

УДК 631.46-576.8

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ КОМПЛЕКСЫ ВЕРХОВОГО ТОРФЯНИКА В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНОГО МИКРОРЕЛЬЕФА

© 2017 г. Т. Г. Добровольская*, А. В. Головченко, А. В. Якушев,
Е. Н. Юрченко, Н. А. Манучарова, И. Ю. Чернов

МГУ им. М.В. Ломоносова, Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, 1

*e-mail: dobtata@mail.ru

Поступила в редакцию 26.10.2015 г.

Проведен анализ бактериальных комплексов в разных элементах микрорельефа верхового торфяника, включающий определение численности, таксономического состава, физиологического состояния и соотношения эколого-трофических групп. Установлено, что в сфагнуме кочек численность бактерий, их способность к гидролизу полимеров и доля г-стратегов выше, чем на ровных поверхностях. Суммарная прокариотная биомасса была в 4 раза больше в образцах сфагнума на кочках. В этих элементах микрорельефа выявлены более высокие показатели плотности актиномицетного мицелия. Бактерии гидролитического комплекса (роды *Cytophaga* и *Chitinophaga*) были обнаружены лишь на кочках.

Ключевые слова: торфяник, микрорельеф, бактерии, численность, биомасса, эколого-трофические группы, физиологическое состояние

DOI: 10.7868/S0032180X17040025

ВВЕДЕНИЕ

Верховые болота в России по площади и запасам торфа преобладают над другими типами болот. Обладая высокими запасами жизнеспособной микробной биомассы, они характеризуются низкими темпами минерализации торфа. Анализ причин медленной деструкции верхового торфа изложен в коллективной монографии “Функционирование микробных комплексов верховых торфяников — анализ причин медленной деструкции торфа” [10]. Микробные сообщества верховых торфяных почв изучаются как российскими, так и зарубежными исследователями [2–4, 14, 17]. Следует обратить внимание на мало изученную особенность структуры верховых торфяников, сложившейся в процессе их образования и заключающейся в формировании различных форм микрорельефа: кочек, ровных поверхностей и микропонижений. Если почвоведом описаны и изучены свойства торфа и определена эмиссия углерода из этих форм рельефа, то в работах микробиологов вопрос о влиянии микрорельефа верховых болот на показатели обилия и разнообразия микроорганизмов освещен недостаточно.

Цель работы — изучение численности, таксономического состава и физиологического состояния бактериальных сообществ с учетом микрорельефа верхового торфяника.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования была олиготрофная остаточно-эутрофная торфяная почва (Dystic Fibric Histosols) под сосняком кустарничково-пушицево-сфагновым, являющаяся постоянной пробной площадью Западновинского лесоболотного стационара ФГБУН Института лесоведения РАН (56°09' N, 32°10' E) в Тверской обл. Исследуемый торфяник (мощностью 1.5 м) сложен верховыми, переходными и низинными торфами и подстилается в различной степени оглееными песками. Степень разложения торфа зависит от ботанического состава и варьирует по профилю от 14 до 40%.

На объекте исследования выполнена нивелирная съемка поверхности торфяника по квадратам 2 × 2 м, которая позволила оценить площадную представленность микроповышений, микропонижений и ровных местоположений. Показано, что микропонижения занимают 52%, ровные поверхности 31% и микроповышения (кочки) 17% площади [1]. В данной работе изучали ровные поверхности и кочки. Образцы сфагнума (*Sphagnum magellanicum*), его очеса и торфянистых горизонтов отобрали из пяти кочек и на пяти площадках с ровной поверхностью в последней декаде августа 2014 г., отличающейся высокими температурами воздуха и почвы и небольшим количеством осадков. Исследуемая толща мощностью 50 см пред-

ставлена верховым торфом со степенью разложения 14–16%.

