

# ЭКОЛОГИЯ И ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 579.222.4

М. А. Сергеева, А. М. Хохлова

## МИКРОБНАЯ БИОМАССА И ЕЕ АКТИВНОСТЬ В ТОРФЯНЫХ БОЛОТАХ СИБИРИ

Изучена микробная активность олиготрофного, эвтрофного и мезотрофного торфяных болот Сибири методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД). Установлено, что интенсивность микробиологических процессов зависит от типа торфяного болота и гидротермических условий. Наиболее высокая микробная биомасса отмечалась в торфяной залежи олиготрофного болота (4,16 мг/г с. т.), минимальные значения фиксировались в торфяной залежи мезотрофного болота (3,29 мг/г с. т.), но интенсивность дыхания была выше в болоте эвтрофного типа. Функционирование микробных сообществ изученных торфяных болот находится в пределах природной вариабельности и свидетельствует об их экологической устойчивости.

**Ключевые слова:** Сибирь, торфяные болота, микробиологическая активность, метод СИД, микробная биомасса, базальное дыхание, метаболический коэффициент.

### Введение

Современные экологические проблемы повысили интерес исследователей к оценке активности живого компонента различных экосистем – микроорганизмов. Использование микробиологического показателя, который реально отражает состояние экосистемы, очень важно для целей экологического мониторинга. Высокая чувствительность микробных сообществ к изменениям окружающей среды во многих случаях позволит дать характеристику состояния экосистемы, в том числе и при неблагоприятных воздействиях [1–3].

Микробиологические особенности торфяных болот Сибири изучались многими авторами [4–12]. Долгое время основным способом определения численности микроорганизмов был метод посева [4–7, 10], затем начали использовать прямые микроскопические методы (люминесцентной микроскопии), которые позволяют выявить запасы и соотношение основных компонентов микробной биомассы в торфяных болотах [8, 12–14]. Однако все эти методы не позволяют судить об активности микроорганизмов, поэтому количественная оценка биомассы торфов остается неопределенной, а вопросы, связанные с ее функционированием, – до сих пор неясными. Для характеристики активности почвенной микрофлоры предлагается использовать несколько параметров, однако многие из них сводятся к измерению скорости субстрат-индуцированного дыхания – СИД (substrate-induced respiration rate – SIR) и дальнейшему расчету микробной биомассы [1, 15, 16].

Метод СИД входит в перечень стандартных параметров, характеризующих биологические свойства почв в ряде зарубежных стран [17, 18], поэтому применение этого метода является новым

и весьма эффективным подходом в экологических исследованиях, проводимых в нашей стране. При этом следует отметить, что работ, которые оценивают микробные сообщества торфяных болот методом СИД, очень мало [9, 11, 19, 20].

Цель работы – изучить особенности микробиологической активности торфяных болот разного типа.

### Материалы и методы

Исследования проводились на трех болотах. Два из них расположены на территории южно-таежной подзоны Западной Сибири: олиготрофное болото Васюганское (п. Польшанка, Бакчарский район Томской области) и эвтрофное болото Таган (с. Тахтамышево, Томский район Томской области), одно болото расположено в Турочакском районе Республики Алтай – мезотрофное болото Кутюшское.

Олиготрофное болото Васюганское – самое крупное в мире, его площадь 5,27 млн га. Исследования проводились на пункте 3 (п. 3) его северо-восточных отрогов, расположенных в районе п. Польшанка Бакчарского района Томской области. Мощность торфяной залежи (ТЗ) – 3 м, она имеет смешанный топяной вид строения и подстилается глинами с включениями ракушек. В основании залежи лежит слой низинного осокового торфа, далее следует прослойка переходного древесно-сфагнового торфа и верховой торф двух видов – магелланикум и фукум. Степень разложения торфа увеличивается вниз по залежи от 5 % до 45 %. Торфа сильнокислые и кислые ( $pH_{\text{сол}}$  2,4–4,5), низкосолевые (1,4–5,5 %).

Эвтрофное болото Таган расположено в древней ложбине стока р. Томи, в 0,4 км на северо-запад от с. Тахтамышево, подстилающимися породами

служат пески, супеси и суглинки. Исследования проводились на пункте 1 (п. 1), ТЗ которого имеет мощность около 3 м и сформирована травяным и древесно-травяным торфами. Торфа слабокислые, хорошо разложившиеся, зольность варьирует от 6,6 до 17,2 %.

Торфяное мезотрофное болото Кутюшское расположено на расстоянии 6,3 км на северо-восток от районного центра Турочак. Средняя глубина торфяной залежи – 1,5 м. На глубине 175–125 см залегает шейхцериевый и пушицево-шейхцериевый переходный торф со степенью разложения 35 % и зольностью 7,6 %, выше располагается слой магелланикум торфа со степенью разложения 10–0 % и зольностью 4,6–6,1 %. Реакция среды торфов 4,1–3,4 [21].

