

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОГО АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ МИКРОМИЦЕТНЫХ СООБЩЕСТВ И ФИТОТОКСИЧНОСТЬ ПОЧВЫ

Ключевые слова: микромицеты почвы, фитотоксичность, структура сообществ, биомасса.

Введение

Одной из важнейших задач эколого-микологических исследований является представление о формировании микромицетного населения почвы и зависимость его от условий антропогенного воздействия. Несмотря на продолжительную историю изучения микромицетов почвы, до сих пор не сформированы общие принципы формирования почвенных микромицетных сообществ и отсутствует зональный системный признак формирования структуры при интенсивном антропогенном воздействии, на основании которого возможен прогностический фактор регуляции оптимального пути их формирования.

Имеющие в литературе сведения объясняют, что микромицеты почвы являются в экосистеме обязательным компонентом. Установлено, что они обладают мощным ферментативным аппаратом и выполняют многообразные функции в круговороте веществ, обеспечивая постоянное функционирование экосистемы в целом. Доказано, что микромицеты, активно участвуя в трансформации веществ в почве, в значительной степени влияют на ее плодородие. Для понимания функциональной роли микромицетов в почве авторами изучаются их общее количество, биохимические и физиологические свойства [1], видовой состав, частота их встречаемости, плотность популяций отдельных видов, родов и физиологических групп [2]. Отмечается, что при интенсивном воздействии на почву происходят значительные изменения как в структуре, так и количественном составе микроценоза экосистемы [2].

Все факторы, влияющие на микроценоз почвы в условиях интенсивного антропогенного воздействия, можно разбить на две группы. Первая – физико-химические воздействия непосредственно через почву (в почву), вторая – воздействия, в основном химические, которые попадают на поверх-

ность почвы. Многие почвенные микромицетные организмы адаптированы к интенсивным антропогенным воздействиям без видимого ущерба для своей жизнедеятельности. Другие микромицеты в условиях повышенного антропогенного воздействия активно реагируют на внешние условия вплоть до перехода их одного ранга встречаемости (например, доминанта) в другой (например, редко встречаемого), и в зависимости от условий существования приобретают при этом ранг, какого раньше у него не наблюдалось.

В целом антропогенное воздействие на биологические объекты носит комплексный характер [3]. При антропогенном воздействии микромицеты переходят в различные жизненные формы, формируют своеобразные, ранее не существующие функциональные ряды и ферментообразующие единицы [2]. При этом во многих случаях возможно приобретение микромицетом новой функциональной формы, в т.ч. патогенной или токсигенной, ко многим живым организмам от растительного до животного происхождения [4].

Цель исследования состояла в определении количественных показателей, структуры, встречаемости и токсичности почвенных микромицетов функционирующих в экосистемах с различной интенсивности антропогенного воздействия.

Объекты и методы

Исследования проводились в течение 2005-2011 гг. Почвы для исследований отбирали с земель, подвергшихся различному антропогенному воздействию. Контроль – лесной массив Азяковского лесничества, который примыкал к д. Малиновка Медведовского района. Участок № 1 – д. Малиновка, незначительная степень воздействия (контроль удален от данного участка на 3 км). Участок № 2 – д. Покровка, низкая степень воздействия (контроль удален от данного участка на 7 км). Участок № 3 – опытное поле Марийского государственного университета (окраина п. Медведево),

средняя степень воздействия (контроль удален от данного участка на 10 км). Участок № 4 – д. Мышино, г. Йошкар-Ола, антропогенное воздействие выше среднего (контроль удален от данного участка на 15 км). Участок № 5 – парк Победы г. Йошкар-Ола, высокая степень воздействия (контроль удален от данного участка на 18 км) и участок № 6 – центральный парк г. Йошкар-Олы, очень высокая степень антропогенного воздействия (контроль удален от данного участка на 20 км).

Степень воздействия включает: выпас скота; обработка почвы (вспашка зяблевая, поверхностная обработка – боронование, культивация, дискование); интенсивность обработки; урбанизированная нагрузка (численность людей, их проходы по почве; отторжение из экосистемы органической массы).

Объектом исследований были микромицеты почвы, функционирующие в слое 0-10 см. На каждом исследуемом участке были выделены по 3 делянки с площадью 4 м² (2×2 м). Почву для анализа отбирали 4 раза за вегетационный период (в начале мая, начале июля, конец августа и в середине октября). В качестве количественных критериев оценки микромицетов почвы были выбраны общая численность микроскопических грибов, их видовой состав, встречаемость, биомасса мицелия и уровень токсичности микромицетов.