Численность и биомассу прокариотных микроорганизмов определяли прямым методом с использованием люминесцентной микроскопии [7]. Для исследования отбирали 1 г образца и помещали в колбу со 100 мл стерильной воды. Для десорбции клеток полученную суспензию обрабатывали на ультразвуковом диспергаторе Vandelin Sonopuls HD 2070 (Germany) в течение 2 мин. Затем микропипеткой наносили 0.01 мл суспензии на обезжиренное предметное стекло и равномерно распределяли петлей на площади 4 см². Для одного образца торфа, зеленой части сфагнома и его очеса готовили по 6 препаратов. На каждом препарате просматривали по 20 полей зрения для учета бактерий и по 50 полей зрения для учета актиномицетного мицелия. Далее препараты высушивали при комнатной температуре, а затем фиксировали легким нагреванием над пламенем газовой горелки. Готовые препараты окрашивали водным раствором акридина оранжевого. Избыток красителя удаляли в процессе промывки. Окрашенные препараты высушивали при комнатной температуре и просматривали на люминесцентном микроскопе ЛЮАМ-ИЗ (светофильтры ЖС-19, ЖС-18, объектив ×90 Л, окуляры ×4 или ×5). На препаратах осуществляли подсчет отдельных клеток бактерий и измеряли длину обрывков актиномицетного мицелия (мкм).

Количество клеток бактерий, содержащихся в 1 г образца, вычисляли по уравнению: $N = S_1 a n / v S_2 c$, где N — число клеток бактерий в 1 г образца; S_1 — площадь препарата, мкм²; a — среднее число бактерий в поле зрения; n — показатель разведения суспензии, мл; v — объем капли, наносимой на стекло, мл; S_2 — площадь поля зрения микроскопа, мкм²; c — масса образца, г. Удельную массу бактерий принимали равной 1 г/см³; содержание воды в клетках — 80%. Длину мицелия актиномицетов определяли по уравнению: $N_1 = S_1 a n / v S_2 c \times 10^6$, где N_1 — длина актиномицетного мицелия в 1 г образца; S_1 — площадь препарата, мкм²; a — средняя длина обрывков актиномицетного мицелия в поле зрения, мкм; n — показатель разведения суспензии, мл; v — объем капли, наносимой на стекло, мл; S_2 — площадь поля зрения микроскопа, мкм²; c — масса образца, г.

Пересчет количества бактериальных клеток и длины актиномицетного мицелия вели на единицу веса сухого образца. Влажность исследуемых образцов определяли, высушивая их при 105°C в течение 6 ч.

Расчеты прокариотной биомассы проводили, учитывая, что биомасса сухого вещества для одной бактериальной клетки объемом 0.1 мкм³ со-

ставляет 2×10^{-14} г, 1 м актиномицетного мицелия диаметром 0.5 мкм — 3.9×10^{-8} г [6, 9].

Численность и таксономический состав бактерий сапротрофного комплекса определяли методом посева на глюкозо-пептонно-дрожжевую среду (ГПД). Для ингибирования грибов в среду добавляли 50 мг нистатина на 0.5 л среды. Для посева использовали суспензию, оставшуюся после приготовления препаратов для люминесцентной микроскопии. Посев проводили в 5-кратной повторности из экспериментально подбираемых разведений. Посевы инкубировали при комнатной температуре в течение 2–3 недель. Общую численность бактерий выражали в колониеобразующих единицах (КОЕ) на 1 г сухого образца. Проводили учет колоний бактерий разных таксономических групп. Основных представителей бактерий выделяли в чистую культуру. Идентификацию выделенных штаммов до рода проводили на основании морфологических, культуральных и хемотаксономических признаков [5, 8]. Доминирующие таксоны бактерий идентифицировали по результатам секвенирования нуклеотидных последовательностей гена 16S рДНК с использованием программы BLAST [13].