На всех исследуемых объектах образцы на микробиологический анализ отбирались в мае, июле и сентябре 2013 г. торфяным буром ТБГ-1. Для отбора образцов на каждом торфяном болоте были выбраны поверхностные (аэробные), придонные (анаэробные) и срединные слои торфяных залежей: Васюганское – 0–50 см, 100–150, 200–250 см; Таган – 0–25 см, 100–125, 250–275 см; Кутюшское – 0–25 см, 25–50, 150–175 см. Параллельно проводили наблюдения за гидротермическим режимом торфяных залежей болот.

Лабораторные исследования проводились в Испытательной лаборатории (№ РОСС RU.0001.516054). Определение респирометрических микробиологических показателей (базальное дыхание (БД), микробная биомасса (МБ), микробный метаболический коэффициент (QR)) проводилось методом субстрат-индуцированного дыхания.

Субстрат-индуцированное дыхание (СИД) оценивали по скорости начального максимального дыхания микроорганизмов после добавления к торфу глюкозо-минеральной смеси [22, 23]. В стеклянные флаконы объемом 250 мл помещали 2 г торфа и добавляли 0,1 мл глюкозо-минеральной смеси (ГМС) [24]. Флаконы герметично закрывали пробками, фиксировали время и инкубировали при 25 °С. Спустя 3 ч отбирали пробу воздуха из флакона и вводили в газовый хроматограф «Кристалл-5000.1».

Микробную биомассу торфа рассчитывали на сухую навеску и определяли путем пересчета скорости субстрат-индуцированного дыхания по формуле:

$МБ (мг/г \text{ сухого торфа}) = (СИД \cdot 40,04 + 0,37) \cdot k_w$ , где  $k_w$  – коэффициент влажности торфа [22].

Базальное дыхание (БД) измеряли по скорости выделения  $CO_2$  торфом за 24 ч инкубации при температуре 25 °С. Скорость продуцирования диоксида углерода определяли хроматографически, как описано для СИД, но вместо раствора ГМС добав-

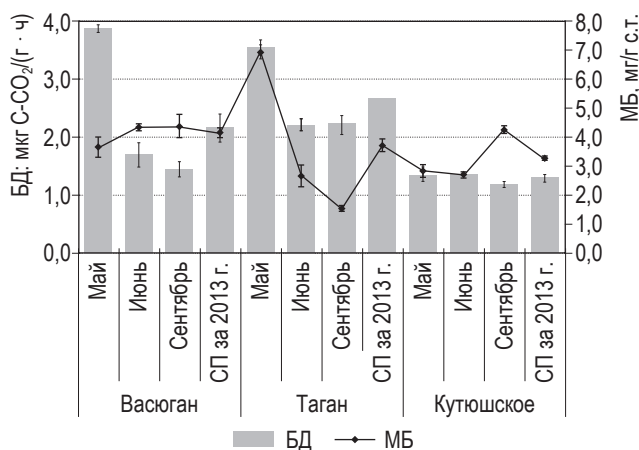
ляли воду. Скорость БД выражали в  $мкг \text{ C-CO}_2 / (г \cdot ч)$ .

Микробный метаболический (QR) коэффициент рассчитывали как отношение БД к СИД [22].

Статистическая обработка данных проведена с использованием программы Microsoft Excel, в рисунках приведены средние арифметические значения с двухсторонним доверительным интервалом.

### Результаты и обсуждения

Проведенные исследования показали, что в среднем для вегетационного периода 2013 г. наиболее высокая микробная биомасса отмечалась в торфяной залежи олиготрофного болота Васюганское (4,16 мг/г с. т. с пределами – 1,66–8,28 мг/г с. т.). Минимальные значения микробной биомассы фиксировались в торфяной залежи мезотрофного болота Кутюшское (3,29 мг/г с. т. с пределами 0,78–6,94 мг/г с. т.). Эвтрофная торфяная залежь болота Таган по биомассе микроорганизмов занимала промежуточное положение (среднее – 3,74 мг/г с. т., пределы – 0,41–13,43 мг/г с. т.) (рис. 1). Несмотря на более высокую микробную биомассу, олиготрофное болото характеризовалось невысокой интенсивностью базального дыхания (1,51  $мкг \text{ C-CO}_2 / (г \cdot час)$ ), в то время как в эвтрофном болоте Таган интенсивность базального дыхания в среднем для 2013 г. была выше почти в 2 раза при меньшей биомассе микроорганизмов. Минимальные значения дыхания отмечались в мезотрофном болоте Кутюшское (1,30  $мкг \text{ C-CO}_2 / (г \cdot час)$ ).



СП – средние показатели, БД – базальное дыхание, МБ – микробная биомасса

Рис. 1. Изменение микробной биомассы и интенсивности дыхания на болотах Сибири в среднем за 2013 г.

