

**ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
МИКРОБНЫХ КОМПЛЕКСОВ
ВЕРХОВЫХ ТОРФЯНИКОВ —
АНАЛИЗ ПРИЧИН МЕДЛЕННОЙ
ДЕСТРУКЦИИ ТОРФА**



**ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
МИКРОБНЫХ КОМПЛЕКСОВ
ВЕРХОВЫХ ТОРФЯНИКОВ —
АНАЛИЗ ПРИЧИН МЕДЛЕННОЙ
ДЕСТРУКЦИИ ТОРФА**

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2013

УДК 574.4: [631.46:552.577.086](470+571)

ББК 28.080.3+26.343.4+40.3

Ф94

Функционирование микробных комплексов в верховых торфяниках — анализ причин медленной деструкции торфа. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 128 с., ил.

В монографии приводятся и обсуждаются результаты многолетних исследований авторов в области изучения физико-химических и микробиологических свойств торфяных почв Европейской и Азиатской (Западная Сибирь) частей России. Основное внимание при этом акцентируется на проблеме медленной деструкции торфа в верховых торфяниках. Установлено, что в верховых торфяниках содержится огромная грибная биомасса, в её структуре доминирует активный компонент — мицелий. Однако его жизнеспособность, как и прорастание спор грибов, падает с глубиной. Низкое разнообразие и низкая доля бактерий гидролитического блока в этих почвах связаны, возможно, с ингибирующим действием сфагнолов. Кислая реакция среды, низкие температуры и недостаток питательных элементов не являются главными факторами, ограничивающими деструкцию торфа. Наиболее значимым фактором, обеспечивающим замедленную деструкцию сфагнома на первых этапах сукцессии, является сложный полисахаридный состав стеблей сфагнома, который с трудом используется в качестве источника углерода даже грибами. В толще торфяников в качестве факторов, ограничивающих деструкцию торфа, наиболее значимыми представляются обилие фенольных соединений и анаэробные условия, в которых эти вещества обладают особой токсичностью и не дают работать гидролитическим ферментам.

Ключевые слова: верховые торфяники, деструкция торфа, микробные комплексы, экологические факторы, структура бактериальных и грибных сообществ, жизнеспособность микроорганизмов, механическая и химическая устойчивость сфагнома, сфагнаны, сфагнолы, экологические функции

Авторы:

Т.Г. Добровольская, А.В. Головченко, Д.Г. Звягинцев, Л.И. Инишева, А.В. Кураков, А.В. Смагин, Г.М. Зенова, Л.В. Лысак, Т.А. Семёнова, А.Л. Степанов, А.М. Глушакова, Т.Н. Початкова, О.С. Кухаренко, А.В. Качалкин, А.В., Л.А. Поздняков, О.Ю. Богданова

Ответственный редактор:

член-корреспондент РАН И.Ю. Чернов

Рецензенты:

доктор биологических наук А.И. Поздняков

доктор географических наук Л.Ф. Литвин

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 12-04-07129



Издание РФФИ не подлежит продаже

© Коллектив авторов, текст, иллюстрации, 2013

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2013

ISBN 978-5-87317-892-6

Оглавление

1. Торфяные болота. <i>Инишева Л.И.</i>	5
1.1. Введение	5
1.2. Химический состав растений-торфообразователей	5
1.3. Степень разложения торфа	9
2. Сфагновые мхи — основные торфообразователи верховых торфяников. <i>Глушакова А.М.</i>	12
2.1. Особенности строения и размножения	13
2.2. Разнообразие сфагновых мхов и образование ими фитогенного рельефа.....	16
3. Генезис торфяных почв и определение понятия «торфяная почва». <i>Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Инишева Л.И.</i>	18
4. Физико-химическая характеристика верховых и низинных торфяников. <i>Кухаренко О. С., Початкова Т.Н., Поздняков Л.А.</i>	20
5. Водно-физические свойства, состав почвенного воздуха и кинетика биодеструкции в верховых торфяниках. <i>Смагин А.В.</i>	27
6. Микробные сообщества торфяных почв	39
6.1. Численность и структура грибных сообществ. <i>Головченко А.В.</i>	39
6.2. Жизнеспособность грибов в торфяниках. <i>Головченко А.В., Кураков А.В.</i>	41
6.3. Таксономический состав грибных сообществ. <i>Головченко А.В., Кураков А.В., Семёнова Т.А.</i>	42
6.4. Функции грибов, связанные с деструкцией торфа. <i>Головченко А.В., Кураков А.В., Качалкин А.В.</i>	45
6.5. Численность и таксономическая структура бактериальных комплексов. <i>Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Кухаренко О.С.</i>	47
6.6. Физиологическое состояние и жизнеспособность бактерий	49
6.6.1. Кинетический метод определения физиологического состояния бактерий <i>in situ</i> . <i>Якушев А.В., Кухаренко О.С.</i>	49
6.6.2. Окрашивание флуоресцентным красителем live-dead, наноформы бактерий в верховых торфяниках. <i>Лысак Л.В.</i>	55
6.7. Бактерии — антагонисты фитопатогенных грибов в сфагновых мхах. <i>Добровольская Т.Г.</i>	61
6.8. Антагонистические взаимоотношения бактерий и грибов, выделенных из торфяных почв. <i>Добровольская Т.Г., Кураков А.В.</i>	61
7. Анализ экологических факторов, ограничивающих функционирование микробных сообществ и деструкцию верхового торфа.....	65
7.1. Низкая концентрация кислорода	65
7.1.1. Численность, биомасса и разнообразие грибов и дрожжей. <i>Кураков А.В., Головченко А.В., Качалкин А.В.</i>	66

7.1.2. Численность и разнообразие бактерий и актиномицетов. <i>Добровольская Т.Г., Зенова Г.М.</i>	70
7.1.3. Активность ферментов. <i>Добровольская Т.Г.</i>	72
7.1.4. Структура и функционирование микробных сообществ в торфяных почвах верхового типа — модельный эксперимент. <i>Головченко А.В., Добровольская Т.Г., Кухаренко О.С., Семёнова Т.А., Богданова О.Ю., Степанов А.Л.</i>	73
7.1.5. Активность микробных сообществ и деструкция торфа в мелиорируемых торфяниках. <i>Добровольская Т.Г., Головченко А.В.</i>	80
7.2. Низкие температуры	81
7.2.1. Грибы и дрожжи. <i>Головченко А.В., Семёнова Т.А., Богданова О.Ю., Качалкин А.В.</i>	81
7.2.2. Бактерии и актиномицеты. <i>Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Кухаренко О.С., Зенова Г.М.</i>	84
7.2.3. Активность ферментов. <i>Добровольская Т.Г.</i>	88
7.3. Кислая реакции среды. <i>Добровольская Т.Г.</i>	89
7.4. Недостаток питательных элементов. <i>Добровольская Т.Г., Качалкин А.В.</i> ..	92
7.5. Химическая и механическая устойчивость сфагнома. <i>Добровольская Т.Г., Головченко А.В.</i>	96
7.6. Антимикробная активность сфагнома	100
7.6.1. Сфагнаны. <i>Добровольская Т.Г.</i>	100
7.6.2. Сфагнолы. <i>Добровольская Т.Г., Якушев А.В., Кухаренко О.С.</i>	101
8. Заключение. <i>Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г.</i>	107
8.1. Почему медленно разлагается верховой торф?	107
8.2. О прогнозах ускорения деструкции торфа в связи с глобальным изменением климата	109
8.3. Экологические функции микробных комплексов торфяников	110
9. Литература	114

1. Торфяные болота

1.1. Введение

Торфяные болота встречаются почти во всех странах мира. Их площадь по последним данным составляет 176 млн. га. Общая площадь торфяных месторождений в России в границах промышленной залежи торфа достигает 47,6 млн. га, что составляет 31,4% от мировых запасов и обеспечивает России 1-е место в мире по их запасам. По последним оценкам специалистов с использованием новейших топографических и специальных карт, материалов аэро- и космической съёмки, достоверные запасы торфа в стране могут быть увеличены до 250 млрд., т.е. в 1,5 раза, в основном за счёт выявления новых торфяных месторождений. При этом до 50% запасов торфа относится к верховому типу. Верховые болота это уникальные природные образования, покрывающие территорию Северо-Западной, центральной части России, Западно-Сибирской низменности.

Важно отметить, что болотообразование наиболее развито в тех районах, где количество осадков заметно преобладает над испарением. Для того чтобы начался процесс заболачивания, помимо избытка влаги необходимы понижение в рельефе, задерживающее сток, и водоупор в виде грунта с малой водопроницаемостью. В качестве водоупора может выступать и близкое к поверхности зеркало грунтовых вод. Северная часть полушария — это пояс наибольшей заболоченности и заторфованности с преобладанием верховых болот. На верховых болотах преимущественно атмосферного питания произрастают растения олиготрофного типа, не требовательные к минеральному питанию.

1.2. Химический состав растений-торфообразователей

Растительность болот характеризуется широким разнообразием ее химического состава, который в дальнейшем и направляет биохимические процессы преобразования болотных растений. Возникает вопрос — можно ли по химическому составу классифицировать болотные растения? Растения-торфообразователи, в зависимости от минерального питания, делятся, прежде всего, на верховые, низинные и переходные. А далее их химический состав будет различаться по группам: моховая, травянистая, древесная. Рассмотрим растительный покров верховых болот.

Древесный ярус представлен сосной различных болотных форм; кустарничковый покров составляют болотный мирт, подбел, багульник, голубика, водяника, клюква; травяной ярус представлен пушицей, очеретником, шейхцерией, осоками. В моховом покрове основной фон составляют сфагновые мхи: *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. rubellum*, *S. balticum*, *S. fallax*, *S. riparium*, *S. teres* и др. Общее количество растений верхового типа невелико (около 20 видов). Для сравнения: растений эвтрофного типа — более 100. Рассмотрим химический состав растений торфообразователей.

Элементный состав сфагновых мхов

Определение элементного состава в видах рода *Sphagnum* на территории Западно-Сибирской равнины проводили методом нейтронно-активационного анализа на исследовательском реакторе ИРТ-Т (Бабешина, 2011). В 26 видах рода

Sphagnum установили содержание 27 элементов. Из них к макроэлементам (концентрация которых в растениях превышает 0,01%) относятся Ca, K, Na, Mn и Fe; к микроэлементам (концентрация от 0,00001 до 0,01%) — As, Ba, Br, Ce, Co, Cr, Cs, Hf, La, Mo, Rb, Sb, Sc, Sm, Zn, Th, Sr, U; к ультрамикроэлементам (концентрация которых ниже 0,00001%) — Eu, Lu, Tb, Yb.

Установлено, что у всех исследуемых видов первое место по количеству занимает калий. Его усредненное значение 9 593 мг/кг. Такой результат подтверждает ранее опубликованные данные для разных территорий (Карелия, Эстония, Финляндия), свидетельствующие о том, что сфагновые мхи являются концентраторами калия. Известно также, что этот элемент концентрируется в растущих тканях и наибольшее его количество поглощается во время интенсивного нарастания вегетативной массы. Калий играет важную роль в регуляции поглощения и транспорта воды по растению, способствуя гидратации коллоидов цитоплазмы. Присутствие калия необходимо в процессах включения фосфата в органические соединения, для синтеза белков и полисахаридов. Он активизирует работу более 60 растительных ферментов. Имеющиеся данные указывают на то, что адсорбируясь на поверхности белков, калий изменяет конформацию их молекул (Бабешина, 2011).

Основными органическими соединениями, из которых состоят ткани растений торфообразователей, являются углеводы (простые сахара, гемицеллюлоза и целлюлоза), липиды (жиры, воска и смолы), белки и лигнин. Углеводы являются преобладающим компонентом растений и составляют 40–80% органической массы растений. Они в первую очередь используются микроорганизмами, и поэтому распад растительных остатков протекает наиболее интенсивно сразу же после отмирания растений.

Углеводы. Углеводная часть растений сосредоточена в трех группах веществ: водорастворимых, легкогидролизуемых и трудногидролизуемых. Водорастворимые углеводы состоят преимущественно из моно-, ди- и полисахаридов, а также пектиновых веществ. Важнейшие моносахариды торфа — это гексозы (глюкоза, манноза, галактоза, фруктоза) и пентозы (ксилоза, арабиноза, метилпентоза). Из дисахаридов присутствует сахароза, лактоза, мальтоза и целлобиоза. К водорастворимым полисахаридам относится крахмал. Пектиновые вещества представляют собой сложный химический комплекс пентоз, гексоз и уроновых кислот. Легкогидролизуемые углеводы (ЛГ), условно называются гемицеллюлозами, представляют собой полимеризованные сахара — гексозаны ($C_6H_{10}O_5$)_n, пентозаны ($C_5H_8O_4$)_n, а также полиуроновые кислоты. Трудногидролизуемая часть органического вещества отождествляется с целлюлозой. Сфагновые мхи характеризуются низким содержанием целлюлозы (15–20%) и негидролизуемых веществ, большим количеством легко гидролизуемых и водорастворимых соединений (42–52%).

Известно, что более доступны для микроорганизмов простые сахара. Преобладающими компонентами углеводного комплекса растений являются целлюлоза и гемицеллюлоза. Они составляют половину всех органических веществ растений и определяют состав торфообразователей, влияющий на процессы их деструкции. Гемицеллюлозы более устойчивы к микробному разложению, чем целлюлоза, а пентозы инертнее, чем гексозы. Сфагновые и зеленые мхи (более низ-

коорганизованные торфообразователи), а также некоторые травы (осоки, пушица, шейхцерия) отличаются повышенным содержанием гемицеллюлозы (Раковский, Пигулевская, 1978); древесные породы и тростник содержат больше целлюлозы.

Кроме того, растения-торфообразователи различаются по составу гемицеллюлоз. Олиготрофные растения (сфагновые мхи, шейхцерия), в отличие от евтрофных (осоки, тростник), в составе легкогидролизуемых углеводов содержат обычно меньше пентозанов, чем гексозанов. Так, *Sphagnum magellanicum* имеет в своем составе 37% пентозанов и 63% гексозанов, *Sphagnum cuspidatum* и *Sphagnum fuscum* — 42 и 58%, а шейхцерия — 39 и 61%. Особенно выделяется пушица, у которой количество пентозанов достигает 80%. Это приближает ее к торфообразователям низинного типа; в осоке в среднем 70%, в тростнике 65%, в древесине лиственных пород — более 80% пентозанов от суммы легкогидролизуемых углеводов.

На основании анализа углеводного состава болотных растений можно предположить, что быстрее будут разлагаться микроорганизмами остатки древесины, тростника, замедленными темпами — осока, шейхцерия, пушица, затем сфагновые и зеленые мхи. Повышенное накопление гумуса (гумификация) и, следовательно, более высокую степень разложения следует ожидать соответственно при трансформации древесины, осоки, пушицы, тростника; пониженное содержание гумуса и низкую степень разложения — при трансформации сфагновых, гипновых мхов и шейхцерии.

Химический состав углеводов торфообразователей оказывает существенное влияние на процесс гумификации, обуславливая выход и структуру гуминовых кислот. Было установлено, что пентозы активнее вступают в реакцию с аминокислотами, образуя высоко конденсированные азотсодержащие вещества, подобные гуминовым кислотам (Маль, 1982). Поэтому можно ожидать более высокий выход гумусовых веществ при трансформации растительных остатков, обогащенных пентозами и аминокислотами.

Среди полисахаридов мхов обнаружены специфические соединения — сфагнаны, которые представляют собой сильно разветвленные сложные полисахариды-рамногалактуронаны, соединенные гликозидными связями с ксилозоглюкоманнанами и целлюлозой. Сфагнаны содержат значительное количество карбонильных групп (до 52%) и содержат фенольные структурные фрагменты. Присутствие карбонильных групп и фенольных фрагментов в полисахаридах сфагнума связывают с его антимикробной активностью.

Белки и аминокислоты. На втором месте после углеводов по устойчивости к микробной деструкции находятся белковые соединения, состоящие из аминокислот. Содержание белков в растениях-торфообразователях оценивается в количестве 2–10%. Наиболее обогащена аминокислотами ольха, менее обогащены стебли тростника. Выявлено (Козловская и др., 1978), что аминокислотный состав белков является характерным видовым признаком растений. Например, в сфагновом мхе преобладает лейцин, глютаминовая кислота и глицин, в зеленых мхах и осоках — пролин. Различные аминокислоты также имеют неодинаковую микробиологическую устойчивость. В первую очередь разлагается пролин, гистидин, тирозин и лизин (Маль, 1982). Содержание этих аминокислот выше всего в ольхе, ниже в тростнике. Осоки занимают промежуточное положение. На основании

этих данных можно ожидать более быстрое разложение в почве остатков ольхи, затем осоки и медленнее всего — тростника.

Однако аминокислотный состав белков не будет вносить существенный вклад в устойчивость растений к биохимической деструкции ввиду менее значимых, по сравнению с углеводным комплексом, различий между растениями. Более существенное влияние на процессы трансформации оказывает суммарное количество аминокислот и других азотсодержащих соединений, о количестве которых судят по относительному обилию общего азота и величине C/N (Александрова, 1980).

Растения-торфообразователи верховых болот содержат не более 1,5% азота на ОВ, причем основные торфообразователи — сфагновые мхи — отличаются минимальным содержанием азота, около 1% на ОВ (Бороздина, 1965). Основные торфообразователи низинных болот (тростник, хвощ, ольха, осоки) содержат значительно больше азота — около 2,5%, хотя и здесь есть отдельные виды осок и мхов, количество азота в которых не превышает такового у эвтрофных растений. Низкие концентрации азота не способствуют активизации микробиологической деятельности, что приводит к снижению темпов трансформации растительных остатков при торфообразовании.

Лигнин. Самым устойчивым к трансформации компонентом растений является лигнин, который представляет собой смесь веществ ароматической природы. Его содержание в торфообразователях составляет от 0 (в сфагновых мхах) до 28% (в кустарниках). Более сложным строением отличается лигнин лиственных пород. Ещё в начале прошлого столетия, работами Ваксмана (Waksman, 1932) было показано, что поступающий с растительным опадом в почвы лигнин, может рассматриваться, как прогуминовое вещество. К настоящему времени установлено, что комплексная ароматическая структура, коллоидные и гидрофобные свойства лигнина, наряду с его высокой биохимической стабильностью позволяют описать пути превращения лигнина в почвах. Прослежены превращения ароматических структур лигнинового происхождения в ряду: растения — опад — почвы — гуминовые кислоты — погребённое органическое вещество (Ковалёва, Ковалёв, 2009). Однако эти исследования не объясняют процессы гумусообразования при разложении остатков моховой растительности, не содержащей лигнина. В настоящее время методами спектроскопии ЯМР ^1H и ^{13}C подтверждено, что сфагновый мох и хвощ топяной не содержат лигнина. Препараты, полученные из них как диоксанлигнины, представлены смесью лигнанов и флавоноидов, биогенетически родственных лигнину (Каницкая и др., 1999). Низкая степень разложения и гумификации сфагнового торфа связана именно с отсутствием лигнина в сфагнуме (Бамбалов, 2007).

Однако, рассуждая о степени разложения торфа, необходимо учитывать два процесса — минерализацию и гумификацию. Если на вопрос — почему не происходит гумификация сфагнового торфа — существует ответ — отсутствие лигнина в сфагновых мхах, то на вопрос — почему так медленно идёт минерализация — окончательного ответа нет. Называют множество факторов, тормозящих процесс разрушения сфагноума, что приводит к накоплению и сохранению огромных количеств растительных волокон мха.

Гуминовые и фульвокислоты. Следует особо остановиться на «протогумусовых» веществах. К группе «протогумусовых» отнесены вещества, переходящие

из растений в щелочной раствор (Раковский, Пигулевская, 1978). Их называют гуминовыми и фульвокислотами. Вместе с тем исследованиями Орлова (1974), который разработал критерии диагностики гуминовых кислот (ГК), а также Бамбалова (1983) и Лукошко с соавторами (1988) было убедительно доказано отсутствие гумусовых кислот в растениях. Было установлено, что синтез первичных, неустойчивых ГК происходит только при отмирании растений, при этом лигнин высших растений является основой для формирования структурных фрагментов гумусовых кислот (Бамбалов, 2001; Ковалёв, Ковалёва, 2009). Процесс образования протогуминов не ограничивается образованием полифенолов, так как выявлено обязательное присутствие в гуминовых кислотах около 30% мономеров, содержащих азот (Раковский, Пигулевская, 1978). Образовавшиеся структуры ГК, претерпевая незначительные изменения, далее переходят в торф. Сегодня большинство исследователей признали, что ГК являются специфическими почвенными образованиями. В последнее время к гуминовым кислотам особых классов стали относить ГК сапропелей, морских осадков и горючих сланцев (Кречетова, 1996).

Липиды. Важным компонентом торфообразователей и торфа, являются липиды. Липиды составляют от 1 до 20% органической массы в зависимости от вида растений. Общие сведения по свойствам липидов торфообразователей и торфов изложены в работах Лиштвана и Короля (1975), Раковского и Пигулевской (1978), Боголюбовой (1990). По современным представлениям, они отличаются большой стойкостью к разложению и накапливаются в органическом веществе торфа, образуя ценное битуминозное сырье. В сфагновых торфах Западной Сибири содержится 3,4–4,2% битума, в низинных — 2,6–3,9% (Маслов, Архипов, 2005).

Фенолы. Говоря о химическом составе торфообразователей, нельзя не упомянуть вещества-антисептики (разнообразные фенольные соединения — фенол-кислоты, флавоноиды, кумарины), которые, несмотря на малые количества, существенно снижают темпы разложения болотных растений. По данным разных авторов их содержание в основных растениях-торфообразователях не превышает 1–1,5% от органической массы (Ривкина и др., 1957; Бабешина, 2011). Они обнаружены в сосне, иве, вересковых кустарниках, некоторых травах (аир, сушеница), сфагновых и гипновых мхах. Отчасти именно наличие антисептиков в составе болотных растений способствует их неполному разложению и консервации в деятельном слое торфяной залежи. Кроме того, локализация таких веществ в отдельных структурах клеток делает недоступными для микроорганизмов биохимически нестойкие вещества.

Одной из причин медленного разложения верхового торфа считается токсичность фенольных соединений, накапливающихся в больших количествах в сфагновом торфе, которые получили название сфагнолы. Сфагнолы в химическом отношении представляют собой смесь ароматических кислот, среди которых доминирует сфагновая кислота. Содержание фенольных соединений (фенолокислоты, флавоноиды и кумарины) составляет 0,4–0,6% и положительно коррелирует с противогрибковой активностью водных экстрактов сфагновых мхов.

1.3. Степень разложения торфа

Основным отличительным признаком болотного процесса почвообразования, его результатом является накопление торфа, полуразложившегося органиче-

ского вещества, возникшего в ходе замедленной гумификации и минерализации растений.

В состав торфа входят как растительные вещества, не изменившие своего анатомического строения, так и продукты торфообразования. Следовательно, органическая часть торфяных почв состоит как из неспецифических, так и специфических веществ, образовавшихся в ходе болотного процесса.

Разрушение веществ растительного происхождения и превращение их в торф происходят в результате сложных биохимических процессов, осуществляемых микроорганизмами и их ферментами. Их роль сводится к разрушению как легко, так и трудногидролизуемого комплекса растений, поступивших в торфяную залежь. Степень разложения торфа показывает отношение бесструктурной части (гумуса) к общему количеству торфа и изменяется от 5 до 70% (Лиштван, Король, 1975). Сохранившие структуру ткани растений, соответственно, составляют 30–95%.

Определяющее влияние химического состава растений на уровень деструкции органического вещества (ОВ) в торфяных почвах доказывает тот факт, что ботанически «чистые» виды торфа, т.е. состоящие почти целиком из растительных остатков одного вида, имеют постоянную для них и неизменно встречаемую в природе степень разложения. Так, степень разложения древесного торфа максимальна и составляет 40–50%, травяного торфа — 30–40% и мохового торфа — 25% и ниже. Раковский с соавторами (1978) указывает, что чем больше степень разложения отдельного торфа отличается от той величины, которая характерна для определенного вида растения, тем реже встречается он в природе. Эти различия он объясняет влиянием примеси других, не участвующих в ботаническом наименовании торфа видов растений, но, тем не менее, сохранивших свою структуру и различимых под микроскопом. Их присутствие часто заставляет болотоведов использовать в ботанической характеристике торфа три и более наименований растений.

Исследованиями Боголюбовой (1989, 1990) в Колхиде, Прибалтике, Кубе и Флориде показано, что связь степени разложения торфа с ботаническим составом его торфобразователей закономерна лишь в пределах отдельной области торфообразования и зависит от ее геотектонического режима и климата. Тем не менее, до сих пор считается, что ботаническая характеристика торфа целиком определяет его степень разложения и все остальные параметры его химического состава (Скобелева, 1967; Бамбалов, 1984; Бамбалов, Беленькая, 1993, 1998). В то же время исследователями отмечается определенная субъективность ботанического анализа (Dunberg et al., 1987; Bohlin, Namalainen, 1988). Неразложившиеся в торфе ткани болотных растений, на основании учета которых дается ботаническая характеристика торфа (при условии высокой квалификации и опыта оператора), несомненно, позволяют сделать заключение о степени разложенности торфа, но лишь в той степени, которая соответствует сохранности растений. В связи с этим, приоритетное значение, по сравнению с ботаническим, имеет химический анализ торфа, поскольку компоненты химического состава определяются инструментально, с более высокой точностью, и в меньшей мере подвержены фактору субъективности и случайности. Однако недостаток этого метода состоит в том, что при химической обработке определяемые вещества частично разрушаются.

Как меняется степень разложения по глубине залежи? Прежде считали, что она с глубиной торфяной залежи увеличивается, т.е. зависит от возраста. Однако, в залежах низинного типа послышное колебание степени разложения невысокое, с постепенным увеличением ко дну. В залежах верхового типа степень разложения резко меняется по стратиграфии залежи. Так, например, она может резко увеличиваться с глубиной в том случае, когда пласт верховых торфов подстилается переходными или низинными торфами. Обратное явление, т.е. снижение степени разложения, наблюдается по мере перехода от низинных торфов к верховым, и от древесных к моховым фитоценозам. Таким образом, колебания в степени деструкции торфа, безусловно, определяются его ботаническим составом по стратиграфии залежи (скопление торфа на определенной площади в виде пластов называют торфяными залежами). С изменением ботанического состава растительного покрова изменяется структура и биохимическая устойчивость органического вещества, поступающего в торфогенный слой. Это является причиной разной глубины гумификации его микроорганизмами.

К факторам, ускоряющим процесс биохимического разрушения, относятся высокий процент целлюлозы, общее содержание гексозанов и азотсодержащих соединений, активных минеральных элементов P_2O_5 , CaO и др. К числу факторов, тормозящих процесс распада, относятся содержание в органическом веществе антисептиков и биохимически устойчивых компонентов, а также недостаток в глубине торфа кислорода и наличие оксиароматических соединений. Действие этих факторов выражается в суммарном эффекте — степени разложения торфа.

2. Сфагновые мхи — основные торфообразователи верховых торфяников

Рассуждая о проблемах деструкции торфа в верховых торфяниках, представляется необходимым остановиться на основных растениях-торфообразователях — сфагновых мхах. Значимость этих растений как «болотных хозяев» очень точно и поэтично сформулирована в публикации Панова (2011), посвящённой развитию представлений о росте торфяных болот в 20-м веке. «Изучение метаболизма сфагновых мхов позволило выдвинуть гипотезу о росте болот как работе биохимических реакторов, сущность которых сводится к развитию среды существования сфагновых мхов — болотных “хозяев”. Аналогично болота сравнивались с вулканами, исторгающими из себя моховую лаву» (Панов, 2011).

Среди всего разнообразия высших растений моховидные образуют, пожалуй, наиболее обособленную группу. Оформилась даже особая, посвященная изучению моховидных, ботаническая наука — бриология. Мхами называют лишь одну, наиболее обширную группу отдела моховидных, — листостебельные, или настоящие мхи (*Bryopsida*). К ним относится, например, сфагновый мох. Моховидные, в подавляющем большинстве, многолетние растения. Но, независимо от продолжительности жизни, все они низкорослы (Савич-Любицкая, 1952; Абрамов, Абрамова, 1978).

Моховидные представляют собой древнюю и слепую ветвь развития растений. Древность моховидных подтверждается ископаемыми находками — в карбоне они уже определено существовали. Можно предположить, что именно в палеозое наметились такие основные линии развития моховидных, как печеночники, сфагновые и бриевые мхи. Геологическая летопись содержит немного сведений для восстановления картины их становления, выяснения филогенетического родства отдельных групп и путей их эволюции. Несомненно, однако, что у возникших в начале палеозоя моховидных, современные их семейства, а возможно, и роды, в основном сложились уже в середине мезозоя. Третичное время характеризуется появлением и расселением высокоспециализированных родов, уже очень близких или даже тождественных современным. В четвертичное время продолжалось расселение моховидных и трансформация их ареалов.

Таким образом, с давних пор они прочно заняли свое особое место в природе и сохранили его в сложных условиях формирования континентов, изменений климата, смены растительных покровов. С течением геологического времени не снизилось их морфологическое и таксономическое разнообразие, по-прежнему существенно их участие в формировании растительного покрова Земли, создании особого ландшафта и среды обитания для других растений и животных (Абрамов, Абрамова, 1978).

На территории России распространено более 400 видов мхов, из которых сфагнум имеет наибольшее экологическое и экономическое значение (Игнатов, Игнатова, 2003).

Совершенно уникальный ландшафт формируют представители подкласса сфагновых мхов, где имеется только один порядок с одним семейством сфагновых (*Sphagnaceae*) и с единственным родом сфагнум (*Sphagnum*), в котором насчитывают свыше 350 видов. Сфагновые мхи распространены от гор тропиков до арктической и субантарктической зон, но особенно широко представлены в

умеренной зоне северного полушария, где на верховых болотах такие виды, как сфагнум магелланский (*Sphagnum magellanicum*) и сфагнум бурый (*S. fuscum*), выступают доминантами растительного покрова. Нарастая ежегодно верхней частью побегов, снизу они отмирают и оторфовываются. Так в течение многих лет образуются огромные залежи торфа — важнейшего источника сырья, топлива, удобрения и пр.

В России по площади и запасам торфа преобладают верховые болота (занимающие, примерно, пятую часть ее территории), где, как уже было упомянуто выше, над всеми остальными растениями господствуют сфагновые (белые или торфяные) мхи (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968; Львов, 1973; Игнатов, Игнатова, 2003).

2.1. Особенности строения и размножения

Сфагновые мхи — многолетние растения небольших размеров, у разных видов они колеблются от 5 до 20 см. Стебли (каулидии) сфагновых мхов не имеет ризоидов, прямостоячие, редкооблиственные, с многочисленными густооблиственными боковыми ветвями (пучковидно-ветвистые). Вверху стеблей ветви собраны в головку (*capitulum*). Ниже *capitulum* ветви собраны в пучки; при этом часть ветвей каждого пучка оттопырена в сторону, благодаря чему побеги соединяются в более или менее плотные дерновинки или подушечки. Другая часть ветвей каждого пучка свисает вдоль стебля, образуя своеобразный фитиль, по которому передвигается вода. Стебель состоит из гиалодермы, склеродермы и сердцевины, без центрального пучка. Гиалодерма стебля представлена разным числом слоев клеток, максимально до пяти слоев. Ее клетки у большинства видов сообщаются между собой и с окружающей средой отверстиями, порами, иногда вместо отверстий имеются только утончения в оболочке. К центру от гиалодермы расположена механическая ткань склеродерма, по аналогии с древесиной, называемая древесинным (но не древесным) цилиндром. Она состоит из очень узких прозенхимных клеток с сильно утолщенными стенками бурого цвета. Механическая ткань занимает, как правило, незначительную часть стебля, поэтому у большинства видов сфагнума стебли слабые, поникающие. В центре расположена паренхима сердцевины. Анатомическое строение ветвей сходно со строением стебля, за исключением того, что в месте прикрепления листьев к ветвям почти у всех видов в гиалодерме образуются своеобразные водосборные, ретортовидные клетки. Эти клетки из брюшковидно расширенного основания кверху суживаются и на отогнутом верхнем конце имеют широкое отверстие.

Листья (филлидии) у сфагновых мхов диморфные, стеблевые, не сходные с веточными. Все они однослойные, без жилки, состоят из клеток двух типов: узких длинных хлорофиллоносных клеток, окружающих широкие бесцветные мертвые клетки со спиральными, кольчатыми утолщениями и порами в наружных стенках. Эти клетки называют гиалиновыми или водоносными. Стеблевые листья — разнообразные по форме: от лопатковидной до треугольной. Веточные листья черепитчато расположены на ветвях, часто они более мелкие, но так же, как стеблевые, разнообразны по форме. У сфагновых мхов форма и положение ассимиляционных клеток на поперечных срезах веточных листьев являются типичными и постоянными для каждого вида.

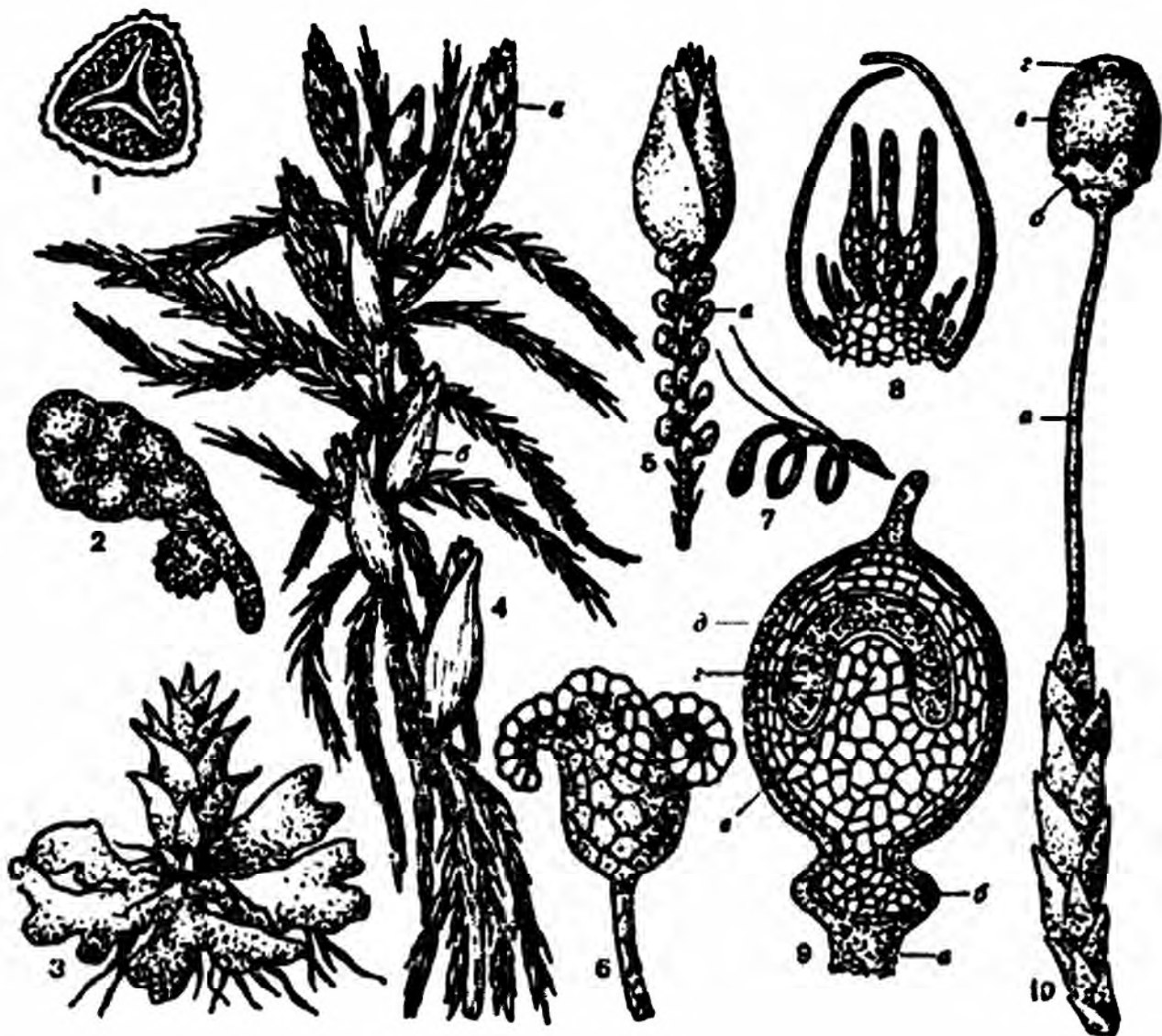


Рис. 1. Строение сфагновых мхов.

Условные обозначения: 1 — спора; 2 — молодая протонема; 3 — пластинчатая зрелая протонема с молодым листостебельным побегом (гаметофором); 4 — часть стебля с антеридиальными (а) и с архегониальными (б) ветвями; 5 — антеридиальная ветвь, частично лишенная листьев (а — антеридий); 6 — вскрывающийся антеридий; 7 — сперматозоид; 8 — верхушка архегониальной ветви на продольном срезе; 9 — продольный срез спорогония (а — ложноножка, б — стопа, в — колонка, г — спорангий, д — колпачок); 10 — зрелый спорогоний на ложноножке (а — ложноножка, б — остатки колпачка, в — коробочка, г — крышечка).

Через поры гиалиновых клеток листьев и стебля, через отверстия ретортовидных клеток, а также по капиллярным промежуткам между свисающими ветвями и стеблем, вода легко передается от одной части растения к другой, и это объясняет замечательную способность сфагновых мхов быстро и в большом количестве впитывать воду. При испарении воды гиалиновые клетки заполняются воздухом, поэтому сухие растения сфагнума приобретают беловатый оттенок. Сфагновые мхи демонстрируют высочайшую степень специализации растения-гаметофита, обеспечивающую поглощение воды, как из почвы, так и из атмосферы, быстрое ее передвижение по всему телу гаметофита и прочное удержание воды растением. Однако принцип поглощения воды растением основан исключительно на физических законах — капиллярности, гигроскопич-

ности, набухания, т.е. имеет место тонкая специализация на базе низкого эволюционного уровня.

Таким образом, анатомо-морфологические особенности сфагнума объясняют постоянство влажной среды, в которой они обитают. Побег нарастает в верхней части и постепенно отмирает снизу. Некоторые ветви на верхушке побега растут быстрее остальных и при отмирании стебля снизу дают начало новому побегу, поэтому дерновины сфагнума постепенно увеличиваются в объеме. В силу целого ряда причин, о которых речь пойдет ниже, разложение отмерших частей сфагнумов крайне затруднено, вследствие чего имеет место процесс торфонакопления. Неслучайно сфагновые мхи часто называют торфяными мхами (Слуто, 1970; Абрамов, Абрамова, 1978; Горожанкина, 2001).

Сфагнум может размножаться как спорами, так и вегетативно (рис. 1). Вегетативное размножение осуществляется участками стебля или ветвей. Этот механизм эффективен на малых расстояниях. Размножение спорами является основным при расселении сфагнума на большие расстояния — новые или пострадавшие от пожара или хозяйственной деятельности участки. Для образования растения из споры необходимо, чтобы она попала на подходящую почву — влажный торф. Лучше, если эта почва будет богата фосфором (растительные остатки или помет животных). Половые органы развиваются на специализированных боковых генеративных побегах, расположенных у вершины главного побега в пучках вместе с вегетативными побегами.

Созревание половых органов происходит осенью, а половой процесс может происходить либо осенью, либо весной следующего года. Одни виды сфагнума однодомные, другие — двудомные. Антеридиальные побеги имеют вид коротких, расширенных на вершине веточек с правильными рядами широких, черепитчато налегающих друг на друга листьев красноватого, желтого или темно-зеленого цвета. В пазухах этих листьев на длинных ножках расположены антеридии, вскрывающиеся на вершине зубцами. Длинные, нитевидные, спирально закрученные сперматозоиды имеют два жгутика. После созревания антеридиев ветви удлиняются и не отличаются по окраске от остальных отстоящих ветвей растения. Короткие архегониальные веточки имеют вид овальной почки; в их основании располагаются широкие листья, а на вершинах — нитевидные парафизы и 2–4 архегония. Один архегоний, начавший развиваться раньше других, подавляет развитие других архегониев, поэтому на каждой боковой веточке формируется только по одному спорогону. У многих видов сфагнума имеются весьма специализированные гаустории — их периферические клетки имеют вид сосочков, с помощью которых гаустория внедряется в ткань гаметофита. Крупная шаровидная коробочка (спорогоний) сверху прикрыта колпачком, который представляет собой разросшуюся стенку архегония. Коробочка состоит из урночки и крышечки, стенка урночки бесцветная, т.е. спорогоний полностью питается за счет гаметофита. В эпидерме стенки имеется множество недоразвитых устьиц. В центре урночки размещается массивная сферическая колонка, состоящая из крупных паренхимных клеток, а над ней расположен спорангий в виде полусферического мешка. Между урночкой и крышечкой формируется кольцо из клеток с тонкостенными оболочками. К моменту созревания спор кольцо ссыхается, и крышечка с силой отбрасывается. Освобождающиеся споры высыпаются на расстояние до 10 см и

разносятся ветром. Другие механизмы переноса спор — потоками воды или брызгами от капель дождя. В последнем случае расстояние переноса не превышает десятка сантиметров.

Споры округло-тетраэдрические, разнополюсные, трехлучевые. Средний размер спор около 20–50 мкм. Их количество в спорофите может быть от 20 000 до 200 000 в зависимости от вида мха, а на квадратном метре болота — примерно 15 млн. Спорофит выбрасывает споры в июле. Крупные споры имеют большой запас питательных веществ и, следовательно, лучшие шансы дождаться подходящих условий. По результатам экспериментов, 15–30% спор сфагнома сохраняли способность к развитию через 13 лет хранения в холодильнике. Именно способностью формирования банка спор в окружающей среде объясняют то, что сфагнум колонизировал практически все болотистые, бедные питательными веществами пространства северных лесов. Нитевидная первичная протонема у сфагнумов практически отсутствует, поскольку только в самом начале деления зародышевой трубки образуется короткая нить из 2–3 клеток, из которой развивается обычно однослойный лопастный, пластинчатый предросток. Краевые клетки предростка могут развивать нити, дающие новые пластинчатые предростки; таков способ размножения протонемы у сфагновых. Только одна из краевых клеток у основания предростка образует листостебельный гаметофор, после чего протонема исчезает (Слюто, 1970; Львов, 1973; Абрамов, Абрамова, 1978).

2.2. Разнообразие сфагновых мхов и образование ими фитогенного рельефа

В России произрастает порядка 40 видов сфагновых мхов, среди них наиболее известные *Sphagnum magellanicum*, *S. fuscum*, *S. leniense*, *S. aongstroemii*, *S. balticum*, *S. nemoreum*, *S. squarrosum*, *S. riparium*, *S. perfoliatum*, *S. angustifolium*, *S. arcticum*, *S. capillifolium*, *Sphagnum centrale*, *S. compactum*, *S. contortum*, *S. girgensohnii*, *S. fallax*, *S. teres*, *S. warnstorffii* и др. При этом основными торфообразователями верховых болот являются виды *S. magellanicum* и *S. fuscum* и некоторые другие виды (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968; Игнатов, Игнатова, 2003). Здесь сфагновые мхи, наряду с другими немногочисленными группами растений, формируют своеобразный микрорельеф — повышения высотой 20–30 см и понижения. Повышения имеют вид нерегулярно разбросанных среди понижений кочек — от небольших до более крупных. Другую форму имеют гряды. Они обычно сильно вытянуты в длину, часто извилистые, шириной от 0,5 до 2,3 м и длиной иногда более 10 м. Между грядами располагаются понижения. Понижения, занятые растительными сообществами с преобладанием сфагновых мхов, называются мочажинами. Понижения, в которых стоит вода — озерки. Чередование повышений и понижений на болотах закономерно.

На верховых болотах различают кочковато-мочажинные, грядово-мочажинные и грядово-озерковые комплексы. Существуют определенные закономерности распределения комплексов по поверхности болота, их связь с различной растительностью, обусловленность движением воды. Микротопография верховых болот определяет различную интенсивность торфонакопления на возвышенностях и в понижениях. Виды сфагнома, развивающиеся на кочках, дают меньший ежегодный прирост в длину. Однако они образуют более плотные дернины, за счет более

активного ветвления, и обладают меньшим «потенциалом к разложению» по сравнению с видами, развивающимися в понижениях. Таким образом, они обладают большим «торфонакопительным потенциалом», а в условиях потепления климата и понижения уровня воды имеют все шансы к экспансии. Их роль в развитии болотных экосистем может оказаться решающей (Горожанкина, 2001; Hajek, 2009). Об особенностях сфагновых мхов, связанных с их удивительными способностями к «неразложению» речь пойдет ниже.

3. Генезис торфяных почв и определение понятия «торфяная почва»

Раньше вся торфяная залежь отождествлялась с торфяной почвой; и это было правильно, но с подачи Герасимова (1937), а вслед за ним и Скрынниковой (1954), толщу торфяной залежи разделили на торфяную почву (деятельный слой) и торфорганическую породу (инертный слой). К торфяной почве отнесли верхний (35–50, максимум 70 см) слой торфяника, нижняя граница которого совпадает с максимальным опусканием грунтовых вод во время летнего высыхания и нижней границей корнеобитаемого слоя. Более глубокие слои отнесли к торфорганической породе. Почвоведы и микробиологи стали изучать только деятельный слой и исключили из сферы своего внимания нижние горизонты торфяника

Осмысление болотообразовательного процесса с эволюционно-генетических позиций почвообразования впервые было осуществлено сибирским почвоведом В.К. Бахновым в его замечательных по новизне и языку трудах (Бахнов, 1986, 2006). В них было дано четкое определение понятия «болотная почва»: «Ограничивая понятие болотной почвы рамками деятельного слоя и исключая из сферы внимания нижние горизонты органического профиля и подстилающей его минеральный субстрат, мы тем самым искусственно лишаем почву истории ее происхождения и развития... Необходимость включения в понятие «болотная почва» всей органической толщи диктуется почвенно-генетическими особенностями болотного почвообразования». Далее объясняется, что верхние горизонты торфяника соответствуют современным условиям, нижние — предшествующим слоям почвообразования, т.е. история развития болотной почвы фиксируется в профиле всей торфяной залежи. Глубокие слои торфа не являются чем-то обособленным. Они связаны с верхними слоями торфяника водообменом, а значит обменом веществ и энергии, идущим на разных участках залежи с различной интенсивностью.

Дальнейшее развитие представлений о торфяной почве как субстантивно-функциональной системе, представляющей собой генетически единый почвенный профиль с фиксированной в нем историей развития, дано в статье Л.И. Инишевой (2006). Автором рассмотрено формирование торфяного профиля с позиций перемещения веществ в профиле почв. В процессе почвообразования происходит накопление остаточных продуктов деструкции растительных остатков во всех фазах почвы: газовой, жидкой, твердой. Инситуные инфильтрационные процессы проникают вглубь породы, но в силу аккумулятивного направления торфообразования, они направлены вверх. Поэтому верхний горизонт торфяных почв соответствует современным условиям, нижний — предшествующим стадиям развития. На основании изучения ферментативной активности и микробиологических показателей в профиле торфяных почв (до глубины 2,5 м) установлено, что верхний метровый горизонт характеризуется более активными биохимическими процессами, но и нижележащие горизонты также биохимически активны. Гипотезой быстрого завершения торфообразования в верхнем биологически активном слое торфяного профиля невозможно объяснить возрастание содержания гуминовых кислот, увеличения степени их обугловленности, синтез битумов при углублении в торфяную залежь. Все слои профиля торфяных почв, в определенное время прошедшие

стадию болотного почвообразования, содержат микроорганизмы, разнообразные вещества биогенного происхождения и обладают потенциальным плодородием (Инишева, 2006). Если рассматривать весь профиль торфяников, то представляется уместным привести данные о возрасте каждого из горизонтов, определенных на основании радиоуглеродного метода. Так, в результате анализа динамики торфонакопления на Бочкарском болоте (южная тайга Западной Сибири) было установлено, что на олиготрофной стадии развития слой 0–10 см имеет возраст 5 лет, 10–38 см — 15 лет, 38–52 см — 34 года, 58–72 см — 318 лет. Самый нижний слой 150–160 см имел возраст уже более 1 тысячи лет (Прейс и др., 2010).

В результате многолетнего изучения торфяников, как профильного почвенного тела, (Головченко и др., 2008), были приведены различные микробиологические показатели, подтверждающие целесообразность включения в объем понятия «болотная почва» всей толщи торфяной залежи независимо от ее мощности.

Бактерии, актиномицетный мицелий, споры грибов и дрожжеподобные клетки были обнаружены по всему профилю, причём в глубоких слоях их численность могла быть такой же или даже выше, чем в верхних горизонтах. Грибной мицелий обнаруживали преимущественно в верхней метровой толще, и его плотность убывала вниз по профилю.

Грибные споры обладали способностью прорасти на всех глубинах торфяника, грибные гифы — лишь в пределах верхней метровой толщи.

Сезонная динамика показателей обилия микроорганизмов была отмечена не только в верхних, но и в нижних слоях торфяника, что позволяет говорить о реальном размножении части микробного комплекса и на глубине.

Микроорганизмы могут находиться в жизнеспособном состоянии по всему профилю торфяника, о чём свидетельствует их рост на питательных средах, высеваемых с разных глубин, вплоть до подстилающей породы.

Потенциальной активностью азотфиксации и денитрификации обладали все слои торфяников.

Бактерии гидролитического комплекса, потенциально способные к деструкции полимеров, были обнаружены во все сезоны и на всех глубинах исследуемых торфяников.

Приведённые факты опровергают мнение о «стерильности» нижних слоев торфяной залежи и могут быть дополнительным доказательством целесообразности включения в объем понятия «торфяная почва» всей толщи торфяной залежи независимо от ее мощности.

4. Физико-химическая характеристика верховых и низинных торфяников

Прежде чем переходить к анализу причин, вызывающих накопление торфа в верховых торфяниках, необходимо сравнить те условия, которые складываются для его деструкции в торфяниках разного генезиса. Наиболее чётко различия между контрастными типами торфяников описаны в книге В.Н. Ефимова «Торфяные почвы и их плодородие» (1986). Ниже приводим таблицы из этой книги (табл. 1, 2). Анализ данных позволяет заключить, что по всем приведенным параметрам в верховых торфяных почвах складываются значительно менее благоприятные условия для функционирования биоты, по сравнению с низинными торфяными почвами. Они заключаются в низких значениях рН, низкой зольности (в 10 раз меньше, чем в низинных торфяниках), незначительной объемной массе при очень высокой влагоёмкости, более низкой степени насыщенности основаниями.

Особенностью элементарного состава верхового торфа является низкое содержание углерода, азота и серы. В типичном низинном торфе содержание азота высокое, зачастую превышающее 3% (табл. 3).

В групповом составе олиготрофного торфа максимальных величин достигает содержание водорастворимых и легкогидролизуемых веществ, суммарное содержание которых обычно выше 50% и особенно велико в сфагновых мхах (табл. 3). Групповой состав низинного торфа характеризуется низкими выходами битумов и легкогидролизуемых веществ.

Легкогидролизуемые вещества (пектины, крахмал и др.) в травянистых растениях, кустарничках и древесных породах составляют 24–32%.

Содержание гумусовых веществ увеличивается от верхового торфа к низинному, а внутри типа — от моховой группы к древесной. Аналогичные показатели приводятся разными исследователями (Бахнов, 1986; Ефимов, 1986; Архипов, Маслов, 1998; Инишева, 1998; Савельева, Юдина, 2003; Инишева, 2005; Маслов, Архипов, 2005).

Все почвенные характеристики тесно связаны между собой. Поэтому наряду с биохимическими показателями представляется интересным определить и некоторые физические свойства. Реологические параметры почвы отражают качество структурных связей, преобладающих в почве, и их прочностные свойства. Электрические показатели также характеризуют текстурно-химическую и генетическую особенности почв. По величине электрических параметров можно оценить такие свойства почв, которые, в первую очередь, определяют количество носителей электричества в почве, их концентрацию или плотность. Это такие почвенные свойства как гранулометрический состав, емкость катионного обмена (ЕКО), гумус, влажность и некоторые другие (Поздняков, 2009). Удельное электрическое сопротивление почв — параметр, характеризующий способность почвы изменять величины электрического тока и напряженности (электрических потенциалов) в почве, возникающих после наложения на нее электрического поля (Поздняков, Позднякова, 2004).

