

УДК 582.288.4

А.А. Кривушина<sup>1</sup>, Т.В. Бобырева<sup>1</sup>

**СОХРАНЯЕМОСТЬ СВОЙСТВ ШТАММОВ  
«КЕРОСИНОВОГО» ГРИБА *HORMOCONIS RESINAE*  
ПРИ МНОГОЛЕТНЕМ ХРАНЕНИИ В КОЛЛЕКЦИИ**

DOI: 10.18577/2307-6046-2019-0-11-104-112

*Изучена сохраняемость свойств семи штаммов вида *Hormoconis resiniae* (или «керосинового» гриба) после многолетнего хранения в коллекции методом субкультивирования на питательных средах. Показано, что все штаммы сохранили свою способность расти за счет углеводородов авиационного топлива, но существенно увеличилась лаг-фаза (или время, необходимое для начала активного роста в топливе) – с 1 до 3 мес. У повторно реизолированных штаммов лаг-фаза уменьшилась до 10–14 дней, данные культуры были депонированы в музейную коллекцию микроорганизмов ФГУП «ВИАМ» методами лиофилизации и криоконсервации. Поскольку длительность испытаний топлив на грибостойкость по ГОСТ 9.023–74 составляет 21 сут, полученные результаты следует учитывать при выборе метода хранения и условий культивирования перед началом испытаний.*

**Ключевые слова:** биоповреждения, авиационное топливо, микробиологическая стойкость, «керосиновый» грибок, *Hormoconis resiniae*, *Cladosporium resiniae*, грибостойкость топлива, микробиологическая деструкция.

А.А. Krivushina<sup>1</sup>, Т.В. Bobyreva<sup>1</sup>

**PROPERTY PERSISTENCE  
OF «KEROSENE» FUNGUS *HORMOCONIS RESINAE* STRAINS  
DURING LONG-TERM STORAGE IN THE LABORATORY**

*The property persistence of *Hormoconis resiniae* (or «kerosene» fungus), seven strains was studied after many years of storage in the collection by subculture on nutrient media. It was shown that all strains retained their ability to grow due to hydrocarbon aviation fuel, but the lag phase increased significantly (or the time required to starting active growth in fuel) – from 1 to 3 months. Lag phase of re-isolated strains decreased to 10–14 days. These strains were deposited in the FSUE «VIAM» museum collection of microorganisms by lyophilization and cryogenic freezing. Since the fungal resistance tests duration according to GOST 9.023–74 is 21 days, the results should be taken into account when choosing a storage method and cultivation conditions before testing.*

**Keywords:** biodeterioration, aviation fuel, microbiological resistance, «kerosene» fungus, *Hormoconis resiniae*, *Cladosporium resiniae*, fungi resistance of fuel, microbial destruction.

---

<sup>1</sup>Федеральное государственное унитарное предприятие «Всероссийский научно-исследовательский институт авиационных материалов» Государственный научный центр Российской Федерации [Federal State Unitary Enterprise «All-Russian Scientific Research Institute of Aviation Materials» State Research Center of the Russian Federation]; e-mail: admin@viam.ru

**Введение**

Среди всех типов биоповреждений авиационных материалов и изделий наибольшую опасность представляют повреждения мицелиальными грибами и другими микроорганизмами авиационного топлива и топливных систем. Микромицеты

обладают высокой скоростью роста, а образовавшаяся биомасса может засорить топливные системы и стать причиной выхода из строя двигателей. Аварийная ситуация возможна и в случае образования грибами кислот и ферментов, которые усилят коррозию металлов, разрушение неметаллических материалов, что приведет к нарушению герметичности баков [1–6]. Среди грибов, повреждающих топливо, наиболее известен вид *Hormoconis (H.) resinae* или *Cladosporium resinae*.

