

# ДИНАМИКА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ГЛОБАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

## Environmental Dynamics and Global Climate Change



Том  
Volume

**13**

Выпуск  
Issue

**3**

**2022**

# ENVIRONMENTAL DYNAMICS AND GLOBAL CLIMATE CHANGE

Volume 13  
Issue 3  
**2022**

<https://edgcccjournal.org>

## EDITORIAL BOARD

### EDITORS-IN-CHIEF

*Elena D. Lapshina*, Dr. habil. of Biol. Sci., Professor (Khanty-Mansiysk, Russia)  
*Mikhail V. Glagolev*, PhD of Biol. Sci. (Moscow, Russia)

### EDITORIAL BOARD

#### Executive Secretary

*Olga M. Shaduyko* (Tomsk, Russia)

*Elena V. Agbalyan*, Dr. habil. of Biol. Sci. (Salekhard, Russia)

*Sergey A. Blagodatskiy*, Dr. habil. of Biol. Sci. (Stuttgart, Germany)

*Vasilii A. Vavilin*, Dr. habil. of Phys. and Math. Sci. (Moscow, Russia)

*Egor A. Dyukarev*, PhD in Phys. and Math. Sci. (Tomsk, Russia)

*Mikhail V. Kabanov*, Dr. habil. of Phys. and Math. Sci., Professor, Corresponding Member of the RAS (Tomsk, Russia)

*Dmitriy V. Karelin*, Dr. habil. of Biol. (Moscow, Russia)

*Roman A. Kolesnikov*, PhD in Geogr. Sci. (Salekhard, Russia)

*Oleg P. Kotsyurbenko*, Dr. habil. of Biol. Sci. (Khanty-Mansiysk, Russia)

*Alexei V. Kouraev*, PhD in Geogr. Sci., Assistant professor (Toulouse, France)

*Shamil S. Maksyutov*, PhD in Phys. and Math. Sci. (Tsukuba, Japan)

*Vasilii B. Martynenko*, Dr. habil. of Biol. Sci., Professor (Ufa, Russia)

*Nsdezhda V. Matveeva*, Dr. habil. of Biol. Sci.

(Sankt-Petersburg, Russia)

*Alexander V. Puzanov*, Dr. habil. of Biol. Sci., Professor (Barnaul, Russia)

*Andrey B. Rozanov*, PhD in Geogr. Sci. (Stellenbosch, South Africa)

*Andrey A. Sirin*, Dr. habil. of Biol., Professor (Uspenskoe, Moscow region, Russia)

*Viktor M. Stepanenko*, PhD in Phys. and Math. Sci. (Moscow, Russia)

*Alexey L. Stepanov*, Dr. habil. of Biol. Sci. (Moscow, Russia)

*Evgeniy V. Shein*, Dr. habil. of Biol. Sci. (Moscow, Russia)

*Sergey A. Shoba*, Dr. habil. of Biol. Sci., Professor, Corresponding Member of the RAS (Moscow, Russia)

*Kirsi Latola*, PhD, Research coordinator (Oulu, Finland)

*Mariusz Lamentowicz*, Dr. habil., Full-Professor (Poznan, Poland)

*Kári Fannar Lárusson*, PhD, CAFF program manager (Akureyri, Iceland)

*Ivan Mammarella*, PhD, Assistant Professor (Helsinki, Finland)

*Timo Vesala*, Dr., Academy Professor (Helsinki, Finland)

*Vincent F. Warwick*, Dr., Full-Professor (Quebec Canada)

#### Editorial Office

*Oleg A. Frolov*, managing editor (Moscow, Russia)

*Inna O. Rozhkova-Timina*, WEB editor, computer layout (Tomsk, Russia)

*Ruslan A. Runkov*, technical editor (Moscow, Russia)

#### Founder:

Yugra State University. 628012, Russia, Khanty-Mansi autonomous Area, Khanty-Mansiysk, Chekhova str., 16. Phone/fax: +7(3467)377-000, ext. 101, WEB: [www.ugrasu.ru](http://www.ugrasu.ru)

National Research Tomsk State University. 634050, Russia, Tomsk, Lenin Ave, 36. Phone: +7(3822)58-98-52, fax: +7(3822)52-95-85, WEB: [www.tsu.ru](http://www.tsu.ru)

Institute for Water and Environmental Problems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Science. 656038, Russia, Barnaul, Molodezhnaya str., 1. Phone: +7(3852)66-64-60, fax: +7(3852)24-03-96, WEB: [www.iwep.ru](http://www.iwep.ru)

Arctic Research Center of the Yamal-Nenets autonomous Area. 629001, Russia, Yamal-Nenets autonomous District, Salekhard, Respublic str., 73. Phone/fax: +7(34922)441-32, WEB: [www.arctic.yanao.ru](http://www.arctic.yanao.ru)

# ДИНАМИКА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ГЛОБАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Том 13  
Выпуск 3  
**2022**

Журнал издается с 2008 года

<https://edgcccjournal.org>

## РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

### ГЛАВНЫЕ РЕДАКТОРЫ

*Елена Дмитриевна Лапина*, д-р биол. наук, профессор (Ханты-Мансийск, Россия)  
*Михаил Владимирович Глаголев*, канд. биол. наук (Москва, Россия)

### ЧЛЕНЫ РЕДАКЦИОННОЙ КОЛЛЕГИИ

#### Ответственный секретарь

*О.М. Шадуйко* (Томск, Россия)

*Е.В. Азбалин*, д-р биол. наук (Салехард, Россия)

*С.А. Благодатский*, д-р биол. наук (Штутгарт, Германия)

*В.А. Вавилин*, д-р физ.-мат. наук (Москва, Россия)

*Е.А. Дюкарев*, канд. физ.-мат. наук (Томск, Россия)

*М.В. Кабанов*, д-р физ.-мат. наук, профессор, член-корреспондент РАН (Томск, Россия)

*Д.В. Карелин*, д-р биол. наук (Москва, Россия)

*Р.А. Колесников*, канд. геогр. наук (Салехард, Россия)

*О.Р. Коцюрбенко*, д-р биол. наук (Ханты-Мансийск, Россия)

*А.В. Кураев*, канд. геогр. наук, доцент (Тулуза, Франция)

*Ш.Ш. Максютлов*, канд. физ.-мат. наук (Цукуба, Япония)

*В.Б. Мартыненко*, д-р биол. наук, профессор (Уфа, Россия)

*Н.В. Матвеева*, д-р биол. наук (Санкт-Петербург, Россия)

*А.В. Пузанов*, д-р биол. наук, профессор (Барнаул, Россия)

*А.Б. Розанов*, канд. геогр. наук (Стелленбос, ЮАР)

*А.А. Сирин*, д-р биол. наук, профессор (п/о Успенское, Московская обл., Россия)

*В.М. Степаненко*, канд. физ.-мат. наук (Москва, Россия)

*А.Л. Степанов*, д-р биол. наук, профессор (Москва, Россия)

*Е.В. Шеин*, д-р биол. наук, профессор (Москва, Россия)

*С.А. Шоба*, д-р биол. наук, профессор, чл.-корр. РАН (Москва, Россия)

*Т. Весала*, д-р, профессор (Хельсинки, Финляндия)

*К. Латола*, д-р (Оулу, Финляндия)

*М. Ламентович*, д-р, профессор (Познань, Польша)

*К.Ф. Ларуссон*, д-р (Акурейри, Исландия)

*И. Маммарелла*, д-р, доцент (Хельсинки, Финляндия)

*В.Ф. Варвик*, д-р, профессор (Квебек, Канада)

### Редакция

*О.А. Фролов*, заведующий редакцией (Москва, Россия)

*И.О. Рожкова-Тимина*, WEB-редактор, компьютерная верстка (Томск, Россия)

*Р.А. Руньков*, технический редактор (Москва, Россия)

#### Учредители:

ФГБОУ ВО «Югорский государственный университет».

628012, Россия, Ханты-Мансийский автономный округ — Югра, г. Ханты-Мансийск ул. Чехова, 16.

Тел./факс: +7(3467)37-70-00 (доб. 101), WEB: [www.ugrasu.ru](http://www.ugrasu.ru)

ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Томский государственный университет».

634050, Россия, г. Томск, пр. Ленина, 36. Тел.: +7(3822)58-98-52, факс: +7(3822)52-95-85, WEB: [www.tsu.ru](http://www.tsu.ru)

ФГБУН Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской Академии наук. 656038, Россия, г. Барнаул, ул. Молодежная, 1. Тел.: +7(3852)66-64-60, факс: +7(3852)24-03-96, WEB: [www.iwep.ru](http://www.iwep.ru)

ГКУ Ямало-Ненецкого автономного округа «Научный центр изучения Арктики».

629008, Россия, Ямало-Ненецкий автономный округ, г. Салехард, ул. Республики, 73. Тел./факс: +7(34922)441-32, WEB: [www.arctic.yanao.ru](http://www.arctic.yanao.ru)

Журнал зарегистрирован Федеральной службой по надзору за соблюдением законодательства в сфере массовых коммуникаций, связи и охране культурного наследия. Свидетельство о регистрации ПИ № ФС 77-73235 от 06.07.2018

**Индексируется:** Science Index (РИНЦ), Google Scholar, Ulrich's Periodicals Directory, WorldCat, EBSCO

**Техподдержка:** Рожкова-Тимина Инна Олеговна. Тел. +7 9539215004. E-mail: [inna.timina@mail.ru](mailto:inna.timina@mail.ru)

Архив журнала «Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата» размещен в сети Интернет [www.elibrary.ru](http://www.elibrary.ru), <https://edgcccjournal.org/EDGCC/issue/archive>

---

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ**

- Glagolev M.V., Suvorov G.G., Il'yasov D.V., Sabrekov A.F., Terentieva I.E.*  
WHAT IS THE MAXIMAL POSSIBLE SOIL METHANE UPTAKE? 123-141

---

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ РАБОТЫ**

- Sabrekov A.F., Filippov I.V., Dyukarev E.A., Zarov E.A., Kaverin A.A., Glagolev M.V., Terentieva I.E., Lapshina E.D.*  
Hot spots of methane emission in West Siberian middle taiga wetlands disturbed by petroleum extraction activities 142-155
- Suhoveeva O.E., Karelin D.V.*  
Simulation modelling as an approach to estimate carbon fluxes in agrolandscapes in central chernozem zone 156-170

---

**КРАТКОЕ СООБЩЕНИЕ**

- Svetasheva T.Y.*  
Monitoring of protected fungi species by methods of modern information technologies? 171-178



## WHAT IS THE MAXIMAL POSSIBLE SOIL METHANE UPTAKE?

Glagolev M.V.<sup>1,2,3</sup>, Suvorov G.G.<sup>4</sup>, Il'yasov D.V.<sup>3</sup>, Sabrekov A.F.<sup>3</sup>, Terentieva I.E.<sup>5</sup><sup>1</sup>Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia<sup>2</sup>Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences, Uspenskoe (Moscow region), Russia<sup>3</sup>Yugra State University, Khanty-Mansyisk, Russia<sup>4</sup>A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia<sup>5</sup>University of Calgary, Calgary, Canada[m\\_glagolev@mail.ru](mailto:m_glagolev@mail.ru)**Citation:** Glagolev M.V., Suvorov G.G., Il'yasov D.V., Sabrekov A.F., Terentieva I.E. 2022. What is the maximal possible soil methane uptake? // Environmental Dynamics and Global Climate Change. V. 13. N. 3. P.123-141.**DOI:** [10.18822/edgcc133609](https://doi.org/10.18822/edgcc133609)

Разброс опубликованных скоростей поглощения метана почвами составляет несколько порядков: от  $\sim 10^{-4}$  до  $\sim 1$  мг·м<sup>-2</sup>·час<sup>-1</sup>. При этом верхняя граница оценок абсолютных величин этих скоростей приближается к величинам, сравнимым с удельными потоками эмиссии метана из наиболее «продуктивных» в отношении CH<sub>4</sub> природных экосистем – болот. Однако **поступление метана в почву** может происходить только за счет относительно медленного диффузионного механизма, а его окисление микроорганизмами в почве подчиняется закону Михаэлиса-Ментен с определенными кинетическими параметрами. Таким образом, учитывая эти физические и биокинетические ограничения, ожидать высоких абсолютных значений удельных потоков поглощения CH<sub>4</sub> мы не можем. В статье представлена попытка количественно оценить максимально возможную величину поглощения метана почвой, опираясь на строгий базис биокинетики и физики почв. На основании этого теоретического анализа показано, что встречающиеся в литературе величины удельного потока поглощения CH<sub>4</sub> (около 0.4 мг·м<sup>-2</sup>·час<sup>-1</sup> и более) нереалистичны, если речь идет о таких почвах, которые всегда находятся при концентрациях метана не больших, чем атмосферная (1.8 ppmv).

**Ключевые слова:** метанотрофия, диффузия метана в почву, окисление метана, закон Михаэлиса-Ментен.**Key words:** methanotrophy, methane diffusion into soil, methane oxidation, Michaelis-Menten law.

The spread of published values of the rate of methane uptake by soils makes up several orders of magnitude from 0.0001 to 1 mg·m<sup>-2</sup>·h<sup>-1</sup>, which is comparable in magnitude to the spread of estimates of the release of CH<sub>4</sub> out of waterlogged soils. The high values of CH<sub>4</sub> emissions out of waterlogged soils are well explained, since with high methane production, it can be removed from the soil at almost any speed through a convective (most often bubble) transport mechanism. But when being absorbed by the soil, methane can penetrate in it only due to an apparently slow diffusion mechanism. Thus, the question arises of the maximum theoretically justified assessment of methane consumption by the soil. The aim of our work was to try to quantify the maximum possible amount of CH<sub>4</sub> consumption by the soil relying on a strict basis of soil biokinetics and physics.

To estimate the maximum specific absorption flux of CH<sub>4</sub> by the soil, we used the "mass conservation equation" [Walter et al., 1996; Zhuang et al., 2004; Глаголев, 2006, p. 316; 2010, p. 35-36]:

$$\partial C/\partial t = -\partial F/\partial z + Q_{ebull} + Q_{plant} + R_{prod} + R_{oxid}$$

where  $C$  (mg/m<sup>3</sup>) is the concentration of methane at time  $t$  at depth  $z$ ;  $F$  (mg·m<sup>-2</sup>·h<sup>-1</sup>) is the specific flux of methane due to diffusion;  $Q_{ebull}$  and  $Q_{plant}$  (mg·m<sup>-3</sup>·h<sup>-1</sup>) are the rates of change in methane concentration at time  $t$  at depth  $z$  due to the formation of bubbles and drainage through the roots of plants, respectively;  $R_{prod}$  and  $R_{oxid}$  (mg·m<sup>-3</sup>·h<sup>-1</sup>) are the rates of formation and consumption of methane, respectively.

Since we going to estimate the flux of CH<sub>4</sub> only at its maximum possible consumption, the equation is simplified, as far as its terms accounted for the formation and transport of methane ( $R_{prod}$ ,  $Q_{ebull}$ ,  $Q_{plant}$ ) will be equal to 0. Finally, we will consider the system in a steady state, i.e.  $\partial C/\partial t = 0$ . Thus:  $\partial F(t,z)/\partial z = R_{oxid}(t,z)$ .

Using Fick's first law to calculate the diffusion flux (used with a modified sign compared to its traditional form):

$$F(t,z) = D(z) \cdot \partial C/\partial z,$$

where  $D(z)$  is the diffusion coefficient [Zhuang et al., 2004]; and the modified Michaelis-Menten equation for calculating methane oxidation is:  $R_{\text{oxid}}(t,z) = -V_{\text{max}} \cdot (C - C_{\text{Th}}) / (K_M + C - C_{\text{Th}})$ , where  $C_{\text{Th}}$  ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) is the threshold concentration [Panikov, 1995, p. 151];  $V_{\text{max}}$  ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$ ) is the maximum specific consumption rate;  $K_M$  ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) is the half-saturation constant, and also under assumptions, (i) the concentration of  $\text{CH}_4$  is approximately equal to atmospheric ( $C_A = 1.29 \text{ mg/m}^3$ ) at the upper boundary (soil/atmosphere); (ii) the flux of  $\text{CH}_4$  can be assumed to be zero at an infinitely great depth [Born et al., 1990]; (iii)  $D$ ,  $V_{\text{max}}$  and  $K_M \gg (C - C_{\text{Th}})$  do not change with depth. Therefore, the absolute value of the specific flux from the atmosphere to the soil is:

$$|F(0)| = (C_A - C_{\text{Th}}) \cdot (V_{\text{max}} \cdot D / K_M)^{1/2}.$$

The maximum value of the **diffusion coefficient** can be estimated by the Penman equation:  $D = D_o \cdot P_a \cdot 0.66$ , where  $D_o$  is the diffusion coefficient in air;  $P_a$  is the porosity of aeration [Смагин, 2005, p. 165]. Since we are going to estimate the maximum value of diffusion, we will take the limit value of porosity, which is 1, but as far as the proportion of pores of stable aeration accounts for half of the total pore volume [Рачевова, 1983, p. 52], then for further calculations we will take  $P_a = 0.5$ , hence  $D = D_o \cdot 0.33$ . According to [Arah and Stephen, 1998], for  $\text{CH}_4$

$$D_o = 1.9 \cdot 10^{-5} \cdot (T/273)^{1.82} \text{ m}^2/\text{s} = 6.8 \cdot 10^{-2} \cdot (T/273)^{1.82} \text{ m}^2/\text{h},$$

where  $T$  is temperature (K). When solving our diffusion problem, we assumed that the temperature is the same throughout the soil profile, and is 293 K. then  $D = 6.8 \cdot 10^{-2} \cdot (293/273)^{1.82} \cdot 0.33 = 2.55 \cdot 10^{-2} \text{ m}^2/\text{h}$ .

**The maximum rate of  $\text{CH}_4$  oxidation by soil** was experimentally estimated in [Bender and Conrad, 1992] and was  $57.3 \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{m}^3)$ , which is in good agreement with the value of  $V_{\text{max}} = 47 \text{ mg}/(\text{h} \cdot \text{m}^3)$  obtained at  $T = 32 \text{ }^\circ\text{C}$  according to the temperature dependence for automorphic soils of boreal forests  $V_{\text{max}} = 1.5^{(T-5.4)/10} \text{ mmol}/(\text{h} \cdot \text{L})$ , given in the work of Zhuang et al. [2004].

**The half-saturation constant** is the concentration of the substrate, at which the specific growth rate of microorganisms takes a value equal to a half of the maximum. Summaries of the values  $K_M$  have been repeatedly published (see, for example, [King, 1992, Tab. II; Segers, 1998, Tab. 4; Глаголев, 2006, pp. 324-325]). For our purposes, we should take the  $K_M$  obtained directly in the experiments with substrate concentrations ( $\text{CH}_4$ ) closest to those found in natural conditions. The minimum value ( $3 \cdot 10^{-8} \text{ mol/L}$ ) is given in [Bender and Conrad, 1992]. This value corresponds to the methane concentration in the air of about 20 ppm ( $14.3 \text{ mg/m}^3$ ). This  $K_M$  value will be taken for further calculations.

**The threshold concentration of  $\text{CH}_4$  for methanotrophs** in the upper soil layer, given in the scientific literature, varies from 0.1 to 3.5 ppm [Crill, 1991; Bender and Conrad, 1992; Kravchenko et al., 2010]. Since we are interested in the minimum value of this indicator, we will bring it to the minimum temperature (273 K or  $0 \text{ }^\circ\text{C}$ ):  $C_{\text{Th}} = 0.0714 \text{ mg/m}^3$ .

Now, having all the necessary numerical values, we can estimate the maximum intensity of methane consumption by natural soils:

$$|F(0)| = 1.2186 \cdot (57.3 \cdot 2.55 \cdot 10^{-2} / 14.3)^{1/2} \approx 0.39 \text{ mg}/(\text{m}^2 \cdot \text{h}).$$

Thus, for a certain "ideal" soil (evenly warmed throughout the profile, perfectly aerated, and at the same time containing enough moisture to create optimal living conditions for methanotrophs, which, by the way, are extremely numerous in the soil, and their methane half-saturation constant is very low, etc.) we obtained an absorption intensity of  $\text{CH}_4$  of about  $0.39 \text{ mg}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$ . Since the combination of optimal values of all factors affecting methane consumption is very unlikely (or, rather, even improbable) in real soils, the resulting value can be considered extremely possible. And in view of this, the empirical generalization made in [Crill, 1991] becomes clear: "From the Amazon floodplain to the Arctic, the most rapid rates rarely exceed  $6 \text{ mgCH}_4 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ " i.e.  $0.25 \text{ mg}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$ .

**CONCLUSION.** So, we considered the absorption of methane as a biochemical process (following the Michaelis-Menten law with certain kinetic parameters), limited by diffusion in porous medium (soil). Based on this theoretical analysis, we came to the conclusion that the extremely large values of the specific absorption flux of  $\text{CH}_4$  (about  $0.4 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  and more), which are sometimes found in the literature, are unrealistic, if we are talking about the soils, which are always under methane concentrations no greater than atmospheric –  $1.8 \text{ ppmv}$ . This applies to the vast majority of soils – almost all, except for wetlands and soils covering landfills, underground gas storage facilities or other powerful sources of methane.

Проф. Бете..., это такой человек: если имеется какое-то хорошее экспериментальное число, он непременно должен получить его из теории.

R.P. Feynman (1967)

## ВВЕДЕНИЕ

### Метан в проблеме парниковых газов

Метан является важным парниковым газом, концентрация которого в атмосфере за последние столетия существенно возросла (к концу 80-х гг. XX в. скорость роста концентрации  $\text{CH}_4$  составляла

около 1% в год [Khalil et al., 1989] и хотя потом рост на некоторое время практически прекратился, но с 2007 г. возобновился со скоростью около 0.4%/год [Nisbet et al., 2019]). Для понимания механизмов изменения концентрации атмосферного метана необходимо, среди прочего, количественное знание о его источниках и стоках [Crill, 1991]. В частности, почвы способны как образовывать, так и потреблять  $\text{CH}_4$  (т.е. выступать и как источники, и как стоки метана). Эти противоположные процессы осуществляются двумя специфическими группами микроорганизмов – соответственно, метаногенами и метанотрофами [Zhuang et al., 2004]. Последние используют  $\text{CH}_4$  в качестве единственного источника энергии. Но, кроме того, возможно и неспецифическое со-окисление метана, которое осуществляют окисляющие аммоний нитрификаторы [Bédard and Knowles, 1989].

Окисление  $\text{CH}_4$  (как химическое явление) стало предметом научного исследования почти 250 лет назад – после того, как А. Вольта обнаружил (1776 г.), что пузыри, собранные из пруда, состоят из горючего газа. В результате, метан стал применяться как источник энергии для получения тепла и света. Однако, в противоположность хозяйственно-коммерческому значению, биологические и экологические аспекты окисления метана игнорировались до пионерских работ Зенгена (1906 г.), который, как принято считать, впервые<sup>1</sup> выделил метаноокисляющие бактерии [King, 1992]. В дальнейшем, когда акцент исследований, наконец, сместился в область биологии, значительное число работ было направлено на выяснение интенсивности и распределения *источников* метана (таких, как, например, болота), а проблематике *поглощения*  $\text{CH}_4$  опять «не повезло» [Crill, 1991].