Анализируя изменение респирометрических микробиологических показателей исследуемых болот по месяцам, следует отметить, что олиготрофное болото Васюганское характеризовалось незначительными изменениями микробной биомассы

(3,70–4,42 мг/г с. т.), небольшой максимум пришелся на сентябрь (рис. 1). Аналогичная закономерность отмечалась и в торфяной залежи мезотрофного болота Кутюшское, но содержание МБ в сентябре достигло 4,28 мг/г с. т., что в 2 раза превысило весенне-летние значения (2,87 и 2,72 мг/г с. т.). Наиболее интенсивные колебания биомассы микроорганизмов отмечались в эвтрофной торфяной залежи болота Таган, максимум пришелся на май (6,98 мг/г с. т.), минимум – на сентябрь (1,55 мг/г с. т.).

Интенсивность базального дыхания имела общую закономерность для олиготрофного и эвтрофного болот: максимум был зафиксирован в весенний период (3,90 и 3,56 мкг С–СО<sub>2</sub>/(г·ч)), лето и осень характеризуются практически одинаковой интенсивностью БД (1,71 и 1,46 мкг С–СО<sub>2</sub>/(г·ч) – олиготрофное Васюганское болото; 2,23 мкг С–СО<sub>2</sub>/(г·ч) – эвтрофное болото Таган). Мезотрофное болото Кутюшское отличается равномерной интенсивностью БД на протяжении всего вегетационного периода 2013 г. (1,19–1,37 мкг С–СО<sub>2</sub>/(г·ч)).

Следует также отметить, что в каждый из рассматриваемых месяцев интенсивность дыхания с глубиной изменялась незначительно, несмотря на постоянное (и часто значительное) изменение микробной биомассы. Поэтому в дальнейшем для выбранных глубин остановимся на анализе средних для вегетационного периода 2013 г. значений.

Для верхового и низинного болот характерна общая закономерность в распределении микробной биомассы по исследуемым слоям торфяной залежи (рис. 2). Максимум МБ отмечался в аэробном слое (Васюганское – 7,41 мг/г с. т.; Таган – 6,98 мг/г с. т.), в переходном и анаэробном слоях МБ уменьшалась в верховом болоте примерно в 3 раза (2,21 и 2,85 мг/г с. т.), в низинном – в 4,5 (1,53 и 1,54 мг/г с. т.). Следует отметить, что для низинных болот аналогичная закономерность ранее была отмечена другими исследователями, которые также работали на территории Сибири. В работах [9] и [11] было

показано, что наиболее высокие значения микробной биомассы отмечаются в поверхностных слоях, на глубине 50 см МБ снижается более чем в 4 раза, но далее, с увеличением глубины, практически не изменяется. Данные, полученные для верхового болота, отличаются от результатов других исследователей. Так, в работе [9] показано, что максимум МБ приходится на анаэробные слои, а в работе [11] говорится, что с глубиной МБ не снижается, и на глубине 250 см ее значения сопоставимы с таковыми аэробного верхнего горизонта. Аналогичная закономерность отмечалась и в наших исследованиях, проводимых в 2012 г. на отрогах Васюганского болота, где было показано, что изменения биомассы микроорганизмов в торфяном профиле в среднем за сезон по глубине незначительны [25]. Возможно, очень высокая численность микроорганизмов в верхних горизонтах связана с особенностями погодных условий 2013 г.

Особенностью вегетационного периода 2013 г. был очень влажный прохладный май, что повлияло на УБВ, который на эвтрофном болоте весной и в первой половине лета находился выше поверхности, а на олиготрофном незначительно ниже. Возможно, в результате затопления аэробных слоев в мае 2013 г. в них происходило развитие анаэробной и факультативно-анаэробной микрофлоры, в то время как в 2012 г. развивалась лишь аэробная микрофлора.

Следует отметить, что несмотря на более высокую биомассу микроорганизмов в торфяной залежи олиготрофного болота, интенсивность базального дыхания была выше в эвтрофной торфяной залежи. Так, в аэробном слое олиготрофного болота интенсивность БД составила 2,4 мкг С–СО<sub>2</sub>/(г·ч), при МБ 7,41 мг/г с. т. В аналогичном слое эвтрофного болота МБ была несколько ниже (6,98 мг/г с. т.), а интенсивность БД выше в 1,5 раза (3,6 мкг С–СО<sub>2</sub>/(г·ч)). С глубиной в обоих болотах интенсивность БД снижалась, что, возможно, указывает на прекращение деятельности гетеротрофов