В природе гриб обитает в различных биогеоценозах и известен как компонент почвенной микобиоты, его неоднократно выделяли из почв и других субстратов, загрязненных нефтью и ее производными [7]. Вид обнаружен в пробах авиатоплив в Австралии, в большом количестве проб топлив в Бразилии и Калифорнии. Об обнаружении *H. resinae* есть сообщения из Англии, Дании, Индии, Сирии, Нигерии, Японии, Новой Зеландии, Кубы и др. Очевидно, расширение авиалиний может способствовать распространению гриба по всему земному шару [1, 8]. Некоторые авторы предположили, что именно *H. resinae* стал причиной ряда авиакатастроф [1, 9, 10].

Культуры гриба *H. resinae* активно используются для испытаний грибостойкости топлив и биоцидных присадок к топливу согласно ГОСТ 9.023–74 «ЕСЗКС. Топлива нефтяные. Метод лабораторных испытаний биостойкости топлив, защищенных противомикробными присадками» [11, 12]. Во ФГУП «ВИАМ» для испытаний используется стандартный штамм *H. resinae*, чья физиологическая активность постоянно проверяется опытным путем. Однако, кроме него, в ВИАМ накоплена большая коллекция микромицетов-деструкторов, среди которых присутствуют и семь штаммов вида *H. resinae*, выделенных из разных климатических зон. Они представляют большой интерес для проведения сравнительных испытаний и исследований, но до недавнего времени для их хранения использовали метод субкультивирования на питательных средах. К недостаткам данного метода относится довольно высокая вероятность потери необходимых физиологических свойств культуры. После приобретения необходимого оборудования вся коллекция микроорганизмов ФГУП «ВИАМ» была продублирована с использованием методов долгосрочного хранения: криоконсервации и лиофилизации. Однако при переводе штаммов в дублирующую долгосрочную коллекцию необходима проверка их физиологических свойств после многолетнего хранения на питательных средах для исключения грибов, потерявших свою активность. В связи с этим цель данной работы – изучить сохраняемость свойств семи штаммов вида *H. resinae* после многолетнего хранения методом субкультивирования.

### Материалы и методы

В исследовании использованы два вида авиационного топлива марок РТ и ТС-1, а также семь штаммов вида *H. resinae*, выделенных в различных условиях и хранящихся в коллекции в течение разного времени. Штаммы *viam57*, *viam58*, *viam59* и *viam79* выделены из образцов топлива, извлеченных из кессон-баков эксплуатирующихся самолетов, совершивших аварийные посадки по причине забивки фильтров [13–15]. Штамм *viam44* выделен из образца топливно-минеральной среды, проходившей экспозицию на экспериментальной площадке в районе города Батуми. Срок хранения штаммов *viam44* и *viam58* в коллекции ФГУП «ВИАМ» составляет 12 лет, штаммов *viam57*, *viam59* и *viam79* – 10 лет. Штаммы *viam179* и *viam180* выделены из проб топлива ТС-1, взятых на частных аэродромах: *viam180* – из емкости, предотвращающей разлив топлива при открывании и закрывании крана устройства для оперативного хранения и раздачи топлива, *viam179* – из отстоя топливозаправочной станции. Срок хранения штаммов *viam179* и *viam180* составляет 4 года.

Штаммы высеяны на чашки Петри со свежими питательными средами сусло-агар и среда Чапека. После выращивания культур в течение 12 сут путем смыва спор стерильной водой приготавливали суспензию спор каждого штамма в отдельности. Далее в 10 повторностях в стерильные пробирки с 3 мл топлива и 3 мл минеральной среды вносили по 0,3 мл споровой суспензии каждого штамма гриба в одинаковой концентрации, согласно ГОСТ 9.023–74 – не менее  $10^6$  спор. Пробирки встряхивали и помещали в термостат с температурой  $+28^{\circ}\text{C}$ . Контроль за ростом грибов осуществляли через каждые 7 дней в течение 3 мес. Характер роста оценивали визуально, обращая внимание на мутность раствора, наличие хлопьевидного осадка, возможность образования сгустков на границе раздела фаз, а степень развития – по шестибальной шкале на основе признаков, описанных в ГОСТ 9.023–74 (рис. 1).