Одним из наиболее значительных источников метана являются болота, поскольку при избыточном увлажнении создаются анаэробные условия, а как раз в таких условиях разложение почвенного органического вещества в конечном итоге приводит к образованию  $\text{CH}_4$  [Raivonen et al., 2017]. Если анаэробные условия возникают в каких-либо других местообитаниях, то метан может образовываться и там [Arah and Stephen, 1998] при наличии соответствующего микробного сообщества и необходимой органики. В частности, потенциальным источником метана (в настоящее время практически не учитываемым) могут быть леса, точнее говоря, их переувлажненные участки; другая часть территории леса – относительно сухие участки – действует как сток  $\text{CH}_4$ , а не его источник (см., например, [Ambus and Robertson, 2006; Aronson et al., 2012; Christiansen et al., 2012]). В связи с этим модели эмиссии  $\text{CH}_4$  из почв лесов должны рассчитывать поток метана как разность между его образованием и потреблением [Yavitt et al., 1990], но об интенсивности последнего процесса до сих пор идут споры.

#### Типичные значения скорости окисления метана в почвах

Разброс опубликованных скоростей поглощения метана почвами составляет несколько порядков: от  $10^{-4}$  до  $1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ . Сводки этих величин неоднократно публиковались – см., например, [Born et al., 1990; King, 1992, Tab. III; Bárcena et al., 2010, Tab. 4; Sabrekov et al., 2016, Tab. 1]; мы в табл. 1 также приводим ряд данных, многие из которых не вошли в известные нам сводки. Как видно из табл., часто наблюдались весьма большие удельные потоки (УП) поглощения  $\text{CH}_4$  почвой (сравнимые с максимальными УП эмиссии метана [Harriss et al., 1982; Паников, 1998; Глаголев, 2008, табл. 2; Raivonen et al., 2017] из наиболее «продуктивных» – в отношении  $\text{CH}_4$  – почв).

Если все почвы лесов поглощают метан хотя бы со средней интенсивностью, наблюдавшейся в этих исследованиях, то «лесной» сток становится уже настолько большим, что может играть заметную роль в глобальном бюджете метана [Yavitt et al., 1990]. Однако при внимательном анализе табл. 1 становится очевидным, что как раз в лесах большие потоки поглощения  $\text{CH}_4$  почти никогда не наблюдались. Обратное было бы совершенно удивительным (и даже представляется невозможным – какой механизм мог бы обеспечить *быстрое поступление* метана из атмосферы?). Действительно, при слишком высокой продукции метана в почве, он может отводиться из нее, фактически, с любой скоростью при помощи конвективного (чаще всего – пузырькового) механизма транспорта, что обеспечивает эмиссию практически сколь угодно большой величины. Но *при поглощении почвой, метан может входить в нее только за счет относительно медленного диффузионного механизма, следовательно, ожидать высоких абсолютных значений удельных потоков поглощения  $\text{CH}_4$  мы не можем*. Кроме того, для решения вопроса об интенсивности потребления метана почвой важно и понимание того, насколько быстро или медленно микроорганизмы способны его окислять (если диффузия, все-таки, обеспечит приток достаточного количества  $\text{CH}_4$ ). Однако все

<sup>1</sup> Согласно J.R. Quayle (1987), вероятно, *первым выделил* метаноокисляющие бактерии, все-таки, не Söhngen, а Lowe (в 1892 г.), но он не обнаружил у них способности окислять  $\text{CH}_4$  [King, 1992].

эти оценочные понятия («быстрая» или «медленная» диффузия и окисление) – чисто качественные и требуют обоснованной количественной оценки.

К счастью, в настоящее время активно развивающейся областью, имеющей много интересных фундаментальных и практических приложений, является количественная микробиология, основанная на химико-кинетическом моделировании процессов микробного роста. Составной частью биокинетики является математическое описание протекания биопроцесса при использовании законов физической и химической кинетики [Варфоломеев и Калюжный, 1990, с. 3, 5]. И поэтому целью нашей работы было: попытаться дать количественную оценку максимально возможной величины поглощения метана почвой, опираясь на строгий базис биокинетики и физики почв.

**Таблица 1.** Потребление метана почвами различных объектов (обзор литературных данных).

<i>Объект</i>	<i>Метод<sup>а)</sup></i>	<i>Скорость (мг·м<sup>-2</sup>·час<sup>-1</sup>)</i>	<i>Авторы</i>
Долина отступающего ледника (Гренландия)	FC	0.00014 ÷ 0.00076	[Bárcena et al., 2010]
Пахотные земли (Дания)	н.д.	0.0029 ÷ 0.005	Dobbie et al. (1996) <sup>б)</sup>
Городской лес (г. Балтимор, США)	н.д.	0.0096	Groffman, Pouyat (2009) <sup>б)</sup>
Эвтрофное болото (подтайга, Западная Сибирь)	FC	0 ÷ 0.013	[Glagolev et al., 2010]
Лес (Швеция)	н.д.	0.00042 ÷ 0.01875	Smith et al. (2002) <sup>б)</sup>
Удобренный луг (Шотландия)	н.д.	0.0004 ÷ 0.0192	Dobbie et al. (1996) <sup>б)</sup>
Тропический лес	FC	0.0208	Keller et al. (1983, 1986) <sup>в)</sup>
Мезотрофный лес	FC	0.0333	Keller et al. (1986) <sup>в)</sup>
Эвтрофное займище (РФ)	FC	0 ÷ 0.04	[Glagolev et al., 2012]
Еловый лес (центральные Аппалачи)	IC	0.0417	[Yavitt et al., 1990]
Луг (шт. Колорадо, США)	FC	0 ÷ 0.047	[Mosier et al., 1991, Fig. 1]
Африканская саванна	FC	0.05	Seiler et al. (1984) <sup>в)</sup>
Хвойный лес (Канада)	FC	0.0125 ÷ 0.0667	[King, 1992, p. 449]
Смешанный лес (центральные Аппалачи)	IC	0.0833	[Yavitt et al., 1990]
Грядово-мочажинный комплекс (средняя тайга)	FC	0 ÷ 0.107	[Sabrekov et al., 2011]
«Влажная» тундра (Аляска)	FC	0.113	[Whalen and Reeburgh, 1990]
Тундра (Канада)	FC	0.138	[King, 1992, p. 449]
Смешанный лес (близ г. Ханты-Мансийск)	FC	10 <sup>-2</sup> ·(2.2±0.6÷13.9±1.5) <sup>з)</sup>	[Sabrekov et al., 2020]
Смешанный лес	FM	0.0103 ÷ 0.148	[Born et al., 1990, Tab. 2]
Кедровый лес (близ г. Ханты-Мансийск)	FC	0 ÷ 0.150±0.024 <sup>ж)</sup>	[Sabrekov et al., 2020]
Березовый лес (близ г. Ханты-Мансийск)	FC	0 ÷ 0.153±0.019 <sup>ж)</sup>	[Sabrekov et al., 2020]
Лес (США, шт. Нью-Йорк, 42° 52'с.ш., 71° 58'з.д.)	FC	0 ÷ 0.154	[Yavitt et al., 1993] <sup>е)</sup>
Средний рям (РФ, 56.3° с.ш., 76.5° в.д.)	FC	0.16	[Glagolev et al., 2012]
Смешанный лес (шт. Нью-Гэмпшир, США)	FC	<0.00417 ÷ 0.204	[Crill, 1991]
Great Dismal Swamp (шт. Вирджиния, США)	FC, FM <sup>б)</sup>	<0.0417 ÷ 0.22	[Harriss et al., 1982]
Луга (южная тайга Западной Сибири)	FC	0 ÷ 0.32	[Sabrekov et al., 2016]
Лес (южная тайга Западной Сибири)	FC	0 ÷ 0.49	[Sabrekov et al., 2016]
Торфяник (США, 42° 52'с.ш., 71° 58'з.д.)	FC	0 ÷ 0.937	[Yavitt et al., 1993] <sup>е)</sup>
Болото (шт. Флорида, США)	IC	0 ÷ 1.5	[King, 1992, p. 449]
Торфяник (Великобритания)	FC	0.5 ÷ 1.8	[Freitag et al., 2010] <sup>е)</sup>
Болото в Дании	IC	4.17	[King, 1992, p. 449]
Buckle's Bog (шт. Мэриленд, США)	SL	52.8 <sup>д)</sup>	[Yavitt et al., 1988, Tab. 4]

**Примечания:**

<sup>а)</sup> Для методов использованы следующие сокращения: FC (flux chamber) – «камерный метод»; FM – «flux models»; IC – «intact cores»; SL – «sediment slurries»; н.д. – нет данных.

<sup>б)</sup> Метод FC дал значение, в 1.4 раза большее, чем FM. Мы в качестве максимального привели значение, полученное методом FC, хотя авторы считают, что более правильное значение дает метод FM.

<sup>в)</sup> Цитируется по [Bárcena et al., 2010, p. 29].

<sup>г)</sup> Потенциальная скорость метаноокисления.

<sup>д)</sup> Цитируется по [King, 1992, p. 449].

<sup>е)</sup> Yavitt et al. [1993] приводят для разных дат измерений средние (по 6 камерам) значения и стандартные отклонения. Поскольку последние иногда были весьма велики, мы в каждом случае оценивали доверительный интервал при уровне значимости 5% и привели здесь минимальную и максимальную границы.

<sup>ж)</sup> Потребление CH<sub>4</sub> измерялось при его концентрации в камере 50 мкМ (около 1200 ppm), а не при атмосферной.

<sup>з)</sup> Для максимального значения приведена медиана ± стандартное отклонение.

<sup>д)</sup> Приведены медианы ± стандартные отклонения.

## Используемые сокращения

АСБ – абсолютно сухая биомасса;  
КЛ – клетки (в размерности: мгКЛ – мг клеток, нмоль/КЛ – наномоль на клетку);  
МеМО – метанмонооксигеназа;  
ПоВыК – «почвы высоких концентраций» (метана);  
ПоНиК – «почвы низких концентраций» (метана);  
ПоПоГИГ – почвы, покрывающие глубинные источники газа;  
ПЦР – полимеразная цепная реакция;  
СуП – сухая почва (в размерности: гСуП – г сухой почвы);  
УП – удельный поток (размерность УП поглощения  $\text{CH}_4$ :  $\text{мг}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{час}^{-1}$ , т.е. количество мг  $\text{CH}_4$ , поглощаемых 1 кв.м почвы в течение 1 часа).

## ВОЗМОЖНЫЙ ПОДХОД К ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ ОЦЕНКЕ МАКСИМАЛЬНОГО УДЕЛЬНОГО ПОТОКА ПОГЛОЩЕНИЯ $\text{CH}_4$ ПОЧВОЙ

Поток метана на границе почва/атмосфера определяется как интенсивностью микробиологических процессов разложения, так и скоростью диффузии газа в почве [Born et al., 1990]. Уже в конце XX в. были разработаны подробные математические модели для оценки этого потока. Модели оказались относительно сложными, ибо учитывали множество факторов, влияющих на газообмен [Zhuang et al., 2004]. Но поскольку мы не ставим перед собой задачу точного вычисления потока в тех или иных условиях, а хотим оценить его лишь при **максимально возможном** потреблении  $\text{CH}_4$ , то математическая сторона исследования сильно упрощается.

Для описания динамики концентрации метана широко используется (см., например, [Walter et al., 1996; Zhuang et al., 2004; Глаголев, 2006, с. 316; 2010, с. 35-36]) «уравнение сохранения массы» – уравнение переноса, дополненное членами, описывающими образование и потребление  $\text{CH}_4$ :

$$\partial C/\partial t = -\partial F/\partial z + Q_{\text{ebull}} + Q_{\text{plant}} + R_{\text{prod}} + R_{\text{oxid}}, \quad (1)$$

где  $C$  ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) – концентрация метана в момент времени  $t$  на глубине  $z$ ;  $F$  ( $\text{мг}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{час}^{-1}$ ) – удельный поток метана за счет диффузии;  $Q_{\text{ebull}}$  и  $Q_{\text{plant}}$  ( $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{час}^{-1}$ ) – скорости изменения концентрации метана в момент времени  $t$  на глубине  $z$  за счет образования пузырьков и за счет отвода через корни растений, соответственно;  $R_{\text{prod}}$  и  $R_{\text{oxid}}$  ( $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{час}^{-1}$ ) – скорости образования и потребления (окисления) метана.

В нашем случае это уравнение сильно упростится. Действительно, поскольку мы рассматриваем только почвы, поглощающие, но не образующие  $\text{CH}_4$ , то  $R_{\text{prod}} = 0$ . Пузырьки формируются только если почва заполнена водой, но это – не наш случай (при наличии воды создавался бы анаэробный биотурбидит и метан образовывался бы, а не поглощался<sup>2</sup>), следовательно,  $Q_{\text{ebull}} = 0$ . Член  $Q_{\text{plant}}$  описывает скорость выхода избытка  $\text{CH}_4$  из почвы в атмосферу через растения, но раз избытка метана нет, то  $Q_{\text{plant}} \approx 0$ . Наконец, будем рассматривать систему в стационарном состоянии, т.е.  $\partial C/\partial t = 0$ . Таким образом, (1) упрощается до

$$\partial F(t,z)/\partial z = R_{\text{oxid}}(t,z). \quad (2)$$

Диффузионный поток рассчитывается по первому закону Фика:

$$F(t,z) = -D(z) \cdot \partial C/\partial z, \quad (3)$$

<sup>2</sup> Анаэробным окислением мы пренебрегаем, что кажется вполне допустимым для автоморфных почв. Анаэробное окисление метана – относительно слабо изученный процесс. Конечно, если вода в каком-то количестве в почве есть, то могут сохраняться зоны с анаэробной обстановкой. Но ведь метан еще должен продиффундировать в эти зоны. А коэффициент диффузии метана в воде на несколько порядков (!) меньше, чем в воздухе, поэтому очень значительная его часть должна быть уже потреблена в обычном процессе аэробного окисления к тому моменту, когда несколько жалких молекул проникнут в анаэробную зону. Действительно, почему эти зоны вообще сохраняются? Почему кислород туда не проникает? Потому что его успевают потребить аэробы. Вот, точно так же аэробные метанотрофы «съедают» и метан, пока он будет пытаться проникнуть в анаэробную зону. Более того, нужно учитывать, что концентрация кислорода в атмосферном воздухе, поступающем в почву, превышает концентрацию метана на 5 порядков (!!!). И то практически весь кислород успевает потребиться, прежде чем дойдет до анаэробной зоны. Что уж говорить о метане!?

где  $D(z)$  – коэффициент диффузии [Zhuang et al., 2004]. Почвенные частицы понижают площадь эффективного поперечного сечения, доступную для диффузии газов. В почве эта площадь равна площади, занятой воздухом. Это то же самое, что и порозность аэрации  $\Pi_a$  [Воронин, 1986, с. 207]. Следовательно, коэффициент диффузии будет уменьшаться с уменьшением пористости, т.е. падать с глубиной. Но мы примем его значение постоянным (максимальным), ибо хотим оценить максимальную величину удельного потока потребления  $\text{CH}_4$ .

Окисление метана в общем случае следует дву-субстратной кинетике, ибо лимитируется как метаном, так и кислородом [Segers, 1998; Arah and Stephen, 1998; Raivonen et al., 2017; Sabrekov et al., 2017]. Однако, как показали (посредством математического моделирования) Sabrekov et al. [2017], в автоморфных почвах лесов и в луговых экосистемах концентрация  $\text{O}_2$  не является лимитирующим фактором для метанотрофии. Следовательно, можно использовать приближение односубстратной кинетики – лимит лишь по  $\text{CH}_4$ . В любом случае, поскольку мы хотим оценить **максимальную** скорость потребления, то будем считать, что кислорода всегда достаточно.

Часто для описания поглощения метана почвой использовалось обычное уравнение Михаэлиса-Ментен (см., например, [Walter et al., 1996; Zhuang et al., 2004; Глаголев, 2006, с. 327]). Однако для метанотрофов существует некоторая пороговая концентрация  $\text{CH}_4$  [Bender and Conrad, 1992], и когда концентрация метана в окружающей среде становится меньше нее, бактерии потребляют  $\text{CH}_4$  уже не могут.

Если часть лимитирующего экзосубстрата недоступна для микроорганизмов, то удельная скорость потребления этого субстрата описывается модифицированным уравнением:

$$R_{\text{oxid}} = -V_{\text{max}} \cdot (C - C_{\Pi}) / (K_M + C - C_{\Pi}),$$

где  $C_{\Pi}$  ( $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ ) – пороговая концентрация [Panikov, 1995, с. 151];  $V_{\text{max}}$  ( $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{час}^{-1}$ ) – максимальная удельная скорость потребления;  $K_M$  ( $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ ) – «константа полунасыщения»<sup>3</sup>. Следовательно, ур. (2) для описываемой ситуации приобретает следующий вид:

$$\frac{d}{dz} \left( D \cdot \frac{dC}{dz} \right) = \frac{V_{\text{max}} \cdot (C - C_{\Pi})}{K_M + C - C_{\Pi}}. \quad (4)$$

Кинетические закономерности в большинстве случаев достаточно сложны. При изучении сложных микробных процессов *аналитическое* интегрирование уравнений становится невозможным. Необходимость использования ЭВМ определяется главным образом возможностями провести *численное* интегрирование дифференциальных уравнений микробного процесса [Варфоломеев и Калужный, 1990, с. 192-193]. В частности, и для ур. (4) можно показать, что аналитически (в элементарных функциях) проинтегрировать его нельзя.

В биологической кинетике численные расчеты проводились при помощи самых разных компьютерных средств, начиная от подпрограмм на языках низкого или высокого уровня (ЯМК34, BASIC, FORTRAN и др.) и заканчивая высокоуровневыми интегрированными системами типа MatLab, MathCad и т.п. [Panikov, 1995; Казаков и др., 2008; Sabrekov et al., 2016; Glagolev, 2021]. В настоящее время, по-видимому, одной из самых удобных систем для этой цели является MatLab. Однако стандартные средства MatLab могут решать только уравнения 1-го порядка или их системы, тогда как ур. (4) имеет 2-ой порядок. Поэтому прежде всего перепишем его в виде системы двух уравнений 1-го порядка:

$$\begin{cases} F = D \cdot \frac{dC}{dz} \\ \frac{dF}{dz} = \frac{V_{\text{max}} \cdot (C - C_{\Pi})}{K_M + C - C_{\Pi}} \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} \frac{dC}{dz} = \frac{F}{D} \\ \frac{dF}{dz} = \frac{V_{\text{max}} \cdot (C - C_{\Pi})}{K_M + C - C_{\Pi}} \end{cases} \quad (5)$$

<sup>3</sup> С формальной точки зрения называть ее константой полунасыщения не совсем верно. Действительно, согласно определению (см., например, [Вавилин и Васильев, 1979]), истинная константа полунасыщения обладает тем свойством, что при  $C = K_M$  наблюдается скорость, соответствующая  $V_{\text{max}}/2$ . А в данном случае  $R_{\text{oxid}}(K_M) = -V_{\text{max}} \cdot (K_M - C_{\Pi}) / (2 \cdot K_M - C_{\Pi}) \neq 0.5 \cdot V_{\text{max}}$ . Однако при  $K_M \gg C_{\Pi}$   $R_{\text{oxid}}(K_M) \approx 0.5 \cdot V_{\text{max}}$ , так что  $K_M$  численно не сильно отличается от истинной константы полунасыщения.

Поскольку (4) – уравнение 2-го порядка, то в дополнение к нему следует задать 2 граничных условия [Мышкис, 1964, с. 417]. На верхней границе (почва/атмосфера) можно приближенно считать концентрацию  $\text{CH}_4$  равной атмосферной. А на бесконечно большой глубине поток  $\text{CH}_4$  можно принять нулевым [Born et al., 1990]. Очевидно, что с очень хорошей степенью приближения условие нулевого потока можно поставить не на бесконечной, а на достаточно большой, но конечной глубине. Действительно, каждый слой почвы будет поглощать некоторое количество метана и в конце концов на какой-то глубине  $b$  (м) его концентрация упадет практически до  $C_{\text{П}}$ , после чего уже не будет изменяться (первоначально  $b$  можно выбрать произвольно, например, 1 м, и из результата расчета будет видно – достаточна ли такая мощность почвы для того, чтобы концентрация  $\text{CH}_4$  упала до  $C_{\text{П}}$ ; если недостаточна, то можно принять  $b = 2$  м и вновь провести расчет, и так до тех пор, пока не будет найдено достаточно большое  $b$ ). Тогда, обозначая через  $C_A$  концентрацию метана на границе почва/атмосфера, можем записать граничные условия:

$$C(0) = C_A, \quad F(b) = 0. \quad (6)$$

Программа на языке MatLab для решения этой задачи (а также более сложной – с коэффициентами  $D$  и  $V_m$ , зависящими от температуры, которая, в свою очередь, зависит от глубины) приведена в Приложении 1.

Сформулированную задачу – систему ур. (5) с граничными условиями (6) – можно использовать для анализа влияния параметров в широком диапазоне их изменения на интенсивность потребления метана почвой. Но если в (4) не меняются с глубиной  $D$ ,  $V_{\text{max}}$  и  $K_M \gg (C - C_{\text{П}})$ , то это уравнение достаточно хорошо аппроксимируется более простым – линейным – уравнением  $d^2C/dz^2 \approx V_{\text{max}} \cdot (C - C_{\text{П}})/(D \cdot K_M)$ , легко интегрирующимся в элементарных функциях. Из получающегося аналитического решения следует весьма компактное выражение для потока на границе почва/атмосфера<sup>4</sup>:

$$|F(0)| = (C_A - C_{\text{П}}) \cdot (V_{\text{max}} \cdot D / K_M)^{1/2}. \quad (7)$$

## ЧИСЛЕННЫЕ ЗНАЧЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ

### Коэффициент диффузии

Максимальную величину коэффициента диффузии можно оценить по уравнению Пенмана:

$$D = D_0 \cdot \Pi_a \cdot 0.66,$$

где  $D_0$  – коэффициент диффузии в воздухе;  $\Pi_a$  – пористость аэрации [Смагин, 2005, с. 165]. Для верхнего (0-6 см) «органического» и более глубокого «минерального» слоев почвы под лесом Р.М. Crill [1991] дает значения общей пористости, соответственно, 0.72 и 0.53. К сожалению, нельзя утверждать, что это – именно максимально возможные значения, хотя, на наш взгляд, они, по видимому, близки к таковым. Тем не менее, поскольку мы хотим оценить максимальное значение диффузии, то примем предельное значение пористости – 1.