Под этим термином “экофизиологическая характеристика бактериального сообщества” понимается физиологическое разнообразие бактериального комплекса, физиологическое состояние бактерий (оцениваемое по метаболической готовности к росту на полимерах) и преобладающая среди членов сообщества экологическая стратегия. Перечисленные параметры определяли комплексным структурно-функциональным методом, позволяющим охарактеризовать микробное сообщество *in situ* по росту сообщества *ex situ* (на селективных жидких питательных средах) [12]. Поскольку методика требует соблюдения стерильности при проведении анализа, был предусмотрен контрольный вариант опыта на стерильность питательных сред. Гомогенизацию и десорбцию микроорганизмов с исследуемых субстратов проводили обработкой водной суспензии (1 : 10) в течение 20 мин при 2000 об./мин на встряхивателе “Vortex” модель “Multi Reax” фирмы “Heidolph”. Для подавления роста грибов в суспензию вносили нистатин 0.05%. Избыток анализируемых субстратов (очеса мха, торфа) удаляли центрифугированием при 3200g 5 мин. Концентрацию и состав культивируемых микроорганизмов в исходном субстрате определяли высевом из супернатанта на ГПД-среду. Супернатант добавляли по 100 мкл в ячейки 96-луночной плоскодонной культуральной планшеты с крышкой, в которую внесен набор различных жидких питательных сред по 100 мкл. Исследовали гидролитический бактериальный комплекс,

поэтому в качестве органических компонентов жидких сред использовали следующие полимеры: нуклеиновую кислоту, белки казеин и кератин, аналог жиров твин 20, полисахариды: декстран-500, инулин, хитин, карбоксиметилцеллюлозу (КМЦ), ксилан, крахмал, пектин. Хитин, кератин, пектин, казеин, крахмал стерилизовали в автоклаве (0.5 атм., 20 мин). Остальные субстраты фильтровали через мембранные фильтры, с диаметром пор 0.22 мкм. Предусмотрен контрольный вариант питательной среды без полимеров, чтобы исключить возможность ошибочного принятия роста на почвенном органическом веществе за рост на полимерах. Для предотвращения испарения воды из ячеек, планшет с боков закрывали лентой парафилм (parafilm). Планшет инкубировали с периодическим встряхиванием в иммуноферментном анализаторе "Sunrise" фирмы "Tecan", который автоматически регистрирует рост микроорганизмов по оптической плотности (при 620 нм). "Sunrise" помещали в климатическую камеру для поддержания постоянной температуры (25°C) во время инкубации планшеты. Для того чтобы выяснить состав ассоциаций, развивающихся на полимерах, осуществляли посевы на ГПД среду на 68, 100 и 204 ч. По данным посева из ячеек строили калибровочное уравнение, позволяющее пересчитать оптическую плотность на концентрацию бактериальных клеток. Рост периодической смешанной культуры в ячейках описывали комплексной моделью, разработанной для чистой культуры [14]. В данной работе теоретически описывали фазу подготовки микроорганизмов к росту (лаг-фаза) и фазу экспоненциального роста. Математическая модель, описывающая эти фазы, имеет вид $x(t) = x_0(1 - \rho_0 + \rho_0 e^{\mu_m t})$, где $x(t)$ — концентрация клеток, КОЕ/мл в момент времени t , ч; x_0 — начальная концентрация клеток, КОЕ/мл; ρ_0 — значение функции физиологического состояния растущей культуры в нулевой момент времени, μ_m — максимальная удельная скорость роста микроорганизмов, ч⁻¹.

Физиологическое разнообразие (PD, %) гидроритического бактериального комплекса определяли как $PD = (n_{\text{рост}}/n_{\text{общ}}) 100$, где $n_{\text{рост}}$ — число сред, на которых регистрируется рост бактерий, $n_{\text{общ}}$ — общее число сред, использованных в эксперименте. Следует отметить, что физиологическое разнообразие зависит от исходного разведения суспензии и массы навески субстрата. В наших измерениях нижний порог обнаружения бактерий способных расти на том или ином полимере составил 100 кл./г исходного субстрата.

Метаболическую готовность к росту бактериальных ассоциаций (γ) рассчитывали по уравнению: $\gamma = 100 + \ln(\rho_0)$. Наша гипотеза состоит в том, что доля ассоциаций, дающих рост на поли-

мерах, отражает действительную метаболическую готовность бактерий к потреблению полимеров *in situ*. Чем больше значения γ , тем выше готовность бактерий к росту.

Преобладающая в бактериальном комплексе экологическая стратегия определяется по медианному значению μ_m смешанных культур бактерий, растущих на всех полимерах. Наша гипотеза состоит в том, что доля быстрорастущих ассоциаций на полимерах, отражает долю бактерий г-стратегов *in situ*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Численность бактерий в сфагнуме с ровных поверхностей, установленная прямым счетом, составила 7×10^9 кл./г — в зеленой части растения и 9×10^9 кл./г — в очесе. В торфяной толще численность бактерий резко возрастала до 63×10^9 кл./г — в слое 6–10 см и до $(93–105) \times 10^9$ кл./г — в слое 10–50 см (табл. 1).