Поскольку электрическое сопротивление прямо пропорционально падению напряжения, то сопротивление можно рассматривать как параметр, характеризующий поведение электрических полей в почвах. Как правило, электрический по-

Табл. 1

Физико-химическая характеристика верховой торфяной почвы болота «Горелый мох»

Глубина	Объёмная масса	Полная влагоёмкость	Зольность	рН солевой вытяжки	Ёмкость поглощения катионов ммоль на 200 г торфа
см	г/см ³	% к сухому торфу			
0–10	0,018	1 495	2,37	2,85	126,37
10–20	0,043	1 802	1,28	2,60	161,30
20–40	0,062	2 117	1,29	2,55	142,76
40–60	0,061	2 529	1,39	2,65	136,38
60–80	0,064	2 657	1,33	2,80	122,07
80–100	0,071	2 637	1,18	2,80	122,33
100–120	0,0072	–	1,10	2,85	126,77

Табл. 2

Физико-химическая характеристика низинной типичной торфяной почвы болота «Литошицкое»

Глубина	Объёмная масса	Полная влагоёмкость	Зольность	рН солевой вытяжки	Ёмкость поглощения катионов ммоль на 200г торфа
см	г/см ³	% к сухому торфу			
0–10	0,09	602	10,39	6,25	138,27
10–20	0,21	429	12,26	5,60	199,48
20–40	0,16	673	13,81	5,70	248,25
40–60	0,17	649	14,07	5,60	259,90
60–80	0,17	633	13,86	5,60	264,04
80–100	0,15	698	13,73	5,60	279,16
100–120	0,16	664	12,38	5,45	–

тенциал уменьшается с увеличением ЕКО. Так как почвы в гумидной зоне имеют низкое количество растворимых солей, обменные катионы играют важную роль в электропроводности почв. Почвенные основные обменные катионы относительно подвижны и главным образом проводят электричество в почвах гумидной зоны. Содержание гумуса также увеличивает способность катионного обмена почв (Поздняков, Гюлалыев, 2004).

Определение удельного электрического сопротивления в горизонтах T_1 и T_2 олиготрофной и евтрофной торфяных почв (Тверская обл., Западнодвинский р-н) позволило выявить в них четкие различия. Изменение физических свойств почв происходит как в пределах одного типа торфяника, так и между разными типами торфяных почв (табл. 4). Результаты показали, что значения удельного электрического сопротивления практически в два раза выше в верховых торфяниках по сравнению с торфяниками низинными.

Это означает, что в торфяных почвах низинного типа находится больше подвижных ионов вследствие более активных процессов разложения растительного

Табл. 3
Средний групповой состав типичных видов торфа центральной части Западной Сибири (по: Архипов, Маслов, 1998)

Вид торфа	Число проб	Групповой состав, % на горючую массу торфа						
		Битумы	ВРВ	ЛГВ	ГК	ФК	Л	Ц
Верховой тип								
Фускум	6	4,2	4,0	46,8	13,6	17,3	6,5	7,6
Магелланикум-фускум	3	3,4	3,4	39,7	12,9	18,6	8,5	11,7
Пушицево-сфагновый	3	8,5	4,0	30,4	26,0	17,1	6,8	6,7
Переходный тип								
Осоковый	3	6,5	3,6	25,6	33,8	15,1	15,4 (Л+Ц)	
Сфагновый	2	3,1	3,1	44,1	17,0	16,4	15,5 (Л+Ц)	
Низинный тип								
Древесно-травяной	3	3,9	3,6	24,6	33,7	14,2	19,4 (Л+Ц)	
Осоково-гипновый	2	3,7	3,4	32,8	33,8	15,6	8,4	2,3
Гипновый	3	2,6	3,2	32,0	27,6	14,1	19,5 (Л+Ц)	

Примечание: ВРВ — водорастворимые вещества; ЛГВ — легкогидролизуемые вещества; ГК — гуминовые кислоты; ФК — фульвокислоты; Л — лигнин; Ц — целлюлоза.

Табл. 4
Удельное электрическое сопротивление в торфяниках разного генезиса

Тип торфяника	Горизонт	Удельное электрическое сопротивление, Ом·м
верховой	T ₁	510,5±27,7
	T ₂	787,5±20,4
низинный	T ₁	274,7±7,9
	T ₂	306,0±12,3

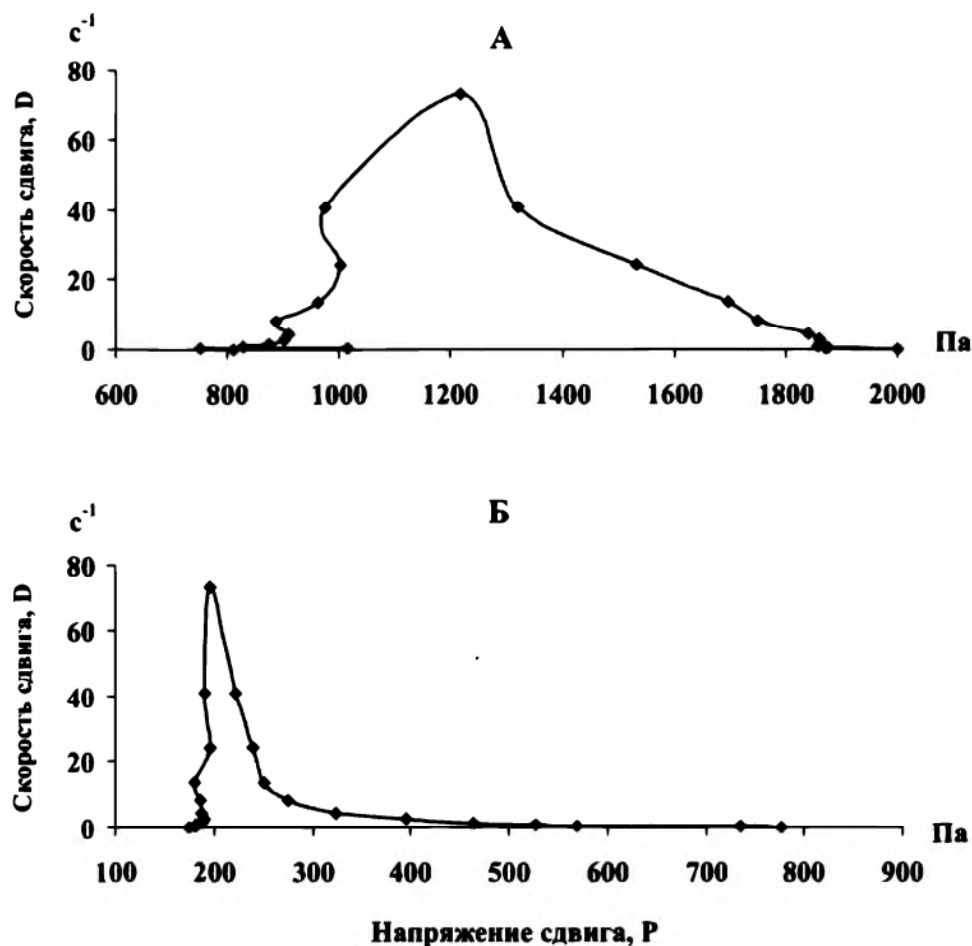


Рис. 2. Зависимость скорости деформации почвы от напряжения сдвига в горизонте T1 верхового (А) и низинного (Б) торфяников.

опада. В верховом торфе ионы оказываются как бы заблокированными внутри неразложившихся растений.

Под реологическими свойствами различных систем понимается их реакция на прилагаемые к ним механические напряжения, в частности — сдвиг (P_r), результатом которого будет деформация системы, проходящая с определенной скоростью (D). Наиболее частым и важным с технологической точки зрения вариантом реологического поведения, свойственного различным дисперсным системам, является вязкое течение, определяемое соотношением между величинами P_r/D и называемое вязкостью (η). Основной моделью, применяемой к почве, может служить вязкопластичное тело (модель Бингама-Шведова), которая комбинирует идеальные образы вязкого и пластичного тел. В почве в природных условиях реализуются все основные типы дисперсных структур: коагуляционные, кристаллизационные и конденсационные. В ней образуются смешанные коагуляционно-конденсационно-кристаллизационные связи, но количественная характеристика их соотношения везде разная. Вязкость определяется структурными межчастичными связями суспензии. С ростом дисперсности и гигроскопичности твердой фазы вязкость суспензии увеличивается (Николаева и др., 2007).

Анализ реологических кривых олиготрофных и евтрофных торфяных почв показал, что система обладает разными скоростями разрушения и восстановления структурных связей. Надо отметить, что исследованные торфяники отличались особым характером реологических кривых (рис. 2, 3). И в верховых, и в низинных

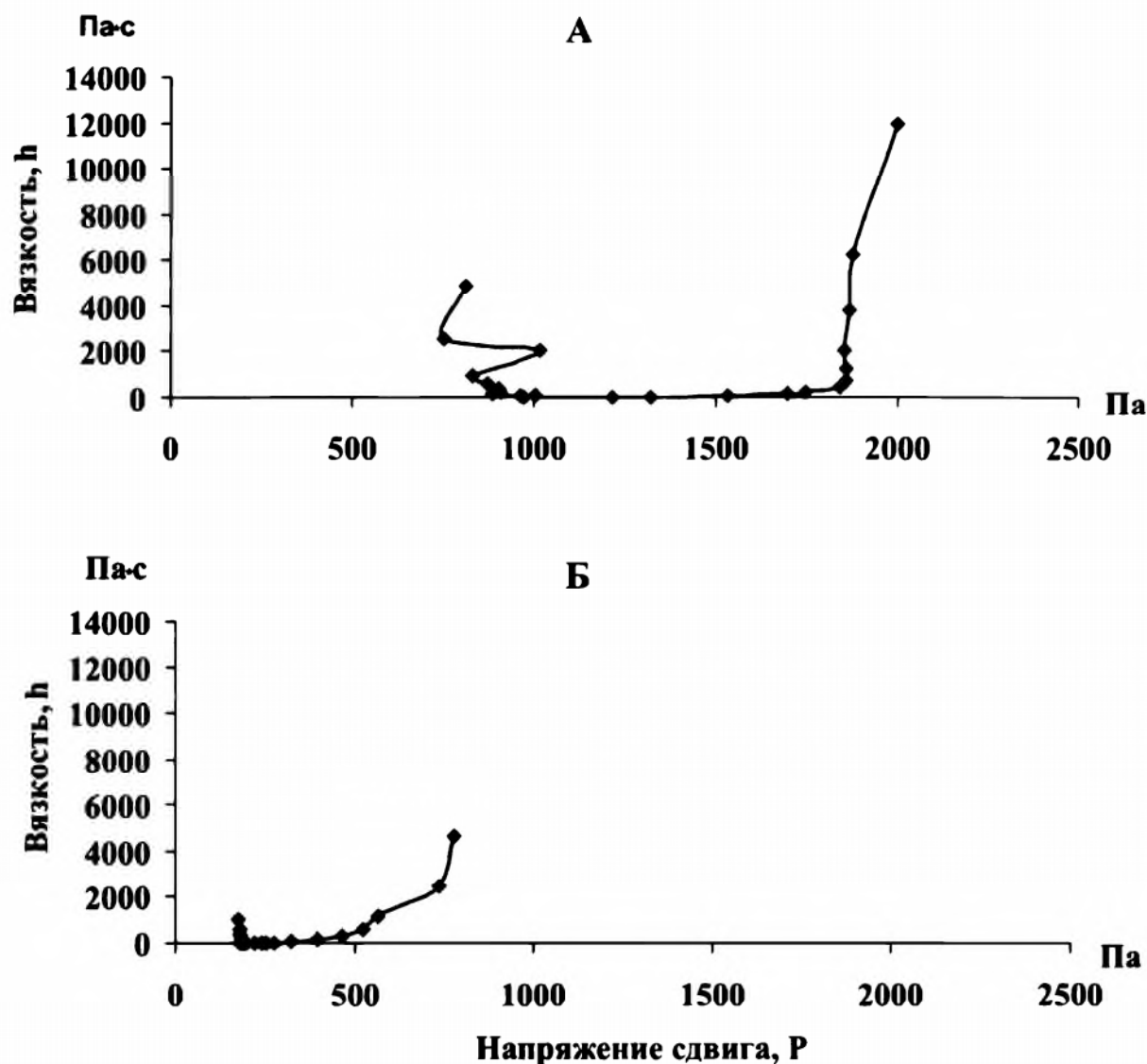


Рис. 3. Зависимость вязкости почвы от напряжения сдвига в горизонте Т1 верхового (А) и низинного (Б) торфяников.

торфяниках сопротивление сдвигу оказалось максимальным в начальный момент времени (начало движения). С увеличением скорости деформации почвы, сопротивление сдвигу падало. В результате напряжение сдвига $P_{к1}$ (условный предел текучести, предел Шведова) оказалось больше, чем $P_{к2}$ (динамический предел текучести, бингамовское напряжение сдвига) (табл. 5).

Проявление таких свойств может быть вызвано высоким содержанием прочных растительных структур в этих почвах (Харитоновна и др., 1992). При увеличении скорости сдвига связи между агрегатами ослабевали, происходило разрушение структуры. При снятии напряжения восстановление системы проходило медленно. При повторной деформации почвы характер прямой и обратной ветвей реологической кривой был сходен с обратной ветвью при первичной деформации, сопротивление сдвигу менялось незначительно. Вязкость оказалась довольно высокой в обоих типах торфяных почв (табл. 5). В среднем показатели вязкости и напряжения сдвига оказались выше для верхового торфяника. Вероятно, торфяной почве евтрофного типа соответствовало больше коагуляционных структур, являющихся недостаточно прочными.

Табл. 5

Реологические параметры горизонтов T_1 и T_2 торфяников разного генезиса

Тип торфяника	Верховой		Низинный	
	T_1	T_2	T_1	T_2
Первое критическое напряжение сдвига (начало течения) — P_{x1} , Па	2 000	1 275	777	1525
Второе критическое напряжение сдвига (начало разрушения) — P_{x2} , Па	1 175	745	230	350
Полное разрушение структуры — P_m , Па	1 217	676	196	477
Минимальная структурная вязкость — η_{min} , Па·с	20	18	4	7
Бингамовская вязкость (вязкость пластического течения) — η_{max} , Па·с	11 998	7 651	4 659	9 149
Конечная вязкость — η_k , Па·с	4 858	3 504	1 045	1 373

Таким образом, полученные результаты показали, что торфяники разного генезиса четко различаются по ряду физических характеристик. На основании показателей удельного электрического сопротивления можно судить о более благоприятных условиях для разложения органического вещества в евтрофной торфяной почве по сравнению с олиготрофной торфяной почвой. Минерализация растительного опада в низинных торфяниках происходит активнее, чем в верховых, что проявляется в наличии большего количества подвижных ионов, а значит и более низких значениях удельного электрического сопротивления в торфяниках низинного типа. Следует также отметить, что более южные аналоги низинных торфов, например, торфа Яхромской поймы Московской области, подверженные сильной и продолжительной окультуренности в течении 50–100 лет имеют еще более низкие сопротивления — не выше 50 Ом м, т.к. зольность в этом случае достигает 30% (Поздняков, 2001).

Определение реологических свойств торфяных почв, в свою очередь, показало, что замедленная деструкция органического вещества в верховом торфянике, по сравнению с торфяником низинным, связана с большей механической прочностью растительных остатков в них. Так как олиготрофные торфа сложены преимущественно сфагновыми мхами, можно предположить, что низкие показатели степени разложения торфа определяются высокой устойчивостью сфагновых мхов к деструкции.

Органическое вещество верховых сфагновых торфяников разлагается очень медленно и характеризуется низкой гумифицированностью. Об этом свидетельствует соотношение C/N, равное 56–83, в то время как для низинных торфов эта величина колеблется от 19 до 30.

При сравнении окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) в верховых и низинных торфяниках было установлено, что верховые торфяники характеризуются более высокими значениями ОВП (Лупинович и др., 1958; Кауричев,

Орлов, 1982). Так, в верховой торфяной почве показатели ОВП изменялись от 570–611 мВ (интенсивно окислительные условия) в верхних слоях торфа до 416–452 мВ (слабо-окислительные условия) на глубине 110–120 см. Диаметральные противоположные условия складывались в низинном торфянике. Показатели ОВП составляли 280–290 мВ в верхних слоях, и 260 мВ — на глубине 110–120 см (слабо восстановительные условия). Однако следует учитывать, что в дождливое летне-осеннее время даже в верховых торфяниках наблюдается усиление восстановительных процессов. Причем, снижение ОВП в сфагновых торфяниках фиксировали непосредственно в день выпадения дождя (Dai et al., 1974). При систематическом рыхлении торфяной почвы создается хороший воздухообмен — устанавливается устойчивое господство окислительных условий (400–600 мВ). При прекращении рыхления значения ОВП падают до 250–300 мВ (Кауричев, Орлов, 1982).

Таким образом, в естественных торфяных почвах воздушный режим определяется как типом торфяника, так и погодными условиями. При обильном выпадении осадков значительно поднимается уровень болотных вод, что оказывает влияние на окислительно-восстановительный режим почв и, следовательно, на микробиологическую активность.

5. Водно-физические свойства, состав почвенного воздуха и кинетика биодеструкции в верховых торфяниках

Торфяные почвы являются уникальными природными образованиями, физическая организация которых, вопреки распространенному мнению, весьма сложна и остается недостаточно исследованной. Относительно хорошо изучены базовые физические и технологические свойства торфов — плотность сложения, плотность твердой фазы, общая пористость, влагоемкость, коэффициенты фильтрации, мощность торфяной залежи, зольность и т.д. (Вомперский, 1968; Болота..., 1976; Ефимов, 1980; Бамбалов, 1984; Смагин, 2007). Для верховых торфяников плотность сложения (объемная масса) меняется от очень малых величин $0,02-0,06 \text{ г/см}^3$ в самой верхней части (очес) до $0,10-0,15 \text{ г/см}^3$ на отметках порядка 100 см, закономерно возрастающая по мере удаления от поверхности и соответствующего увеличения давления вышележащих слоев, а также роста степени разложения торфа. При этом для верховых болот допустимо проводить оценку плотности сложения по данным о весовой влажности обводненных горизонтов (W): $\gamma_b \sim 100/W$, пренебрегая удельным объемом твердой фазы (Смагин и др., 2000). Плотность твердой фазы торфа является довольно стабильной величиной с диапазоном варьирования $1,45-1,85 \text{ г/см}^3$ в зависимости от генезиса органических остатков (типа растительности) и наличия в них минеральных примесей (зольности торфа). Для низкозольных (2,5–8%) верховых торфяников типичные значения этого показателя $1,50-1,65 \text{ г/см}^3$. При указанных характеристиках плотности сложения и плотности твердой фазы, расчетные величины общей пористости составляют не менее 90% для активного слоя торфяной залежи и до 98–99% для очеса. Полная влагоемкость верховых торфов, соответствующая заполнению основного количества пор влагой, достигает очень высоких величин порядка 2000–2500% от массы абсолютно сухой почвы и более. В результате при средних величинах мощностей торфяных залежей выпуклых олиготрофных (сфагновых) болот в 2–3 м, в них сосредотачиваются порядка 3 000–4 500 т/га органического вещества (в десятки раз больше, чем в зональных минеральных почвах) и 15 000–30 000 м³/га воды. Эти цифры характеризуют верховые болота как значительные природные резервуары органического углерода и воды, с чем связана их роль в регуляции состава и состояния атмосферы и гидросферы (Смагин и др., 2000). Вместе с тем эти экосистемы являются наиболее уязвимыми к воздействиям со стороны человека, нарушающего естественное соотношение физических фаз (твердой, жидкой и газовой), которое в свою очередь контролирует микробиологическую активность и устойчивость торфяных почв как динамических биокосных образований.

Традиционно в гидрологии и мелиорации считается, что естественные торфяники в основной массе насыщены водой и представляют собою двухфазные системы, движение влаги в которых подчиняется закону осредненного ламинарного течения (фильтрации) с постоянной пропускной способностью (коэффициентом фильтрации) под действием перепада высот (гидравлического давления). На таком простом допущении основаны известные формулы (уравнения Дарси, Дюпюи), применяемые в мелиоративной гидрологии для расчета параметров дренажных систем при осушении торфяников. Вместе с тем есть основания считать подобные

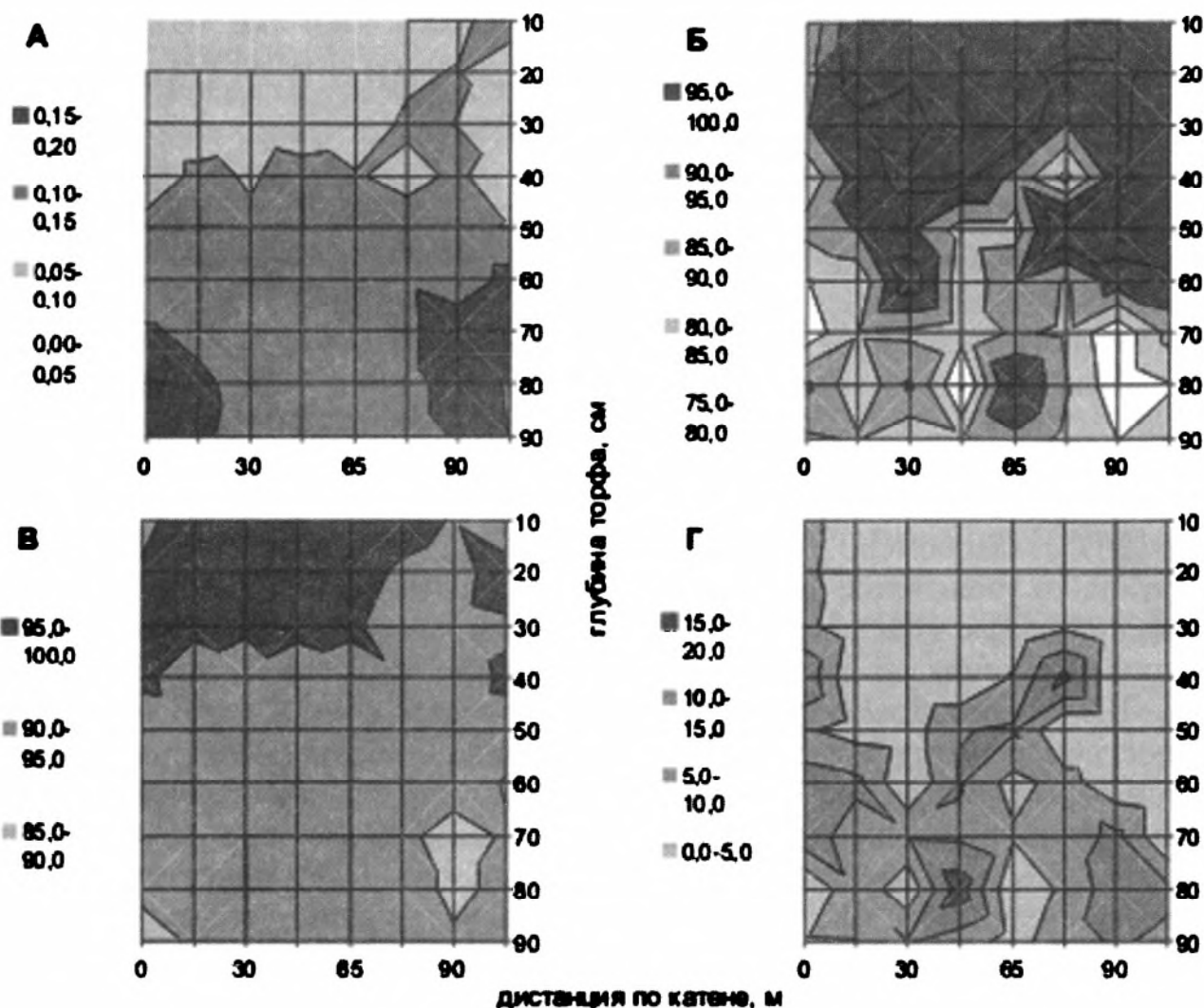


Рис. 4. Пространственное варьирование гидрофизических свойств торфяной залежи вдоль 100 м катены (Бакчарское болото, ст. «Плотниково», Томская обл.).
Условные обозначения: А — плотность почвы (г/см^3); Б — влажность (об.%); В — общая порозность (об.%); Г — порозность аэрации (об.%).

воззрения на физическую организацию торфяных почв слишком упрощенными, что в свою очередь, к сожалению, ставит под сомнение правильность некоторых инженерных расчетов, как при обосновании мелиоративных проектов, так и при прогнозе дальнейшего поведения осушенных торфяных почв. Рассмотрим отдельные факты в связи с обозначенной в монографии проблемой деструкции органического вещества в верховых торфяниках.

По всей видимости, в корне ошибочными являются представления о насыщенности естественных торфяных почв влагой, то есть об отсутствии или незначительной доли в них третьей физической фазы — газовой. Каждый, кто хоть раз перемещался по заболоченной территории, вспомнит, что буквально каждый шаг сопровождается выделением из торфяной толщи пузырьков газа — болотного воздуха. Наличие в его составе метана определяет возможность периодического самопроизвольного воспламенения при выделении в атмосферу в состоянии взрывоопасной смеси, что также хорошо известно и отражено в народном фольклоре рассказами о «нечистой силе» — блуждающих болотных огоньках. Натурные наблюдения показывают, что внутри торфяной залежи верхового болота находятся

обширные зоны, не насыщенные влагой с пористостью аэрации до 10–20% и более (рис. 4).

То есть, под сплошным поверхностным слоем влаги (0–40 см) формируются весьма протяженные области (полости), содержащие газовую фазу и аккумулирующие выделяющийся при газогенерации диоксид углерода и метан. Факт присутствия внутри торфяной залежи воздуха известен в болотоведении сравнительно давно (Вомперский, 1968) и его, по-видимому, можно объяснить, как внешними причинами — заземлением воздуха при снеготаянии и движении натечных вод, так и эндогенными факторами — газогенерацией с обособлением и агломерацией пузырькового газа в виде достаточно больших локальных скоплений. Подтверждение наличия воздуха внутри торфяника было получено на верховом Бакчарском болоте (Томская обл.) при непосредственном определении влажности и плотности торфяной почвы с помощью отбора образцов ненарушенного сложения герметичным буром специальной конструкции (производство Финляндии) (Смагин, 2005, 2007б). Впоследствии оценка содержания и мест локализации болотных газов в торфяных залежах проводилась на том же объекте альтернативными методами электрического сопротивления — вертикальным электрическим зондированием (ВЭЗ) и горизонтальным электрическим профилированием (Поздняков, 2001). Методы позволяют осуществить анализ структуры объекта без нарушения его целостности, что чрезвычайно важно при работе с подвижной сжимаемой пористой средой, каковой является торфяник. Измерения ВЭЗ показали, что на каждой точке зондирования выделяется практически всегда трехслойная кривая изменения сопротивления с глубиной. Пик сопротивления соответствует наибольшему скоплению болотных газов. Глубина основного скопления обычно не превышает 30–40 см, что соответствует достаточно рыхлому приповерхностному слою в торфяной залежи с плотностью 0,08–0,12 г/см³. По кривым ВЭЗ хорошо также вычленяется мощность торфяной залежи. При этом непосредственная оценка мощности с помощью металлических щупов полностью подтверждает данные ВЭЗ.

Таким образом, методы исследования электросопротивления позволяют оценивать особенности стратиграфии торфяных залежей и скопления болотных газов в них.

Эндогенный механизм появления самостоятельной газовой фазы в результате жизнедеятельности микроорганизмов и корневых систем обуславливается кинетическими особенностями биологических процессов. Скорость биогенной газогенерации обычно выше, чем интенсивности потенциальной диффузии в жидкой среде и растворения, поэтому создаются условия локального превышения порога растворимости газов и их скопления в виде самостоятельной физической фазы, что было впервые показано с использованием численного моделирования указанных выше процессов (Glagolev et al., 2001). Анализ состава болотного воздуха, выполненный с помощью портативных газоанализаторов и специальных стационарных пробоотборников газовой фазы заместительного типа (Смагин, 2007а) выявил наличие значительных количеств диоксида углерода и метана с объемной концентрацией до 4–6(12)% или, соответственно, 40–60(80) г/м³ на отметках от 30–50 см и более (рис. 5). Содержание азота достаточно стабильно по профилю и близко к значению в атмосфере (920 г/м³); некоторое увеличение его концен-

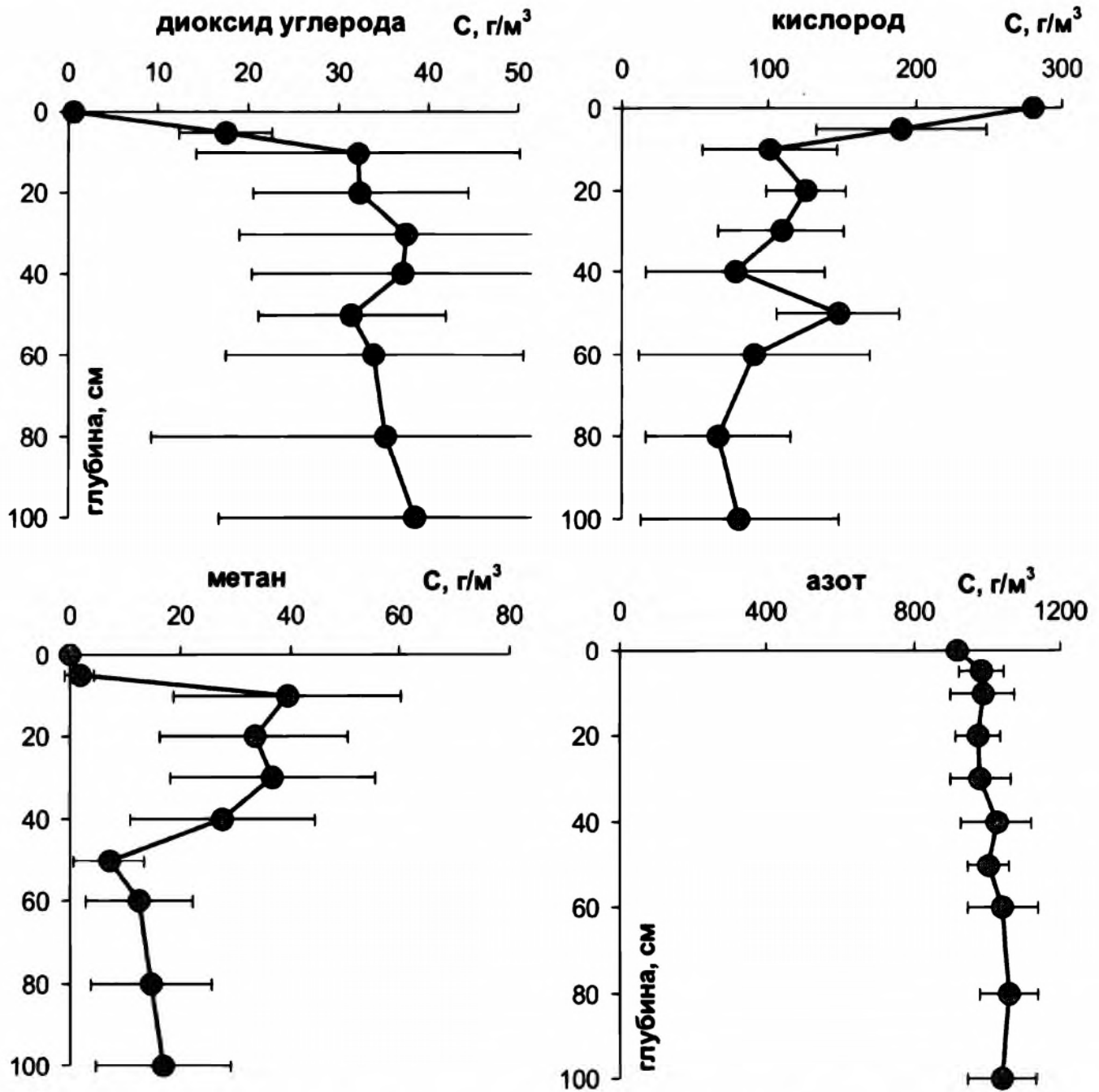


Рис. 5. Среднестатистические за летне-осенний сезон газовые профили в торфяной залежи (Бакcharское болото, ст. «Плотниково», Томская обл.).

трации с глубиной (до 1000 г/м^3) вызвано снижением суммарной объемной доли основных макрогазов — кислорода, метана и диоксида углерода в биологических процессах, происходящих внутри торфяной почвы.

При воздухоносной пористости около 10% величины эффективных коэффициентов диффузии углеродсодержащих газов равны $5\text{--}10 \text{ см}^2/\text{ч}$, что на порядки выше чем в воде (Смагин, 2005). Поэтому образующиеся внутри болотной почвы газы могут достаточно интенсивно распространяться в ней в различных направлениях, не выходя в атмосферу, что способствует их временной аккумуляции. Вертикальные нисходящие потоки углеродсодержащих газов достигают в отдельных случаях $10\text{--}30 \text{ мг/м}^2\text{ч}$, при эмиссионном фоне $10\text{--}70 \text{ мг/м}^2\text{ч}$. То есть, до половины генерируемых газов и более может уходить вглубь торфяной почвы и де-

понираться в ней в составе сплошной воздушной фазы, а также в растворенном и адсорбированном виде (Смагин, 2007а). На основе оригинальных пробоотборников с инертным газом удалось впервые оценить содержание кислорода в торфяниках Бакчарского болота и выявить его значительные (от 65–80 до 100–150 г/м³ или 5–11% по объему) запасы, формирующиеся в зонах локальной ненасыщенности почвы влагой (рис. 6). Этот кислород играет важную экологическую роль в формировании метанотрофного фильтра и снижении эмиссии метана болотными экосистемами, что подтверждается анализом динамики изотопного состава CH₄. Благодаря действию метанотрофного фильтра от 30 до 80% CH₄ может окисляться до CO₂ по мере массопереноса из горизонтов метаногенеза к поверхности почв (Glagolev et al., 1999, 2001).

Наблюдения за сезонной динамикой концентраций газов в торфяной толще с учетом естественного пространственного варьирования этого показателя выявляют закономерные, статистически достоверные отличия газовых профилей во времени (Смагин, 2005, 2007а). После интегрирования газовых профилей и получения данных о запасе газов в исследуемой толще торфяника удалось выявить пульсационный характер сезонной динамики газов, при котором фаза аккумуляции неоднократно за сезон сменяется фазой разгрузки — конвективного локального выхода газов в атмосферу по местам с максимальной газопроницаемостью (рис. 6).

Генерируемые внутри почвы газы, не имея возможности выйти в атмосферу через обводненные верхние слои, аккумулируются в глубине в виде газовых резервуаров (до 30–60 гС-CO₂ и CH₄/м²), приводя к локальной ненасыщенности влагой почвенной толщи. По достижении критического эндогенного давления или при случайном внешнем воздействии, происходит разгрузка (выброс) в атмосферу значительных количеств газов конвективным путем посредством растительного транспорта и барботирования наиболее широких каналов в структуре органогенной пористой среды. Фаза разгрузки вновь сменяется аккумуляцией газов внутри почвы и так до 6–10 раз за вегетационный сезон. При этом разгрузка запасов газов многократно превышает эмиссию с поверхности, определенную традиционными методами камер (рис. 7). На фазе аккумуляции gross-продукция в 1,5–3 раза превышает фоновые эмиссионные потоки, поскольку часть газа не выходит в атмосферу, а накапливается в торфяной залежи. Заметим, что, обычные камерные методы оценки потоков парниковых газов, по-видимому, малопригодны для исследуемого класса объектов, так как практически невозможно предвидеть в каком месте произойдет локальная разгрузка (выброс) газов, на порядки превышающая фоновые величины эмиссии. В этой связи, безусловно, перспективны дистанционные микрометеорологические градиентные методы, покрывающие значительную (от гектара и более) площадь с локальными источниками газов (Смагин, 2005; Глаголев, Сабреков, 2010).

Сложная физическая организация болотных экосистем и наличие в них эндогенных биофизических механизмов регулирования газовых эмиссий, метаногенеза и метанотрофии, аэробной и анаэробной деструкции органического вещества должны быть в центре внимания при планировании мелиоративных воздействий на данные объекты. Количественная оценка интенсивности биодеструкции (микробного дыхания) в образцах торфа различного генезиса выявляет нелиней-

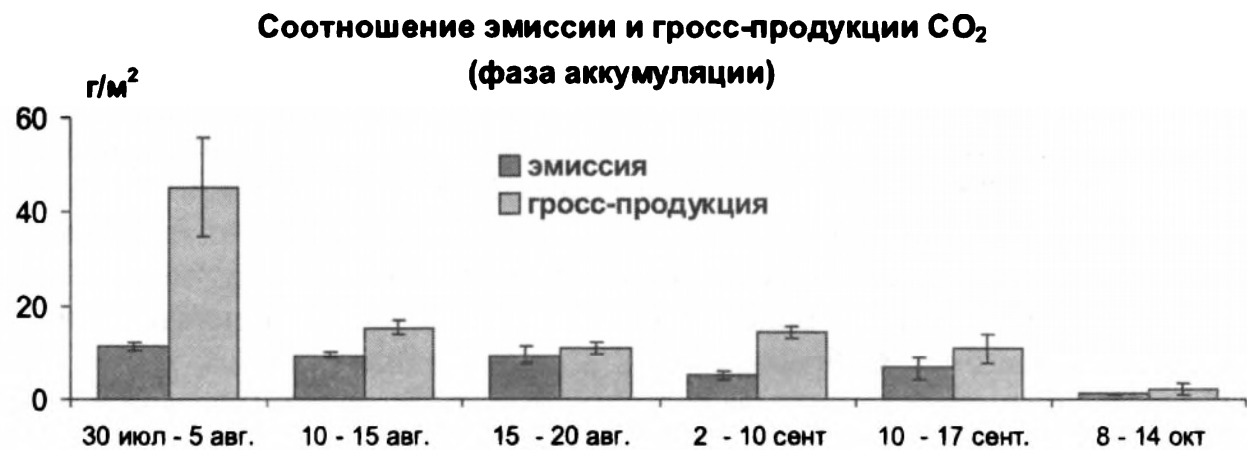
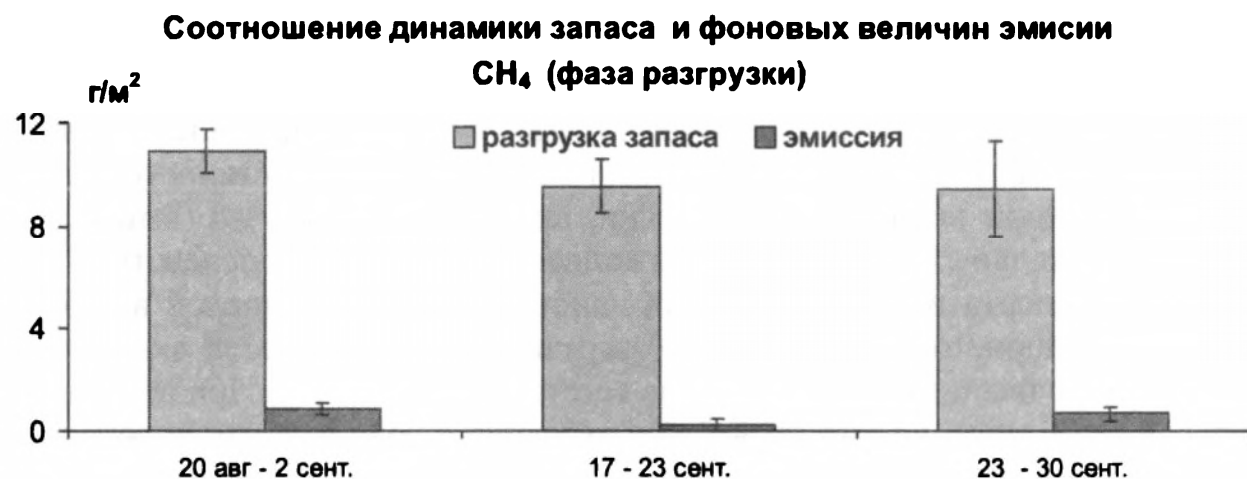
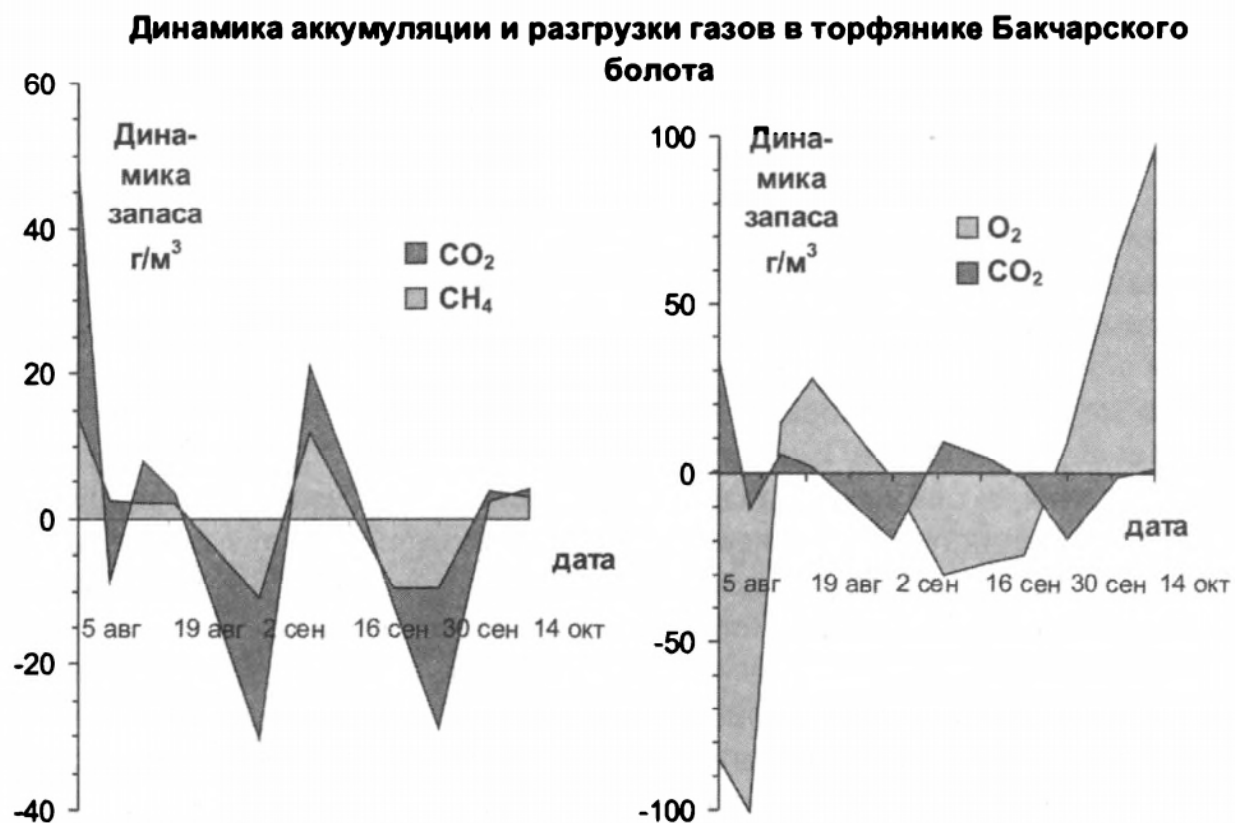


Рис. 6. Пульсационный режим функционирования болотной экосистемы (Бакчарское болото, ст. «Плотниково», Томская обл.).

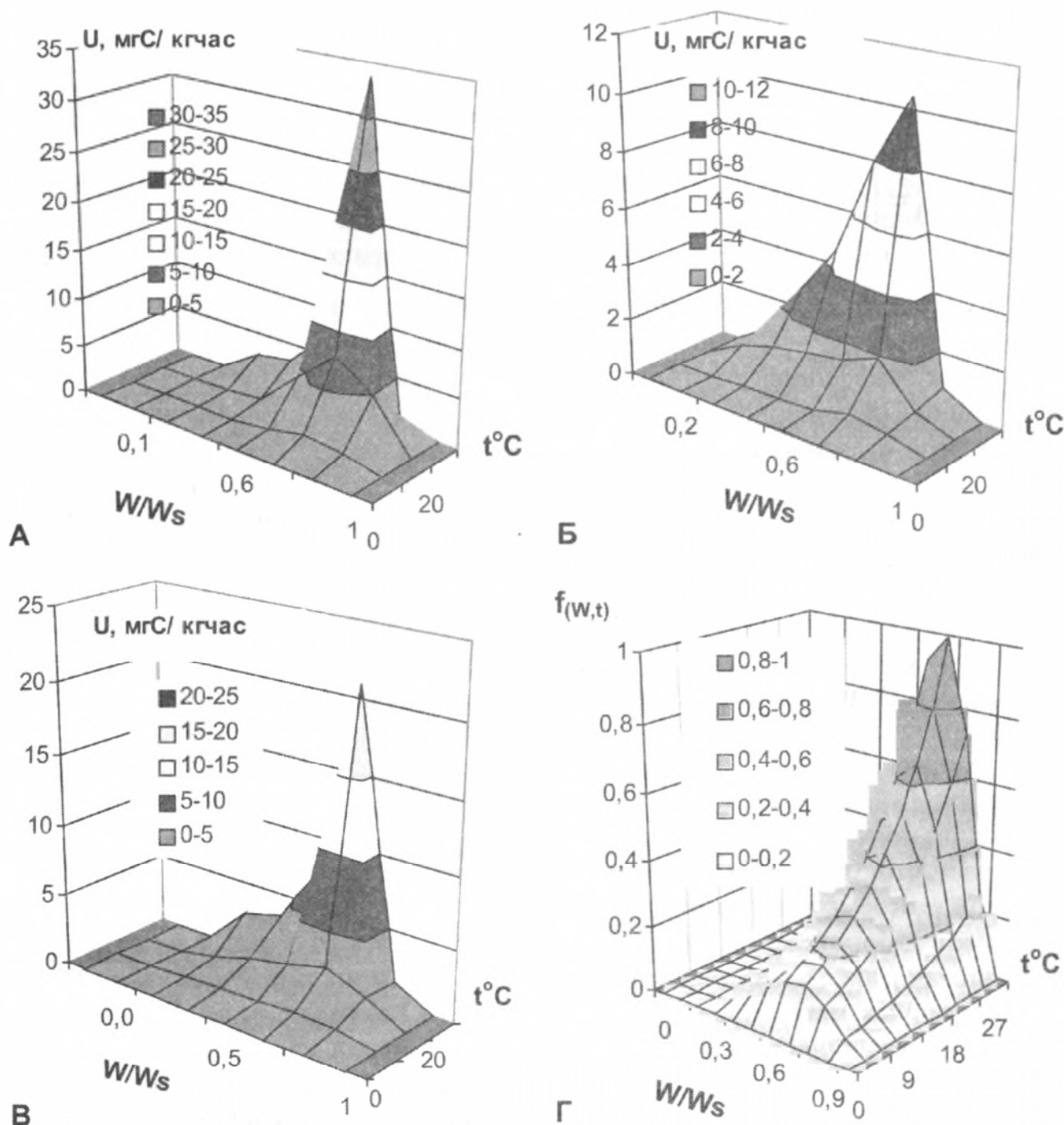


Рис. 7. Количественные исследования влияния гидротермических факторов на биодеструкцию (микробное дыхание) образцов торфа.

Условные обозначения: А — верховой торф 30 см (Бакcharское болото); Б — верховой торф 100 см (Бакcharское болото); В — низинный торф (Западная Двина, Тверская обл.); Г — пример моделирования зависимости удельной минерализации торфа (U/U_{\max}) от влажности и температуры: $f(w,t) = 2 \{0,1(t-30)\} (w/0,67)^{4,84} \{(1-w)/(1-0,67)\}^{2,35}$.

ный вид зависимости этих процессов от контролирующих гидротермических факторов — степени насыщенности почвы влагой (безразмерный индекс W/W_s , где W — весовая влажность торфа, W_s — полная влагоемкость) и температуры в градусах Цельсия (t °C) (рис. 7). Зависимость носит характер функции с экстремумом, приходящимся на 0,6–0,7 единиц W/W_s и максимальную температуру

порядка 30 °С. Для моделирования подобной зависимости нами предложено использовать следующее уравнение (Смагин, 2005):

$$U = U_{\max} \times f(w, t),$$

$$f(w, t) = \left(\frac{w}{w_m} \right)^a \left(\frac{1-w}{1-w_m} \right)^b \cdot Q_{10}^{0,1(t-t_m)} \quad (2.1)$$

где U_{\max} — максимальная интенсивность деструкции (дыхания) при гидротермическом оптимуме; t_m — температура в состоянии оптимума (30 °С); Q_{10} — температурный коэффициент, который в среднем может быть взят равным 2; $w = W/W_s$ — степень насыщенности почвы влагой, $w_m = a/(a+b)$ — степень насыщенности почвы влагой в состоянии оптимума при максимальной интенсивности деструкции (U_{\max}); a, b — эмпирические константы. Точнее всего проводить оценку эмпирических параметров a и b по экспериментальным данным с помощью пакета прикладных программ нелинейных регрессий в среде «SigmaPlot» методом наименьших квадратов. Пример подобной оценки дан на рис. 7(Г). Однако можно настроить формулу по экспериментальным данным фактически вручную. Для этого необходимо снять с графика влажность экстремума (w_m) и подобрать один лишь параметр a , от которого зависит левая граница графика. Чем выше значение a , тем шире диапазон начальных влажностей, при которых продуцирование газа фактически отсутствует ($f(w) \rightarrow 0$). Найдя a и w_m , легко рассчитать константу b как $b = a \times (1-w_m)/w_m$.

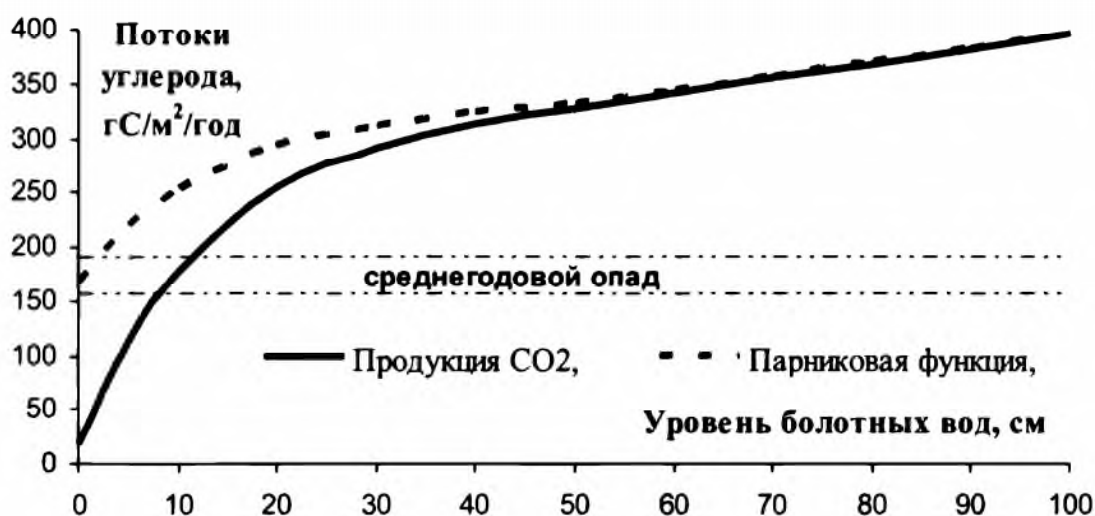
Анализ полученных количественных закономерностей биодеструкции (рис. 7) показывает, что относительно небольшое снижение влажности (до 0,6–0,7 единиц от полной влагоемкости) приводит к резкому всплеску биологической активности и деструкции органического вещества торфа, что следует иметь в виду при планировании осушительных мелиораций. В условиях гидротермического оптимума из органогенных материалов может удаляться до 20–30 мгС/кг×ч. При обычном содержании органического углерода в 30–40% от общей массы детрита это эквивалентно деструкции $D\% = 0,16–0,18\%$ органического вещества в сутки. Если оптимальные термодинамические условия поддерживаются в течение года (365 сут), кинетическая константа минерализации составит $k = 365 \times \ln \times (100/(100-D\%)) = 0,58–0,66 \text{ год}^{-1}$. То есть при максимально возможных потенциальных темпах деструкции в условиях гидротермического оптимума, период полураспада детрита составит всего $T_{0,5} = \ln 2/k \sim 0,7/k = 1–1,2$ лет, а 95% детрита разложится за время $T_{0,95} \sim 3/k = 5$ лет (Смагин, 2005). Реально условия оптимума не могут существовать в почве столь долгое время, и в расчетах надо использовать период биологической активности (ПБА). Например, при ПБА = 100 сут. и максимально возможных темпах деструкции детрита 0,16–0,18%/сут., получаем $k = 0,16–0,18 \text{ год}^{-1}$. То есть полное разложение ОВ осуществится за период $T_{0,95} = 16–19$ лет. Если провести оценку по нижнему квантилю интенсивности деструкции детрита, полученному в ходе эксперимента (3–5 мгС/кг ч), получаем при том же ПБА $k = 0,024–0,030 \text{ год}^{-1}$ и $T_{0,95} = 100–125$ лет. Половина запаса детрита при таких темпах разложится за $T_{0,5} = 23–30$ лет.