На долю пор устойчивой аэрации приходится половина всего объема пор [Растворова, 1983, с. 52], поэтому для дальнейших расчетов примем  $\Pi_a = 0.5$  и, следовательно,  $D = D_0 \cdot 0.33$ . Согласно [Arah and Stephen, 1998], для метана

$$D_0 = 1.9 \cdot 10^{-5} \cdot (T/273)^{1.82} \text{ м}^2/\text{с} = 6.8 \cdot 10^{-2} \cdot (T/273)^{1.82} \text{ м}^2/\text{час},$$

где  $T$  – температура (К). Таким образом,  $D_0$  довольно сильно зависит от температуры и при оценке возможности тех или иных больших величин удельных потоков расчет следует вести для той температуры, при которой проводились эксперименты в данном местообитании. С другой стороны, при решении нашей простой диффузионной задачи мы принимали, что температура одинакова во всем почвенном профиле, но на самом деле в летний период в большинстве природных зон она

<sup>4</sup> Мы приводим абсолютное значение потока, чтобы не было противоречия с табл. 1, в которой *положительным считался поток в почву*.

падает с глубиной. Поэтому, вероятно, для максимальной оценки вполне можно принять значение  $T = 293 \text{ K}$ . Тогда  $D = 6.8 \cdot 10^{-2} \cdot (293/273)^{1.82} \cdot 0.33 = 2.55 \cdot 10^{-2} \text{ м}^2/\text{час}$ .

### Максимальная скорость окисления $\text{CH}_4$

Р.М. Crill [1991] в инкубационных экспериментах (при  $20^\circ\text{C}$ ) получил максимальные значения скорости биологического поглощения метана почвой около  $0.144 \text{ мкг}/(\text{сут} \cdot \text{гСуП})$ . Учитывая, что плотность почвы составляла  $720 \text{ кг}/\text{м}^3$ , это соответствует  $4.32 \text{ мг}/(\text{час} \cdot \text{м}^3)$ . Почти в 2 раза большие значения получили Sabrekov et al. [2021] для почв лесов близ г. Ханты-Мансийск: до  $8 \text{ мг}/(\text{час} \cdot \text{м}^3)$ . На основе экспериментальных данных, полученных в лесу на Аляске, Zhuang et al. [2004] в своей модели использовали для автоморфных почв бореальных лесов зависимость  $V_{\max} = 1.5^{(T - 5.4)/10}$  мкмоль/(час·л), где  $T$  – температура почвы ( $^\circ\text{C}$ ). Если (по максимуму) принять  $T = 32^\circ\text{C}$ , то по этой формуле получим  $47 \text{ мг}/(\text{час} \cdot \text{м}^3)$ . В [Bender and Conrad, 1992] экспериментально были получены величины максимальной скорости окисления  $\text{CH}_4$  до  $3.6 \text{ нмоль}/(\text{час} \cdot \text{гСуП})$ . После пересчета<sup>6</sup> получаем  $V_{\max} = 57.3 \text{ мг}/(\text{час} \cdot \text{м}^3)$ . Поскольку мы хотим оценить максимально возможное потребление метана, то будем пользоваться в наших расчетах именно этим значением (а не 4.32 или 47).

Заметим, что приведенные выше значения  $V_{\max}$  относятся к почвам, находившимся при естественной атмосферной концентрации  $\text{CH}_4$ . Но М. Bender и R. Conrad [1992] выделяют два типа почв, способных к окислению метана: те, которые всегда находятся при концентрациях метана не больших, чем атмосферная (далее мы будем называть их «почвы низких концентраций» – ПоНиК); и те, которые хотя бы иногда оказываются в условиях высоких концентраций  $\text{CH}_4$  («почвы высоких концентраций» – ПоВыК). К последним можно отнести почвы болот, осадки водоемов, «почвы, покрывающие глубинные источники газа» (ПоПоГИГ) и некоторые другие – они постоянно находятся в условиях существенно больших концентраций метана (в ПоПоГИГ концентрация метана превышает 5%; а в воздушной фазе<sup>7</sup> верхнего слоя торфяника концентрация  $\text{CH}_4$  может составлять проценты и даже десятки процентов [Yavitt et al., 1988, Tab. 3, p. 266; Sugimoto and Fujita, 2006; Глаголев, 2010, с. 73, 75]). В этих условиях следует ожидать существенно больших значений  $V_{\max}$  хотя бы потому, что  $V_{\max}$  пропорциональна биомассе метанотрофов [Nozhevnikova et al., 2003], а в условиях богатого питания их биомасса может быть значительно больше.

И действительно, было обнаружено, что горные торфяники, генерирующие  $\text{CH}_4$ , способны также и потреблять его. Потенциальная скорость окисления составила до  $18.7 \text{ мкм}/\text{час}$  [Yavitt et al.,

<sup>5</sup> Вообще говоря, в бореальном поясе летом на поверхности обнаженной почвы наблюдаются температуры даже  $55^\circ\text{C}$  и более [Хромов и Петросянц, 1994, с. 184]. Но такие сверхвысокие температуры будут уже не оптимальны для деятельности большинства метанооксилирующих бактерий.

Для различных *термофильных* метанотрофов оптимальные значения температуры находятся в диапазоне  $37\div 57^\circ\text{C}$  [Хмеленина и др., 2006, с. 148-149]. Но если говорить не об экстремофилах, а об «обычных» метанопотребляющих бактериях, то, например, для представителей рода *Methylomonas* температурные *пределы* составляют  $20\text{-}35^\circ\text{C}$  [Holt, 1977]. Паников [1998] опубликовал подробную температурную кривую для потребления  $\text{CH}_4$ , полученную сотрудниками Института микробиологии РАН в коротких инкубационных экспериментах со свежими образцами почвы из южной тайги Западной Сибири. На этой кривой оптимальная температура потребления метана составила  $32^\circ\text{C}$ .

<sup>6</sup> Для перехода к объемным единицам нужно умножить эти значения на плотность сухой почвы. К сожалению, плотность Bender and Conrad [1992] не приводят, но дают достаточно данных, по которым ее можно приблизительно рассчитать, а именно: содержание органического вещества ( $C_3$ , %) и водовместимость ( $C_2$ , % массы воды от массы сухой почвы). Введем следующие обозначения:  $m_m$  и  $m_o$  – соответственно, масса (г) минеральной и органической части почвы;  $V_m$  и  $V_o$  – их объемы ( $\text{см}^3$ );  $\rho_m$  и  $\rho_o$  – соответствующие плотности ( $\text{г}/\text{см}^3$ );  $V_n$  – объем пор ( $\text{см}^3$ ). Тогда плотность сухой почвы ( $\rho_{\text{СуП}}$ ,  $\text{г}/\text{см}^3$ ):  $\rho_{\text{СуП}} = (m_m + m_o)/(V_m + V_o + V_n)$ . Будем рассматривать навеску почвы массой  $100 \text{ г}$  (т.е.  $m_m + m_o = 100 \text{ г}$ ).

Водовместимостью называют количество воды, соответствующее полному заполнению всех пор [Вадюнина и Корчагина, 1973, с. 175]. И поскольку мы рассматриваем  $100\text{-граммовую}$  навеску СуП, а плотность воды составляет  $1 \text{ г}/\text{л}$ , то численно  $V_n = C_2$ . Далее, согласно определению,  $C_3 = 100\% \cdot m_o/(m_m + m_o)$ . И для  $100\text{-граммовой}$  навески сухой почвы численно  $m_o = C_3$ . Тогда, опять же, из определения ( $\rho_o = m_o/V_o$ ) легко найти  $V_o = C_3/\rho_o$ . Для  $100\text{-граммовой}$  навески СуП по определению ( $\rho_m = m_m/V_m$ ) имеем:  $\rho_m \cdot V_m + C_3 = 100$ , откуда получаем:  $V_m = (100 - C_3)/\rho_m$ . Тогда окончательно для плотности имеем:  $\rho_{\text{СуП}} = 100/[(100 - C_3)/\rho_m + C_3/\rho_o + C_2]$   $\text{г}/\text{см}^3$  или  $\rho_{\text{СуП}} = 10^5/[(100 - C_3)/\rho_m + C_3/\rho_o + C_2]$   $\text{кг}/\text{м}^3$  (но размерности  $\rho_m$ ,  $C_3$ ,  $\rho_o$  и  $C_2$  – прежние).

Плотность органического вещества не превышает  $1.8 \text{ г}/\text{см}^3$ . Плотность твердой фазы почв ( $\rho_T$ ) в реальных почвах колеблется в пределах  $2.5\text{-}2.9 \text{ г}/\text{см}^3$  [Карпачевский и Зубкова, 2007, с. 116]. Поскольку мы хотим оценить максимальные значения  $V_{\max}$ , то примем  $\rho_o = 1.8 \text{ г}/\text{см}^3$  и  $\rho_T = 2.9 \text{ г}/\text{см}^3$ . Плотность твердой фазы  $\rho_T = (m_m + m_o)/(V_m + V_o)$ , откуда,  $m_m = \rho_T \cdot (V_m + V_o) - m_o$ . Следовательно,  $\rho_m = m_m/V_m = \rho_T \cdot (1 + V_o/V_m) - m_o/V_m$ . Отсюда, подставляя найденные выше выражения для  $V_o$ ,  $V_m$  и  $m_o$ , легко выразить искомую плотность:  $\rho_m = (100 - C_3)/(100/\rho_T - C_3/\rho_o)$ .

<sup>7</sup> Оценка для этой фазы дается либо по непосредственным экспериментальным измерениям в пузырях газа, либо по измерениям концентрации растворенного метана с последующим пересчетом по закону Генри.

1988], т.е. до 299 мг/(м<sup>3</sup>·час). Даже в ПоНиК, предварительно инкубированных при высокой концентрации метана («преинкубация» в течение 2-3 нед. в темноте при 25 °С в атмосфере, содержащей 20% СН<sub>4</sub>), количество клеток метанооксиляющих бактерий возрастало. В результате, преинкубированные почвы при малых и больших концентрациях СН<sub>4</sub> описывались уравнениями Михаэлиса-Ментен с существенно разными кинетическими параметрами (авторы назвали такую кинетику «2-фазной»<sup>8</sup>). В частности,  $V_{\max}$  имели, соответственно, значения 0.034÷2.4 мг/(час·кгСуП) и 4.32÷59 мг/(час·кгСуП). Максимально высокие значения  $V_{\max} = 712$  мг/(час·кгСуП) имели образцы лесной ПоПоГИГ<sup>9</sup>, в природных условиях постоянно находившейся в атмосфере с >5% СН<sub>4</sub> [Bender and Conrad, 1992]. Близкое значение ( $10^{-5}$  моль·с<sup>-1</sup>·м<sup>-3</sup> при 10 °С) использовали Raivonen et al. [2017] в модели NIMMELI для южно-финского торфяника. С учетом использованной авторами температурной зависимости, это дает, например, для интервала температур 0÷20 °С  $V_{\max}$  от 264 до 1190 мг/(м<sup>3</sup>·час). В модели, представленной в [Arah and Stephen, 1998, Tab. 1], авторы, ссылаясь на экспериментальные данные по окислению метана в омбротрофном торфянике<sup>10</sup>, использовали значение  $V_{\max} = 6 \cdot 10^{-4}$  моль/(м<sup>3</sup>·с), что соответствует  $3.456 \cdot 10^4$  мг/(м<sup>3</sup>·час). Однако такие сверхбольшие значения  $V_{\max}$  нас не интересуют, поскольку наблюдаются в почвах, демонстрирующих выделение, а не поглощение метана.

### Константа полунасыщения

По-видимому, в вышеуказанных двух группах почв существенно будут различаться и константы полунасыщения. Представляется очевидным, что в ПоВыК хотя бы часть метанотрофных микроорганизмов адаптировалась к высоким концентрациям СН<sub>4</sub>, а это, среди прочего, должно выражаться в относительно высоких значениях  $K_M$ . Напротив, в ПоНиК эта константа должна быть значительно меньше. Сводки величин  $K_M$  неоднократно публиковались – см., например, [Joergensen and Degn, 1983; King, 1992, Tab. II; Segers, 1998, Tab. 4; Глаголев, 2006, с. 324-325]; мы в табл. 2 также приводим ряд данных, многие из которых не вошли в известные нам сводки.

Вообще говоря, может показаться, что имеет место некоторый парадокс:  $K_M$  для препаратов метанмонооксигеназы<sup>11</sup> (MeMO), а также для большинства чистых и смешанных культур метанооксиляющих бактерий (равно как и нитрификаторов, осуществляющих *со-окисление* метана), на порядки (!!!) больше, чем  $K_M$  измеренная непосредственно для какой-либо ПоНиК – см. табл. 2. Однако, возможно, никакого парадокса тут нет. К настоящему времени микробиологам удалось выделить в чистые (или хотя бы накопительные) культуры по большей части те метанотрофные бактерии, которые растут при высоких концентрациях СН<sub>4</sub>. Соответственно, и препараты MeMO были получены из таких метанотрофов. Следовательно, кинетические характеристики, измеренные на препаратах MeMO и чистых культурах, чаще всего относятся к этой группе метанооксиляющих микробов<sup>12</sup>. С другой стороны, еще 20 лет назад Dunfield et al. [2002] впервые выделили штамм, для которого было выявлено присутствие значительно отличающихся между собой генов (*pmoA1* и *pmoA2*), кодирующих, соответственно, две разные MeMO, причем в дальнейшем M. Baani, W. Liesack [2008] установили, что ген *pmoA2* отвечает за синтез активного центра фермента с высоким

<sup>8</sup> На наш взгляд этот термин неудачен и может запутать читателя. По сути дела, речь идет о том, что работают 2 разных фермента (или две группы микроорганизмов), скорости которых удовлетворяют уравнению Михаэлиса-Ментен, но параметры уравнений сильно различаются для этих ферментов. Результирующая скорость окисления СН<sub>4</sub> будет представлять собой сумму скоростей обеспечиваемых тем и другим ферментами.

<sup>9</sup> К сожалению, для этой почвы авторы никаких характеристик не приводят, в связи с чем мы не можем пересчитать  $V_{\max}$  на м<sup>3</sup>, но очевидно, что по порядку величины это будет  $10^5$  мг/(час·м<sup>3</sup>).

<sup>10</sup> Watson et al., 1997 // Soil Biology and Biochemistry, **29**, 1257-1267. – Цит. по [Arah and Stephen, 1998].

<sup>11</sup> Основной фермент биохимического пути окисления СН<sub>4</sub> у метанотрофов.

<sup>12</sup> Впрочем, есть и исключения. В частности, А.Т. Tveit et al. [2019] открыли новый вид метанотрофов (*Methylocapsa gorgona*), растущий при атмосферной концентрации метана, но имеющий относительно высокую  $K_M$  – такую, которая типична для метанооксиляющих бактерий, не способных к росту при столь низкой концентрации СН<sub>4</sub>. Эти же авторы показали способность к росту при атмосферной концентрации СН<sub>4</sub> для ранее известных видов *M. acidiphila* и *M. aurea*, которые, как считалось, расти при столь низких концентрациях не могут. Сие наводит нас на крамольную мысль о том, что «неспособность» известных метанотрофов расти при атмосферной концентрации метана, это, возможно, в ряде случаев – просто неумение исследователей обеспечить необходимые условия культивирования, в которых данная способность могла бы проявиться.

сродством к метану. После этих работ стало понятно: существует и такая метанмонооксигеназа, у которой сродство к  $\text{CH}_4$  настолько высоко, что может обеспечить содержащему ее микробу жизнь при атмосферной концентрации метана.

**Таблица 2.** Константы полунасыщения окисления  $\text{CH}_4$  по данным различных исследователей.

Объекты	$K_M$ (моль/л)	Примечание	Авторы
<i>Nitrosomonas europaea</i>	$2 \cdot 10^{-3}$	Нитрификаторы (со-окисление $\text{CH}_4$ )	Hyman, Wood (1983) <sup>a)</sup>
Омбротрофный торфяник	$4.4 \cdot 10^{-4}$	ПоВыК	Nedwell, Watson (1995) <sup>b)</sup>
Торфяник	$4.5 \cdot 10^{-5}$ ; $5.8 \cdot 10^{-5}$		Watson et al. (1997) <sup>b)</sup>
Метанотрофы из торфяника	$4.5 \cdot 10^{-5}$	= 45 $\mu\text{M}$	[Yavitt et al., 1988, p. 262]
Торфяник (61°49' с.ш., 24°11' в.д.)	$3 \cdot 10^{-5}$	Параметр математической модели	[Raivonen et al., 2017]
Обогащенная культура метанотрофов	$2.5 \cdot 10^{-5}$	Из лесной почвы	[Bender and Conrad, 1992]
Метанотрофы из осадков водоема	$9.1 \cdot 10^{-6}$	= 9.1 $\mu\text{M}$	Lidstrom, Somers (1984) <sup>b)</sup>
Озера зоны тайги Западной Сибири	$7.25 \cdot 10^{-6}$	Параметр математической модели	[Sabrekov et al., 2017]
Омбротрофный торфяник	$5 \cdot 10^{-6}$	Параметр математической модели	[Walter et al., 1996]
<i>Methylocapsa gorgona</i> MG08	$4.905 \cdot 10^{-6}$		[Tveit et al., 2019]
Растворимая МеМО	$3 \cdot 10^{-6}$	Из <i>Methylococcus capsulatus</i>	Green, Dalton (1986) <sup>c)</sup>
Чистые или обогащенные культуры, бесклеточные экстракты, очищенный препарат МеМО	$(1 \div 92) \cdot 10^{-6}$	По данным многих авторов, опубликованным в 1973-1991 гг.	[King, 1992]
МеМО из <i>Methylosinus trichosporium</i>	$66 \cdot 10^{-6}$	По данным многих авторов, опубликованным в 1973-1980 гг.	[Joergensen and Degn, 1983]
Чистые или смешанные культуры <sup>d)</sup>	$(0.5 \div 48) \cdot 10^{-6}$		
Мембранная МеМО	$10^{-6}$		Joergensen (1985) <sup>e)</sup>
Различные	$(8 \div 662) \cdot 10^{-7}$	По данным 20 публикаций	[Segers, 1998, Tab. 4]
Накопительные культуры из ПоНиК	$(5.42 \div 17.68) \cdot 10^{-8}$		[Kravchenko et al., 2010]
ПоНиК	$(3 \div 5.1) \cdot 10^{-8}$	В условиях атмосферной [ $\text{CH}_4$ ]	[Bender and Conrad, 1992]

**Примечания:**

<sup>a)</sup> Hyman M. R., Wood P. M. 1983 // Biochem. J. 212:31-37. – Цит. по [Bédard and Knowles, 1989].

<sup>b)</sup> Nedwell D.B., Watson A.H. 1995 // Soil Biology and Biochemistry, 27, 893-903. – Цит. по [Arah and Stephen, 1998].

<sup>b)</sup> Lidstrom M.E., Somers L. 1984 // Appl. Environ. Microbiol. V. 47. P. 1255-1260. – Цит. по [Yavitt et al., 1988, p. 262].

<sup>c)</sup> Green J., Dalton H. 1986 // Biochem. J. 236:155-162. – Цит. по [Bédard and Knowles, 1989].

<sup>d)</sup> По-видимому, качество некоторых данных довольно низкое. Так, для *Methylosinus trichosporium* OB3b одним методом было получено значение  $K_M = 2$  мкМ, а другим (иными авторами) –  $45 \div 48$  мкМ.

<sup>e)</sup> Joergensen L. 1985 // Biochem. J. 225: 441-448. – Цит. по [Bédard and Knowles, 1989].

<sup>e)</sup> Watson et al. 1997 // Soil Biol. Biochem., 29, 1257–1267. – Цит. по [Raivonen et al., 2017].

Однако, все же, вопрос о том, какие микроорганизмы осуществляют окисление метана в аэробных почвах остается открытым [Kravchenko et al., 2010]. И поэтому об их кинетических характеристиках можно судить лишь косвенно – по кинетике окисления атмосферного метана образцом почвы. Тем не менее, в последнее время время появляются экспериментальные работы, в которых авторы смогли выделить культуры метанотрофов из ПоНиК и изучить их кинетические характеристики (см., например, [Kravchenko et al., 2010; Tveit et al., 2019]). В частности, I. Kravchenko et al. [2010] из лесной почвы и двух почв агроценозов (Московской области и Бельгии) получили накопительные культуры со значениями  $K_M$  от 54.2 до 176.8 нМ  $\text{CH}_4$ , что сопоставимо с величинами, полученными для аэробных почв. Также было установлено, что *Methylocystis* и *Methylosinus*, входящие в состав накопительных культур, обладают генами, кодирующими синтез активного центра двух мембранных МеМО, в том числе – геном *ptaA2*, кодирующим метанмонооксигеназу с высоким сродством к субстрату.

Очевидно, что для наших целей следует взять наименьшее полученное в эксперименте значение, причем не для культивируемых «зажравшихся» метанотрофных бактерий, а либо для их «бедных родственников», имеющих ген *ptaA2*, либо непосредственно для образцов аэробных почв. Наименьшее значение в табл. 2 ( $3 \cdot 10^{-8}$  моль/л) соответствует концентрации метана в воздухе примерно 20 ppm [Bender and Conrad, 1992] или 14.3 мг/м<sup>3</sup>. Эту величину  $K_M$  мы и выберем для дальнейших расчетов.

### Пороговая концентрация $\text{CH}_4$ для метанотрофов

В почве смешанного леса на глубине 15 см концентрация метана обычно была менее 0.2 ppm [Crill, 1991]. Пороговая концентрация  $\text{CH}_4$  для метанотрофов ( $C_{II}$ ) обычно также составляла от

0.2 ppm до 2.7 ppm<sup>13</sup> [Bender and Conrad, 1992]. В экспериментах S.C. Whalen, W.S. Reeburgh [1990] концентрация метана в камере не падала ниже 0.14 ppm. Однако другие исследователи изредка все же наблюдали  $C_{II} < 0.1$  ppm [King, 1992]. Поскольку большинство компонентов газовой фазы почвы в естественных термодинамических условиях ведет себя как идеальный газ, в качестве основного уравнения, связывающего переменные состояния, допустимо использовать уравнение Клайперона-Менделеева. Пусть  $C$  – концентрация компонента в газовой фазе;  $M$  – молярная масса газа;  $P$  – давление;  $R \approx 8.314$  Дж/(моль·К) – универсальная газовая постоянная<sup>14</sup>;  $X_{\%}$  – объемное содержание, выраженное в %, тогда  $C = P \cdot X_{\%} \cdot M / (100 \cdot R \cdot T)$ . Поскольку 1% = 10 000 ppm [Смагин, 2005], то  $C = P \cdot X \cdot M \cdot 10^{-6} / (R \cdot T)$ , где  $X$  – объемное содержание, выраженное в ppm. Считая, что метанотрофы не могут активно функционировать при отрицательных температурах, можно, следовательно, принять

$$C_{II} = (1.013 \cdot 10^5 \text{ Па}) \cdot (0.1 \text{ ppm}) \cdot (16 \cdot 10^{-3} \text{ кг/моль}) \cdot 10^{-6} / [(8.314 \text{ Дж} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{К}^{-1}) \cdot (273 \text{ К})] = 7.14 \cdot 10^{-8} \text{ кг/м}^3$$

Или, если перейти к более привычным в почвенно-газовых исследованиях единицам, то  $C_{II} = 0.0714$  мг/м<sup>3</sup>. Аналогично для атмосферной концентрации метана (1.8 ppm [Crill, 1991]) получаем  $C_A = 1.29$  мг/м<sup>3</sup>.

