

местообитаниями. Основной вклад в продукцию дают подземные органы сосудистых растений, на втором месте – мхи. Вклад наземной фитомассы трав и кустарничков незначителен. Высокие пока-

затели продукции растительного покрова отмечены во всех типах болотных экосистем и соизмеримы с продукцией зональных экосистем.

*Поступила в редакцию 26.04.2008*

## Литература

1. Андряшкина Н.И., Горчаковский П.Л. Продуктивность кустарничковых, кустарничковых и травяных сообществ лесотундры: методика ее оценки. // Экология. 1972. № 3. С. 5–12.
2. Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Блейтен В. Продуктивность болот южной тайги Западной Сибири // Вестн. Томского гос. ун-та, 2002. № 2.
3. Андреев В.Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Труды Бот. ин-та АН ССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. IX, 1954.
4. Косых Н.П. К методике определения линейного прироста и продукции сфагновых мхов на мезо-олиготрофных болотах Западной Сибири // Материалы конференции: Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования. М., 1999. С. 121–122.
5. Мульдьяров Е.Я., Лапшина Е.Д. Датировка верхних слоев торфяной залежи, используемой для изучения космических аэрозолей. В кн.: Метеоритные и метеорные исследования. Новосибирск, 1983. С. 75–84.

УДК 574.5

*М.А. Сергеева, Л.И. Инишева*

## БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ОЛИГОТРОФНЫХ ТОРФЯНЫХ ЗАЛЕЖАХ ВАСЮГАНСКОГО БОЛОТА

Томский государственный педагогический университет

**Введение.** Проблема функционирования торфяно-болотных экосистем и их рационального использования относится к стержневым в учении о биосфере и прогнозировании последствий глобального антропогенного изменения биосферы. По данным Г.А. Заварзина [1], доля болот в земном углеродном балансе составляет около 15 % мировых запасов. Однако все эти цифры подлежат проверке из-за отсутствия экспериментальных данных по исследованию активности биохимических процессов в болотных экосистемах в динамике. В торфяной залежи органическое вещество торфов претерпевает сложные преобразования под влиянием микробиологических процессов. Это приводит к высвобождению углерода в виде  $\text{CH}_4$  и  $\text{CO}_2$ , а также происходят изменение исходного состава органического вещества, молекулярной структуры его отдельных компонентов и синтез новых продуктов. На этих процессах основываются механизмы устойчивости болот [2–4]. В последнее время внимание уделяют в основном эмиссии образующихся в болотах газов. Биохимическим процессам в торфяных залежах посвящено значительно меньше исследований и они носят эпизодический характер [5–8]. Вместе с тем, не зная динамики биохимических процессов в торфяной залежи, в перспективе будет сложно разработать модель эмиссии парниковых газов.

Целью работы явилось исследование биохимических процессов в олиготрофных залежах в северо-восточной части Васюганского болота.

**Объекты и методы.** Известно, что начало развития болотообразования в целом на Западно-Сибирской равнине и в том числе на территории Васюганского болота относится только к голоцену. Согласно радиоуглеродным данным возраст нижних слоев Васюганского болота определяется в 9000 лет [9]. Поскольку рост болот начался с раннего голоцена и продолжается до настоящего времени, то отдельные участки болот имеют разный возраст. Исследуемая северо-восточная часть Васюганского болота занята современными болотами, возраст которых не превышает 4–4.5 тыс. лет. В современный период продолжается процесс трансформации комплексов эвтрофного и мезотрофного типов в комплексы олиготрофного типа, что можно наблюдать на примере двух изученных торфяных залежей (п. 2 и п. 5).

Исследования проводились на территории научно-исследовательского полигона ( $56^{\circ}03'$  и  $56^{\circ}57'$  СШ,  $82^{\circ}22'$  и  $82^{\circ}42'$  ВД), расположенного в междуречье рек Бакчар – Икса (в окрестностях дер. Польшанка Бакчарского района Томской области). Более подробно характеристика объекта приводится в [10]. Пункты исследований были заложены на ландшафтном профиле с болотными фитоценоза-

ми: сосново-кустарничково-сфагновый, высокий рям (пункт 2), осоково-сфагновая топь (пункт 5).