Конечно, в реальности деструкция органического вещества может сдерживаться диффузией кислорода, веществами-ингибиторами микробных популяций, снижением их численности с глубиной и другими факторами, благодаря которым на значительном удалении от поверхности можно обнаружить отдельные фракции органического вещества с возрастом в несколько тысяч лет. Однако в целом, временные показатели трансформации органического углерода для верхних слоев осушенной торфяной залежи, по-видимому, близки к приведенным выше оценкам по лабораторным экспериментам. На практике это подтверждается данными о значительных потерях углерода в осушенных торфяниках уже в первые годы после проведения мелиорации (Бамбалов, 1984).

Эксперименты по деструкции торфа при различной температуре и влажности и их аппроксимация функциональными зависимостями типа (2.1) позволяют осуществлять моделирование реакции болотных экосистем на изменение климатических параметров окружающей среды. Результаты определения откликаgross-продукции углеродсодержащих газов верховым торфяником (Бакчарское болото, Западная Сибирь, ст. «Плотниково») на изменение уровня болотных вод приведены в статьях (Смагин, Глаголев, 2001). Болотные экосистемы выполняют экологически важную газовую функцию по отношению к атмосфере, являясь с одной стороны мощным резервуаром органического углерода, а с другой — источником углеродсодержащих парниковых газов — CH_4 и CO_2 . При этом потоки парниковых газов, равно как и способность болот аккумулировать углерод, находятся в тесной зависимости от уровня болотных вод (УБВ). При понижении УБВ происходит быстрая минерализация органического углерода и выброс в атмосферу значительных количеств CO_2 , хотя эмиссия метана при этом резко падает за счет формирования метанотрофного фильтра в азрированной толще торфяника (Смагин, 2005). Затопленные экосистемы, напротив, консервируют углерод и эмиссия CO_2 в них ниже чем поступление углерода в виде опада, однако они выделяют много метана, парниковый эффект от которого в 20 раз сильнее, чем от CO_2 . Принципиально, исследуя зависимости выделения газов от УБВ, можно выявить оптимальное его положение, при котором соблюдается условие углеродного баланса экосистемы, и вместе с тем минимизирована эмиссия метана. Такие расчеты были проведены для объекта «Бакчарское болото», являющегося типичным представителем западносибирских олиготрофных болот, газовая функция которых, по-видимому, не имеет мировых аналогов по масштабности и интенсивности проявления (Смагин, Глаголев, 2001). На образцах торфа, отобранных до глубин 2 м исследовалась основная гидрофизическая характеристика (ОГХ) (метод равновесного центрифугирования (Смагин и др., 1999) и функция потенциального производства CO_2 (UCO_2) в зависимости от влажности модифицированным методом, учитывающим межфазные взаимодействия CO_2 во влажной пористой среде (рис. 8).

Далее по ОГХ оценивался равновесный профиль влажности в зависимости от положения УБВ и численным интегрированием UCO_2 по слоям почвы, выше УБВ — суммарное производство CO_2 торфяной залежью (рис. 8-1). Из полевых экспериментов была получена зависимость эмиссии CH_4 от УБВ и составлена «парниковая функция» $F = \text{UCO}_2 + 20\text{UCH}_4$, (U-производство), отражающая различный индивидуальный вклад газов в парниковый эффект. Сопоставление суммарного производства CO_2 и парниковой функции в зависимости от УБВ,

1. Зависимость продукции углеродсодержащих газов от УБВ (Бакчарское болото, Томская обл.)



2. Варьирование УБВ Бакчарского болота (1996 - 2000 гг.)



3. Варьирование продукции CO_2

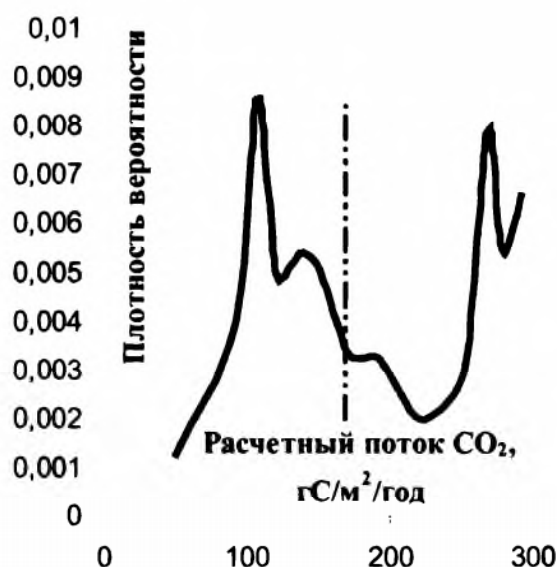


Рис. 8. Стратегия оптимизации газовой функции болотных экосистем.

а также поступления углерода растительных остатков в виде опада, позволило заключить, что оптимальная величина УБВ близка к 10 см (рис. 8-1).

Однако, в дальнейшем было учтено естественное варьирование УБВ (рис. 8-2) и на основе этой информации рассчитана вероятность продуцирования CO_2 той или иной интенсивности (рис. 8-3). При этом оказалось, что линия с вероятностью = 0,5, разбивающая распределение на два эквивероятных квантиля (пунктир графике рис. 8-3), фактически соответствует значению потока $C-CO_2$ равному среднегодовому поступлению опада. Это означает, что в рассматриваемой экосистеме Бакчарского болота достигнут углеродный баланс, и снижение УБВ приведет к минерализации торфяника. Экосистема в 1980-х гг. подвергалась осушению,

и в настоящее время сложился оптимальный режим ее функционирования, нарушение которого чревато потерями углерода и влаги из резервуара торфяника и, соответственно, усилением парникового эффекта на данной территории. То есть, если по каким-либо причинам УГВ опустится ниже указанной отметки, а продуктивность (опад) экосистемы существенно не возрастет, резонно ожидать потерь углерода в виде CO_2 и сработку торфяной залежи.

По функции (U (УБВ)) легко оценить интегральную константу деструкции запаса ОВ мощностью H , при известных плотностях торфа (S магин, 2005):

$$k = \frac{U}{H \cdot 40 \int_0^H \rho_b dh} \quad (2.2)$$

($[U]=\text{т/га/год}$, $[\rho_b]=\text{г/см}^3$, $[h]=\text{см}$, $[k]=1/\text{год}$, 40 — процентное содержание углерода в торфе). Зная k , по простейшей линейной модели биодеструкции органического вещества почвы (субстрата C): $dC/dt = L - kC$ с аналитическим решением:

$$C_{(t)} = C_p + (C_0 - C_p) \exp(-kt), C_p = L/k, \quad (2.3)$$

можно рассчитать за какое время торфяная залежь мощностью H минерализуется до заданного уровня от стационарных запасов: $T = \ln\{(C_0 - L/k)/(aL/k)\}/k$, где a — разница (в долях) между расчетным и стационарным уровнем ОВ в почве. Стационарный уровень (C_p), согласно (2.3) находится как L/k , где L — функция поступления органического вещества (растительного опада) в почву. Например, при УГВ = 50 см (рис. 8) величина $k=0,022 \text{ год}^{-1}$, а величина среднегодового опада L для исследуемого болота не превышает 2 тС/га год. Тогда разложение исходного количества ОВ (150 тС/га) до стационарных запасов с точностью 10% ($a=0,1$) осуществится за 85 лет. При отсутствии поступления ОВ ($L=0$) период полураспада торфяной залежи будет немногим более 30 лет ($T_{0,5} = \ln 2/k = 31,5$).

Располагая кинетической моделью динамики органического вещества, легко оценить синхронно с деструкцией биогенное выделение газообразного углерода исследуемой почвой. Очевидно, эта величина находится как разница между исходным запасом углерода и его новым содержанием по прошествии времени t . Так для предыдущего примера имеем при исходном запасе ОВ в верхней 50 см толще в 150 тС/га при осушении болота до расчетной величины УБВ = 50 см, через 25 лет запас ОВ снизится до значения:

$C = 2/0,022 + (150 - 2/0,022) \exp(-0,022 \times 25) = 125 \text{ тС/га}$ (см. модель (2.3)). Это эквивалентно выделению в атмосферу $(150 - 125) = 25 \text{ т/га}$ газообразного углерода со средней удельной интенсивностью $25/25 = 1 \text{ тС/га} \times \text{год}$. В пересчете на CO_2 ежегодная эмиссия составит $1 \times 44/12 = 3,67 \text{ тCO}_2/\text{га} \times \text{год}$ или $367 \text{ гCO}_2/\text{м}^2 \times \text{год}$.

Резюмируя изложенное, можно заключить, что верховые торфяники являются сложноорганизованными физическими объектами, экологическая роль которых в первую очередь заключается в депонировании значительных количеств органического углерода и атмосферной влаги на данном участке территории. Их нельзя считать полностью насыщенными влагой двухфазными объектами, и в составе

торфяной залежи практически всегда присутствует газовая фаза, содержащая высокие концентрации углеродсодержащих парниковых газов (CO_2 , CH_4), а также свободный кислород. Присутствие последнего обеспечивает эффективность метанотрофного фильтра поверхностных слоев торфяника, блокирующего до 80% эмиссии биогенного метана в атмосферу. Болотная экосистема функционирует в пульсационном режиме, сочетающем фазу аккумуляции и распределения парниковых газов внутри торфяника с фазой их быстрой разгрузки в атмосферу посредством локальных конвективных потоков. Такой механизм объясняет кажущийся дисбаланс между высокой продуктивностью болотных экосистем и низкими величинами фонового почвенного дыхания, получаемыми традиционным методом камер, не учитывающим локальный разгрузочный транспорт углеродсодержащих газов. Гидротермические факторы контролируют интенсивность биологических процессов деструкции и выделения углеродсодержащих газов по принципу нелинейной функции с оптимумом (экстремумом), приходящимся на 0,6–0,7 единиц от полной влагоемкости торфа и 25–30 °С температуры. При осушительной мелиорации в верхней толще торфяника часто формируется подобное состояние оптимума, что приводит к очень быстрой минерализации торфа в течение нескольких лет. Экспериментальные данные по биодеструкции торфа и соответствующие модели этого процесса позволяют прогнозировать динамику торфяной залежи болотных экосистем при тех или иных сценариях антропогенного воздействия и глобальных климатических изменений.

6. Микробные сообщества торфяных почв

Известно, что разложение торфа осуществляется микроорганизмами и их ферментами. Чтобы выяснить причины накопления огромных запасов верхового торфа и замедленных процессов его деструкции, необходимо начать с анализа численности и структуры микробных сообществ верховых торфяников и их сравнения с низинными торфяниками, где происходит быстрая минерализация органического вещества. Такая работа была проведена нами — были изучены микробные комплексы верховых и низинных торфяников Восточно-Европейской равнины (Тверская обл.) и Западной Сибири (Томская обл.).

6.1. Численность и структура грибных сообществ

Исследования люминесцентно-микроскопическим методом грибных сообществ верховых и низинных торфяников показали, что длина грибного мицелия измеряется сотнями–тысячами м/г торфа, а пределы варьирования численности спор и дрожжеподобных клеток составляют десятки–сотни млн./г торфа (Головченко и др., 1993, 2002а, 2006, 2007, 2008; Добровольская и др., 2011). Полученные величины соответствуют плотности заселения грибами лесных подстилок, дернины и верхних гумусированных горизонтов литоземных почв (Головченко и др., 2000, 2001, 2002б).

При сравнении контрастных по водному питанию торфяников выявлено, что абсолютные величины длины грибного мицелия и спор были выше для верховых торфяников. Так, длина грибного мицелия в слоях верхового торфа была на один-два порядка выше, чем в слоях низинного торфа. Численность грибных спор в верховых торфах превосходила в среднем в 2–4 раза таковую в низинных торфах (Головченко и др., 2007; Добровольская и др., 2011).

Изучение показателей обилия грибов в торфяниках с учётом пространственного фактора, показало, что вертикальная вариабельность значительно превышает горизонтальную, т.е. численность грибов в большей степени варьирует по профилю, чем изменяется по горизонтальной структуре болотного БГЦ (Головченко и др., 1993).

Распределение грибного мицелия в толще торфяников различного генезиса определял тип торфа. Верховой торфяник сложен либо полностью верховым торфом, либо пласт верховых торфов подстилается переходными или низинными торфами. Грибной мицелий обнаруживали до глубины залегания верховых и переходных торфов, т.е. как правило, в большей части профиля верхового торфяника. Колебания длины грибного мицелия по профилю выявляли только в сухие сезоны. Влажный период характеризовался равномерным распределением грибного мицелия в толще (Головченко и др., 2002а, 2007; Добровольская и др., 2011).

В низинных торфяниках грибной мицелий отсутствовал или выделялся в небольшом количестве. Более глубокое проникновение мицелия в толщу низинного торфяника наблюдали в сухой период, тогда как во влажный период его выявляли только в верхних слоях (Оразова и др., 2001; Головченко и др., 2006, 2007; Добровольская и др., 2011).

Споры грибов обнаруживали по всему профилю, как верховых, так и низинных торфяников. Распределение спор в толще торфяников, как правило, носило равномерный характер (Головченко и др., 2002а, 2006, 2007; Добровольская и др., 2011).

Максимальные значения длины грибного мицелия и численности грибных спор обеспечивали высокие значения грибной биомассы в верховых торфяниках.

Многолетний мониторинг за показателями обилия грибов в естественной болотной экосистеме верхового типа (южно-таежная подзона Западной Сибири) показал, что запасы их биомассы в исследуемой торфяной залежи с учётом сезонной динамики варьировали в расчёте на метр залежи — от 200 г/м² до 1,3 кг/м². Запасы грибов в верховых торфяниках в расчёте на гектар могли достигать 13 т сухой биомассы/га (Головченко и др., 2002а).

На примере торфяников Тверской области был проведен сравнительный анализ биомасс грибного мицелия, спор грибов, бактерий и актиномицетного мицелия, рассчитанных на толщу 1,5 м, который показал, что в верховых торфяниках преобладает биомасса грибного мицелия (262 г/м²). Она в 7 раз выше биомассы грибных спор и в 4 раза превосходит бактериальную биомассу. В низинных торфяниках наблюдали обратную картину — преобладание бактериальной биомассы (98 г/м²), которая была в 7 раз выше биомассы грибного мицелия и в 2 раза — биомассы спор (Головченко и др., 2007).

Высокие запасы грибной биомассы в верховых торфяниках обеспечивали максимальные значения микробной биомассы, которые были в среднем в 2–4 раза выше, чем в низинных торфяниках. Существенный вклад в микробную биомассу верховых торфяников вносили верхние слои, тогда как в низинных торфяниках микробная биомасса была относительно равномерно распределена в торфяной толще. Из-за невысоких запасов грибной биомассы в глубоких слоях низинных торфяников, в них была значительно выше доля прокариотной составляющей микробной биомассы. В низинных высокозольных торфяниках под черноольшаниками она даже превосходила долю грибных спор в большей части профиля (Головченко и др., 2007). Аналогичную картину наблюдали в низинных торфяниках Тульской области, причем в разные сезоны отбора образцов (Головченко и др., 2006).

Низинные торфяники, формирующиеся под травянистой растительностью и лиственными породами деревьев и характеризующиеся высоким содержанием органического вещества и нейтральной реакцией среды, являются, казалось бы, оптимальной средой для развития разнообразных форм микроорганизмов. Однако для развития грибов в этих почвах складываются неблагоприятные условия, о чём свидетельствуют: низкая численность; неглубокое проникновение в торфяную толщу; доминирование спор в морфологической структуре. Особые гидрофизические и химические свойства (преобладание в поровом пространстве ультрамикрорпор, в которых развитие грибов проблематично, меньшая кислотность), а также высокая биомасса почвенных беспозвоночных животных в верхних слоях могут быть факторами, ответственными за регулирование плотности грибных популяций в низинных торфяниках (Головченко и др., 2007).

В верховых торфяниках поровое пространство распределено более равномерно, а биомасса и разнообразие мезофауны не так велики, как в низинных торфяниках, что создаёт условия для развития микроскопических грибов, особенно в верхних слоях, где мы и фиксируем их максимальные показатели обилия.

Обнаружение грибного мицелия в глубоких слоях торфяников ставит перед исследователем вопрос о его жизнеспособности.

6.2. Жизнеспособность грибов в торфяниках

О жизнеспособности грибов в торфяниках свидетельствуют обнаружение сезонной динамики мицелия и спор (прямой метод), а также способность к росту на питательных средах дрожжей и микромицетов, выявляемая на всех глубинах.

Для оценки состояния, в котором находятся грибы в верховых торфяниках, был применен прямой метод определения жизнеспособности грибных спор и спор по их прорастанию (Полянская и др., 1998). О прорастании мицелия судили по удлинению гиф и образованию микроколоний, о прорастании спор — по выбрасыванию ростовой трубки, о прорастании дрожжеподобных клеток — по почкованию. Были исследованы слои (0–2 см, 2–5 см, 5–8 см, 8–30 см, 30–50 см, далее через каждые 50 см до глубины 5,5 м) верхового торфяника (Тверская обл., Западнодвинский р-н) (Головченко, Полянская, 1999). Показано, что грибные гифы обладали способностью прорасти и образовывать микроколонии лишь в пределах верхней метровой толщи. Процент прорастания мицелия грибов был максимальным в слое, представленном очёсом живого сфагнового мха; в слое 8–50 см количество проросших гиф сокращалось вдвое, а в следующей полуметровой толще — уменьшалось вчетверо по сравнению с верхним горизонтом. Непроросшие гифы имели чёткие контуры, хорошо выраженные перегородки и септы, обладали ярким свечением, т.е. выглядели как «живые».

Способность к прорастанию у спор и дрожжеподобных клеток была отмечена по всему профилю торфяника. Процент их прорастания варьировал в метровой толще от 46 до 87, в остальной части профиля — от 10 до 40 (Головченко, Полянская, 1999).

При определении жизнеспособности мицелия в верховом торфянике (Тверская обл., Нелидовский р-н) по окрашиванию препаратов для люминесцентной микроскопии флюоресцеин диацетатом (FDA), было показано, что в верхних слоях (10–20 см, 20–40 см) доля жизнеспособного мицелия была высока и составляла 76–79%, тогда как в нижнем слое (40–60 см) она уменьшилась до 18% (Кураков и др., 2008).

В верховых и низинных торфяниках (Тверская обл., Западнодвинский р-н) жизнеспособность грибного мицелия выявляли по окрашиванию препаратов для люминесцентной микроскопии акридином оранжевым (Головченко и др., 2011). Анализировали верхние (0–8 см, 8–15 см, 15–30 см) и нижний (75–100 см) слои торфяников. Образцы отбирали летом, во влажный и сухой периоды.

Верхние слои исследуемых торфяников во влажный период содержали преимущественно живой мицелий, доля которого составляла 77–100% от общего количества грибного мицелия. В сухой период доля живого мицелия уменьшалась до 43–60% в верховом торфянике и до 63–80% — в низинном торфянике. В очёсе сфагнового мха, независимо от погодных условий, были высокими абсолютные и относительные показатели обилия живого мицелия.

В нижних слоях, как верхового, так и низинного торфяников, независимо от срока отбора образцов длина жизнеспособного мицелия уменьшалась на порядок и колебалась от 200 до 500 м/г сухого торфа. Доля живого мицелия в этих слоях составляла 43–50% от общего количества учитываемого мицелия.

Таким образом, приходится констатировать, что грибы, являющиеся основными деструкторами органического вещества, находятся в жизнеспособном со-

стоянии по всему профилю торфяника. В верхних слоях доля жизнеспособных грибов велика, в нижних — не превышает 50%.

Наличие большого количества грибного мицелия преимущественно в верхних слоях торфяников привело к предположению, что первое разрушение отмерших растений и мхов производится грибами. Грибы обладают способностью быстро реагировать на действие неблагоприятных факторов среды, переходя к анабиозу. Их споры переходят в состояние экзогенного покоя, определяемого внешними факторами. В этом состоянии, не теряя жизнеспособности, они могут длительно пребывать в многометровой толще торфяников, поддерживая на высоком уровне запасы «живого» углерода в болотных экосистемах.

6.3. Таксономический состав грибных сообществ

В обзоре Торманна и Райса (Thormann, Rice, 2007) обобщены данные по разнообразию микроскопических грибов, изолированных на питательные среды из торфяников, и макромицетов, обнаруженных в болотных экосистемах.

В целом был идентифицирован 601 вид микроскопических грибов. В таксономическом отношении наиболее разнообразная группа — аскомицеты (276 видов, 46%), затем следуют базидиомицеты (243 вида, 40%), зигомицеты (55 видов, 9%) и хитридиомицеты (26 видов, 4%) (табл. 6).

Среди анаморфных аскомицетов наиболее часто обнаруживали *Penicillium funiculosum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, обычными были *Aureobassidium pullulans*, *Cladosporium herbarum*, *Geomyces pannorum*, *Oidiodendron maius*, *Trichoderma koningi*, *T. viride*. Все эти грибы являются генералистами, обильно спорулирующими, некоторые из них — быстрорастущие виды, и вероятно, что эти свойства обуславливают их перевес и завышенную оценку их представленности в сопоставлении с другими таксонами грибов. Из базидиомицетов наиболее часто выделяются виды *Cryptococcus albidus*, *Galerina paludosa*, *G. sphagnum*, *Phaeogalera stagnina* и *Tephrocycbe palustris*. У зигомицетов наибольшее число видов обнаружено среди родов *Mucor*, *Mortierella* и *Umbelopsis* (33 из 55 идентифицированных видов). *Mortierella alpina*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana* и *U. vinacea* — часто упоминаемые зигомицеты в торфяных почвах. Хитридиомицеты — наименее исследованная группа грибов в торфяниках. Наиболее разнообразны по числу видов (15 из 26 известных видов) грибы родов *Rhizophydium* и *Phlyctochytrium*.

Наиболее богатыми по числу видов были рода *Penicillium* (48 видов), *Galerina* (41 вид) и *Mortierella* (20 видов) (табл. 6).

Среди макромицетов в болотных экосистемах типичными являются подстилочные и дереворазрушающие сапротрофы и микоризообразователи, представленные родами *Cortinarius*, *Galerina*, *Hypholoma*, *Mycena*, *Collybia* и *Omphalina* (Salonen, Saari, 1990). Эктомикоризные грибы, ассоциированные с корнями деревьев *Picea*, *Larix*, *Salix* и *Betula*, произрастающих на болотах, представлены видами *Lactarius*, *Hebeloma*, *Lactaria*, *Russula*, *Tomentella* и *Cortinarius* (Salo, 1993). Эрикоидные микоризообразователи (*Rhizoscyphus ericae*, *Oidiodendron* spp.) специфичны для кустарников и карликовых кустарников болот.

Для изучения грибного разнообразия в торфяниках Восточно-Европейской Равнины и Западной Сибири в качестве модельной группы был выбран и проанализирован с помощью различных синэкологических показателей микромицетный

Табл. 6

Наиболее часто обнаруживаемые таксоны грибов в болотных экосистемах (по: Thormann, Rice, 2007)

Группа грибов	Число видов	Максимальные по числу видов рода
Ascomycetes	276	<i>Acremonium</i> (8 spp.), <i>Aspergillus</i> (9 spp.), <i>Oidiodendron</i> (11 spp.), <i>Penicillium</i> (48 spp.), <i>Trichoderma</i> (9 spp.)
Basidiomycetes	243	<i>Cortinarius</i> (14 spp.), <i>Cryptococcus</i> (11 spp.), <i>Galeria</i> (41 spp.), <i>Lactarius</i> (18 spp.), <i>Mycena</i> (19 spp.)
Chytridiomycetes	26	<i>Chytridium</i> (2 spp.), <i>Chytriumyces</i> (2 spp.), <i>Phlyctochytrium</i> (5 spp.), <i>Rhizophyidium</i> (10 spp.), <i>Septosperma</i> (2 spp.)
Zygomycetes	55	<i>Absidia</i> (3 spp.), <i>Mortierella</i> (20 spp.), <i>Mucor</i> (13 spp.), <i>Syncephalis</i> (2 spp.), <i>Umbelopsis</i> (5 spp.)
Неизвестного аффинитета	1	<i>Schizoblastosporon</i> (1 sp.)
Итого	601	

комплекс, растущий на среде Чапека (Оразова и др., 2001; Головченко и др., 2002в, 2004; Качалкин и др., 2005; Добровольская и др., 2011). Были определены доли разных таксонов микромицетов, учитываемых на используемой среде, выявлены доминанты, субдоминанты и минорные компоненты и т.д., при этом анализировались все слои торфяника, как это принято при изучении почвы как профильного тела.

Сравнительный анализ таксономического состава микромицетных комплексов торфяников показал, что верховые торфяники отличаются от низинных по числу и спектру выделяемых видов.

Максимальное видовое разнообразие микромицетов было обнаружено в низинных торфяниках (от 43 до 93 видов), тогда как в верховых торфяниках число видов было ниже и варьировало от 11 до 55. Наибольшее количество видов грибов выявляли в верхних слоях (до 50 см) исследуемых торфяников.

Во всех образцах низинного торфа доминировали представители рода *Trichoderma*, в первую очередь *T. hamatum* (Bonord.) Vainier и *T. harzianum* Rifai. Их выявляли по всему профилю торфяников. В группу доминантов и часто встречающихся видов были отнесены так же темноокрашенные *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) de Vries и *Botrytis cinerea* Pers., приуроченные к верхним и средним горизонтам (табл. 7).

Многолетние исследования микромицетных комплексов верховых торфяников показали, что большая часть из идентифицированных 55 видов — типичные сапротрофные митотические микромицеты (Головченко и др., 2002в, 2004; Добровольская и др., 2011).

По частоте встречаемости доминировали микромицеты из рода *Penicillium*, а также стерильный мицелий *Mycelia sterilia*. Известно, что стерильный мицелий является доминирующим компонентом грибных сообществ заболоченных тундровых почв (Паринкина, 1989). Высоким был процент обнаружения представителей рода *Trichoderma*. К редко встречающимся были отнесены микро-

Табл. 7

Таксономическая структура микромицетных сообществ в низинном торфянике

Классы обилия по ЧВ*	Родовая принадлежность
Доминирующие (> 60%)	<i>Trichoderma</i> , <i>Cladosporium</i>
Частые (30–60%)	<i>Penicillium</i> , <i>Botrytis</i>
Редкие (10–30%)	<i>Phialophora</i> , <i>Fusarium</i>
Случайные (< 10%)	<i>Aspergillus</i> , <i>Gliocladium</i> , <i>Paecilomyces</i> , <i>Exophiala</i>

ЧВ* — частота встречаемости (число образцов, в которых был обнаружен данный род микроскопических грибов, к общему числу исследованных образцов).

Табл. 8

Таксономическая структура микромицетных сообществ в верховом торфянике

Классы обилия по ЧВ*	Родовая принадлежность
Доминирующие (> 60%)	<i>Penicillium</i> , <i>Mycelia sterilia</i>
Частые (30–60%)	<i>Trichoderma</i>
Редкие (10–30%)	<i>Phialophora</i> , <i>Oidiodendron</i> , <i>Aureobasidium</i> , <i>Candida</i>
Случайные (< 10%)	<i>Chrysosporium</i> , <i>Septonema</i> , <i>Acremonium</i> , <i>Hainessia</i> , <i>Aspergillus</i> , <i>Mortierella</i> , <i>Chloridium</i> , <i>Doratomyces</i> , <i>Geotrichum</i> , <i>Gliocladium</i> , <i>Gliomastix</i> , <i>Mucor</i> , <i>Paecilomyces</i> , <i>Torula</i> , <i>Zygodemus</i>

ЧВ* — частота встречаемости (число образцов, в которых был обнаружен данный род микроскопических грибов, к общему числу исследованных образцов).

мицеты родов *Phialophora*, *Oidiodendron*, *Aureobasidium*, *Candida*. Спектр случайных родов в анализируемых торфяниках оказался самым представительным (*Chrysosporium*, *Septonema*, *Acremonium*, *Hainessia*, *Aspergillus*, *Mortierella*, *Chloridium*, *Doratomyces*, *Geotrichum*, *Gliocladium*, *Gliomastix*, *Mucor*, *Paecilomices*, *Torula*, *Zygodemus*). Максимальной была представленность рода *Penicillium* — 20 видов. Массовыми, как по частоте встречаемости, так и по относительному обилию, были виды: *P. funiculosum* Thom, *P. lividum* Westling, *P. thomii* Maire, *P. spinulosum* Thom, выявляемые по всей глубине торфяной залежи и во все сроки наблюдений (табл. 8).

Большинство выявленных микромицетов в верховых торфяниках относятся к группе медленно растущих целлюлозолитиков. Быстрорастущие микромицеты-сахаролитики, основу питания которых составляют легкодоступные органические вещества, встречались крайне редко. В низинных торфяниках доля быстрорастущих грибов была значительно выше. Так, доля быстрорастущих грибов в низинных торфяниках Западно-Сибирского региона составила 30–55%, в верховых торфяниках она уменьшалась до 8–17%.

Географический (климатический) фактор оказывал значимое влияние на видовое разнообразие только для наиболее контрастных по расположению торфяников. Так, среди верховых торфяников минимальное разнообразие видов грибов

отмечено для Приполярного Урала с наиболее суровыми климатическими условиями.

6.4. Функции грибов, связанные с деструкцией торфа

Грибы, выделенные с живых и отмирающих тканей *Sphagnum fuscum*, показали наличие широкого спектра деструктивных способностей при разложении щепы еловой древесины и мха (Thormann et al., 2001, 2002, 2003). Виды *Sordaria fimicola*, *Sporormiella intermedia*, *Bjerkandera adusta* были изолированы с живых тканей мха, *Acremonium curvulum* и *Oidiodendron maius* — с разлагающегося сфагнома, *Mucor hiemalis*, *Oidiodendron scytaloides*, *Penicillium thomii* и *Trichoderma viride* как с живого, так и с разлагающегося мха. Виды *S. fimicola*, *B. adusta*, *A. curvulum*, *O. maius*, *O. scytaloides*, *M. hiemalis*, *P. thomii* и *T. viride* были способны разлагать целлюлозу; *S. intermedia*, *A. curvum*, *O. maius*, *M. hiemalis*, *O. scytaloides*, *P. thomii* и *T. viride* — крахмал. Наиболее эффективно разрушал дубильные кислоты *O. maius*, слабее — *O. scytaloides*. Наивысшую активность в разрушении древесины ели проявил *B. adusta*, минимальную — *O. scytaloides*. Сфагнум разлагался грибами гораздо хуже, максимальное разрушение наблюдали от *Sordaria fimicola*, минимальное в случае *Mucor hiemalis*.

Разрушать трехслойную клеточную стенку и проникать в клетки сфагнома могут *Acremonium curvum* и *Oidiodendron maius*, деструктором сфагнома считается также *Scleroconidioma sphagnicola* (Tsuneda et al., 2001a, b).

В клетках живого сфагнома обнаружен паразитический базидиомицет *Lyophyllum palustre*, который участвует в разложении тканей мха на начальной стадии (Untiedt, Mueller, 1985). Гриб проникает в клетки, растворяя клеточную стенку, но клетки при этом сразу не отмирают. Затем клеточная стенка начинает расслаиваться и распадаться на фрагменты, в результате чего мох обесцвечивается и подвергается дальнейшему разрушению.

Способность грибов-анаморф аскомицетов семейства Мухотрихасеае (*Geomyces pannorum*, *A. griseum*, *O. maius*, *O. periconioides*, *O. rhodogenum*, *Oidiodendron* sp. 1 и 2) и *Pseudogymnoascus appendiculatus*, *P. vevrucosum*, изолированных из мохового болота, разрушать целлюлозу, фенолы и ткани сфагнома, была сравнена с таковой у базидиомицетов *B. adusta*, *Phanerochaete chrysosporium*. Большинство протестированных аскомицетов разлагали целлюлозу, таниновую кислоту и другие компоненты клеточной стенки сфагнома. Базидиомицеты удаляли преимущественно целлюлозу, нерастворимые фенолы и фенольный матрикс клеточной стенки. Потери веса тканей сфагнома при разложении аскомицетами достигали 50%, базидиомицетами — 35%. Разложение сфагнома аскомицетами семейства Мухотрихасеае сходно с грибами белой гнили и можно считать, что они играют важную роль в трансформации углерода в верховых болотах (Thormann, Rice, 2007).

Для моховых болот характерно обилие эрикоидных микоризных грибов. При анализе физиологических профилей у 22 штаммов эрикоидного микоризообразователя *Oidiodendron maius* было показано, что они способны к разложению лигнина, целлюлозы, хитина, крахмала, пектина и желатины, и не могут утилизировать липиды. *O. griseum* разрушал целлюлозу и синтезировал пероксидазу и полифенолоксидазу — ферменты, необходимые для деструкции таниновой кислоты и лиг-

нина. У *Phialocephala fortinii* была выявлена лигниназная и лакказная активность. Эрикоидный микоризообразователь *Rhizoscyphus ericae* (*Hymenoscyphus ericae*) имел менее разнообразный энзимный профиль (Rice, Currah, 2006). Таким образом, эрикоидные микоризообразователи обладают ферментным арсеналом для деструкции широкого круга устойчивых структурных полимеров торфа. Потери веса *Sphagnum fuscum* при разложении грибами *O. maius*, *R. ericae* и *Meliniomyces variabilis* достигали 11, 9 и 7% за 70 суток. Эрикоидные микоризные грибы не только обеспечивают возможность ассоциированных с ними растений существовать в суровых, бедных минеральным питанием кислых верховых торфяниках, но и образуют высокомолекулярные полимерные соединения и тем самым вносят вклад в накопление устойчивых органических соединений в болотах.

В верховых торфяниках большое разнообразие эктомикоризных грибов. Дюралл с коллегами (Durall et al., 1994) показал, что эти грибы легко гидролизуют гемицеллюлозу и целлюлозу, а гуминовые кислоты для них мало доступны. Большинство эктомикоризных грибов родов *Lactarius*, *Hebeloma*, *Laccaria*, *Russula*, *Tomentella*, *Cortinarius*, *Suillus*, *Amanita*, *Boletus*, *Rhizopogon* и *Tricholoma* имеют более ограниченные возможности для деструкции полифенольных соединений, лигнина и таниновых кислот, а также целлюлозы и пектина (Hutchinson, 1990; Bending, Read, 1997). Они адаптированы к использованию более простых углеводов, крахмала, а также желатины, мочевины, то есть имеют значительно меньший сапротрофный потенциал, чем эрикоидные микоризообразователи.

В дополнение к микоризным грибам, на поверхности корней и внутри у болотных растений обнаружено довольно большое количество эндофитов. Эти грибы объединяют в комплекс MRA — *Mycelium radialis atrovirens*. Проведенные исследования показали, что они способны к деградации целлюлозы, ламинарина, крахмала, ксилана. В целом, на основании рассмотрения их ферментативного профиля полагают, что MRA грибы утилизируют наиболее доступные соединения в растительных остатках.

Таким образом, у многих видов грибов, изолированных с живого мха (*Sphagnum fuscum*) и его разлагающихся остатков, выявлена способность (у разных групп грибов в различной степени) к разложению органических соединений, таниновых кислот, целлюлозы, пектина. Редко встречаются в верховых торфяниках грибы (базидиомицеты и аскомицеты), которые способны разрушать наиболее сложные структурные полимеры, лигнин, танины, другие полифенолы, составляющие до 50% компонентов торфа (Turetsky et al., 2000). Значительно выше в этих экосистемах обилие базидиомицетов-эктомикоризообразователей на *Picea*, *Larix* и *Salix*, которые имеют ограниченные возможности разлагать сложные растительные полимеры (Hutchinson, 1990).

К настоящему времени существуют достоверно зафиксированные данные об активной жизнедеятельности дрожжевых грибов только в самой верхней части торфяников — в сфагновой дернине (Качалкин, 2010б). В толще сфагновой дернины так же, как и на поверхности сосудистых растений, дрожжевые грибы существуют в основном как копитотрофы, т.е. за счет потребления легкодоступных соединений углерода. Набор этих легкодоступных соединений у сосудистых растений и у мхов принципиально различен и смещен на сфагнуме в сторону органических кислот, значительная часть которых представлена рядом ароматических

форм. В функциональном отношении дрожжи в сфагновой дернине можно рассматривать не только как копитрофов, но и в качестве первичных сапротрофов, принимающих активное участие на начальных этапах разложения органического вещества при процессе торфообразования. На дальнейших этапах сукцессии в аэробной зоне главная роль принадлежит уже мицелиальным грибам с активной гидролитической активностью, а дрожжевые грибы функционируют как микрофлора рассеяния за счет роста на вторичных продуктах метаболизма мицелиальных грибов.

6.5. Численность и таксономическая структура бактериальных комплексов

Исследования люминесцентно-микроскопическим методом бактериальных сообществ верховых и низинных торфяников показали, что пределы варьирования численности бактерий в расчёте на 1 г сухого торфа составляют единицы-десятки млрд. клеток. Длина актиномицетного мицелия измеряется сотнями м – км/г торфа (Головченко и др., 2002а, 2006, 2007, 2008; Добровольская и др., 2012). Полученные данные по бактериальному обилию в исследуемых почвах очень велики и соответствуют плотности заселения микроорганизмами лесных подстилок, дернины и верхних гумусированных горизонтов литоземных почв (Головченко и др., 2000, 2001, 2002б).

Бактерии обнаруживали по всему профилю торфяников, вплоть до подстилающей породы, актиномицетный мицелий — на выборочных глубинах торфяной толщи. Для бактерий была выявлена тенденция равномерного распределения или плавного уменьшения численности вниз по профилю (рис. 9). Распределение по профилю актиномицетного мицелия носило скачкообразный характер, с достаточно резкими колебаниями длины в пределах почвенного профиля (Головченко и др., 2002а, 2006, 2007, 2008; Добровольская и др., 2011).

Для изучения таксономической структуры бактериальных сообществ торфяников на родовом уровне нами был выбран комплекс сапротрофных аэробных и факультативно-анаэробных бактерий, растущих на глюкозо-пептонно-дрожжевой среде, и участвующий в конвеерной переработке растительных остатков.

Численность бактерий этого сапротрофного блока, установленная методом посева, варьировала от 10^5 до 10^8 КОЕ/г в зависимости от глубины залегания торфа, типа торфяника и срока отбора образцов (Головченко и др., 2004, 2005, 2008; Добровольская и др., 2005, 2012).

Распределение бактерий по профилю носило равномерный характер в торфяниках, сформированных морфологически однородными торфами. Разница между плотностью бактериальных группировок в верхних и нижних слоях составляла не более порядка. В торфяниках, в которых происходит чередование верховых, переходных и низинных торфов, обилие бактерий нарастало с глубиной в соответствии с увеличением степени разложения торфа (Головченко и др., 2007).

В исследуемых торфяниках общее бактериальное разнообразие определялось типом торфа. Так, в слоях, представленных верховым торфом показатели индекса Шеннона варьировали от 0,1 до 1,4 бит, в то время как в низинных торфах: от 1,9 до 2,7. Таким образом, максимальным бактериальным разнообразием отличались низинные торфяники (Головченко и др., 2007; Добровольская и др., 2012). Из них

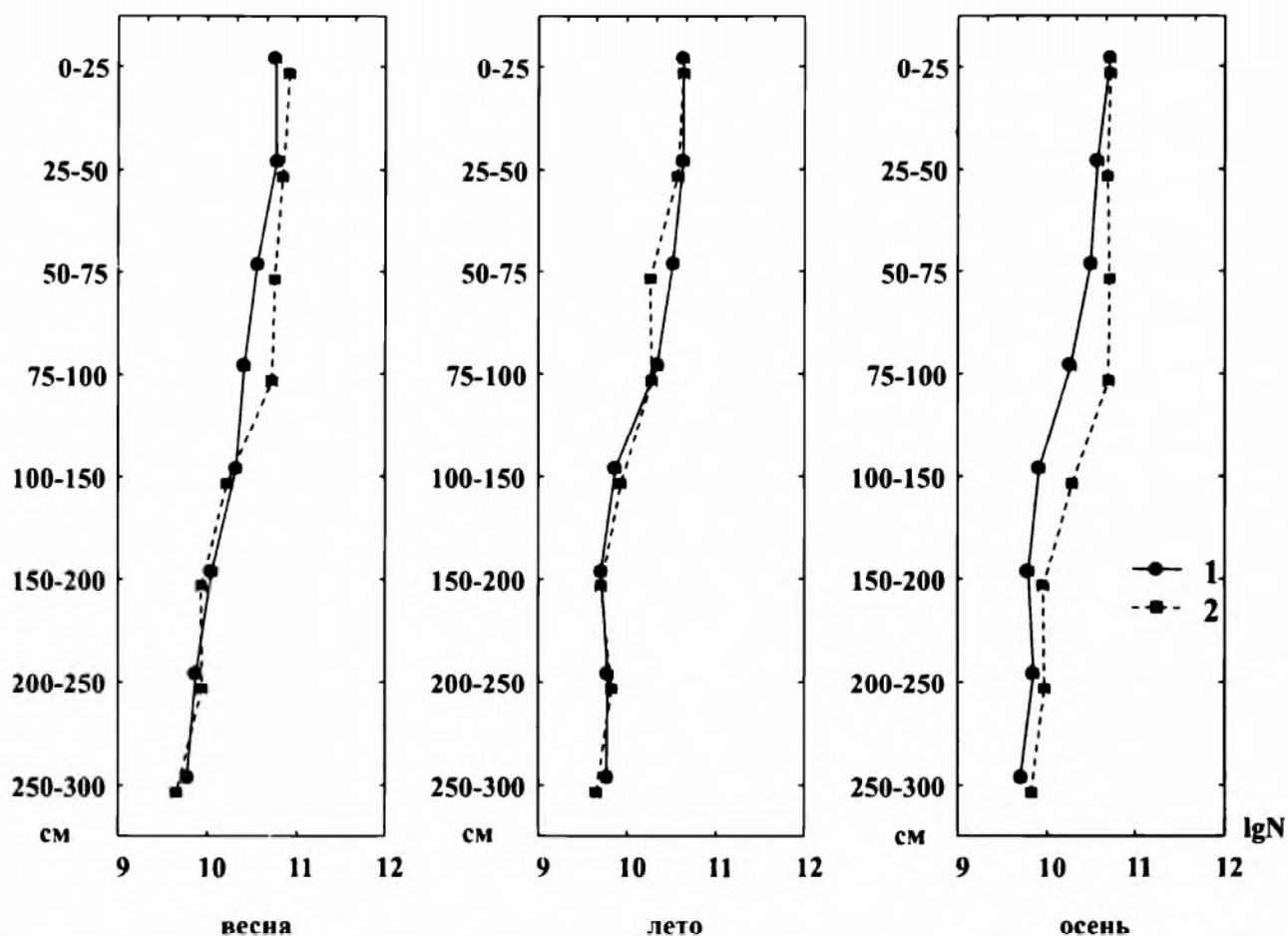


Рис. 9. Распределение бактерий по профилю верховых торфяников с учётом сезонной динамики. Условные обозначения: N — клеток/г сухого торфа.

было выделено 18 представителей бактериальных таксонов, а из верховых торфяников лишь 8 (табл. 9). Доля бактерий гидролитического комплекса составляла в среднем 53% в слоях низинного торфа и только 22% в верховом торфе.

Таксономическая структура бактериальных сообществ в верховом торфе была монодоминантной. В качестве доминантов выделялись типичные гидробионты — представители родов *Aquaspirillum* и *Comamonas*. Однако в результате идентификации этих культур на основе молекулярно-биологических методов все исследованные 20 штаммов оказались принадлежащими к разным видам рода *Pseudomonas* — *P. fluorescens*, *P. koreensis*, *P. mandelii*, *P. lini*, *P. gingeri*, *P. putida*. Целлюлозоразрушающие бактерии (цитофаги и миксобактерии) либо отсутствовали, либо выделялись в качестве минорных компонентов. Грамположительные бактерии были представлены исключительно бациллами, актинобактерии не выделялись. В низинных торфах доминировали бактерии-гидролитики. Они были представлены скользящими бактериями — миксобактериями и цитофагами. В отличие от верхового торфа, актинобактерии составляли значительную долю в некоторых слоях низинного торфа — до 20–30%. Они были представлены в основном родами *Arthrobacter*, *Rhodococcus* и *Micrococcus*. Бациллы выделялись в качестве минорных компонентов. В большинстве слоев были обнаружены так же представители подвижных протеобактерий родов *Alcaligenes*, *Pseudomonas*, *Aquaspirillum* и *Comamonas* (Головченко и др., 2004, 2005, 2008; Добровольская и др., 2012).

Погодные условия оказывали значительное влияние на структуру бактериальных сообществ торфяников. Так, если в жаркий и сухой период в низинном торфянике доминировали целлюлозоразрушающие бактерии (*Cytophaga*, Мухососсаles, *Streptomyces*), то после длительных дождей — типичные гидробиионты, представленные бактериями родов *Aquaspirillum*, *Comamonas* и *Alcaligenes*. Миксобактерии и цитофаги выделялись в качестве минорных компонентов или субдоминантов (Добровольская и др., 2012).

Влияние длительной жары (лето 2010 г.) на таксономическую структуру исследуемого сапротрофного блока бактерий проявилось как в общем снижении бактериального разнообразия, так и в смене доминантов. Доминировавшие прежде аэробные протеобактерии были замещены энтеробактериями, предпочитающими рост при более высоких температурах. В низинном торфянике их доля составила в разных слоях от 55 до 100%. При посеве из верхового торфяника после жаркого лета чашки оказались стерильными. Бактерии удалось выделить лишь после запуска сукцессии с увлажнением почвы. При этом вначале на чашках выросли только энтеробактерии, представленные видом *Rahnella aquatilis* (видовая принадлежность бактерий была определена на основе секвенирования рДНК). Их доля на протяжении сукцессии (30 суток) не опускалась ниже 20% (Кухаренко и др., 2011). Представители вида *Rahnella aquatilis* — типичные для водных сред энтеробактерии. Следует отметить, что выявление именно этих энтеробактерий из верхового торфяника не является случайным, представители рода *Rahnella* выделялись из сфагновых мхов и другими исследователями. Было показано, что разные виды бактерий рода *Rahnella*, в том числе и *Rahnella aquatilis*, ассоциированы со мхами *Sphagnum fallax* и *Sphagnum magellanicum* (Opelt et al., 2007).

Результаты экспериментов показали, что как дождливая погода, так и сильная засуха и жара оказывают значительное влияние на состояние бактерий в обоих типах торфяников. При повышенной влажности стираются те контрастные различия в таксономической структуре прокариот, которые характерны для верховых и низинных торфяников (Добровольская и др., 2005). Высокие температуры и недостаточное увлажнение в результате засухи и жары оказывают стресс на бактерии торфяников, приводя к серьезной перестройке в таксономической структуре прокариотных комплексов. На основе полученных данных можно сделать вывод о меньшей устойчивости бактериального сообщества верховых торфов, чем низинных, к экстремальной засухе и жаре, что нужно учитывать в дальнейших расчетах последствий глобального изменения климата.

6.6. Физиологическое состояние и жизнеспособность бактерий

6.6.1. Кинетический метод определения физиологического состояния бактерий *in situ*

Высокая численность бактерий, зарегистрированная нами в исследуемых торфяниках, не позволяет судить о том, в каком физиологическом состоянии находятся там бактерии. Для ответа на этот важнейший вопрос мы провели определение метаболической активности новым кинетическим методом определения физиологического состояния бактерий *in situ* (в торфах) (Якушев, 2012).

Используемый в методе подход основан на представлении о физиологическом состоянии как о кинетической величине, определяемой из данных по начальному периоду роста бактерий на питательных средах (лаг-фаза и фаза экспоненциального роста). Суть метода заключается в математической обработке кривых роста смешанных самопроизвольных бактериальных культур, внесённых в виде водной суспензии торфа в жидкие питательные среды. Рост на питательных средах определяется в режиме реального времени по изменению оптической плотности (при 620 нм) на имуноферментном анализаторе Sunrise фирмы Tecan, помещенном для стандартизации температуры (25 °С) в климатическую камеру Binder. В качестве питательных сред могут быть применены самые различные жидкие микробиологические среды. В работе использовались среды: жидкая глюкозо-пептонно-дрожжевая среда; среда с биополимерами животного и растительного происхождения: пектином, хитином, карбоксиметилцеллюлозой, крахмалом, ксиланом, казеином; мономерами, входящими в полимеры: глюкоза, ксилоза; ароматические соединения: фенилаланин, коричная кислота; поверхностноактивные вещества: твин-20; среда без азота с маннитом (Среда Эшби) для оценки способности к азотфиксации; продукты брожения: ацетат. Среды раскапываются по 200 мкл в специальные 96-луночные культуральные планшеты. Для смешанных бактериальных популяций, по кривым роста на питательных средах рассчитывается параметр r_0 — начальное значение переменной физиологического состояния, т.е. активность бактерий в торфах. Одновременно определяли μ_m — максимальную удельную скорость роста бактерий на той или иной питательной среде (зависит от качественного состава бактериального комплекса и условий культивирования). Эти параметры связаны со временем лаг-фазы ($t_{\text{лаг}}$) уравнением вида:

$$t_{\text{лаг}} = \frac{\ln\left(\frac{1}{r_0}\right)}{\mu_m} = -\frac{\ln(r_0)}{\mu_m}$$

Поскольку $-\ln(r_0)$ прямопорционально связано со временем лаг-фазы, то целесообразно для дальнейшей работы использовать это выражение, а не r_0 . Чем больше $-\ln(r_0)$, тем дольше лаг-фаза и меньше активность исследуемых бактерий в торфах. Использование $-\ln(r_0)$ предпочтительнее чем $t_{\text{лаг}}$, так как следует из уравнения, что бактериальные популяции, имеющие одинаковое физиологическое состояние r_0 могут иметь различную лаг-фазу из-за различных значений μ_m , поэтому применение $t_{\text{лаг}}$ для характеристики активности микроорганизмов недопустимо.

Объектами исследования служили образцы горизонтов верхового и низинного торфяников, отобранные в Западной Сибири (Томская обл.) и европейской части России (Тверская обл.).

Впервые с помощью нового метода продемонстрировано разное физиологическое состояние бактерий (метаболическая готовность микробов усваивать разные субстраты) в верховых и низинных торфяниках. На большинстве использованных субстратов параметр $-\ln(r_0)$ в верховых торфяниках оказался больше, чем в торфяниках низинных (рис. 10).

Параметр $-\ln(r_0)$ характеризует готовность метаболической системы бактерий к потреблению того или иного субстрата. Меньшая метаболическая актив-

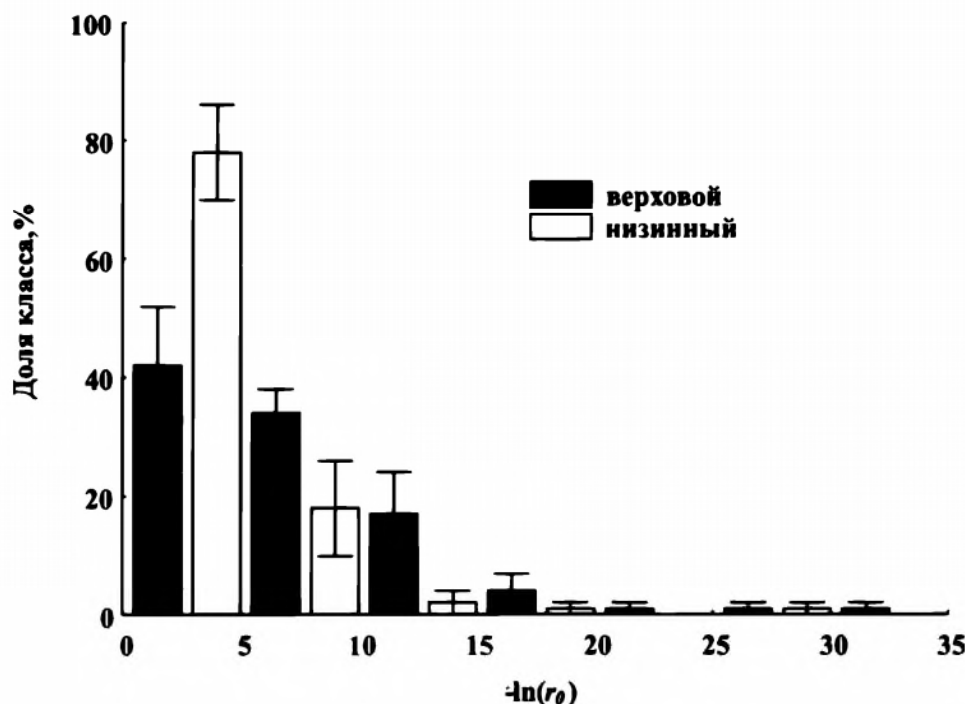


Рис. 10. Ранговое распределение значений отрицательного логарифма начального значения переменной физиологического состояния r_0 в торфяниках разного генезиса (получено из 349 кривых роста на 14 питательных средах для 48 навесок, 8 горизонтов торфов).