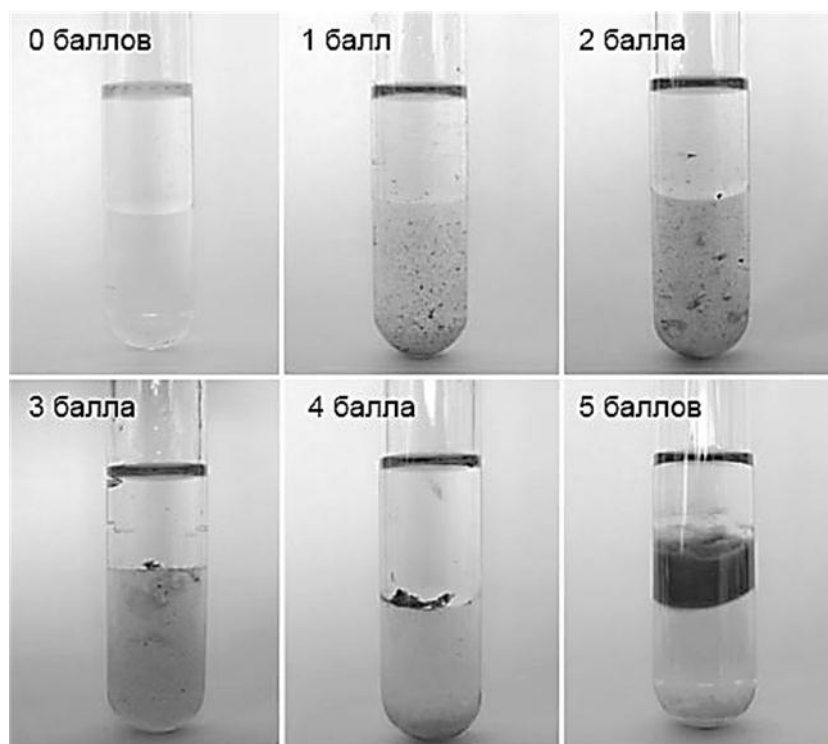


Рис. 1. Оценка роста грибов в топливоводно-минеральной среде по визуальным признакам:

0 баллов – рост отсутствует; 1 балл – мутный раствор, очень мелкие хлопья; 2 балла – хлопья средней величины, легко различимы визуально; 3 балла – крупные хлопья; 4 балла – небольшие сгустки; 5 баллов – крупные сгустки на границе раздела фаз

После окончания эксперимента проводили микроскопическое исследование содержимого пробирок. В целях проверки чистоты и идентичности инокулята его высевали на чашки Петри с агаризованным суслон и средой Чапека.

### Результаты и обсуждение

Штаммы вида *H. resinae* способны к росту в топливе за счет выделения определенных веществ – ферментов и кислот, которые расщепляют сложные нефтяные углеводороды до простых, в дальнейшем они используются микромицетами в качестве основного источника углерода. Показано, что *H. resinae* активно производит две формы внеклеточной амилазы, которая гидролизует крахмал с образованием глюкозы [16]. При росте *H. resinae* на смеси n-алканов расщепление субстрата протекает последовательно в соответствии с увеличением молекулярной массы алканов. Поскольку *H. resinae*

продуцирует сравнительно небольшое количество поверхностно-активных веществ, таких как фосфолипиды и жирные кислоты, углерод вначале пассивно адсорбируется на поверхность клеток, а затем транспортируется внутрь клетки путем активного переноса, однако точный механизм переноса n-алканов внутрь клетки данным видом гриба до сих пор не изучен [17, 18].

Оценить способность окисления сложных углеводов микромицетами возможно визуально по характерным признакам роста, описанным в ГОСТ 9.023–74. Результаты инокулирования топлива семью штаммами вида *H. resinae* в течение 3 мес представлены в таблице.