В торфяных залежах были изучены общетехнические и химические свойства [11–17]. Для определения биохимической активности торфяных почв с помощью бура ТБГ-1 производился отбор образцов, в которых изучали микробиологическую и энзимологическую активности по методикам Института микробиологии РАН и Т.А. Щербаковой и В.А. Маленковой (соответственно [18, 19]); определение общей микробной биомассы методом люминесцентной микроскопии [18]. Концентрации CO<sub>2</sub> в профиле торфяной залежи ландшафтного профиля определяли «реперс»-методом [20]. В качестве пробоотборников использовались камеры размером 30×40 см, объемом 30 мл. Камеры, заполненные дистиллированной водой, соединялись между собой и закладывались в торфяную залежь. Через месяц воду отбирали в вакуумные пробирки, газ анализировали на хроматографе «Кристалл-2000». Исследования газового состава торфяных залежей проводились одновременно с изучением водного, температурного и окислительно-восстановительного режимов.

**Обсуждение результатов.** Развитие исследуемого болотного массива начиналось с господства эвтрофных фитоценозов – папоротниковых, затем осоковых, а переход в олиготрофную фазу сопровождался формированием метровой торфяной залежи верхового типа. Возраст трехметровой торфяной залежи осоковой топи (п. 5) достигает 4 тыс. лет. Стратиграфия торфяной залежи высокого рьяма характеризует развитие окрайковой части болотного массива, где в течение длительного времени господствовали ассоциации, относящиеся к лесотопному подтипу (табл. 1). Мощность торфяной залежи – 80 см, верховой торф сформировал верхний горизонт мощностью 25 см. Таким образом, исследуемый объект (п. 2) представляет собой природную модель наступления болота (п. 5) на прилегающую территорию (п. 2).

**Состав органического вещества.** Содержание общего углерода в торфяных залежах ландшафтного профиля изменяется от 31.3 % до 50 % и хорошо коррелирует с зольностью. Более высоким содержанием C<sub>общ</sub> характеризуется осоково-сфагновая топь.

Результатом многовековых биохимических процессов является содержание гуминовых кислот (ГК) в торфяных залежах, которое в исследуемых пунктах изменяется от 11 до 67 % C<sub>общ</sub>. Наиболее обогащены ГК торфа высокого рьяма (п. 2), что объясняется особенностями их ботанического состава. Высокое содержание ГК в торфах рьяма объясняется также интенсивным вымыванием новообразованных ГК из торфяных залежей осоково-сфагновой топи, расположенной в автономной части ландшафтного профиля.

По содержанию легкогидролизуемых веществ можно отметить закономерность: с продвижением от периферии к центру болотного массива содержание углеводов увеличивается и закономерно снижается вниз по профилю с увеличением степени разложения.

Таблица 1

Общетехнические свойства торфяных залежей ландшафтного профиля

Глубина, см	Вид торфа, тип залежи	Степень разложения %	Зольность
<b>п. 5 – осоково-сфагновая топь</b>			
0–50	Фускум- торф, В	0	2.3
50–100	Комплексный, В	15	3.1
100–150	Осоково-сфагновый, П	35	5.5
150–200	Осоковый, Н	50	5.8
200–250	Травяной, Н	50	9.2
250–300	Папоротниковый, Н	40	6.8
<b>п. 2 – высокий рям</b>			
0–25	Сосново-пушицево-сфагновый, В	35	5.8
25–50	Древесно-пушицевый, П	55	4.7
50–80	Древесно-пушицевый, П	55	6.8

**Примечание:** В – верховой, П – переходный, Н – низинный типы торфа.

**Биохимические свойства** (табл. 2). Численность целлюлозоразрушающих аэробов в исследуемых торфяных залежах изменяется от 16.8 до 75.5 млн КОЕ/г, анаэробов – от 9.6 до 48.6 млн КОЕ/г. Высокая численность аэробов характерна для верхних горизонтов, сложенных верховыми торфами, вниз по профилю их численность уменьшается, (максимум в 1.7–2 раза), оставаясь в пределах одного порядка. Соответственно, более высокая численность анаэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов отмечается в нижних горизонтах торфяных залежей.