Образцы почвы (5 г) смешивали с 495 мл стерильной воды и перемешивали в течение 5 мин. на качалке (120 об/мин.). Получали образец разведения. После 30-секундной седиментации (происходило оседание только крупных частиц почвы) из полученного разведения отбирали 1 мл суспензии с высоты 1 см над осадком и производили посев. Необходимое разведение для конкретных образцов почвы подбирали экспериментально в предварительных исследованиях.

Из каждого подготовленного образца (разведения) почвы проводили посев в 10 чашек Петри. Использовали агаризированную среду Чапека. После инокуляции почвенной суспензии на питательную среду чашки Петри подсушивали при 50°C в течение 2 мин. После подсушивания проводили инкубацию в термостате ТС-80 М2. Температура инкубации 28°C. Микромицеты выделяли в чистую культуру и проводили идентификацию. Всего проанализировано за период 2005-2009 гг. в осенний срок анализа 28036 штаммов. Определение родовой принадлежности микромицетов проводили по Т.С. Кириленко (1977). Для видовой идентификации групп использовали определители А.А. Милько (1974), сумчатых гри-

бов – Т.С. Кириленко (1977), пенициллов – Н.М. Пидопличко (1976), аспергиллов – Н.М. Пидопличко (1977), фузариев – В.И. Билай (1977) и другие определители (Пидопличко, 1978).

Частоту встречаемости определяли как отношение количества образцов, в которых данный вид обнаружен, к общему числу исследованных образцов [11, 12]. Сходство микоценозов почвы оценивали с помощью коэффициента Джакарта [13]. Виды с высокой встречаемостью (более 60%) относили к доминантам, виды с встречаемостью 60-30% – к частым, виды с низкой встречаемостью (30-10%) – к редким, но типичным и виды с низкой встречаемостью (менее 10%) – к случайным.

Общую биомассу определяли прямым микрокопированием. Для этого 1 г почвы смешивали с 2 мл 0,08%-ного раствора анилиновой сини и тщательно растирали в ступке в течение 2 мин. Полученную пасту разбавляли дистиллированной водой до 100 мл. После 5-минутного перемешивания в качалке 1 мл суспензии и 20 мл воды отфильтровывали. Препараты просматривали в световом микроскопе. Биомассу рассчитывали в килограммах на гектар, считая, что удельная плотность мицелия – 1,05, спор 1,20 (Бернат и др., 1989), а массу почвы на 1 га – 2 млн кг.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы «STATISTIKA». Достоверность различий об-суждалась при 5%-ном уровне значимости.

Результаты и их обсуждение

В результате изучения микромицетов дерново-подзолистой почвы при различной степени антропогенного воздействия было выделено 106 видов, которые были отнесены к 32 родам. На основании данных проведенных исследований можно отметить, что в зависимости от антропогенного воздействия изменялись численность грибов, их видовой состав, структура и их функциональные качества.

Так, на контрольном участке доминирующими микромицетами были 2 вида (*M. ramanniana* и *P. dalese*), 7 часто встречаемых, среди которых встречаемость выше 50% была у 2 видов (*T. viride* и *S. sulfureum*), они тяготели к доминированию, у остальных микромицетов на данном участке встречаемость колебалась в пределах чуть более 30% (табл. 1).

Из редко встречаемых видов, но типичных для этой системы (а их было 8 видов), 5 имели уровень встречаемости 25-30% и 3 – 15-18%. Остальные пять видов были случайными, их встречаемость была на уровне 1,3-9,5%. При этом следует отме-

тить, что в системе не встречаются виды микромицетов, которые могли бы стать потенциально токсинообразующими.

Сравнивая с контролем разнотравье с постоянным скашиванием (объект 1, табл. 2), можно видеть, что из 2 доминантов сохранился вид *M. ramanniana*, а другой заменился (*Scopulariopsis* sp.). Из часто встречаемых остался один *T. viride*, другие претерпели значительную перегруппировку. Не стало в этом ранге *C. sulfureum* и *M. hiemalie*. Вид *P. thomii* перешел из ранга редко встречаемых, а *S. decumbens* появилась вновь. Уменьшился на один вид ранг типичных и увеличился ранг случайных на 3 вида, среди случайных появился токсинообразующий гриб *P. nigricans*.