ность бактерий объясняет, почему происходит большая консервация органического вещества в верховом торфе, по сравнению с торфом низинным.

Анализ кривых роста, полученных при выращивании бактерий на питательных средах, показал, что значения параметра $-\ln(r_0)$ для прокариотных сообществ олиготрофных и эвтрофных торфяных почв различны. Бактерии низинных торфяников оказываются более готовыми потреблять такие полисахариды, как крахмал и ксилан (рис. 11). Вероятно, эти соединения в большей степени поступают из отмирающих растительных остатков сосудистых растений, чем из сфагнумов.

В свою очередь пектин содержится в большем количестве в верховом торфе. Это приводит к трофической подготовленности бактерий верхового торфяника потреблять пектин, выражающееся в меньшем значении $-\ln(r_0)$. Известно, что в олиготрофных торфяниках наблюдается дефицит азота. В нашем эксперименте сообщества верховых торфяников оказались более активными при росте на среде Эшби. Это не случайно, так как анализ разнообразия азотфиксирующих бактерий в кислой торфяной почве с помощью анализа генов *nifH* показал их высокое разнообразие (Слободова, 2006; Задорина и др., 2009). Ацетат является продуктом брожения и встречается во всех торфяных почвах. Он активно потреблялся в торфяниках обоих типов.

Следует отметить, что для верховых и низинных торфяников Томской и Тверской областей наблюдались одинаковые закономерности. В частности, при сравнении ранговых распределений параметров роста (суммарно для всех питательных сред), значения максимальной удельной скорости роста (μ_m) были выше в эвтрофных торфяных почвах по сравнению с олиготрофными (рис. 12). В верховых торфах доминируют медленно растущие бактерии, не способные к быстрому

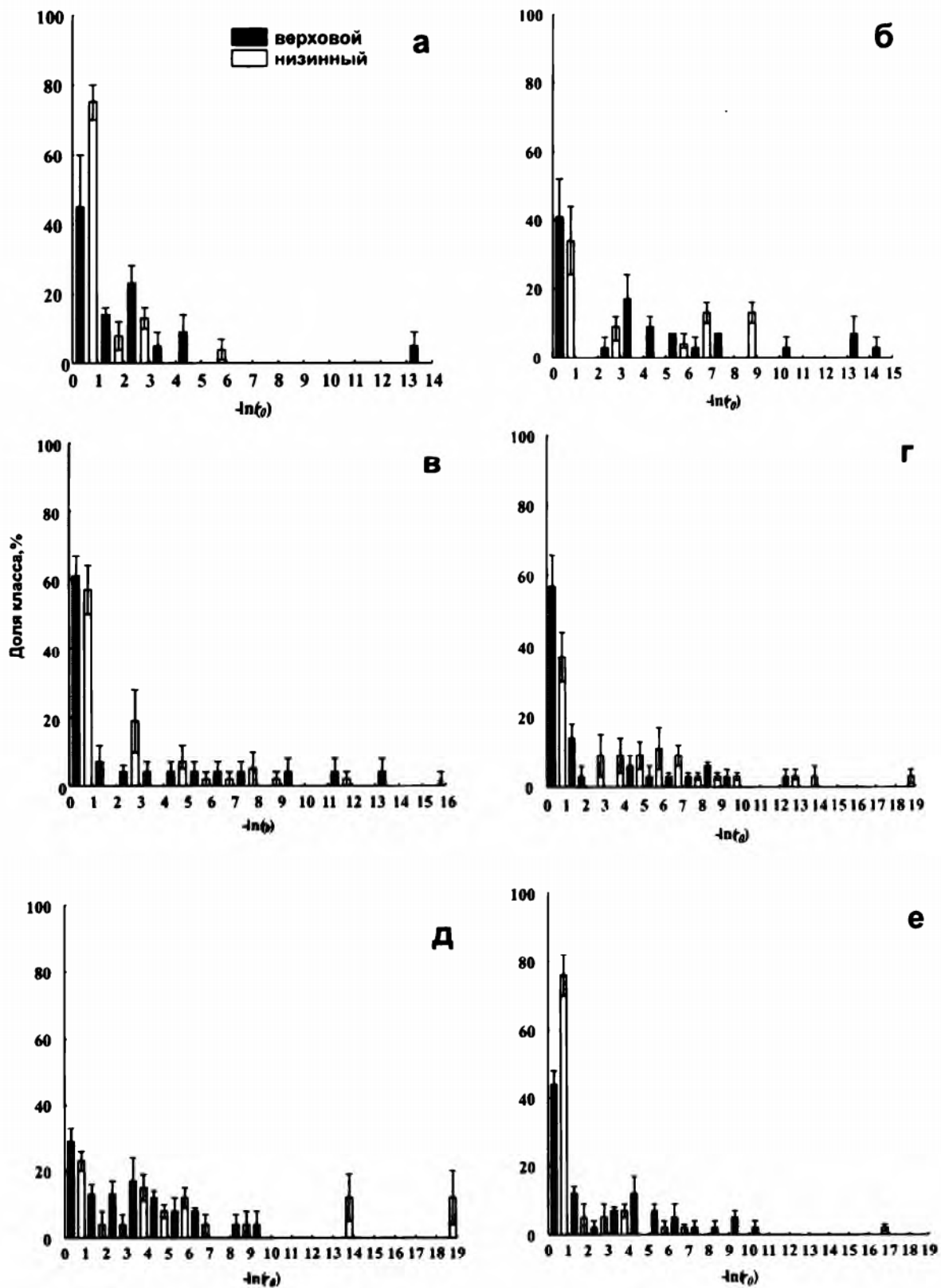


Рис. 11. Отрицательный логарифм начального значения переменной физиологического состояния бактерий в торфяниках разного генезиса для бактериальных популяций, развивающихся на средах с: а — крахмалом; б — ксиланом; в — ацетатом; г — среда с маннитом без азота; д — пектином; е — глюкозой.

росту на свежих органических остатках, поступающих при отмирании растений. Следствием этого может являться чисто кинетическая неспособность бактерий к быстрой деструкции отмершей биомассы.

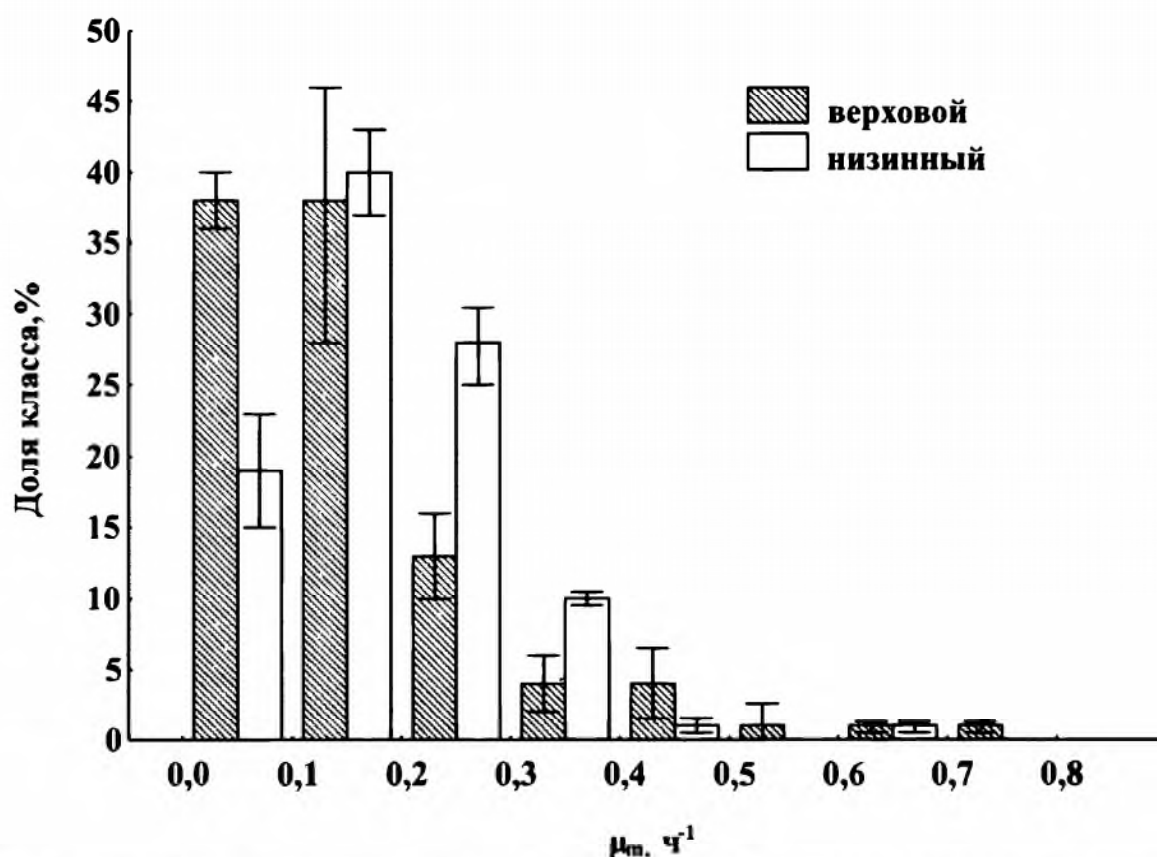


Рис. 12. Ранговое распределение значений максимальной удельной скорости роста в торфяниках разного генезиса (получено из 349 кривых роста для 48 навесок, 8 горизонтов торфов).

Помимо определения физиологического состояния (активности), максимальной удельной скорости роста (преобладающая экологическая стратегия роста в бактериальном комплексе) кинетический метод определения физиологического состояния может, хотя и приблизительно, указать на относительное обилие исследуемых групп бактерий. Это происходит в том случае, когда при выбранном разведении почвенной суспензии (в рассматриваемой работе 1:10) рост наблюдается не во всех лунках с той или иной средой, и по доле лунок, где наблюдался рост, можно судить об обилии бактерий. В этом случае метод представляет собой вариант метода предельных разведений.

В проведенных экспериментах на большинстве органических соединений рост наблюдался всегда. Исключением являлись три субстрата, обилие бактерий способных на них расти, было столь низко в торфах, что даже при разведении 1:10 рост был не во всех лунках. Первое из этой группы соединений — коричневая кислота, представляет особый интерес. Эта кислота — ближайший аналог сфагновой кислоты, доминирующей в сфагновых торфах. Будучи бензол-карбоновой кислотой, она является ингибитором прорастания грибных спор, и её накопление может привести к ингибированию грибов — главных деструкторов биополимеров в болотных экосистемах (Vreeuwet et al., 1997).

Из 40 образцов различных горизонтов верхового торфяника рост был зафиксирован только в трех образцах (на глубине 0–15 см), что свидетельствует о низкой численности бактерий, способных расти на коричневой кислоте, как единственном источнике углерода. Отсутствие бактерий-деструкторов объясняет — почему в верховых торфах происходит накопление бензолкарбоновых кислот. Однако, по-

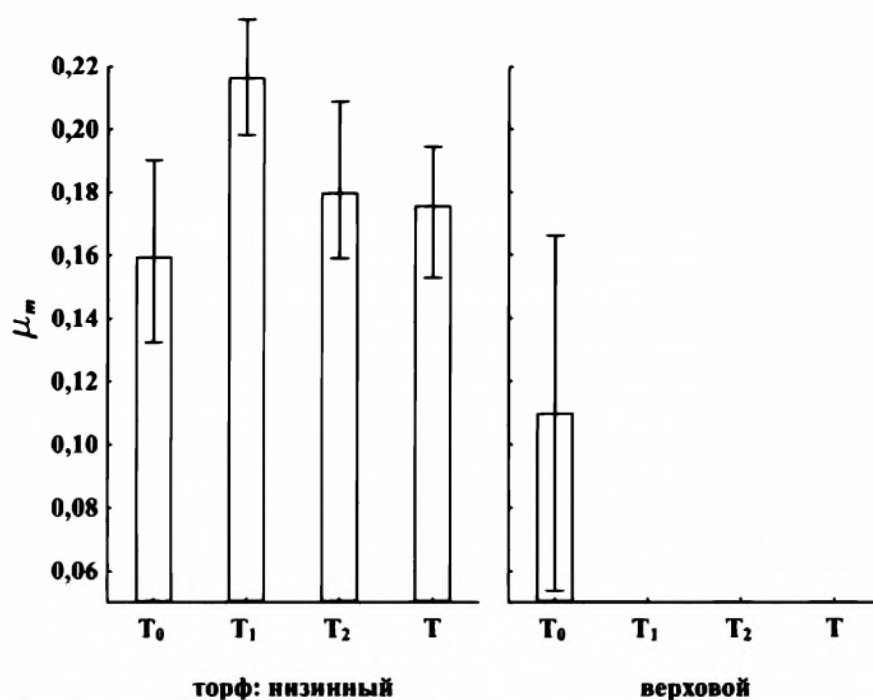


Рис. 13. Максимальная удельная скорость роста (μ_m) самопроизвольных смешанных бактериальных группировок на коричной кислоте.

тенциальная метаболическая активность ($-\ln(r_0)$) потребления коричной кислоты оказалась высокой.

В низинном торфе ситуация противоположная — рост зарегистрирован в 36 образцах из 40. Это свидетельствует о большем обилии бактерий, способных расти на коричной кислоте в низинных торфяниках, чем в верховых. Максимальная удельная скорость роста бактерий на коричной кислоте так же выше в низинных торфах, однако, потенциальная метаболическая активность потреблять коричную кислоту меньше, по сравнению с бактериями верховых торфяников (рис. 13).

Следующие значимые субстраты — это труднодоступные для микробного разложения биополимеры: хитин и целлюлоза (КМЦ-карбоксиметилцеллюлоза). Всего было исследовано 44 образца. Доля лунок с жидкой питательной средой, в которых наблюдался рост хитинолитиков, была в среднем примерно одинаковой для обоих типов исследуемых торфяников (табл. 10). Четкой приуроченности бактерий-хитинолитиков к какому-то горизонту выявить не удалось. Процент лунок, в которых наблюдался рост на среде, содержащей КМЦ, был значительно выше в низинных торфяных почвах. Это свидетельствует о большем обилии бактерий-целлюлозолитиков в низинных торфах. Падение влажности и повышение температуры воздуха, наблюдавшееся в августе, по сравнению с июлем, привело к значительному увеличению обилия как хитинолитических, так и целлюлозолитических бактерий в исследуемых торфяниках и, как следствие, повысило долю лунок с хитином и КМЦ, на которых наблюдался рост (табл. 10). Активизация деятельности бактерий гидролитического комплекса при уменьшении влажности торфов представляется закономерным явлением, учитывая, что при этом улучшается аэрация.

Было также установлено, что после аномальной жары (лето 2010 г.) в слоях верхового торфяника произошли резкие изменения характера роста и снижение активности бактериальных популяций. В низинном торфянике активность бакте-

Табл. 10

Развитие хитинолитических и целлюлолитических бактерий на питательных средах, выделенных из торфяников при разной влажности

Полимер	Доля лунок со средой, где наблюдался рост, %					
	Верховой торф			Низинный торф		
	в среднем	влажный период	сухой период	в среднем	влажный период	сухой период
Хитин	23	10	37	29	10	50
КМЦ	69	55	79	82	70	92

рий менялась не так существенно. Эти результаты согласуются с данными по численности и таксономической структуре прокариотных сообществ, полученными методом посева (Кухаренко и др., 2011).

Таким образом, прокариотные сообщества верховых и низинных торфяников четко отличаются между собой. Бактериальное разнообразие и доля бактерий-гидролитиков оказываются значительно выше в низинных торфяниках по сравнению с верховыми. Бактериальные популяции низинных торфяников находятся в более активном физиологическом состоянии, способны расти на большем количестве субстратов, и менее подвержены влиянию экстремальных факторов. Все обнаруженные различия могут быть использованы в качестве факторов, позволяющих объяснить замедленную деструкцию торфа в верховых торфяных почвах.

6.6.2. Окрашивание флуоресцентным красителем *live-dead*, наноформы бактерий в верховых торфяниках

Общую численность бактерий, численность и долю наноформ по отношению к общей численности бактерий, потенциальную жизнеспособность бактерий и наноформ бактерий (долю клеток с неповрежденной клеточной мембраной) определяли с помощью флуоресцентного двухкомпонентного красителя L7012 (LIVE/DEAD BacLight bacterial viability kit.) (Molecular Probes., 1994) в соответствии с рекомендациями производителя (Лысак и др., 2009). Применение этого красителя позволяет определить как общую численность бактерий, так и физиологическое состояние клеток. При просмотре препаратов под микроскопом с УФ источником света клетки бактерий с неповрежденными мембранами (интактные, «живые» клетки) окрашены в зеленый цвет, а клетки с поврежденными мембранами — в красный цвет. Окрашенные препараты просматривали под флуоресцентным микроскопом Axioskop 2, (“Carl Zeiss”, Германия) с эпиобъективом 100. При подсчете клеток просматривали не менее 90 полей зрения на образец. Оценивали общую численность бактерий в почве (почвенной суспензии), наноформ (в фильтрате) и долю клеток с неповрежденной и поврежденной клеточной мембраной. Расчеты численности бактерий (наноформ) на 1 г почвы проводили по общепринятой методике, используемой при работе с акридином оранжевым (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991).

Наноформами бактерий считали бактерии, которые проходят через мембранный ядерный фильтр с отверстиями 0,22 мкм.

Для обнаружения наноформ бактерий в исследованных образцах была использована методика, включавшая в себя выделение бактериального комплекса из почвенной суспензии с последующей фильтрацией проб через ядерные мембранные фильтры с размером пор 0,22 мкм и концентрированием полученного фильтрата центрифугированием. Навеску почвы 1 г помещали в 100 мл стерильной воды, обрабатывали для десорбции клеток с поверхности частиц на приборе УДЗН-1 (22 кгц; 0,44 А; 2 мин). Почвенные частицы осаждали центрифугированием (10 мин, 2 тыс. об./мин). Надосадочную жидкость набирали в медицинский стерильный шприц и пропускали через мембранный фильтр (фирма „Sarstedt“) с размером пор 0,22 мкм и концентрировали полученный фильтрат центрифугированием (10 мин; 8 тыс. об./мин). Принадлежность клеток бактерий, полученных при помощи этого метода, к наноформам была подтверждена при изучении их морфологии и размеров в просвечивающем электронном микроскопе (Соина и др., 2012). Подавляющая часть клеток имели диаметр от 120 до 200 нм и длину не более 300–400 нм (реже 500–600 нм), что, несомненно, позволяет отнести их к наноформам.

Таксономический состав прокариот на уровне филумов определяли молекулярно-биологическим методом FISH (*in situ* гибридизация с 16S рРНК-специфичными олигонуклеотидными маркерами, мечеными флуоресцентными красителями). В ходе работы были использованы зонды специфичные для таксонов *Archaea* (Arch915), *Actinobacteria* (HGC69a), *Cytophaga* (CF319a), *Alphaproteobacteria* (ALF1b), *Betaproteobacteria* (BET42a), *Gammaproteobacteria* (GAM42a). Подготовку препаратов, гибридизацию с зондами и докрасивание проводили по ранее описанным методикам (Манучарова, 2008; Лысак и др., 2010). Подсчёт окрашенных клеток исследуемых филогенетических групп и последующий пересчёт численности на 1 г почвы проводился так же, как и при работе с акридином оранжевым (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991). Подсчитывали также долю отдельных таксонов от числа всех идентифицированных клеток.

Были проанализированы образцы из следующих слоев верхового торфяника (Тверская обл., Западновинский р-н): очес мха — Т0 (6–10 см); слой Т1 (10–14 см); слой Т2 (14–30 см).

Общая численность бактерий в исследованных образцах верхового торфяника варьировала от 5,8 до 13,3 млрд. клеток в 1 г субстрата (табл. 11). Максимальные показатели численности бактерий были выявлены в горизонте Т1 (13,3 млрд. клеток в 1 г), минимальные — в горизонтах Т0 и Т2 (5,8–6,0 млрд. клеток в 1 г соответственно). Полученные нами результаты совпадают с данными других авторов по определению общей численности клеток в образцах верхового торфяника при помощи окраски акридином оранжевым, традиционно применяющимся в почвенной микробиологии для определения численности бактерий (Головченко и др., 2007).

Численность потенциально жизнеспособных клеток с ненарушенной мембраной (окраска L7012 LIVE/DEAD) колебалась по профилю и составляла 3,5–9,0 млрд. клеток в 1 г субстрата, при этом максимальные показатели численности были зарегистрированы в слое Т1. В слоях Т0 и Т2 количество жизнеспособных клеток было ниже и составляло 3,5–4,0 млрд. клеток в 1 г соответственно. Доля

Табл. 11

Общая численность и жизнеспособность бактерий и наноформ бактерий в различных слоях верхового торфяника (млрд. клеток/г, окраска L 7012)

Слой	Бактерии	Наноформы бактерий	Наноформы, % от общей численности бактерий
T0	$\frac{5,8 \pm 0,5}{60}$	$\frac{0,3 \pm 0,01}{95}$	5,2
T1	$\frac{13,3 \pm 0,9}{68}$	$\frac{0,5 \pm 0,02}{98}$	3,8
T2	$\frac{6,0 \pm 0,5}{67}$	$\frac{0,1 \pm 0,01}{93}$	1,7

Примечание: в числителе дроби — численность бактерий (наноформ), в знаменателе — доля жизнеспособных клеток (%).

жизнеспособных клеток во всех горизонтах составляла 60–68%. Эти данные коррелируют с полученными нами ранее результатами по определению доли жизнеспособных клеток в дерново-подзолистой почве и выщелоченном черноземе, где доля клеток с неповрежденной клеточной мембраной составляла в верхних горизонтах почв около 60% (Лысак и др., 2007, 2009). Следует отметить, что вниз по профилю в черноземе и дерново-подзолистой почве доля жизнеспособных клеток в нижних горизонтах значительно снижалась, целостность мембран сохраняли 20–30% клеток, что, по всей видимости, связано с негативным действием различных экологических факторов. Стабильное соотношение жизнеспособных клеток и клеток с нарушенной мембраной по всему профилю верхового торфяника, объясняется, вероятно, постоянной влажностью и высоким содержанием органического вещества.

Численность наноформ бактерий в разных горизонтах верхового торфяника варьировала от 100 до 500 млн. клеток в 1 г субстрата, что ниже численности бактерий обычного размера более, чем на порядок (табл. 11). Обращает на себя внимание, что наноформы бактерий были обнаружены во всех исследованных горизонтах верхового торфяника, их численность достигала сотен млн. клеток в 1 г субстрата, при этом доля наноформ составляла в разных горизонтах от 1,7 до 5,2% от общей численности бактерий.

Вертикальное распределение наноформ по профилю верхового торфяника имело тот же характер, что и бактерий обычного размера. Максимальные показатели численности наноформ бактерий зарегистрированы в слое T1, в слоях T0 и T2 их численность была ниже (табл. 11). Однако доля их была максимальной в слое T0.

Изучение жизнеспособности наноформ бактерий в исследованных образцах верхового торфяника позволило констатировать, что практически все выявленные этим методом клетки наноформ (93–98%) имеют неповрежденную клеточную мембрану. Среди бактерий обычного размера доля жизнеспособных клеток была значительно ниже и не превышала 68%.

Табл. 12

Таксономический состав бактерий и наночастиц в профиле верхового торфяника (доля таксона в %)

Объект	Слой	<i>Archaea</i>	<i>Actinobacteria</i>	<i>Cytophaga</i>	<i>Proteobacteria</i>
Бактерии	T0	26	22	19	33
	T1	38	12	10	40
	T2	29	29	12	30
Наночастицы бактерий	T0	14	25	25	36
	T1	23	29	18	30
	T2	26	26	20	28

Полученные результаты о высокой доле клеток с неповрежденной клеточной мембраной среди наночастиц позволяют говорить о высокой жизнеспособности наночастиц бактерий, что предполагает их значительную устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды.

С помощью молекулярно-биологического метода FISH (*in situ* гибридизация с 16S рРНК-специфичными флуоресцентно-мечеными олигонуклеотидными зондами) была установлена филогенетическая принадлежность значительной части бактерий и наночастиц бактерий в исследованных образцах верхового торфяника. Следует отметить, что доля метаболически активных (содержащих много 16S рРНК) бактерий и наночастиц бактерий в исследованных образцах верхового торфяника составляла около 50%. Среди метаболически активных клеток были обнаружены представители следующих таксонов: *Archaea*, *Actinobacteria*, *Cytophaga* и *Proteobacteria* (сумма *Alphaproteobacteria*, *Betaproteobacteria* и *Gammaaproteobacteria*) (табл. 12; рис. 14).

При этом представленность отдельных таксонов среди бактерий обычного размера и среди наночастиц была различна. Доля архей среди бактерий обычного размера была выше, чем среди наночастиц во всех горизонтах, 26–38 и 14–26% соответственно, а актинобактерий и цитофаг — ниже. Во всех исследованных горизонтах, как среди бактерий обычного размера, так и среди наночастиц, доминировали протеобактерии, доля этого таксона составляла 30–40%. Полученные нами результаты согласуются с исследованиями других авторов, проведенными как при помощи традиционных методов посева (Добровольская и др., 2007), так и метода FISH (Панкратов и др., 2005). Обращает на себя внимание более высокая доля филума *Actinobacteria* среди наночастиц, по сравнению с бактериями обычного размера. Этот факт подтверждается выделением этих таксонов в качестве минорных компонентов методом посева (Добровольская и др., 2007).

Полученные данные позволяют предположить, что в почве представители некоторых, если не многих таксонов, присутствуют как в виде клеток более крупного, так и более мелкого размера. Обнаружение в цикле развития чистой культуры ультрамикробактерии *Kaistia adipata* как мелких кокковидных клеток (размером 0,4–0,8 мкм), так и ультрамелких клеток (размером 0,2–0,3 мкм) (Дуда и др., 2007) делает это предположение весьма вероятным. Видимо доля «истинных» нанобактерий, представителей филума *Nanoarchaeota*, клеток в течение всего жизненного цикла имеющих ультрамелкие размеры, в природных местообитаниях довольно

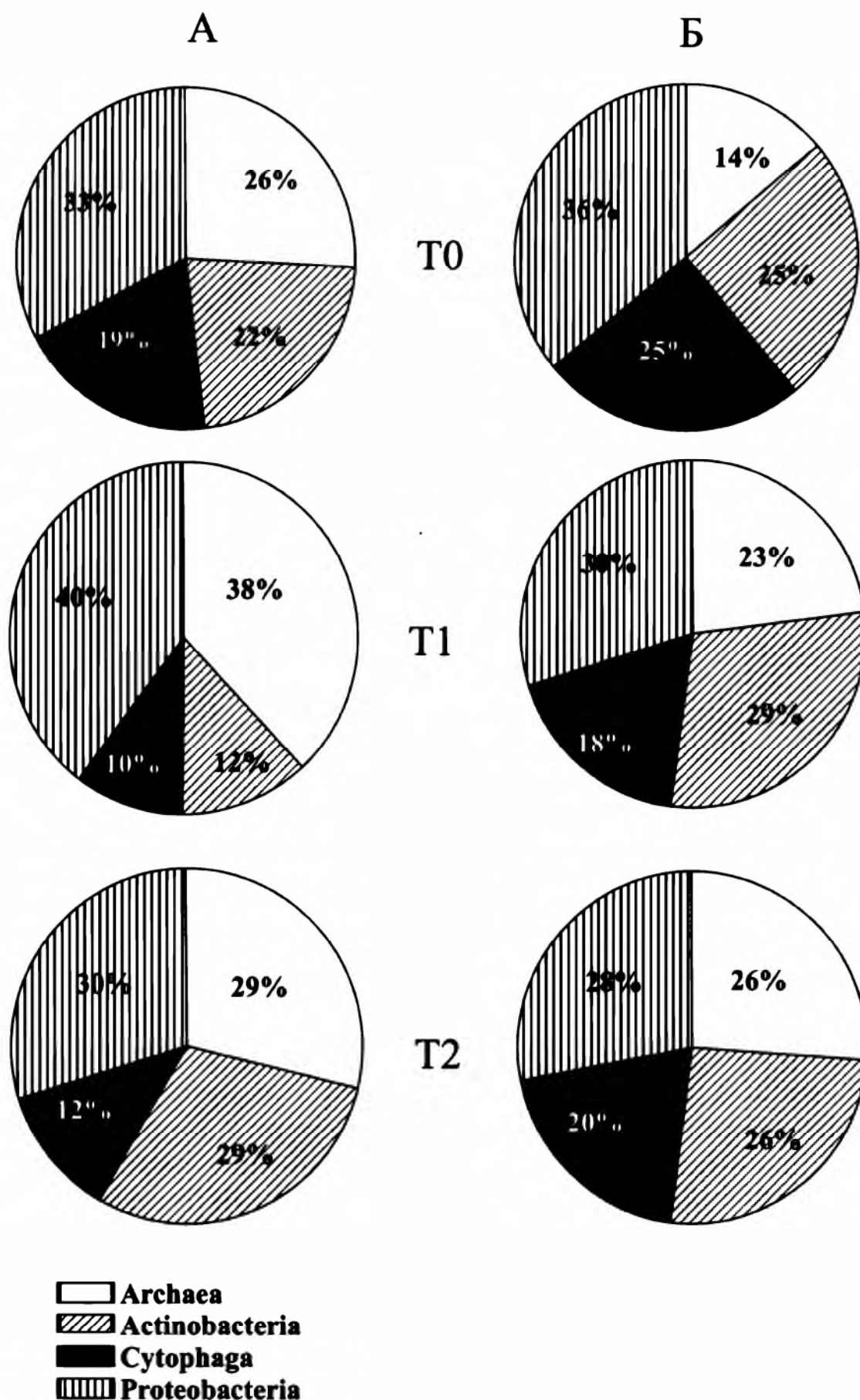


Рис. 14. Таксономический состав бактерий и наночастиц бактерий в профиле верхнего торфяника (доля таксона в %): А — бактерии; Б — наночастицы бактерий.

низка, что требует их тщательного исследования и специального изучения с привлечением широкого спектра различных микроскопических и молекулярно-биологических методов.

Использование современных методов почвенной микробиологии (окраска флуоресцентным красителем L7012 (LIVE/DEAD BacLight bacterial viability kit), фильтрация через мембранные ядерные фильтры, молекулярно-биологический метод FISH) позволило довольно детально охарактеризовать и сравнить бактериальные комплексы основных генетических горизонтов верхового торфяника.

Впервые показано, что во всех исследованных образцах верхового торфяника часть бактерий (до 5%) представлена наноформами, численность которых достигает 500 млн. клеток в 1 г. Сопоставление доли жизнеспособных клеток наноформ бактерий (более 90%) с долей клонов наноформ, которые не удалось идентифицировать с помощью метода FISH, позволяет предположить, что некоторые ультрамелкие клетки бактерий представляют собой потенциально жизнеспособные, но мало активные, содержащие мало РНК, клетки. Эти результаты еще раз подтверждают уже давно высказанное предположение, что бактерии в почве имеют мелкие размеры — переходят в состояние наноформ (Новогрудский, 1935; Никитин, 1964). Можно предположить, что эти бактерии находятся в особом анабиотическом состоянии. Это согласуется с гипотезой, согласно которой в почве, особенно в условиях лимитирования по азоту и углероду, а также в местообитаниях с экстремально низкими температурами (вечной мерзлоте), значительная часть клеток находится в покоящемся состоянии (Дёмкина и др., 2000). Не исключено, что именно наноформы служат тем самым «пулом» бактерий, которые в благоприятных для роста бактерий условиях переходят в активное состояние и обеспечивают как сохранение бактериального разнообразия почв, так и реализацию их основных экологических функций.

Впервые при помощи метода FISH показано, что в исследованных образцах верхового торфяника одни и те же филогенетические группы обнаруживались как среди наноформ бактерий, так и среди бактерий более крупного размера. Однако представленность отдельных таксонов среди бактерий обычного размера и среди наноформ различна. Доля домена архей среди наноформ ниже, чем среди бактерий обычного размера. Сумма филумов грамотрицательных бактерий выше, чем грамположительных как среди наноформ, так и среди клеток обычного размера.

Обращает на себя внимание совпадение показателей общей численности бактерий в исследованном верховом торфянике, выявленное при помощи красителя L7012, с показателями численности, зафиксированными другими исследователями в верховых торфяниках с использованием традиционного метода окраски акридином оранжевым (Головченко и др., 2007). Это позволяет рекомендовать использование красителя L7012 в почвенной микробиологии.

Следует отметить, что доля клеток с ненарушенной мембраной (потенциально жизнеспособных) в исследованных образцах верховых торфяников была примерно такая же, как и в ранее исследованных нами образцах верхнего горизонта дерново-подзолистой, серой лесной почв и чернозема (Lysak et al., 2009). Вероятно, малая скорость разложения органического вещества в верховых торфяниках не определяется напрямую низкой активностью бактерий, а связана скорее с их сравнительно невысокой численностью. Стабильное соотношение жизнеспособных

собных клеток по всему профилю верхового торфяника, объясняется, вероятно, постоянной влажностью и высоким содержанием органического вещества.

6.7. Бактерии — антагонисты фитопатогенных грибов в сфагновых мхах

Если про бактерицидные и фунгицидные свойства сфагнового торфа известно давно, то про нахождение бактерий в торфах, которые являются антагонистами грибов и бактерий, до недавнего времени сведений не было. Немецкие микробиологи (Opelt et al., 2004, 2007) провели огромную экспериментальную работу по выделению и проверке на антагонизм более тысячи штаммов бактерий, выделенных из разных видов мхов, в том числе сфагновых. Из 1 222 штаммов бактерий из экто- и эндосферы сфагнума обладали антагонистической активностью 326 штаммов, из них 26% — антигрибной активностью и только 0,4% — антибактериальной. Что касается специфики бактериально-грибных взаимоотношений, то представляются весьма существенными выводы авторов об увеличении доли антагонистических бактерий при снижении pH и влажности. Именно в тех условиях, которые должны благоприятствовать развитию грибов, активизируется деятельность бактерий-антагонистов, которые ингибируют рост фитопатогенных микромицетов. В качестве бактерий-антагонистов доминировали представители рода *Burkholderia* — характерные обитатели сфагновых торфяников. Авторы проверяли антагонизм этих бактерий по отношению к двум фитопатогенным грибам — *Verticillium dahliae* и *Rhizoctonia solani*. Высокий процент антигрибных бактерий-антагонистов может служить, по мнению исследователей, защитой от фитопатогенов, так как известно, что сфагновые мхи не подвержены грибным заболеваниям. Бактерии, обитающие во мхах, обладают большей фунгицидной активностью, чем метаболиты сфагновых мхов. Однако проверить эту гипотезу невозможно, так как трудно получить стерильные растения сфагнума, а также нет специфических для сфагнума фитопатогенов, которые могли бы спровоцировать болезнь в модельном опыте.

6.8. Антагонистические взаимоотношения бактерий и грибов, выделенных из торфяных почв

Если в предыдущем разделе сообщалось об антагонизме бактерий по отношению к фитопатогенным грибам, то нами были проведены исследования по изучению взаимоотношений грибов и бактерий, являющихся характерными сапротрофными обитателями торфяников. Было взято в опыт 17 культур бактерий, выделенных из низинного и верхового торфяников, и 17 штаммов грибов из верховых торфяников, представленных разными родами и видами. Методом блоков было проверено 289 сочетаний. Положительное значение антагонистической активности фиксировалось по появлению зон подавления роста вокруг блоков.

В результате, 12 штаммов бактерий проявили антагонистическую активность по отношению к грибам, что составляло 11% от всех сочетаний грибы-бактерии. 13 штаммов микроскопических грибов проявили антагонистическую активность по отношению к бактериям, что составило 24% от всех сочетаний бактерии-грибы. Анализ антагонистической активности микроскопических грибов по отно-

Табл. 13
Антагонистическая активность микроскопических грибов

Таксоны бактерий	Таксоны грибов												
	<i>Aspergillus</i>			<i>Cladosporium</i> sp.	<i>Clonostachys solani</i>		<i>Penicillium</i>					<i>Trichoderma</i> sp.	
	sp.	<i>sydowi</i>	<i>versicolor</i>		1*	2	1	2	3	4	5		
<i>Cytophaga</i>													
Мухоморы													
<i>Alcaligenes</i>	5	2	4	1	2	4	4	4				3	
<i>Azotobacter</i>			1									1	
<i>Serratia</i>	5	3	4		1							4	
	4		2		2							2	
<i>Arthrobacter</i> sp.	1**												
	2												
	3	4	2	6	1	2	3	3					
	4			6			5	5					
<i>Micrococcus</i>													
	1	4			2	2	2	2				3	
<i>Bacillus</i> sp.	2	3	2	4									
	3												
	4	3	2										
	5	1	1										
<i>B. cereus</i>				2								1	

■ - диаметр зон угнетения в мм

□ - отсутствие зон

* — штаммы грибов; ** — штаммы бактерий

Табл. 14
Антагонистическая активность бактерий

Таксоны грибов	Таксоны бактерий									
	Cytophaga	Мухосокалес	Serratia	Arthrobacter			Bacillus			
<i>Absidia</i> sp.		7								
<i>Aspergillus sydowi</i>	1									
<i>A. versicolor</i> 1*										
<i>A. versicolor</i> 2										
<i>Cladosporium cladosporioides</i>										
<i>Clonostachys solani</i> 1	1		1	1	1	1	1	1	1	1
<i>C. solani</i> 2	1	5								
<i>Isaria</i> sp.	1						7	7	1	
<i>Lecanicillium lecani</i>	1						3	4		
<i>Penicillium aurantiogriseum</i>		7								5
<i>P. brevicompactum</i>		2								
<i>P. glabrum</i>		5								
<i>P. thomi</i>		5								
<i>Penicillium</i> sp.		7								
<i>Trichoderma</i> sp.	4	4								2
<i>Umbelopsis alpina</i>	2	4								2

3 - диаметр зон угнетения в мм
 - отсутствие зон

* — штаммы грибов; ** — штаммы бактерий

шению к бактериям выявил, что на таких представителей бактерий-гидролитиков, как миксобактерии и цитофаги, ни один из исследуемых штаммов грибов не оказал антагонистического воздействия. Что касается бацилл — не все штаммы грибов обладали ингибирующим действием по отношению к этим спорообразующим бактериям. Наиболее чувствительными к воздействию грибов оказались коринеформные бактерии и представители родов *Alcaligenes*, *Serratia* и *Azotobacter*. Максимальные зоны подавления (до 6 мм) наблюдались при воздействии грибов родов *Trichoderma* и *Umbelopsis* на *Arthrobacter* (табл. 13).

Бактерии в свою очередь так же проявили антагонизм по отношению к микроскопическим грибам (табл. 14). Максимальное ингибирующее воздействие на представителей большинства исследуемых грибов оказали представители Мухососсаля (зоны до 7 мм). Именно миксобактерии, как было показано в предыдущих опытах, не подавлялись грибами. Некоторые штаммы бацилл так же проявили антагонистическое действие по отношению к грибам, типичным для верховых болот (*Penicillium*, *Umbelopsis*, *Absidia*).

Интересным представляется факт обнаружения антагонизма бактериями рода *Arthrobacter* по отношению к энтомопотажным грибам (*Isaria*, *Lecanicilium*). Зоны подавления роста составили до 7 мм. Таким образом, между бактериями и грибами, обитающими в торфяниках, могут складываться антагонистические взаимоотношения, что может влиять на их функционирование в разных микролокусах торфяников и, возможно, в целом в болотных экосистемах. Представляется значимым, что грибы не подавляли развитие бактерий-гидролитиков, что позволяет им эффективнее осуществлять свою деятельность. Среди бактерий, напротив, представители многих таксонов часто проявляли антагонистическую активность по отношению к типичным грибным обитателям болот, что может негативно сказываться на их активности в деструкции органических субстратов.

7. Анализ экологических факторов, ограничивающих функционирование микробных сообществ и деструкцию верхового торфа

Верховые торфяники, обладая высокими запасами жизнеспособной микробной биомассы, характеризуются низкими темпами минерализации торфа. Неблагоприятные для микроорганизмов гидротермические и окислительно-восстановительные условия, имеющие место в глубинных слоях верховых торфяников, способствуют дальнейшему накоплению и консервированию в торфах, как растительных остатков, так и микробной биомассы. В предыдущих разделах мы рассматривали в качестве факторов, тормозящих деструкцию верхового торфа, особый состав полисахаридов сфагнома и фенолов. Кроме этих факторов, большинство исследователей называют: низкую концентрацию кислорода, кислую реакцию среды, недостаток питательных элементов, низкие температуры (Moore, 1989; Aerts et al., 1999; Заварзин, 2003; Thormann et al., 2004; Бамбалов, 2005, 2006).

Однако, несмотря на многочисленные исследования в этой области, остается еще много загадок. Возможно, это связано с тем, что мало комплексных работ, в которых проводилось бы одновременное обследование торфяных почв почвоведомы, геохимиками, микробиологами, зоологами.

В исследованиях по деструкции торфа следует выделить два направления:

- анализ факторов, влияющих на скорость разложения торфа, но при этом, как правило, не учитывается состав и функционирование микробных комплексов, осуществляющих процессы деструкции торфа;

- определение численности и таксономического состава разных групп микроорганизмов в торфяных почвах, но мало данных, позволяющих судить о роли этих микроорганизмов в деструкции торфа.

Попытаемся проанализировать работы, рассматривая последовательно влияние каждого из экологических факторов на численность, микробную биомассу и функционирование микроорганизмов разных групп, обитающих в верховых торфяниках и определяющих деструкцию торфов.

7.1. Низкая концентрация кислорода

При изотопном изучении стратиграфии болотных вод было показано, что в верховых торфяниках горизонтальный сток и сезонное замещение влаги наблюдается до глубины 0,7–0,8 м (период условного водообмена меньше 1 года). Была выявлена вертикальная стратификация влаги и в нижних слоях: до 1,5 м — период условного водообмена составляет менее 20 лет, глубже 1,5 м — более 100 лет (Сирин, 1999).

В предыдущих разделах уже сообщалось об оценке содержания кислорода в торфяниках Бакчарского болота. Его запасы оказались весьма значительными. Они формируются в зонах локальной ненасыщенности почвы влагой и составляют от 65–80 до 100–150 г/м³ или 5–11% по объему: 6–9% — на глубине 10 см, снижаясь до 2% на глубине 100 см (Глаголев, Смагин, 2006). Этот кислород играет важную экологическую роль в формировании метанотрофного фильтра и снижении эмиссии метана болотными экосистемами, что подтверждается анализом динамики изотопного состава CH₄.

7.1.1. Численность, биомасса и разнообразие грибов и дрожжей

В верховых торфяниках люминесцентно-микроскопическим методом выявляются как активный компонент грибного комплекса — мицелий, так и неактивный компонент — споры. Если споры грибов обнаруживают по всему профилю торфяников, то мицелий грибов, как правило, — в пределах верхней метровой толщи, и только в отдельные периоды грибные гифы проникают в более глубокие слои залежи (Головченко и др., 2002в, 2007, 2008).

Приуроченность грибного мицелия к верхним слоям торфяников понятна, так как грибы преимущественно аэробные организмы, и только немногие виды могут развиваться в анаэробных условиях, существующих на больших глубинах. О жизнеспособности части эукариотных клеток на глубине свидетельствует наличие сезонной динамики эукариотных клеток (прямой метод), а также способность к росту на питательных средах дрожжей и микромицетов. Методом посева микромицеты выявляют по всей толще торфяников. Отсутствие мицелия грибов в глубоких слоях залежи, выявленное прямым методом, и обнаружение микромицетов на этих глубинах методом посева указывает на то, что колонии на питательных средах вырастают из спор грибов.

Данных о влиянии дефицита кислорода на численность, состав и метаболическую активность грибов в торфяниках мало, и поэтому исследования в этой области в последние годы приобретают повышенный интерес. Значительно больше информации имеется о росте чистых культур грибов в микроаэробных и анаэробных условиях на питательных средах.

В анаэробных условиях способность к росту среди мицелиальных грибов на питательных средах установлена у значительно меньшего числа видов. Все они являются факультативно-анаэробными организмами и при недостатке кислорода переходят к брожению (как правило, спиртовому). Это представители зигомицетов и митоспоровых грибов аскомицетного аффинитета, широко распространенные в наземных экосистемах. В список таких видов мицелиальных микроскопических грибов входят *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *Fusarium oxysporum*, *F. solani*, *Gibberella fujikuroi*, *Cylindrocarpon tonkinense*, *Geotrichum candidum*, *Trichoderma harzianum*, *Mucor erectus*, *M. hiemalis*, *M. fragilis*, *M. abundans*, *M. rouxii* (*Amylomyces rouxii*), *M. subtilissimus*, *Zygorhynchus moelleri*, *Z. vuilleminii*, *Absidia spinosa* (Tabak, Cooke, 1968; Curtis, 1969; Domsch et al., 1993; Кураков и др., 2008, 2011). Сюда же можно отнести дрожжевые грибы, способные к спиртовому брожению в анаэробных условиях. Наиболее широко они представлены среди видов аскомицетного аффинитета. Среди аскомицетных дрожжей доля видов, способных к брожению, составляет 54%, среди базидиомицетных — 7,9% (Kurtzman, Fell, 1998).

У факультативно-анаэробных микромицетов накопление биомассы при смене аэробных на анаэробные условия резко снижается (в 20 раз). Радиальная скорость роста падает не столь заметно (в 1,3–4 раза), а у некоторых культур (видов *Fusarium oxysporum*, *F. solani*) не меняется (Кураков и др., 2008).

На распространение и развитие грибов существенное воздействие может оказывать диоксид углерода, содержание которого часто возрастает в гидроморфных почвах и защемленных почвенных порах — в сотни раз по сравнению с воздухом атмосферы. Диоксид углерода в концентрациях более 10% ингибирует обычно рост чистых культур многих грибов. Одновременно среди микромице-

тов имеются виды устойчивые к очень высоким концентрациям диоксида углерода — *Gliocladium roseum*, *G. virens*, *Mucor hiemalis*, *Zygorhynchus moieleri* легко переносят атмосферу CO_2 20–30%, *Fusarium oxysporum* и *F. roseum* — до 70%, рост *Aspergillus flavus*, *A. niger* наблюдали при содержании CO_2 87%. Большинство протестированных грибов продемонстрировали стимуляцию роста при концентрациях CO_2 ниже 5–10% и низком уровне кислорода (до 1–2%) (Burges, Fenton, 1953; Macauley, Griffin, 1969; Wells, Uota, 1970; Domsch et al., 1993). Грибы, обнаруживающие устойчивость к высоким концентрациям диоксида углерода, часто являются факультативно-анаэробными видами.

Сообщений о выделении мицелиальных грибов непосредственно из природных объектов в анаэробных условиях до последнего времени было крайне мало. Наблюдали рост гриба вокруг почвенных частиц, помещенных на поверхность олиготрофной среды с силикагелем и инкубированных в анаэробных условиях (атмосфера CO_2 и смесь $\text{CO}_2 + \text{H}_2$). Выделенный гриб был идентифицирован как *Fusarium solani* (Wainwright et al., 1994). Из образцов торфа верхового болота при анаэробных условиях был выделен гриб *Trichoderma harzianum* (Сизова и др., 1998).

Численность микроскопических грибов, выделяемых в анаэробных условиях из почв разных типов на питательные среды, варьирует от 100 до 700 КОЕ/г. Это в 50–200 раз меньше количества культивируемых грибных зачатков в почвах, обнаруживаемых при инкубации посевов из почв в атмосфере воздуха, т.е. количество пропагул мицелиальных грибов, способных развиваться в анаэробных условиях, составляет 0,5–2% от общей численности. Все культуры, изолированные из анаэробных посевов, росли на сусло-агаре в атмосфере воздуха, т.е. выделяемые грибы являлись факультативными анаэробами. Численность зачатков этих грибов была несколько ниже в выщелоченном черноземе, чем в черноземно-луговой солонцеватой почве, для которой более характерны проявления гидроморфизма и восстановительные условия. Заметно выше было их количество в верховом торфянике, который, как известно, характеризуется большими запасами грибного мицелия (Кураков и др., 2008).

Были обнаружены различия в составе и представленности видов факультативно-анаэробных грибов в почвах различных типов. В черноземных почвах, солончаке и солонцеватых почвах преобладали виды рода *Fusarium*, в дерново-подзолистых, серых лесных, аллювиально-луговых почвах и низинных торфяниках — мукоровые, в дерново-аллювиальных почвах и верховых торфяниках — виды рода *Trichoderma*.

Следует также отметить, что при изоляции грибов из образцов почв, торфов и других природных местообитаний способность к росту в анаэробных условиях была установлена у значительного числа видов, для которых это свойство ранее не отмечали (Кураков и др., 2008, 2011). К настоящему времени известно не менее 40 видов факультативно-анаэробных почвенных микромицетов. В эту группу входят преимущественно митотические грибы аскомицетного аффинитета порядка Нурокреалес (*Fusarium solani*, *F. oxysporum*, *Fusarium* sp., *Clonostachys grammicospora*, *C. rosea*, *Acremonium* sp., *Gliocladium penicilloides*, *Trichoderma aureoviride*, *T. harzianum*, *T. polysporum*, *T. viride*, *T. koningii*, *Lecanicillium lecanii*, *Tolypocladium inflatum*) и порядка Евротiales (*Aspergillus terreus*, *A. niger*, *Paecilomyces lilacinus*),

отдела Zygomycota (порядка Mucorales (*Actinomucor elegans*, *Absidia glauca*, *Mucor circinelloides*, *M. hiemalis*, *M. racemosus*, *Mucor* sp., *Rhizopus oryzae*, *Zygorrhynchus moelleri*, *Z. heterogamus*, *Umbelopsis isabellina*) и порядка Mortierellales (*Mortierella* sp.).

При инкубации чашек Петри со средами непосредственно в толще верхового торфяника на глубине 25–40 см было выделено 18 штаммов грибов. На большинстве чашек (6 из 10) со средами Гетчинсона и сусло-агаре, и на 2 чашках с голодным агаром обнаружены колонии грибов рода *Trichoderma*. Наблюдался также скудное развитие в виде микроколоний светлоокрашенного стерильного мицелия. Выявлены были также грибы *Ulocladium botrytis* и *Ulocladium atrum*. Они, в отличие от вышеуказанных видов, при последующей проверке не росли в анаэробных условиях, то есть их развитие происходило в периоды поступления насыщенной кислородом воды на эту глубину.

Сопоставление таксономического состава грибов, выявляемых в верховых торфяниках, со списками факультативно-анаэробных видов показывает, что многие грибные организмы, широко распространенные в этих местообитаниях, способны развиваться в анаэробных и микроаэробных условиях.

Для оценки влияния длительного восстановительного режима на жизнеспособность грибов были проведены лабораторные опыты по инкубации образцов из верхового торфяника в условиях контролируемого анаэробнозиса (Кураков и др., 2008).

В течение первых двух недель инкубации образцов из верхового торфяника (слои 10–20 и 20–40 см) в анаэробных условиях биомасса общего и жизнеспособного мицелия достоверно снижалась до уровня 30–40% от исходного количества. В последующие три недели запасы мицелия в образцах не менялись. При анаэробной инкубации образцов из нижнего слоя (40–60 см) биомасса мицелия сохранялась на исходном уровне в течение всего эксперимента (5 недель). В случае аэробной инкубации этих же образцов почв длина грибного мицелия в начале опыта незначительно увеличивалась, а затем достоверно снижалась. Таким образом, длительное (в течение 5 недель) выдерживание свежих образцов почв в анаэробных условиях не приводило к гибели значительной части мицелия грибов, хотя в целом его количество, как правило, снижалось.

Следует подчеркнуть, что уменьшение жизнеспособного пула грибной биомассы в почвах при длительном восстановительном режиме обусловлено не только отсутствием у многих из грибов альтернативных путей получения энергии, но и накоплением в токсичных концентрациях в этих условиях летучих жирных кислот, этанола, восстановленных соединений серы и железа.

В литературе очень скудна информация о гидролитической активности мицелиальных грибов при гипоксии и аноксии, хотя она крайне важна при рассмотрении роли грибов в деструкции органических веществ в верховых торфяниках. Анализ влияния разных концентраций O_2 (20–1% об.) и CO_2 (0–15% об.) на целлюлолитическую активность 11 штаммов разных таксонов (*Trichoderma koningii*, *Fusarium solani*, *Stachybotrys atra* и ряда других микромицетов) показал, что при 1% содержании O_2 стойкость целлюлозного волокна после недельной инкубации была в 3–5 раз меньше, чем в атмосфере воздуха, а в ряде случаев она совсем не менялась. Диоксид углерода в испытанных концентрациях не влиял на

деградацию целлюлозы у большинства штаммов, подавлял целлюлолитическую активность только у *Fusarium culmorum*. Стимулирующий эффект был отмечен у *Chaetomium globosum*, *Fusarium solani* и *F. moniliforme* при 5 и 10% O₂ (Walsh, Stewart, 1971). Рост и гидролиз целлюлозы и крахмала штаммами *Fusarium moniliforme* и *Paecylomyces varioti* был протестирован при более низком давлении кислорода (Walsh, 1971). Установлено существенное падение целлюлозолитической активности грибов при уменьшении содержания кислорода от 1 до 0,01%. Гидролиз крахмала протекал до концентрации кислорода в атмосфере 0,05%.