Высокая численность аммонификаторов наблюдается в залежи осоково-сфагновой топи – в среднем до 21.6 млн КОЕ/г торфа, что объясняется высоким содержанием в торфах валового азота. Численность аммонификаторов с глубиной увеличивается. Аммонификаторы в торфяной залежи высокого рьяма, несмотря на высокую степень разложения торфов, свою активность не проявляют.

Значения микробной биомассы позволяют непосредственно оценить активность микрофлоры. Наибольшая численность микроорганизмов в торфяной залежи осоково-сфагновой топи отмечается в верхнем метровом слое. С глубиной происходит постепенное снижение их активности и только в слое, прилегающем к минеральному грунту (250–275 см), их активность снижается примерно в 2 раза. Аналогичная закономерность отмечается в работах А.В. Головченко и Т.Г. Добровольской [7, 8]. Ими было показано, что в верхних слоях торфяных залежей олиготрофного типа численность бакте-

Таблица 2

Распределение микроорганизмов, среднее за 2004–2006 гг.

Тип залежи, глубина, см	Целлюлозоразрушающие, млн КОЕ/г торфа				Аммонификаторы, млн КОЕ/г торфа		Микробная биомасса	
	аэробные		анаэробные		экстремумы	M±m	Бактерии, млрд кл.	Споры грибов, млн кл.
	экстремумы	M±m	экстремумы	M±m				
<b>п. 5. – осоково-сфагновая топь</b>								
<b>В, 0–50</b>	35.6–75.5	58.9±0.24	10.8–19.3	15.5±0.25	5.0–10.5	8.2±0.09	46.8±0.07	40.2±0.12
<b>В, 50–100</b>	28.6–72.1	55.6±0.16	9.6–22.6	17.2±0.13	10.1–13.4	11.9±0.41	44.4±0.12	44.1±0.24
<b>П, 100–150</b>	19.4–69.6	49.4±0.09	10.5–29.7	21.8±0.42	7.3–18.9	12.6±0.09	32.2±0.08	38.8±0.16
<b>Н, 150–200</b>	18.6–50.3	43.6±0.08	16.8–40.3	27.2±0.06	7.7–21.1	12.9±0.71	25.1±0.01	29.8±0.07
<b>Н, 200–250</b>	20.4–58.4	42.6±0.61	20.4–33.8	29.6±0.05	18.3–27.6	21.5±0.08	15.5±0.16	16.3±0.08
<b>Н, 250–275</b>	16.8–54.2	34.5±0.08	19.6–48.6	33.1±0.09	11.8–25.0	18.9±0.31	10.2±0.09	7.5±0.04
<b>п. 2 – высокий рям</b>								
<b>В, 0–25</b>	65.5–77.3	67.5±0.12	14.2–15.9	15.7±0.09	0.8–1.2	0.9±0.09	60.2±0.04	39.5±0.12
<b>В, 25–50</b>	54.8–59.3	57.6±0.06	12.9–19.5	16.9±0.16	0.07–1.0	0.7±0.21	59.2±0.06	26.2±0.06
<b>П, 50–75</b>	36.2–55.6	46.9±0.42	9.5–21.0	15.6±0.26	0.1–2.1	0.9±0.58	55.1±0.11	33.9±0.07
<b>П, 75–100</b>	31.7–43.1	31.7±0.04	15.9–19.8	16.8±0.02	0.1–1.9	0.4±1.14	49.5±0.06	20.9±0.10

Примечание: тип почвы: В – верховая, П – переходная, Н – низинная; М – среднее за три года исследований; m – ошибка среднего арифметического.

рий колеблется в пределах 30–150 млрд кл/г, спор грибов – 60–85 млн спор/г, в нижних горизонтах количество бактерий изменяется от 10 до 80 млрд кл/г, а спор грибов – от 30 до 40 млн спор/г.

Иная закономерность распределения микробной биомассы отмечается в торфяной залежи высокого рьяма. Так, проявляется более высокая численность микроорганизмов по сравнению с торфяной залежью осоковой топи и равномерность распределения в метровом слое, несмотря на разнотипность стратиграфии залежи.