Теперь, имея все необходимые численные значения, мы можем, наконец, оценить максимальную интенсивность поглощения CH<sub>4</sub> естественными почвами. Причем поскольку действительно оказалось, что  $K_M = 14.3 \gg (C - C_{II}) = 1.2186$ , можно использовать формулу (7):

$$|F(0)| = 1.2186 \cdot (57.3 \cdot 2.55 \cdot 10^{-2} / 14.3)^{1/2} \approx 0.39 \text{ мг/(м}^2 \cdot \text{час)}$$

(прямое решение задачи (5)-(6) численными методами дает значение лишь на 2.7% меньшее). Итак, для некой «идеальной» почвы (равномерно прогретой по всему профилю, прекрасно аэрируемой, но, в то же время, содержащей достаточное количество влаги, чтобы создать оптимальные условия жизнедеятельности для метанотрофов, которых, кстати, в ней чрезвычайно много, а их константа полунасыщения по метану – весьма низкая и т.д.) мы получили интенсивность поглощения CH<sub>4</sub> около 0.39 мг/(м<sup>2</sup>·час). Поскольку в реальных почвах весьма маловероятно (или, скорее, вообще невероятно) сочетание оптимальных значений всех факторов, влияющих на потребление метана, то полученное значение можно считать предельно возможным. И в свете этого становится понятным эмпирическое обобщение, сделанное в [Crill, 1991]: «от поймы Амазонки до Арктики наибольшие скорости поглощения метана редко превышают 0.25 мг/(м<sup>2</sup>·час)».

### Оценка «удельного средства» на основе микробиокинетики

Для полноты рассмотрения вопроса, попытаемся подойти еще и с другой стороны. Поскольку почвенное окисление метана – процесс микробиологический, то кажется привлекательным прямое определение в точных лабораторных опытах, во-первых, максимальной интенсивности потребления CH<sub>4</sub> одной клеткой ( $v_{\max}$ , мг·час<sup>-1</sup>·КЛ<sup>-1</sup>), во-вторых, константы полунасыщения и, в-третьих, определение непосредственно в почве числа клеток метанооксиляющих бактерий ( $N$ , КЛ/м<sup>3</sup>). Тогда вместо (7) будем иметь:

$$|F(0)| = (C_A - C_{II}) \cdot (v_{\max} \cdot N \cdot D / K_M)^{1/2} = (C_A - C_{II}) \cdot (a_s^0 \cdot N \cdot D)^{1/2}. \quad (8)$$

где  $a_s^0 (= v_{\max} / K_M)$  – «удельное средство» («specific affinity» по Tveit et al. [2019]). Однако реализовать этот подход не так-то просто. Например, в [Bender and Conrad, 1992, Tab. 2] приводится количество клеток (на гСуП), полученное методом титров.

Но количественно связать  $V_{\max} = v_{\max} \cdot N$  с численностью метанотрофных бактерий в почве проблематично, поскольку метод титров, вероятно, недооценивает реальное количество клеток микроорганизмов, т.к. некоторые из них могут оказаться не способны к росту при используемых культуральных условиях. С другой стороны, нельзя исключить и того, что в методе титров будут (в качестве активных потребителей CH<sub>4</sub>) учтены клетки, которые в природных условиях представляли собой покоящиеся формы. Правда, такой эффект «переучета» не должен иметь места при работе с

<sup>13</sup> Однако даже ПоНиК, *преинкубированные при 20% CH<sub>4</sub>*, демонстрировали «2-фазную» кинетику окисления метана с существенно различными  $C_{II}$ : 0.3÷4.1 ppm и 11÷45 ppm [Bender and Conrad, 1992]. Но для нашей оценки мы будем учитывать лишь характеристики почв при естественных условиях, в частности, при атмосферной концентрации CH<sub>4</sub>.

<sup>14</sup> В [Смагин, 2005] указана неправильная размерность  $R$ : Дж/моль·К = Дж·К/моль.

преинкубированными образцами почвы<sup>15</sup>, поскольку покоящиеся формы в процессе преинкубации перейдут в активные<sup>16</sup> [Bender and Conrad, 1992]. Некоторые современные молекулярно-биологические методы также не могут восприниматься как истина в последней инстанции.

В частности, в широко применяемом [King, 1992; Degelmann et al., 2010; Bárcena et al., 2010; Sabrekov et al., 2020] методе полимеразной цепной реакции (ПЦР), число копий генов *pmoA* хотя и рассматривается в качестве показателя, характеризующего численность метанотрофов, но на практике не демонстрирует однозначной связи с интенсивностью потребления почвой  $\text{CH}_4$  [Bárcena et al., 2010; Sabrekov et al., 2020]. Очевидно, что некоторая доля генов может находиться вне разрушившейся клетки или принадлежать неактивным клеткам (впрочем, дальнейшее развитие этого метода и создание на его основе метода «reverse transcription quantitative ПЦР», по-видимому, уже позволяет достаточно надежно оценивать количество активных метанотрофов в почве [Freitag et al., 2010]).

При изучении чистых культур были получены значения  $v_{\max}$  в диапазоне от  $8.75 \cdot 10^{-2}$  до  $6.87 \cdot 10^2$  нмоль/(мин·мгКЛ) [Bender and Conrad, 1992; Романовская и др., 1985]<sup>17</sup>. Если принять сухой вес бактериальной клетки равным<sup>18</sup>  $10^{-13}$  г то это эквивалентно  $5.25 \cdot 10^{-19} \div 4.12 \cdot 10^{-15}$  моль/(час·КЛ). Константы полунасыщения по метану для различных культур составляют  $5.42 \cdot 10^{-8} \div 2 \cdot 10^{-3}$  моль/л (см. табл. 2 и 3). Однако к началу 90-х гг. в чистую культуру еще не были выделены **метаноокисляющие бактерии, которые были бы способны расти на метане при его атмосферной концентрации**. Иначе говоря, большая часть данных по кинетическим параметрам, определенным в чистых культурах, принадлежат «не тем» метанотрофам.

Более того, Tveit et al. [2019] обратили внимание на тот очевидный факт, что для оценки интенсивности потребления метана данным видом бактерий не столько важны значения  $v_{\max}$  и  $K_M$  сами по себе, сколько удельное сродство. Следовательно, для расчета максимально возможного потребления  $\text{CH}_4$  нельзя взять максимальное значение  $v_{\max}$  от одного вида микроорганизмов и минимальное  $K_M$  – от другого. А следует для каждого вида вычислить  $a_s^0$  и выбрать максимальное значение.

Ранее считалось<sup>19</sup>, что количество метанотрофов в почвах лесов варьирует от  $4 \cdot 10^8$  до  $2.1 \cdot 10^{10}$  КЛ/кгСуП. Но недавно А.Ф. Sabrekov et al. [2020] обнаружили в почве под березовым лесом

<sup>15</sup> При этом на основании работы с преинкубированными образцами было вычислено, что удельная скорость окисления  $\text{CH}_4$  в различных почвах якобы составляет до  $2.12 \cdot 10^{-11}$  моль/(час·КЛ) [Bender and Conrad, 1992]. По-видимому, доверять этому числу нельзя, поскольку, если эффект «переучета» в преинкубированных образцах, возможно, снимается, то «эффект недоучета», все-таки, остается.

<sup>16</sup> Абсурдность сверхбольших удельных скоростей потребления метана очевидна и из самых общих биокинетических соображений. R. Segers [1998], основываясь на результатах 7 публикаций, приводит достаточно широкий диапазон экономических коэффициентов (по углероду) роста различных метанотрофов:  $0.19 \div 0.8$ . Даже беря минимальное значение (и учитывая, во-первых, что масса углерода составляет 47.8% АСБ [Вавилин и Васильев, 1979, с. 5] и, во-вторых, что отношение молекулярных масс углерода и метана составляет  $\frac{3}{4}$ ), мы получим, например, для клетки, масса которой  $10^{-13}$  гАСБ, якобы способной за час «съесть»  $2.12 \cdot 10^{-11}$  моль метана (т.е.  $\approx 34 \cdot 10^{-11}$  г  $\text{CH}_4$ ), что спустя этот час вес ее потомков должен составить  $0.19 \cdot (34 \cdot 10^{-11} \text{ г} \text{CH}_4) \cdot (3 \text{ гC}/4 \text{ г} \text{CH}_4) \cdot (1/0.478 \text{ гАСБ}/\text{гC}) \approx 10^{-10}$  гАСБ. А это в 1000 раз (!!!) превысит исходную биомассу. Но R. Segers [1998] на основе литературных данных дает для метаниспользующих бактерий значения максимальной удельной скорости роста не более 0.34 1/час (т.е. за час исходная биомасса может возрасти лишь в 1.34 раза).

<sup>17</sup> Carlsen et al. 1991 // Appl. Microbiol. Biotechnol. 35, 124-127. – Цит. по [Bender and Conrad, 1992].

Bewersdorff & Dostalek, 1971 // Biotechnol. Bioeng. 13: 49-62. Harwood & Pirt, 1972 // J. Appl. Bacteriol. 35:597-607. Sheehan & Johnson, 1971 // Appl. Microbiol. 21:511-515. – Все цит. по [Bédard and Knowles, 1989].

Joergensen, 1985, in: *Microbial Gas Metabolism* (R.K. Poole and C.S. Dow, eds.), Academic Press, New York, pp. 287-294. Tsien et al. 1989 // Appl. Environ. Microbiol. 55:3155-3161. – Все цит. по [King, 1992].

<sup>18</sup> В [King, 1992, p. 437] принимается значение  $5 \cdot 10^{-14}$  гАСБ/КЛ, а в [Bender and Conrad, 1992, p. 268] –  $5 \cdot 10^{-13}$  гАСБ. В связи с таким разнобоем мы проанализировали размеры 22 видов метанотрофов из [Хмеленина и др., 2006, табл. 34-36]. В клетках бактерий сухая биомасса составляет 15-30% от общей клеточной массы [von Schlegel, 1972, с. 30]. Мы рассматривали бактерию как веретенообразную круговую бочку (в математическом смысле; тогда объем легко вычислить по формуле  $V \approx 0.3492 \cdot h \cdot d^2$  [Бронштейн и Семендяев, 1986, с. 189], где  $h$  – длина клетки,  $d$  – ее диаметр), а для плотности бактерии приняли значение  $1000 \text{ кг}/\text{м}^3$ . В результате медианное значение массы клетки составило  $10^{-13}$  гАСБ. Интересно, что полученное таким образом среднее значение, совпало с позднее обнаруженным нами в [Tveit et al., 2021] значением  $(0.88 \pm 0.31) \cdot 10^{-13}$  гАСБ/КЛ для выделенного в чистую культуру метанотрофа *Methylocapsa gorgona*, способного расти при атмосферной концентрации  $\text{CH}_4$ .

<sup>19</sup> Knief et al. 2006 // Environ. Microbiol. 8:321-333. – Цит. по [Degelmann et al., 2010].

(близ г. Ханты-Мансийск) содержание копий генов *pmoA*, которое они справедливо охарактеризовали как «рекордное» – около  $9 \cdot 10^8$  генов/гСуП. Предполагается<sup>20</sup>, что клетка метанотрофа содержит 2 копии *pmoA*. Но недостаток использованного метода оценки обилия метанотрофных бактерий состоит в том, что с его помощью, помимо метаболически активных микробов, также учитываются гены *pmoA* покоящихся и мертвых клеток. Доля метаболически активных метанотрофов не известна, но поскольку даже в накопительной культуре (по данным И.К. Kravchenko et al. [2010]) она составляла  $1.86/3.3 \approx 0.56$ , то можно дать следующую оценку максимального содержания активных клеток:  $0.56 \cdot (9 \cdot 10^8 \text{ генов/гСуП}) / (2 \text{ генов/КЛ}) \approx 2.5 \cdot 10^8 \text{ КЛ/гСуП}$ . Плотность почвы на этом участке была определена в [Sabrekov et al., 2021] и составила  $0.84 \text{ гСуП/см}^3$ , следовательно, концентрации клеток (в пересчете на кубометр):  $(2.5 \cdot 10^8 \text{ КЛ/гСуП}) \cdot (0.84 \text{ гСуП/см}^3) \cdot (10^6 \text{ см}^3/\text{м}^3) \approx 2.1 \cdot 10^{14} \text{ КЛ/м}^3$ . Тогда, с учетом табл. 3<sup>21</sup>, получаем по формуле (8) максимальную оценку:

$$|F(0)| = (1.2186 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}) \cdot [(1.76 \cdot 10^{-14} \text{ м}^3 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{КЛ}^{-1}) \cdot (2.1 \cdot 10^{14} \text{ КЛ} \cdot \text{м}^{-3}) \cdot (2.55 \cdot 10^{-2})]^{1/2} \approx 0.37 \text{ мг}/(\text{м}^2 \cdot \text{час}).$$

Поразительно! Исходя совершенно из других предпосылок – биокинетических (отталкиваясь от свойств отдельной клетки), мы получили практически такую же величину, что и в прошлый раз, когда брали напрямую данные о поглощении метана образцом почвы. Конечно, такое удивительное совпадение результатов в еще столь плохо исследованной области – скорее чистая случайность. Но, если говорить лишь о порядке величины, то несколько десятых мг за час, поглощаемые одним квадратным метром – для автоморфной почвы это, по-видимому, действительно можно считать максимальной интенсивностью потребления метана.

**Таблица 3.** Кинетические параметры<sup>6)</sup> культур некоторых метанооксиляющих микроорганизмов.

<i>Микроорганизм</i>	$v_{\max}$ ( $\text{мг} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{КЛ}^{-1}$ )	$K_M$ ( $\text{мг}/\text{м}^3$ ) <sup>а)</sup>	$a_s^0$ ( $\text{м}^3 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{КЛ}^{-1}$ ) <sup>а)</sup>	<i>Авторы</i>
<i>Methylocapsa gorgona</i> MG08 <sup>1)</sup>	$(1.12 \div 4.48) \cdot 10^{-14}$	$2.34 \cdot 10^3$	$(0.48 \div 1.92) \cdot 10^{-17}$	[Tveit et al., 2019; 2021]
Культура, выделенная из полигона захоронения отходов	$2.54 \cdot 10^{-13}$	$4.43 \cdot 10^3$	$5.74 \cdot 10^{-17}$	Whalen & Reeburgh (1990) <sup>и)</sup>
<i>Methylocapsa gorgona</i> MG08 <sup>а)</sup>	$1.6 \cdot 10^{-13}$	$2.34 \cdot 10^3$	$6.84 \cdot 10^{-17}$	[Tveit et al., 2021]
<i>M. acidiphila</i> B2	?	?	$4 \cdot 10^{-16}$	[Tveit et al., 2019]
<i>Methylocystis</i> sp. LR1 <sup>с)</sup>	?	$\sim 50 / \sim 500$	$6.7 \cdot 10^{-16}$	Dunfield & Conrad (2000) <sup>ж)</sup>
<i>Methylocystis</i> sp. SC2	?	?	$1.1 \cdot 10^{-15}$	[Tveit et al., 2019]
<i>Methylosinus trichosporium</i>	$2.50 \cdot 10^{-12}$	953	$2.62 \cdot 10^{-15}$	Joergensen (1985)
<i>Methylocapsa gorgona</i> MG08	$1.53 \cdot 10^{-11}$	$2.34 \cdot 10^3$	$6.54 \cdot 10^{-15}$	[Tveit et al., 2019]
Смешанная культура <sup>б)</sup>	$2.07 \cdot 10^{-11}$	$2.96 \cdot 10^3$	$7 \cdot 10^{-15}$	[Казаков и др., 2008]
Накопительная культура FS <sup>б)</sup>	$(1.6, 2.6, 4.8) \cdot 10^{-13}$	$25.8 \pm 10.2$	$(0.6, 1.1, 2.3) \cdot 10^{-14}$	[Kravchenko et al., 2010]
Штамм OU-4-1 <sup>з)</sup>	$6.73 \cdot 10^{-12}$	381	$1.76 \cdot 10^{-14}$	[Joergensen and Degn, 1983]

**Примечания:**

<sup>а)</sup> Обычно в литературе величины  $K_M$  приводятся в моль/л жидкой среды, но здесь мы осуществили пересчет на соответствующую равновесную концентрацию метана в воздухе. Следовательно, численные значения  $a_s^0$  в данной табл. будут также отличаться от опубликованных авторами (будут существенно меньше них).

<sup>б)</sup> После «±» приведено стандартное отклонение, знак «↔» использован для указания интервала значений, а через запятую даны, соответственно, значения 1-го, 2-го и 3-го квартилей (2-ой квартиль, т.е. медиана, выделен полужирным шрифтом). Расчет  $a_s^0$  выполнен нами.

<sup>в)</sup> В [Kravchenko et al., 2010] для всех численных значений (общее количество клеток, количество активных клеток, количество метанотрофов, константа полунасыщения), по которым можно рассчитать  $v_{\max}$  и  $a_s^0$ , даны средние значения и стандартные отклонения. Результаты же, приведенные в данной таблице, мы получали методом статистического моделирования, генерируя цензурированные нормальные распределения по данным Kravchenko et al. [2010] для каждого из вышеперечисленных параметров (цензурирование определялось биологическим смыслом: количество клеток не может быть отрицательным, общее количество клеток не может быть меньше количества активных клеток,  $K_M > 0$ ).

<sup>г)</sup> При росте в условиях атмосферной концентрации  $\text{CH}_4$  (1.84 ppm). В [Tveit et al., 2021, p. 8] указано, что для *M. gorgona* MG08  $v_{\max} = (0.7 \div 2.8) \cdot 10^{-18} \text{ моль} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{КЛ}^{-1}$  (при 20 °C). При этом дается значение  $a_s^0 = 1.95 \cdot 10^{-10} \text{ л} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{КЛ}^{-1}$ . Однако в [Tveit et al., 2019; Tveit et al., 2021, p. 9] приводится значение  $K_M = 4.905 \cdot 10^{-6} \text{ моль/л}$  для того же микроорганизма. Но тогда должно быть:  $a_s^0 = (0.7 \div 2.8) \cdot 10^{-18} / (4.905 \cdot 10^{-6}) \approx (0.14 \div 0.57) \cdot 10^{-12} \text{ л} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{КЛ}^{-1}$ , а вовсе не  $1.95 \cdot 10^{-10}$ . Поскольку при концентрации метана 5 ppm удельная скорость потребления  $\text{CH}_4$  не превышает указанных значений (см. [Tveit et al., 2021, p. 10]), их можно рассматривать действительно в качестве  $v_{\max}$ .

<sup>д)</sup> При росте в условиях высокой концентрации  $\text{CH}_4$  (от 823 до 60 000 ppm).

<sup>20</sup> Stolyar et al. 1999 // Microbiology 145: 1235–1244. – Цит. по [Degelmann et al., 2010].

<sup>21</sup> На первый взгляд может показаться, что в табл. 3 есть величины сродства, большие, чем используемое нами в дальнейшем расчете значение  $1.76 \cdot 10^{-14} \text{ м}^3 \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{КЛ}^{-1}$ . Но, как указано в примечании (в) к табл., эти сверхбольшие значения получены лишь статистическим моделированием – не факт, что они когда-либо наблюдались в реальных экспериментах.

- <sup>e)</sup>  $K_M$  приведена в следующем виде: при концентрации  $\text{CH}_4$ , соответственно,  $<275 \text{ ppm} / >275 \text{ ppm}$ .
- <sup>e)</sup> В [Казаков и др., 2008] потребление  $\text{CH}_4$  дано в расчете на 1 гАСБ. Мы, как и выше, принимали массу клетки  $10^{-13}$  гАСБ.
- <sup>ж)</sup> Dunfield P.F., Conrad R. 2000 // Appl Environ Microbiol 66:4136–4138. – Цит. по [Tveit et al., 2019].
- <sup>з)</sup> Расчет  $v_{\max}$  выполнен нами по [Joergensen and Degn, 1983, Fig. 4]. Массу клетки принимали равной  $10^{-13}$  гАСБ.
- <sup>и)</sup> Данные цитируются в [King, 1992, Tab. II]. Пересчет выполнен нами (массу клетки принимали равной  $10^{-13}$  гАСБ).
- <sup>ii)</sup> Данные цитируются в [King, 1992, Tab. II]. Пересчет выполнен нами (массу клетки принимали равной  $5 \cdot 10^{-14}$  гАСБ, как это указано автором).

## АНАЛИЗ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ

Понятно, что принимая конкретные значения для тех или иных параметров (от которых, в конечном счете, зависит максимально возможное поглощение  $\text{CH}_4$  почвами) мы, порой, могли воспользоваться неудачными оценками. Поэтому важно определить погрешность ошибки результата в зависимости от погрешности исходных данных. Это позволяет сделать анализ чувствительности. Поскольку, как было указано выше, формула (7) дает достаточно хорошее приближение к решению задачи (5)-(6), мы проведем рассмотрение именно для этой формулы (причем ограничимся простейшим – линейным – анализом чувствительности).

Показателем чувствительности переменной отклика ( $F$ ) к параметру ( $k_j$ ) служит величина  $S_j = |dF/dk_j| \cdot |k_j|/|F|$ , называемая «чувствительностью к параметру» [Глаголев, 2012]. Поскольку отношения  $dF/F$  и  $dk_j/k_j$  могут рассматриваться в качестве соответствующих относительных погрешностей ( $\delta F$  и  $\delta k_j$ ), то при известной чувствительности мы, фактически, знаем какую погрешность переменной отклика будет вызывать погрешность того или иного параметра:  $S_j \cdot \delta k_j = \delta F$ . Итак, конкретно для (7) имеем:

$$S_{C_{\Pi}} = |dF(0)/dC_{\Pi}| \cdot C_{\Pi}/|F(0)| = C_{\Pi}/(C_A - C_{\Pi}) = 0.0714/1.2186 \approx 0.06 \Rightarrow \delta F = 0.06 \cdot \delta C_{\Pi};$$

$$S_{V_{\max}} = |dF(0)/dV_{\max}| \cdot V_{\max}/|F(0)| = S_D = |dF(0)/dD| \cdot D/|F(0)| = S_{K_M} = |dF(0)/dK_M| \cdot K_M/|F(0)| = 0.5 \Rightarrow \\ \Rightarrow \delta F = 0.5 \cdot \delta V_{\max}; \quad \delta F = 0.5 \cdot \delta D; \quad \delta F = 0.5 \cdot \delta D;$$

$$S_{C_A} = |dF(0)/dC_A| \cdot C_A/|F(0)| = C_A/(C_A - C_{\Pi}) = 1.29/1.2186 \approx 1.06 \Rightarrow \delta F = 1.06 \cdot \delta C_A;$$

Как видим, с точки зрения линейного анализа чувствительности, сильнее всего на результат может повлиять ошибка в задании  $C_A$ . На первый взгляд кажется, что как раз тут никакой ошибки быть не может, поскольку значение атмосферной концентрации метана хорошо известно. Но, по сути дела, речь идет не о погрешности химико-аналитических измерений, а о погрешности модели. В нашей модели мы принимали, что на границе почва/атмосфера концентрация  $\text{CH}_4$  равна атмосферной. Но это может быть не так, если рядом находится мощный источник метана, например, болото. Тогда в определенных атмосферных условиях (при устойчивой стратификации) концентрация метана близ почвы может быть повышенной. В частности, J.B. Yavitt et al. [1990] наблюдали повышение  $C_A$  до 40 ppm над почвой в лесу, расположенном рядом с болотом.