На залежи с постоянным выпасом скота (объект 2, табл. 2) в сравнении с предыдущими экосистемами изменился доминант, им стал единолично *P. janthinellum*. В часто встречаемые микромицеты из доминирующих видов перешел *M. ramanniana*, а из случайных – *P. nigricans*. Ранг типичных расширился до 10 видов, в него вошли большинство пенициллов, а также *C. herbarum* и *V. terrestre*. В ранг случай-

ных вошел *P. thomii*, который в предыдущих экосистемах был в ранге часто встречаемого, и этот ранг пополнился токсикогеном *P. purpurogenum*, который в ранее рассматриваемых экосистемах не встречался.

Особенность экосистемы полевого зернового севооборота, как пахотная земля с интенсивной эксплуатацией (объект 3, табл. 2), заключается в том, что в экосистеме отсутствует доминант. Экосистема характеризуется рангом «часто встречаемые микромицеты». Из этого ранга более встречаемыми были *P. janthinellum* (46,5), *C. fuckelli* (41,8) и *T. viride* (40,5). Из редко встречаемых, но типичных для зоны было 6 видов, среди которых *A. fragrans* перешел в этот ранг из ранга часто встречаемых, остальные остались те же, что и на 2-м участке. Не изменился и ранг случайные микромицеты, по сравнению с предыдущей экосистемой. Однако особенностью этой экосистемы было то, что в ней общее количество видов уменьшилось. По сравнению с вышерассматриваемыми системами в этой экосистеме видовой состав микромицетов снизился на 3 вида: *Z. heterogamous*, *S. decumbens*, *C. fimbriatum*.

Таблица 1

Встречаемость микромицетов дерново-подзолистой почвы на контроле, естественная экосистема, без антропогенного воздействия (лес, ельник-кисличник), %

Виды микромицетов	Нумерация делянки исследуемого участка				
	1	2	3	4	среднее
<i>Montirella ramanniana</i> Fr	95	91	92	81	89,75
<i>Thysanophora penicilloides</i> Syd	61	32	51	52	49,00
<i>Trichoderma viride</i> Pers	45	61	54	51	52,75
<i>Chrysosporium sulfureum</i> Sacc	35	42	73	72	55,50
<i>Mucor hiemalie</i> Fr	41	5	55	25	31,50
<i>Penicillium dalese</i> Staub	62	65	72	54	63,25
<i>P. chrysoderma</i> Westl	31	12	61	41	36,25
<i>P. lanosum</i> Westl	31	51	42	31	38,75
<i>P. auretio-candidum</i> Dierckh	31	31	33	22	29,25
<i>P. thomii</i> Staub	32	44	12	21	27,25
<i>P. fregyentane</i> Dale	11	5	32	13	15,25
<i>P. roguefortane</i> Thom	5	5	51	14	18,75
<i>P. cyccipim</i> Westl	5	12	5	13	35,00
<i>P. restrictum</i> Thom	32	0	13	12	35,00
<i>P. casei</i> Staub	0	5	12	5	5,50
<i>P. sclerotiorum</i> Thom	0	0	5	5	2,50
<i>P. corylophilum</i> Bain	0	0	5	0	1,25
<i>Verticillium terrestre</i> Isaak	32	24	31	15	25,50
<i>Scopulariopsis</i> sp.	21	25	41	31	29,50
<i>Aposphaeria</i> sp.	15	45	33	22	28,75
<i>Spicaria decymbene</i> Fr	25	5	11	14	13,75
<i>Cladosporium herbe</i> Brune	15	22	13	12	15,50
<i>Aureobasidium pululans</i> Arnaud	5	13	5	15	9,50
<i>Xulohypha</i> sp.	15	0	5	15	8,75

Частота встречаемости микромицетов почвы (слой 0-10 см) в зависимости от степени антропогенного воздействия, %