В связи с этим рассмотрим активность ферментов инвертазы и целлюлазы, которые расщепляют углеводы торфов до более простых соединений с последующим включением их в биосинтез гуминовых соединений. Высокой ферментативной активностью характеризуется торфяная залежь осоково-сфагновой топи (табл. 3), в особенности инвертаз-

ная. Наибольшая активность отмечается в слое 0–50 см с постепенным снижением вниз по профилю торфяной залежи. Аналогичная закономерность отмечается и для целлюлазы, но ее активность значительно меньше в экстремальных и средних значениях. Корреляционный анализ выявил достоверную положительную связь инвертазы и целлюлазы с содержанием легкогидролизуемых веществ (соответственно  $r = 0.86; 0.94$ ).

Таким образом, биохимические процессы углеродного цикла охватывают всю торфяную залежь, но активность и направленность процесса в разных ее слоях определяются генезисом и длительностью торфообразования. Выше уже отмечалось, что подстилающими породами на территории исследований являются карбонатные суглинки. Известно, что основное количество зольных элементов, потребляемых из подстилающих пород, накапливается на исходном этапе торфообразования, когда торфяная залежь имеет незначительную мощность и основная масса живых корней сохраняет контакт с минеральной породой. В процессе последующего торфообразования концентрация зольных элементов в торфах постепенно снижается. Кроме того, процесс заболачивания в п. 2 происходит по второму типу – заболачивание суши. Таким образом, геохимические условия торфообразования в торфяных залежах рьяма и осоково-сфагновой топи различаются. Все вышесказанное подтверждается результатами анализа состава болотных вод. В болотных водах рьяма выше реакция среды, во все сроки наблюдения отмечалось самое высокое содержание кальция, железа, ХПК, что также объясняется и расположением его на ландшафтном профиле. Рям представляет собой аккумулятивную позицию профиля, которая служит геохимическим барьером на пути стекающих с водораздельной площади поверхностных и внутриболотных вод.

Таблица 3

Ферментативная активность в торфяных залежах ландшафтного профиля

Тип залежи, глубина, см	Инвертаза		Целлюлаза	
	экстремальные значения	M±m	экстремальные значения	M±m
<b>п. 5 – осоково-сфагновая топь</b>				
<b>В, 0–50</b>	50.1–61.8	59.2	11.1–18.5	14.3
<b>В, 50–100</b>	44.7–50.4	48.3	12.9–20.3	16.7
<b>П, 100–150</b>	33.1–40.5	36.2	13.5–16.8	14.9
<b>Н, 150–200</b>	28.6–35.0	30.5	9.6–11.5	12.4
<b>Н, 200–250</b>	18.9–23.8	22.4	8.6–12.4	10.6
<b>Н, 250–275</b>	17.6–25.9	21.5	7.2–10.0	9.1
<b>п. 2 – высокий рям</b>				
<b>В, 0–25</b>	30.8–55.1	48.6	11.6–18.4	13.3
<b>В, 25–50</b>	25.2–53.9	46.1	8.9–15.0	11.2
<b>П, 50–75</b>	30.9–46.8	39.6	7.6–13.2	11.4
<b>П, 75–100</b>	29.6–39.5	35.7	7.1–12.6	9.9

Примечание: тип почвы: В – верховая, П – переходная, Н – низинная; М – среднее; m – ошибка среднего арифметического; активность ферментов выражена в мг глюкозы на 1 г торфа за 4 часа.

Так, если содержание железа в ГК болотных вод торфяной залежи осоково-сфагнуовой топи составляет 0.1–0.25 %, то в болотных водах ряма его содержание увеличивается до 1.25 %.

С целью выявления активности биохимических процессов (как результат – образование и выделение  $\text{CO}_2$  в динамике) представляет интерес рассмотреть активность в разные по метеорологическим условиям годы (2004–2006 гг.). По ГТК вегетационный период 2004 г. характеризуется как влажный (ГТК=1.5), 2005 г. – умеренно-влажный (ГТК=1.2), 2006 г. – сухой (ГТК=0.7) (рис. 1). Уровни болотных вод (УБВ) в торфяной залежи ряма снижались до 50 см, в осоково-сфагнуовой топи поддерживались близко к поверхности.

микробная биомасса по профилю торфяной залежи ряма активно увеличивалась в течение всего вегетационного периода. В торфяной залежи осоково-сфагнуовой топи различия по месяцам особенно проявились в 2005 г., характеризующемся высокими УБВ. Активность микробной биомассы в торфяной залежи увеличилась в июле и сентябре, в особенности глубже 2 м. Такая же закономерность на этой глубине отмечалась в 2006 г.