#### Оценка роста штаммов *Hormoconis resinae* в различных видах авиационного топлива

Наименование штамма	Срок хранения в коллекции, лет	Рост штаммов, балл, при времени осмотра, мес		
		1	2	3
В топливе ТС-1				
viam44	12	1	4	5
viam57	10	1	3	5
viam58	12	4	5	5
viam59	10	3	5	5
viam79	10	1	5	5
viam179	4	1	1	3
viam180	4	4	5	5
В топливе РТ				
viam44	12	1	4	5
viam57	10	1	5	5
viam58	12	4	5	5
viam59	10	4	5	5
viam79	10	1	5	5
viam179	4	1	1	3
viam180	4	4	5	5

После первого месяца эксперимента признаки роста выражены только у трех штаммов из семи: viam58, viam59 и viam180. В пробирках с данными культурами отмечено образование небольших слизистых сгустков на границе раздела водно-топливной среды. В пробирках со штаммами viam44, viam57, viam79 и viam179 наблюдали лишь небольшое помутнение минеральной среды.

После 2 мес инокулирования признаки роста отмечены у шести из семи штаммов *H. Resinae*, причем наиболее активный рост в виде темноокрашенных мицелиальных сгустков отмечен для топлива РТ. В пробирках с топливом ТС-1 мицелиальные сгустки у ряда штаммов меньше по объему и более светлоокрашенные. Единственным штаммом, для которого не отмечен рост после 2 мес эксперимента, оказался viam179, выделенный из отстоя топливозаправочной станции. В пробирках с инокулированным топливом наблюдали лишь помутнение водно-минеральной среды. Однако спустя еще один месяц в пробирках с данным штаммом отмечено появление небольших светлоокрашенных хлопьевидных образований, прикрепленных к стеклянным стенкам на границе раздела фаз. При микроскопировании содержимого пробирок обнаружено, что хлопьевидные образования представляют собой переплетения гиф и небольшое количество спороношений. Гифами называются нитевидные образования, состоящие из множества клеток и образующие собой основное тело микромицетов. Вся совокупность гиф называется мицелием гриба. За счет разрастания гиф происходит рост колонии, в отсутствие препятствий гифы растут центробежно из центра колонии, в результате чего образуется грибная колония сферической формы. В данном

случае на границе раздела фаз, между слоем топлива и слоем водно-минеральной среды, постепенно образуется мицелиальный сгусток, максимальный размер которого соответствует диаметру пробирки (5 баллов на рис. 1).

По окончании эксперимента, после трех месяцев, сделан высев на агаризованное сусло и среду Чапека с целью проверки идентичности инокулированной культуры. Для всех семи изученных штаммов *H. resinae* отмечена приблизительно одинаковая скорость роста колоний, которая варьировалась в пределах от 3 до 4 см в диаметре за 10 сут роста на среде Чапека при температуре +25°C, от 4 до 5 см в диаметре на агаризованном сусле. Морфология колоний на среде Чапека схожа у исследуемых штаммов (рис. 2, а). К основным определительным признакам относится окраска и структура поверхности [19], у изученных культур на среде Чапека колонии достаточно тонкие, прижатые, коричневого цвета, с бесцветным краем и темно-окрашенной центральной частью. Реверс колоний темно-коричневый. На среде сусло-агар колонии *H. resinae* более объемные, светло-коричневые, благодаря многочисленным спороношениям выглядят «песчаными», гранулированными, край колонии более светлый. Реверс колоний на сусле темно-коричневый, у некоторых штаммов отмечено образование белого воздушного мицелия на верхней поверхности в виде радиально расходящихся из центра лучей (рис. 2, б). Таким образом, подтверждено, что выращенные культуры морфологически соответствуют описанию вида *H. resinae*, а также подтверждена идентичность штаммов и чистота проведенного эксперимента.