Безусловно, в нашей простейшей модели могут быть и другие погрешности, но, к счастью, не все они будут «работать в одну сторону». Только что рассмотренное возможное повышение концентрации  $\text{CH}_4$  у поверхности должно привести к увеличению скорости поглощения метана, поскольку  $|F(0)| \sim C_A$  – см. формулу (7). Но Р.М. Crill [1991] отмечал, что скорость окисления метана в подстилке (0-4 см) – практически нулевая. А это будет, напротив, снижать (по сравнению с нашей моделью) скорость поглощения в реальности.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, мы рассмотрели поглощение метана как биохимический процесс (подчиняющийся закону Михаэлиса-Ментен с определенными кинетическими параметрами), ограниченный диффузией в пористой среде (почве). На основании этого теоретического анализа мы пришли к выводу, что встречающиеся иногда в литературе чрезвычайно большие величины удельного потока поглощения  $\text{CH}_4$  (около  $0.4 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$  и более) нереалистичны, если речь идет о таких почвах, которые всегда находятся при концентрациях метана не больших, чем атмосферная – 1.8 ppmv (а это подавляющая часть почв – практически все, кроме почв болот и грунтов, покрывающих полигоны захоронения отходов, подземные газохранилища или иные глубинные источники метана).

В данной статье мы не рассматривали, во-первых, вопрос о причинах, в результате которых в работах отдельных исследователей появлялись вышеуказанные сверхбольшие значения; и, во-вторых, можно ли с этим как-то бороться (а если да, то – как?). Прежде всего заметим, что эти причины следует разделить на две группы: (i) приводящие действительно к большим реальным потокам; и (ii) порождающие лишь видимость больших значений, на самом деле в природе не существующих. Относительно первой уже было сказано выше: в почвах, находящихся в условиях повышенной концентрации  $\text{CH}_4$ , действительно может развиваться такое количество метанотрофов с такими кинетическими характеристиками, что данные почвы на самом деле будут демонстрировать сверхвысокую интенсивность поглощения метана. Обычно это не заметно на фоне идущего из глубины потока  $\text{CH}_4$ . Но если в каких-то условиях он прекращается (в частности, если проводятся инкубационные эксперименты с образцами из верхнего слоя почвы), то тогда действительно можно наблюдать поглощение метана весьма высокой интенсивности.

Относительно второй группы причин еще 40 лет назад отмечалось, что главным фактором является неадекватная методология измерений УП *in situ* [Harriss et al., 1982]. Например, сравнение результатов, полученных двумя методами: почвенно-градиентным и камерным, показало, что последний приводил к нереалистичным значениям удельных потоков, которые авторы<sup>22</sup> объяснили тем, что установка камеры вносит недопустимые изменения в сформировавшийся стационарный профиль концентрации газа в почве. Другие методические ограничения, накладываемые камерным методом, а также конкретные ошибки, допускаемые при измерениях и расчетах, описаны ранее в [Глаголев и др., 2010, с. 31-37; Bárcena et al., 2010, p. 27]. Там же (а также в [Crill, 1991, p. 327]) можно найти и указания на то, как их избежать. В частности, все шире начинает применяться физически более правильная оценка потребления не по линейной, а по экспоненциальной модели динамики концентрации в камере или инкубационном сосуде (см., например, [Глаголев и др., 2010; Bárcena et al., 2010; Sabrekov et al., 2016; Tveit et al., 2021]). С другой стороны, получают распространение современные сверхточные газоанализаторы (LGR GGA-30p, Li-Cor 7810 и др.) способные достоверно уловить поглощение метана в камере за минимальный промежуток времени (3-7 минут), когда убывание газа еще практически линейно.

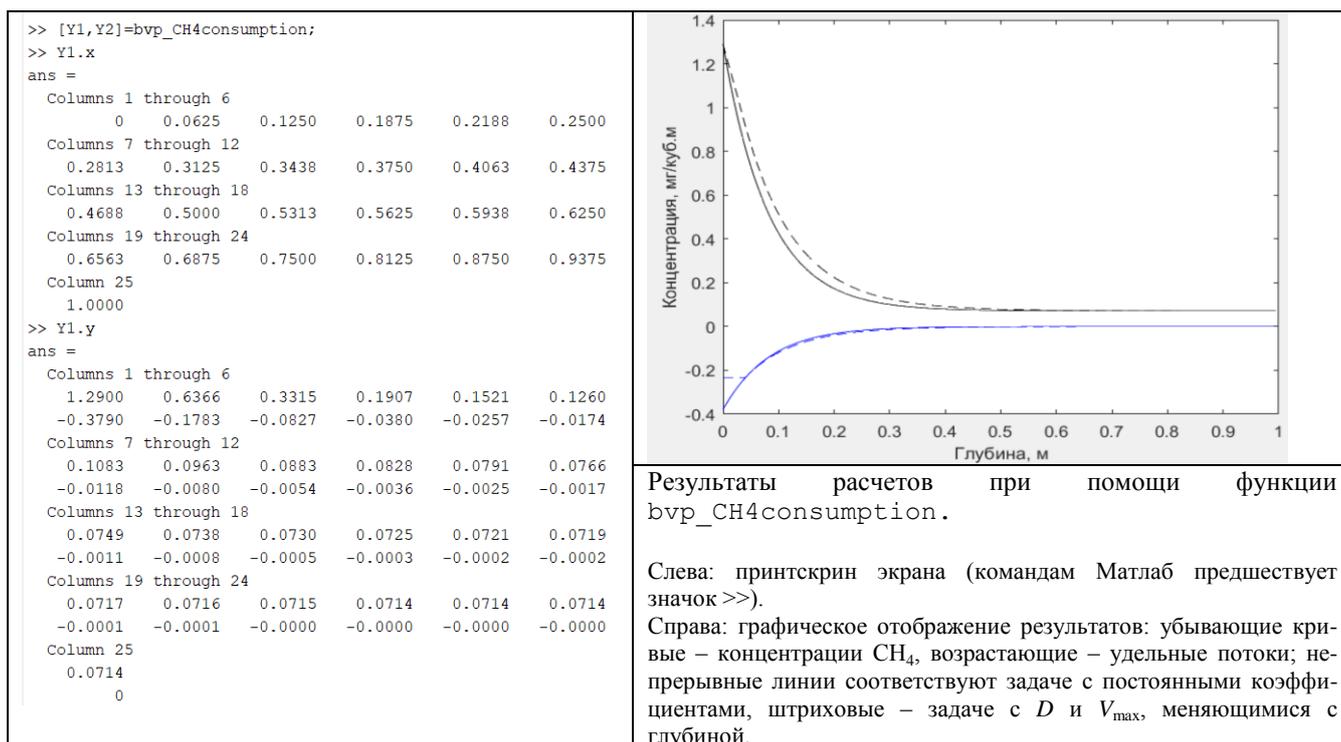
## БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121040800146-3 «Физические основы экологических функций почв: технологии мониторинга, прогноза и управления») и гранта Правительства Тюменской области в соответствии с программой Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра мирового уровня в рамках национального проекта «Наука».

---

<sup>22</sup> Dörr H., Münnich K.O. 1990 // Tellus B. V. 42. P. 20-28. – Цит. по [Born et al., 1990].

## ПРИЛОЖЕНИЕ 1: MATLAB-функция для расчета диффузии и потребления метана в почве



```
function [Y1, Y2]=bvp_CH4consumption
%*****
% ДИФФУЗИЯ И ПОТРЕБЛЕНИЕ МЕТАНА В ПОЧВЕ В СООТВЕТСТВИИ С УРАВНЕНИЕМ *
% d(D*dC/dz)/dz=Vm*(C-Ct)/(Km+C-Ct) *
% И КРАЕВЫМИ УСЛОВИЯМИ C(0)=Ca, D*dC/dz=0 при z=b *
% (D и Vm МОГУТ ИЗМЕНЯТЬСЯ С ГЛУБИНОЙ) *
%*****
% ВЫХОДНЫЕ ПАРАМЕТРЫ: Y1 и Y2 – структуры, содержащие информацию о реше- *
% ниях задач, соответственно, с постоянными и с переменными коэффициента- *
% ми. Абсциссы и ординаты решения каждой задачи, находятся, соответствен- *
% но, в полях .x и .y (например, Y1.x, Y1.y). При этом .x – вектор-строка, *
% а .y – массив, в 1-ой строке которого находятся значения C, а во 2-ой – *
% D*dC/dz. *
%*****
% ПРОГРАММИСТ: Глаголев М.В. m_glagolev@mail.ru 28.07.2022 МГУ (Москва), *
% ЮГУ (Ханты-Мансийск), ИЛАН РАН (Успенское Московской обл.) *
%*****

b=1; % [м] Толщина почвенного профиля
n=8; % Исходное количество точек конечно-разностной сетки

x=b/n*[0:n]; % Абсциссы точек конечно-разностной сетки
Yinit=bvpinit(x,@fun); % Начальное приближение к решению
Y1=bvp4c(@code,@bc,Yinit); % Решение с постоянными коэффициентами
Y2=bvp4c(@odel,@bc,Yinit); % Решение задачи с переменными коэффициентами

x1=b/200*[0:199]; % Мелкая сетка для вывода графика
y1=deval(Y1,x1); y2=deval(Y2,x1);

% Построение графика:
% черным цветом отображается C, синим – D*dC/dz;
% непрерывные линии соответствуют задаче с постоянными коэффициентами,
% штриховые – задаче с D и Vm, изменяющимися с глубиной
```

```

plot(x1,y1(1,:), 'k', x1,y1(2,:), 'b', x1,y2(1,:), 'k--', x1,y2(2,:), 'b--');
xlabel('Глубина, м'), ylabel('Концентрация, мг/куб.м')

% НАЧАЛЬНОЕ ПРИБЛИЖЕНИЕ К РЕШЕНИЮ
function Y=fun(x)
Y = [1.22 - 1.077*x; 1.6*x-1.6];

% УРАВНЕНИЕ С ПОСТОЯННЫМИ КОЭФФИЦИЕНТАМИ
function dydx=ode(x,y)
C = y(1); %[мг/куб.м] Концентрация метана в ПОЧВЕННОМ ВОЗДУХЕ
Ct = 0.0714; %[мг/куб.м] Пороговая (минимальная для потребления) [CH4]
D = 0.0255; %[кв.м/час] Коэффициент диффузии метана в почве
Km = 14.3; %[мг/куб.м] Константа Михаэлиса (полунасыщения) по метану
Vm = 57.3; %[мг/куб.м/час] Максимальная скорость потребления метана ПОЧВОЙ
dydx=[y(2)/D; Vm*(C-Ct)/(Km+C-Ct)];

% ГРАНИЧНЫЕ УСЛОВИЯ
function f=bc(ya,yb)
f=[ya(1)-1.29; yb(2)];

% УРАВНЕНИЕ С ПЕРЕМЕННЫМИ КОЭФФИЦИЕНТАМИ
function dydx=odel(x,y)
C = y(1); %[мг/куб.м] Концентрация метана в ПОЧВЕННОМ ВОЗДУХЕ
T = 13.3*exp(-x)+4.3+273; %[K] Температура (в зависимости от глубины x)
Ct = 0.0714; %[мг/куб.м] Пороговая (минимальная для потребления) [CH4]
D = 0.068*0.33*(T/273).^1.82; %[кв.м/час] Коэффициент диффузии CH4 в почве
Km = 14.3; %[мг/куб.м] Константа Михаэлиса (полунасыщения) по метану
if x<0.04 Vm=0; else Vm = 57.3*exp(6013.7*(1/293-1./T)); end %[мг/куб.м/час]
dydx=[y(2)/D; Vm*(C-Ct)/(Km+C-Ct)];

```

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бронштейн И.Н., Семендяев К.А. 1986. Справочник по математике для инженеров и учащихся втузов. М.: Наука. 544 с. [Bronshstein I.N., Semendyaev K.A. 1986. Spravochnik po matematike dlya inzhenerov i uchashchikhsya vtuzov. M.: Nauka. 544 p. (In Russian)]
- Вавилин В.А., Васильев В.Б. 1979. Математическое моделирование процессов биологической очистки сточных вод активным илом. М.: Наука. 119 с. [Vavilin V.A., Vasil'ev V.B. 1979. Matematicheskoe modelirovanie protsessov biologicheskoi oshistki stochnykh vod aktivnym ilom. M.: Nauka. 119 p. (In Russian)]
- Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. 1973. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М.: Высшая школа. 399 с. [Vadyunina A.F., Korchagina Z.A. 1973. Metody issledovaniya fizicheskikh svoistv pochv i gruntov. M.: Vysshaya shkola. 399 p. (In Russian)]
- Варфоломеев С.Д., Калужный С.В. 1990. Биотехнология: Кинетические основы микробиологических процессов. М.: Высш. шк. 296 с. [Varfolomeev S.D., Kalyuzhnyi S.V. 1990. Biotekhnologiya: Kineticheskie osnovy mikrobiologicheskikh protsessov. M.: Vyssh. shk. 296 p. (In Russian)]
- Воронин А.Д. 1986. Основы физики почв. М.: Изд-во МГУ. 244 с. [Voronin A.D. 1986. Osnovy fiziki pochv. M.: Publishing house MSU. 244 p. (In Russian)]
- Глаголев М.В. 2006. Математическое моделирование метаноокисления в почве // Труды института микробиологии им. С.Н. Виноградского. М.: Наука. С. 315-341. [Glagolev M.V. 2006. Mathematical modelling of the methane-oxidation in soil // Transactions of Vinogradsky Institute of Microbiology RAS. Moscow: Nauka. P. 315-341. (In Russian)]
- Глаголев М.В. 2008. Эмиссия метана: идеология и методология «стандартной модели» для Западной Сибири // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. № S1. С. 176-190. [Glagolev M.V. 2008. The emission of methane: ideology and methodology of «standard model» for Western Siberia // Environmental Dynamics and Global Climate Change. V. S1. P. 176-190. (In Russian with English Abstract)]
- Глаголев М.В. 2010. Эмиссия CH<sub>4</sub> болотными почвами Западной Сибири: от почвенного профиля до региона: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (МГУ). Москва. [Glagolev M.V. 2010. Emissiya CH<sub>4</sub> bolotnymi pochvami Zapadnoi Sibiri: ot pochvennogo profilya do regiona: dissertation for the degree of candidate of biological sciences / Moscow State University M.V. Lomonosov (MSU). Moskva. (In Russian)]
- Глаголев М.В. 2012. Анализ чувствительности модели // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. Т. 3. № 3. С. 31-53. [Glagolev M.V. 2012. Sensitivity analysis of the model // Environmental Dynamics and Global Climate Change. V. 3. No. 3. P. 31-53. (In Russian)]
- Глаголев М.В., Сабреков А.Ф., Казанцев В.С. 2010. Физикохимия и биология торфа. Методы измерения газообмена на границе почва-атмосфера. – Томск: Изд-во ТГПУ. – 104 с.
- Казakov Д.А., Вольхин В.В., Нечаев А.И., Торхов Д.В. 2008. Моделирование биодеградации метана // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. Т. 150. Кн. 3. С. 91-97. [Kazakov D.A., Volhin V.V., Nechaev A.I., Torhov D.V. 2008.

- Simulation of Methane Biodegradation // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. V. 150. Кн. 3. P. 91-97. [Kazakov D.A., Vol'khin V.V., Nechaev A.I., Torkhov D.V. 2008. Modelirovanie biodegradatsii metana // Uchen. zap. Kazan. un-ta. Ser. Estestv. nauki. T. 150. Kn. 3. S. 91-97. [Kazakov D.A., Volhin V.V., Nechaev A.I., Torhov D.V. 2008. Simulation of Methane Biodegradation // Scientific notes of Kazan University. Series Natural Sciences. V. 150. B. 3. P. 91-97. (In Russian)]
- Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А. 2007. Почвенное органическое вещество и его влияние на физические свойства почвы // Теории и методы физики почв / Под ред. Е.В. Шеина и Л.О. Карпачевского. М.: «Гриф и К». С. 111-116. [Karpachevskii L.O., Zubkova T.A. 2007. Pochvennoe organicheskoe veshchestvo i ego vliyanie na fizicheskie svoistva pochvy // Teorii i metody fiziki pochv / ed. E.V. Sheina i L.O. Karpachevskogo. M.: «Grif i K». P. 111-116. (In Russian)]
- Мышкис А.Д. 1964. Лекции по высшей математике. М.: Наука. 608 с. [Myshkis A.D. 1964. Lektsii po vysshei matematike. M.: Nauka. 608 p. (In Russian)]
- Паников Н.С. 1998. Эмиссия парниковых газов из заболоченных почв в атмосферу и проблемы устойчивости // Экология и почвы. Избранные лекции I-VII Всероссийских школ. Том 1. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН. С. 171-184. [Panikov N.S. 1998. Greenhouse effect of gas emission from swampy soils // Ecology and Soils. Selected Lectures I-VII schools (1991-1997). V. I. Pushchino: Institute of Basic Biology Problems. P. 171-184. (In Russian)]
- Растворова О.Г. 1983. Физика почв (Практическое руководство). Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 196 с. [Rastvorova O.G. 1983. Fizika pochv (Prakticheskoe rukovodstvo). L.: Publishing house Leningrad University 196 p. (In Russian)]
- Романовская В.А., Соколов И.Г., Малашенко Ю.П. 1985. Сопряжение органотрофного и литотрофного метаболизма у метаниспользующих бактерий // Микробиология. Т. 54. Вып. 1. С. 11-16. [Romanovskaya V.A., Sokolov I.G., Malashenko Yu.P. 1985. Coupling of organotrophous and lithotrophous metabolism in bacteria assimilating methane // Mikrobiologiya. V. 54. No. 1. P. 11-16. (In Russian with English Abstract)]
- Смагин А.В. 2005. Газовая фаза почв. М.: Изд-во МГУ. 301 с. [Smagin A.V. 2005. The gaseous phase of soils. Moscow: Moscow St. Univ. Soil Sci. Dept. 301 p. (In Russian)]
- Хмеленина В.Н., Ешинимаяев Б.Ц., Решетников А.С., Сузина Н.Е., Троценко Ю.А. 2006. Аэробные метанотрофы экстремальных экосистем // Труды Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН. Вып. XIII: К 100-летию открытия метанотрофии / Под ред. В.Ф. Гальченко. М.: Наука. С. 147-171. [Kmelenina V.N., Eshinimayev B.T., Suzina N.E., Reshetnikov A.S., Trotsenko Yu.A. 2006. Aerobic methanotrophs of extreme environments // Proceedings of Winogradsky Institute of Microbiology. Volume XIII: To 100th Anniversary of Methanotrophy / Ed. by V.F. Galchenko. – Moscow: Nauka. – P. 147-171. (In Russian with English Abstract)]
- Хромов С.П., Петросянц М.А. 1994. Метеорология и климатология. М.: Изд-во МГУ. 520 с.
- Ambus P., Robertson G.P. 2006. The effect of increased N deposition on nitrous oxide, methane and carbon dioxide fluxes from unmanaged forest and grassland communities in Michigan // Biogeochemistry. V. 79. P. 315-337.
- Arah J.R.M., Stephen K.D. 1998. A model of the processes leading to methane emission from peatland // Atmospheric Environment. V. 32. P. 3257-3264.
- Aronson E.L., Vann D.R., Helliker B.R. 2012. Methane flux response to nitrogen amendment in an upland pine forest soil and riparian zone // J. Geophys. Res. V. 117. Article G03012.
- Vaani M., Liesack W. 2008. Two isozymes of particulate methane monooxygenase with different methane oxidation kinetics are found in *Methylocystis* sp. strain SC2 // Proc Natl. Acad. Sci. USA. V. 105. № 29. P. 10203-10208.
- Bárcena T.G., Yde J.C., Finster K.W. 2010. Methane flux and high-affinity methanotrophic diversity along the chronosequence of a receding glacier in Greenland // Annals of Glaciology. V. 51. P. 23-31.
- Bédard C., Knowles R. 1989. Physiology, Biochemistry, and Specific Inhibitors of CH<sub>4</sub>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, and CO Oxidation by Methanotrophs and Nitrifiers // Microbiological Reviews. V. 53. No. 1. P. 68-84.
- Bender M., Conrad R. 1992. Kinetics of CH<sub>4</sub> oxidation in oxic soils exposed to ambient air or high CH<sub>4</sub> mixing ratios // FEMS Microbiology Ecology. V. 101. P. 261-270.
- Born M., Dörr H., Levin I. 1990. Methane consumption in aerated soils of the temperate zone // Tellus. V. 42B. P. 2-8.
- Christiansen J.R., Vesterdal L., Gundersen P. 2012. Nitrous oxide and methane exchange in two small temperate forest catchments – effects of hydrological gradients and implications for global warming potentials of forest soils // Biogeochemistry. V. 107. P. 437-454.
- Crill P.M. 1991. Seasonal patterns of methane uptake and carbon dioxide release by a temperate woodland soil // Global Biogeochemical Cycles. V. 5. P. 319-334.
- Degelmann D.M., Borken W., Drake H.L., Kolb S. 2010. Different Atmospheric Methane-Oxidizing Communities in European Beech and Norway Spruce Soils // Applied and Environmental Microbiology. V. 76. No. 10. P. 3228-3235.
- Dunfield P.F., Tchawa Yimga M., Dedysh S.N., Berger U., Liesack W., Heyer J. 2002. Isolation of a *Methylocystis* strain containing a novel *pmoA*-like gene // FEMS Microbiol. Ecol. V. 41. P. 17-26.
- Feynman R.P. 1967. The Character of Physical Law. Cambridge: M.I.T.
- Freitag T.E., Toet S., Ineson P., Prosser J.I. 2010. Links between methane flux and transcriptional activities of methanogens and methane oxidizers in a blanket peat bog // FEMS Microbiology Ecology. V. 73. P. 157-165.
- Glagolev M.V. 2021. Mathematical modeling in soil biokinetics // Environmental Dynamics and Global Climate Change. V. 12. № 2. P. 123-144.
- Glagolev M.V., Kleptsova I.E., Filippov I.V., Kazantsev V.S., Machida T., Maksyutov Sh.Sh. 2010. Methane Emissions from Subtaiga Mires of Western Siberia: The “Standard Model” Bc5 // Moscow University Soil Science Bulletin. T. 65. № 2. P. 86-93.
- Glagolev M.V., Sabrekov A.F., Kleptsova I.E., Filippov I.V., Lapshina E.D., Machida T., Maksyutov Sh.Sh. 2012. Methane Emission from Bogs in the Subtaiga of Western Siberia: The Development of Standard Model // Eurasian Soil Science. V. 45. No. 10. P. 947-957.
- Harriss R.C., Sebacher D.I., Day F.P., Jr. 1982. Methane flux in the Great Dismal Swamp // Nature. V. 297. P. 673-674.
- Holt J.G. (ed.). 1977. The shorter Bergey's manual of determinative bacteriology. Baltimore: The Williams and Wilkins Company.
- Joergensen L., Degn H. 1983. Mass spectrometric measurements of methane and oxygen utilization by methanotrophic bacteria // FEMS Microbiology Letters. V. 20. P. 331-335.