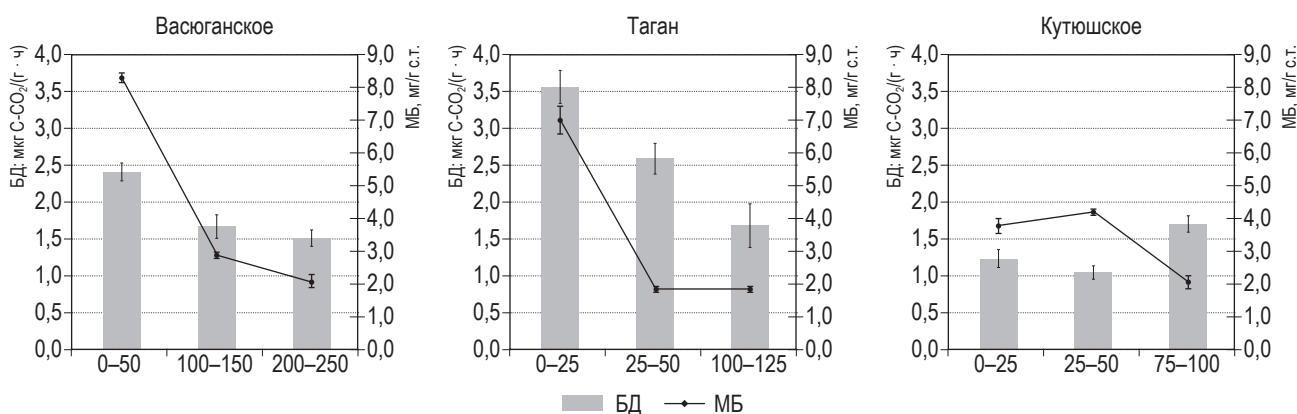


Рис. 2. Изменение микробной биомассы и интенсивности дыхания по профилю торфяной залежи в среднем за 2013 г.

и переход на другие механизмы разложения органики [11]. В целом как в олиготрофном, так и в эвтрофном болоте интенсивность дыхания микроорганизмов (БД) коррелировала с МБ ( $r = 0,76$  и  $0,83$  соответственно).

Отдельно следует остановиться на изменении микробной биомассы и интенсивности ее дыхания в торфяной залежи мезотрофного болота Кутюшское. Значения микробной биомассы в этом болоте с глубиной изменялись незначительно, максимум приходился на аэробный и переходный слои (3,76 и 4,13 мг/г с. т. соответственно), в анаэробных слоях МБ уменьшалась примерно в 2 раза (1,84 мг/г с. т.) (рис. 2). Интенсивность базального дыхания с глубиной изменялась незначительно (1,25–1,69 мкг С–СО<sub>2</sub>/(г·ч)), корреляция с микробной биомассой, характерная для верхового и низинного болот, не выявлена.

Значения метаболического коэффициента, который является критерием устойчивости микробных сообществ и индикатором эффективности использования субстрата [26], в среднем для вегетационного периода 2013 г. во всех исследуемых болотах не превышал 1 (Васюганское и Таган – 0,32; Кутюшское – 0,27), характеризуя тем самым стабильное функционирование микробных сообществ в них (рис. 3).

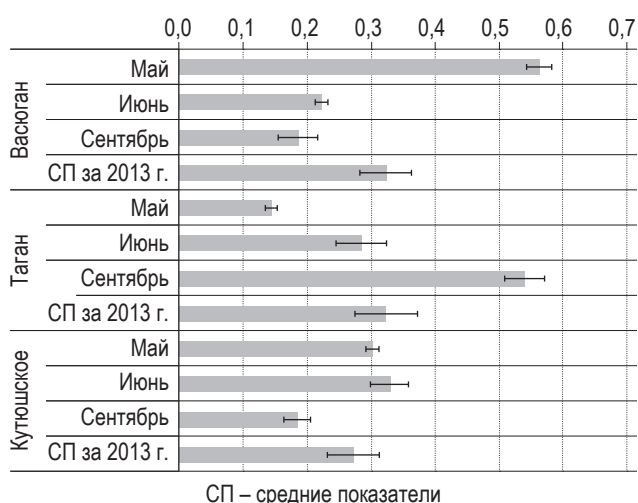


Рис. 3. Изменение микробного метаболического коэффициента (QR = БД / СИД) на болотах Сибири

В рассматриваемые месяцы в среднем для залежей наиболее существенный характер колебаний микробного метаболического коэффициента отмечался в олиготрофном и эвтрофном болотах, но при

этом динамика изменений QR была различна. В эвтрофном болоте Таган минимальные значения коэффициента были в мае – 0,14, максимальные – в сентябре 0,56. В олиготрофном болоте, наоборот, максимум в мае (0,56), минимум – в сентябре (0,19). Мезотрофное болото Кутюшское отличалось незначительным изменением QR по месяцам.