Таким образом, численность микрофлоры в торфяной залежи определяется положением в ландшафтном профиле (разный генезис), глубиной, гидротермическими условиями лет и отдельных месяцев, но активность микрофлоры проявляется по всей глубине торфяной залежи. К аналогичным

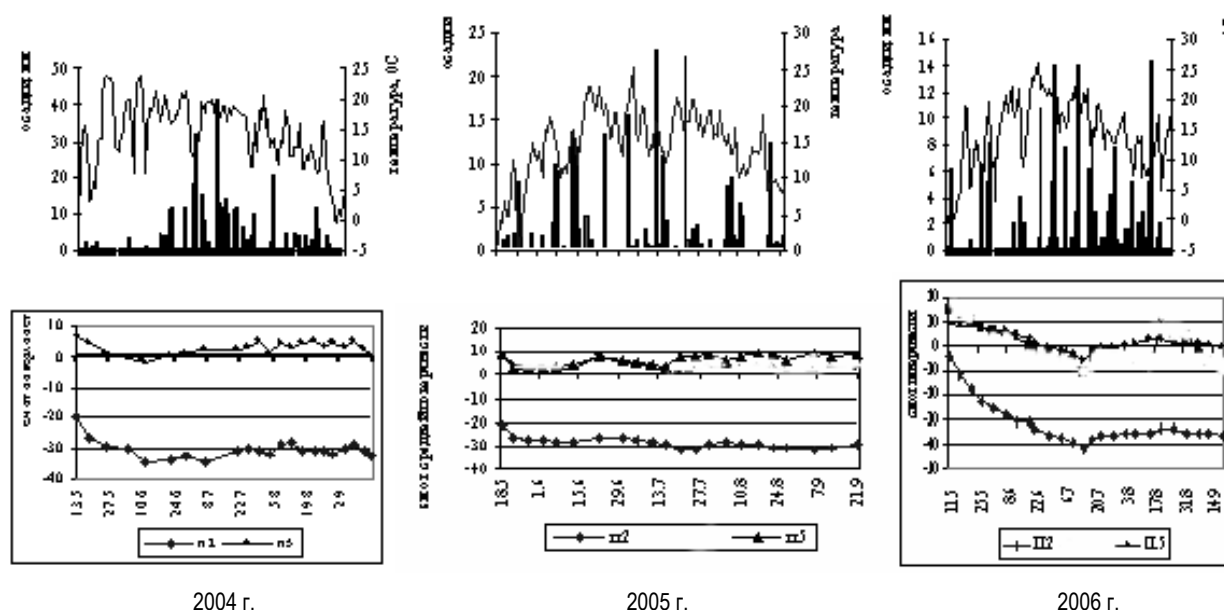


Рис. 1. Погодные условия и динамика уровней болотных вод.

В динамике целлюлозоразрушающих микроорганизмов отмечается увеличение их численности в более благоприятный по гидротермическим условиям 2006 г. (до 1.5–2 раз). Активность аммонификаторов возрастала во влажный 2004 г. Статистическая обработка результатов показала наличие зависимости активности целлюлозоразрушающих микроорганизмов от УБВ (прямая для анаэробов и обратная для аэробов).

Погодные условия года оказывают влияние на динамику микробной биомассы (рис. 2). Наибольший прирост микробной биомассы в торфяных залежах ряма и осоково-сфагнуовой топи отмечался в сухой 2006 г. Вместе с тем следует отметить более резкие колебания микробной биомассы в верхней части торфяной залежи, в которой экстремальные значения численности микробной биомассы в 2–3 раза были выше по сравнению с нижней частью залежи. В то время как в менее благоприятные по гидротермическим условиям годы (2004 и 2005 гг.)

результатам мы пришли и в процессе изучения структуры микромицетного комплекса [8]. В метровом слое торфяной залежи был выявлен как активный компонент микромицетного комплекса – мицелий, так и неактивный компонент – споры. Если споры грибов обнаруживаются во всех слоях залежи, то мицелий грибов – в пределах аэробной (метровой) зоны, и только в отдельные месяцы сухих лет микромицетные гифы проникали вглубь торфяной залежи (до 2 м). О жизнеспособности части эукариотных клеток на глубине (глубже двух метров) свидетельствует наличие сезонной динамики эукариотных клеток, а также способность к росту дрожжей и других групп микромицетов.