Хотя в этом направлении необходимы дальнейшие исследования, уже имеющиеся данные указывают, что ограничение по кислороду ведет к резкому снижению разнообразия грибов, способных к росту, и падению активности гидролитических и окислительных ферментов.

Дрожжевые грибы в природных местообитаниях в основном относятся к аэробным организмам, хотя среди дрожжей есть и способные к активному брожению при наличии большого количества свободных сахаров — в первую очередь это дрожжевые грибы из комплекса “*Saccharomyces*” (Deak, 2006). Однако наиболее распространенные в природных местообитаниях базидиомицетовые дрожжевые грибы родов *Cryptococcus*, *Rhodotorula* являются строгими аэробами, не способными к брожению. Соответственно, жизнеспособность большинства видов дрожжевых грибов в толще торфяника определяется такими факторами как концентрация кислорода в среде и наличие свободных сахаров, которое также важно для анаэробной жизнедеятельности. Тут как раз возникает противоречие с рядом имеющихся экспериментальных данных, показывающих, что главной особенностью дрожжевого населения торфяников, которая была отмечена при первых же анализах, является высокая численность дрожжей в торфяной толще (Пристром, 1971; Бабьева, Благодатская, 1972; Голубев и др., 1981; Полякова, 2002; Головченко и др., 2004). Так было показано, что распределение дрожжевых грибов по профилю (в некоторых случаях до 3 м) является достаточно равномерным, при этом их средняя численность для каждой глубины отбора составляет около 10⁵ КОЕ/г, а иногда и до 10⁶ КОЕ/г, при этом для Средней полосы России в среднем около 70% относительного обилия приходится только на три вида дрожжей *Rhodotorula mucilaginosa*, *Sporobolomyces roseus* (проведенные ревизии показали, что значительная часть (70–85%) штаммов, идентифицированных ранее как *Sporobolomyces roseus*, принадлежит к виду *Rhodotorula mucilaginosa*) и *Cryptococcus albidus* (проведенные ревизии показали, что доминирующий в природных местообитаниях определяемый фенотипически вид *Cryptococcus albidus* соответствует геновидам *Cryptococcus magnus* и *Cryptococcus wieringae*) (Полякова, 2002; Головченко и др., 2004). Таким образом, при недостатке кислорода в торфяниках доминируют виды дрожжевых грибов не способные к брожению, а значит и к росту в анаэробных условиях; доля же бродящих дрожжевых грибов редко превышала 5% относительного обилия (Полякова, 2002). На основании полученных данных были сделаны выводы, что в основном дрожжи в толще торфяной почвы находятся в жизнеспособном, но неактивном состоянии (Полякова, 2002; Бабьева, Чернов, 2004). Каротиноидная пигментация, образование капсул и хламидоспороподобных клеток — адаптивные свойства, позволяющие сохранить жизнеспособный пул дрожжевых грибов в торфе. Оставшиеся 5% бродящих дрожжей представле-

ны разнообразными видами, которые чаще являются ассоциированными именно с растениями и с высокосахаристыми субстратами, т.е. не являются специфичными для торфяников. И, возможно, могут развиваться там только в локусах с высокой концентрацией доступных моно- и олигосахаров.

В последнее время всё чаще появляются данные о том, что в толще торфяников существует доступный для микроаэрофилов кислород: было показано, что в толще торфяника Бакчарского болота концентрация кислорода на глубине 10 см составляет 6–9%, а к глубине 100 см снижается до 2% (Глаголев, Смагин, 2006). Однако возможность активного существования дрожжевых грибов за счет имеющегося кислорода в толще торфяной почвы к настоящему моменту не имеет достоверного подтверждения. Кроме того, стоит заметить, что свободный кислород в торфянике достаточно быстро может тратиться на окисление образующихся в анаэробных условиях газов, в частности метана.

Таким образом, низкая концентрация кислорода в торфянике представляется одним из ведущих факторов, ограничивающих развитие подавляющей части дрожжевых грибов, выделяемых из торфяной толщи.

7.1.2. Численность и разнообразие бактерий и актиномицетов

На основании анализа как литературных данных, так и проведенных нами исследований по изучению состава бактериальных сообществ торфяников, мы считаем, что та концентрация кислорода, которая характерна для верховых торфяных почв, вполне достаточна для размножения и функционирования аэробных и факультативно-анаэробных бактерий в толще торфяников. Об этом свидетельствуют данные микробиологов, изучавших распределение бактерий по профилю торфяников в разных регионах Евразии. Было показано, что численность бактерий, учитываемых на питательных средах при культивировании в аэробных условиях, была на разных глубинах такая же, как в анаэробной зоне или даже выше. Так, в верховом болоте Томской области (Озерное болото) на глубине 10–20 см численность бактерий составила 30 млн. КОЕ/г торфа, а на глубине 300 см, считающейся анаэробной зоной — 57 млн. КОЕ/г (Гродницкая, Трусова, 2009). Бактерии были представлены на обеих глубинах как аэробными формами бактерий (*Pseudomonas*, *Aquaspirillum*), так и факультативно-анаэробными (*Aeromonas*, *Proteus*, *Klebsiella*). В то же время авторы сообщают и о постоянном обнаружении во всем профиле торфяника анаэробных клостридий и метаногенных архей.

Анализ сапротрофного бактериального блока в торфяных залежах Васюганского болота (Западная Сибирь) позволил сделать вывод, что численность и разнообразие исследуемого комплекса в мощных торфяниках (3 м) выше на глубине, чем в верхней метровой толще (Гродницкая, Трусова, 2009). При этом в верхних слоях доминировали бациллы (в том числе и факультативно-анаэробные), в нижних — аэробные спириллы и миксобактерии.

В обзоре, посвященном анализу многолетних исследований микробных сообществ в торфяниках Тверской, Тульской и Томской областей (Головченко и др., 2010в) выводятся общие закономерности в распределении бактерий разных групп по профилю торфяников. Показано, что распределение бактерий по всей толще торфа носило равномерный характер в торфяниках, сформированных морфологически однородными торфами. Разница между плотностью бактериальных группи-

Табл. 15

Список родов сапротрофных бактерий, выделенных из торфяных почв на глюкозо-пептонно-дрожжевой среде

	Эколого-трофические группы	Роды (37)
Грамотрицательные бактерии (26)	Гидролитики	<i>Polyangium, Nannosystis, Cystobacter, Myxococcus, Cytophaga, Sporocytophaga, Chitinophaga, Flavobacterium, Erwinia</i>
	Копиотрофы	<u>Аэробные протеобактерии:</u> <i>Aquaspirillum, Azospirillum, Pseudomonas, Xanthomonas, Achromobacter, Chromobacterium, Methylobacterium, Janthinobacterium, Xanthomonas, Azotobacter, Beijerinckia</i> <u>Факультативно-анаэробные протеобактерии:</u> <i>Klebsiella, Proteus, Vibrio, Aeromonas, Plesiomonas</i>
	Олиготрофы	<i>Caulobacter</i>
Грамположительные бактерии (11)	Гидролитики	<u>Спорообразующие бактерии:</u> <i>Bacillus, Paenibacillus, Clostridium</i> <u>Актинобактерии:</u> <i>Cellulomonas, Streptomyces, Nocardia, Micromonospora</i>
	копиотрофы-олиготрофы	<i>Arthrobacter, Rhodococcus, Micrococcus, Mycobacterium</i>

ровок в верхних и нижних слоях составляла не более порядка. В торфяниках, в которых происходит чередование верховых, переходных и низинных торфов, обилие бактерий нарастало с глубиной в соответствии с увеличением степени разложения торфа, а не усилением анаэробнозиса. В исследуемых торфяниках были обнаружены бактерии 37 родов, из них 26 родов — представители грамотрицательных бактерий и 11 родов — представители грамположительных бактерий. Иными словами, наблюдали явное преобладание протеобактерий. Если проанализировать список родов сапротрофных бактерий, выделенных из разных торфяников (табл. 15), то следует обратить внимание на большое таксономическое разнообразие бактерий, представители которых выделены в аэробных условиях и с разных глубин торфяников. Таким образом, недостаток кислорода в болотах не является для бактерий фактором, ограничивающим их рост и функционирование в торфяных почвах.

Несмотря на то, что многие бактерии обладают способностью к росту в анаэробных условиях, у мицелиальных бактерий эта способность практически отсутствует. Большинство известных почвенных актиномицетов являются аэробными микроорганизмами с окислительным типом обмена и развитыми системами переноса электронов на кислород, поэтому недостаток кислорода угнетает их рост и активность в почве (Калакуцкий, Зенова, 1984; Звягинцев, Зенова, 2001).

Тем не менее, выделение актиномицетов из природных субстратов на плотных и жидких питательных средах возможно в условиях относительно ограниченной аэрации (содержание кислорода в атмосфере 0,5–1,5%).

Актиномицеты, выделяемые из глубоких почвенных горизонтов, способны расти при пониженных концентрациях кислорода, но угнетаются при концентрации CO_2 более 10%. С другой стороны, CO_2 может стимулировать рост некоторых анаэробных актиномицетов и прорастание спор стрептомицетов (Калакуцкий, Агре, 1977; Hirsch, 1983). Помимо патогенных или связанных с организмом человека и животных форм, имеется большая группа сапротрофных анаэробных актиномицетов с рудиментарным мицелием, принадлежащих к родам *Agromyces*, *Actinomyces* (Калакуцкий, Агре, 1977).

Привлекает внимание аналогия, проведенная Л.В. Калакуцким между актиномицетами и грибами в отношении их способности к анаэробному росту. Среди грибов способностью к длительному анаэробному росту обладают дрожжи, среди актиномицетов такой способностью обладают формы с распадающимся мицелием. Очевидно, анаэробный тип обмена, как энергетически менее эффективный, может успешнее осуществляться при большей относительной поверхности клеток, которая может явиться следствием фрагментации мицелия.

В составе актиномицетного комплекса окультуренных торфяных почв выявлены формы, способные развиваться в микроаэробных условиях (Грядунова и др., 2004). Численность микроаэрофильных актиномицетов была на 1–2 порядка меньше численности аэрофильных форм (тысячи и сотни тысяч в 1 г почвы соответственно). В разных слоях агроторфяной почвы доминировали микроаэрофильные актиномицеты родов *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Streptosporangium*, *Actinomadura*. В торфяной типичной почве спектр доминирующих родов микроаэрофильных актиномицетов был более узкий и ограничивался родами *Streptomyces* и *Micromonospora*. Выделенные из почвы в микроаэробных условиях (под слоем агара в чашках Петри) актиномицеты (представители родов *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Streptosporangium*, *Microtetraspora*, *Microbispora*, *Actinomadura*) могли расти и выделять CO_2 в условиях замещения воздуха на 90% азотом, т.е. в условиях содержания в воздухе 2% кислорода — границе перехода к микроаэробным условиям существования организма. Однако установлено, что только десятая часть актиномицетов торфяных почв может развиваться в микроаэробных условиях. Что касается обычных аэробных форм актиномицетов, то их численность в верховых торфяниках, определённая люминесцентно-микроскопическим методом, довольно низкая и составляет десятки и сотни м/г. Распределение по профилю актиномицетного мицелия, как правило, носит скачкообразный характер, с достаточно резкими колебаниями длины в пределах торфяной толщи.

7.1.3. Активность ферментов

Условия аэрации определяют и активность большинства ферментов. Целлюлазная активность микроорганизмов была максимальной при поддержании влажности верхового торфа на самом низком из испытанных уровней (колебания весового содержания влаги 40–60%). Инкубация образцов торфа при высокой влажности 92–93% не сопровождалась изменениями целлюлазной активности. В серии экспериментов, в которых образцы торфа подвергались циклическому вы-

сушиванию–увлажнению, наибольшую целлюлазную активность обнаруживали сразу после регидратации высушенного торфа. В ходе последующей инкубации при постоянной высокой влажности (92–93%) активность оставалась высокой и обнаруживала незатухающие осцилляции. На основании данных по динамике целлюлазной активности сделан вывод, что ее возрастание связано не только с оптимизацией влажности, но и с процессом активации роста микроорганизмов, в том числе гидролитиков, под действием стресса высушивания–регидратации (Низовцева и др., 1995).

В работе исследователей из Китая (Ling He et al., 2009) было показано, что активность фосфатазы, Beta-глюкозидазы и фенолоксидазы возрастает в верховых торфяниках при понижении уровня болотных вод. Низкий уровень грунтовых вод способствует улучшению аэрации верхних слоёв верховых торфяников.

При высокой обводненности, свойственной верховым торфяникам, резко снижается полифенолоксидазная активность, так как окисление фенолов может происходить только в присутствии кислорода (Савичева, Инишева, 2003; Иванова, 2006). Высказывается точка зрения (Freeman et al., 2004), согласно которой именно фенолоксидазы играют регуляторную роль в деструкции торфов, так как конденсированные формы фенольных соединений, накапливающихся в анаэробных условиях, являются ингибиторами различных энзимов. Экспериментально доказано, что при усилении аэрации фенолоксидазная активность увеличивается в 7 раз. При этом отмечается повышение гидролазной активности: глюкозидаз (26%), фосфатаз (18%), ксилозидаз (16%), хитиназ (22%). Таким образом, авторы делают вывод о том, что длительное сохранение различных остатков, обнаруживаемых при археологических раскопках, обусловлено, прежде всего, недостатком кислорода в торфах, тормозящим деятельность фенолоксидаз, и, следовательно, ингибирующим активность гидролаз (Appel, 1993; Freeman et al., 2004). Подтверждением вышесказанного являются исследования по изучению гидрологического эффекта на разнообразии бактерий, использующих фенолы (Fennera et al., 2005). В этих работах было показано, что во время летних засух, сопровождающихся снижением уровня болотных вод, наблюдается повышение численности и разнообразия фенолдеградирующих бактерий. При этом отмечено увеличение целлюлазной и глюкозидазной активности, приводящей к усилению минерализации углерода. Даже двойное увеличение фенолоксидазной активности приводило к удвоению эмиссии CO_2 . И, наоборот, повышенное количество осадков, в результате которых происходило повышение уровня болотных вод, сопровождалось ингибированием фенолоксидазной активности.

7.1.4. Структура и функционирование микробных сообществ в торфяных почвах верхового типа — модельный эксперимент

Перемешивание слоев верхового торфяника, как результат нарушения его естественной структуры, приводит к улучшению водно-воздушного режима и должно снимать ряд факторов, тормозящих процессы деструкции сфагнома. В годичном модельном опыте (Головченко и др., 2010б) было проанализировано влияние аэрации на функционирование микробных комплексов в различных слоях верхового торфяника (Т0: 6–10 см, Т1: 10–14 см, Т2: 14–30 см). На разных стадиях сукцессии в двух вариантах опыта (в монолите и образцах с нарушенной струк-

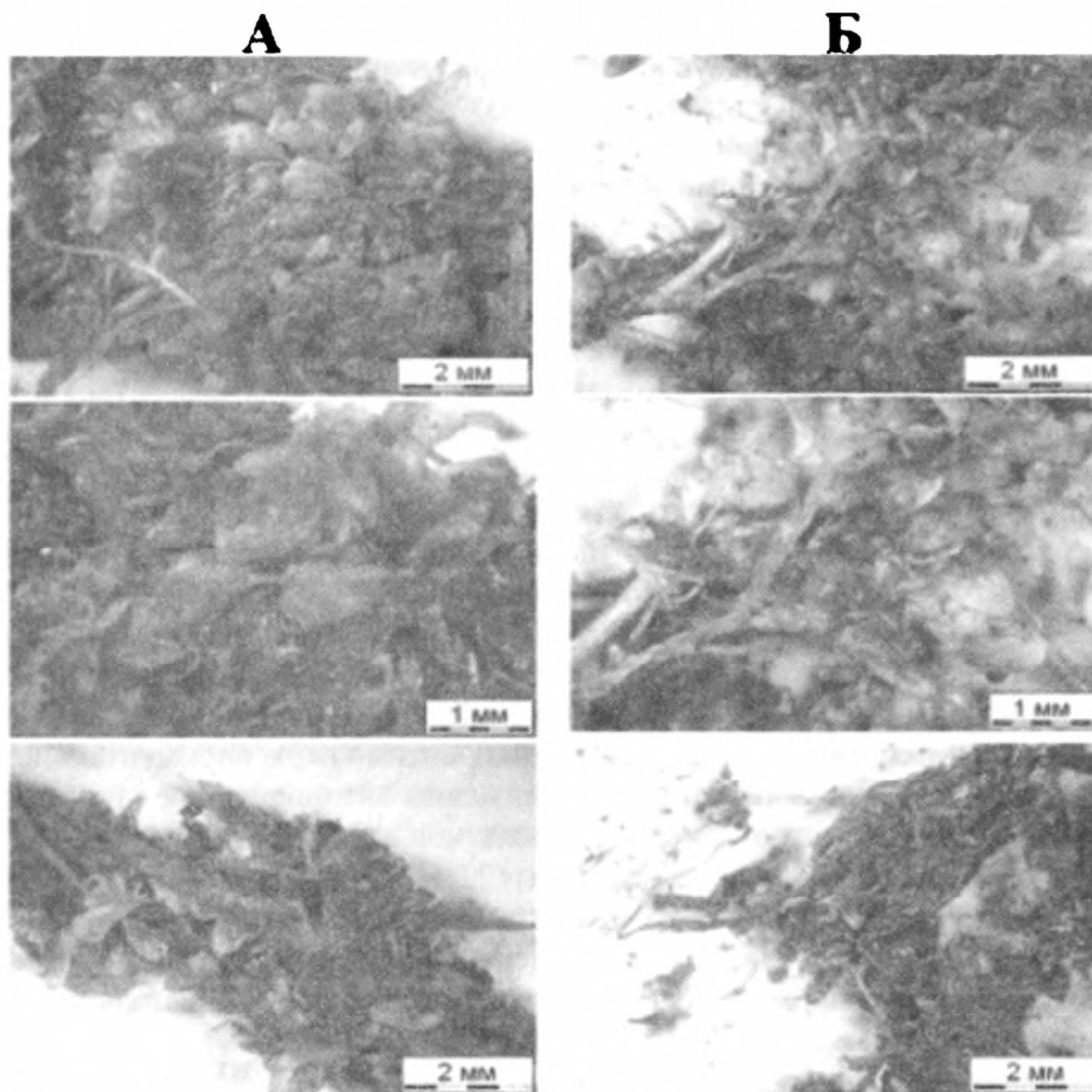


Рис. 15. Внешний вид частиц сфагнома в верховом торфянике. А — слой Т1; Б — слой Т2.

турой) были определены: численность, биомасса и морфологическая структура грибного комплекса; численность и биомасса бактериального комплекса; таксономическая структура микромицетного и сапротрофного бактериального комплексов; эмиссия CO_2 ; степень разложения торфа; отношение C/N.

Показателем интенсивности деструкции торфа является степень его разложения. В слоях монолита степень разложения торфа к концу опыта практически не изменилась. При усилении аэрации в результате постоянного перемешивания слоёв, спустя год после начала эксперимента в очесе сфагнового мха (Т0) степень разложения осталась на том же уровне, что и в начале опыта (5%). Этот факт является лишним подтверждением механико-химической устойчивости живого сфагнома. В слоях Т1 и Т2, состоящих уже из отмирающего сфагнома степень разложения торфа увеличилась в 4 раза (от 10 до 40%), и в 3 раза (от 5 до 17%) соответственно. Однако ботанический метод определения степени разложения фиксирует именно физическое (механическое) изменение сфагнома, а не разложение под действием микроорганизмов. На представленных фотографиях видно состояние частиц сфагнома в слоях Т1 и Т2 (рис. 15). Поскольку в этих слоях происходит

Табл. 16

Отношение C/N на разных этапах сукцессии в различных слоях верхового торфяника

Слой	Монолит			Перемешиваемые слои		
	в начале опыта	через 6 месяцев	через год	в начале опыта	через 6 месяцев	через год
T0	49	52	43	56	58	48
T1	43	46	44	42	42	39
T2	52	67	58	51	47	51

уже постепенное отмирание тканей сфагнома, растения теряют форму и выглядят полуразложившимися. При этом структура сфагнома нарушена сильнее в слое T2 по сравнению с T1. Перемешивание этих слоев еще более нарушает целостность этих растений. Таким образом, ботанический метод определения степени разложения зафиксировал морфологическое изменение сфагнома в результате механического перемешивания, а не минерализацию под действием микроорганизмов. Недаром исследователями отмечается определенная субъективность ботанического анализа (Dunberg et al., 1987; Bohlin, 1988).

Более объективный показатель степени деструкции торфа — соотношение C/N в составе органического вещества. Анализ динамики этого показателя, проводимый в течение года, показал, что в исследованных образцах не изменилось соотношение углерода к азоту (табл. 16). Это свидетельствует о том, что минерализация торфа не произошла, и что усиление аэрации не оказало стимулирующего влияния на этот процесс. В результате определения водно-физических свойств слоев торфяника T1 и T2 было установлено, что постоянное их перемешивание привело к значительному улучшению водно-воздушного режима, что проявилось в уменьшении объема пор, занятых водой и в увеличении объема пор, занятых воздухом. Так, в слое T1 монолита объем пор, занятых водой, составил 30%, а в слое T2 — 45%, при перемешивании этих слоев он уменьшился до 9%. В то же время объем пор, занятых воздухом, увеличивался при нарушении структуры торфяника от 48 до 77% в горизонте T1, и от 29 до 79% — в горизонте T2.

Улучшение водно-воздушного режима сопровождалось ростом интенсивности дыхания микробного сообщества. Так, уже через месяц после начала эксперимента, эмиссия CO₂ в перемешиваемых образцах T0 и T1 превысила в 1,5–2 раза величину потока диоксида углерода из монолитных образцов торфа. Выявленная тенденция сохранялась до конца опыта. В слое T2 на протяжении первых трех месяцев перемешиваемые образцы и образцы монолита достоверно не различались, однако к концу эксперимента различия между вариантами по эмиссии CO₂ были такими же как и в верхних слоях торфяника (рис. 16).

Усиление аэрации за счёт перемешивания слоев активизировало, прежде всего, деятельность почвенных грибов. Перемешивание способствовало увеличению длины грибного мицелия. Практически на всех этапах опыта его длина в образцах с нарушенной структурой была в среднем в 6 раз, а максимально в 10 раз выше, чем в образцах монолита. Для грибных спор, в отличие от мицелия, была выявлена обратная тенденция — уменьшение их обилия (в среднем в 2 раза) в перемешиваемых образцах.

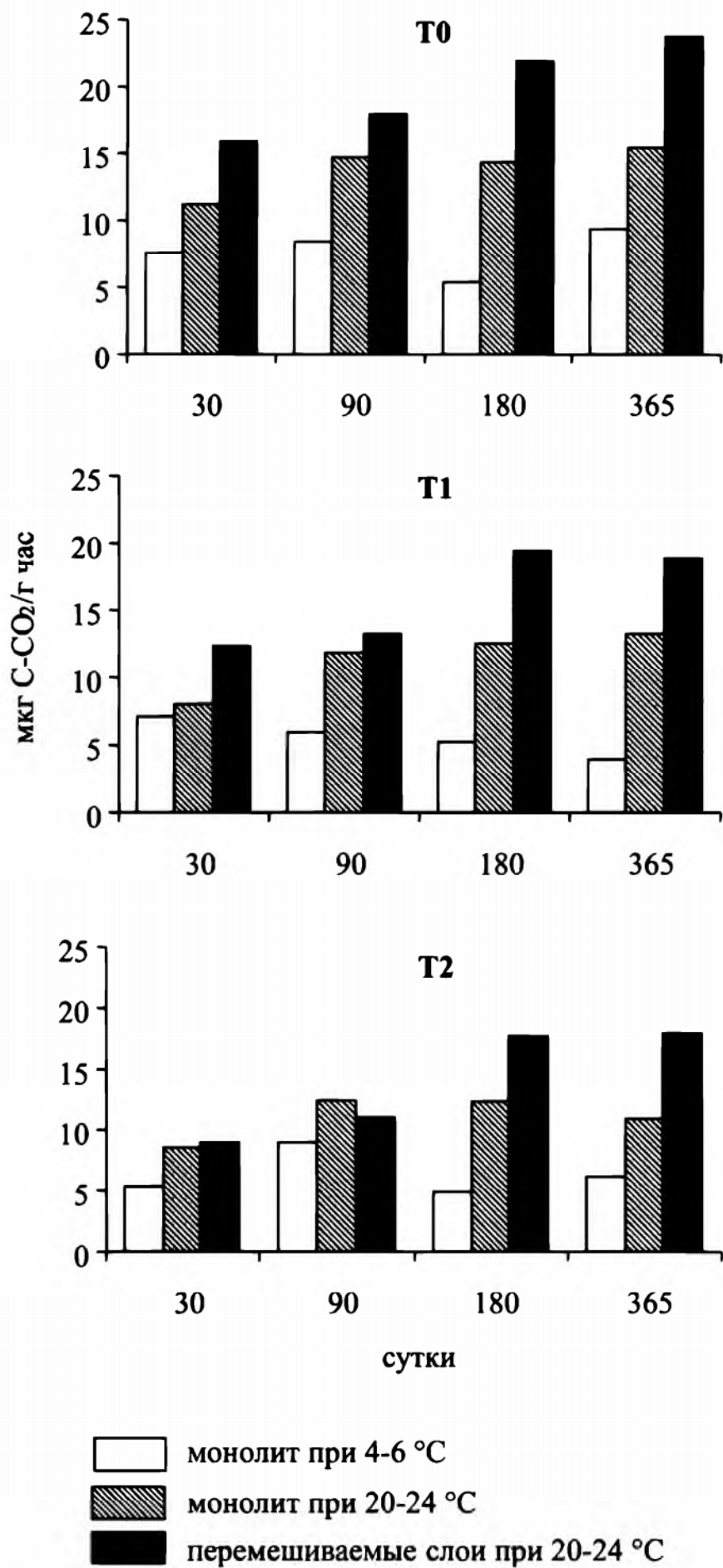


Рис. 16. Эмиссия диоксида углерода в слоях верхового торфа в различных вариантах опыта.

В суммарной микробной биомассе во всех вариантах опыта и на всех стадиях сукцессии доминировала грибная составляющая (60–99%), которая и определяла её динамику на протяжении всего опыта. Её запасы варьировали в ходе годовой сукцессии в образцах монолита — от 2 до 48 мг/г, в образцах с нарушенной структурой — от 3 до 124 мг/г. При перемешивании торфа грибная биомасса возрастала. Она была в среднем — в 4 раза, а максимально — в 7 раз выше в аэрируемых образцах, чем в образцах монолита.

Отклик грибного комплекса на перемешивание был разным в различных слоях торфяника. Наибольший эффект был выявлен в слое T1, наименьший — в T2, что связано, по-видимому, с разной электропроводностью этих горизонтов, характеризующих степень минерализации и коллоидизации. Так, сопротивление верхового торфа в более минерализованном горизонте T1 составило в среднем около 510 Ом м, в то время как в горизонте T2, менее минерализованном по сравнению с T1, достигало 787 Ом м.

В морфологической структуре грибного комплекса исследуемых образцов доминировал мицелий (60–99%), и только в слое T2 на последних стадиях сукцессии преобладали споры (60–74%). Перемешивание слоев торфа способствовало увеличению доли мицелия и сведению к минимуму доли спор в грибном комплексе.

В исследуемых вариантах опыта (люминесцентно-микроскопическим методом) была выявлена динамика относительного обилия базидиомицетовых грибов — энергичных деструкторов лигнино-целлюлозного комплекса. Их доля в грибном комплексе составила 10–25% в нулевой точке опыта и возросла до 40–100% на всех последующих этапах. В результате перемешивания слоёв торфа происходило увеличение доли этой группы грибов. Так, на некоторых этапах сукцессии в образцах с нарушенной структурой она была в среднем на 20–25%, а максимально — на 45% выше, чем в образцах монолита.

Перемешивание слоёв исследуемого торфяника привело к снижению видового разнообразия микромицетного комплекса (выявляли методом посева) за счет исчезновения редких и случайных видов и повышения частоты встречаемости и относительного обилия доминирующих и часто встречающихся видов микромицетов. Доминирующими были представители родов *Penicillium*, *Oidiodendron*, *Trichosporiella*. В группу часто встречаемых входили представители родов *Trichoderma*, *Zygodermus*, *Verticillium*, а также некоторые виды родов *Penicillium* (*P. spinulosum*) и *Oidiodendron* (*O. tenuissimum* (Peck) Hughes). Виды родов *Trichoderma*, активных деструкторов лигнино-целлюлозного комплекса, отмечались в слоях монолита единично, тогда как в образцах с нарушенной структурой они входили в комплекс доминантов (Головченко и др., 2010б).

Однако все эти показатели, свидетельствующие о положительном влиянии перемешивания слоёв на численность и динамику сообществ микромицетов, теряют свою актуальность при учёте главного фактора — в течение годового мониторинга не произошло деструкции торфа. Необходимо проведение более длительных модельных опытов. Следует отметить, что доля водорастворимых веществ в верховом торфе весьма значительна, она изменяется от 10% в слое 0–10 см до 32% в слое 60–80 см. В низинном торфе эта фракция колеблется от 7 до 17% (Ефимов, 1986). Сумма легкогидролизуемых и водорастворимых веществ составляет для

моховых торфов верхового типа 21–63%, в то время как для низинных — 9–34% (Маслов, Архипов, 2005). Следовательно, усиление аэрации активизировало деятельность грибов не за счет разложения труднодоступных полисахаридов сфагноума, а за счет улучшения контакта (в результате перемешивания слоёв торфа) клеток микромицетов с водорастворимыми и легкогидролизруемыми веществами, содержащимися как в сфагнуме, так и сопутствующих сосудистых растениях верховых болот.

Перемешивание не оказало стимулирующего эффекта на показатели обилия прокариотных микроорганизмов. В хорошо аэрируемых образцах численность бактерий, выявленная люминесцентно-микроскопическим методом, на одних этапах сукцессии была сравнима с таковой в образцах монолита, на других — была даже в 2–3 раза меньше. Не было выявлено четких закономерностей по влиянию перемешивания на плотность актиномицетного мицелия (Головченко и др., 2010а).

Нарушение структуры торфяника, осуществляемое путем постоянного перемешивания его слоёв, внесло коррективы в соотношение групп внутри сапротрофного бактериального комплекса (Кухаренко и др., 2010). Так, для верхнего слоя монолита (Т0) на всех этапах сукцессии было характерно доминирование протеобактерий, представленных большей частью родами *Aquaspirillum* и *Comamonas*. Перемешивание этого слоя стимулировало развитие актинобактерий, которые стали монодоминантами через год после начала опыта. Их численность увеличилась на порядок (от 1 до 10 млн. КОЕ/г). Доминировавшие в процессе мониторинга представители видов секций *Albus* и *Cinereus*, сменились видами секций *Helvolo-Flavusn-Helvolus*, являющихся представителями наиболее распространенных в почве мицелиальных бактерий-гидролитиков.

В слоях монолита Т1 и Т2 на всех этапах сукцессии доминировали протеобактерии и бациллы, составляя примерно равные доли. Перемешивание этих слоёв привело к монодоминированию на разных этапах сукцессии бацилл, либо актиномицетов. Численность бацилл в разных слоях торфяника составила в среднем 2–12 млн. КОЕ/г. Предварительный прогрев торфяной суспензии перед посевом при температуре 80 °С в течение 10 мин позволил прийти к заключению, что большая часть бацилл в исследуемом торфянике находится в виде вегетативных клеток, т.е. в активном состоянии. В перемешиваемых образцах их доля увеличилась до 80–90%.

Можно предположить, что увеличение доли бацилл и актиномицетов связано с результатом их десорбции в результате перемешивания слоёв торфа. Если учесть, что мицелиальные актиномицеты и бациллы (в отличие от подвижных протеобактерий — типичных обитателей водной фазы) адсорбированы на частицах сфагноума, то их десорбция привела к восстановлению контакта между клетками и субстратом. В качестве субстрата для этих прокариот, как и для грибов, использовались, по-видимому, легкоразлагаемые полисахариды, так как разложения торфа в течение годового мониторинга не было зарегистрировано.

Таким образом, модельный опыт показал, что перемешивание слоёв верхового торфяника приводит к улучшению водно-воздушного режима и устраняет с одной стороны анаэробную ловушку (для грибов), с другой стороны — разобщенность субстрата, ферментов и микробных клеток, тем самым, создавая благоприятные условия для их развития. Что касается бактерий, то аэрация не является, по-

видимому, тем значимым фактором, который может тормозить их размножение и функционирование. Об этом свидетельствуют не только данные по их сходной численности в монолите и перемешиваемых образцах, но и выявляемое в торфяниках большое разнообразие аэробных бактерий. Благодаря малым размерам, они способны размножаться в микролокусах, различающихся по доступности кислорода.

Анализ всех приведенных выше данных, касающихся влияния аэрации на активность микроорганизмов разных групп, позволяет сделать вывод, что концентрация кислорода в верхних слоях верховых торфяников не является главным фактором, ограничивающим деструкцию торфа. Следует учитывать, что в большинстве работ, где сообщается о значительном увеличении разложения торфа при усилении аэрации, выводы делаются на основании выделения CO_2 . Так, при проведении лабораторных экспериментов по изучению скорости минерализации органического вещества в верховом торфе (Bergman et al., 1999) было показано, что в аэробных условиях скорость эмиссии углекислого газа в четыре раза больше, чем в анаэробных. При усилении аэрации деструкция сфагновой подстилки проходила в пять раз быстрее, чем в естественных полевых условиях (Verhoeven, Toth, 1995). Однако, как мы уже указывали ранее, в сфагновых мхах содержится значительное количество легкодоступных водорастворимых соединений, за счет которых может происходить размножение микроорганизмов, сопровождающееся выделением диоксида углерода. Доказательством тому является высокая численность как эукариотных, так и прокариотных микроорганизмов в тканях сфагновых мхов, растущих на кочках, где, несмотря на аэробные условия, торф не разлагается. Ранее мы уже приводили данные о полной сохранности живых растений сфагновых мхов в течение трех лет. В модельных опытах по изучению деструкции сфагновых мхов (Hajek, 2009) было показано, что потеря в весе сфагновой подстилки в течение первых пяти месяцев обусловлена использованием микроорганизмами легко метаболизируемых органических соединений. Установлено, что для зелёных субапикальных сегментов сфагнума характерно высокое содержание азота и фосфора (Hajek, Adamec, 2009). Таким образом, при наличии питательных элементов и создании оптимальных условий влажности, температуры, снятию ограничений доступа микробов к субстрату (за счет перемешивания торфа) происходит активизация деятельности микроорганизмов, что констатируется увеличением эмиссии CO_2 . На основании этого в большинстве случаев исследователи делают выводы о значительном увеличении разложения торфа — т.е. деструкции сложных полисахаридов. Однако в качестве доказательства этого процесса используется довольно субъективный ботанический метод, определяющий не степень деструкции торфа, а лишь механический распад тканей.

Таким образом, выводы, полученные в результате многих исследований об аэрации, как одном из главных факторов, ограничивающих деструкцию торфа микробами, представляются сомнительными. Однако, большая часть работ по изучению деструкции торфов в модельных опытах была проведена на образцах живого сфагнума, либо верхнего слоя сфагнума (акротельме). Особого изучения заслуживает анализ торфа в более глубоких слоях (катотельме), где создаются, по видимому, действительно анаэробные условия и скорость разложения сфагнума так замедляется, что составляет от 0,1 до 0,001% в год (van Breeman, 1995).

7.1.5. Активность микробных сообществ и деструкция торфа в мелиорируемых торфяниках

Аэрация — это фактор, который определяется, прежде всего, гидрологическими условиями. Работы, связанные с анализом изменения уровня грунтовых вод в болотах, определяющих аэрацию, интенсифицировались в связи с проблемой глобального потепления климата. Снижение уровня грунтовых вод является ключевым фактором, приводящим к ускорению разложения торфа. В отличие от модельных опытов, при осушении болот создаются условия, при которых сфагнумы — основные торфообразователи, оказываются в условиях, при которых они не могут выживать — идёт их иссушение и отмирание. В работе финских микробиологов (Laiho, 2006; Jaatinen et al., 2008) изучена реакция аэробного микробного сообщества и почвенного дыхания на понижение уровня грунтовых вод в северных бореальных торфяных почвах. В результате многолетнего мониторинга (с 1959 по 2008 г.), за который болота превратились в сухие болотные леса, было установлено понижение уровня воды с 9 до 26 см. Скорость эмиссии CO_2 при этом увеличилась в три раза, что свидетельствует об усилении деструкции торфа. Одновременно было зафиксировано увеличение грибной и бактериальной биомассы. Большинство грибов были эктомикоризными, считающимися активными деструкторами органического вещества в болотных экосистемах.

Другим наглядным примером проведения мелиорации верховых торфяников может служить их экспериментальное осушение на Западновинском лесоболотном стационаре Института лесоведения РАН. Спустя 30 лет осушенные верховые торфяники, в отличие от неосушенных аналогов, характеризовались отсутствием застоя влаги, что нашло отражение в значительном улучшении качества древостоя, в смене сплошного мохового покрова, существовавшего до мелиорации, на хорошо выраженную, состоящую из трёх слоёв (L, F, H) лесную подстилку. При сравнении целинных и мелиорированных верховых торфяников было показано, что осушение способствовало увеличению микробной биомассы. Общие запасы микробной биомассы в осушенных торфяниках были в два раза выше, чем в целинных торфяниках и составили 7–9 т/га. По всему профилю осушенного торфяника в структуре микробной биомассы преобладала эукариотная составляющая (59–99%), представленная преимущественно мицелием. Доминирование грибов в верховых торфяниках объясняется тем, что поровое пространство распределено более равномерно, чем в низинных торфяниках, что создает благоприятные условия для развития мицелия. Этот эффект проявился в большей степени в осушенных торфяниках, характеризующихся отсутствием застоя влаги и, следовательно, улучшением водно-воздушного режима. Мелиорация способствовала также повышению активности основных процессов цикла азота в осушенных торфяниках (Головченко и др., 2007).

В работе других исследователей (Nilsson et al., 1992) было показано, что состав грибных сообществ в болотах Шотландии и Швеции, определяется количеством воды в локусах и ответственен за деструкцию органического вещества *in situ*. Однако общей корреляции между влажностью и видовым разнообразием микромицетов в лабораторных экспериментах установлено не было. Анализ оксидоредуктазной активности почв и водорастворимых продуктов деструкции торфа

в лесных осушенных торфяниках Западной Сибири выявил общую тенденцию максимального развития биохимических процессов (кроме аммонификации) при влажности 60% ПВ и сопутствующей температуре 12–13 °С (Ефремова и др., 2008). Интенсивное осушение болот южно-таежной подзоны Западной Сибири (УГВ > 70 см) следует, по мнению авторов, признать нецелесообразным даже при лесохозяйственном освоении. Приемлемый, щадящий режим природопользования на лесных болотах складывается при УГВ 20–25 см в период вегетации.

При изучении влияния осушительных мероприятий на болотные ландшафты Васюганского болота (Седнев, 2009) было установлено, что понижение уровня грунтовых вод вызвало полное исчезновение сфагновых мхов на грядах и частичное — в мочажинах, а также интенсифицировало рост сосны на грядах (до 5–7 м высотой) и появление мелких (до 50 см) берез и сосен в мочажинах. На мочажинах сфагновые мхи стали вытесняться осоковыми кочками и лишайниками (*Cladonia rangiferina*).

Таким образом, несмотря на то, что верховые болота, благодаря свойствам верхового неразложившегося торфа и сфагновых мхов, оказались более устойчивыми к осушительным мероприятиям, в них со временем происходят очень серьезные изменения, сопровождаемые полной заменой фитоценозов. Следует также учитывать, что после осушения торфяной залежи возникает опасность самовозгорания торфа и торфяных пожаров.

7.2. Низкие температуры

В торфяных почвах — огромные запасы влаги, они характеризуются низкой теплопроводностью и относятся к холодным почвам. Вследствие особенностей своих тепловых свойств эти почвы медленно и неглубоко промерзают, медленно и постепенно оттаивают (Ефимов, 1986). Наиболее низка теплопроводность у моховых торфов слабой степени разложения. На верховых болотах мощно развитый моховой покров изолирует нижележащие слои торфа от прогревания. Все это приводит к тому, что температура корнеобитаемого слоя всегда понижена (на 2–4 °С ниже, чем на соответствующей глубине в минеральных почвах). Летом в дневные часы поверхность болота может сильно нагреваться, и ее температура оказывается выше температуры воздуха. Плохая теплопроводность торфа обуславливает возникновение на болоте ночных заморозков, так как температура нижних переохлажденных и верхних нагретых слоев не выравнивается (Денисенков, 2000).

В олиготрофной залежи Васюганского болота с мая по сентябрь 2001–2005 гг. измеряли температуру в разных слоях торфяника (Харанжевская, 2006). Было установлено, что на глубине 0–50 см температура колебалась от 0 до 20 °С, в то время как на глубинах от 50 до 265 см — от 3 до 8 °С. Амплитуда колебаний уменьшалась к концу вегетационного периода.

7.2.1. Грибы и дрожжи

Адаптация грибов к низким температурам хорошо прослеживается на примере роста и развития грибных изолятов из Арктики. Формирование комплексов микромицетов полярных территорий, развивающихся в условиях постоянного прессинга низких температур, приводит к образованию устойчивых к данным неблагоприятным воздействиям сообществ почвенных грибов. В целом они имеют

ряд особенностей, отличающих их от комплексов микромицетов более южных широт, хотя в их состав, как правило, входят виды-космополиты. К особенностям комплексов микромицетов в условиях полуострова Таймыр относится, например, низкая численность, бедность видового и родового составов, выпадение отдельных родов, а иногда и более крупных систематических групп, преобладание микромицетов рода *Penicillium*, доминирование *Chrysosporium pannorum* и стерильного мицелия. Постоянное обнаружение стерильного светло- и темноокрашенного мицелия, не образующего конидиального спороношения, характерно для почвенных микромицетных комплексов арктических территорий. Утрата спорообразования, приводящая к образованию стерильного мицелия, не дающего спороношения ни на одной из используемых сред, является физиологической адаптацией микромицетов к низким температурам (Кирцидели, Томилин, 1997).

Микромицеты полярных территорий способны расти и развиваться при более низких температурах, чем изоляты из других местообитаний. Так, численность микромицетов, выделенных из вечномерзлых отложений Арктики и Антарктики, характеризовалась более высокими значениями при 4 °С, чем при 25 °С (Кочкина и др., 2001).

Однако большую часть времени комплексы микромицетов полярных территорий, по-видимому, находятся в почве в неактивном состоянии, и лишь сравнительно небольшой период они имеют возможность активно осуществлять процессы жизнедеятельности (Кирцидели, 1999).

В модельных опытах по разложению сфагнома при разных температурах было показано, что деструкция сфагнового торфа из бореальных торфяников Канады, осуществляемая как грибами, так и бактериями, происходила более активно при температуре 14 °С, чем при 20 °С (Thormann et al., 2004).

В модельном опыте (Головченко и др., 2010г) было проанализировано влияние температуры на численность грибов (прямой метод) и таксономический состав микромицетного комплекса (метод посева) в монолитах верхового торфяника, состоящих из слоёв T0 (6–10 см), T1 (10–14 см) и T2 (14–30 см). Один из монолитов в течение года инкубировался при комнатной температуре — 20–24 °С, другой монолит хранился в холодильнике при T=4–6 °С. Пробы для проведения микробиологического анализа отбирались на 0, 7, 14, 30, 60, 90, 120, 150, 180, 270 и 365-е сутки.

Показатели обилия грибов при разных температурах характеризовались близкими значениями. Однако, в процессе годового мониторинга в монолитах, хранящихся при разных температурах, менялось соотношение групп грибов. Так, при низкой температуре во всех слоях возрастало относительное обилие темноокрашенного мицелия, а в очёсе сфагнового мха и в слое T2 увеличивалась не только доля, но и средние значения его длины. Они были выше в 2–8 раз при низкой температуре, чем при температуре 20–24 °С. На аналогичную закономерность указывают и микологи, изучавшие грибы в вечномерзлых отложениях Арктики и Антарктики (Кочкина и др., 2001). По данным этих авторов около 70% изолированных из мерзлоты штаммов микромицетов с меланиновым пигментом были выделены при 4 °С, что свидетельствует об адаптации грибов к экстремальным температурам.

Базидиомицетовые грибы — деструкторы лигнино-целлюлозного комплекса, были способны существовать при низкой температуре длительное время, при

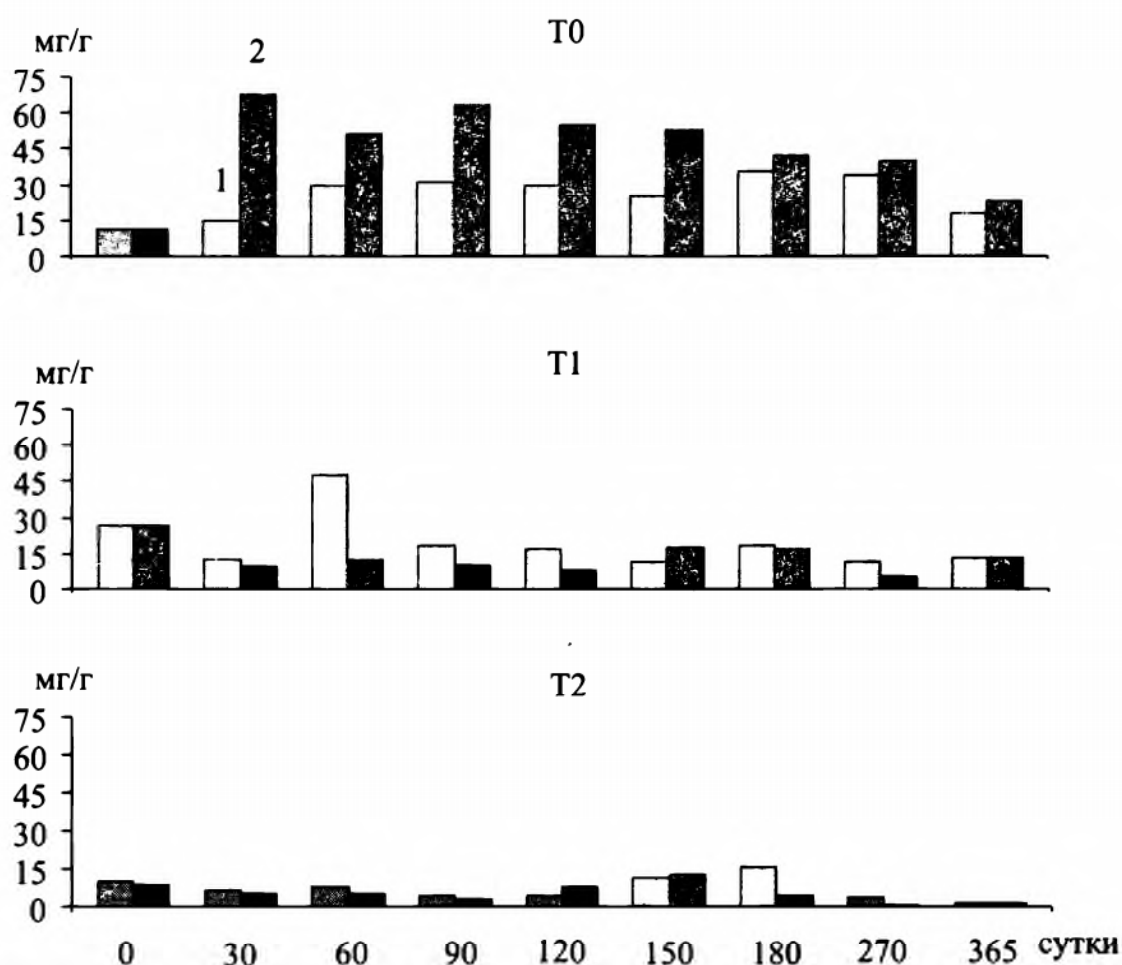


Рис. 17. Динамика биомассы почвенных грибов в различных слоях монолитов верхового торфяника при разных температурных режимах.

Условные обозначения: 1 — (20–24 °C); 2 — (4–6 °C).

этом увеличивались не только относительные, но и абсолютные показатели их обилия. Особенно чётко эта тенденция была выявлена в слоях T0 и T1. В очёсе средние значения длины пружкового мицелия были в два раза выше при температуре 4–6 °C и составили 10,2 км/г. Доля этой группы грибов через месяц после начала опыта увеличилась в слое T0 с 10 до 80%, а в слое T1 — от 20% до 80–100%.

Биомасса почвенных грибов была максимальной в слое T0 и варьировала в зависимости от температурного режима и этапа сукцессии от 10 до 70 мг/г. В этом слое на всех этапах сукцессии она была выше при низкой температуре. Увеличение пула грибов в T0 происходило быстрее при низкой температуре — уже через месяц фиксировали пятикратное превышение биомассы, тогда как при комнатной температуре наблюдали существенный прирост биомассы (в 3 раза) только к концу второго месяца. В слоях T1 и T2 чёткой корреляции между грибной биомассой и температурой не выявлено — на одних этапах она была выше при комнатной температуре, на других — при температуре холодильника (рис. 17).

Температурный режим не влиял на морфологическую структуру грибного комплекса. В обоих вариантах опыта в ней доминировал его активный компонент — мицелий. Его доля составляла 88–99%. Иную морфологическую структуру грибного комплекса наблюдали только в слое T2 — на последних стадиях годовой сукцессии — в обоих вариантах опыта в ней преобладали споры.

При смене температурного режима с 20–24 °С на 4–6 °С не происходило существенной корректировки видового разнообразия микромицетов, варьировала лишь доля и частота встречаемости отдельных видов (табл. 17).

Так, одни виды чаще выделялись при пониженной температуре (*Oidiodendron griseum*, *Trichosporiella cerebriformis*, некоторые виды рода *Penicillium* и стерильный мицелий). Частота встречаемости других видов (*Aspergillus versicolor* (Vuill) Tiraboschi, *Verticillium* sp., *Mucor circinelloides* Tiegh.) была выше при комнатной температуре. Большинство выделенных микромицетов относятся к группе медленнорастущих целлюлозолитиков. Быстрорастущие микромицеты-сахаролитики (в первую очередь, муконовые грибы), основу питания которых составляет легкодоступная органика, встречались единично.

Таким образом, из проделанного опыта следует заключить, что низкая температура не оказывала существенного влияния на показатели обилия и морфологическую структуру грибных комплексов. Численность грибов при исследуемых температурных режимах характеризовалась близкими значениями. На всех этапах годовой сукцессии, независимо от температурного режима, в слоях монолитов доминировал мицелий. При снижении температуры возрастало абсолютное и относительное обилие темноокрашенного мицелия. Следовательно, грибы, обитающие в верховых торфяниках, адаптированы к низким температурам, которые характерны для этих местообитаний.

Низкие температуры в толще верховых торфяников являются одним из благоприятных факторов для развития подавляющего большинства видов дрожжевых грибов. Низкотемпературное культивирование посевов (при 5–10 °С) — один из широко применяемых методов изучения природного разнообразия дрожжевых грибов (Азиева, 1982; Максимова, Чернов, 2006). Кроме того, низкая температура в толще верхового торфяника способствует развитию дополнительной психрофильной эпифитной группировки дрожжей в сфагновой дернине (Качалкин, 2010а).

7.2.2. Бактерии и актиномицеты

Известно, что большинство бактерий из северных почв, в том числе и торфяных, являются психротолерантными. Они способны расти в широком диапазоне температур от 3 до 30 °С (Куличевская и др., 2006; Mannisto, Haggblom, 2006; Pankratov et al., 2008; Кухаренко и др., 2009).

Проверка нитрогеназной активности основных представителей грамотрицательных бактерий, а также разных видов бацилл, выделенных из торфяных почв северных регионов, показала их относительно высокую активность (Кухаренко и др., 2009). При этом азотфиксация в этих культурах была выше при низкой температуре культивирования (рис. 18).

С другой стороны, небольшая активность азотфиксации при измерении её в верховых торфяниках свидетельствует о наличии факторов, ограничивающих функционирование diaзотрофных бактерий в этих биотопах.