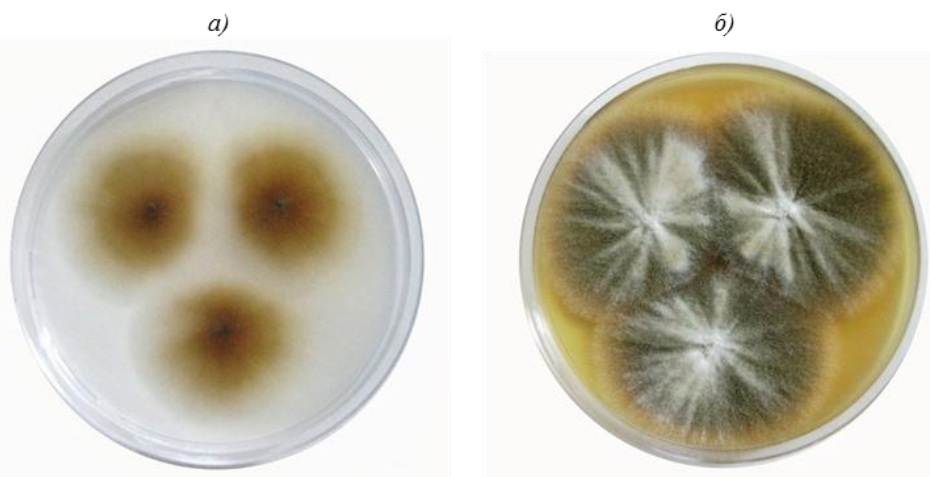


Рис. 2. Культура гриба *Hormoconis resinae* на среде Чапека (а) и агаризованном сусле (б)

Помимо морфологического подтверждения проведено микроскопическое исследование содержимого пробирок, которое показало наличие хорошо сформированных спороношений, по которым определяется *H. resinae* (рис. 3). Для них характерно наличие двух видов спор – это конидии и рамоконидии. Конидии более мелкие по размеру (приблизительно  $(3-6) \times (2-3)$  мкм), эллипсоидальной или яйцевидной формы, одноклеточные с гладкой поверхностью. Рамоконидии более крупные, вытянутые, цилиндрической формы, а также одноклеточные, но иногда бывают и двухклеточные с гладкой или шероховатой поверхностью. По размеру рамоконидии приблизительно 8–20 мкм в длину и 3–5 мкм в ширину. На вершине рамоконидий находятся специальные бугорки, на которых образуются собственно конидии. Конидии собраны в цепочки, чаще всего по 2–3 шт., иногда сидят одиночно. Возможно также образование конидий без рамоконидий – сразу на специальных гифах, которые

называются конидиеносцы. Вид *H. resiniae* очень схож по строению спороношений с видами рода *Cladosporium*, из-за чего долгие годы «жеросиновый» гриб относили к виду *Cladosporium resiniae*. Однако в настоящее время гриб относится к отдельному роду и виду *H. resiniae*, отличительной чертой от видов рода *Cladosporium* служит отсутствие хорошо различимых рубчиков на конидиях [19, 20]. Вышеперечисленные микроморфологические признаки характерны для всех семи изучаемых штаммов, что в совокупности с внешним сходством подтверждает идентичность штаммов и отсутствие заражения во время хранения на питательных средах.