Количество бактерий в зеленой части сфагнума, растущего на кочках, составило 20×10^9 кл./г. В очесе сфагнума численность бактерий увеличилась вдвое. Далее вниз по вертикальному градиенту кочки она продолжала возрастать, достигая своего максимума (94×10^9 кл./г) в ее основании.

Сравнительный анализ кочек и ровных поверхностей показал, что они имеют сходный характер профильного распределения и близкие значения численности бактерий. Различия проявляются только при исследовании сфагновых дернин. Показано, что плотность бактериальных популяций в сфагнуме, растущем на кочках, была выше, чем на ровных поверхностях: в 3 раза — на зеленых частях и в 4 раза — в его очесе.

Эти данные согласуются с повышенной эмиссией CO₂ из кочек, которая в 2–5 раз превышает таковую с ровных поверхностей и микропонижий [1]. Кроме того, учитывая, что время жизни мхов на кочках продолжительней, чем на ровных поверхностях, можно сказать, что повышение микрорельефа более стабильно во времени. Все это в сочетании с более высокой концентрацией кислорода по сравнению с ровными поверхностями свидетельствует о благоприятных условиях для развития и функционирования микроорганизмов в кочках. Говорить о разной степени деструкции торфа в элементах микрорельефа верхового торфяника практически невозможно, учитывая очень низкую скорость разложения верхового торфа в целом.

Во всех исследуемых образцах встречался актиномицетный мицелий, что является редкостью для прокариотного комплекса верховых торфяников. Очевидно, отбор образцов был осуществ-

Таблица 1. Численность бактерий, длина актиномицетного мицелия (АМ) и их биомасса в разных элементах микрорельефа верхового торфяника

Слои торфяника, см	Численность бактерий, × 10 ⁹ кл./г	Длина АМ, м/г	Общая биомасса бактерий и АМ, мг/г	Доля в биомассе, %	
				бактерий	АМ
Кочки					
0—3 (зеленая часть мха*)	20 ± 2	247	0.4	98	2
3—6 (очес мха)	40 ± 3	600	0.8	97	3
6—10	51 ± 3	675	1.1	97	3
10—20	80 ± 10	811	1.6	98	2
20—35	94 ± 9	1041	1.9	98	2
35—50	69 ± 7	1458	1.4	96	4
Ровные поверхности					
0—3 (зеленая часть мха*)	7 ± 0.5	0	0.1	100	0
3—6 (очес мха)	9 ± 1	172	0.2	96	4
6—10	63 ± 6	487	1.3	99	1
10—20	96 ± 8	1186	2.0	98	2
20—35	93 ± 10	2714	2.0	95	5
35—50	105 ± 11	2331	2.2	96	4

* *Sphagnum magellanicum*.

лен в период, благоприятный для развития актиномицетного мицелия. Так же, как и для бактерий, более высокие показатели плотности актиномицетного мицелия выявлены для сфагнома, растущего на кочках, а не на ровных поверхностях. В толще 10–50 см на площадках с ровной поверхностью длина прокариотного мицелия была несколько выше, чем в кочках.

Суммарная прокариотная биомасса варьировала в исследуемых образцах от 0.1 до 2.2 мг/г субстрата. В сфагнуме кочек она составила 0.4 мг/г для его зеленых частей и 0.8 мг/г для очеса и была в 4 раза больше, чем в образцах сфагнома, растущего на ровных площадках. В остальных слоях, как в пределах кочки, так и в торфяном профиле, прокариотная биомасса варьировала в узком диапазоне — 1–2 мг/г. В структуре прокариотной биомассы всех исследуемых образцов доминировали бактерии. На долю актиномицетного мицелия приходилось не более 5%.

Численность бактерий сапротрофного комплекса, определенная методом посева, была на 1–2 порядка больше в кочках, чем на площадках с ровной поверхностью и составила $(2–4) \times 10^6$ КОЕ/г субстрата.