В модельном опыте было проанализировано влияние температуры на численность бактерий и таксономический состав сапротрофного бактериального комплекса на разных стадиях годовой сукцессии в двух вариантах опыта: в монолитах верхового торфяника при T=20–24 °С и T=4–6 °С. Рассматривали следующие слои монолитов T0 (6–10 см), T1 (10–14 см) и T2 (14–30 см).

Табл. 17

Частота встречаемости видов микромицетов, выделенных из верхового торфяника в процессе годового мониторинга при разных температурных режимах

№	Видовая принадлежность	20–24 °С	4–6 °С
1	<i>Aphanocladium</i> sp.	3,7	0
2	<i>Aspergillus versicolor</i> (Vuill.) Tiraboschi	25,9	11,1
3	<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arnaud	11,1	11,1
4	<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries	3,7	0
5	<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler & Carmich.	7,4	3,7
6	<i>Gliocladium</i> sp.	3,7	3,7
7	<i>Mucor circinelloides</i> Tiegh.	7,4	0
8	<i>Mycelia sterilia</i> (Mon.)	3,7	7,4
9	<i>Mycelia sterilia</i> (Dem.)	3,7	25,9
10	<i>Oidiodendron giseum</i> Robak	85,2	85,2
11	<i>O. rhodogenum</i> Robak	3,7	3,7
12	<i>O. tenuissimum</i> (Peck) Hughes	29,6	44,4
13	<i>Paecilomyces victoriae</i> (Svilv.) A.H.S. Br. & G. Sm.	3,7	0
14	<i>Paecilomyces</i> sp.	3,7	0
15	<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx	11,1	3,7
16	<i>P. chrysogenum</i> Thom	0	3,7
17	<i>P. citreonigrum</i> Dierckx	14,8	0
18	<i>P. duclauxii</i> Delacr.	3,7	0
19	<i>P. lividum</i>	22,2	11,1
20	<i>P. miczynskii</i> Zal.	66,7	59,3
21	<i>P. montanense</i> Christensen & Backus	51,9	59,3
22	<i>P. spinulosum</i> Thom	33,3	29,6
23	<i>P. thomii</i> Maire	14,8	22,2
24	<i>P. variabile</i> Sopp	3,7	3,7
25	<i>Penicillium</i> sp.	7,4	25,9
26	<i>Tolypocladium inflatum</i> Gams	3,7	7,4
27	<i>T. hamatum</i> (Bonord.) Bainier	3,7	0
28	<i>T. harzianum</i> Rifai	7,4	7,4
29	<i>T. koningii</i> Oudem.	7,4	3,7
30	<i>T. viride</i> Pers.	3,7	0
31	<i>Trichosporiella cerebriformis</i> (Vr. & Kleine-Natr.) Gams	51,9	70,3
32	<i>Verticillium</i> sp.	59,3	40,7
33	<i>Zygodessmus fuscus</i> Corda	40,7	51

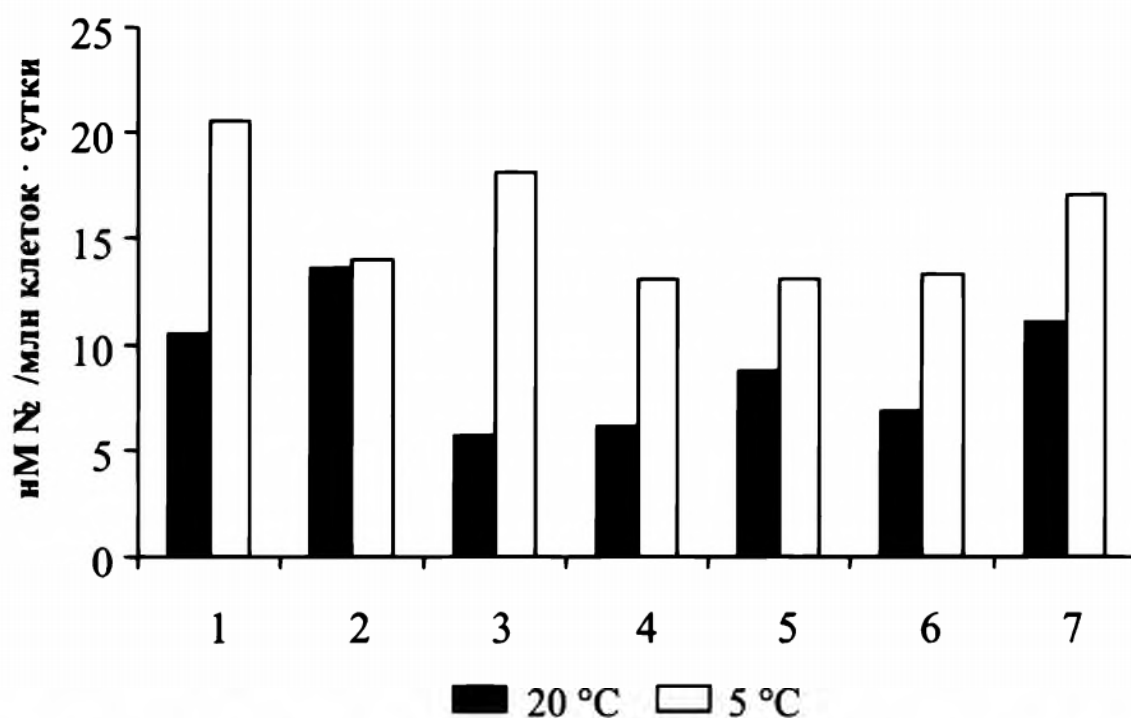


Рис. 18. Азотфиксация в чистых культурах: 1 — *Paenibacillus macquariensis*; 2 — *Bacillus firmus-lentus*; 3 — *Bacillus azotophormans*; 4 — *Brevibacillus brevis*; 5 — *Comamonas*; 6 — *Aquaspirillum*; 7 — *Pseudomonas*.

Было показано (люминесцентно-микроскопическим методом), что при понижении температуры с 20–24 °С до 4–6 °С численность и биомасса бактерий уменьшалась в 2–4 раза практически на всех этапах годовой сукцессии. Не удалось выявить чёткой корреляции между температурным режимом и актиномицетным мицелием из-за мозаичности его распределения по профилю. Однако, на некоторых этапах сукцессии в слоях T0 и T1 его длина была в 2–6 раз выше при комнатной температуре, чем при температуре холодильника (Головченко и др., 2010г).

Численность бактерий, определенная на среде ГПД, варьировала в зависимости от варианта опыта, стадии сукцессии и слоя монолита в пределах порядка. Она была максимальной в слое T1 и на отдельных этапах сукцессии достигала 26 и 50 млн. КОЕ/г. В слоях T0 и T2 численность бактерий была значительно меньше и колебалась от 1 до 12 млн. КОЕ/г торфа. Экспозиция монолита торфяника при температуре 4–6 °С не привела к уменьшению численности бактерий (Кухаренко и др., 2010).

Разные слои торфяника четко отличались по таксономической структуре исследуемого бактериального комплекса и её динамике в процессе годового мониторинга. В верхнем слое T0 на всех этапах сукцессии доминировали протеобактерии. Вторым доминантом в бактериальном комплексе исходно были актинобактерии. При снижении температуры их доля резко уменьшалась, и они переходили в разряд минорных компонентов. В слоях T1 и T2 таксономическая структура бактериального блока была иная, чем в T0. На всех этапах сукцессии при комнатной температуре доминировали протеобактерии и бациллы, составляя примерно равные доли. Актинобактерии были минорными компонентами, либо вообще не выделялись. Низкая температура привела к доминированию в этих

слоях спорообразующих бактерий почти на всех этапах сукцессии. Таким образом, в пределах исследуемого гидролитического комплекса бактерий верховых торфяников наиболее приспособленными к условиям низких температур оказались бациллы. В монолите торфяника бациллы находились преимущественно в активном состоянии, то есть в виде вегетативных клеток. Их доля колебалась от 65 до 90%. Представители основных видов бацилл, среди которых преобладали факультативно-анаэробные формы, гидролизovali крахмал, пектин и карбоксиметилцеллюлозу. Гидролиз пектина осуществляли в основном бациллы группы *Bac. firmus-lentus*, на среде с карбоксиметилцеллюлозой (КМЦ) доминировали бациллы вида *Paenibacillus polymyxa* (Кухаренко и др., 2010). Эти данные согласуются с опубликованными ранее результатами зарубежных работ, в которых изучали бактериальный состав верховых торфяников (Wheatley et al., 1976; Martin et al., 1982). Этими авторами было показано, что 2/3 клеток бацилл находятся в виде вегетативных клеток, т.е. в активном состоянии. В работе микробиологов из Нидерландов (Felske et al., 1998) таксономический состав бактерий в торфяных почвах определялся путем выделения РНК (а не ДНК) с целью выявления активной части микробного сообщества. В результате последующего за выделением РНК из почв гель-электрофореза, гибридизации, клонирования и секвенирования было показано, что специфические пробы на Firmicutes с низким % ГЦ (куда входят бациллы) составили около 50% от всей бактериальной РНК, т.е. активной части сообщества. Кроме того, в числе обнаруженных в торфяниках видов бацилл были названы виды *Paenibacillus polymyxa* и *Bac. lentus* — т.е. те же виды, которые были определены нами методом посева. Недавно из сфагнового торфяника был выделен новый вид бацилл — *Bacillus acidicola* (Albert et al., 2005). Бактерии этого вида росли в диапазоне рН=3,5–7, температуре 15–45 °С и были способны к деструкции целлобиозы.

Таким образом, именно спорообразующие бактерии могут активно участвовать в процессах разложения растительных полисахаридов в верховых торфяниках, характеризующихся низкими температурами большую часть года.

Что касается мицелиальных прокариот, то долгое время считалось, что актиномицеты с трудом адаптируются к низким температурам, и среди них очень мало представителей, способных жить в холодных местах обитания. В последнее время появились сообщения о выделении психротолерантных актинобактерий из наземных и водных экосистем, арктических песчаных пород, лесных горных и луговых почв, фьордов Норвегии, полярных льдов, почв Арктики (Edwards et al., 1989; Li et al., 2002; Bredhold et al., 2007; Nakvag et al., 2008). Описаны новый род и вид психрофильных актинобактерий: *Modestobacter multiseptatus*, представители которого выделены из почв Трансантарктических гор (Mevs et al., 2000). Исследования функциональных особенностей психрофильных и психротолерантных актинобактерий показало, что многие из них обладают способностью выделять внеклеточные ферменты при низких температурах (Prabahar, 2004). Установлено, что психрофильные представители группы *Actinobacteria* являются продуцентами холодоактивных галактозидаз и других ферментов (Sheridan, Brenchley, 2000).

Наблюдение за динамикой длины мицелия актиномицетов в ходе сукцессии, инициированной увлажнением, в верхних слоях верхового торфяника и подзолистой почвы, показало, что психротолерантные актиномицеты в почве растут, ми-

целей увеличивается в длину. При инкубировании торфяного образца при 5 °С прирост мицелия оказался весьма значительным (до 140 м/г почвы), хотя и меньшим, чем при инкубировании при 20 °С (до 220 м/г почвы). В образце подзолистой почвы, инкубируемом при разных температурах, длина мицелия не изменялась и составляла 380 м/г почвы. Биомасса психротолерантных актиномицетов достигала в верховом торфянике 5 мкг/г почвы, в подзолистой почве — 4,5 мкг/г почвы (Зенова и др., 2010).

Главным компонентом целлюлозолитического бактериального сообщества в сфагновом торфе оказались представители филогенетической группы *Actinobacteria*, способные развиваться в кислых условиях и не требующие связанного азота. Их численность в варианте сукцессии образца верхового торфяника без обогащения P и N увеличивалась на 2,5 порядка и составляла около трети от числа всех идентифицированных бактерий (Gundlapally et al., 2003). Выделенные из холодных почв при низких температурах актиномицеты проявляли антагонизм к грамотрицательным бактериям родов *Aquaspirillum*, *Bacteroides*, грибам родов *Fusarium*, *Penicillium*, *Mucor riemalis*, *Cladosporium herbarum*.

При использовании молекулярного метода гибридизации *in situ* (метод FISH) было показано, что метаболически активные психротолерантные представители филогенетической группы *Actinobacteria* составляют до 30% от общего числа бактерий в прокариотных микробных сообществах верхового торфяника. Из этого биотопа были выделены психротолерантные актиномицеты, обладающие гидролитической активностью при температурах 5 и 20 °С. Один из штаммов вида *Streptomyces calenulae*, выделенный из верхового торфяника, активнее разлагал пектин и крахмал при 5 °С, чем при 20 °С (Зенова и др., 2008). Однако при сравнении скорости деструкции целлюлозы стрептомицетами из верхового болота при разных значениях pH и температуры, было установлено, что при температуре 5 °С и pH 4,5 целлюлолитическая активность была сильно подавлена (Панкратов, Дедыш, 2009).

Необходимы дальнейшие исследования, касающиеся сравнения скорости деструкции торфа, осуществляемые грибами и бактериями при разных температурах.

7.2.3. Активность ферментов

Считается общепринятым, что повышение температуры должно активизировать работу ферментов и способствовать, тем самым, процессу деструкции органического вещества. Но существуют факты, свидетельствующие о большей активности ферментов при низких температурах устойчивых к холоду бактерий, среди которых есть представители родов *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Arthrobacter* и др. (Feller et al., 1994; Klein et al., 1999; Prüß et al., 1999; Reddy et al., 2002).

Активность бактерий, выделенных из арктического льда, осуществляющих гидролиз протеинов, липидов и полисахаридов, оказалась максимальной при 4–10 °С. При температуре 20–30 °С гидролитические ферменты этих бактерий практически не выделялись (Groudieva et al., 2004). Холодоустойчивые бактерии, выделенные из почв под покровом снега, выделяли липазу, амилазу и протеазу. Они проявляли оптимальную активность при температуре 10 °С. Эти ферменты быстро инактивировались при температуре 30–40 °С (Morita et al., 1997).

Большинство бактерий, выделенных из разных экосистем Финляндии (330 штаммов) были психротолерантными, росли при температуре 0–30 °С и проявляли протеазную и липазную активность при 5 °С (Mannisto, Haggblom, 2006). При определении хитиназной активности в торфяных почвах было установлено, что при 24 °С ферментативная активность в 2,6 раза выше, чем при 2 °С. Однако в диапазоне температур от 2 до 10 °С показатели N-ацетилглюкозаминазной активности были примерно одинаковыми (Kang et al., 2005).

Исследование влияния температуры на микробные сообщества торфяных почв Англии показало, что в сильно дренированных торфяниках выделение CO₂ незначительно отличалось при 10 °С и при 22 °С (нормальные почвенные условия), но было выше при 30 °С (Kechavarzi et al., 2010). Однако в сильно обводненных торфяных почвах, что является характерным для торфяных экосистем, дыхание оказалось выше при 10 °С, чем при более высоких температурах. Это свидетельствует о приспособленности микроорганизмов к холодным и влажным условиям, складывающимся в торфяных болотах.

Было установлено, что оптимум температуры для продукции CH₄ метаногенными сообществами микроорганизмов в торфяных почвах Скандинавии соответствует 25 °С, однако метаногенные микроорганизмы оказались достаточно активными даже при 4 °С, а теоретическая минимальная температура была равна –5 °С (Metje, Frenzel, 2005).

Появились сообщения о биодеградациии полифенолов, осуществляемой холодостойкими бактериями при низких температурах. Было показано, что бактерии родов *Pseudomonas*, *Stenotrophomonas* и *Arthrobacter* способны расщеплять полифенолы при температуре 10–14 °С (Soares et al., 2003, Margesin et al., 2004).

7.3. Кислая реакции среды

Что касается реакции среды, то низинные и верховые болота резко различаются по этому показателю. В верховых торфяниках рН колеблется от 3,5 до 5, в низинных — от 5,5 до 7. Интересным представляется раскрытие механизмов создания кислой среды в верховых торфяниках: высокая катионно-обменная способность сфагнума, диссоциация органических кислот и сульфатредукция. Что касается обмена катионами, то показано, что полиуроновые кислоты, находящиеся внутри и на поверхности клеточных стенок живого сфагнума, взаимодействуют со свободными катионами, находящимися в болотной воде (рис. 19). В результате выделяются ионы водорода, количество которых определяется валентностью катионов (Cluys, 1964). Дополнительными факторами регуляции кислотности болотных вод являются образование HCO₃⁻ из растворенного CO₂, ассимиляторное потребление катионов, приводящее к дисбалансу ионов, продукция органических кислот и фульвокислот в процессе разложения органического вещества. Вклад каждого из этих механизмов в общую кислотность верховых торфяников варьирует в зависимости от особенностей гидрохимического состава болотных вод и ежегодной динамики климатических и геохимических факторов (Панкратов, 2007).

В верховых торфяниках кислая реакция среды может служить одним из факторов, ограничивающим деструкцию растительных остатков бактериями, предпочитающими, как правило, нейтральные значения рН. Так ли это?

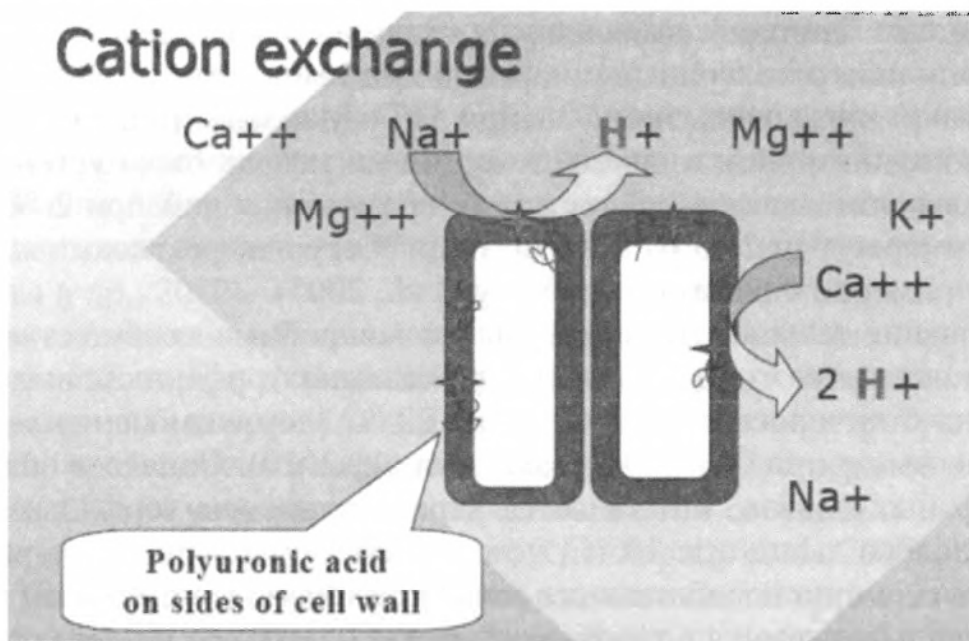


Рис. 19. Механизм закисления болотных вод посредством высвобождения катионов водорода из гидроксила полиуроновых кислот и замещения катионами одновалентных и двухвалентных щелочноземельных металлов.

В результате выделения из верховых торфяников бактерий сапротрофного комплекса на глюкозо-пептонно-дрожжевую среду с нейтральной реакцией среды была создана коллекция, в которой были обнаружены представители разных родов как грамположительных, так и грамотрицательных бактерий. Они были представлены спириллами, миксобактериями, бациллами, актинобактериями. Оптимум роста всех этих бактерий находится в пределах рН 6–7. Однако большинство представителей этих бактерий способно расти в широком диапазоне значений рН от 4 до 7. Кроме того, по-видимому, бактерии с самыми разными требованиями к условиям среды находят в толще торфяников микролокусы, в которых создаются благоприятные для них условия (Головченко и др., 2008).

С другой стороны, существуют специфические для кислых верховых болот группы бактерий. Недавно был описан новый род бактерий *Mucilaginibactor*, представители которого способны к гидролизу пектина, ксилана, ламинарина и хондроитина в диапазоне рН 4,5–6 и температуре от 2 до 30 °С (Pankratov et al., 2007). Особого внимания заслуживает группа бактерий, которые до недавнего времени не выделялись в чистых культурах, но постоянно обнаруживались в болотах при использовании молекулярно-биологических методов исследования. Это — ацидобактерии. Высокая численность ацидобактерий, выявляемая при прямом анализе торфа из верховых торфяников, свидетельствует о том, что эти почвы являются одной из благоприятных природных эконих для этой группы бактерий. Все ацидобактерии, выделенные из торфяников, были способны к росту при 4 °С и хорошо росли при 10–15 °С — той температуре, которая характерна для торфяников в весенне-летний сезон. Бактерии этой группы способны разлагать полисахариды и галактуроновую кислоту, являющуюся продуктом разложения сфагновых мхов и других растений (Pankratov et al., 2008).

Недавно были описаны новый род и вид, принадлежащий к этому же филуму *Acidobacteria*, — *Bryobacter aggregatus* (Kulichevskaya et al., 2010). Бактерии этого

рода, выделенные из сфагновых болот, росли в широком диапазоне температур (от 4 до 33 °С с оптимумом 22–28 °С) и рН (от 4,5 до 7,2 с оптимумом 5,5–6,5). Они оказались, как и другие ацидобактерии, способными к росту на галактуроновой и глюкуроновой кислотам, являющимися продуктами деструкции сфагнового торфа.

Другой группой бактерий, численно доминирующей в верхних слоях сфагновых болот, являются планктомицеты (Куличевская и др., 2006; Dedysh et al., 2006). Планктомицеты являются медленно растущими и проблематичными в культивировании организмами. «Болотные» штаммы разлагали такие полисахариды как пектин, ламинарин и ксилан, но были не способны проводить гидролиз целлюлозы и хитина. Они могли существовать в широком диапазоне рН (от 4,2 до 7,5) и температуры (от 4 до 33 °С) (Kulichevskaya et al., 2007, 2008). В обзоре С.Н. Дедыш (Dedysh, 2011), посвященном анализу всех описанных к настоящему времени групп бактерий, характерных для верховых торфяников, даются пределы значений рН, при которых могут расти эти бактерии. Несмотря на то, что это различные по таксономическим и физиологическим характеристикам прокариотные микроорганизмы, они способны расти в диапазоне рН от 4 до 7.

Представители рода *Clostridium* предпочитают почвы с нейтральной реакцией среды. Однако недавно были обнаружены и описаны ацидофильные формы клостридий, выделенные из кислых лесных почв и подстилок (Kuhner et al., 2000). Это новые виды *Clostridium akagii* и *Clostridium acidisoli*. Было установлено, что эти бактерии, близкие к виду *Clostridium pasteurianum*, активно фиксируют азот, способны расти в диапазоне рН от 3,6 до 7,1 и разлагать целлюлозу, ксилозу и множество разных сахаров. Другой вид ацидотолерантных ацетогенных клостридий — *Clostridium drakei* был выделен из торфа с рН 4,2 (Gobner et al., 2008). Бактерии этого вида были способны к росту при тех же значениях рН, что и выше описанные виды. В качестве характерных особенностей клостридий этого вида авторы отмечают, что все свои многочисленные функции, заключающиеся в использовании широкого спектра разных субстратов (в том числе и фенолов), они могли осуществлять в диапазоне температур от 5 до 40 °С.

Из сфагнового болота Томской области были выделены бактерии, относящиеся к роду *Chitinophaga*, способные использовать ксилан, ламинарин, крахмал и некоторые другие полисахариды (Pankratov et al., 2006). Впервые было показано, что бактерии этого рода способны, как и выше описанные ацидобактерии, расти в кислой среде и при низких температурах, свойственным верховым болотам. Однако хитинофаги оказались неспособными к деструкции целлюлозы, пектина и, как ни странно, хитина.

Из кислых сфагновых болот также постоянно выделяют метанотрофные бактерии, представители которых растут при рН 4,2–7,2 и температуре 10–30 °С. Описаны новые роды и виды ацидофильных метанотрофных бактерий — *Methylocapsa acidiphila* и *Methylocella palustris* (Dedysh et al., 2001, 2002), а также новый вид олиготрофных психротолерантных простекобактерий *Asticcacaulis benevestitus*, выделенных из торфяников тундры (Vasilyeva et al., 2006).

Таким образом, многие представители самых разных групп бактерий способны расти при низких температурах и кислой реакции среды, т.е. в тех условиях, которые характерны для верховых торфяников.

Однако, несмотря на большое разнообразие перечисленных выше ацидо- и психротолерантных бактерий, обитающих в этих биотопах, следует отметить узкий спектр бактерий гидролитического комплекса верховых торфяников. Если и обнаруживаются бактерии, способные разлагать пектин, крахмал и ксилан, то практически отсутствуют целлюлолитические прокариоты, характерные для низинных торфяников или лесных подстилок — это цитофаги, миксобактерии, целлюломонады. Лишь некоторые виды бацилл и клостридий, выделяемые из сфагновых торфов, способны к деструкции целлюлозы. Предстоит выяснить, какие экологические факторы ограничивают развитие многих представителей бактерий-целлюлозолитиков.

Для грибов, в отличие от прокариотных микроорганизмов, кислая реакция среды не является ограничивающим фактором. Они доминируют в микробной биомассе верховых торфяников, в которых значения pH составляют 3,5–5 (Головченко и др., 2008). Для развития дрожжевых грибов оптимум кислотности среды находится в пределах 4–5,5 (Бабьева, Чернов, 2004; Deak, 2006), поэтому верховой торф — потенциально благоприятная среда для обитания дрожжевых грибов.

7.4. Недостаток питательных элементов

Скорость разложения растительных остатков определяется во многом содержанием в них азота и других биогенных элементов. Связь зольного состава болотных растений со скоростью разложения их остатков наглядно прослеживается на примере анализа деструкции листьев березы, вахты трехлистной и сфагновых мхов (Бахнов, 1986). Было установлено, что разложение сфагновых мхов, содержащих значительно меньшее количество биогенных элементов по сравнению с листьями березы и вахты, протекает крайне медленно. Опыты по выявлению влияния удобрений на распад растительных остатков (Германова, 1978, 1982) позволили заключить, что процесс разложения лимитируется дефицитом элементов питания. За период проведения эксперимента (1,5 года) по изучению деструкции сфагнового мха он потерял в весе всего 20% первоначальной массы, в то время как с внесением извести и NPK убыль остатков мха составила 47%. При этом, внесение удобрений способствовало увеличению численности бактерий, ее группового состава, и активизировало микробиологические процессы разрушения мха. В работах других исследователей (Brake et al., 1999; Francez et al., 2000) было продемонстрировано, что дефицит таких элементов, как P и K, лимитирует микробиологическую активность.

Глобальное потепление климата предполагает увеличение количества азота в северных почвах благодаря усилению эмиссии одного из парниковых газов — закиси азота. В связи с этим предсказывается нежелательное ускорение деструкции торфа, содержащего огромные запасы углерода в биосфере. Для проверки этой гипотезы были проведены различные опыты по внесению разных доз азота в почвы. В модельных опытах по деструкции торфяных подстилок, собранных в девяти европейских странах, была установлена положительная корреляция между концентрацией азота и степенью разложения торфа. Было продемонстрировано, что устранение лимита по азоту стимулирует деятельность микроорганизмов и уменьшает соотношение C/N в торфяных подстилках (Bragazza et al., 2006). Увеличение

концентрации азота в сфагновой подстилке сопровождалось уменьшением концентрации полифенолов, что должно привести к усилению деструкции подстилки.

В результате внесения азота в субарктические торфяные почвы Северной Швеции (Aerts et al., 2006) было показано, что происходит иммобилизация азота благодаря химической и микробиологической деятельности. Однако добавление азота не привело к увеличению скорости азотного обмена, по крайней мере, в течение трех лет эксперимента. Наблюдение за распределением по торфяной залежи внесённых соединений азота дало возможность выявить закономерности их вертикальной миграции. Было установлено, что внесение азота в количестве 40 кг/га в течение трёх лет привело к значительному увеличению концентрации азота в поверхностном слое торфа (5–10 см), в то время как на глубине 20–40 см этого эффекта не наблюдали (Nordbakken et al., 2003). Этот факт свидетельствует о способности живого мха и его очёса аккумулировать азот и, тем самым, служить фильтром, не давая возможности проникнуть соединениям азота в более глубокие слои. Однако увеличение концентрации азота в живом сфагнуме может вызвать токсический эффект — сделать мох более подверженным воздействию патогенных грибов или росту эпифитных водорослей (Limpens et al., 2003). В качестве отрицательного влияния высоких концентраций азота указывалось так же на тот факт, что высокий уровень неорганического азота подавляет окисление лигнина базидиомицетами и не способствует увеличению деградации целлюлозы (Waldrop et al., 2004).

Необычные результаты, противоречащие полученным ранее, были установлены при изучении минерализации N и P в болотах Нидерландов. Было показано, что скорость минерализации этих элементов была выше в верховых болотах, а не в низинных (Verhoeven et al., 1990).

Анализируя разные факторы, лимитирующие скорость разложения растительных остатков в болотных экосистемах, Аэртс с соавторами (Aerts et al., 1999) высказывают точку зрения, согласно которой недостаток питательных элементов в сфагновых болотах не является определяющим. Большее значение имеют, по их мнению, наличие различных фенольных токсических соединений в сфагнуме и низкие значения pH.

Н.Н. Бамбалов, анализируя роль разных биологических факторов в разложении органического вещества в болотах, высказывает точку зрения, согласно которой существует слабая зависимость степени разложения торфа от условий минерального питания деструкторов торфа (Бамбалов, 2006). В качестве обоснования этого положения автор указывает на тот факт, что малоразложившийся сфагновый торф и высокоразложившийся сосновый или пушицевый торфа часто сосуществуют рядом. При этом водорастворимые элементы минерального питания для растений и микроорганизмов имеют возможность равномерно распределяться в толще торфяника из-за высокой обводненности. В качестве обоснования выдвинутого постулата, автор ссылается на исследования польских и немецких ученых, которые показали, что даже через 100 и 250 лет сельскохозяйственного использования осушенной торфяной почвы (с внесением удобрений) степень разложения мохового торфа оставалась низкой и не превышала 20%. Известкование кислой торфяной почвы, при котором значения pH изменились от 3,1 до 5,9, активизировало деятельность микроорганизмов. Это проявилось в увеличении темпов

минерализации и измельчении волокнистой части торфа, но не привело к увеличению степени его разложения (Бамбалов, 2006).

Рассуждая о доступности и лимите питательных элементов в верховых сфагновых болотах, представляется необходимым обратить внимание на труды сибирского специалиста в области биогеохимии болотного почвообразования — Владимира Константиновича Бахнова (1986, 2006). Основная идея этого автора заключается в том, что ведущим источником зольных элементов для растительности болот являются не атмосферные осадки, ни грунтовые воды, как это было принято ранее, а «предболотная почва», выполняющая роль почвообразующей породы по отношению к формирующемуся на ней органогенному профилю. Было установлено, что в органогенный профиль предболотной почвы вовлечено больше биогенных элементов. Передвижение этих элементов снизу вверх по мере нарастания торфяной залежи осуществляется биологическим путем — за счет постоянных спутников сфагновых мхов (кустарнички, морошка, пушица, вахта и др.). Эти растения поглощают элементы минерального питания за счет деятельных окончаний корневых систем, которые транспортируют их в надземную часть. «Однако активный рост органогенного субстрата в высоту на стадии мохового болота продолжается не бесконечно. В жизни болота наступает период, когда запас элементов питания, накопленный на ранней стадии развития, оказывается исчерпанным. Поступление их воздушным путем не способно удовлетворить в элементах питания даже сфагновые мхи. Прекращается торфонакопление. В угнетенный моховой покров внедряются неприхотливые к условиям существования печеночники, лишайники, водоросли, способствующие деградации моховой дернины. Усиливается обводненность поверхности болота. Все это свидетельствует о наступлении завершающей стадии саморазвития болота — дистрофной» (Бахнов, 2006).

Таким образом, пока существует связь с предболотной почвой, и растения и микроорганизмы верховых болот получают элементы минерального питания. В результате недостаток питательных элементов, называемый в качестве фактора, ограничивающего деструкцию верхового торфа, не является определяющим.

Подтверждением этому выводу являются результаты модельных опытов по деструкции сфагновых мхов, проведенные *in situ* (Hajek, 2009). Было установлено, что за первые пять месяцев произошло значительное разрушение сфагнома, определяемое по потере его веса. Однако в дальнейшем уменьшилась деструкция — за год она составила лишь половину от того показателя, что был зафиксирован в первые пять месяцев. Автор считает, что первоначальная потеря подстилки в весе связана с присутствием большой фракции легкодоступного для микроорганизмов органического вещества в живом сфагнуме. Кроме того, известно, что в зелёных субапикальных сегментах сфагнома содержатся азот и фосфор, причем в довольно высоких концентрациях. В дальнейших опытах по разложению целлюлозы, внесенной в сфагновую подстилку, было показано, что её разрушение происходит значительно быстрее, чем сфагнома. В результате автор делает вывод о том, что скорость деструкции органических веществ в моховой подстилке определяется не недостатком минеральных элементов, а исходным химическим составом. Известно, что целлюлоза более доступна для использования её микроорганизмами, чем стебли сфагнома, состоящие из труднодоступного сложного полисахарида сфагнана.

В модельных опытах по внесению целлюлозы в экстракт торфа с последующей инкубацией при 10 и 20 °С было продемонстрировано, что оптимальные условия для деструкции целлюлозы бактериями складываются при добавлении азота (в виде NH_4NO_3) и температуре 20 °С (Pankratov et al., 2011). При этом наблюдается активное размножение бактерий, близких к *Cytophaga hutchinsonii*, которые заселяют микрофибры целлюлозы. Кроме цитофаг авторы называют представителей Acidobacteriae в качестве бактерий, способных осуществлять гидролиз целлюлозы. Однако последние вытеснялись цитофагами при создании селективных условий в виде добавления азота, а представители филума Firmicutes вообще не были обнаружены. На основании полученных результатов авторы делают вывод, согласно которому цитофаги, являющиеся минорными компонентами в верховых торфяниках, могут переходить в доминирующие при увеличении прогнозируемых атмосферных отложений азота и ускорять разложение верхового торфа. Однако, учитывая, что не целлюлоза, а сфагнаны являются наиболее трудно разлагаемыми полисахаридами, которые с трудом поддаются деструкции даже грибами, вопрос о повышении скорости разложения торфов при увеличении концентрации азота в сфагнуме, остаётся открытым.

Одним из ведущих факторов, который может оказывать влияние на дрожжевое сообщество, являются олиготрофные условия, формирующиеся в верховых торфяниках, и специфический состав доступных для дрожжевых грибов органических соединений. Верховые болота характеризуются питанием водами бедными минеральными солями, в основном за счет поступления влаги из атмосферных осадков. Кроме того, произрастание сфагновых мхов на верховых болотах сопровождается значительным подкислением окружающей среды органическими кислотами (van Breemen, 1995). У сфагновых мхов наблюдается большое содержание разнообразных органических кислот: щавелевая, яблочная, янтарная, лимонная, дигидробензойная, хлорогеновая, скулетин (триоксикоричная), кофейная, ванильная, сириговая, скополетин, салициловая и др. (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Montenegro, 2009). При частичном разложении сфагновых мхов и другой болотной растительности в процессе торфообразования происходит и образование специфических фенольных соединений (сфагнолов). В толще торфяника формируется олиготрофная среда насыщенная рядом органических кислот и разнообразными фенольными соединениями, которые могут образовывать химически прочные комплексы со свободными микроэлементами и соединениями азота (Painter, 1998).

Подобный специфический состав источников углерода и олиготрофные по основным элементам питания (азот, фосфор, микроэлементы) условия при хорошей аэрации не являются факторами, ограничивающими развитие дрожжевых грибов. Многие виды дрожжей в качестве источников углерода могут использовать разнообразные органические кислоты, в том числе и ароматические (Kurtzman, Fell, 1998; Sampaio, 1999).

В ходе работ по изучению дрожжевого населения толщи сфагновой дернины на одном из верховых болот в средней полосе России было выделено более 35 видов дрожжевых грибов (Качалкин, 2010). Проведенный эксперимент (*in vitro*) по изучению роста доминирующих видов на водной вытяжке из сфагнума по сравнению с питательной средой показал, что виды доминанты характеризуются

такой же скоростью роста на вытяжке как и на питательной среде в первые 20 часов культивирования (*Cr. magnus*, *Cr. victoriae*, *Cr. wieringae*, *Cryptococcus* sp., *Pezizomycotina* sp.). Кроме того, среди дрожжевого сообщества сфагновых мхов широко распространены олиготрофные виды, способные к росту на вытяжке из сфагнума, неотличимому от роста на питательной среде (*Rh. mucilaginosa*) или способные к росту в течение 100 ч на простой воде после пересева с питательной среды (*A. pullulans*, *C. aurita*). Таким образом, подобный эксперимент подтверждает, что виды, часто выделяемые со сфагновых мхов, не являются случайными или просто «лежат» в неактивном состоянии, а способны к росту в толще моховой дернины (Качалкин, 2010). Стоит также отметить, что виды-доминанты, выделяемые со сфагновых мхов (Качалкин, 2010) и из торфяной толщи (Полякова, 2002), являются одними и теми же (*Rhodotorula mucilaginosa* и *Cryptococcus magnus*). Однако, как было указано выше, общие доминирующие виды являются строгими аэробами, не способными к развитию в анаэробных слоях торфяной почвы. Для развития же в анаэробных условиях бродящих видов дрожжевых грибов необходимо наличие высоких концентраций моно- или олигосахаров.

Таким образом, олиготрофные условия и специфический состав источников углерода не являются факторами, ограничивающими развитие дрожжевых грибов в аэробных условиях, но в анаэробной болотной толще такие условия для жизни дрожжей за счет процесса брожения являются недостаточными.

Однако существует несколько видов дрожжевых грибов, все известные выделения которых производились только или чаще всего из торфяной толщи, это виды: *Schizoblastosporion starkeyi-henricii*, *Candida paludigena*, *Candida aurita*. К сожалению, все адаптивные свойства перечисленных стенобионтных видов еще мало изучены. Вид *Schizoblastosporion starkeyi-henricii* был выделен из гидроморфных почв США. Так как еще несколько штаммов этого вида были выделены из торфянистых горизонтов почв Норвегии и Дании, то его стали считать видом, индикаторным именно для гидроморфных почв с торфянистыми горизонтами (Garro-Sousa, 1969). Дальнейшее изучение особенностей распространения этого вида (Бабьева, Благодатская, 1972) подтвердило его экологическую связь именно с гидроморфными почвами, главным образом болотного ряда, хотя было отмечено также несколько его выделений с поверхности растений. *Candida paludigena* — все известные выделения к настоящему времени происходят только из торфяной толщи верховых болот (Голубев, 1995; Качалкин и др., 2005). *Candida aurita* — олиготрофный вид, все известные выделения которого к настоящему времени происходят только из торфяной тощи верховых болот и с болотных растений. Однако, вероятнее всего, данный вид ассоциирован именно с ризопланой болотных сосудистых растений (Качалкин, 2010а).

7.5. Химическая и механическая устойчивость сфагнума

В числе факторов, перечисляемых обычно в качестве причин, объясняющих медленную деструкцию сфагнового мха, называют: недостаток кислорода, кислую реакцию среды, низкие температуры, токсичность фенольных соединений. До последнего времени почти не обсуждался в качестве лимитирующего фактора, особый состав полисахаридов сфагнума (сфагнанов), которые могут играть важную роль в устойчивости сфагнового мха к деструкции. Как выясняется из совре-

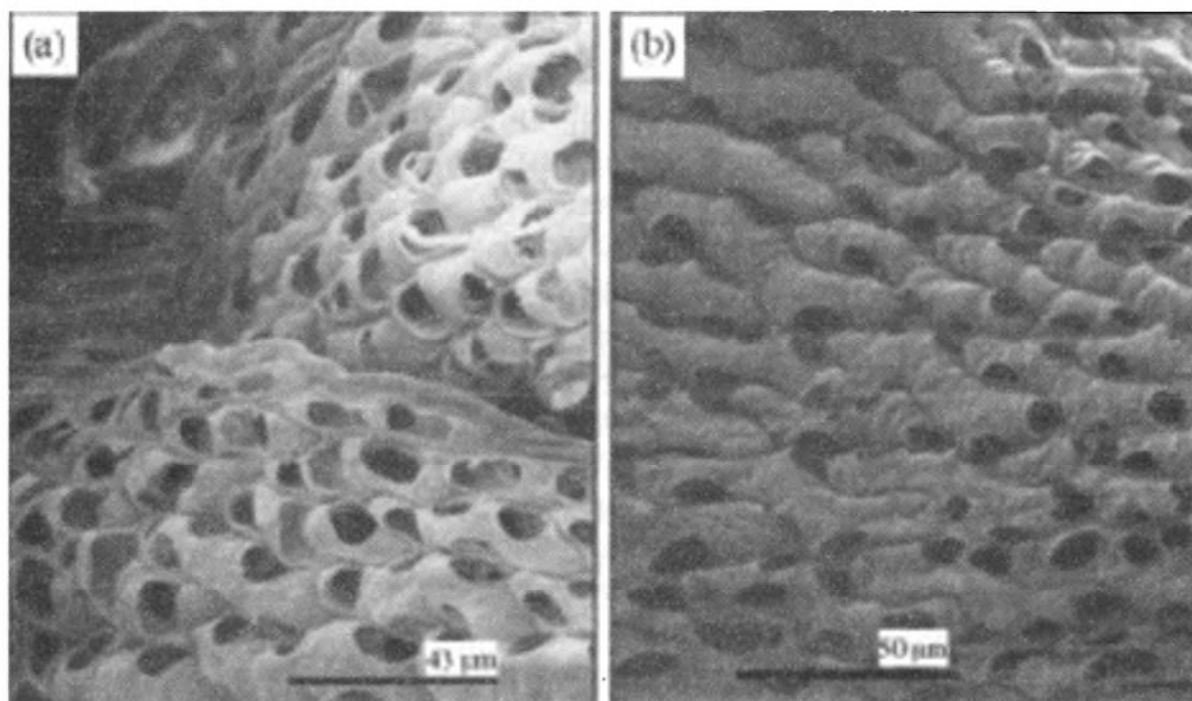


Рис. 20. Гиалиновые клетки мха *Sphagnum fuscum*.

Условные обозначения: а — исходное состояние; б — через 3 года.

менных работ микробиологов (Turetsky et al., 2008; Stalheim et al., 2009; Hajek et al., 2011), этот фактор заслуживает особого изучения и обсуждения. Уже более 20 лет тому назад (Coley et al., 1985) было установлено, что мхи, растущие в биотопах с дефицитом питательных элементов, формируют очень прочные («скелетные») ткани, состоящие из особых структурных углеводов, обеспечивающих замедленный круговорот веществ внутри растения и тормозящих деструкцию подстилки. Таким способом мхи, растущие на кочках, обеспечивают сохранение пористости особого размера, что позволяет им удерживать воду (Johnson et al., 1990). Было показано, что виды сфагновых мхов, растущих на кочках, остаются ненарушенными до глубины 25 см, в то время как виды мхов из понижений (hollows) содержат полностью фрагментированные стебли и листья уже на глубине 7–10 см (Johnson et al., 1990). Наглядные рисунки пористых тканей мхов *Sphagnum fuscum* под электронным микроскопом, не изменившие свой облик через три года исследования (рис. 20) приведены в статье авторов, изучавших деструкцию разных видов мхов в бореальных торфяниках (Turetsky et al., 2008).

Было показано, что клетки другого вида сфагнума — *Sphagnum riparium* — растущего, в отличие от *S. fuscum*, в понижениях, теряют свою пористость значительно раньше — уже через год. Авторы считают, что основной фактор, объясняющий разную устойчивость вышеназванных и других 8 видов мхов к разрушению, это соотношение легко- и трудно разлагаемых углеводов в их клеточных стенках. Мох *S. fuscum* имеет наибольшее относительное количество сложных углеводов (пентозаны), а мох *S. riparium* — легко метаболизируемых моносахаридов (фруктоза). При этом мхи, обитающие на кочках (*S. fuscum* и *S. magellanicum*), растут значительно медленнее (0,4 см/год), чем виды мхов (*S. riparium*, *S. jense-nii*), заселяющие пониженные участки в болотах (5,6 см/год). Замедленный рост благоприятствует поддержанию высокого уровня структурных углеводов, что и обеспечивает устойчивость к деструкции у видов сфагнума, растущих на кочках.

Биомасса мхов из понижений не только быстрее нарастала, но и деградировала значительно быстрее, что было продемонстрировано в опытах *in situ*. Что касается других видов мхов, то у них наблюдается положительная корреляция между структурными и метаболическими углеводами, их скорость роста и деструкция значительно выше, чем у сфагновых мхов.

Прочные структурные углеводы клеточных стенок сфагнума, представляющие собой пектиноподобные полимеры, были названы сфагнанами (Painter, Sorensen, 1978). В живых мхах сфагнан нерастворим, так как он ковалентно (гликозидные связи) соединён с целлюлозой и гемицеллюлозой. Чтобы определить химический состав полисахаридов сфагнума, был использован мягкий кислотный гидролиз, позволяющий извлечь полисахариды из листьев сфагнума (Balance et al., 2007). Было установлено, что большинство полисахаридов представляют собой рамногалактуронаны, соединённые с ксилозоглюкоманнанами и целлюлозой. Они представляют собой сильно разветвленные полисахариды, имеющие высокий молекулярный вес.

Специальное исследование, посвященное анализу устойчивости сфагновых мхов к деструкции, было проведено учёными (Hajek et al., 2011), которые на основании многочисленных биохимических экспериментов доказали высокую значимость химического состава полисахаридов (сфагнанов) в ингибировании минерализации сфагнума. Для этого использовались различные химические методы гидролиза, выделения и отделения сфагнанов от фенольных веществ с последующим добавлением выделенных веществ в сфагновую дернину и наблюдением за её деструкцией. В результате было доказано, что именно полисахариды, а не фенолы, имеют первостепенное значение в создании устойчивости сфагновых мхов к разложению. Сфагнаны, которые были выделены из клеток в результате кислотного гидролиза, были стабильны, они не использовались в качестве источника углерода микроорганизмами, в отличие от полигалактуроновых кислот. Растворимые сфагнаны — вещества, состоящие из сильно разветвленных макромолекул, что затрудняет легкий доступ к ним гидролитических энзимов. Такая структура сфагнана сложнее, чем неразветвленные пектиновые цепочки, которые легко подвергаются гидролизу. Сфагнан содержит галактуроновую кислоту (38 мол%), рамнозу (22 мол%), глюкозу (15 мол%), галактозу (10 мол%) и ксилозу (9 мол%). Манноза и глюкуроновая кислота содержатся в качестве минорных компонентов (Balance et al., 2007). Ранее сообщалось также о нахождении в сфагнанах 5-кето-D-маннурановой кислоты (Painter, 1983; Balance, 2004). Впоследствии присутствие этой кислоты было опровергнуто (Balance, 2007, 2008).

Существует точка зрения, согласно которой именно карбонильные группы являются теми прочными центрами («якорями»), где образуются поперечные цепочки, происходит присоединение других молекул к полимерной основе, в том числе и аминов (Kristiansen, 2009). Считается, что моносахариды, содержащие карбонильные группы, часто представляют собой горячие точки (“hot spots”) в плане создания препятствий для деградации вдоль полимерной цепочки. В результате разработки новых методов определения карбониллов в полисахаридах (Kristiansen et al., 2009) было установлено, что в сфагнанах содержится 52% карбонильных групп. Предполагается, что все карбонильные группы представлены в сфагнанах альдегидами.

Благодаря особой химической структуре, сфагнан может подавлять активность гидролитического сообщества и за счёт электростатической иммобилизации внеклеточных энзимов (Balance et al., 2008). В опытах по изучению взаимодействия сфагнана с желатином было показано, что при низких значениях pH (2–4,8) происходит коллоидизация сфагново-желатинового комплекса. При увеличении pH наблюдали ускорение деструкции сфагнома (Hajek et al., 2011). Что касается фенольных соединений (сфагнолов), то, по мнению авторов, их роль более значима в болотных системах, где доминируют подстилки, в которых нет сфагновых мхов и больше концентрация лигниноподобных полимеров.

Детальный анализ изменений в соотношении между полисахаридными и полифенольными фракциями при механической и химической обработке сфагнома был проведён химиками-торфоведками из Томска (Иванов и др., 2004; Ivanov et al., 2008). Было показано, что содержание водорастворимой полисахаридной фракции возрастает от 18 до 39% в результате простой механической обработки сфагнома и увеличивается до 41–50% при дальнейшей обработке со щелочью (NaOH) и комплексом гидролитических ферментов (целловиридин). При этом концентрация водорастворимой фракции полифенолов уменьшалась от 82 до 61% после механической обработки, последующие биохимические воздействия ещё больше уменьшали относительное содержание этой фракции. С помощью метода ^{13}C NMR-метода было продемонстрировано изменение в соотношении химических группировок во фракции структурных полисахаридов сфагнома и сфагнового торфа. После механической обработки сфагнома увеличилось почти в два раза содержание карбоксильных групп, в то время как количество ароматических и гидроксидароматических группировок уменьшилось. Однако в сфагновом торфе соотношение этих групп, наоборот, возросло. Увеличение количества карбоксильных групп после химико-механической обработки сфагнома свидетельствует об увеличении вязкости раствора, т.е. образовании геля.

Растворимые полисахариды из сфагнового мха и сфагнового торфа связаны с фенольными структурными фрагментами. Их концентрация составляет 0,18–0,8 фенольных единиц на фрагмент гексозы в полисахаридах. Было показано, что антиоксидантная активность сфагномов зависит от содержания гидроксилированных фенолов. Сфагновые мхи проявляют большую антиоксидантную активность по сравнению со сфагновым торфом. При механико-химической обработке сфагнома антиоксидантная активность уменьшается, при аналогичной обработке торфа — наоборот, увеличивается (Ivanov et al., 2008). Таким образом, механическое разрушение сфагнового мха приводит к разрушению прочных гликозидных связей в полисахаридах, которые характерны для ненарушенного мха и снижает его антиоксидантные свойства. Тем самым, сфагнум становится более доступным для его деструкции микроорганизмами гидролитического блока.

Итак, на основании данных разных исследователей, которые приведены выше, становится понятной та необычная устойчивость к деструкции сфагнонов, которые составляют основу клеточных стенок сфагновых мхов. Сфагнаны представляют собой сильно разветвленные сложные полисахариды — рамногалактуронаны, соединенные гликозидными связями с ксилозоглюкоманнанами и целлюлозой. При этом количество карбонильных групп, создающих препятствия для деградации полимера, составляет 52%. Кроме того, полисахариды сфагнома

Табл. 18

Характеристика мезофауны верховых и низинных торфяников (по: Рахлеева, Седова, 2002)

Торфяники	Низинные	Верховые
Численность экз./ м ²	700	224
Биомасса (г/м ²) (0–10 см)	15	0,6
Количество групп	24	7
Доминанты	дождевые черви диплоподы мокрицы моллюски пауки	пауки стафилиниды жужелицы
Трофическая структура	>сапрофаги	>хищники

связаны с фенольными структурными фрагментами, их концентрация составляет 0,18–8 фенольных единиц на фрагмент гексозы. Наличие гидроксированных фенолов определяет и антиоксидантную активность сфагнома. Благодаря особой химической структуре, сфагнаны могут подавлять активность микробного гидролитического сообщества и за счёт электростатической иммобилизации внеклеточных энзимов.

Хотелось бы обратить так же внимание и на механическую устойчивость стеблей сфагнома. Те виды мхов, которые растут на кочках, остаются практически полностью интактными на глубине 25 см. «Скелетные ткани» сфагнома, которые удерживают поры и сохраняют тем самым воду в них, не разрушаются микроорганизмами не только в связи с особым химическим составом. Их сохранению благоприятствует низкая численность и разнообразие почвенных животных в верховых торфяниках (табл. 18), которые должны измельчать растительные ткани (Козловская, 1976; Рахлеева, Седова, 2002). Таким образом, сфагновые мхи обладают химическим и механохимическим иммунитетом, что позволяет им сохраняться в залежах тысячелетиями. Опыты по механической и химической обработке сфагновых мхов, приводящие к разрушению сфагнанов, доказывают этот факт.