Виды микромицетов	Нумерация исследуемых объектов					
	1	2	3	4	5	6
<i>Montierella ramanniana</i> Fr.	63,2	49,0	37,25	30,2	6,5	0
<i>Scopulariopsis</i> sp.	69,7	0	0	0	0	0
<i>Trichoderma viride</i> Pers	55,0	45,7	40,50	30,5	11,0	14,25
<i>Spicaria decumbens</i>	38,7	21,2	0	0	0	0
<i>Penicillium thomii</i> Maire	34,2	0,7	0,7	1,2	1,0	0,5
<i>P. cyclopium</i> Westl	37,5	38,2	20,0	0	0	0
<i>P. piscarium</i> Bain	45,5	38,2	32,0	0	0	0
<i>P. dalese</i> Thom	12,7	0	0	0	0	0
<i>P. frequentans</i> Westl.	8,7	10,7	13,75	20,0	50,7	28,5
<i>P. jenseni</i> Westl	8,7	0	0	0	0	0
<i>P. rubicundum</i> Thom	11,0	0	0	0	0	0
<i>P. paxilii</i> Bain	18,7	10,2	9,2	0	0	0
<i>P. rogueforti</i> Thom	3,7	0	0	0	0	0
<i>P. nigricans</i> Tiegh (Bionrge) Thom	2,7	33,2	33,5	41,0	58,7	53,7
<i>P. chrysogenum</i> Westl	1,2	0	0	0	0	0
<i>P. simplicissimum</i> Thom	5,0	23,5	25,25	31,0	0	0
<i>P. lanosum</i> Westl	1,2	0	0	0	0	0
<i>P. funiculosum</i> Thom.	0	19,2	31,75	43,2	49,2	48,5
<i>P. janthinellum</i> Biogre (Tiegh).	0	89,0	46,5	88,7	86,7	86,0
<i>P. martensii</i> Biougre	0	33,2	36,0	39,7	48,7	44,76
<i>P. purpurogenum</i> Stoll.	0	1,00	1,0	10,7	26,7	21,0
<i>Thysanophora penicilloides</i> Honel	42,5	0	0	0	0	0
<i>Aposphseria</i> sp.	33,5	0	0	0	0	0
<i>Xylchypha</i> sp.	30,5	0	0	0	0	0
<i>Chrysosporium sulfureum</i> Sacc	12,7	0	0	0	0	0
<i>Verticillium terrestre</i> Isaak	19,0	19,0	20,5	25,0	25,1	26,0
<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers) Link	20,0	20,2	16,7	32,2	33,0	33,5
<i>Aureobasidium pullulens</i> (D B) Arbaud	12,5	0	0	0	0	0
<i>Coniothirium fuckelli</i> Sacc	0	51,5	41,7	36,5	17,2	33,3
<i>Arthrobotrys fragrans</i> Wor.	0	37,7	22,5	28,7	50,7	48,0
<i>Cliocladium fimbriatum</i> Gilman.	0	23,0	9	0	0	0
<i>Mucogone nigra</i> Fr.	0	11,0	9,0	0	0	0
<i>Odiodendron tenuissimum</i> Wor.	0	15,5	6,7	0	0	0
<i>Zygorhinctus heterogamous</i> Burgett.	0	35,7	0	0	0	0

Примечание. 1 – д. Малиновка, луг, заливной, естественное разнотравье с ежегодным скашиванием – незначительная степень антропогенного воздействия. 2 – д. Покровка, залежь, разнотравье с преимуществом клевера белого (ползучего) при ежегодном выпасе мелкого рогатого скота – низкая степень антропогенного воздействия. 3 – Медведево (Опытное поле), зерновой севооборот «яровая пшеница – ячмень – вико/овес на зеленый корм – озимая рожь» – средняя степень антропогенного воздействия. 4 – г. Йошкар-Ола, д. Мышино, зерновой севооборот «яровая пшеница – ячмень – озимая рожь – ячмень – антропогенное воздействие выше среднего. 5 – г. Йошкар-Ола, парк Победы, отторжение растительных остатков, высокая нагрузка отдыхающих – высокая степень антропогенного воздействия. 6 – г. Йошкар-Ола, парк Городской парк культуры, полное отторжение растительных остатков, очень высокая нагрузка отдыхающих – очень высокая степень антропогенного воздействия.

В экосистеме, характеризующейся как пригородная и с интенсивным землепользованием (объект 4, табл. 2), в сравнении с предыдущей экосистемой, вновь появился доминант *P. janthinellum*. Причем его встречаемость была достаточно высокая (88,75%). Доминирование этого микромицета ранее отмечено на залежи при постоянной пастьбе скота (объект 2, табл. 2).