- Khalil M.A.K., Rasmussen R.A., Shearer M.J. 1989. Trends of atmospheric methane during the 1960s and 1970s // *Journal of Geophysical Research*. V. 94. No. D15. P. 18279-18288.
- King G.M. 1992. Ecological Aspects of Methane Oxidation, a Key Determinant of Global Methane Dynamics // *Advances in Microbial Ecology*. V. 12. P. 431-468.
- Kravchenko I.K., Kizilova A.K., Bykova S.A., Men'ko E.V., Gal'chenko V.F. 2010. Molecular Analysis of High-Affinity Methane-Oxidizing Enrichment Cultures Isolated from a Forest Biocenosis and Agrocenoses // *Microbiology*. V. 79. No. 1. P. 105-113.
- Mosier A., Schimel D., Valentine D., Bronson K., Parton W. 1991. Methane and nitrous oxide fluxes in native, fertilized and cultivated grasslands // *Nature*. V. 350. P. 330-332.
- Nisbet E.G., Manning M.R., Dlugokencky E.J., Fisher R.E., Lowry D., Michel S.E., Lund Myhre C., Platt S.M., Allen G., Bousquet P., Brownlow R., Cain M., France J.L., Hermansen O., Hossaini R., Jones A.E., Levin I., Manning A.C., Myhre G., Pyle J.A., Vaughn B.H., Warwick N.J., White J.W.C. 2019. Very strong atmospheric methane growth in the 4 years 2014–2017: Implications for the Paris Agreement // *Global Biogeochemical Cycles*. V. 33. <https://doi.org/10.1029/2018GB006009>
- Nozhevnikova A., Glagolev M., Nekrasova V., Einola J., Sormunen K., Rintala J. 2003. The analysis of methods for measurement of methane oxidation in landfills // *Water Science and Technology*. V. 48. № 4. P. 45-52.
- Panikov N.S. 1995. *Microbial Growth Kinetics*. London: Chapman & Hall.
- Raivonen M., Smolander S., Backman L., Susiluoto J., Aalto T., Markkanen T., Mäkelä J., Rinne J., Peltola O., Aurela M., Lohila A., Tomasic M., Li X., Larmola T., Juutinen S., Tuittila E.-S., Heimann M., Sevanto S., Kleinen T., Brovkin V., Vesala T. 2017. HIMMELI v1.0: Helsinki Model of Methane build-up and emission for peatlands // *Geosci. Model Dev*. V. 10. P. 4665–4691.
- Sabrekov A.F., Danilova O.V., Terentieva I.E., Ivanova A.A., Belova S.E., Litt Y.V., Glagolev M.V., Dedys S.N. 2021. Atmospheric Methane Consumption and Methanotroph Communities in West Siberian Boreal Upland Forest Ecosystems // *Forests*. V. 12. No. 12. 1738.
- Sabrekov A.F., Glagolev M.V., Alekseychik P.K., Smolentsev B.A., Terentieva I.E., Krivenok L.A., Maksyutov S.S. 2016. A process-based model of methane consumption by upland soils // *Environmental Research Letters*. V. 11. №7. P. 075001.
- Sabrekov A.F., Kleptsova I.E., Glagolev M.V., Maksyutov Sh.Sh., Machida T. 2011. Methane emission from middle taiga oligotrophic hollows of Western Siberia // *Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. № 5 (107). P. 135-143.
- Sabrekov A.F., Runkle B.R.K., Glagolev M.V., Terentieva I.E., Stepanenko V.M., Kotsyurbenko O.R., Maksyutov S.S., Pokrovsky O.S. 2017. Variability in methane emissions from West Siberia's shallow boreal lakes on a regional scale and its environmental controls // *Biogeosciences*. V. 14. No. 15. P. 3715-3742
- Sabrekov A.F., Semenov M.V., Terent'eva I.E., Litt Yu.V., Il'yasov D.V., Glagolev M.V. 2020. The Link between Soil Methane Oxidation Rate and Abundance of Methanotrophs Estimated by Quantitative PCR // *Microbiology*. V. 89. No. 2. P. 182–191.
- Segers R. 1998. Methane production and methane consumption: a review of processes underlying wetland methane fluxes // *Biogeochemistry*. V. 41. P. 23-51.
- Sugimoto A., Fujita N. 2006. Hydrogen concentration and stable isotopic composition of methane in bubble gas observed in a natural wetland // *Biogeochemistry*. V. 81. P. 33-44.
- Tveit A.T., Hestnes A.G., Robinson S.L., Schintlmeister A., Dedys S.N., Jehmlich N., von Bergen M., Herbold C., Wagner M., Richter A., Svenning M.M. 2019. Widespread soil bacterium that oxidizes atmospheric methane // *PNAS*. V. 116. No. 17. P. 8515-8524.
- Tveit A.T., Schmider T., Hestnes A.G., Lindgren M., Didriksen A., Svenning M.M. 2021. Simultaneous Oxidation of Atmospheric Methane, Carbon Monoxide and Hydrogen for Bacterial Growth // *Microorganisms*. V. 9. DOI: 10.3390/microorganisms9010153
- von Schlegel H.G. 1972. *Allgemeine mikrobiologie*. Georg Thieme Verlag Stuttgart.
- Walter B.P., Heimann M., Shannon R.D., White J.R. 1996. A process-based model to derive methane emissions from natural wetlands // *Geophysical Research Letters*. V. 23. P. 3731-3734.
- Whalen S.C., Reeburgh W.S. 1990. Consumption of atmospheric methane by tundra soils // *Nature*. V. 346. P. 160-162.
- Yavitt J.B., Downey D.M., Lang G.E., Sexstone A.J. 1990. Methane consumption in two temperate forest soils // *Biogeochemistry*. V. 9. P. 39-52.
- Yavitt J.B., Lang G.E., Downey D.M. 1988. Potential methane production and methane oxidation rates in peatland ecosystems of the Appalachian mountains, United States // *Global Biogeochemical Cycles*. V. 2. P. 253-268.
- Yavitt J.B., Simmons J.A., Fahey T.J. 1993. Methane fluxes in a northern hardwood forest ecosystem in relation to acid precipitation // *Chemosphere*. V. 26. Nos. 1-4. P. 721-730.
- Zhuang Q., Melillo J.M., Kicklighter D.W., Prinn R.G., McGuire A.D., Steudler P.A., Felzer B.S., Hu S. 2004. Methane fluxes between terrestrial ecosystems and the atmosphere at northern high latitudes during the past century: A retrospective analysis with a process-based biogeochemistry model // *Global Biogeochem. Cycles*. V. 18. GB3010.

*Поступила в редакцию: 23.09.2022*  
*Переработанный вариант: 19.12.2022*  
*Опубликовано: 17.01.2023*

**HOT SPOTS OF METHANE EMISSION IN WEST SIBERIAN MIDDLE TAIGA WETLANDS  
PHYSICALLY DISTURBED BY PETROLEUM EXTRACTION ACTIVITIES**

*Sabrekov A.F.<sup>1</sup>, Filippov I.V.<sup>1</sup>, Dyukarev E.A.<sup>1,2</sup>, Zarov E.A.<sup>1</sup>, Kaverin A.A.<sup>1</sup>, Glagolev M.V.<sup>1,3</sup>,  
Terentieva I.E.<sup>4</sup>, Lapshina E.D.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> *Yugra State University, Khanty-Mansiysk*

<sup>2</sup> *Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk*

<sup>3</sup> *Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University*

<sup>4</sup> *Department of Geography, University of Calgary, Canada*

sabrekovaf@gmail.com

**Citation:** Sabrekov A.F., Filippov I.V., Dyukarev E.A., Zarov E.A., Kaverin A.A., Glagolev M.V., Terentieva I.E., Lapshina E.D. 2022. Hot spots of methane emission in West Siberian middle taiga wetlands disturbed by petroleum extraction activities // *Environmental dynamics and global climate change*. V. 13. N. 3. P. 142-155.

**DOI:** [10.18822/edgcc121107](https://doi.org/10.18822/edgcc121107)

С помощью статического камерного метода оценена эмиссия метана из болот, нарушенных при добыче нефти на Южноприобском месторождении, расположенном в подзоне средней тайги Западной Сибири. Болотные экосистемы на территории месторождения в наибольшей степени подвержены влиянию строительства дорог (блокирующих естественное направление движения болотных вод), а также прокладки просек для ЛЭП и трубопроводов, в разной степени нарушающих растительный покров болота. Влияние этих типов нарушений исследовалось как на пойменных низинных болотах, так и на террасных и водораздельных верховых болотах. Измеренные значения эмиссии метана варьировали от 0.005 до 41.7 мг·м<sup>-2</sup>·час<sup>-1</sup> (медиана: 2.1 мг·м<sup>-2</sup>·час<sup>-1</sup>). Одним из возможных индикаторов «горячих точек» эмиссии метана оказались растения – пушица влагалищная и пухонос. Другим важным фактором, обуславливающим высокие значения эмиссии метана, является уровень болотных вод. Однако оптимальное (для эмиссии CH<sub>4</sub>) значение этого фактора зависит от типа болотной экосистемы. Реакция эмиссии из яров на проход тяжёлой техники также обуславливается изменением уровня болотных вод относительно его оптимума для эмиссии из верховых болот.

**Ключевые слова:** гидрологический режим болот, парниковые газы, цикл углерода, бореальные болота, антропогенно нарушенные болота.

**Ключевые слова:** peatland hydrology, greenhouse gasses, carbon cycle, boreal wetlands, disturbed wetlands

Introduction. The concentration of methane in the Earth's atmosphere, the second most potent greenhouse gas, continues to rise since 2007 [Canadell et al., 2021]. The need to significantly reduce the anthropogenic emission of methane into the atmosphere in order to limit the increase in global temperature by 2100 within 2°C relative to the period from 1850 to 1900 is recognized by both the scientific community [IPCC, 2021] and the leadership of most countries of the world, including Russia, who signed and ratified the Paris Agreement, adopted following the results of the 21st Conference of the UN Framework Convention on Climate Change [Climate Agenda of Russia, 2021]. Reduction of methane emissions and control over it throughout the territory of managed ecosystems will require huge resources and investments, development of new climate-smart technologies. A reasonable compromise may be to identify the most important sources of methane within managed ecosystems (also called “hot spots”) and to introduce changes in their land-use in accordance with the principles of sustainable development and science-based environmental management.

The major type of economic activity in the taiga natural zone of West Siberia is oil production [Koleva, 2007; Volkova, 2010]. Since 35-40% of the West Siberian middle taiga area is covered with waterlogged ecosystems - wetlands and floodplains [Peregon et al., 2009; Terentieva et al., 2016], a significant part of this infrastructure is located in wetland ecosystems and has a strong impact on them. In this paper, we made the first attempt to understand, how the most common types of disturbances by oil production (road, pipeline and electric power transmission line construction) can affect methane emissions from the most common disturbed waterlogged ecosystems in the region (oligotrophic raised bogs on a terrace or watershed) and eutrophic lowland swamps in the floodplain). We measured methane emission from the surface of disturbed wetland ecosystems, physicochemical and biological factors influencing it, to identify which ecosystems are hot spots of methane emission.

**Objects.** The study area was located 50 km southeast of the city of Khanty-Mansiysk, on the right bank of the Irtysh River, in the natural zone of the middle taiga. The climate of this region is subarctic (Dfc according to Köppen). In the floodplain of the Irtysh the most common types of wetlands are sedge-grass open swamps and sogras (treed sedge-grass wetlands), on terraces and the watershed - pine-shrub-sphagnum ecosystems (ryams) and ridge-hollow complexes [Liss et al., 2001]. The thickness of the peat layer in raised bogs on the terrace and watershed varied from 2 to 3 m; in sogra – from 3.5 to 4 m; in open floodplain swamps thickness of organic-rich horizon never exceeded 0.4 m. For floodplain ecosystems we investigated influence of a four-lane access road on changing the hydrological functioning of open swamps (points OO and OK), as well as the effect of cross-cut in a sogra (SP) compared to an undisturbed sogra (SE). For raised bogs on the terrace and watershed, we study the influence of asphalt two-lane roads which act as dams, preventing the flow of water from one side of the road to the other resulting in flooding to upstream areas (GMKO1 and GMKO2) and drying in downstream areas (GMKS) in ridge-hollow complexes. The effect of cross-cutting on methane emission in ryams (RP1 and RP2) as well as pipeline installation in ryam (RTO1) and ridge-hollow complex (RTO2) were also studied. During a cross-cut tree layer was destroyed, the vegetation and moss cover was compacted (RP1) or mostly destroyed (RP2 and SP). Access roads were constructed 3 (four-lane) and 10-15 (asphalt two-lane) years ago. Pipelines were installed 2-3 years ago.

**Methods.** Methane flux was measured using the static chamber method [Hutchinson and Mosier, 1981]. In the course of one flux measurement four syringes were taken from the chamber on the interval of 10 min. Total duration of one flux measurement was 30 minutes. Three consecutive replicates of the flux measurements were carried out on each of the three collars per each investigated ecosystem. Interval between two consecutive flux measurements was 10 min. Water were sampled from the depth of 20 cm below water table level (WTL) in two replicates to determine dissolved organic carbon (DOC) content at the points GMKO2, GMKS, RTO1, RTO2, RP2, as well as in an undisturbed ryam ecosystem 50 m away from the points RTO1 and RP2. The concentration of DOC was measured by a Flash 2000 elemental analyzer using an AS1310 automatic liquid sampler (both Thermo Fisher Scientific, USA). In each studied ecosystem for each collar the values of WTL (cm, positive water is below the level of the moss surface), pH and electrical conductivity ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) of water were measured. All calculations were carried out in the MATLAB software environment R2022a (MathWorks, USA).

**Results and discussion.** Methane emission varied from 0.005 to 41.7  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$  with a median of 2.1  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ . Fluxes were not distributed normally ( $p < 0.0001$ ,  $N = 33$ ), but could be described by the lognormal distribution ( $p = 0.15$ ) and the Weibull distribution ( $p = 0.22$ ). Such a significant distribution asymmetry indicates that changes of land-use practice in several ecosystems with the highest methane emission could help to reduce methane emission significantly without substantial modifications of the whole landscape. The dependence of the methane flux on WTL differs depending on both disturbance and ecosystem types. Within one ecosystem, the maximum emission values can be observed both in most flooded sites (RP2, GMKS), in sites with intermediate WTL values (GMKO1, RTO2, OK), and in sites with the highest WTL (RTO1). One of the markers of methane emission hot spots is the appearance of ruderal plants *Eriophorum vaginatum* and *Trichophorum cespitosum* in different ecosystems and on disturbances of different types. *Eriophorum vaginatum* is one of the first species to settle on bare peat in cross-cuts (RTO1 and RTO2) and footprints after heavy equipment (RP2) in raised bogs, as well as on seismic survey lines in sogra (SP). *Trichophorum cespitosum* was found in the upstream area of the road, where a zone of excessive moisture has formed resulting in degradation of the moss and vegetation cover and peat decomposition (GMKO1). In all these five ecosystems, methane flux from sites covered with *Eriophorum vaginatum* and *Trichophorum cespitosum* was 2 or more times higher compared to the surrounding sites where these species were absent.

The maximum values of methane emission among all studied ecosystems are in the WTL range from -2 to 8 cm (see Fig. 1). In studied raised bogs, the emission from the flooded upstream areas (GMKO1 and GMKO2) was significantly lower ( $p = 0.0082$ ,  $N = 8$ ) than from the dried downstream areas (GMKS), if we exclude the point with *Trichophorum cespitosum*, where high methane emission is attributed, presumably, to the influence of the plant community and not with to the different WTL, as described in the section above. In contrast, for floodplain wetlands, emission from the open sedge bog in the drying area (OO) was significantly lower ( $p = 0.02$ ,  $N = 6$ ) than from the flooded open swamp with *Phalaris arundinacea* (OC). This difference could be explained by changes in local ecohydrology and hydrochemistry after the road construction. Methane emission from ridges in GMKO1 and GMKO2 ecosystems (median 1.5  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ ) exceeds by an order of magnitude the median of methane emission from middle taiga ridges Western Siberia (0.13  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$  according to [Kleptsova et al., 2010]). Due to flooding in the upstream area of the roads, WTL in ridges decreased compared to values typical for these ecosystems (mean  $\pm$  standard deviation is  $35 \pm 14$  cm according to [Kleptsova et al., 2010]). However, the grass-moss layer of the ridges did not degrade, and the methane emission from them turned out to be comparable with the emission from undisturbed ridges with the same WTL values (Fig. 2).

Methane emission from temperate and subarctic swamps is typically characterized by a lower optimal WTL value (ranging from -20 cm to -5 cm) compared to bogs [Bao et al., 2021]. Therefore, flooding of the *Phalaris arundinacea* swamp (OK) resulted in optimal conditions for methanogenesis in all three studied sites of this ecosystem with WTL ranging from -12 to 3 cm. The methane emission in each site of the *Phalaris arundinacea* swamp was higher than the third quartile for the entire sample obtained in this study. The open sedge bog (OO) separated from the rest of the floodplain by the road was characterized by a higher WTL (from -5 to 12 cm), far from optimal. In addition, the soil temperature in these ecosystems, located at a distance of 600 meters from each other, differed by 9-11°C in a peat layer from 0 to 20 cm. The same pattern was observed in sogra wetland, where temperature of the upper 20 cm in cross-cut

bare peat was 6-8°C higher than in undisturbed site, separated from floodplain by access road. Thus, both the temperature and hydrological regimes contribute to the fact that the methane emission from the flooded floodplain open swamp (OK) is significantly higher than from the floodplain bog in the drying area (OO point). A similar pattern was observed for the treed floodplain swamp (SP and SE points, respectively).

The concentration of DOC in the water of natural and disturbed ecosystems of the low ryam was significantly higher than in the hollow of the ridge-hollow complex ( $p < 0.01$ ,  $N = 5$ ). The same pattern was observed for Canadian wetlands and was explained by the fact that DOC production occurs mainly in the aeration zone above the WTL. Since in ryams and ridges WTL it is higher than in hollows, the rate of plant litter decomposition is twice as high as in hollows (Moore, 2009). The higher rate of decomposition can explain both the higher EC (faster mineralization) and the lower pH (higher acidogenesis) in the low ryam. It is noteworthy that during the disturbance and subsequent recovery of the vegetation in the ryam, the concentration of DOC in the peat pore water increased by almost one and a half times, while in the hollow of the ridge-hollow complex it did not change considerably compared to the value in undisturbed wetland ecosystem.

Conclusion. Measurements of methane emission from wetlands of the West Siberian middle taiga disturbed during oil production and its physicochemical and biological factors showed that several of these ecosystems are intensive sources of this greenhouse gas. Although this is only a snapshot taken at the end of June 2021, and it is necessary to study the seasonal dynamics of the methane flux for more reliable conclusions, several indicators of methane emission hot spots could be suggested. Presence of ruderal plants such as *Eriophorum vaginatum* and *Trichophorum cespitosum* marks such a hot spots throughout different ecosystems. Ecosystem-specific range of WTL optimal for methane emission could also be a reliable indicator of these hot spots. Response of methane emission to the construction of roads depends on type of wetland ecosystems. In raised bogs, hollows in the upstream area emit less methane than undisturbed ecosystems, while in the downstream area emission is higher. Emission from ridges in flooded ridge-hollow complexes increases with the decrease of the WTL in them, similarly to natural undisturbed ridges. Nutrient-rich floodplain swamps response differently to changes in the hydrological regime. The emission of methane from open and forested swamps in the drying area is lower than from flooding area. This is explained not only by different WTL optimums for methane emission between bogs and swamps but also differences in temperature (6-11°C) of the surface organic-rich layers of floodplain wetlands in the flooding area compared to drying area. The methane emission from heavy vehicle tracks in low ryam is driven by the change in WTL relative to its optimum for methane emission from raised bogs.

## ВВЕДЕНИЕ

Среди парниковых газов, повышение атмосферной концентрации которых непосредственно связано с деятельностью человека, метан уступает лишь углекислому газу по величине потенциала глобального потепления [Canadell et al., 2021]. Напрямую рост концентрации метана фиксировался с момента начала её непрерывного высокочастотного мониторинга в тропосфере Земли в 1983 году до 1999 года, затем в течение 8 лет она оставалась примерно постоянной, после чего снова возрастает по настоящее время [Ganesan et al., 2019]. Восстановленные с 1000 г н.э. на основе изучения состава воздуха, окклюдированного во льдах и фирне полярных регионов планеты, значения концентрации метана в атмосфере были стабильными до 1800 г н.э., составляя  $0.695 \pm 0.04$  ppm (частей на миллион по объёму), после чего начали расти, особенно интенсивно в период с 1940 по 1980 гг. [Etheridge et al., 1998]. Необходимость в разы сокращать антропогенную эмиссию метана в атмосферу, чтобы удержать рост глобальной температуры к 2100 году в пределах 2°C относительно периода с 1850 по 1900 годы, осознаётся как научным сообществом [IPCC, 2021], так и руководствами большинства стран мира, включая Россию, подписавшими и ратифицировавшими Парижское соглашение, принятое по итогам 21-й конференции Рамочной конвенции ООН об изменении климата<sup>1</sup>. Для этого предлагается целый ряд экономических механизмов, вводящих пошлины и штрафы за производство продукции, сопровождающееся высокой эмиссией метана в атмосферу. При этом учитывается метан, не только продуцируемый непосредственно при участии человека, но и выделяющийся из управляемых экосистем, то есть антропогенно нарушенных экосистем на той территории, где проводится хозяйственная деятельность<sup>2</sup>. Снижение эмиссии метана и контроль за ней на всей

<sup>1</sup>Климатическая повестка России: реагируя на международные вызовы / Аналитический центр ТЭК Российского энергетического агентства Министерства энергетики РФ. Январь 2021. URL: [http://www.dipacademy.ru/documents/2267/2021\\_1\\_%D0%94%D0%BE%D0%BA%D0%BB%D0%B0%D0%B4\\_%D0%9A%D0%BB%D0%B8%D0%BC%D0%B0%D1%82\\_%D0%A6%D0%A1%D0%A0\\_%D0%90%D0%A6\\_%D0%A0%D0%AD%D0%90\\_%D0%A1%D0%A6.pdf](http://www.dipacademy.ru/documents/2267/2021_1_%D0%94%D0%BE%D0%BA%D0%BB%D0%B0%D0%B4_%D0%9A%D0%BB%D0%B8%D0%BC%D0%B0%D1%82_%D0%A6%D0%A1%D0%A0_%D0%90%D0%A6_%D0%A0%D0%AD%D0%90_%D0%A1%D0%A6.pdf) (дата обращения: 1.08.2022).