Аналогичные закономерности отмечались и при анализе коэффициента метаболической активности по профилю торфяной залежи исследуемых болот. В среднем для сезона наиболее существенный характер колебаний QR по залежи отмечался в эвтрофном болоте (0,21–1,06), в мезотрофном болоте изменения значений коэффициента метаболической активности были менее интенсивны (0,22–0,51). Наиболее существенный характер колебаний значений QR эвтрофного и олиготрофного болот указывают на меньшую их устойчивость к воздействию внешних факторов среды по сравнению с мезотрофным болотом. Отсутствие значительных различий в величине QR мезотрофного болота, согласно работе [27], может свидетельствовать об устойчивом протекании микробных процессов, связанных с трансформацией углерода.

### Заключение

Полученные результаты позволяют сделать определенные выводы относительно интенсивности микробиологических процессов, происходящих в разных торфяных болотах Сибири. Установлено, что интенсивность микробиологических процессов зависит от типа торфяного болота и гидротермических условий. По величине микробной биомассы исследуемые болота можно расположить в ряд: олиготрофное болото Васюганское > эвтрофное болото Таган > мезотрофное болото Кутюшское. По интенсивности базального дыхания: эвтрофное болото Таган > олиготрофное болото Васюганское > мезотрофное болото Кутюшское. Значения метаболического коэффициента, который во всех исследуемых болотах не превышал 1, отражают стабильное функционирование микробных сообществ.

*Работа выполнена при поддержке Минобрнауки (госзадание ТГПУ № 174). Авторы выражают признательность сотрудникам лаборатории агроэкологии ТГПУ за проведение полевых исследований.*

### Список литературы

1. Ананьева Н. Д., Благодатская Е. В., Орлинский Д. Б., Мякшина Т. Н. Методические аспекты определения скорости субстрат-индуцированного дыхания почвенных микроорганизмов // Почвоведение. 1993. № 11. С. 72–77.
2. Blet-Charaudeau C., Muller J., Laudelout H. Kinetics of carbon dioxide evolution in relation to microbial biomass and temperature // Soil Sci. Soc. Amer. J. 1990. V. 54. № 5. P. 1324–1328.

3. Wardle D. A., Parkinson D. Interactions between microclimatic variables and the soil microbial biomass // *Biol. and Fertility of Soils*. 1990. V. 9. № 3. P. 273–280.
4. Загуральская Л. М. Микрофлора низинных болот Томской области // *Кристаллоносные микроорганизмы и перспективы их использования в сельском хозяйстве*. М.: Наука, 1967. С. 93–101.
5. Клевенская И. Л. Микрофлора почв Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1970. 216 с.
6. Инишева Л. И., Славнина Т. П. Биологическая активность почв Томской области. Томск: Изд-во ТГУ, 1987. 216 с.
7. Дырин В. А., Красноженов Е. П. Активность микрофлоры в целинной и рекультивируемой торфяно-болотных почвах низинного типа // *Вестн. Томского гос. пед. ун-та (TSPU Bulletin)*. 2007. Вып. 6. С. 33–38.
8. Инишева Л. И., Головченко А. В. Характеристика микробоценоза в торфяных залежах ландшафтного профиля олиготрофного торфогнеза // *Сибирский экологический журнал*. 2007. № 3. С. 363–373.
9. Гродницкая И. Д., Трусова М. Ю. Микробные сообщества и трансформация соединений углерода в болотных почвах таежной зоны (Томская область) // *Почвоведение*. 2009. № 9. С. 1099–1107.
10. Бубина А. Б. Характеристика микрофлоры торфов эвтрофного болота // *Вестн. Томского гос. пед. ун-та (TSPU Bulletin)*. 2010. Вып. 3 (93). С. 142–148.
11. Сырцов С. Н. Функциональные особенности болотных микробоценозов на территории Средней Сибири: материалы VII Всерос. с междунар. участием науч. школы «Болота и биосфера» (13–15 сентября 2010 г.). Томск: Изд-во Томского гос. пед. ун-та, 2010. С. 253–256.
12. Добровольская Т. Г., Головченко А. В., Кухаренко О. С., Якушев А. В., Семенова Т. А., Инишева Л. И. Структура микробных сообществ верховых и низинных торфяников Томской области // *Почвоведение*. 2012. № 3. С. 317–326.
13. Головченко А. В., Тихонова Е. Ю., Звягинцев Д. Г. Численность, биомасса, структура и активность микробных комплексов низинных и верховых торфяников // *Микробиология*. 2007. Т. 76. № 5. С. 711–719
14. Головченко А. В., Добровольская Т. Г., Звягинцев Д. Г. Микробиологические основы оценки торфяника как профильного почвенного тела // *Вестн. Томского гос. пед. ун-та (TSPU Bulletin)*. 2008. Вып. 4 (78). С. 46–53.
15. Паников Н. С., Палеева М. В., Дедыш С. Н., Дорофеев А. Г. Кинетические методы определения биомассы и активности различных групп почвенных микроорганизмов // *Почвоведение*. 1991. № 8. С. 109–120.
16. Beare M. H., Neely C. L., Coleman D. C., Hargrove W. L. A substrate-induced respiration (SIR) method for measurement of fungal and bacterial biomass on plant residues // *Soil Biol. Biochem*. 1990. V. 22. № 5. P. 585–594.
17. Bouma J. Environmental quality: a European perspective // *J. Environm. Quality*. 1997. V. 26. P. 26–31.
18. Sikora L. J., Yakovchenko V., Kaufman D. D. Comprasion of rehydration method for biomass determination to fumigation-incubation and substrate-induced respiration method // *Soil Biol. Biochem*. 1994. V. 26. № 10. P. 1443–1445.
19. Сырцов С. Н., Гродницкая И. Д. Особенности функционирования микробных сообществ лесных и тундровых почв криолитозоны севера Сибири: материалы VIII Всерос. с междунар. участием науч. школы «Болота и биосфера» (10–15 сентября 2012 г.). Томск: Изд-во Томского гос. пед. ун-та, 2012. С. 271–274.
20. Гродницкая И. Д., Карпенко Л. В., Кнорре А. А., Сырцов С. Н. Микробная активность торфяных почв заболоченных лиственничников и болота в криолитозоне Центральной Эвенкии // *Почвоведение*. 2013. № 1. С. 67–79.
21. Инишева Л. И., Виноградов В. Ю., Голубина О. А., Ларина Г. В., Порохина Е. В., Шинкеева Н. А., Шурова М. С. Болотные стационары Томского государственного педагогического университета. Томск: Изд-во ТПУ, 2010. 118 с.
22. Ананьева Н. Д., Сусьян Е. А., Стольникова Е. В., Рыжова И. М., Бочарникова Е. О. Углерод микробной биомассы и микробное продуцирование двуокси углерода дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов и коренных ельников южной тайги (Костромская область) // *Почвоведение*. 2009. № 9. С. 1108–1116.
23. Anderson J. P. E., Domsch K. H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // *Soil Biol. Biochem*. 1978. V. 10. № 3. P. 314–322.
24. Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: Изд-во Московского ун-та, 1991. 303 с.
25. Сергеева М. А., Шкребова С. В. Динамика микробной биомассы олиготрофного болота // *Вестн. Томского гос. пед. ун-та (TSPU Bulletin)*. 2013. Вып. 8 (136). С. 143–149.
26. Anderson T. H., Domsch K. H. Application of eco-physiological quotients  $qCO_2$  and  $qD$  on microbial biomass from soils of different cropping histories // *Soil Biol. Biochem*. 1990. V. 22. № 2. P. 251–255.
27. Anderson T. H., Domsch K. H. The metabolic quotient for  $CO_2$  ( $qCO_2$ ) as a specific of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils // *Soil Biol. Biochem*. 1993. V. 25. P. 393–395.