В бактериальных сообществах сфагнома, растущего на кочках, доминировали протеобактерии. Бактерии гидролитического комплекса можно было обнаружить, двигаясь вниз по вертикаль-

ному градиенту кочки. Они были представлены бациллами и актиномицетами. Их доля варьировала от 2 до 20%. На ровных поверхностях, при выраженном преобладании протеобактерий, доля гидролитиков в толще 3–20 см достигала 40%. В слоях 20–35 и 35–50 см бактерии гидролитического комплекса не обнаружены.

Определен родовой состав протеобактерий. Доминанты среди протеобактерий представлены 4 родами: *Pseudomonas*, *Acinetobacter*, *Dyella*, *Burkholderia*. Представители первых трех родов относятся к классу γ -Proteobacteria, порядку Pseudomonadales, но к разным семействам. Род *Burkholderia* относится к классу β -Proteobacteria (табл. 2). Некоторые из этих бактерий (*Pseudomonas*, *Burkholderia*) считаются типичными представителями сфагновых болот и упоминаются во многих работах, как русских, так и зарубежных исследователей. О выделении из сфагновых болот бактерий *Acinetobacter* и *Dyella* ранее не сообщалось.

Бактерии всех перечисленных родов являются аэробами и относятся к эколого-трофической группе копиотрофов, не способных к гидролизу сложных полимеров. Однако следует учитывать, что в составе сфагнома кроме сложных полимеров присутствует большая фракция легкодоступного для микробов органического вещества. Легкогидролизуемые и водорастворимые соединения составляют 42–52%. На долю углеводов

Таблица 2. Таксономическое положение доминирующих родов протеобактерий в верховом торфянике

Род	Класс	Порядок	Семейство
<i>Pseudomonas</i>	γ -Proteobacteria	Pseudomonadales	Pseudomonadaceae
<i>Acinetobacter</i>	»	»	Moraxellaceae
<i>Dyella</i>	»	»	Xanthomonadaceae
<i>Burkholderia</i>	β -Proteobacteria	Burkholderiales	Burkholderiaceae

приходится 40–80% от органической массы растений. У сфагновых мхов наблюдается большое количество разнообразных органических кислот: щавелевая, яблочная, янтарная, лимонная и др. [15].

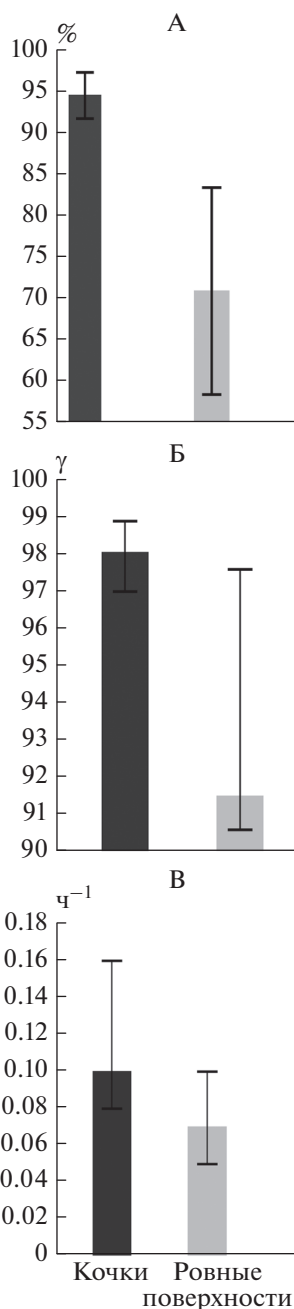
Рассмотрим распределение бактерий разных родов по профилю верхового торфяника с учетом микрорельефа. Представители родов *Acinetobacter* доминировали в очесе сфагнума кочек, на ровных площадках их доля увеличивалась с глубиной от 7 до 37%. Представители родов *Burkholderia* обнаружены на кочках в торфянистых слоях, их доля была высока и составляла 65–88% от общего количества протеобактерий. На ровных площадках эти бактерии встречались только в очесе сфагнума, и доля их не превышала 15%. Представители родов *Dyella* и *Pseudomonas* обнаружены только на зеленых частях сфагнума (табл. 3).