<sup>2</sup> ЕС. 2013. Decision No 529/2013/EU of the European Parliament and of the Council of 21 May 2013 on accounting rules on greenhouse gas emissions and removals resulting from activities relating to land use, land-use change and forestry and on information concerning actions relating to those activities, Brussels, Belgium.

территории управляемых экосистем потребует огромных ресурсов и инвестиций, а также разработки новых экологически обоснованных технологий. Разумным компромиссом может быть выделение наиболее мощных источников метана в рамках управляемых экосистем (англ. «hot spots»: «горячих точек») и их последующая ликвидация в соответствии с принципами рационального природопользования.

Основным видом хозяйственной деятельности в таёжной природной зоне Западной Сибири является добыча нефти. Промышленное освоение месторождений началось в конце 1950-ых гг. [Колева, 2007; Волкова, 2010]. Во второй декаде XXI в. в регионе добывалось 46% от всей извлечённой на поверхность нефти России [Филимонова и др., 2019]. Это потребовало создания развитой инфраструктуры, в том числе прокладки грунтовых и асфальтовых дорог для проезда большегрузного транспорта и укладки трубопроводов для транспортировки нефти. Поскольку 35-40% территории средней тайги Западной Сибири покрыто переувлажнёнными экосистемами – болотами и поймами [Peregon et al., 2009; Terentieva et al., 2016], значительная часть этой инфраструктуры сосредоточена именно в болотных экосистемах и оказывает на них существенное воздействие. Это воздействие приводит к изменению цикла углерода в этих экосистемах, в том числе – цикла метана, который является конечным продуктом разложения органического вещества в анаэробных условиях [Lai, 2009; Conrad, 2020; Kotsyurbenko et al., 2020]. Проложенные через болота дороги существенно изменяют гидрологический режим болотной экосистемы рядом с ней, когда пересекают направление движения вод (т.н. барражный эффект, [Орлов, 2012]). В пределах нескольких сотен метров от дороги болотная экосистема выше по направлению течения воды, в верхнем бьефе, испытывает дополнительное увлажнение, а ниже по течению, в нижнем бьефе, – недостаток увлажнения по сравнению с ненарушенной болотной экосистемой [Saraswati et al., 2020; Williams-Mounsey et al., 2021]. Поскольку уровень болотных вод значительно влияет на эмиссию метана из переувлажнённых экосистем субарктического (по классификации Кёппена) пояса [Kettunen et al., 1999; Глаголев, 2010; Turetsky et al., 2014; Bao et al., 2021], строительство дорог в них приводит к изменению её величины. Прокладка трубопроводов сопровождается уничтожением растительного покрова и перемешиванием торфяной толщи. Это сказывается на величине эмиссии метана, поскольку растения и мхи являются источниками органического вещества для метаногенов, кислорода для метанотрофов, а также обеспечивают транспорт метана из толщи торфа в атмосферу [Laanbroek, 2010]. Эмиссия метана из разных типов болотных экосистем по-разному реагирует на изменение физико-химических условий среды (главным образом, УБВ и температуры [Turetsky et al., 2014; Bao et al., 2021]), поэтому при изучении влияния антропогенных воздействий на неё необходимо учитывать не только характер нарушения, но и специфику экосистемы, которая была нарушена.

В настоящей работе мы ставили цель в первом приближении оценить, каким образом самые распространённые типы нарушений при добыче нефти (строительство дорог и прокладка трубопроводов и просек) могут повлиять на эмиссию метана из наиболее распространённых в регионе болотных экосистем. На террасе и водоразделе такими экосистемами были рямы – олиготрофными сосново-кустарничково-сфагновые сообщества с УБВ в интервале 40-80 см и грядово-мочажинные комплексы – олиготрофные сообщества, состоящие из перемежающихся открытых плоских травяно-сфагновых мочажин с УБВ в интервале 0-20 см и облесённых сосной высотой не более 10 м кустарничково-сфагновых выпуклых гряд с УБВ в интервале от 20 до 50 см. В пойме такими экосистемами были открытые осоковые и злаковые заболоченные луга и согры – притеррасные березово-ольховниково-кочкарноосоковые сообщества с сильно выраженным микрорельефом. Для достижения этой цели были проведены измерения эмиссии метана с поверхности нарушенных болотных экосистем, физико-химических и биологических факторов, на неё влияющих, и анализ того, какие именно экосистемы являются «горячими точками» эмиссии метана.

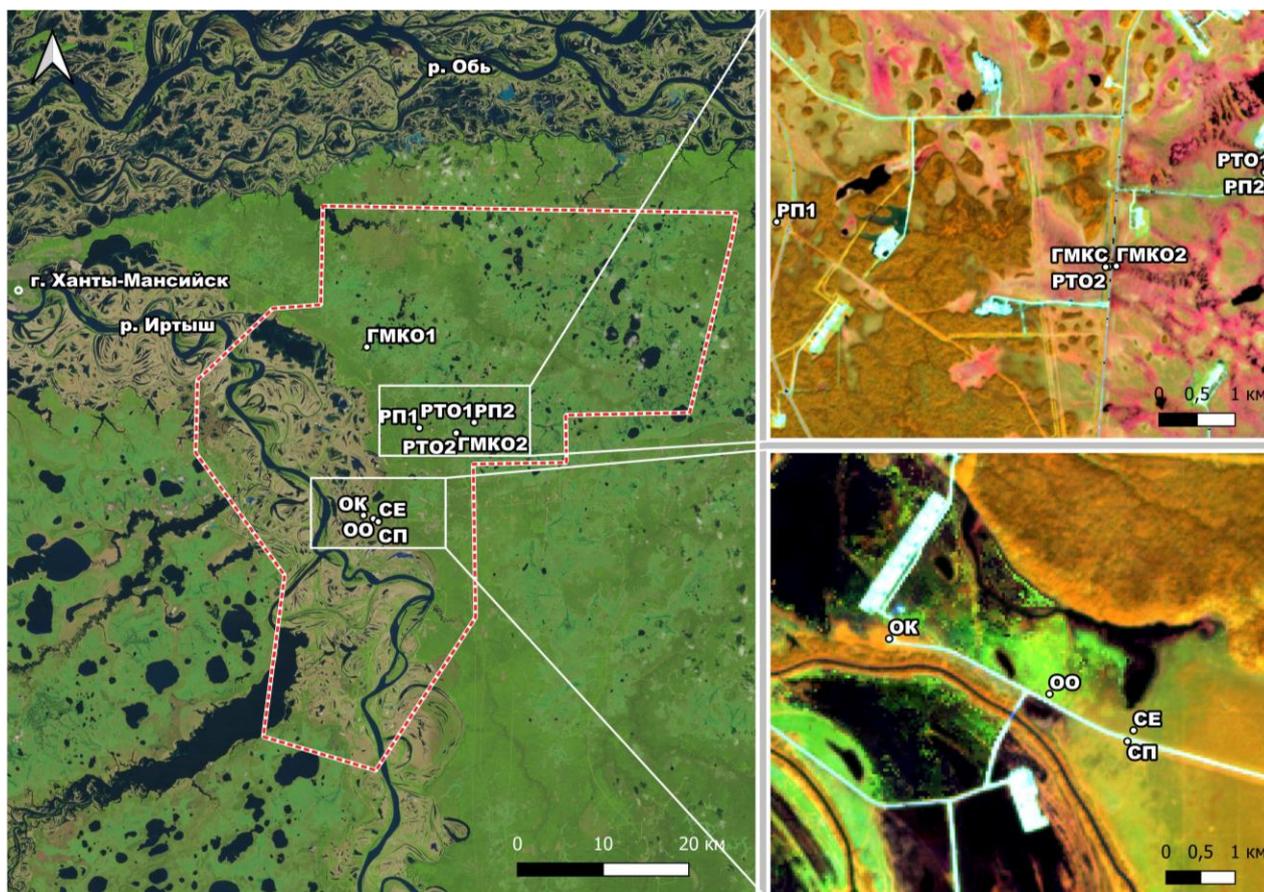
## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

### Объекты

Район исследования (рис. 1) располагался в 50 км к юго-востоку от г. Ханты-Мансийск, на правом берегу р. Иртыш, в природной зоне средней тайги [Лисс и др., 2001, с. 345]. Климат этого регио-

на – субарктический (Dfc по Кёппену). За период с 1981 по 2010 год среднегодовая температура воздуха в Ханты-Мансийске составила  $-0.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ , средняя температура воздуха самого холодного месяца была равна  $-18.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ , самого тёплого –  $18.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ . За этот же период среднегодовая сумма осадков составила  $532\text{ мм}$ , максимум приходился на летнее время, когда выпадало в среднем 37% годовой суммы осадков<sup>3</sup>.

Краткие описания исследованных экосистем даны в табл. 1. В пойме этой части региона наиболее распространёнными типами переувлажнённых экосистем являются осоково-злаковые открытые болота и согры, на террасах и водоразделе – рямы и грядово-мочажинные комплексы [Лисс и др., 2001]. Толщина слоя торфа в верховых болотах на террасе и водоразделе варьировала от 2 до 3 м, в согре – от 3.5 до 4 м, в открытых пойменных болотах толщина слоя, богатого органическим веществом, не превышала 40 см. Для пойменных переувлажнённых экосистем было исследовано влияние грунтовой четырёхполосной дороги на изменение гидрологического режима болот (точки ОО и ОК), а также влияние прокладки просеки в согре (СП) по сравнению с ненарушенной согрой (СЕ). Для верховых болот на террасе и водоразделе исследовалось влияние как переувлажнения (ГМКО1 и ГМКО2), так и снижения увлажнения (ГМКС) в грядово-мочажинных комплексах из-за блокировки внутриболотного водотока асфальтовыми двухполосными дорогами на насыпях. Кроме того, изучалось влияние прокладки трубопроводов в ряме (РТО1) и грядово-мочажинном комплексе (РТО2), а также просек в рямах (РП1 и РП2). При прокладке просек древесная растительность уничтожалась, растительный покров уплотнялся (РП1) и частично уничтожался (РП2 и СП). При укладке трубопроводов растительный покров над ними полностью уничтожался, торф в верхних 2-3 метрах перемешивался, и на поверхности оказывался обнажённый слой торфа, почти лишённый растительности. Строительство дорог было произведено 10-15 лет назад, укладка трубопроводов – 2-3 года назад.



**Рисунок 1.** Расположение объектов исследования на снимках Sentinel-2.

Красной штриховой линией выделен лицензионный участок Южноприобского месторождения. На верхней правой панели отображены объекты на террасе и водоразделе, на нижней правой панели – объекты в пойме.

<sup>3</sup> ВНИИГМИ-МЦД, 2022. Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных. <http://meteo.ru/data> (дата обращения: 20.07.2022).

**Таблица 1.** Свойства исследованных естественных и нарушенных болотных экосистем

Точка	Координаты, с.ш., в.д., °	Тип болотной экосистемы: доминанты растительного покрова	Причина нарушения	Температура на 20 см, °С	pH	ЕС	Мощность торфа, м
<i>Пойменные низинные болота</i>							
ОО	60.744331, 69.783273	Открытое осоковое болото в зоне осушения: <i>Carex aquatilis</i> , <i>C. vesicaria</i>	Нет	1.5	6.7 ± 0.3	190 ± 9	0.2 ± 0.1
ОК	60.748068, 69.762073	Открытое увлажнённое канареечниковое болото: <i>Phalaris arundinaceae</i>	Дорога	12.4	5.9 ± 0.1	277 ± 110	0.2 ± 0.1
СЕ	60.741883, 69.794365	Согра берёзово-ольховая: <i>Alnus incana</i> , <i>Betula pubescens</i> , <i>C. juncella</i> , <i>C. caespitosa</i> , <i>Thomendipnum nitens</i>	Нет	4.5	7.1 ± 0.1	174 ± 8	3.8 ± 0.3
СП	60.741161, 69.793549	Согра берёзово-ольховая на просеке: <i>Alnus incana</i> , <i>Betula pubescens</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Carex juncella</i> , <i>C. caespitosa</i>	Просека	12.0	6.9 ± 0.1	428 ± 5	3.5 ± 0.3
<i>Террасные и водораздельные верховые болота</i>							
ГМКО1	60.925505, 69.773491	Грядово-мочажинный комплекс подтопленный: <i>Carex limosa</i> , <i>Trichophorum cespitosum</i> , <i>S. compactum</i> ,	Дорога	14.7	4.7 ± 0.1	20 ± 6	2.2 ± 0.3
ГМКО2	60.833666, 69.965862	Грядово-мочажинный комплекс подтопленный: <i>Andromeda polifolia</i> , <i>S. Fallax</i>	Дорога	15.5	4.3 ± 0.1	25 ± 2	2.5 ± 0.3
ГМКС	60.833622, 69.963928	Грядово-мочажинный комплекс в зоне осушения: <i>Carex limosa</i>	Дорога	10.4	4.6 ± 0.3	31 ± 1	2.5 ± 0.3
РТО1	60.844647, 70.001943	Обнажённый торф в низком рьяе: <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Ledum palustris</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>S. fuscum</i> , <i>S. angustifolium</i>	Трубопровод	11.6	3.7 ± 0.1	100 ± 15	2.2 ± 0.2
РТО2	60.833585, 69.963284	Обнажённый торф в грядово-мочажинном комплексе: <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>S. fuscum</i> , <i>S. magellanicum</i>	Трубопровод	12.9	4.4 ± 0.1	40 ± 1	2.2 ± 0.2
РП1	60.839489, 69.883965	Типичный рям на просеке: <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Ledum palustris</i> , <i>Chamedaphne calyculata</i> , <i>S. fuscum</i> , <i>S. angustifolium</i>	Просека	9.6	4.0 ± 0.1	57 ± 7	3.1 ± 0.2
РП2	60.844500, 70.002093	Низкий рям на просеке: <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Polytrichum strictum</i> , <i>Andromeda polifolia</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>S. angustifolium</i>	Просека	10.7	3.8 ± 0.1	76 ± 3	2.2 ± 0.2

### Измерение удельного потока метана

Измерения удельного потока метана проводились методом статических камер [Hutchinson and Mosier, 1981]. Нержавеющее металлическое основание (37×37 или 40×40 см<sup>2</sup> и высотой 15 см) врезалось в почву на глубину 10-15 см вечером за день до проведения измерений для того, чтобы почвенная газовая система вернулась в естественное состояние после возможной частичной дегазации при установке камеры. Для обеспечения герметичности внутреннего пространства камеры в жёлоб на основании заливалась вода, так чтобы при установке камеры в жёлоб минимальная глубина воды в жёлобе была бы не менее 1 см. Внутри камеры для перемешивания воздуха был закреплён вентилятор. Чтобы уменьшить давление измерителя на торф при перемещении от камеры к камере использовались временные дощатые мостки. В начале процедуры измерения камера из оргстекла (40×40×30 см<sup>3</sup>) с небольшим круглым отверстием диаметром 1.5 см в верхней грани устанавливалась на основание. В отверстие плотно вставлялась каучуковая пробка с медной трубкой, на которую надевался шланг из ПВХ внешним диаметром 5 мм. Через этот шланг раз в десять минут в течение получаса, начиная с нулевого момента времени, при помощи трёхкомпонентных шприцев KD-Ject III (KDM, Германия) отбирались пробы газа объёмом 20 мл. Время одного измерения, таким образом, составляло 30 минут, за это время из внутреннего пространства камеры отбиралось четыре шприца. На каждом установленном основании проводились три последовательных измерения удельного потока с паузой 10 минут между измерениями. Для дальнейших расчётов использовалась медиана удельного потока по этим трём измерениям, воспринимаемым как аналитические повторности. Всего было проведено 99 измерений удельного потока. В рамках поставленной цели мы фокусировались на оценке межэкосистемной вариабельности эмиссии метана, ограничиваясь небольшим числом экологических повторностей внутри каждой экосистемы (три элемента внутри экосистемы со сравнительно высоким, низким и типичным УБВ).

Концентрация метана в шприцах измерялась с помощью хроматографа «Кристалл-5000» (Хроматэк, Россия) с двумя пламенно-ионизационными детекторами. Для отделения метана от других газов использовались набивные стальные колонки длиной 1 м и внутренним диаметром 2 мм, наполненные сорбентом Hayesep Q (80-100 mesh), термостатированные при 80°C. В качестве газа носителя использовался чистый азот, производимый генератором азота и нулевого воздуха ГЧА 9Д-60В (Химлектронника, Россия), со скоростью потока 35 мл·мин<sup>-1</sup>. Калибровка хроматографа

производилась тремя внешними стандартными смесями (Югра-ПГС, Россия), содержащими  $2.28 \pm 0.01$ ,  $14.6 \pm 0.1$  и  $93 \pm 1$  ppm метана в синтетическом воздухе. Измерение концентрации  $\text{CH}_4$  было проведено в течение двух недель после отбора проб газа. Газ из каждой пробы анализировался в двух повторностях, для дальнейших расчётов использовалось среднее значение. Стандартное отклонение для десяти последовательных измерений концентрации метана в стандартной смеси с его содержанием  $2.28 \pm 0.01$  ppm составило  $\pm 0.016$  ppm.

### Измерение концентрации растворённого органического углерода

Пробы воды отбирались в бутылки из тёмного стекла объёмом 100 мл в двукратной повторности в точках ГМКО2, ГМКС, РТО1, РТО2, РП2, а также в ненарушенном ряме в 50 м от точек РТО1, РП2. Для отбора воды на глубину 20 см ниже УБВ в торф вставлялась металлическая трубка с силиконовым шлангом на верхнем конце. К шлангу присоединялся полипропиленовый шприц KD-Ject III (KDM, Германия) объёмом 50 мл, при оттягивании поршня заполнявшийся болотной водой. После двукратного отбора 10 мл воды для промывки шприца, бутылку также ополаскивалась 10 мл болотной воды два раза, после чего заполнялась и закрывалась полиэтиленовой крышкой так, чтобы пузыри воздуха внутри отсутствовали. Пробы фильтровались непосредственно в день отбора через одноразовые мембранные шприцевые фильтры из полиэфирсульфона с диаметром пор 0.45 мкм (Whatman, Великобритания) в стеклянные пробирки объёмом 2 мл. Измерение концентрации растворённого органического углерода производилось в этих пробирках на элементном анализаторе «Flash 2000» с помощью автоматического устройства ввода жидких проб AS1310 (оба – Thermo Fisher Scientific, США).

### Измерение физико-химических параметров среды

Во всех исследованных болотных экосистемах для каждого установленного основания измерялись:

- УБВ (см; положительные значения соответствовали уровню воды ниже поверхности мха);
- удельная электропроводность ( $\text{мкСм} \cdot \text{см}^{-1}$ ) и pH воды на глубине 20 см ниже УБВ – с помощью портативного сенсора «HI-98129» (HANNA Instruments, США);
- температуры торфа на глубине 0, 10 и 20 см от поверхности мха – с помощью датчиков «DS1921Z-F5 Thermochron iButton» (Maxim Integrated, США).

Глубина торфяной залежи определялась с помощью торфяного бура (Royal Eijkkelkamp, Голландия).

### Статистическая обработка данных

Все расчёты проводились в программной среде MATLAB R2022a (The MathWorks, США). Удельный поток метана ( $\text{мг CH}_4 \text{ с м}^2 \text{ за час}$ )<sup>4</sup> рассчитывался на основе линейной регрессии с весами [Ebert and Ederer, 1985, §13.2] для зависимости концентрации метана в камере  $C$  (ppm) от времени  $t$  (ч):

$$C(t) = a \cdot t + b$$

где  $a$  ( $\text{ppm} \cdot \text{ч}^{-1}$ ) и  $b$  (ppm) – регрессионные коэффициенты. В качестве весов брались стандартные отклонения концентрации метана в шприцах. Для пересчёта концентрации метана из ppm в  $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$  использовался закон идеального газа. Погрешность индивидуального измерения удельного потока не превышала 20% от его величины.

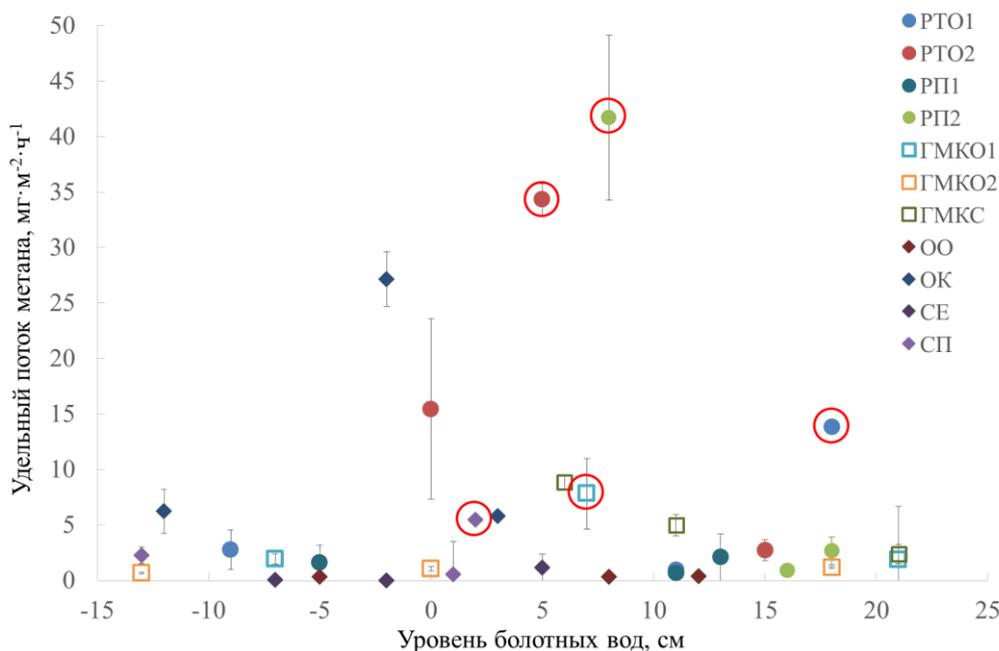
Для проверки соответствия разным типам распределения использовался критерий Андерсона-Дарлинга (*adtest*). При сравнении эмиссии из разных экосистем использовался t-критерий Стьюдента (*ttest2*) для ранжированной выборки, поскольку для сверхмалых выборок этот критерий имеет наиболее высокую мощность [De Winter, 2013]. Пороговый уровень доверительной вероятности для всех тестов выбирался равным 0.05.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты измерения удельных потоков метана приведены на рис. 2. Эмиссия метана варьировала от 0.005 до  $41.7 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$  при медиане, равной  $2.1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ . Величины удельных потоков не подчинялись нормальному распределению ( $p < 0.0001$ ,  $N = 33$ ), но могли быть описаны

<sup>4</sup> Положительные значения удельного потока означают, что метан из почвы выделялся в атмосферу.