Сергеева М. А., кандидат биологических наук, доцент.  
**Томский государственный педагогический университет.**  
Ул. Киевская, 60, Томск, Россия, 634061.  
E-mail: masergeeva80@yandex.ru

Хохлова А. М., магистрант.  
Томский государственный педагогический университет.  
Ул. Киевская, 60, Томск, Россия, 634061.  
E-mail: masergeeva80@yandex.ru

Материал поступил в редакцию 15.04.2014.

M. A. Sergeeva, A. M. Khokhlova

## MICROBIAL BIOMASS AND ITS ACTIVITY IN PEAT BOGS OF SIBERIA

The authors studied soil microbial activity in oligotrophic, eutrophic and mesotrophic peat bogs of Siberia by method of substrate-induced respiration (SIR). Intensity of microbiological processes depends on the type of peat bogs and hydrothermal conditions. The average for vegetation period 2013, the highest microbial biomass was observed in oligotrophic peat bog of Vasyugan (4,16 mcg/g dry peat, with limits – 1,66–8,28 mcg/g d. p.). The minimum value of microbial biomass was recorded in mesotrophic peat bogs Kutushskoe (3,29 mcg/g d. p., with limits 0,78–6,94 mcg/g d. p.). Eutrophic bog Tagan on the microbial biomass took an intermediate position (middle – 3,74 mcg/g d. p., limits – 0,41–13,43 mcg/g d. p.). Investigated bogs can be arranged in the following order of intensive basal respiration: eutrophic bog Tagan > oligotrophic bog Vasyugan > mesotrophic bog Kutushskoe. It is fixed that in spite of genetic differences all bogs had the stable ecophysiological status. Functioning of microbial communities of peat bogs is within natural variability, and indicates their environmental sustainability. The eutrophic bog Tagan is not resistant to environmental factors.

**Key words:** Siberia, peat bogs, microbial activity, substrate-induced respiration (SIR) method, microbial biomass, basal respiration, metabolic quotient.