Обсудим таксономический состав выделенных протеобактерий на родовом уровне. Представители родов *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Burkholderia*, *Dyella* выделены и другим автором [11] из сфагнума в качестве эндофитных бактерий. Эти бактерии формируют специфические микронизмы внутри тканей и рассматриваются им в качестве характерных обитателей гаметофитов сфагнума. Следует отметить работы исследователей [18], в которых сообщается, что бактерии рода *Burkholderia* обнаружены в почвах, в том числе и торфяных, в микросфере, которая колонизирована сапротрофным микроскопическим грибом *Lyophyllum* sp. Штамм *Burkholderia terrae* BS001 выделяли среди немногих бактерий, способных к миграции на растущем мицелии *Lyophyllum* sp. Karsten. Недавно обнаружено, что эта способность к миграции не ограничивается только одним видом, а распространяется и на другие виды рода *Burkholderia* [16]. Таким образом, учитывая большое количество грибов в живом сфагнуме и его очесе, можно предположить и положительные взаимодействия между грибами и бактериями родов *Burkholderia* и *Dyella*, выделенными из торфяных почв. Авторы [18], изучавшие эти взаимодействия, сообщили об отсутствии антагонистических отношений между протеобактериями и грибами, кроме того, установлено, что ассоциированные с грибами бактерии вида *Burkholderia terrae* защищают грибы от антагонистических агентов.

Физиологически более разнообразный бактериальный гидролитический комплекс (рост отмечен на всех полимерах) выявлен в сфагнуме, растущем на кочках (рисунок). В образцах сфагнума с ровных поверхностей не обнаружено роста бактерий на труднорастворяемых полимерах — хитине и целлюлозе, а также на инулине (запасном углеводе в основном сложноцветных растений) и кератине (труднорастворяемом животном белке). Полученные данные указывают на потенциальную способность бактериального гидролитического комплекса кочек использовать более широкий спектр полимеров, чем на ровных поверхностях. Это может быть связано с тем, что микроорганизмы, обитающие на кочках, в процессе своей жизни контактируют со многими полимерами высших растений, в том числе и травянистыми, а также с грибами, в клетках которых содержатся целлюлоза и хитин. Из ячеек, содер-

Таблица 3. Распределение бактерий разных родов по профилю верхового торфяника

Слои торфяника, см	Название рода	Доля, %
Кочки		
0–3 (зеленая часть сфагнума)	<i>Pseudomonas</i>	70
3–6 (очес сфагнума)	<i>Acinetobacter</i>	85
6–10	<i>Burkholderia</i>	65
10–20	»	85
20–35	»	88
35–50	»	78
Ровные поверхности		
0–3 (зеленая часть сфагнума)	<i>Dyella</i>	59
3–6 (очес сфагнума)	<i>Burkholderia</i>	15
3–6 (очес сфагнума)	<i>Acinetobacter</i>	7
6–10	»	7
10–20	»	21
20–35	»	31
35–50	»	37



Оценка физиологического разнообразия комплекса гидролитических бактерий (А), метаболической готовности к росту (Б) и преобладающих значений максимальной удельной скорости роста (В) среди членов бактериального блока *in situ* (в очесе сфагнума).

жащих среды с целлюлозой и хитином, удалось выделить бактерии в чистые культуры и определить их до рода. На целлюлозе доминировали представители рода *Cytophaga*, на хитине – *Chitinophaga*.

Комплексным методом показано, что метаболическая готовность бактерий *in situ* к потреблению полимеров и доля бактерий г-стратегов выше

в сфагнуме кочек, чем в сфагнуме с ровных поверхностей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что показатели обилия прокариотного комплекса, определенные прямым люминесцентно-микроскопическим методом, в 3–4 раза больше в сфагновых дернинах кочек, чем в сфагновых дернинах ровных поверхностей. Численность бактерий, установленная методом посева, также на 2 порядка больше в кочках.

В верховых торфах доминируют протеобактерии, среди которых преобладают копиотрофы и олиготрофы, то есть те бактерии, которые не способны к гидролизу сложных полимеров, но растут на сахарах, органических кислотах, аминокислотах.