Представляют также интерес результаты, полученные учеными МГУ по изучению сапрофитного бактериального комплекса (группе сапрофитных аэробных и факультативно анаэробных бактерий, растущих на глюкозо-пептонно-дрожжевой среде) непосредственно на наших объектах [9]. Исследо-

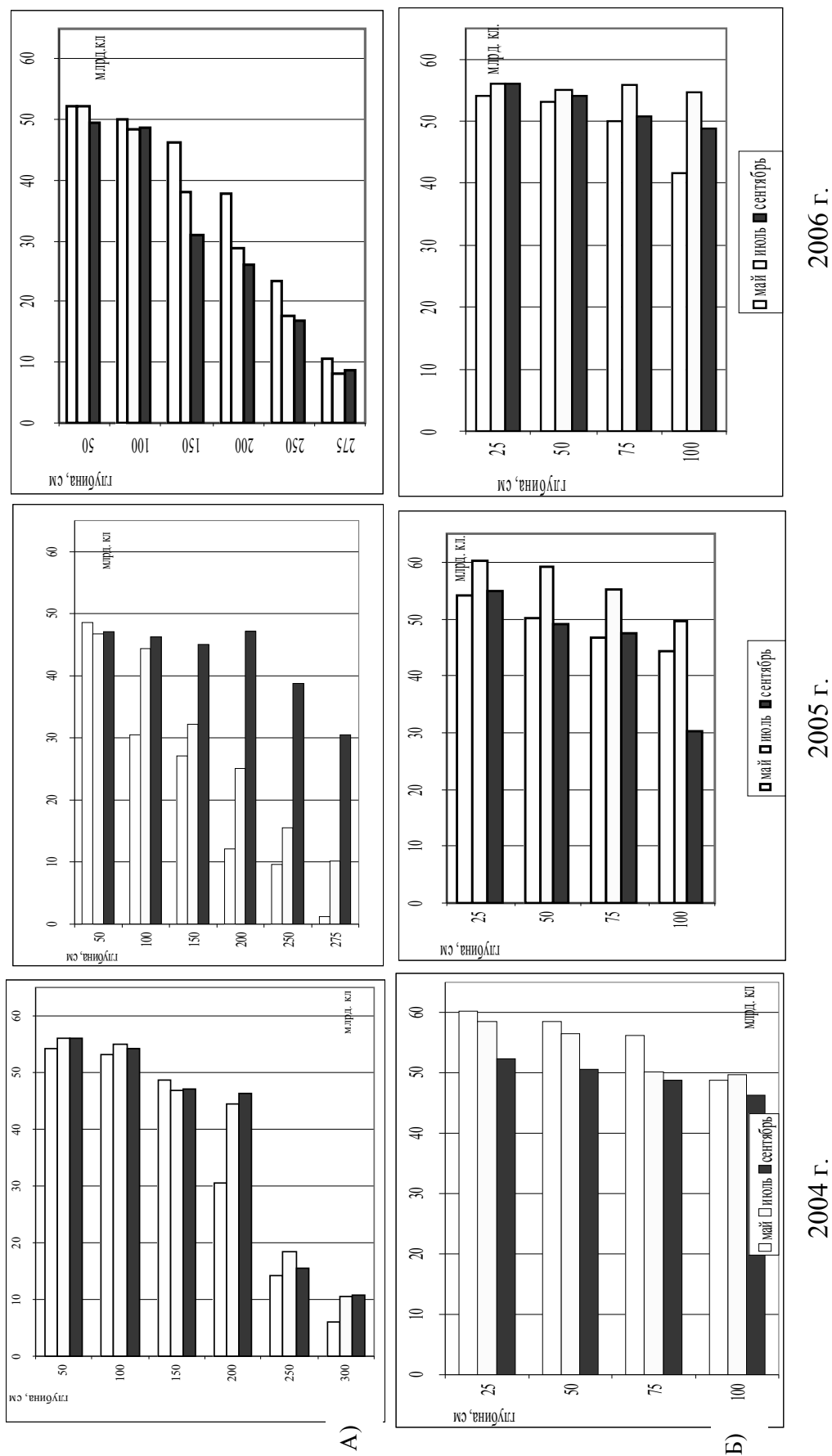


Рис. 2. Динамика микробной биомассы в торфяных залежах: а) осоково-сфагновой топи; а) низкого ряма.