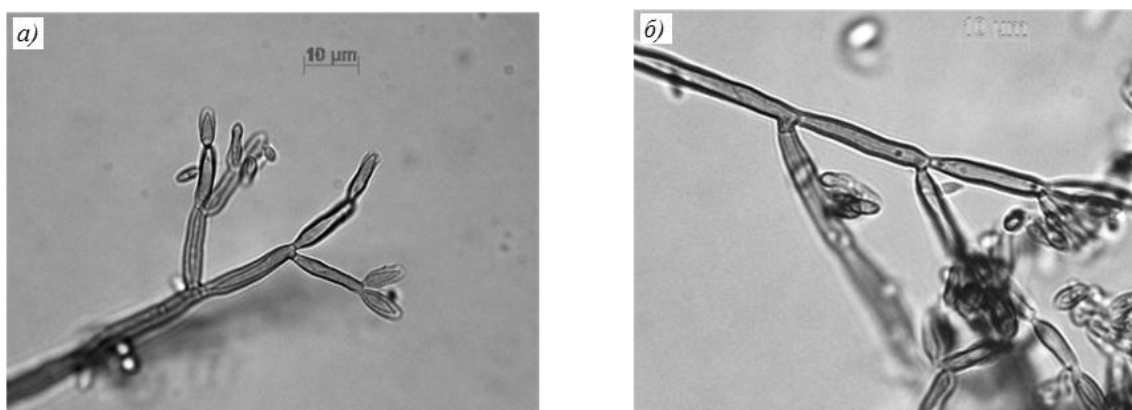


Рис. 3. Спороношения гриба *Hormoconis resiniae*: рамконидии (а) и конидии (б)

Таким образом, после 3 мес инокулирования топлива культурами «жеросинового» гриба получены данные о сохранении у всех исследованных штаммов необходимых физиологических свойств, а именно – способности усваивать углеводороды авиационного топлива. Однако, как видно из результатов, значительно увеличилась лаг-фаза для начала роста микромицетов. Лаг-фаза роста микроорганизмов соответствует периоду физиологического приспособления, включающего индукцию ферментов, необходимых для усвоения питательных элементов. На продолжительность лаг-фазы влияет ряд причин, среди которых основные – это условия культивирования культуры до приготовления споровой суспензии и возраст инокулируемого материала. Что касается первой причины, если источники энергии в новой среде будут отличаться от предыдущих, где находилась культура, то для адаптации к новым условиям может потребоваться синтез новых ферментов, ранее не продуцируемых ввиду отсутствия необходимости. По поводу второй причины – также может потребоваться время для адаптации в случае, если споровая суспензия приготовлена из старой культуры, находящейся в стационарной фазе. Под стационарной фазой понимается время, когда происходит замедление роста гриба, поскольку постепенно происходит истощение питательных веществ и накопление токсичных метаболитов. Ей предшествует фаза экспоненциального роста, во время которой микроорганизмы наиболее активно растут и потребляют питательные вещества из внешней среды [21].

В данном случае возраст инокулируемого материала или споровой суспензии был одинаковым для всех семи штаммов и составлял 12 сут. Однако срок хранения в коллекции, а также количество пересевов на питательных средах существенно различались, поскольку штаммы выделены в разное время в различных местах и климатических зонах. Тем не менее показано, что отсутствует связь между продолжительностью хранения на питательной среде и длительностью лаг-фазы для

начала развития в среде топлива. Например, раньше всех начал образовывать мицелиальные сгустки штамм *viam58*, хранившийся в коллекции 12 лет, а штамм *viam179*, хранившийся в коллекции всего 4 года, смог начать свое развитие только к концу третьего месяца. По-видимому, время, необходимое для запуска синтеза ферментов, способных расщеплять длинные углеводороды, является индивидуальной внутриштаммовой особенностью, которую невозможно прогнозировать при резкой смене внешних условий.

Основываясь на предыдущем выводе, при проведении испытаний надо обязательно учитывать длительность лаг-фазы, ее изменения при смене среды культивирования и других условий. Несмотря на то, что все штаммы в целом сохранили свою способность к росту в топливе, метод субкультивирования или хранения на питательных средах не подходит для поддержания активных штаммов микромицетов. Поскольку длительность испытаний, согласно ГОСТ 9.023–74, составляет 21 сут, то в случае применения таких культур возможен риск получения неправильных результатов о грибостойкости топлив или об эффективности биоцидных присадок к топливу. Это подтверждают результаты данного эксперимента, когда признаки роста появились у ряда штаммов после 2–3 мес испытания.