7.6. Антимикробная активность сфагнома

7.6.1. Сфагнаны

Сфагнаны, являющиеся основными компонентами клеточных стенок сфагнома, которые с трудом поддаются деструкции микроорганизмами, могут и активно влиять на этот процесс — путём ингибирования бактериальных сообществ за счёт снижения pH (Stalheim et al., 2009). Было показано, что сфагнаны представляют собой высокомолекулярную кислоту, которая подавляет рост бактерий, чувствительных к кислоте. Большое количество уоновых кислот в тканях сфагнома (10–30% от сухого веса) в сочетании с их низкой буферной способностью обеспечивает поддержание кислой среды. Известно множество ацидотолерантных видов бактерий, которые обитают в сфагновых болотах. Описаны новые роды и виды ацидофильных метилотрофных бактерий, планктомицетов, сфингобактерий, которые характерны для верховых болот (Dedysh et al., 2001, 2002; Kulichevskaya et al., 2007; Pankratov et al., 2007). С другой стороны, бактерии, выделенные из

других биотопов — обитатели пищевых продуктов, вызывающие их порчу — не были способны к росту при добавлении сфагнана в среду в количестве 3 мг/мл. Ингибирующий эффект был связан с низкой забуференностью среды, которая соответствовала рН 4,3. Было проверено большое количество разных представителей грамположительных и грамотрицательных бактерий, включающих бациллы, стафилококки, энтеробактерии. Все эти бактерии при росте на хорошо забуференных средах с рН 6,5–6,8 не реагировали на внесение сфагнана. Таким образом, ингибирующий эффект сфагнана проявляется только по отношению к бактериям, не способным расти в кислой среде. Микробицидное действие сфагнана не является специфичным. Добавление в питательную среду рамногалактуронанов, соляной и уксусной кислот оказывает такой же ингибирующий эффект, как и добавление сфагнана (Stalheim et al., 2009).

Исходя из многочисленных данных, как наших, так и зарубежных авторов, в сфагновых болотах обитают представители самых разнообразных таксонов бактерий (табл. 19). Все они способны к росту в широком интервале значений рН, кроме того, многие бактерии находят микролокусы с менее кислой средой. В результате на те бактерии, которые обитают в олиготрофных торфяниках, не должны оказывать ингибирующее влияние те сфагнаны и уроновые кислоты, которые доминируют в этих торфах. Бактерицидное действие проявляется по отношению к тем бактериям, которые занимают другие экониши. Наглядным примером может служить давнишнее использование сфагнума в медицине для подавления роста патогенных бактерий, которые, как правило, не способны к росту при низких значениях рН.

Известно также, что полисахариды из сфагнума проявляют антигрибную активность по отношению к поверхностным дерматофитам, и она оказалась выше, чем у нитрофурина. В то же время полифенольные фракции показали низкую активность (Юдина и др., 1999).

7.6.2. Сфагнолы

Одной из причин медленного разложения верхового торфа называют токсичность фенольных соединений, накапливающихся в больших количествах в сфагновом торфе. Об антимикробных свойствах сфагнума свидетельствует сохранение в сфагновых болотах тел людей и животных, остатков пищи, которые не подверглись разложению микроорганизмами, хотя пролежали там более 2 тысяч лет. Таких археологических находок, называемых “peat-bog bodies”, обнаружено много: 10 — в Норвегии, 45 — в Финляндии, 55 — в Швеции, 57 — в Англии, 60 — в Ирландии, 418 — в Дании, 602 — в Германии (Painter, 1991). Существуют также сказания о викингах, которые, совершая морские походы, брали с собой именно болотную воду, как наиболее стерильную. Недаром сфагнум использовался и в медицине в качестве антисептического средства при лечении ран, начиная с 1880 г. Большие количества сфагнума были заготовлены во время первой мировой войны и использовались вместо хлопка и лигнина для приготовления биндажей раненым, так как сфагнум обладает максимальной абсорбционной способностью. Все сведения об истории использования сфагновых мхов в медицине собраны в обзоре белорусских микробиологов (Podterob, Zubets, 2002). В 1899 г. чешский исследователь Чапек выделил из листьев сфагнума специфическое фенолоподобное

Табл. 19

Филогенетическая принадлежность бактерий сфагновых болот по данным метода посева на питательные среды

Название рода	Количество родов	Доля от общего числа родов (%)
<p><u>Proteobacteria:</u></p> <p>Alpha: <i>Asticcacaulis</i>, <i>Brevundimonas</i>, <i>Caulobacter</i>, <i>Hyphomicrobium</i>, <i>Methylocapsa</i>, <i>Methylocella</i>, <i>Methylocystis</i>, <i>Prosthecomicrobium</i>, <i>Rhodomicrobium</i>, <i>Sphingomonas</i>;</p> <p>Beta: <i>Achromobacter</i>, <i>Alcaligenes</i>, <i>Aquaspirillum</i>, <i>Burkholderia</i>, <i>Chromobacterium</i>, <i>Rhodoblastus</i>, <i>Rubrivivax</i>;</p> <p>Gamma: <i>Acinetobacter</i>, <i>Aeromonas</i>, <i>Enterobacter</i>, <i>Erwinia</i>, <i>Klebsiella</i>, <i>Proteus</i>, <i>Pseudomonas</i>, <i>Rahnella</i>, <i>Serratia</i>, <i>Vibrio</i>;</p> <p>Delta: <i>Myxococcus</i>, <i>Corallocooccus</i>, <i>Polyagnum</i></p>	30	59
<p><u>Actinobacteria:</u></p> <p><i>Micrococcus</i>, <i>Rhodococcus</i>, <i>Micromonospora</i>, <i>Arthrobacter</i>, <i>Streptomyces</i>, <i>Nocardia</i>, <i>Mycobacterium</i>, <i>Rhodococcus</i></p>	8	15
<p><u>Bacteroidetes:</u></p> <p><i>Cytophaga</i>, <i>Sporocytophaga</i>, <i>Flavobacterium</i>, <i>Pedobacter</i>, <i>Chryseobacterium</i>, <i>Mucilaginibacter</i>, <i>Chitinophaga</i></p>	7	14
<p><u>Acidobacteria:</u></p> <p><i>Terriglobus</i></p>	1	2
<p><u>Planctomycetes:</u></p> <p><i>Schlesneria</i>, <i>Singulisphaera</i></p>	2	4
<p><u>Firmicutes:</u></p> <p><i>Bacillus</i>, <i>Paenibacillus</i>, <i>Clostridium</i></p>	3	6
Итого:	51	100

антисептическое вещество, названное впоследствии сфагнолом. Сфагнол хорошо растворим в воде, спиртовых и щелочных растворах. Сфагнол — это смесь ароматических кислот, среди которых доминирует сфагновая кислота. В настоящее время установлена формула сфагновой кислоты — это гидроксикарбоксиметил-коричная кислота — $C_{11}H_{10}O_5$. Она обнаружена у 30 видов сфагнума. Изучен её метаболизм в клеточных стенках бриофитов (Rudolph, Samland, 1985). Было показано, что все производные коричной кислоты находятся в сфагнуме в растворимой форме. Культивирование видов сфагнума в биореакторе при соблюдении стерильности привело к дальнейшему увеличению растворимой доли всех анализируемых фенолов и уменьшению части фенолов, связанных с клеточными стенками сфагнума. Кроме сфагновой кислоты были выделены этиловый эфир коричной кислоты, р-гидроксибензойная кислота, р-кумаровая кислота (Rasmussen et al., 1995). В другой работе (Opelt et al., 2007) в качестве характерных метаболитов

сфагновых мхов называют галловую кислоту, хлорогенную, сфагновую (коричную), катехин, рутин-гликозиды и флавоноиды.

Биологическая активность водно-этанольных экстрактов сфагнома проверялась как на бактериях, так и на грибах. Сфагновые экстракты проявили бактерицидные свойства по отношению к стафилококкам, стрептококкам, дифтероидам. Впоследствии была обнаружена антигрибная активность водных экстрактов у 14 видов сфагнома. При этом было установлено, что наибольшей антифунгальной активностью обладает вид *S. fuscum* (Бабешина, 2002). Ингибирующий эффект был максимальным, когда использовали водные экстракты, полученные при температуре 100 °С. В результате изучения антибактериального действия этих экстрактов по отношению к *Staphylococcus aureus* и другим бактериям, вызывающим интоксикацию продуктов, было показано, что минимальная ингибирующая концентрация четырех типов экстрактов составляет более 2,5 мг/мл, а сфагновой (коричной) кислоты — более 5 мг/мл. Эти концентрации значительно выше тех, которые обнаружены в листьях сфагнома (Mellegard et al., 2009). Авторы делают вывод, что фенолы из сфагнома в их естественных концентрациях не оказывают ингибирующего влияния на бактерии. С другой стороны, возможно практическое применение сфагновых экстрактов в высоких концентрациях в качестве веществ, ингибирующих патогенные бактерии.

Антибактериальной активностью обладали и флавоноиды, изолированные из мхов. Они оказывали бактерицидное действие на культуры *Enterobacter cloacae*, *E. aerogenes* и *Pseudomonas aeruginosa*. Минимальная бактериостатическая концентрация составила 4 мкг/мл. Антибактериальный спектр определялся грамотрицательными бактериями, вызывающими оппортунистические инфекции (Mellegard et al., 2009). Недаром бриофиты лишены паразитических микроорганизмов. Фунгицидная активность водно-этанольных вытяжек из сфагнома была выявлена белорусским исследователем по отношению к плесневым грибам, обитающим на поверхности зерна (Khrpovich, 2009). Ингибирующее воздействие на дрожжевые грибы оказала ванильная кислота, выделенная из сфагнома. Подавлялся рост следующих видов дрожжевых грибов — *Saccharomyces cerevisiae*, *Zygosaccharomyces bailii*, *Z. rouxii* (Kaellman, 1994).

Таким образом, анализ разных фракций экстрактов из сфагнома позволил выявить, что наибольшим бактерицидным и фунгицидным эффектом обладают фенольные соединения, представленные различными ароматическими кислотами, спиртами, флавоноидами. Естественно, что все эти исследования связаны с поиском практического использования сфагнома и его экстрактов в медицине и пищевой промышленности.

Однако не менее важным представляется вопрос об экологической значимости антимикробных свойств сфагнома в плане решения глобального вопроса — почему так медленно разлагается сфагновый мох, и как повлияет изменение климата на этот процесс. В связи с этим следует переключиться на изучение совсем другого спектра микроорганизмов, по сравнению с тем, который был выбран в медицинских исследованиях. Необходимо выявить и сравнить чувствительность и устойчивость к воздействию сфагновых экстрактов микроорганизмов, с одной стороны — типичных для сфагновых болот, с другой стороны — выделенных из других природных биотопов и практически не выделяющихся из сфагнового торфа.

Для проверки влияния сфагнома на рост бактерий была создана коллекция бактерий, выделенных из высокозольного торфяника (под черноольшаником крупнотравно-крупнопоротниковым) и верхового торфяника (под сосняком андромедово-пушицево-сфагновым) (Тверская обл.).

Для определения возможного ингибирующего воздействия веществ, содержащихся во мхе, были использованы следующие методики:

— 4 г сфагнового мха измельчались, заливались 40 мл горячей воды и выдерживались 2 суток при комнатной температуре. Чистые бактериальные культуры высевались газоном на среду (глюкозо-пептонно-дрожжевая) в двойной повторности. Затем на половину чашек раскладывались кучки, приготовленные из измельченных образцов мха диаметром около 1 см, на вторую половину раскладывались кружки фильтровальной бумаги диаметром 1 см, предварительно залитые полученной водной вытяжкой. На третьи сутки снимали показания. Наличие вокруг комочков и кружочков зоны отсутствия роста определялось как эффект ингибирования.

— 3 г мха измельчались, заливались 10 мл 75% этилового спирта и выдерживались 1 сутки. Чистые бактериальные культуры высевались газоном на среду (глюкозо-пептонно-дрожжевая). Кружки фильтровальной бумаги диаметром 1 см заливались полученными спиртовыми вытяжками, высушивались и раскладывались на чашки. Наличие вокруг кружочков зоны отсутствия роста определялось как эффект ингибирования.

Для определения суммарных фенольных соединений в сфагновом мхе 100 мг образца растирались с добавлением 75%-ного этилового спирта. Далее определение проводили по методике Запрометова (1974).

В водно-спиртовых вытяжках сфагнома было проведено количественное определение фенольных соединений. Оказалось, что в 1 мл содержится 16 мг фенольных соединений, в очесе сфагнома — 15 мг. Анализ вытяжек сфагнома в смеси метанола с хлороформом на спектрофотометре показал, что в них содержатся в большом количестве фенолкарбоновые кислоты и флаванолы.

В результате изучения воздействия водно-спиртовых экстрактов сфагнома на рост бактерий 18 таксонов (35 штаммов) выявлены спектры бактерий чувствительных и устойчивых к сфагнолам. Зоны отсутствия роста бактерий многих родов были обнаружены вокруг бумажных фильтров, пропитанных спиртовыми и водными вытяжками мха. В большинстве случаев зоны ингибирования роста были небольшие — несколько миллиметров.

Чувствительными к воздействию сфагнолов оказались, прежде всего, те бактерии, которые не выделялись из олиготрофных верховых почв, как нами, так и другими исследователями. Это — *Arthrobacter*, *Flavobacterium*, факультативно-анаэробные бактерии родов *Vibrio*, *Enterobacter*, *Klebsiella*. Все эти бактерии были обнаружены и, большей частью в доминантах, в бактериальных сообществах низинных торфяников, в которых отсутствует мох, и где создаются благоприятные условия для роста бактерий — нейтральная реакция среды, наличие различных физиологически активных веществ, выделяемых листьями древесных пород (ольха) и травами. С другой стороны, устойчивыми к действию сфагнолов оказались бактерии, доминирующие в олиготрофных почвах верховых болот, состоящих в основном из остатков сфагнового мха с низкой степенью разложения. Это —

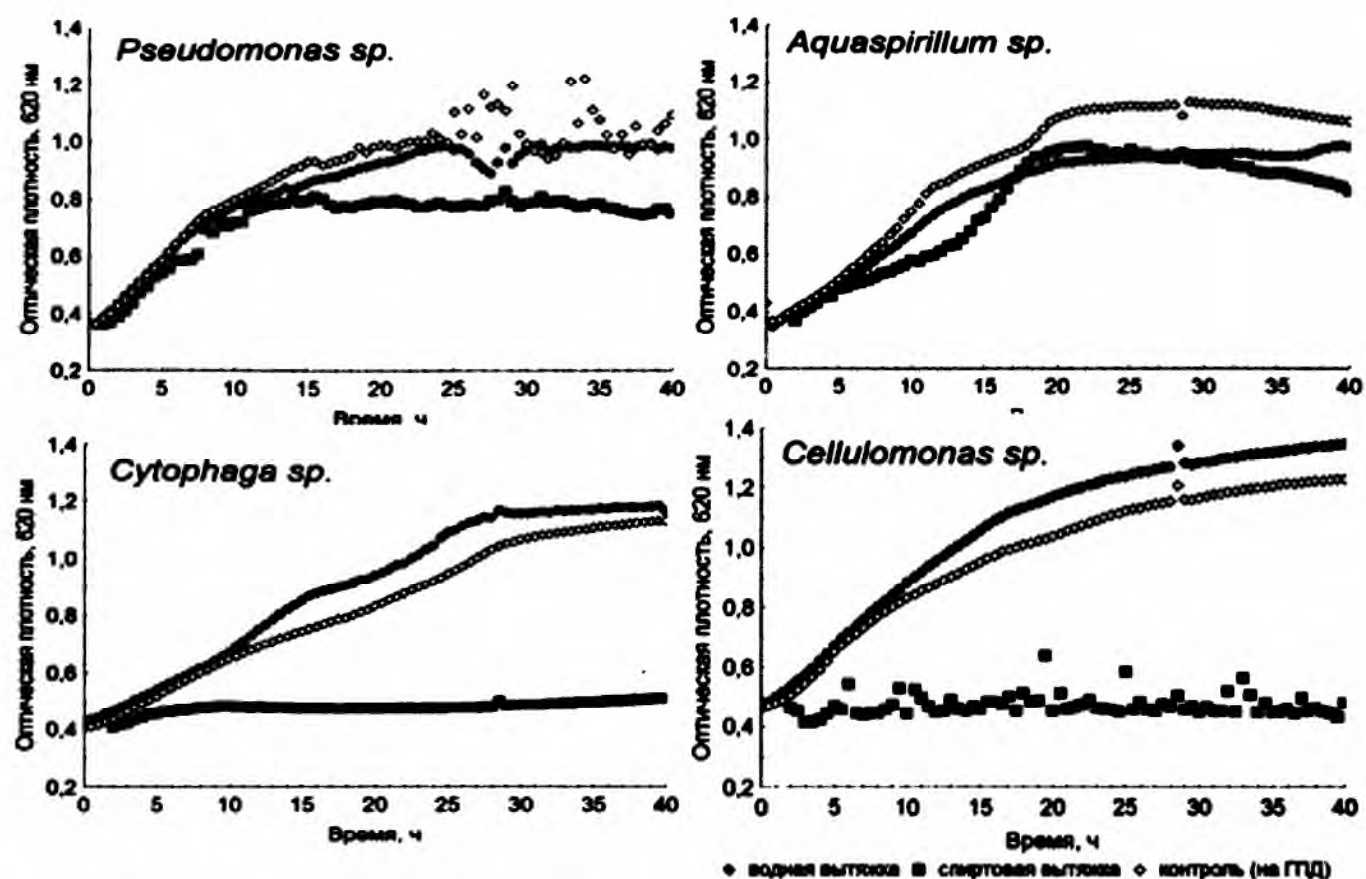


Рис. 21. Влияние сфагновых экстрактов (концентрация 1 : 2) на рост бактерий.

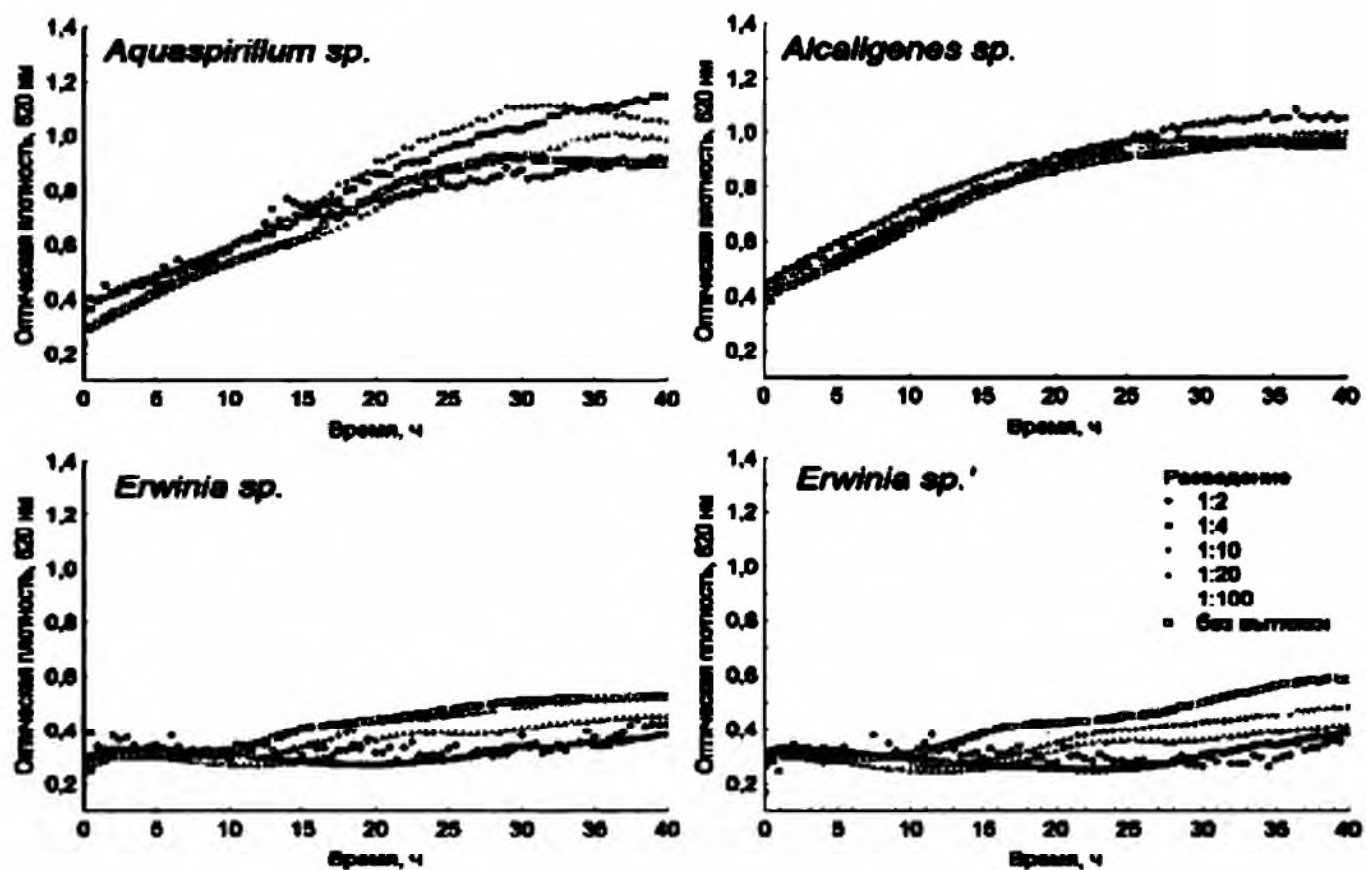


Рис. 22. Влияние разных концентраций сфагновых экстрактов на рост бактерий.

бактерии родов *Aquaspirillum*, *Rhodococcus*, *Caulobacter*, *Methylobacterium*. Ранее при изучении воздействия хвойных экстрактов на рост бактерий было показано, что бактерицидный эффект хвои ели обуславливают другие типы фенольных веществ — проантоцианидины (Добровольская и др., 2004). Однако чувствительными к воздействию этих веществ оказались те же бактерии, на которых проявилось бактерицидное действие экстрактов сфагнома. Это бактерии родов *Arthrobacter* и представители семейства *Enterobacteriaceae* и *Vibrionaceae*. В спектр наиболее устойчивых форм бактерий вошли те же бактерии, которые проявили устойчивость и к действию сфагнолов — *Rhodococcus*, *Aquaspirillum*, *Mycococcales*. Учитывая, что как в хвойных экстрактах, так и вытяжках сфагнома содержатся в больших количествах фенольные соединения, и что спектры бактерий, чувствительных к воздействию этих веществ очень близки, можно предположить что бактерицидный эффект обусловлен воздействием фенольных соединений. Требуются дальнейшие исследования по изучению химического состава веществ, определяющих бактерицидность сфагнома. Однако уже сейчас можно предположить, что, как и в хвойных лесах, в верховых олиготрофных почвах таксономический состав бактерий определяется во многом фенольными веществами, оказывающими селективное бактерицидное воздействие. Отсюда следует, что те различия в таксономическом составе бактериальных комплексов, которые мы наблюдали при сравнении низинных и верховых торфяных почв, во многом обусловлены бактерицидным эффектом сфагновых мхов (Добровольская и др., 2005).

Для проверки действия сфагновых экстрактов на рост бактерий нами был использован и кинетический метод определения роста бактерий. Динамика роста бактерий на сфагновых экстрактах анализировалась по оптической плотности суспензий, измеренной на планшетном фотометре Tecan Sunrise. Для этого были приготовлены водные и спиртовые вытяжки из сфагновых мхов (50 г влажного мха : 100 мл жидкости).

Результаты выявили следующую тенденцию: бактерии, доминирующие в верховых торфяниках (например, *Pseudomonas* и *Aquaspirillum*) не подвергались ингибирующему действию сфагновых веществ (рис. 21). В то же время, бактерии, выделенные из других биотопов и не характерные для верховых торфяников (например, *Cytophaga*, *Cellulomonas*), испытывали негативное влияние. Спиртовая вытяжка значительно замедляла или полностью ингибировала их рост (рис. 21).

Характер роста бактерий, доминирующих в торфяных почвах (*Aquaspirillum*, *Alcaligenes*), не изменялся под действием вытяжек разных концентраций (рис. 22). При этом даже сильно разбавленные вытяжки оказывали негативное влияние на рост бактерий, не характерных для торфяных почв (*Erwinia* spp.). Следует отметить, что и цитофаги, и целлюломонады относятся к гидролитическим бактериям. Таким образом, возможно, что одной из причин низкого разнообразия бактерий гидролитического комплекса в верховых торфяниках, может быть токсичность сфагнолов по отношению к этим бактериям.

Поскольку в верховых торфяниках очень редко обнаруживаются такие бактерии гидролитического блока как: цитофаги, миксобактерии, актинобактерии, то возникает вопрос: «Может быть, их нет в сфагнуме потому, что они чувствительны к воздействию сфагнолов?» Для ответа на этот вопрос требуются дополнительные исследования.

8. Заключение

8.1. Почему медленно разлагается верховой торф?

Чтобы выяснить причины накопления огромных запасов верхового торфа и замедленных процессов его деструкции, мы проанализировали численность разных групп микроорганизмов, структуру микробных сообществ олиготрофных торфяников и провели их сравнение с эвтрофными торфяниками, где происходит быстрая минерализация органического вещества. Было установлено, что в верховых торфяниках преобладает грибная биомасса (59–99%), в низинных — бактериальная (55–86%). В целом запасы грибной биомассы в олиготрофных болотах варьируют в зависимости от сезона и мощности торфяных залежей от 2 до 13 т/га. Длина грибного мицелия в верховых торфяниках измерялась километрами и была в 10–100 раз выше, чем в низинных и составляла 1,5–8 км/г.

Таким образом, в верховых торфяниках содержится огромная грибная биомасса, превышающая почти в 10 раз таковую в низинниках. В её структуре доминирует активный компонент — мицелий. Однако его жизнеспособность, как и прорастание спор грибов, падает с глубиной. Несмотря на то, что именно грибы являются наиболее активными деструкторами растительных остатков, в составе грибных комплексов верховых торфяников содержится мало грибов, способных разлагать такие сложные полисахариды, как сфагнаны, а также полифенолы. В результате наблюдается очень медленная минерализация торфа.

Грибы, обнаруживаемые в глубоких слоях торфяников, «законсервированы», и, находясь в состоянии анабиоза, поддерживают высокие запасы живого углерода в болотных экосистемах. Способность к прорастанию спор и дрожжеподобных клеток была отмечена по всему профилю торфяника. Процент их прорастания варьировал в метровой толще от 46 до 87, в остальной части профиля — от 6 до 40. В толще сфагновой дернины так же, как и на поверхности сосудистых растений, дрожжевые грибы существуют в основном как копитотрофы, т.е. за счет потребления легкодоступных соединений углерода. Набор этих легкодоступных соединений у сосудистых растений и у мхов принципиально различен и смещен для сфагнума в сторону органических кислот, значительная часть которых представлена рядом ароматических форм.

В прокариотной биомассе, независимо от типа торфяника, глубины и срока взятия образцов доминировала бактериальная составляющая (93–99%), на долю актиномицетного мицелия приходилось соответственно от 1 до 7%.

Несмотря на то, что в верховых торфяниках доминируют грибы, численность бактерий в них почти такая же высокая, как и в низинных торфяниках. Она колеблется, в зависимости от глубины и сезона, от 20 до 70 млрд. клеток/г. Однако численность бактерий, определённая методом посева, была в 4–10 раз ниже, чем в слоях низинного торфа. Бактериальное разнообразие и доля бактерий-гидролитиков были значительно выше в эвтрофных торфяных почвах по сравнению с олиготрофными.

Доля бактерий гидролитического комплекса составила 53% в слоях низинного торфа и только 22% в верховом торфе. В верховых торфяниках бактериальные сообщества представлены, в основном, подвижными протеобактериями, характерными для водных сред. Бактериальные популяции низинных торфяников

находятся в более активном физиологическом состоянии, и способны расти на большем количестве субстратов. Значения максимальной удельной скорости роста (максимальная возможная скорость роста, не ограниченная концентрацией субстрата) были выше в эвтрофных торфяных почвах по сравнению с олиготрофными.

Следует обратить особое внимание на тот факт, что в верховых торфяниках среди бактерий обычного размера доля клеток с неповрежденной мембраной составляла лишь около 50%. В то же время, практически все выявленные наноформы бактерий (95–98%) окрашивались в зеленый цвет, что свидетельствует о том, что клетки имеют неповрежденную клеточную мембрану. Таким образом, не исключено, что именно наноформы служат тем самым «пулом» бактерий, которые в благоприятных условиях переходят в активное состояние и обеспечивают как сохранение биоразнообразия почв, так и реализацию их основных экологических функций.

В результате проведенного нами анализа влияния разных факторов на разложение верхового торфа представляется возможным сделать следующие выводы:

Кислая реакция среды, низкие температуры и недостаток питательных элементов не являются главными факторами, ограничивающими деструкцию торфа.

Что касается концентрации кислорода, то для одноклеточных прокариот, способных развиваться в микролокусах, распределение кислорода в толще верхового торфяника вполне достаточно для размножения бактерий по всему профилю. Однако мицелиальные микроорганизмы (актиномицеты и грибы), требующие для распространения мицелия достаточно большого пространства с постоянной концентрацией кислорода, способны существовать в виде мицелия лишь в верхних горизонтах торфяников. Кроме того, ограничение по кислороду ведет к резкому снижению разнообразия грибов и падению активности гидролитических и окислительных ферментов, что затрудняет деструкцию торфа.

Ингибирующее влияние фенольных соединений, содержащихся в экстрактах сфагнома, не проявляется по отношению к микроорганизмам, обитающим в верховых торфяниках. Однако довольно низкое разнообразие и низкая доля бактерий гидролитического блока в этих почвах связаны, возможно, с ингибирующим действием сфагнолов на те бактерии, которые характерны для низинных торфяников и других биотопов.

Главным фактором, ограничивающим деструкцию сфагнома, является его химический состав.

Думается, что следует выделить несколько сукцессионных этапов в разложении сфагновых мхов. На первом, начальном этапе деструкции сфагнома, основным ограничивающим фактором является особый состав полисахаридов сфагнома, который с трудом поддается разрушению микроорганизмами. В результате в верхнем слое (акротельме), несмотря на аэробные условия, сфагновая подстилка разрушается очень медленно — потеря массы составляет 10–20% в год. При этом происходит постепенное старение живых мхов, наблюдаются локальные механические повреждения сфагнома за счёт ветра, осадков, пробегающих животных. На втором этапе по мере постепенного отмирания нижних частей мхов (в катотельме) сфагнан постепенно освобождается и переходит в растворимую форму. Это нестабильное вещество, которое в кислой среде в результате взаимодействия диссоциированных

карбокислых групп с аминогруппами внеклеточных ферментов медленно превращается в сложный полимер коричневого цвета, напоминающий водный гумус (Maillard реакция, Painter, 1991). Анализ состава водного гумуса показал, что 46% составляют глюкуроногликаны и 54% — темно-коричневый хромофор. Это коллоидальное вещество способно подавлять активность гидролитического сообщества за счёт электростатической иммобилизации внеклеточных энзимов (Balance et al., 2008; Hajek et al., 2011). Происходит также накопление новых фенольных соединений в процессе дегидратации протогуминов. В результате анализа постепенных превращений фенольных соединений по вертикали торфяной залежи (Zaccone et al., 2008) было показано, что концентрация фенольных соединений уменьшается от 36 до 22 мг/г органического углерода в верхнем слое (36 см). Однако в более глубоких анаэробных слоях происходит накопление фенольных соединений, и их количество достигает 71 мг/г. При этом возрастает выход гуминовых кислот, фракции которых обогащаются наиболее устойчивыми фенолами — сирингилами. Особо следует подчеркнуть, что водорастворимые фульвокислоты тормозят деятельность микробов, так как они представляют собой фенолсодержащие дубители и антиокислители.

Таким образом, токсичность фенольных соединений, проявляемая в анаэробных условиях торфяной толщи, ингибирует деятельность всех гидролитических ферментов, и является основной причиной, как медленной деструкции сфагнового торфа, так и длительного сохранения остатков тел и пищи, обнаруженных в верховых торфяниках.

8.2. О прогнозах ускорения деструкции торфа в связи с глобальным изменением климата

Если говорить о прогнозах ускорения деструкции верхового торфа при потеплении климата и, следовательно, увеличении аэрации в результате снижения уровня грунтовых вод, то из всех имеющихся экспериментальных данных следует, что такого резкого ускорения разложения торфа не произойдёт. Основанием для такого заключения служат как модельные опыты, продемонстрировавшие, что усиление аэрации не привело к увеличению степени разложения верхового торфа, так и тот факт, что виды сфагнома, растущие на кочках (где больше кислорода) разлагаются медленнее, чем виды сфагнома из понижений, заполненных водой. Следует отметить, что выводы многих авторов, сообщающих об усилении деструкции верхового торфа в модельных условиях при усилении аэрации, основаны на измерении CO_2 . Однако при этом может происходить разложение легкодоступных для микроорганизмов веществ, а не сложных сфагнанов, составляющих основу сфагнового торфа. Поэтому следует доказать, что произошла именно минерализация торфа. Что касается увеличения скорости разложения торфа при повышении температуры, то имеющиеся данные весьма противоречивы. Нам представляется наиболее экологически обоснованным (с учётом адаптации микробов сфагнома к низким температурам) выводы, полученные в результате проведения модельных опытов по разложению сфагнома при разных температурах. Было показано, что деструкция сфагнового торфа из бореальных торфяников Канады, осуществляемая как грибами, так и бактериями, происходила более активно при температуре 14 °C, чем при 20 °C (Thotmann et al., 2004). Высказано предположение, что даже при потеплении климата и более сухих условиях среды, сфагновые мхи не будут

разрушаться быстрее (Turetsky et al., 2008). Результаты наших экспериментов по изучению влияния длительной жары на состав бактериальных сообществ торфяных почв свидетельствуют о замене бактерий гидролитического комплекса на факультативно-анаэробные бактерии, относящиеся к копиотрофам. Следовательно, бактериальная деструкция при высоких температурах не будет усиливаться.

Однако другие последствия возможно ожидать при искусственном осушении болот, когда происходит постоянное понижение уровня болотных вод, что сопровождается ускорением минерализации органического углерода и выбросом в атмосферу значительных количеств CO_2 . Ранее мы уже приводили цифры, согласно которым при исходном запасе органического вещества в верхней 50 см толще верхового торфяника в 150 тС/га при осушении болота до расчетной величины УБВ = 50 см, через 25 лет запас ОВ снизится до значения $C = 125$ тС/га. Это эквивалентно выделению в атмосферу 25 т/га газообразного углерода со средней удельной интенсивностью 1 тС/га в год. В пересчете на CO_2 ежегодная эмиссия составит $367 \text{ гCO}_2/\text{м}^2$ в год. На практике это подтверждается данными о значительных потерях углерода в осушенных торфяниках уже в первые годы после проведения мелиорации (Бамбалов, 1984).

8.3. Экологические функции микробных комплексов торфяников

В результате поддержания многочисленного пула микроорганизмов в верховых болотах, создаётся огромный запас углерода. В то же время микроорганизмы служат мощным источником парниковых газов (метана и углекислого газа), фиксируют азот из атмосферы, осуществляют процессы нитрификации и денитрификации. Тем самым, микробные комплексы болот выполняют особую роль в глобальном круговороте углерода и азота в биосфере.

Рассуждая о проблемах деструкции сфагнового торфа, не следует забывать и о других функциях микробных сообществ, населяющих олиготрофные торфяники. Кроме труднодоступных полисахаридных соединений, составляющих основу клеток сфагновых мхов, в верховых торфяниках находятся самые разнообразные соединения, которые используются и разлагаются различными микроорганизмами. Среди них — целлюлоза, крахмал, пектин, сахара, органические кислоты, липиды, фенолы и др. Анализ бактериального сообщества, развивающегося при разложении сфагнома (Куличевская и др., 2007), показал, что на первых этапах сукцессии доминировали альфапротеобактерии, использующие уроновые кислоты, выделяющиеся при деградации клеточных стенок сфагнома. На поздних этапах сукцессии преимущество получали планктомицеты, способные разлагать такие полимеры как крахмал, ксилан, ламинарин, N-ацетилглюкозамин. Однако эти бактерии не могли использовать ни целлюлозу, ни хитин.

Таким образом, в верховых торфяниках практически отсутствуют или выделяются в качестве минорных компонентов целлюлолитические прокариоты, характерные для низинных торфяников или лесных подстилок — это цитофаги, миксобактерии, целлюломонады. Лишь некоторые виды бацилл и кластридий, выделяемые из сфагновых торфов, способны к деструкции целлюлозы. Функционирование актиномицетов в верховых болотах ограничивается кислой реакцией среды и низкими температурами.

Бактерии, идентифицированные нами как виды *Janthinobacterium agaricum*, *Janthinobacterium lividum*, *Bacillus cereus* и *Bacillus firmus-lentus*, обнаруженные в олиготрофной торфяной почве, обладали хитинолитической активностью. Доминирующие в верховых торфяниках протеобактерии являются олиготрофами и копиотрофами и не способны расщеплять труднодоступные полисахариды, однако могут проводить другие процессы. Так было установлено, что бактерии родов *Pseudomonas* и *Aquaspirillum* обладают липазной, лецитиназной и протеазной активностью, бактерии рода *Alcaligenes* — лецитиназной. Наличие фенолоксидазной активности было зафиксировано для бактерий родов *Aquaspirillum* и *Alcaligenes*.

Однако, кроме функций, связанных с гидролизом различных полисахаридов, существуют и другие, которые способны осуществлять лишь прокариотные микроорганизмы — это, прежде всего, азотфиксация. Уровень потенциальной активности азотфиксации варьировал в исследуемых торфяниках от 0,2 до 25 нмоль N_2 /г ч, денитрификации — от 3 до 500 нмоль N_2O /г ч. Амплитуда колебаний и средние значения потенциальной активности азотфиксации и денитрификации были в 2–10 раз выше в низинных торфяниках, чем в верховых. Потенциальная активность азотфиксации и денитрификации были выявлены во всех слоях торфяников, вплоть до подстилающей породы. Общей чертой исследуемых торфяников является более высокий уровень нитрогеназной активности в средней части профиля и снижение активности при переходе к подстилающей породе. Активность денитрификации в исследуемых торфяниках убывала вниз по профилю. Однако в низинном торфянике, характеризующемся избыточным увлажнением и нейтральной реакцией среды, активность сохранялась на высоком уровне в большей части профиля (0–175 см) (Головченко и др., 2007).

Ежегодное количество фиксированного азота в верховых торфяных почвах составляет 70 мг N/m^2 . В низинных торфяниках эти показатели значительно выше, они варьируют от 530 до 2100 мг N/m^2 (Vaughman, Bellamy, 1980). Анализ нитрогеназной активности в монолитах верхового торфяника показал, что она не превышала 0,014–0,022 мг $N/(кг ч)$, т.е. была невысокой. Наибольшей величиной азотфиксирующей активности обладал слой торфа 10–20 см. Установлено, что процесс азотфиксации осуществляется в широком диапазоне кислотности (от 3 до 7,5 рН) и температуры (от 5 до 35 °С). Показано, что в образцах торфа преобладали diaзотрофы, использующие метанол и факультативно-анаэробные бактерии семейства Enterobacteriaceae (Кравченко, Дорошенко, 2003). Анализ разнообразия азотфиксирующих бактерий в кислой торфяной почве с помощью анализа генов *nifH* показал их высокое разнообразие (Слободова, 2006; Задорина и др., 2009). Было установлено наличие бактерий, относящихся к альфа, гамма- и дельта-протеобактериям, группе аноксигенных нитчатых фототрофных бактерий, зелёных серных бактерий.

Впервые установлено присутствие азотфиксирующих бактерий рода *Azospirillum* в почвах кислых верховых сфагновых болот (Дорошенко и др., 2007). Три штамма азоспириллы были выделены как компонент накопительных метанокисляющих культур, в то время как все попытки их непосредственного выделения из торфа были безуспешными. Это позволяет предположить наличие метаболических связей между метанотрофными бактериями и азоспириллами в условиях

торфяных почв. Следует отметить, что вопреки существующему ранее мнению о наличии diazotрофии только у узкой группы высокоспециализированных бактерий, к настоящему времени сложилось представление о способности к азотфиксации у большинства представителей прокариот, относящихся к самым разным физиологическим и таксономическим группам (Умаров и др., 2007). В связи с этим неудивительно появление статей, в которых спектр diazотрофных бактерий, в том числе и в торфяных почвах, определённый разными методами, всё время расширяется.

Наиболее обильной группой бактерий, способных развиваться в анаэробных условиях болот, являются денитрифицирующие бактерии. Численность культивируемых денитрификаторов составляет около 10^7 клеток/г, в то время как плотность железо-восстанавливающих бактерий и метаногенов значительно ниже — 10^4 – 10^5 клеток/г почвы. Определение денитрификаторов в почве верхового торфяника с помощью специфических генов показало, что культивируемые формы принадлежат к бактериям родов *Comamonas*, *Brucella*, *Hydrogenophaga*, *Azospirillum*, *Bradyrhizobium* (Palmer et al., 2010). При этом авторы отмечают, что бактериальные сообщества на разных глубинах (0–10, 10–20, 30–40 см) практически не отличались. В торфяниках содержатся формиат, этанол, ацетат, образующиеся в результате ферментации. Эти вещества используются денитрифицирующими бактериями в качестве источников углерода и энергии. Денитрификация в почве регулируется температурой, влажностью, количеством углерода, реакцией среды. Наибольшее влияние на активность денитрификаторов оказывает температура. Низкие температуры ограничивают активность нитроредуктаз больше, чем других энзимов (Palmer et al., 2010).

Одной из существенных функций прокариотных микроорганизмов верховых болот является образование и окисление метана. Этой проблеме посвящено много статей, диссертаций, обзоров (Дедыш, 2002, 2005; Коцюрбенко, 2005; Trotsenko, Khmelenina, 2005; Глаголев, 2008), поэтому мы не будем детально рассматривать таксономический состав и функционирование метаногенных и метанотрофных бактерий в этих специфических биотопах. Следует лишь отметить, что обнаружены и описаны новые роды и виды ацидофильных и психрофильных бактерий, осуществляющих процессы образования и окисления метана в кислых торфяных почвах. Таким образом, кислая реакция среды и низкие температуры, характерные для верховых болот, не являются факторами, ограничивающими деятельность этих специфических бактерий, которые адаптировались к таким условиям.

Одним из существенных факторов, замедляющих процесс деструкции органического вещества в верховых торфяниках, является накопление различных фенольных соединений, обладающих токсическим действием и тормозящих работу гидролитических ферментов. Об этом упоминалось в предыдущих разделах работы, в которых рассматривалась деятельность фенолдеградирующих бактерий (Fennega et al., 2005). Из исследуемых нами верховых торфяников Тверской и Томской областей были выделены разнообразные бактерии, среди которых фенолоксидазной активностью обладали представители рода *Aquaspirillum*. Спириллы относятся к доминирующим в аэробном сапротрофном комплексе бактерий верховых торфяников (Головченко и др., 2008, 2010в; Кухаренко и др., 2010). Фенолоксидазная активность обнаружена также у бактерий рода *Azospirillum*

(Никитина и др., 2010). Бактерии этого рода входят в спектр бактерий, выделенных из верховых торфяников (Дорошенко и др., 2007; Opelt et al., 2007).

Таким образом, представители разных родов спирилл способны выполнять важнейшую функцию — деградацию фенольных соединений. В результате в каких-то микролокусах верховых болот, где создаются благоприятные условия для развития этих бактерий, проявление их фенолоксидазной активности может способствовать активизации деятельности микроорганизмов-гидролитиков.

Итак, функции бактерий в верховых торфяниках весьма многогранны. Некоторые из них, как известно, осуществляются только прокариотами — азотфиксация, образование и окисление метана, сульфатредукция. Образование бактериями, обитающими в верховых болотах, антибиотиков, подавляющих рост фитопатогенных грибов, защищает сфагновые мхи от болезней. Среди других функций существенными представляются превращение различных полисахаридов, сахаров, органических кислот, фенолов. При этом бактерии, обитающие в верховых болотах, адаптированы к низким температурам и кислой реакции среды, которые характерны для этих биотопов. Однако, для болотных экосистем в отличие от других типов экосистем (лесные, степные, луговые), характерны низкое разнообразие целлюлозоразрушающих бактерий, представленных лишь бациллами и клостридиями. Предполагается, что низкая встречаемость, либо отсутствие миксобактерий, цитофаг, целлюломонад и других представителей целлюлозолитиков в этих биотопах связано с их чувствительностью к сфагнолам.

Сравнение бактериальной и грибной активности в северных торфяниках на основании субстрат-индуцированного дыхания и внесения антибиотиков (Winsborough, Basiliko, 2010) выявило доминирование прокариотной активности в кислых сфагновых болотах. Авторы констатируют, что, несмотря на преобладание эукариот в микробной биомассе верховых торфяников, бактерии являются более метаболически активными.

Литература

- Абрамов И.И., Абрамова А.Л. 1978. Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 4. С. 75–88.
- Азиева Е.Е. 1982. Психрофильные дрожжи в почвах. Дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 184 с.
- Александрова Л.Н. 1980. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. Л.: Наука. 287 с.
- Архипов В.С., Маслов С.Г. 1998. Состав и свойства типичных видов торфа центральной части Западной Сибири // Химия растительного сырья. № 4. С. 9–16.
- Бабешина Л.Г. 2002. Сфагновые мхи Томской области и перспективы их применения в медицине. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Томск. 19 с.
- Бабешина Л.Г. 2011. Сфагновые мхи Западно-Сибирской равнины: морфология, анатомия, экология и применение в медицине. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д. биол. н. Томск: Сибирск. гос. мед. ун-т. 38 с.
- Бабьева И.П., Благодатская В.М. 1972. Физиологическая характеристика и экология дрожжей *Schizoblastosporion starkeyi-henricii* // Микробиология. Т. 41. № 1. С. 99–104.
- Бабьева И.П., Чернов И.Ю. 2004. Биология дрожжей. М.: Т-во научн. изданий КМК. 221 с.
- Бамбалов Н.Н., Беленькая Т.Я. 1998. Фракционно-групповой состав органического вещества целинных и мелиорированных торфяных почв // Почвоведение. № 12. С. 1431–1437.
- Бамбалов Н.Н. 1984. Баланс органического вещества торфяных почв и методы его изучения. Минск: Наука и техника. 175 с.
- Бамбалов Н.Н. 2001. Выделение и свойства препаратов лигнина из гумифицированных материалов // Почвоведение. № 5. С. 549–556.
- Бамбалов Н.Н. 2005. Анализ гидротермической гипотезы разложения органического вещества // Мат-лы 4-й науч. школы “Болота и биосфера”. Томск: Изд-во ЦНТИ. С. 61–68.
- Бамбалов Н.Н. 2006. Анализ биологических факторов разложения органического вещества в болотной среде // Мат-лы 5-й науч. школы “Болота и биосфера”. Томск: Изд-во ЦНТИ. С. 18–27.
- Бамбалов Н.Н. 2007. Содержание лигнина в целинных и окультуренных торфяных почвах Белорусского полесья // Почвоведение. № 11. С. 1316–1322.
- Бамбалов Н.Н., Беленькая Т.Я. 1993. Содержание и состав углеводов в целинных и мелиорированных торфяных почвах // Почвоведение. № 12. С. 87–91.
- Бахнов В.К. 1986. Биогеохимические аспекты болотообразовательного процесса. Новосибирск: Наука. 192 с.
- Бахнов В.К. 2006. Биогеохимия болотного почвообразования // Сб. мат-лов 5-й научной школы “Болота и биосфера”. Томск: ЦНТИ. С.8–18.
- Боголюбова Л.И. 1989. Особенности превращения тканей растений-торфообразователей в приморских голоценовых областях торфонакопления и микрокомпонентный состав торфов // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. М.: Наука. С. 131–146.
- Боголюбова Л.И. 1990. Особенности битуминологической характеристики органического вещества торфов на примере приморских областей торфонакопления // Накопление и преобразование органического вещества современных и ископаемых осадков. Сб. науч. тр. Геол. ин-та. М.: Наука. С. 82–114.
- Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим. 1976. Л.: Гидрометеиздат. 448 с.
- Бороздина Л. А. 1965. Об азотистых соединениях торфов и углей. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. хим. н. М. 16 с.

- Вомперский С.Э. 1968. Биологические основы эффективности лесосошения. М.: Наука. 312 с.
- Герасимов Д.А. 1937. О принципах классификации, разведки и картирования торфяных месторождений // Почвоведение. № 10. С. 643–646.
- Германова Н.И. 1978. Разложение растений-торфообразователей верховых болот // Исследования по лесному болотоведению и мелиорации. Петрозаводск: Изд-во Ин-та леса Карельск. фил. АН СССР. С. 50–63.
- Германова Н.И. 1982. Процессы минерализации торфообразователей как показатель повышения эффективности мелиорации верховых болот // Научные основы повышения эффективности использования лесных болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во Ин-та леса Карельск. фил. АН СССР. С. 11–29.
- Глаголев М.В. 2008. Метаногенез болот (результаты и перспективы исследований) // Вестн. ТГПУ. Вып. 4(78). С. 74–77.
- Глаголев М.В., Сабреков А.Ф. 2010. К методу “обратной задачи” для определения интенсивности газообмена на границе экосистема/атмосфера // География продуктивности и биогеохимического круговорота наземных ландшафтов: к 100-летию профессора Н.И. Базилевич. М.: ИГ РАН. С. 238–242.
- Глаголев М.В., Смагин А.В. 2006. Количественная оценка эмиссии метана болотами: от почвенного профиля — до региона (к 15-летию исследований в Томской области) // Доклады по экологическому почвоведению. № 3. Вып. 3. С. 75–114.
- Головченко А.В., Богданова О.Ю., Глухова Т.В. 2011. Жизнеспособность грибного мицелия в торфяниках // Мат-лы 3-го межд. полевого симпозиума “Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее”. Ханты-Мансийск, Новосибирск. С. 10.
- Головченко А.В., Богданова О.Ю., Степанов А.Л., Полянская Л.М., Звягинцев Д.Г. 2010а. Функционирование микробных комплексов при аэрации слоёв верхового торфяника // Почвоведение. № 9. С. 1100–1108.
- Головченко А.В., Волкова Е.М. 2006. Численность, запасы и структура микробных комплексов низинных торфяников Тульской области // Мат-лы 5-й научной школы “Болота и биосфера” Томск: ЦНТИ. С. 158–162.
- Головченко А.В., Добровольская Н.Г. 2001. Численность и запасы микроорганизмов в пойменных почвах // Почвоведение. № 12. С. 1460–1464.
- Головченко А.В., Добровольская Н.Г., Инишева Л.И. 2002а. Структура и запасы микробной биомассы в олиготрофных торфяниках южно-таёжной подзоны Западной Сибири // Почвоведение. № 12. С. 1468–1473.
- Головченко А.В., Добровольская Т.Г., Алёхина Л.К. и др. 2002б. Структура и функции микробных сообществ почв, связанные с деструкцией органического вещества в лесных экосистемах // Регуляторная роль почвы в функционировании таёжных экосистем. М.: Наука. С. 274–312.
- Головченко А.В., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. 2008. Микробиологические основы оценки торфяника как профильного почвенного тела // Вестн. ТГПУ. Вып. 4(78). Серия: Биол. н. С. 46–53.
- Головченко А.В., Добровольская Т.Г., Кухаренко О.С., Семенова Т.А., Богданова О.Ю., Звягинцев Д.Г. 2010б. Влияние аэрации и температуры на структуру и функционирование микробных комплексов верхового торфяника // Мат-лы 7-й Всеросс. с межд. участием науч. школы “Болота и биосфера”. Томск: Изд-во ТГПУ. С. 36–41.
- Головченко А.В., Добровольская Т.Г., Максимова И.А., Терехова В.А., Звягинцев Д.Г., Трофимов С.Я. 2000. Структура и функции микробных сообществ почв южной тайги // Микробиология. Т. 69. № 4. С. 1–12.