## References

1. Anan'eva N. D., Blagodat'skaya E. V., Orlinskiy D. B., Myakshina T. N. Metodicheskie aspekty opredeleniya skorosti substrat-indutsirovannogo dykhaniya pochvennykh mikroorganizmov [Methodological aspects of determining substrate-induced respiration of microorganisms]. *Pochvovedenie – Eurasian Soil Science*, 1993, no. 11. pp. 72–77 (in Russian).
2. Blet-Charaudeau C., Muller J., Laudelout H. Kinetics of carbon dioxide evolution in relation to microbial biomass and temperature. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, 1990, vol. 54, no. 5, pp. 1324–1328.
3. Wardle D. A., Parkinson D. Interactions between microclimatic variables and the soil microbial biomass. *Biol. and Fertility of Soils*, 1990, vol. 9, no 3, pp. 273–280.
4. Zagural'skaya L. M. Mikroflora nizinykh bolot Tomskoy oblasti [Eutrophic peat bog microorganisms in Tomsk region]. *Kristallonosnye mikroorganizmy i perspektivy ikh ispol'zovaniya v sel'skom khozyaystve – Cristallerie microorganisms and prospects of their use in agriculture*. Moscow, Nauka Publ., 1967. Pp. 93–101. (in Russian).
5. Kleven'skaya I. L. *Mikroflora pochv Zapadnoy Sibiri* [Microflora of West Siberian soil]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1970. 216 p. (in Russian).
6. Inisheva L. I., Slavina T. P. *Biologicheskaya aktivnost' pochv Tomskoy oblasti* [Soils biological activity of the Tomsk region]. Tomsk, TSU Publ., 1987. 216 p. (in Russian).
7. Dyrin V. A., Krasnozhenov E. P. Aktivnost' mikroflory v tselinnoy i rekul'tiviruemy torfyano-bolotnykh pochvakh nizinnogo tipa [Microbial activity in naturel and rekultivation peat bog eutrophic soils]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta – TSPU Bulletin*, 2007, no. 6, pp. 33–38 (in Russian).
8. Inisheva L. I., Golovchenko A. V. Kharakteristika mikrobootsenoza v torfyanykh zalezakh landshavnogo profilya oligotrofnogo torfogeneza [Characteristics of microbial biomass in peat deposits oligotrophic landscape profile]. *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal – Contemporary Problems of Ecology*, 2007, no. 3, pp. 363–373 (in Russian).
9. Grodnitskaya I. D., Trusova M. Yu. Mikrobyne soobshchestva i transformatsiya soedineniy ugleroda v bolotnykh pochvakh taezhnoy zony (Tomskaya oblast') [Microbial communities and transformation of carbon compounds in bog soils of the Taiga zone (Tomsk oblast)]. *Pochvovedenie – Eurasian Soil Science*, 2009, vol. 42, no. 9, pp. 1021–1028 (in Russian).
10. Bubina A. B. Kharakteristika mikroflory torfov eftrofnogo bolota [Microbial communities of eutrophic peat bogs]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta – TSPU Bulletin*, 2010, vol. 3 (93), pp. 142–148 (in Russian).
11. Syrtsov S. N. Funktsional'nye osobennosti bolotnykh mikrobootsenozov na territorii Sredney Sibiri [The functional characteristics of the bog microbootsenosis in the middle siberia territory]. *Materialy VII Vserossiyskoy s mezhdunarodnym uchastiem nauchnoy shkoly "Bolota i biosfera"* [Proceedings of the VII all-Russia (with international participation) of the scientific school "Bogs and biosphere"]. Tomsk, 2010, pp. 253–256. (in Russian).
12. Dobrovolskaya T. G., Golovchenko A. V., Kukharenko O. S., Yakushev A. V., Semenova T. A., Inisheva L. I. Struktura mikrobynykh soobshchestv verkhovykh i nizinykh torfyanykh Tomskoy oblasti [The structure of the microbial communities in low-moor and high-moor peat bogs of Tomsk oblast]. *Pochvovedenie – Eurasian Soil Science*, 2012, no. 3, pp. 318–326 (in Russian).
13. Golovchenko A. V., Tikhonova E. Yu., Zvyagintsev D. G. Chislennost', biomassa, struktura i aktivnost' mikrobynykh kompleksov nizinykh i verkhovykh torfyanykh [Abundance, biomass, structure, and activity of the microbial complexes of minerotrophic and ombrotrophic peatlands]. *Mikrobiologiya – Microbiology*, 2007, vol. 76, no. 5, pp. 711–719 (in Russian).