Испытания физиологической активности семи штаммов *H. resinae* продолжены после 3 мес инокулирования и выделения их на питательные среды. Полученные таким образом культуры, т. е. повторно реизолированные из топлива, также выращены на чашках Петри, повторно приготовлена споровая суспензия и внесен посевной материал в новые пробирки с топливом и минеральной средой по методике, использованной ранее. В результате во всех пробирках признаки роста появились в течение первых двух недель, а к 21 сут, т. е. к окончанию испытаний, согласно ГОСТ 9.023–74, в пробирках наблюдали крупные мицелиальные сгустки на границе раздела фаз. Таким образом, можно сделать вывод о том, что рабочие культуры «керосинового» гриба *H. resinae* необходимо дополнительно хранить в водно-топливной среде для наилучшего сохранения физиологических свойств и поддержания активности штаммов.

Повторно реизолированные активные штаммы *H. resinae*, полученные в ходе данного исследования, также дополнительно депонированы в музейную коллекцию микроорганизмов ФГУП «ВИАМ» методами лиофилизации и криоконсервации.

### Заключения

Таким образом, после многолетнего хранения в коллекции методом субкультивирования семь штаммов вида *H. resinae* (*viam44*, *viam57*, *viam58*, *viam59*, *viam79*, *viam179*, *viam180*) сохранили свою способность расти за счет углеводов авиационного топлива. Однако существенно увеличилась лаг-фаза (или время, необходимое для начала активного роста в топливе) – с 1 до 3 мес. У повторно реизолированных культур признаки роста появились в течение первых двух недель, таким образом, лаг-фаза уменьшилась до периода, подходящего для проведения испытаний.

Поскольку длительность испытаний топлив на грибостойкость по ГОСТ 9.023–74 составляет 21 сут, полученные результаты следует учитывать при выборе метода хранения и условий культивирования перед началом испытаний. Наиболее эффективными способами хранения с точки зрения сохранения необходимых физиологических свойств считаются методы лиофилизации и криоконсервации. Однако они относятся к методам долгосрочного хранения, восстановление культуры