- Головченко А.В., Панкратов Т.А., Добровольская Т.Г., Кухаренко О.С. 2010в. Торфяные почвы как банк бактериального разнообразия // Тр. Ин-та экологического почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова "Роль почв в биосфере". Вып. 10. С. 181–209.
- Головченко А.В., Полянская Л.М. 1999. Жизнеспособность мицелия и спор грибов в торфяниках // Мат-лы совещ. "Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования". М.: ГЕОС. С. 106–109.
- Головченко А.В., Полянская Л.М., Добровольская Т.Г., Васильева Л.В., Чернов И.Ю., Звягинцев Д.Г. 1993. Особенности пространственного распределения и структуры микробных комплексов болотно-лесных экосистем // Почвоведение. № 10. С. 78–89.
- Головченко А.В., Санникова Ю.В., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. 2005. Сапротрофный бактериальный комплекс верховых торфяников Западной Сибири // Микробиология. Т. 74. № 4. С. 545–551.
- Головченко А.В., Семенова Т.А., Добровольская Т.Г., Богданова О.Ю., Кухаренко О.С. 2010г. Влияние температуры на структуру микробных сообществ верхового торфяника (модельные опыты) // Вестн. ТГПУ. Вып. 3(93). С. 92–99.
- Головченко А.В., Семенова Т.А., Полякова А.В., Инишева Л.И. 2002в. Структура микромицетного комплекса олиготрофных торфяников южно-таежной подзоны Западной Сибири // Микробиология. Т. 71. № 5. С. 667–674.
- Головченко А.В., Тихонова Е.Ю., Звягинцев Д.Г. 2007. Численность, биомасса, структура и активность микробных комплексов низинных и верховых торфяников // Микробиология. Т. 76. № 5. С. 711–719.
- Головченко А.В., Чернов И.Ю., Семенова Т.А. 2004. Сапротрофный микробный комплекс олиготрофных торфяников Западной Сибири // Тр. Ин-та почвоведения МГУ-РАН "Почвы и биоразнообразие". Тула: Гриф и К. Вып. 4. С. 144–159.
- Голубев В.И., Благодатская В.М., Манукян А.Р., Лисс О.Л. 1981. Дрожжевая флора торфов // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 2. С. 181–187.
- Голубев В.И. 1995. Базидиомицетовые дрожжи (экология и таксономия). Дис. на соиск. уч. степ. д. биол. н. Пушино: ИБиФМ РАН. 285 с.
- Горожанкина С.М. 2001. Сравнительная эколого-ценотическая характеристика мхов в таежной зоне Западной Сибири // Экология. № 6. С. 420–426.
- Гродницкая И.Д., Трусова М.Ю. 2009. Микробные сообщества и трансформация соединений углерода в болотных почвах таежной зоны (Томская область) // Почвоведение. № 9. С. 1099–1107.
- Грядунова А.А., Зенова Г.М., Поздняков А.И., Звягинцев Д.Г. 2004. Актиномицетный комплекс в низинной торфяной почве // Мат-лы 3-й науч. школы "Болота и биосфера". Томск: Изд-во ЦНТИ. С. 184–192.
- Дедыш С.Н. 2002. Метанотрофные бактерии кислых сфагновых болот // Микробиология. Т. 71. № 6. С. 741–754.
- Дедыш С.Н. 2005. Ацидофильные метанотрофные бактерии. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д. биол. н. М. 44 с.
- Демкина Е.В., Соина В.С., Эль-Регистан Г.И., Звягинцев Д.Г. 2000. Репродуктивные покоящиеся формы *Arthrobacter globiformis* // Микробиология. Т. 69. № 3. С. 377–382.
- Денисенков В.П. 2000. Основы болотоведения. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та. 224 с.
- Добровольская Т.Г., Головченко А. В., Поздняков А.И. 2007. Вертикальная организация бактериальных сообществ в торфяных почвах поймы реки Яхромы // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 629–635.

- Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Кухаренко О.С., Якушев А.В., Семенова Т.А., Инишева Л.И. 2012. Структура микробных сообществ верховых и низинных торфяников Томской области // Почвоведение. № 3. С. 317–326.
- Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Семенова Т.А., Кухаренко О.С., Инишева Л.И. 2011. Влияние аэрации на структуру микробных комплексов низинных торфяников // Вестн. ТГПУ. Вып. 5 (107). С. 117–125.
- Добровольская Т.Г., Кухаренко О.С., Головченко А.В. 2005. Особенности таксономического состава бактериальных комплексов торфяников разного генезиса // Мат-лы 4-й науч. школы "Болота и биосфера". Томск: ЦНТИ. С. 169–174.
- Добровольская Т.Г., Фомичев Г.Г., Загоскина Н.В. 2004. Бактерицидность хвойного опада как селективный фактор, определяющий состав бактериальных сообществ почв под ельниками // Тр. Ин-та почвоведения МГУ-РАН "Почвы и биоразнообразие". Тула: Гриф и К. Вып. 4. С. 160–169.
- Дорошенко Е.В., Булыгина Е.С., Спиридонова Е.М., Турова Т.П., Кравченко И.К. 2007. Выделение и характеристика азотфиксирующих бактерий рода *Azospirillum* из почвы сфагнового болота // Микробиология. Т. 76. № 1. С. 107–115.
- Дуда В.И., Сузина Н.Е., Акимов В.И., Вайнштейн М.Б., Дмитриев В.В., Барина Е.С., Абашина Т.Н., Олейников Р.Р., Есикова Т.З., Боронин А.М. 2007. Особенности ультраструктурной организации и цикла развития почвенных ультрамикробактерий, относящихся к классу *Alphaproteobacteria* // Микробиология. Т. 76. № 5. С. 652–661.
- Ефимов В.Н. 1986. Торфяные почвы и их плодородие. Л.: Агропромиздат. 269 с.
- Ефимов В.Н. 1980. Торфяные почвы. М.: Россельхозиздат. 120 с.
- Ефремова Т.Т., Овчинникова Т.М., Ефремов С.П. 2008. Окислительно-восстановительное состояние лесных торфяных почв осушенных болот Западной Сибири // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. № 8. С. 149–158.
- Заварзин Г.А. 2003. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. С. 234–243.
- Задорина Е.В., Слободова Н.В., Булыгина Е.С., Колганова Т.В., Кравченко И.К., Кузнецов Б.Б. 2009. Оценка разнообразия диазотрофов в торфяной почве методом клонирования гена *nifH* // Микробиология. Т. 78. № 2. С. 252–260.
- Запромётов М.Н. 1974. Основы биохимии фенольных соединений. М. 123 с.
- Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. 2001. Экология актиномицетов. М.: ГЕОС. 257 с.
- Зенова Г.М., Дуброва М.С., Звягинцев Д.Г. 2010. Структурно-функциональные особенности комплексов почвенных психротолерантных актиномицетов // Почвоведение. Т. 43. № 4. С. 482–487.
- Зенова Г.М., Лысенко А.М., Манучарова Н.А., Курапова А.И., Дуброва М.С. 2008. Таксономическая и функциональная структура психротолерантных и термотолерантных комплексов почвенных актиномицетов // Теоретическая и прикладная экология. № 3. С. 66–72.
- Иванов А.А., Юдина Н.В., Ломовский О.И. 2004. Механохимическая обработка верхового торфа // Химия растительного сырья. № 2. С. 55–60.
- Иванова Е.С. 2006. Трансформация органического вещества торфов разного ботанического состава // Мат-лы 5-й науч. школы "Болота и биосфера". Томск: ЦНТИ. С. 191–197.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2003. Флора мхов средней части Европейской России. Т.1. *Sphagnaceae–Hedwigiaceae*. М.: Изд-во КМК. С. 35–83.
- Инишева Л.И. 2006. Торфяные почвы: их генезис и классификация // Почвоведение. № 7. С. 781–786.

- Инишева Л.И., Дементьева Т.В. 1998. Интенсивность трансформационных процессов в торфах разного ботанического состава // Сибирск. вестн. сельскохоз. науки. № 3–4. С. 18–23.
- Инишева Л.И., Юдина Н.В., Головченко А.В., Инишев Н.Г. 2005. Распределение органических веществ в системе геохимически сопряженных болотных ландшафтов // Геохимия. № 2. С. 1–9.
- Калакуцкий Л.В., Агре Н.С. 1977. Развитие актиномицетов. М.: Наука. 286 с.
- Калакуцкий Л.В., Зенова Г.М. 1984. Экология актиномицетов // Успехи микробиологии. Т. 19. С. 203–222.
- Каницкая Л.В., Медведева С.А., Рохин А.В., Кушнарёв Д.Ф., Калабин А. 1999. К вопросу о наличии лигнина в низкоорганизованных растениях: сфагновом мхе, хвоще топяном, папоротнике орляке // Химия в интересах устойчивого развития. Т. 7. № 4. С. 1–4.
- Кауричев И.С., Орлов Д.С. 1982. Окислительно-восстановительные процессы и их роль в генезисе и плодородии почв. М.: Колос. 245 с.
- Качалкин А.В. 2010а. Новые данные о распространении некоторых психрофильных дрожжевых грибов в Московской области // Микробиология. Т. 79. № 6. С. 843–847.
- Качалкин А.В. 2010б. Дрожжевые сообщества сфагновых мхов. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 24 с.
- Качалкин А.В., Чернов И.Ю., Семёнова Т.А., Головченко А.В. 2005. Характеристика таксономического состава микромицетных и дрожжевых сообществ в торфяных почвах разного генезиса // Мат-лы 4-й науч. школы “Болота и биосфера”. Томск: ЦНТИ. С. 208–216.
- Кирцидели И.Ю. 1999. Изменение комплексов микромицетов при смене условий в некоторых почвах района озера Левинсон-Лессинг (п-ов Таймыр) // Микология и фитопатология. Т. 33. № 3. С. 179–187.
- Кирцидели И.Ю., Томилин Б.А. 1997. Почвенные микромицеты Архипелага Северная Земля // Микология и фитопатология. Т. 31. № 6. С. 1–6.
- Ковалева Н.О., Ковалев И.В. 2009. Биотрансформация лигнина в дневных и погребенных почвах разных экосистем // Почвоведение. № 11. С. 84–96.
- Козловская Л.С. 1976. Роль беспозвоночных животных в транспорте органического вещества болотных почв. Л.: Наука. 210 с.
- Козловская Л.С., Медведева В.М., Пьявченко Н.И. 1978. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л.: Наука, 172 с.
- Коцюрбенко О.Р. 2005. Метаногенные микробные сообщества из холодных наземных экосистем. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д. биол. н. М. 44 с.
- Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Карасев С.Г., Гавриш Е.Ю., Гурина Л.В., Евгушенко Л.И., Спирина Е.В., Воробьева Е.А., Гиличинский Д.А., Озерская С.М. 2001. Микромицеты и актинобактерии в условиях многолетней естественной криоконсервации // Микробиология. Т. 70. № 3. С. 412–420.
- Кравченко И.К., Дорошенко Е.В. 2003. Азотфиксирующая активность торфяной почвы верхового болота // Микробиология. Т. 72. № 1. С. 111–116.
- Кречетова Е.В. 1996. Особенности строения гуминовых кислот непочвенного происхождения // Тез. докл. 2-го съезда О-ва почвоведов. СПб.: Наука. С. 180–181.
- Куличевская И.С., Белова С.Э., Кевбрин В.В., Дедыш С.Н., Заварзин Г.А. 2007. Анализ бактериального сообщества, развивающегося при разложении сфагнома // Микробиология. Т. 76. № 5. С. 702–710.
- Куличевская И.С., Панкратов Т.А., Дедыш С.Н. 2006. Выявление представителей Planctomycetes в сфагновых болотах с использованием молекулярных и культуральных подходов // Микробиология. Т. 75. № 3. С. 389–396.

- Кураков А.В., Лаврентьев Р.Б., Нечитайло Т.Ю., Гольшин П.Н., Звягинцев Д.Г. 2008. Разнообразие факультативно-анаэробных мицелиальных микроскопических грибов в почвах // Микробиология. Т. 77. № 1. С. 103–112.
- Кураков А.В., Хидиров К.С., Садыкова В.С., Звягинцев Д.Г. 2011. Способность к анаэробному росту и активность спиртового брожения у микроскопических грибов // Прикладная биохимия и микробиология. Т. 47. № 2. С. 187–192.
- Кухаренко О.С., Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Степанов А.Л., Матышак Г.В. 2009. Структура гетеротрофного блока бактерий в тундровых почвах полуострова Ямал // Почвоведение. № 4. С. 463–468.
- Кухаренко О.С., Павлова Н.С., Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Початкова Т.Н., Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. 2010. Влияние аэрации и температуры на структуру бактериальных комплексов верхового торфяника // Почвоведение. № 5. С. 614–620.
- Кухаренко О.С., Якушев А.В., Добровольская Т.Г., Головченко А.В. 2011. Влияние аномальной жары на численность, структуру и физиологическое состояние бактериальных комплексов торфяников // Мат-лы 3-го межд. полевого симпоз. "Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее". Ханты-Мансийск, Новосибирск. С. 34–35.
- Лиштван И.И., Король Н.Т. 1975. Основные свойства торфа и методы их определения. Минск: Наука и техника. 320 с.
- Лукошко Е.С., Бамбалов Н.Н., Хоружик А.В., Стригуцкий В.П., Дударчик В.М. 1988. Состав и свойства гуминовых кислот начального периода торфообразования // Химия твердого топлива. № 5. С. 3–10.
- Лупинович И.С., Голуб Т.Ф. 1958. Торфяно-болотные почвы БССР и их плодородие. 2-е изд. Минск: Изд-во АН БССР. 315 с.
- Лысак Л.В., Лапыгин Е.В., Конова И.А., Звягинцев Д.Г. 2010. Численность и таксономический состав наночастиц бактерий в некоторых почвах России // Почвоведение. № 7. С. 819–824.
- Лысак Л.В., Лапыгина Е.В., Бакулина Е.А., Звягинцев Д.Г. 2007. Оценка состояния почвенных бактерий после шоковых воздействий // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т. 112. Вып. 1. С. 63–67.
- Лысак Л.В., Лапыгина Е.В., Конова И.А., Звягинцев Д.Г. 2009. Определение физиологического состояния бактерий в почве с помощью люминесцентного красителя L7012 // Изв. РАН. Сер. биол. Т. 36. № 6. С. 750–754.
- Львов Ю.А. 1973. К экологии сфагновых мхов Томской области // Проблемы экологии. Т. 3. С. 91–98.
- Максимова И.А., Чернов И.Ю. 2006. Руководство к практическим занятиям по биологии дрожжей. Тула: Гриф и К. 96 с.
- Маль С.С. 1982. Углеводы и азотсодержащие вещества торфа. Минск: Наука и техника. 231 с.
- Манучарова Н.А. 2008. Идентификация метаболически активных клеток прокариот в почвах с применением молекулярно-биологического флуоресцентно-микроскопического метода анализа fluorescence in situ hybridization (FISH). Уч. пособие. М.: Изд-во МГУ. 24 с.
- Маслов С.Г., Архипов В.С. 2005. Химический состав торфа и направления его использования // Мат-лы 4-й науч. школы "Болота и биосфера". Томск: Изд-во ЦНТИ. С. 83–89.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии. 1991. / Д.Г. Звягинцев (ред.). М.: Изд-во МГУ. 304 с.
- Низовцева Д.В., Семенов А.М., Паников Н.С. 1995. Влияние влажности на целлюлазную активность микроорганизмов в верховом торфе // Микробиология. Т. 64. № 6. С. 827–832.
- Никитин Д.И. 1964. Применение электронной микроскопии для изучения почвенных суспензий // Почвоведение. № 6. С. 86–91.

- Никитина В.Е., Ветчинкина Е.П., Пономарёва Е.Г., Гоголева Ю.В. 2010. Фенолоксидазная активность бактерий рода *Azospirillum* // Микробиология. Т. 79. № 3. С. 344–351.
- Николаева И.В., Початкова Т.Н., Манучаров А.С. 2007. Влияние длительного применения удобрений на реологические свойства чернозема типичного // Вестн. ОГУ. № 12. С. 91–95.
- Новогрудский Д.М. 1935. О фильтрующихся формах азотобактера // Микробиология. Т. 4. № 2. С. 176–192.
- Оразова М.Х., Головченко А.В., Семёнова Т.А. 2001. Микромикетный комплекс низинного высокозольного торфяника // Тр. Всеросс. конф. "Перспективы развития почвенной биологии". М.: МАКС Пресс. С. 266–272.
- Орлов Д.С. 1974. Гумусовые кислоты почв. М.: Изд-во МГУ. 331 с.
- Панкратов Т.А. 2007. Бактериальные сообщества сфагновых болот и их участие в деструкции природных полимеров. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 24 с.
- Панкратов Т.А., Белова С.Э., Дедыш С.Н. 2005. Оценка филогенетического разнообразия прокариотных микроорганизмов в сфагновых болотах с использованием метода FISH // Микробиология. Т. 74. № 6. С. 831–837.
- Панкратов Т.А., Дедыш С.Н. 2009. Целлюлозолитические стрептомицеты из сфагновых болот и факторы, определяющие их активность // Микробиология. Т. 78. № 2. С. 261–267.
- Панов В.В. 2011. Развитие представлений о росте торфяных болот в XX веке // Мат-лы 3-го межд. полевого симпозиума. "Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее". Ханты-Мансийск, Новосибирск. С. 61–62.
- Паринкина О.М. 1989. Микрофлора тундровых почв. М.: Наука. 179 с.
- Поздняков А.И. 2001. Полевая электрофизика почв. М.: МАИК Наука. Интерпериодика. 278 с.
- Поздняков А.И. 2009. Электрофизические методы исследования почв // Методическое пособие. М.: Изд-во МГУ. 38 с.
- Поздняков А.И., Гюлалыев Ч.Г. 2004. Электрофизические свойства некоторых почв. М.-Баку: Адильоглы. 240 с.
- Поздняков А.И., Позднякова А.Д. 2004. Электрофизика почв. М.-Дмитров. 48 с.
- Полякова А.В. 2002. Дрожжи в торфяно-болотных почвах: Дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 118 с.
- Полянская Л.М., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г. 1998. Определение жизнеспособности спор и мицелия почвенных грибов // Микробиология. Т. 67. № 6. С. 832–836.
- Прейс Ю.И., Бобров В.А., Будашкина В.В., Гавшин В.М. 2010. Оценка потоков минерального вещества по свойствам торфяных отложений Бакчарского болота (южная тайга Западной Сибири) // Изв. Томск. политехнич. ун-та. Т. 316. № 1. С. 43–47.
- Пристром В.Т. 1971. Распространение и свойства дрожжей торфяно-болотных почв Белоруссии. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Минск. 25 с.
- Раковский В.Е., Пигулевская Л.В. 1978. Химия и генезис торфа. М.: Недра. 231 с.
- Рахлеева А.А., Седова Т.С. 2002. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) заболоченных ельников южной тайги (Центрально-Лесной заповедник, Тверская обл.) // Русск. энтомол. ж. Т. 11. Вып. 1. С. 93–100.
- Ривкина Х.И., Бенюшевич С.Ю., Кононцева Т.Д. 1957. К вопросу содержания антисептиков в торфе и торфообразователях // Тр. Моск. торфяного ин-та. Вып. 5. С. 249–255.
- Савельева А.В., Юдина Н.В. 2003. Изменение химического состава болотных растений в процессе торфообразования // Химия растительного сырья. № 3. С. 17–20.
- Савичева О.Г., Инишева Л.И. 2003. Биологическая активность торфов разного ботанического состава // Химия растительного сырья. № 3. С. 41–50.

- Савич-Любицкая Л.И. 1952. Флора споровых растений СССР. М.: Изд-во АН СССР. С. 97–109.
- Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н. 1968. Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука. 112 с.
- Седнев И.С. 2009. Экологическое состояние ландшафтов участка Бакчарского болотного массива // Межд. электронный журнал “Науки о Земле”. С. 176–179.
- Сизова М.В., Попова Л.В., Паников Н.С. 1998. Способность к анаэробному росту *Trichoderma harzianum* Rifai // Сб. тр. межд. конф., посвящ. 80-летию кафедры микологии и альгологии МГУ им. М.В. Ломоносова и 90-летию со дня рождения М.В. Горленко «Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии». М.: Изд-во МГУ. С. 277–278.
- Сирин А.А. 1999. Водообмен и структурно-функциональные особенности лесных болот. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д. биол. н. М. 44 с.
- Скобелева Е.И. 1967. Зависимость химического состава торфа от его ботанического состава // Химия и химическая технология. М.: Недра. С. 108–115.
- Скрынникова И.Н. 1954. К вопросу об истории исследования, принципы классификации и систематики болотных почв СССР // Почвоведение. № 4. С. 37–50.
- Слободова Н.В. 2006. Изучение биоразнообразия азотфиксирующих прокариот кислых торфяных почв на основе анализа последовательностей генов *nifH*. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 24 с.
- Смагин А.В. 2005. Газовая фаза почв. М.: Изд-во МГУ. 301 с.
- Смагин А.В. 2007а. Абиотическое поглощение газов органогенными почвами // Почвоведение. № 12. С. 1482–1488.
- Смагин А.В. 2007б. Почвенно-гидрофизическое обеспечение исследований газовой функции западносибирских болот в связи с проблемой парникового эффекта // Эколог. вестн. Сев. Кавказа. Т. 3. № 3. С. 46–58.
- Смагин А.В., Глаголев М.В. 2001. Стратегия оптимизации газовой функции болотных экосистем // Почва как связующее звено функционирования природных и антропогенно-преобразованных экосистем. Иркутск: ИГУ. С. 188–190.
- Смагин А.В., Садовникова Н.Б., Мизури Маауиа Бен-Али. 1998. Определение основной гидрофизической характеристики почв методом центрифугирования // Почвоведение. № 11. С. 1362–1370.
- Смагин А.В., Смагина М.В., Вомперский С.Э., Глухова Т.В. 2000. Генерирование и выделение парниковых газов в болотах // Почвоведение. № 9. С. 1097–1105.
- Соина В.С., Лысак Л.В., Конова И.А., Лапыгина Е.В., Звягинцев Д.Г. 2012. Электронно-микроскопическое исследование наночастиц бактерий в почвах и подпочвенных отложениях // Почвоведение (в печати).
- Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А.Л. 2007. Микробиологическая трансформация азота в почве. М.: ГЕОС. 137 с.
- Харанжевская Ю.А. 2006. Водно-физические свойства и гидротермический режим олиготрофного болота // Мат-лы 5-й науч. школы “Болота и биосфера”. Томск: Изд-во ЦНТИ. С. 271–277.
- Харитонов Г.В., Манучаров А.С., Васикова Э.Г. 1992. Влияние лигнинно-пометного компоста на реологические свойства глинистых дифференцированных почв Среднеамурской низменности // Почвоведение. № 7. С. 37–44.
- Юдина Н.В., Писарева С.И., Зверева А.В., Дмитрук С.Е., Калинкина Г.И. 1999. Полисахариды из торфов и мхов // Химия растительного сырья. № 4. С. 97–100.
- Якушев А.В. 2012. Кинетический метод определения физиологического состояния бактерий

- в почве // Б.Ф. Апарин (ред.). Мат-лы Межд. науч. конф. XV. Докучаевские молодёжные чтения "Почва как природная биогеомембрана". СПб.: ВВМ. С. 23–34.
- Aerts R., van Logtestijn R.S., Karisson P.S. 2006. Nitrogen supply differentially affects litter decomposition rates and nitrogen dynamics of sub-arctic bog species // *Oecologia*. Vol. 146. No. 4. P. 652–658.
- Aerts R., Verhoeven J.T.A., Whigham D.F. 1999. Plant-mediated controls on nutrient cycling in temperate fens and bogs // *Ecology*. Vol. 80. No. 7. P. 2170–2181.
- Albert R.A., Archambault J., Rossello-Mora R., Tindall B.J., Matheny M. 2005. *Bacillus acidicola* sp. nov., a novel mesophilic, acidophilic species isolated from acidic *Sphagnum* peat bogs in Wisconsin // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 55. P. 2125–2130.
- Appel H.M. 1993. Phenolics in ecological interactions: the importance of oxidation // *J. Chem. Ecol.* Vol. 19. P. 1521–1552.
- Balance S., Borsheim K.V., Christensen B.E. 2004. A unique 5-keto sugar in the leaves of *Sphagnum* moss: a review of the evidence // *Proceedings of the 12 th International Peat Congress*. Tampere, Finland. P. 100–103.
- Ballance S., Borsheim K.Y., Inngjerdingen K., Paulsen B.S., Christensen B.E. 2007. Partial characterization and reexamination of polysaccharides released by mild acid hydrolysis from the chlorite-treated leaves of *Sphagnum papillosum* // *Carbohydr. Polym.* Vol. 67. P. 104.
- Ballance S., Kristiansen K.A., Holt J., Christensen B.E. 2008. Interactions of polysaccharides extracted by mild acid hydrolysis from the leaves of *Sphagnum papillosum* with either phenylhydrazine, 0-phenylenediamine and its oxidation products or collagen // *Carbohydr. Polym.* Vol. 71. P. 550–558.
- Bending G.D., Read D.J. 1997. Lignin and soluble phenolic degradation by ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal fungi // *Mycol. Res.* Vol. 101. P. 1348–1354.
- Bergman J., Lundberg P., Nilsson M. 1999. Microbial carbon mineralisation in an acid surface peat: effects of environmental factors in laboratory incubations // *Soil Biol. Biochem.* Vol. 31. P. 1867–1877.
- Bohlin A.E., Hamalainen M. 1988. Multivariate evaluation of the significance of quantitative botanical analysis in peat 194 characterization // *Proc. 8th Int. Peat Congress*. Leningrad. P. 211–222.
- Bragazza L., Freeman C., Jones T. et al. 2006. Atmospheric nitrogen deposition promotes carbon loss from peat bogs // *PNAS*. Vol. 51. P. 19386–19389.
- Brake M., Hoper H., Joergensen R.Z.G. 1999. Land use-induced changes in activity and biomass of microorganisms in raised bogs at different depths // *Soil Biol. Biochem.* Vol. 31. P. 1489–1497.
- Bredhold H., Galatenko O.A., Thgelhardt K. et al. 2007. Rare actinomycete bacteria from the shallow water sediment of the Trondheim fiord, Norway isolation, diversity and biological activity // *Environ. Microbiol.* Vol. 9. P. 2756–2764.
- Breeuwer P., De Reu J.C., Drocourt J., Romdouts F.M., Abee T. 1997. Nonanoic acid, a fungal self-inhibitor, prevents germination of *Rhizopus oligosporus* sporangiospores by dissipation of the pH gradient // *Appl. Environ. Microbiol.* P. 178–185.
- Burges A., Fenton E. 1953. The effect of carbon dioxide on the growth of certain soil fungi // *Trans. Br. Mycol. Soc.* Vol. 36. P. 104–108.
- Clymo R.S. 1964. The origin of acidity in *Sphagnum* bogs // *The Briologist*. Vol. 67. P. 427–431.
- Clymo R.S. 1970. The growth of *Sphagnum*: methods of measurement // *Journal of Ecology*. Vol. 58. P. 13–49.
- Coley P.D., Bryant J.P., Chapin F.S. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense // *Science*. Vol. 230. P. 895–899.

- Curtis P.J. 1969. Anaerobic growth of fungi // Trans. Br. Mycol. Soc. Vol. 53. P. 299–302.
- Dai T.S., Haavisto V.F., Sparling J.H. 1974. Water level fluctuation in a Northeastern Ontario peatland // Can. J. For. Res. Vol. 4. P. 76–81.
- Deak T. 2006. Environmental Factors Influencing Yeasts // C.A. Rosa, G. Peter (eds.). Biodiversity and Ecophysiology of Yeasts. The Yeast Handbook. Springer-Verlag. P. 263–303.
- Dedysh S.N. 2011. Cultivating uncultured bacteria from northern wetlands: knowledge gained and remaining gaps // Frontiers in microbiology. 16 September 2011 doi: 10.3389/fmicb.00184.
- Dedysh S.N., Derakshani M., Liesack W. 2001. Detection and enumeration of methanotrophs in acidic *Sphagnum* peat by 16S rRNA fluorescence in situ hybridisation, including the use of newly developed oligonucleotide probes for *Methylocella palustris* // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 67. P. 4850–4857.
- Dedysh S.N., Khmelenina V.N., Suzina N.E., Trotzenko Y.A., Semrau J.D., Liesack W., Tiedje J.M. 2002. *Methylocapsa acidiphila* gen. nov., sp. nov., a novel methane-oxidizing and dinitrogen-fixing acidophilic bacterium from *Sphagnum* bog // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. Vol. 52. P. 251–261.
- Dedysh S.N., Pankratov T.A., Belova S.E. et al. 2006. Phylogenetic analysis and in situ identification of bacteria community composition in an acidic *Sphagnum* peat bog // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 72. No. 3. P. 2110–2117.
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T. 1993. Compendium of Soil Fungi. IHW-Verlag. Vol. 1. 860 p.
- Dunberg A., Bohlin E., Geladi P., Albano C. 1987. Automated identification of peat components by means of microspectrophotometry // International Peat J. Vol. 2. P. 1–17.
- Durall D.M., Todd A.W., Trappe J.M. 1994. Decomposition of ¹⁴C-labelled substrates by ectomycorrhizal fungi in association with Douglas-fir // New Phytol. Vol. 127. P. 353–358.
- Edward U., Rogall T., Bloeker H., Ende M.D., Boettge E.C. 1989. Isolated and direct complete nucleotide determination of entire genes, characterization of gene coding for 16 S ribosomal RNA // Nucl. Acids Res. Vol. 17. P. 7843–7853.
- Feller G., Narinx E., Arpigny J.L., Zekhnini Z., Swings J., Gerday C. 1994. Temperature dependence of growth, enzyme secretion and activity of psychrophilic Antarctic bacteria // Applied Microbiology and Biotechnology. Vol. 41. P. 477–479.
- Felske A., Akkermans A.D.L., De Vos W.M. 1998. Quantation of 16S RNAs in complex bacterial communities by multiple competitive reverse transcription-PCR in temperature gradient gel electrophoresis // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 64. P. 4581–4587.
- Fennera N., Freeman C., Reynolds B. 2005. Hydrological effects on the diversity of phenolic degrading bacteria in a peatland: implications for carbon cycling // Soil Biol. Biochem. Vol. 37. P. 1277–1287.
- Francez A.J., Gogo S., Josselin N. 2000. Distribution of potential CO₂ and CH₄ production, denitrification and microbial biomass C and N in the profile of a restored peatland in Brittany (France) // Europ. J. Soil Biol. Vol. 36. P. 161–168.
- Freeman C., Ostle N.J., Fenner N., Kang H. 2004. A regulator role for phenol oxidase during decomposition in peatlands // Soil Biol. Biochem. Vol. 36. No. 10. P. 1663–1667.
- Garmo-Sousa. 1969. Distribution of yeast in nature // A.H. Rose (ed.). The yeasts. Biology of yeasts. Vol. 1. London and N.Y.: Acad. Press. P. 82–89.
- Glagolev M.V., Belova S.E., Smagin A.V., Golyshev S.A., Tarasov A.L. 1999. Bubble's mechanism of gas transfer in the wetland soil // Proceedings of the Seventh Symposium on the Joint Siberian Permafrost Studies between Japan and Russia in 1998. Tsukuba: Isebu. P. 132–142.
- Glagolev M.V., Smagin A.V., Lebedev V.S., Shnyrev N.A., Nozhevnikova A.N. 2001. Generation,

- mass-transfer and transformation of methane in peatland (on example of Bacharskoe wetland) // WSPCC, International Field Symposium West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: past and present. Noyabrsk, Russia. P. 79–81.
- Gobner A.S., Picardal F., Tanner R.S., Drake H.L. 2008. Carbon metabolism of the moderately acid-tolerant acetogen *Clostridium drakei* isolated from peat // FEMS Microbiol. Lett. Vol. 287. P. 236–242.
- Groudieva T., Kambourova M., Yusef H., Royter M., Grote R., Trinks H., Antranikian G. 2004. Diversity and cold-active hydrolytic enzymes of culturable bacteria associated with Arctic sea ice, Spitzbergen // Extremophiles. Vol. 8. P. 475–488.
- Gundlapally S.N. Reddy, Jogadhenu S.S. Prakash, Vadivel Prabahar, Genki I. Matsumoto E. 2003. Stackebrandt and Sisintly Shivaji. *Kocuria polaris* sp. nov., an orange-pigmented psychrophilic bacterium isolated from an Antarctic cyanobacterial mat sample // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. Vol. 53. P. 183–187.
- Hajek T. 2009. Habitat and species control on Sphagnum production and decomposition in a mountain raised bog // Boreal Env. Res. Vol. 14. P. 947–958.
- Hajek T., Adamec L. 2009. Mineral nutrient economy in competing species of Sphagnum mosses // Ecological Research. Vol. 24. P. 291–302.
- Hajek T., Ballance S., Limpens J., Zijlstra M., Verhoeven J.T.A. 2011. Cell-wall polysaccharides play an important role in decay resistance of Sphagnum and actively depressed decomposition in vitro // Biogeochemistry. Vol. 103. P. 45–57.
- Hakvag S., Fjervik E., Josefsen K.D., Ian E., Ellingsen T.E., Zotchev S.B. 2008. Characterization of *Streptomyces* spp. isolated from the Sea Surface Microlayer in the Trondheim Fjord, Norway // Mar. Drugs. Vol. 6. No. 4. P. 620–635.
- Hirsch C.F. 1983. Novel method for selective isolation of actinomycetes // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 46. No. 4. P. 925–927.
- Hutchinson L.J. 1990. Studies on the systematic of ectomycorrhizal fungi in axenic culture. II. The enzymatic degradation of selected carbon and nitrogen compounds // Can. J. Bot. Vol. 68. P. 1522–1530.
- Ivanov A.A., Yudina N.V., Korotkova E.L., Lomovsky O.I. 2008. Antioxidants in the water-soluble carbohydrate fractions of the moss *Sphagnum fuscum* and sphagnum peat // Solid Fuel Chemistry. Vol. 42. No. 2. P. 68–73.
- Jaatinen K., Laiho R., Vuorenmaa A., Castillo U., Minkkinen K., Pennanen T., Pettila T., Fritze H. 2008. Responses of aerobic microbial communities and soil respiration to water-level draw-down in a northern boreal fen // Environ. Microbiol. Vol. 10. P. 339–353.
- Johnson L.C., Damman A.W.H., Malmer N. 1990. Sphagnum macrostructure as an indicator of decay and compaction in peat cores from an ombrotrophic south Swedish peat-bog // J. Ecol. Vol. 78. P. 633–647.
- Kaellman S. 1994. Salicylic compounds and antibacterial activity in wild plants // Svevsk Botanisk Tidskrift. Vol. 88. P. 97–101.
- Kang H., Freeman C., Park S.S., Chun J. 2005. N-Acetylglucosaminidase activities in wetlands: a global survey // Hydrobiologia. Vol. 532. P. 103–110.
- Kechavarzi C., Dawson Q., Bartlett M., Leeds-Harrison P.B. 2010. The role of soil moisture, temperature and nutrient amendment on CO₂ efflux from agricultural peat soil microcosms // Geoderma. Vol. 154. P. 203–210.
- Khripovich A.A. 2009. Biological activity of water-ethanol extracts from peat and alkaloids isolated from them // Solid Fuel Chemistry. Vol. 43. No. 3. P. 150–152.

- Klein W., Weber M.H.W., Marahiel M.A. 1999. Cold shock response of *Bacillus subtilis*: Isoleucine-dependent switch in the fatty acid branching pattern for membrane adaptation to low temperatures // *J. Bacteriol.* Vol. 181. No. 17. P. 5341–5349.
- Kristiansen K.A. 2009. Detection and significance of nonterminal carbonyl groups in water soluble polycaccharides. Thesis for degree of doctor ingenior. Trondheim: Norwegian University of science and technology. 29 p.
- Kuhner C.H., Matthies C., Acker G., Schmittroth M., Gussner A.S., Drake H.L. 2000. *Clostridium akagii* sp. nov. and *Clostridium acidisoli* sp. nov.: acid-tolerant, N₂-fixing clostridia isolated from acidic forest soil and litter // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 50. P. 873–881.
- Kulichevskaya I.S., Suzina N.E., Liesack W., Dedysh S.N. 2010. *Bryobacter aggregatus* gen. nov., sp. nov., a peat-inhabiting, aerobic chemo-organotroph from subdivision 3 of the Acidobacteria // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 60. P. 301–306.
- Kulichevskaya I.S., Ivanova A.O., Baulina O.I. et al. 2008. *Singulisphaera acidiphila* gen. nov., sp. nov., a non-filamentous, isosphaera-like Planctomycete from acidic northern wetlands // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 58. P. 1186–1193.
- Kulichevskaya I.S., Ivanova A.O., Belova S.E. et al. 2007. *Schlesneria palidicola* gen. nov., sp. nov., the first acidophilic member of the order Planctomycetales, from *Sphagnum*-dominated boreal wetlands // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 57. P. 2680–2687.
- Kurtzman C.P., Fell S.W. (eds.). 1998. The yeasts, a taxonomic study. (4th ed.). Amsterdam, The Netherlands: Elsevier Sci. B.V. 1055p.
- Laiho R. 2006. Decomposition in peatlands: reconciling seemingly contrasting results on the impacts of lowered water levels // *Soil Biol. Biochem.* Vol. 38. No. 8. P. 2011–2024.
- Li W.-J., Zhang L.-P., Xu P., Cui X.-L., Lu Z.-T., Xu L.-H., Jiang C.-L. 2002. *Streptomyces beijingensis* sp. nov., a psychrotolerant actinomycete isolated from soil in China // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 52. P. 1695–1699.
- Limpens J., Berendse F. 2003. How litter quality affects mass loss and N loss from promotes carbon loss from decomposition *Sphagnum* // *Oikos*. Vol. 103. P. 537–547.
- Ling He, Xiang Wu, Xinating Sun. 2009. Effects of Temperature and Water Level Changes on Enzyme Activities in Two Typical Peatlands: Implications for the Responses of Carbon Cycling in Peatland to Global Climate Change // *Int. Conf. on Environ. Sci. and Inform. Appl. Technol.* Wuhan, China. P. 18–22.
- Lysak L.V., Lapygina E.V., Konova I.A. 2009. The physiological status of bacteria in soil // *Eurasian Soil Science*. Vol. 42. Suppl. 1. No. 13.
- Macauley B.J., Griffin D.M. 1969. Effect of carbon dioxide and oxygen on the activity of some soil fungi // *Trans. Br. Mycol. Soc.* Vol. 53. P. 53–62.
- Mannisto M.K., Haggblom M.M. 2006. Characterization of psychrotolerant heterotrophic bacteria from Finnish Lapland // *System. and Appl. Microbiol.* Vol. 29. P. 229–243.
- Margesin R., Schumann P., Sproer C., Gounot A.M. 2004. *Arthrobacter psychrophenolicus* sp. nov., isolated from an alpine ice cave // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 54. No. 6. P. 2067–2072.
- Martin N.J., Siwasin J., Holding A.J. 1982. The bacterial population of a blanket peat // *J. Appl. Bacteriol.* Vol. 53. P. 35–48.
- Mellegard H., Stalheim T., Hormazabal V., Granum P.E., Hardy S.P. 2009. Antibacterial activity of sphagnum acid and other phenolic compounds found in *Sphagnum papillosum* against food-borne bacteria // *Letters in Appl. Microbiol.* Vol. 49. No. 1. P. 85–90.
- Metje M., Frenzel P. 2005. Effect of temperature on anaerobic ethanol oxidation and methanogenesis in acidic peat from a northern wetland // *Appl. and Environ. Microbiol.* Vol. 71. No. 12. P. 8191–8200.

- Mevs U., Stackebrandt E., Schuman P., Gallowski C. A., Hirsch P. 2000. *Modestobacter multiseptatus* gen. nov., sp. nov., a budding actinomycete from soil of the Asgard Range (Transantarctic Mountains) // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. Vol. 50. No. 1. P. 337–373.
- Molecular Probes, Inc. 1994. LIVE/DEAD BacLight bacterial viability kit (L 7012), instruction manual with appendix.
- Montenegro G., Portaluppi M.C., Salas F.A., Diaz M.F. 2009. Biological properties of the Chilean native moss *Sphagnum magellanicum* // Biol. Res. Vol. 42. No. 2. P. 233–237.
- Moore O. 1989. The ecology of peat-forming processes: a review // Int. J. Coal Geology. Vol. 12. P. 89–103.
- Morita Y., Tetsuya N., Quamrul H., Yuji M. et al. 1997. Cold-active enzymes from cold-adapted bacteria // J. Amer. Oil Chem. Soc. Vol. 74. No. 4. P. 441–444.
- Nilsson M., Baath E., Soderstrom B. 1992. The microfungus communities of a mixed mire in northern Sweden // Can. J. Bot. Vol. 70. P. 272–276.
- Nordbakken J.F., Ohlsen M., Hogberg P. 2003. Boreal bog plants: nitrogen sources and uptake of recently deposited nitrogen // Environ. Pollut. Vol. 126. P. 191–200.
- Opelt K., Berg G. 2004. Diversity and antagonistic potential of bacteria associated with bryophytes from nutrient-poor habitats of the Baltic Sea Coast // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 70. P. 6569–6579.
- Opelt K., Chobot V., Hadacek F., Schonmann S., Eberl L., Berg G. 2007. Investigations of the structure and function of bacterial communities associated with *Sphagnum* mosses // Environ. Microbiol. Vol. 9. No. 11. P. 2795–2809.
- Painter T.J. 1983. Residues of D-lyxo5-hexosulopyranuronic acid in *Sphagnum* holocellulose and their role in cross-linking // Carbohydrate Research. Vol. 124. P. 18–21.
- Painter T.J. 1991. Preservation in peat (a polysaccharide in sphagnum moss contains residues of an unstable keto-uronic acid which could explain know facts) // Chemistry and Industry. Vol. 12. P. 421–423.
- Painter T.J. 1998. Carbohydrate polymers in food preservation: an integrated view of the Maillard reaction with special reference to discoveries of preserved foods in *Sphagnum*-dominated peat bogs // Carbohydr. Polymers. Vol. 36. No. 4. P. 335–347.
- Painter T.J., Sorensen N.A. 1978. The cation-exchange of *Sphagnum* mosses: an unusual form of holocellulose // Carbohydr. Res. Vol. 66. P. 1–3.
- Palmer K., Drake H.L., Horn M.A. 2010. Association of Novel and Highly Diverse acid-tolerant denitrifiers with N₂O fluxes of an acid fen // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 76. No. 4. P. 1125–1134.
- Pankratov T.A., Ivanova A.O., Dedysh S.N., Liesack W. 2011. Bacterial populations and environmental factors controlling cellulose degradation in an acidic *Sphagnum* peat // Environ. Microbiol. Vol. 13. No. 7. P. 1800–1814.
- Pankratov T.A., Kulichevskaya I.S., Liesack W., Dedysh S.N. 2006. Isolation of aerobic, gliding, xylanolytic and laminarinolytic bacteria from acidic *Sphagnum* peatlands and emended description of *Chitinophaga arvensicola* Kampfer et al. // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. Vol. 56. No. 12. P. 2761–2764.
- Pankratov T.A., Serkebaeva Y.M., Kulichevskaya E.S. et al. 2008. Substrate-induced growth and isolation of Acidobacteria from acidic *Sphagnum* peat // ISME J. Vol. 2. P. 551–560.
- Pankratov T.A., Tindall B.J., Liesack W., Dedysh S.N. 2007. *Mucilaginibacter paludis* gen. nov., sp. nov. and *Mucilaginibacter gracilis* sp. nov., pectin-, xylan- and laminarin-degrading members of the family Sphingobacteriaceae from acidic *Sphagnum* peat bog // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. Vol. 57. P. 2349–2354.

- Podterob A.P., Zubets E.V. 2002. A history of the medicinal use of plants of the genus *Sphagnum* // Pharm. Chem. J. Vol. 36. No. 4. P. 192–194.
- Prabahar V. 2004. *Pseudonocardia antarctica* sp. novo an Actinomycetes from McMurdo Dry Valleys, Antarctica // Syst. Appl. Microbiol. Vol. 27. P. 66–71.
- Prub B.M., Francis K.P., von Stetten F., Scherer S. 1999. Correlation of 16S ribosomal DNA signature sequences with temperature-dependent growth rates of mesophilic and psychrotolerant strains of the *Bacillus cereus* group // J. Bacteriol. Vol. 181. No. 8. P. 2624–2630.
- Rasmussenb S., Wolffa C., Rudolphb H. 1995. Compartmentalization of phenolic constituents in sphagnum // Phytochemistry. Vol. 38. P. 35–39.
- Reddy G.S.N., Prakash J.S.S., Matsumoto G.I., Stackebrandt E., Shivaji S. 2002. *Arthrobacter roseus* sp. nov., a psychrophilic bacterium isolated from an Antarctic cyanobacterial mat sample // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. Vol. 52. P. 1017–1021.
- Rice A.V., Currah R.S. 2006. *Oidiiodendron maius*: Saprobe in Sphagnum Peat, Mutualist in Ericaceous Roots? // Soil Biology. Vol. 9. Pt. 2. P. 227–246.
- Rudolph H., Samland J. 1985. Occurrence and metabolism of sphagnum acid in the cell walls of bryophytes // Phytochemistry. Vol. 24. No. 4. P. 745–749.
- Salo K. 1993. The composition and structure of macrofungus communities in boreal upland type forests and peatlands in North Karelia, Finland. // Karstenia. Vol. 33. P. 61–99.
- Salonen V., Saari V. 1990. Generic composition of macrofungus communities on virgin mire site types in Central Finland // Ann. Bot. Fenn. Vol. 27. P. 33–38.
- Sampaio J.P. 1999. Utilization of low molecular weight aromatic compounds by heterobasidiomycetous yeasts: taxonomic implications // Can. J. Microbiol. Vol. 45. P. 491–512.
- Sheridan P.P., Brenchley J.E. 2000. Characterization of asalt-tolerant family β -galactosidase from a psychrophilic Antarctic *Planococcus* isolate // Appl. Environ. Microbiol. Vol. 66. P. 2438–2444.
- Soares A., Guieysse B., Deglado O., Mattiasson B. 2003. Aerobic biodegradation of nonylphenol by cold-adapted bacteria // Biotechnol. Lett. Vol. 25. No. 9. P. 731–738.
- Stalheim T., Balance S., Christensen B.E., Granum P.E. 2009. Sphagnum — pectin-like polymer isolated from Sphagnum moss can inhibit the growth of some typical food spoilage and food poisoning bacteria by lowering the pH // J. Appl. Microbiol. Vol. 106. No. 3. P. 967–976.
- Tabak H.H. and Cooke W.B. 1968. Growth and metabolism of fungi in an atmosphere of nitrogen // Mycologia. Vol. 69. P. 115–140.
- Thormann M.N., Bayley S.E., Currah R.S. 2004. Microcosm tests of the effects of temperature and microbial species number on the decomposition of *Carex aquatilis* and *Sphagnum fuscum* litter from southern boreal peatlands // Can. J. Microbiol. Vol. 50. P. 793–802.
- Thormann M.N., Currah R.S., Bayley S.E. 2001. Microfungi isolated from *Sphagnum fuscum* from a southern boreal bog in Alberta, Canada // Bryologist. Vol. 104. P. 548–559.
- Thormann M.N., Currah R.S., Bayley S.E. 2002. The relative ability of fungi from *Sphagnum fuscum* to decompose selected carbon substrates // Can. J. of Microbiol. Vol. 48. P. 204–211.
- Thormann M.N., Currah R.S., Bayley S.E. 2003. Succession of microfungi assemblages in decomposing peatland plants // Plant & Soil. Vol. 250. P. 323–333.
- Thormann M.N., Currah R.S., Bayley S.E. 2004. Patterns of distribution of microfungi in decomposing bog and fen plants // Can. J. Bot. Vol. 82. P. 710–720.
- Thormann M.N., Rice A.V. 2007. Fungi from peatlands // Fungal Diversity. Vol. 24. P. 241–299.
- Trotsenko Y.A., Khmelena V.N. 2005. Aerobic methanotrophic bacteria of cold ecosystems // Feems Micr. Ecology. Vol. 53. No. 1. P. 15–26.
- Tsuneda A., Chen M.N., Currah R.S. 2001a. Characteristics of a disease of *Sphagnum fuscum* caused by *Scleroconidioma sphagnicola* // Can. J. Bot. Vol. 79. P. 1217–1224.

- Tsuneda A., Thormann M.N., Currah R.S. 2001b. Modes of cell-wall degradation of *Sphagnum fuscum* by *Acremonium* cf. *curvulum* and *Oidiodendron maius* // *Can. J. Bot.* Vol. 79. P. 93–100.
- Turetsky M.R., Crow S.E., Evans R.J., Vitt D.H., Wieder R.K. 2008. Trade-offs in resource allocation among moss species control decomposition in boreal peatlands // *J. Ecol.* Vol. 96. P. 1297–1305.
- Turetsky M.R., Wieder R.K., Williams C.J., Vitt D.H. 2000. Organic matter accumulation, peat chemistry, and permafrost melting in peatlands of boreal Alberta // *Ecoscience*. Vol. 7. P. 379–392.
- Untiedt E., Mueller K. 1985. Colonization of *Sphagnum* cells by *Lyophyllum palustre* // *Can. J. Bot.* Vol. 63. P. 757–761.
- Van Breemen N. 1995. How *Sphagnum* bogs down other plants // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 10. P. 270–275.
- Vasilyeva L.V., Omelchenko M.V., Berestovskaya Y.Y., Lysenko A.M., Abraham W.R., Dedysh S.N., Zavarzin G.A. 2006. *Asticcacaulis benevestitus* sp. nov., a psychrotolerant, dimorphic, prosthecate bacterium from tundra wetland soil // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol. 56. P. 2083–2088.
- Verhoeven J.T.A., Maltby E., Schmitz M.B. 1990. Nitrogen and phosphorus mineralization in fens and bogs // *J. Ecol.* Vol. 78. P. 713–726.
- Verhoeven J.T.A., Toth E. 1995. Decomposition of *Carex* and *Sphagnum* litter in fens: effect of litter quality and inhibition by living tissue homogenates // *Soil Biol. Biochem.* Vol. 27. P. 271–275.
- Wainwright M., Ali T.A., Killham K. 1994. Anaerobic growth of fungal mycelium from soil particles onto nutrient-free silica gel // *Mycol. Res.* Vol. 98. No. 7. P. 761–762.
- Waksman S.A. 1938. Humus, origin chemical composition and importance in nature. Baltimore, London: Williams-Wilkins Co. 100 p.
- Waldrop M.P., Zak D.R., Sinsabaugh R.L., Gallo M., Lauber S. 2004. Nitrogen deposition modifies soil carbon storage through changes in microbial enzymatic activity // *Ecological Applications*. Vol. 14. P. 1172–1177.
- Walsh J.H., Stewart C.S. 1971. Effect of temperature, oxygen and carbon dioxide on cellulolytic activity of some fungi // *Trans. Br. Mycol. Soc.* Vol. 57. No. 1. P. 75–84.
- Walsh J.H. 1971. Growth and deteriorative ability of fungi at low oxygen tensions // *Proceedings of the 2nd Int. biodeterioration symp.*, Lunteren, The Netherlands. Appl. Sci. publ. limited. *Biodeterioration of materials*. Vol. 2. P. 152–161.
- Waughman G.J., Bellamy D.J. 1980. Nitrogen Fixation and the Nitrogen Balance in Peatland Ecosystems // *Ecology*. Vol. 61. P. 1185–1198.
- Wells J.M., Uota M. 1970. Germination and growth of five fungi in low-oxygen and high-carbon dioxide atmosphere // *Phytopathology*. Vol. 60. P. 50–53.
- Wheatley R.E., Greaves M.P., Inkson R.H.E. 1976. The aerobic bacterial flora of a raised bog // *Soil Biol. Biochem.* Vol. 8. P. 453–460.
- Winsborough C., Basiliko N. 2010. Fungal and bacterial activity in northern peatlands // *Geomicrobiol. J.* Vol. 27. P. 315–320.
- Zaccone C., Said-Pullicino D., Gigliotti G., Miano T.M. 2008. Diagenetic trends in the phenolic constituents of *Sphagnum*-dominated peat and its corresponding humic acid fraction // *Organic Geochemistry*. Vol. 39. No. 7. P. 830–838.

Научное издание

**Функционирование микробных комплексов верховых торфяников —
анализ причин медленной деструкции торфа.**

**Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 128 с., ил.
*при участии ИП Михайлова К.Г.***

Верстка: Я.В. Евсеева
Главный редактор издательства К.Г. Михайлов

Для заявок:
123100, Москва, а/я 16, Издательство КМК
электронный адрес mikhailov2000@gmail.com
<http://avtor-kmk.ru>

Подписано в печать 04.02.2013. Тираж 400 экз. (1-й завод)
Формат 70×100/16. Объем 8 п.л. Уч.-изд.л. 10,4. Бумага офсетная.
Отпечатано в ППП «Типография «Наука», 121099 Москва, Шубинский пер., 6
Зак. № 2316

Функционирование микробных комплексов в верховых торфяниках — анализ причин медленной деструкции торфа. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 128 с., ил.

В монографии приводятся и обсуждаются результаты многолетних исследований авторов в области изучения физико-химических и микробиологических свойств торфяных почв Европейской и Азиатской (Западная Сибирь) частей России. Основное внимание при этом акцентируется на проблему медленной деструкции торфа в верховых торфяниках. Установлено, что в верховых торфяниках содержится огромная грибная биомасса, в её структуре доминирует активный компонент — мицелий. Однако его жизнеспособность, как и прорастание спор грибов, падает с глубиной. Низкое разнообразие и низкая доля бактерий гидролитического блока в этих почвах связаны, возможно, с ингибирующим действием сфагнолов. Кислая реакция среды, низкие температуры и недостаток питательных элементов не являются главными факторами, ограничивающими деструкцию торфа. Наиболее значимым фактором, обеспечивающим замедленную деструкцию сфагнома на первых этапах сукцессии, является сложный полисахаридный состав стеблей сфагнома, который с трудом используется в качестве источника углерода даже грибами. В толще торфяников в качестве факторов, ограничивающих деструкцию торфа, наиболее значимыми представляются обилие фенольных соединений и анаэробные условия, в которых эти вещества обладают особой токсичностью и не дают работать гидролитическим ферментам.