14. Golovchenko A. V., Dobrovolskaya T. G., Zvyagintsev D. G. Mikrobiologicheskie osnovy torfyanika kak profil'nogo pochvennogo tela [Microbiological bases of assessment of peat as the profile of the soil body]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta – TSPU Bulletin*, 2008, vol. 4 (78), pp. 46–53 (in Russian).
15. Panikov N. S., Paleeva M. V., Dedysh S. N., Dorofeev A. G. Kineticheskie metody opredeleniya biomassy I aktivnosti razlichnykh grupp pochvennykh mikroorganizmov [Kinetics methods of determination of biomass and activity of different groups soil microorganisms]. *Pochvovedenie – Eurasian Soil Science*, 1991, no. 8, pp. 109–120 (in Russian).
16. Beare M. H., Neely C. L., Coleman D. C., Hargrove W. L. A substrate-induced respiration (SIR) method for measurement of fungal and bacterial biomass on plant residues. *Soil Biol. Biochem*, 1990, vol. 22, no 5, pp. 585–594.
17. Bouma J. Environmental quality: a European perspective. *J. Environm. Quality*, 1997, vol. 26, pp. 26–31.
18. Sikora L. J., Yakovchenko V., Kaufman D. D. Comprasion of rehydration method for biomass determination to fumigation-incubation and substrate-induced respiration method. *Soil Biol. Biochem*, 1994, vol. 26, no 10, pp. 1443–1445.
19. Syrtsov S. N., Grodnitskaya I. D. Osobennosti funktsionirovaniya mikrobnnykh soobschestv lesnykh I tundrovnykh pochv kriolitozony severa Sibiri [The properties of microbial communities functioning in forest and tundra permafrost soils of northern Siberia]. *Materialy VIII Vserossiyskoy s mezhdunarodnym uchastiem nauchnoy shkoly Bolota I biosfera* [Proceedings of the VIII all-Russia (with international participation) of the scientific school “Bogs and biosphere”]. Tomsk, 2012. Pp. 271–274 (in Russian).
20. Grodnitskaya I. D., Karpenko L. V., Knorre A. A., Syrtsov S. N. Mikrobnaya aktivnost' torfyanykh pochv zabolochennykh listvennichnikov I bolota v kriolitozone Tsentral'noy Evenkii [Microbial activity of peat soils of boggy larch forests and bogs in the permafrost zone of Central Evenkia]. *Pochvovedenie – Eurasian Soil Science*, 2013, no. 1, pp. 67–79 (in Russian).
21. Inisheva L. I., Vinogradov V. Yu., Golubina O. A., Larina G. V., Porokhina E. V., Shinkeeva N. A., Shurova M. C. *Bolotnye statsionary Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta* [Tomsk state pedagogical University bogs stationars (program of scientific excursions all-Russian scientific school for young scientists “Bogs and Biosphere”)]. Tomsk, Izd-vo TPU Publ., 2010. 118 p. (in Russian).
22. Ananyeva N. D., Susyan E. A., Stolnikova E. V., Ryzhova I. M., Bocharnikova E. O. Uglerod mikrobnoy biomassy I mikrobnnoe produstirovanie dvoukisi ugleroda dernovo-podzolistymi pochvami postagrogennykh biogeotsenozov I korenykh el'nikov uzhnoy taygi (Kostromskaya oblast') [Microbial biomass carbon and the microbial carbon dioxide production by soddy-podzolic soils in postagrogenic biogeocenoses and in native spruce forests of the southern Taiga (Kostroma oblast)]. *Pochvovedenie – Eurasian Soil Science*, 2009, no. 9, pp. 1108–1116 (in Russian).
23. Anderson J. P. E., Domsch K. H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biol. Biochem*. 1978. V. 10. № 3. P. 314–322.
24. Zvyagintsev D. G. *Metody pochvennoy mikrobiologii I biokhimii* [Methods of soil microbiology and biochemistry]. Moscow, Izd-vo Mosk. un-ta Publ., 1991. 303 p. (in Russian)
25. Sergeeva M. A., Shkrebova S. V. Dinamika mikrobnoy biomassy oligotrofnogo bolota [Dynamics microbial biomass oligotrophic bog]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta – TSPU Bulletin*, 2013, vol. 8 (136), pp. 143–149. (in Russian)
26. Anderson T. H., Domsch K. H. Application of eco-physiological quotients  $qCO_2$  and  $qD$  on microbial biomass from soils of different cropping histories. *Soil Biol. Biochem*, 1990, vol. 22, no 2, pp. 251–255.
27. Anderson T. H., Domsch K. H. The metabolic quotient for  $CO_2$  ( $qCO_2$ ) as a specific of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils. *Soil Biol. Biochem*, 1993, vol. 25, pp. 393–395.

Sergeeva M. A.

**Tomsk State Pedagogical University.**

Ul. Kievskaya, 60, Tomsk, Russia, 634061.

E-mail: masergeeva80@yandex.ru

Khokhlova A. M.

**Tomsk State Pedagogical University.**

Ul. Kievskaya, 60, Tomsk, Russia, 634061.

E-mail: masergeeva80@yandex.ru