требует определенного времени и не всегда применимо в условиях его ограниченности. Для наиболее оперативного проведения испытаний рекомендуется использовать рабочую коллекцию микромицетов, а значит, рабочие культуры «керосинового» гриба *H. resinae* необходимо дополнительно хранить в водно-топливной среде и производить высевы на питательные среды непосредственно при подготовке к проведению испытаний. При пересмотре ГОСТ 9.023–74 рекомендуется внести изменения в методику в части, касающейся применения и хранения культур микроорганизмов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Коваль Э.З., Сидоренко Л.П. Микодеструкторы промышленных материалов. Киев: Наукова думка, 1989. 187 с.
2. Hamme J.D.V., Singh A., Ward O.P. Recent advances in petroleum microbiology // *Microbiology and molecular biology reviews*. 2003. No. 67 (4). P. 503–549.
3. Rauch M.E., Graef H.W., Rozenzhak S.M. et al. Characterization of Microbial Contamination in United States Air Force Aviation Fuel Tanks // *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*. 2006. No. 33 (1). P. 29–36.
4. Семенов С.А., Гумаргалиева К.З., Заиков Г.Е. Биоповреждения материалов и изделий техники // *Горение, деструкция и стабилизация полимеров*. СПб.: Научные основы и технологии, 2008. С. 73–99.
5. Каблов Е.Н. Ключевая проблема – материалы // *Тенденции и ориентиры инновационного развития России*. М.: ВИАМ, 2015. С. 458–464.
6. Каблов Е.Н., Ерофеев В.Т., Светлов Д.А., Смирнов В.Ф., Богатов А.Д. Биоповреждения в космических аппаратах // *Сб. докл. Междунар. науч.-техн. конф. «Композиционные материалы. Теория и практика»*. Пенза, 2015. С. 40–46.
7. Crous P.W., Braun U., Schubert K., Groenewald J.Z. Delimiting *Cladosporium* from morphologically similar genera. *Studies in Mycology*. 2007. No. 58. P. 33–56.
8. Кондратюк Т.А., Харкевич Е.С., Захарченкова В.А. и др. Биоповреждение авиационного топлива ТС-1 микроскопическими грибами // *Микология и фитопатология*. 2007. Т. 41. №5. С. 442–448.
9. McVea G.G., Solly R.K. Control of fuel microorganisms with magnetic devices: laboratory investigation with *Hormoconis resinae* // *Aircraft Materials Technical Memorandum*. 1991. No. 408. P. 1–11.
10. Martin-Sanchez P.M., Gorbushina A.A., Kunte H.J., Toepel J. A novel QPCR protocol for the specific detection and quantification of the fuel-deteriorating fungus *Hormoconis resinae*. *Biofouling*. Taylor&Francis. 2016. Vol. 32. No. 6. P. 635–644.
11. ГОСТ 9.023–74. ЕСЗКС. Топлива нефтяные. Метод лабораторных испытаний биостойкости топлив, защищенных противомикробными присадками. Защита от коррозии. Часть 6. Защита от биоповреждений. М.: Изд-во стандартов, 1994. 9 с.
12. Каблов Е.Н., Старцев В.О. Системный анализ влияния климата на механические свойства полимерных композиционных материалов по данным отечественных и зарубежных источников (обзор) // *Авиационные материалы и технологии*. 2018. №2 (51). С. 47–58. DOI: 10.18577/2071-9140-2018-0-2-47-58.
13. Кривушина А.А., Горяшник Ю.С. Способы защиты материалов и изделий от микробиологического поражения (обзор) // *Авиационные материалы и технологии*. 2017. №2 (47). С. 80–86. DOI: 10.18577/2071-9140-2017-0-2-80-86.
14. Каблов Е.Н. Инновационные разработки ФГУП «ВИАМ» ГНЦ РФ по реализации «Стратегических направлений развития материалов и технологий их переработки на период до 2030 года» // *Авиационные материалы и технологии*. 2015. №1 (34). С. 3–33. DOI: 10.18577/2071-9140-2015-0-1-3-33.

15. Полякова А.В., Кривушина А.А., Горяшник Ю.С., Бухарев Г.М. Испытания на микробиологическую стойкость в натуральных условиях различных климатических зон // Труды ВИАМ: электрон. науч.-технич. журн. 2016. №4 (40). Ст. 11. URL: <http://www.viam-works.ru> (дата обращения: 25.03.2019). DOI: 10.18577/2307-6046-2016-0-4-11-11.
16. Vainio A.E.I. Amylolytic yeast: expression of *Hormoconis resinae* glucoamylase P in *Saccharomyces cerevisiae*. PhD Thesis. Turun Yliopisto Institute, Finland, 1996. P. 3–8.
17. Morgan P., Watkinson R.J. Biodegradation of components of petroleum. *Biochemistry of microbial degradation*. 1994. P. 1–31.
18. Rafin C., Veignie E. *Hormoconis resinae*, the kerosene fungus: Handbook of hydrocarbon and lipid microbiology. Springer International Publishing AG, 2018. P. 16–21.
19. Кривушина А.А., Чекунова Л.Н., Мокеева В.Л. Морфологические особенности штаммов «керосинового» гриба *Hormoconis resinae* при росте в авиационном топливе и на питательных средах // Микология и фитопатология. 2019. №1. С. 23–32.
20. Domsch K.H., Gams W., Anderson T.H. *Compendium of Soil Fungi* (2nd ed.). Lubrecht & Cramer Ltd, 2007. 672 p.
21. Цавкелова Е.Л., Климова С.Ю., Чердынцева Т.Л., Нетрусов Л.И. Микроорганизмы – продуценты стимуляторов роста растений и их практическое применение (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 2006. Т. 42. №2. С. 133–143.