ватели сделали основополагающий вывод о том, что сезонная динамика численности и бактериального разнообразия бактерий сапрофитного комплекса торфяных залежей характеризуется равномерным характером как по глубине, так и по позиции ландшафтного профиля. Однако амплитуда колебаний численности и бактериального разнообразия выше в торфяной залежи рьяма.

Как результат активности биохимических процессов в торфяной залежи рассмотрим выделение диоксида углерода с поверхности (рис. 3).

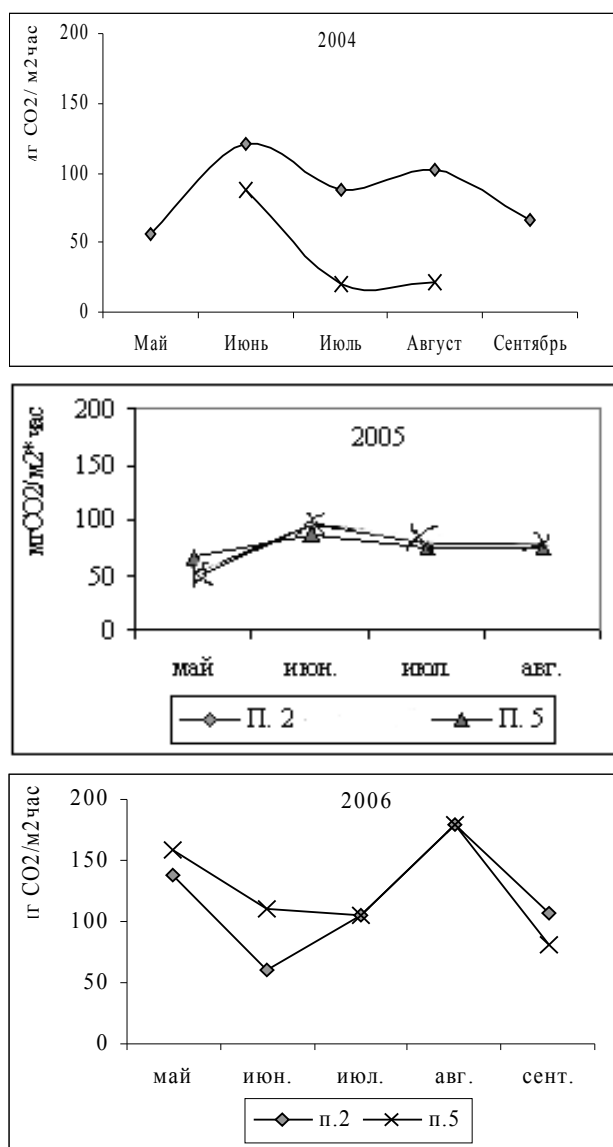


Рис. 3. Динамика эмиссии CO<sub>2</sub>

В условиях прохладного и влажного 2004 г. численные значения динамики выделения CO<sub>2</sub> не превышали 120 мг CO<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>час с наименьшими значениями в торфяной залежи осоково-сфагнуовой топи. В более благоприятных гидротермических условиях 2005 г. различия в динамике выделения CO<sub>2</sub> в

торфяных залежах рьяма и осоково-сфагнуовой топи не обнаруживаются.

В торфяной залежи осоково-сфагнуовой топи в 2006 г. при низких УБВ выделение CO<sub>2</sub> характеризовалось невысокими значениями в мае и июне. В остальные месяцы выделение CO<sub>2</sub> из торфяной залежи было практически одинаковым в рьяме и осоково-сфагнуовой топи. В засушливом 2006 г. наибольшая эмиссия CO<sub>2</sub> наблюдалась в августе. Следует заметить, что динамика выделения CO<sub>2</sub> в большой степени определяется температурой поверхностного слоя торфяной залежи. Определения эмиссии CO<sub>2</sub> в течение дня в разные месяцы вегетационного периода также подтвердили такую зависимость.