Комплексным структурно-функциональным методом установлено, что к использованию более сложных полимеров (хитина, целлюлозы, кератина) адаптированы бактериальные сообщества сфагнума, растущего на кочках.

Благодарность. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-00452-а в части выявления показателей обилия и таксономического состава бактериальных комплексов и гранта РНФ № 14-50-00029 в части идентификации доминирующих таксонов бактерий молекулярно-биологическими методами и анализа бактериального сообщества комплексным методом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Глухова Т.В., Вомперский С.Э., Ковалев А.Г. Годовая эмиссия CO₂ олиготрофных болот южнотаежной зоны ЕТР с учетом микрорельефа // Почвоведение. 2014. № 1. С. 48–57. doi 10.7868/S0032180X14010055
2. Головченко А.В., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. Микробиологические основы оценки торфяника как профильного почвенного тела // Вестник Томского гос. пед. ун-та. Сер. Биологические науки. 2008. № 4 (78). С. 46–53.
3. Головченко А.В., Панкратов Т.А., Добровольская Т.Г., Кухаренко О.С. Торфяные почвы как банк бактериального разнообразия // Тр. Института экологического почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова “Роль почв в биосфере”. 2010. Вып. 10. С. 181–209.
4. 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.
5. Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Лысак Л.В., Зенова Г.М. Физикохимия и биология торфа. Методы оценки численности и разнообразия бактериальных и актиномицетных комплексов торфяных почв. Томск: Изд-во ТГПУ, 2010. 100 с.

6. Кожевин П.А., Полянская Л.М., Звягинцев Д.Г. Динамика развития различных микроорганизмов в почве // Микробиология. 1979. Т. 48. № 4. С. 490–494.
7. Методы почвенной биохимии и микробиологии. М.: Изд-во Мос. ун-та, 1991. 304 с.
8. Определитель бактерий Берджи. М.: Мир, 1997. Т. 1, 2. 800 с.
9. Полянская Л.М. Популяция *Streptomyces olivocenereus* в почвах разных типов. Автореф. дис. ... канд. биол. н. М., 1978. 25 с.
10. Функционирование микробных комплексов верховых торфяников — анализ причин медленной деградации торфа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 128 с.
11. Щербakov А.В. Эндofитные сообщества сфагновых мхов как источник бактерий — эффективных ассоциантов сельскохозяйственных. Автореф. дис. ... канд. биол. н. СПб., 2014. 23 с.
12. Якушев А.В. Комплексный структурно-функциональный метод характеристики микробных популяций // Почвоведение. 2015. № 4. С. 429–446. doi 10.7868/S0032180X15040115
13. Manucharova N.A., Vlasenko A.N., Tourova T.P., Pan-teleeva A.N., Stepanov A.L., Zenova G.M. Thermophilic chitinolytic microorganisms of brown semidesert soil // Microbiology. 2008. V. 77. № 5. P. 610–615. doi 10.1134/S0026261708050159
14. Martin N.J., Siwasin J., Holding A.J. The bacterial population of a blanket peat // J. Appl. Bacteriol. 1982. V. 53. P. 35–48.
15. Montenegro G., Portaluppi M.C., Salas F.A., Diaz M.F. Biological properties of the Chilean nativemoss *Sphagnum magellanicum* // Biol. Rev. 2009. V. 42. № 2. P. 233–237.
16. Nazir R., Tazetdinova D.I., van Elsas J.D. *Burkholderia terrae* BS001 migrates proficiently with diverse fungal hosts through soil and provides protection from anti-fungal agents // Front. Microbiol. 2014. V. 11. № 5. P. 598.
17. Opelt K., Chobot V., Hadacek F., Schonmann S., Eberl L., Berg G. Investigations of the structure and function of bacterial communities associated with *Sphagnum* mosses // Environ. Microbiol. 2007. V. 9. № 11. P. 2795–2809.
18. Warmink J.A., van Elsas J.D. Migratory response of soil *Bacterioto Lyophyllum* sp. strain Karsten in soil microcosms // Appl. Environ. Microbiol. 2009. V. 75. № 9. P. 2820–2830.