fungal strains of the genus *Penicillium* isolated from permafrost // Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya. 2011. V. 47. No. 3. P. 318–323 (in Russian).
19. Graminho E.R., Silva R.R., Cabral T.P.F., Arantes E.C., da Rosa N.G., Juliano L., Okamoto D.N., Oliveira L.C.G., Kondo M.Y., Juliano M.A., Cabral H. Purification, characterization, and specificity determination of a new serine protease secreted by *Penicillium waksmanii* // Appl. Biochem. Biotechnol. 2013. No. 169. P. 201–214. doi: 10.1007/s12010-012-9974-3
20. Grum-Grzhymaylo O.A., Bilanenko E.N. Microfungi as a component of bogs ecosystems // Mikologia i fitopatologiya. 2010. V. 44. No. 6. P. 485–496 (in Russian).