Этому способствовало интенсивное механическое воздействие на почву: в первом случае пастьба скота, во втором – тракторные воздействия. Отсутствие этого доминанта на 3-м объекте можно объяснить незначительным воздействием на почву (семенной севооборот) и наличием в севообороте вико-овса с выращиванием на зеленый корм, т.е. экосистема находится на проме-

жуточном развитии между естественными и пахотными. Группу часто встречаемых микрогрибов характеризуют такие микромицеты, как *P. nigricans*, *P. funiculosum* и *T. viride*, грибы отличающиеся особенностью образовывать токсинообразующие веществ. В ранг редких, но типичных грибов устойчиво встал токсинообразователь – *P. purpurogenum* (10,75%). Все это не позволяет положительно характеризовать настоящий почвенный покров. В группе случайных микромицетов в этой экосистеме остался один микромицет – *P. thomii* и его встречаемость составила всего 1,25%, хотя его адаптивные особенности достаточно высокие. Общее количество микромицетов в этой экосистеме было 14 видов, их численность оказалась ниже, чем в предыдущей на 5 видов.

Экосистемы с высоким антропогенным воздействием имели свои особенности. Так, в системах с высоким антропогенным воздействием (табл. 2, объект 5) при общем числе микромицетов из 14 видов сохранился доминант *P. janthinellum* с высокой встречаемостью (86,0%). Из группы часто встречаемых *T. viride* перешел в редко встречаемые, а микромицет *M. ramanniana* из системы полностью исчез. Токсинообразующие микромицеты в группе редко встречаемые сохранились. Сохранился и среди случайных микромицет *P. thomii*. В почвах Центрального парка (табл. 2, объект 6) структура и состав микромицетов практически не претерпели изменений по сравнению с почвой парка Победы.

Следовательно, независимо от удаленности экосистемы от контроля микромицетная характеристика почвы зависит от функциональной роли объекта и его окружающей среды. По мере увеличения антропогенного воздействия на изучаемые экосистемы наблюдается перегруппировка микромицетов

экосистем: смена доминантов и значительное уменьшение видового состава. При этом в структуре видового состава микромицетов почвы с ростом антропогенного воздействия растет число микромицетов, способных к образованию токсинов. Этот факт отчетливо виден на графике (рис.).

Если в естественной экосистеме без антропогенного воздействия отсутствовали микромицеты – токсинообразователи, то уже при невысокой антропогенной нагрузке (естественный луг с постоянным скашиванием) появляется *P. nigricans*, а в условиях залежи, но при ежегодном выпасе скота, встречаемость этого токсиканта увеличивается по сравнению с предыдущей экосистемой почти в 12 раз. В то же время на залежи с постоянным выпасом скота появляются другие токсинообразователи: *P. purpurogenum* и *P. martensii*. И если встречаемость первого составила 1%, то второго – 32,2%, таким образом этот потенциальный токсинообразователь сразу же вошел в ранг часто встречаемых микромицетов.

На пахотных почвах с поддержанием севооборота, как планомерной вторичной сукцессии (объект 3, табл. 2) этот показатель «встречаемости» у большинства токсинообразователей вырастает. Так, у токсинообразователей *P. funiculosum*, *P. janthinellum*, *P. martensii*, *P. nigricans* встречаемость находилась в пределах 31,7-46,5%, это ранг часто встречаемых. Но в то же время встречаемость *P. purpurogenum* осталась на уровне 1%. Это говорит о том, что в этой экосистеме еще существует сдерживающий фактор ее экологического качества, который поддерживается и севооборотом с бобовой культурой, и незначительным механическим воздействием на почву (севооборот семеноводческий МарНИИСХа).