Проведенный корреляционный анализ зависимости интенсивности выделения CO<sub>2</sub> от гидротермических условий торфяных залежей ландшафтного профиля показал, что интенсивность выделения CO<sub>2</sub> достоверно связана с температурой верхнего слоя 0–50 см, т.е. чем больше прогревается этот горизонт, тем интенсивнее выделяется CO<sub>2</sub>. Достоверная зависимость интенсивности эмиссии CO<sub>2</sub> от влажности верхнего десятисантиметрового горизонта установлена для торфяной залежи высокого рьяма. Получена также достоверная нелинейная зависимость между УБВ и выделением диоксида углерода. Надо полагать, снижение УБВ способствует более интенсивному прогреванию торфяной залежи, что в свою очередь приводит к увеличению интенсивности газообмена. В торфяной залежи осоково-сфагнуовой топи эта зависимость выражена в меньшей степени.

#### Выводы.

1. Олиготрофные торфяные залежи биохимически активны по всему профилю, но различаются по численности микрофлоры отдельных физиологических групп как по ландшафтному профилю, так и по глубине залежи. Динамика активности биохимических процессов определяется гидротермическими условиями. Наибольшая численность аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов отмечается в сухой 2006 г. Анаэробные целлюлозоразрушающие микроорганизмы преобладают во влажные 2004 и 2005 гг. Численность микробной биомассы увеличивается в нижних горизонтах торфяных залежей, что свидетельствует о жизнеспособном состоянии микробного комплекса на глубине.

2. Процесс образования диоксида углерода в торфяных залежах отрогов Васюганского болота активно протекает в сухой год и определяется гидротермическими условиями метрового слоя торфяной залежи. Интенсивность выделения CO<sub>2</sub> достоверно коррелирует с температурой в горизонте 0–50 см и УБВ.

*Работа поддержана грантом Президента № 3938.2008.5, грантом РФФИ № 06.05 – 64170 и грантом Минобрнауки (№ 084469).*

*Поступила в редакцию 24.04.2008*

## Литература

1. Заварзин Г.А. Цикл углерода в природных экосистемах России // *Природа*. 1994. № 7. С. 15–18.
2. Айлрих Б. Происхождение и циркуляция  $\text{CH}_4$  и  $\text{CO}_2$  в торфянике // *Сокращение эмиссии метана*. Новосибирск, 2000. С. 233–239.
3. Вомперский С.Э. Роль болот в круговороте углерода // *Биогеоценологические особенности болот и их рациональное использование*. М., 1994а. С. 5–37
4. Головченко А.В., Добровольская Т.Г., Инишева Л.И. Структура и запасы микробной биомассы в олиготрофных торфяниках южно-таежной тайги Западной Сибири // *Почвоведение*. 1992. № 12. С. 1468–1473.
5. Дулов Л.Е. Сезонные изменения условий среды – комплекс факторов, контролирующих метаногенез // *Эмиссия и сток парниковых газов на территории северной Евразии*. Пущино, 2000. С. 85–86.
6. Козловская Л.С. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л., 1978. 172 с.
7. Миронычева-Токарева Н.П. Динамика запасов и первичная продуктивность болот южной тайги // *Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее*. Новосибирск, 2001. С. 106–107.
8. Наумов А.В. Углекислый газ и метан в почвах и атмосфере болотных экосистем Западной Сибири // *Сибирский экологический журнал*. 2002. № 3. С. 313–318.
9. Васюганское болото (природные условия, структура и функционирование). 2-е изд., под ред. Л.И. Инишевой. Томск, 2003. 212 с.
10. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М., 1991. 303 с.
11. Головченко А.В., Санникова Ю.В., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. Сапротрофный бактериальный комплекс верховых торфяников Западной Сибири // *Микробиология*. 2005. Т. 74. № 4. С. 545–551.
12. 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.
13. Головченко А.В., Чернов И.Ю., Семенова Т.А. Сапротрофный микробный комплекс олиготрофных торфяников Западной Сибири // *Труды Института почвоведения МГУ-РАН «Почвы и биоразнообразие»*, Тула, 2004. Вып. 4. С. 144–159.