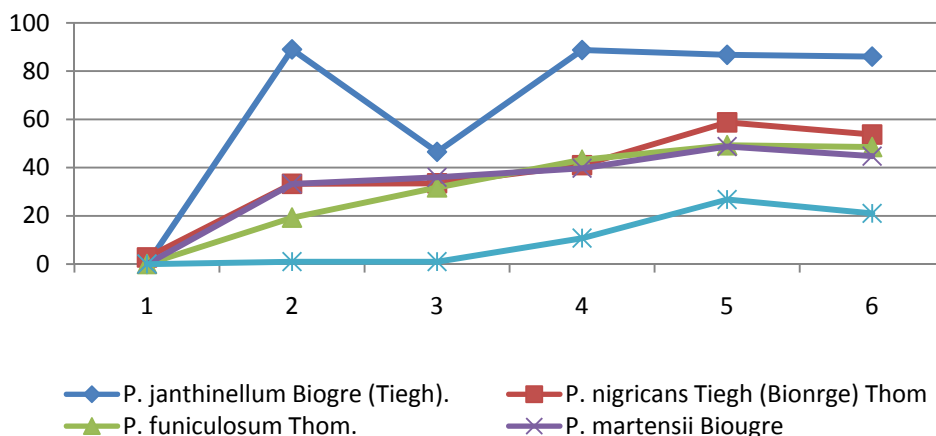


Рис. Численность токсинообразователей в различных почвах

Что нельзя сказать положительно об экологической системе пахотной почвы с интенсивной эксплуатацией (объект 4, табл. 2). В этой системе доминантом является потенциальный токсикант *P. janthinellum*, причем его встречаемость достигла 88,7%, и он является единичным микромицетом в системе. На фоне часто встречаемых токсикогенов (*P. martensii*, *P. nigricans*, *P. funiculosum*) выросла встречаемость *P. purpurogenum* (10,75), который вошел в ранг редко встречаемых, но типичных микромицетов для экосистемы. Это позволяет судить о том, что данная система находится на уровне большой сложности и требует срочного вмешательства – возврата в систему органического вещества.

О том, что внесение в систему органического вещества находит положительную характеристику, можно судить по двум экосистемам г. Йошкар-Олы: парку Победы и парку Центральному. В Центральном парке активно вносится на поверхность почвы торфяная крошка как органическая масса, а в парке Победы этого никогда не делалось. На рисунке можно видеть устойчивое снижение, пусть не большое, но устойчивое в верхних слоях почвы всех потенциальных токсинообразователей. Можно предположить, что при дальнейшем использовании этого приема наверняка ситуация будет положительная.

Выводы

1. При изучении микромицетов почвы в условиях различного антропогенного воздействия установлено, что с увеличением антропогенного воздействия на экологическую систему снижается видовое разнообразие почвенных микромицетов. Снижение видового разнообразия микромицетов почвы составило от 11,5% при незначительном антропогенном воздействии до 41,2-53,8 – при высоком (пахотные почвы с интенсивной эксплуатацией и урбанизированные земли).

2. Выявлена существенная перегруппировка микромицетов почвы (на 35,3-64,7%). Наименьшее изменение видового состава микромицетов отмечено между естественным лугом при постоянном скашивании и залежной почвой с выгулом скота (35,3%). А наибольшее между естественным лугом при постоянном скашивании и экосистемами с высокой антропогенной нагрузкой (пахотные почвы с интенсивной эксплуатацией и урбанизированные земли).

3. Численность микромицетов с потенциальными токсикологическими характеристиками увеличивается с ростом антропогенного воздействия. Даже незначительное ан-

тропогенное воздействие в виде скашивания растений и отторжение растительной массы с объекта способствуют появлению в экосистеме токсиканта (встречаемость 2,8%). Активный выпас скота и использование экосистемы для пахотного использования усугубляет образование токсикогенов и приводит экосистему в стрессовое состояние, где токсикант занимает главенствующее положение (встречаемость 88,35%). Наибольший токсикологический потенциал почвы наблюдается при использовании пахотных земель с повышенной и необоснованной эксплуатацией и урбанизированные земли.

Библиографический список

1. Мишустин Е.Н. Микроорганизмы и продуктивность земледелия. – М.: Наука, 1972.
2. Мирчинк Т.Г., Гузев В.С. Микроорганизмы в дерново-подзолистой почве при применении удобрений // Продуктивность почв Нечерноземной зоны и пути ее увеличения. – М., 1978. – С. 80-85.
3. Экология города Йошкар-Олы: научное издание / отв. О.Л. Воскресенская; Марийский государственный университет. – Йошкар-Ола, 2007. – 300 с.
4. Марьин Г.С. Теоретические и технологические основы управления фитосанитарным состоянием почвы северо-восточного Нечерноземья РФ: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. – М.: ТСХА, 1996. – 36 с.
5. Кириленко Т.С. Атлас родов почвенных грибов: (Ascomycetes u fungi imperfecti). – Киев: Наукова думка, 1977. – 128 с.
6. Милько А.А. Определитель мукоральных грибов. – К.: Наукова думка, 1974. – 302 с.
7. Пидопличко Н.М. Грибы – паразиты культурных растений: определитель. – Киев, 1976. – Т. 1. – 225 с.
8. Пидопличко Н.М. Грибы – паразиты культурных растений: определитель. – Киев, 1977. – Т. 2. – 300 с.
9. Билай В.И. Фузари. – Киев: Наукова Думка, 1977. – 442 с.
10. Пидопличко Н.М. Грибы – паразиты культурных растений: определитель. – Киев, 1978. – Т. 3. – 300 с.
11. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
12. Одум Ю. Экология: в 2 т. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 328 с.
13. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983. – 134 с.