логнормальным распределением ( $p = 0.15$ ) и распределением Вейбулла ( $p = 0.22$ ). Выявленная существенная асимметрия распределения позволяет предположить, что для значительного снижения эмиссии метана из болот можно сконцентрировать усилия на нескольких экосистемах, эмиссия из которых наиболее велика. Такие экосистемы принято называть «горячими точками», поскольку интенсивность протекания одного или нескольких биогеохимических процессов в них выше по сравнению с окружающими экосистемами [Kuzyakov and Blagodatskaya, 2015].



**Рисунок 2.** Эмиссия  $\text{CH}_4$  из естественных и нарушенных при нефтедобыче болот средней тайги Западной Сибири.

Форма значков обозначает тип болотной экосистемы: кружками обозначены ямы, квадратами – грядово-мочажинные комплексы, ромбами – низинные пойменные болота. Длина «усов» равна величине стандартного отклонения удельного потока метана для трёх последовательных измерений в одном элементе экосистемы. Красными окружностями выделены элементы экосистем, в растительном покрове которых присутствовала пушица влагалищная или пухонос (эмиссия метана из них выше, чем из других элементов этих экосистем).

Зависимость удельного потока от УБВ отличается для разных типов нарушений и экосистем. В рамках одной экосистемы максимальные значения эмиссии могут наблюдаться и в самых обводнённых её элементах (RP2, ГМКС), и в элементах с промежуточными значениями УБВ (ГМКО1, PTO2, ОК), и в элементах с самым высоким УБВ (PTO1). Хотя трёх точек в каждой экосистеме недостаточно для идентификации параметров этой зависимости со статистической точки зрения, такое разнообразие вместе с «тяжёлыми хвостами» распределения может свидетельствовать о том, что существование горячих точек эмиссии метана прямо или косвенно связано с несколькими факторами. Логнормальное распределение случайной величины может формироваться в результате умножения нескольких независимых величин [Боровиков, 2001, с. 149]: когда изучаемый процесс является результатом совокупного действия нескольких других процессов, интенсивность каждого из которых распределена по нормальному закону, наблюдаемое распределение случайной величины, характеризующей этот процесс, будет логнормальным.

### Растения-индикаторы «горячих точек» эмиссии метана

Одним из маркеров «горячих точек» эмиссии может быть появление в нарушенных экосистемах растений с мощной дерновиной – пушицы влагалищной (*Eriophorum vaginatum*) и пухоноса (*Trichophorum cespitosum*) – в разных экосистемах и на нарушениях разного типа. Экологические стратегии этих двух видов различаются. Пушица одной из первых селится на обнажённом торфе на просеках, образовавшихся после укладки трубопроводов (PTO1 и PTO2) и проезда тяжёлой техники (RP2) в верховых болотах, а также после проведения трёхмерной сейсмозаземки в согре (СП). Пухонос был обнаружен в верхнем бьефе в зоне избыточного увлажнения, где растительный покров деградирует и начинается разложение торфа (ГМКО1). Такие антропогенно изменённые экосистемы сходны с естественными экосистемами, в которых расположена экологическая ниша пухоноса – с центральными частями крупных верховых болотных

массивов, где слабый дренаж и недостаток питательных элементов приводят к деградации растительного покрова [Богдановская-Гиеневф, 1956]. Во всех упомянутых пяти экосистемах удельный поток метана из элементов экосистемы, покрытых пушицей и пухоносом, был в 2 и более раза выше по сравнению с окружающими элементами экосистем, где такие виды отсутствовали. В других исследованных экосистемах эти растения-индикаторы найдены не были. Такое увеличение эмиссии метана для парцелл, покрытых растениями с мощной корневой системой, можно связать с тем, что под влиянием легко разлагаемой органики корневых экссудатов увеличивается продукция метана [Valentine et al., 1994; Chasar et al., 2000; Chanton et al., 2008] и/или снижается удельная скорость метанотрофии [Turner et al., 2020], а также с ускорением транспорта метана из анаэробных слоёв через эти растения и их корневую экосистему [Laanbroek, 2010]. Если условно считать «горячими» величины эмиссии выше третьего квартиля для всей полученной выборки (что соответствует удельному потоку  $5.9 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ ), то четыре из восьми таких значений эмиссии метана были получены именно в тех элементах экосистем, в растительном покрове которых присутствовали пушица влагалитная и пухонос.

### Влияние строительства дорог на эмиссию метана

Максимальные значения эмиссии метана среди всех исследованных экосистем находятся в интервале УБВ от -2 до 8 см (см. рис. 2). Это в целом совпадает с картиной, типичной для болот субарктических и умеренных широт [Bao et al., 2021]. Однако отклик эмиссии метана при изменении водного режима, связанном с блокировкой естественного стока воды (как поверхностного, так и стока грунтовых вод) при строительстве дорог внутри болота, может отличаться в зависимости от типа экосистемы. В исследованных экосистемах верховых болот эмиссия из обводнённых участков в верхнем бьефе (ГМКО1 и ГМКО2) была значимо ниже ( $p = 0.0082$ ,  $N = 8$ ), чем из участков в зоне осушения в нижнем бьефе (ГМКС), если исключить точку с пухоносом, высокая эмиссия из которой связана, предположительно, именно с влиянием растения, а не УБВ, как это описано в разделе выше. В исследованных экосистемах пойменных болот, наоборот, эмиссия из открытого осоковника в зоне осушения (ОО) была значимо ниже ( $p = 0.02$ ,  $N = 6$ ), чем из обводнённого канареечничкового болота (ОК).

Такой контраст может быть связан с особенностями водного баланса исследованных экосистем. В верховых болотах дождевая или талая вода в течение вегетационного сезона мигрирует от центра к периферии болота, в то время как низинные болота пополняют запас воды во время весенне-летнего половодья, после чего питаются за счёт грунтовых вод или поверхностного стока. Мочажины в верховых болотах в верхнем бьефе (ГМКО1 и ГМКО2) оказываются затоплены (УБВ от -40 см до 0 см) стекающими с болота дождевыми водами, что ещё более усугубляет дефицит минерального питания этих олиготрофных экосистем. Удельная электропроводность болотной воды в точках ГМКО1 и ГМКО2 ( $22.5 \pm 4.5 \text{ мкСм} \cdot \text{см}^{-1}$ ) значимо ниже ( $p = 0.007$ ,  $N = 9$ ), чем для болотной экосистемы в зоне осушения (ГМКС), и в два раза ниже, чем удельная электропроводность ненарушенных олиготрофных болотных экосистем средней тайги Западной Сибири [Sabrekov et al., 2011]. Недостаток элементов минерального питания и обводнение приводят, по-видимому, к деградации растительного покрова мочажин в верхнем бьефе дорог. Поскольку значительная доля выделяющегося в атмосферу в течение вегетационного сезона метана образуется из сравнительно легко разлагаемой органики экссудатов корней и отмерших побегов растений [Chanton et al., 2008], медиана эмиссии метана из мочажин с деградировавшим растительным покровом составляет лишь  $1.5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ , что ниже первого квартиля ( $1.8 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ ) для массива данных по эмиссии метана из ненарушенных болот средней тайги [Glagolev et al., 2011]. Значимая разница ( $p = 0.013$ ,  $N = 6$ ) в концентрации растворённого органического углерода в болотных водах, как показателя количества доступного субстрата для метаногенов, подтверждает эту гипотезу: в обводнённых мочажинах экосистемы ГМКО1 она составляет (среднее  $\pm$  стандартное отклонение)  $33.4 \pm 4.5 \text{ мгС} \cdot \text{л}^{-1}$ , а в мочажинах экосистемы в зоне осушения ГМКС (находящейся в 50-ти метрах от неё через дорогу) –  $47.6 \pm 1.2 \text{ мгС} \cdot \text{л}^{-1}$ . Органическое вещество может иметь разную устойчивость к разложению, поэтому разница в концентрации доступных субстратов метаногенеза между этими двумя болотами может быть и меньше, и ещё больше.

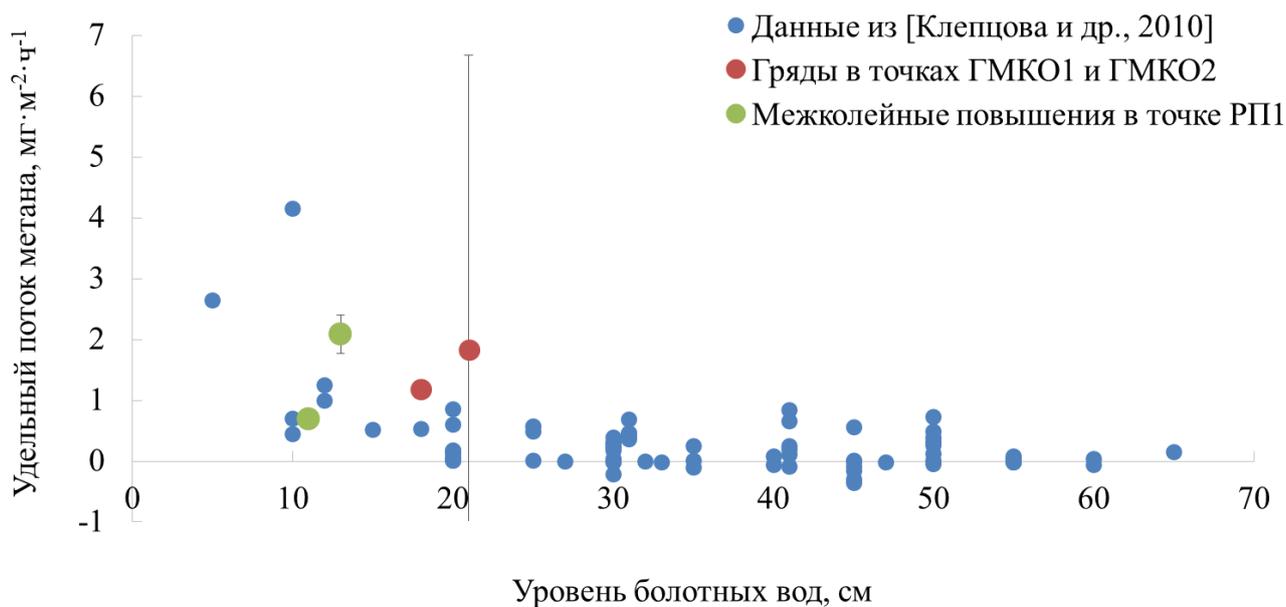
Напротив, эмиссия метана из гряд в экосистемах ГМКО1 и ГМКО2 (медиана  $1.5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ ) на порядок превышает медиану эмиссии метана из гряд средней тайги Западной Сибири, равную  $0.13 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$  согласно [Клепцова и др., 2010]. В связи с переувлажнением в верхнем бьефе дорог УБВ в грядах снизился относительно типичных для этих экосистем значений (среднее  $\pm$  стандартное отклонение:  $35 \pm 14 \text{ см}$  [Клепцова и др., 2010]). Однако травяно-моховый покров гряд не

деградировал, и эмиссия метана из них оказалась сопоставима с эмиссией из ненарушенных гряд при тех же величинах УБВ (рис. 3). Можно предположить, что при переувлажнении ГМК в грядах фотосинтез не снижается настолько сильно, как в мочажинах, фитоценоз сохраняет свою структуру и живую биомассу, которая является источником субстратов метаногенеза.

В эвтрофных болотах в условиях достаточных для микроорганизмов, растений и мхов концентраций элементов минерального питания в воде, именно физические факторы, такие как УБВ и температура, оказывают наибольшее влияние на эмиссию метана [Valentine et al., 1994; Turetsky et al., 2014; Bao et al., 2021]. Эмиссия метана из эвтрофных болот умеренных и субарктических широт, как правило, характеризуется более низким оптимальным значением УБВ по сравнению с олиготрофными – в интервале от -20 см до -5 см [Bao et al., 2021]. Обводнение канареечничкового болота (ОК), таким образом, создало благоприятные условия для метаногенеза во всех трёх элементах этой экосистемы, имеющих УБВ от -12 до 3 см. Эмиссия метана в каждом из них оказалась выше третьего квартиля для всей полученной в рамках настоящего исследования выборки. Открытое осоковое болото (ОО), отрезанное дорогой от остальной части затапливаемой поймы, характеризовалось более высоким УБВ (от -5 до 12 см), далёким от оптимального. Кроме того, температура почвы в этих экосистемах, расположенных на расстоянии 600 метров друг от друга, отличалась на 9-11°C в слое от 0 до 20 см ( $p < 0.0001$ ,  $N = 40$  для каждой из глубин измерения температуры). Аналогичная картина наблюдалась и для ненарушенной согры, отрезанной от затапливаемой части поймы, и обводнённой просеки в согре, в которых разница температуры поверхностных 20 см почвы составляла 6-8 °C ( $p < 0.0001$ ,  $N = 40$  для каждой из глубин измерения температуры). Кроме того, удельная электропроводность в обводнённых болотных экосистемах поймы (ОК и СП) была примерно в два раза выше, чем в отрезанных от поймы (ОО и СЕ соответственно). Это можно объяснить тем, что приходящие в половодье с юга воды р. Иртыш способствуют повышению температуры поверхностного слоя почвы затапливаемых частей поймы и приносят с собой растворённые минеральные элементы. Именно в интервале УБВ от -5 до 10 см, характерном для точки ОО, эмиссия метана из болот умеренного и субарктического пояса характеризуется наибольшей температурной чувствительностью с коэффициентом Вант-Гоффа от 5 до 25 [Bao et al., 2021]. Таким образом, и температурный, и гидрологический режим способствуют тому, что эмиссия метана из обводнённого пойменного открытого болота (точка ОК) оказалась существенно выше, чем из пойменного открытого болота в зоне осушения (точка ОО). Аналогичная картина наблюдалась и для облесённого пойменного болота (точек СП и СЕ соответственно).

### **Влияние прохода тяжёлой техники по рямам**

Развитие и поддержание масштабной инфраструктуры добычи и транспортировки нефти в регионе потребовало прокладки многочисленных ЛЭП, в том числе через рямы. Возведение, обслуживание и ремонт ЛЭП разного номинального напряжения подразумевает проход тяжёлой техники по просекам под ЛЭП и проведение вырубок в охранной зоне под ними. Однократный проход техники не ведёт к деградации растительного покрова, однако уплотняет его, способствуя понижению УБВ [Lovitt et al., 2018]. Вырубка древесной растительности в охранной зоне под ЛЭП снижает эвапотранспирацию, что также может повышать УБВ на просеках под ЛЭП. Наиболее сильное изменение УБВ происходит в колеях, изменяя его до значений (-5 см в пониженном элементе экосистемы в точке РП1), не характерных для ненарушенных рямов средней тайги Западной Сибири (среднее  $\pm$  стандартное отклонение:  $43 \pm 16$  см согласно [Клепцова и др., 2010]). Однако к высоким значениям эмиссии метана это не привело: удельный поток в данном элементе экосистемы составил  $1.6 \pm 0.1$  мг·м<sup>-2</sup>·час<sup>-1</sup>, что можно связать с неоптимальным для эмиссии метана из верховых болот значением УБВ здесь, как уже обсуждалось выше. Удельный поток межколеяных повышений ( $0.13$  мг·м<sup>-2</sup>·час<sup>-1</sup>) также оказался выше медианы для ненарушенных рямов средней тайги Западной Сибири при более низком значении УБВ (см. рис. 3). Поскольку рямы и гряды верховых болот этого региона близки по видовому составу и структуре растительных сообществ [Лисс и др., 2001, с. 236-245], а в межколеяных повышениях сохранился вполне типичный для гряд мохово-растительный покров, эффект от изменения УБВ можно оценить так же, как и для гряд обводнённых грядово-мочажинных комплексов в верхнем бьефе дорог. Произошедший в межколеяных повышениях отклик эмиссии в ответ на снижение УБВ в них, соответствует закономерностям, полученным для ненарушенных гряд (см. рис. 3). Традиционно это объясняется снижением доли окисленного метана из-за уменьшения мощности аэрируемого слоя торфа [Valentine et al., 1994; Turetsky et al., 2014; Bao et al., 2021]. Отметим, что к полученным результатам стоит отнестись осторожно, так как исследована всего одна экосистема с данным типом нарушения.



**Рисунок 2.** Эмиссия метана из ненарушенных гряд верховых болот средней тайги Западной Сибири, гряд в переувлажнённых грядово-мочажинных комплексах в верхнем бьефе дорог и межколейных повышений в просеке под ЛЭП в ряме.

### Растворённый органический углерод как компонент углеродного баланса

Нарушение естественного растительного покрова и изменение гидрологического режима болот неизбежно ведёт к изменению концентрации растворённого органического углерода (РОУ) в их поровых водах [Zhong et al., 2020]. Растворённый органический углерод рассматривается как один из факторов продукции метана и в явном виде входит в модели эмиссии метана [Tian et al., 2010]. Как отмечалось выше, концентрация РОУ в грядово-мочажинном комплексе в верхнем бьефе дороги была значимо ниже, чем в нижнем бьефе. Для эмиссии метана была характерна такая же закономерность. Изменение содержания РОУ при уничтожении растительного покрова и его восстановлении в олиготрофных болотах разного типа показано в табл. 2. Концентрация РОУ в воде естественных и нарушенных экосистем низкого рьяма была значимо выше, чем в мочажине грядово-мочажинного комплекса ( $p < 0.01$ ,  $N = 5$ ). Такая же картина отмечалась для канадских болот и объяснялась тем, что продукция РОУ происходит главным образом в аэрируемой зоне над УБВ, а в грядах и рямах эта зона больше, чем в мочажинах, поэтому скорость разложения растительного опада в грядах в два раза выше [Moore, 2009]. Более высокой скоростью разложения можно объяснить и более высокое ЕС (быстрее происходит минерализация) и более низкий рН (активнее идёт кислотогенез) в низком рьяме. При уничтожении и последующем восстановлении растительного покрова в рьяме концентрация РОУ в поровых водах выросла почти в полтора раза, а в мочажине грядово-мочажинного комплекса практически не изменилась относительно фонового значения. Объяснять отличия в эмиссии метана между нарушенными болотами разных типов будет не корректно из-за малого объёма выборок и влияния других факторов (растений-индикаторов и УБВ). Однако при проведении исследований баланса парниковых газов в низких рямах необходимо учитывать, что уничтожение их естественного растительного покрова может значительно увеличивать вынос РОУ из этих экосистем с горизонтальным стоком, в отличие от мочажин.

**Таблица 2.** Концентрация РОУ в нарушенных и расположенных рядом (не более 50 м) фоновых верховых болотных экосистемах на глубине 30 см от поверхности мха

Описание	pH	Удельная электропроводность, мкСм·см <sup>-1</sup>	Концентрация РОУ (среднее ± std), мгС·л <sup>-1</sup>
<i>Низкий рям</i>			
Фоновое, ненарушенное сообщество	3.9	63	70 ± 3.4
Обнажённый торф над трубопроводом (РТО1)	3.7	109	100.1 ± 1.2
Восстанавливающееся сообщество на просеке (РП2)	3.8	76	103.2 ± 0.6
<i>Мочажина в грядово-мочажинном комплексе</i>			
Фоновое ненарушенное сообщество	4.4	31	47.6 ± 1.2
Обнажённый торф над трубопроводом (РТО2)	4.3	40	49.8 ± 1.8

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённые измерения эмиссии метана, а также биологических и физико-химических факторов среды в нарушенных при добыче нефти экосистемах болот средней тайги Западной Сибири показали, что ряд элементов этих экосистем являются интенсивными источниками данного парникового газа. Несмотря на то, что это лишь мгновенный «снимок», сделанный в конце июня 2021 года, и для более надёжных выводов необходимо изучать сезонную динамику удельного потока СН<sub>4</sub>, можно выделить ряд признаков, маркирующих горячие точки эмиссии метана. Эти горячие точки можно идентифицировать по наличию таких растений как пушица влагалищная и пухонос. Другим важным фактором, обуславливающим высокие значения эмиссии СН<sub>4</sub>, является оптимальный интервал значений УБВ, специфичный для каждого типа болотных экосистем. Отклик разных типов экосистем на изменения гидрологического режима в связи со строительством дорог и блокировкой внутриболотных водотоков отличается из-за разных оптимумов УБВ для эмиссии метана. В верховых болотах мочажины в верхнем бьефе выделяют меньше метана, чем фоновые экосистемы, а в нижнем бьефе, наоборот, больше. Эмиссия из гряд в обводнённых грядово-мочажинных комплексах возрастает в соответствии с падением УБВ в них аналогично естественным ненарушенным грядам. Эвтрофные пойменные болота реагируют на изменение гидрологического режима иначе. Эмиссия метана из открытых и облесённых болот в зоне осушения ниже, чем из обводнённых. Связано это не только с разными оптимумами УБВ для эмиссии метана из верховых и низинных болот, но и с тем, что температура поверхностных богатых органикой слоёв пойменных болот в нижнем бьефе (зоне обводнения) на 6-11°C выше, чем в верхнем бьефе (зоне осушения). Реакция эмиссии метана из рямов на проход тяжёлой техники также обуславливается, по-видимому, изменением УБВ относительно его оптимума эмиссии для верховых болот.

Одной из самых простых мер по контролю эмиссии метана с поверхности лишённого растительности торфа может быть её засевание смесью растительного покрова, собранного на близлежащем ненарушенном болоте [Dabros et al., 2018]. Это позволит ограничить заселение такой поверхности пушицей влагалищной, а значит избежать роста эмиссии метана, связанного с этим. Одним из наиболее эффективных видов восстановления естественного растительного покрова на обнажённом торфе является его засевание семенами мхов рода *Polytrichum* [Williams-Mounsey et al., 2021]. При прокладке водопропускных труб под дорожным полотном для регуляции гидрологического режима болот рекомендуется учитывать тип болотных экосистем и опираться на то, какой диапазон УБВ является оптимальным для эмиссии метана из болота данного типа. При этом нужно помнить о том, что метан – это лишь второй по значимости парниковый газ после углекислого, повышение атмосферной концентрации которого напрямую связано с деятельностью человека [Canadell et al., 2021]. В связи с этим необходимо параллельно исследовать, как изменение гидрологического режима повлияет на цикл обоих газов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа была выполнена в рамках договора №05.5/21-ЮГУ-071 от 14 мая 2021 года на выполнение НИР Югорским государственным университетом для ООО «Газпромнефть-Хантос». Анализ содержания растворённого органического углерода в болотной воде осуществлялся при

поддержке гранта Правительства Тюменской области в соответствии с программой Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра мирового уровня в рамках национального проекта «Наука».

Авторы выражают благодарность Татьяне Юрьевне Минаевой за полезное обсуждение биогеохимических процессов, происходящих в нарушенных болотах и помощь при полевом описании объектов исследования.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богдановская-Гиенэф И.Д. 1956. О некоторых регрессивных явлениях на верховых болотах // Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения / В.Б. Сочава (ред.). М. Л.: Изд-во Академии Наук СССР. С. 90-108. [Bogdanovskaya-Gienef I.D. 1956. O nekotorykh regressivnykh yavleniyakh na verkhovykh bolotakh // Akademiku V.N. Sukachevu k 75-letiyu so dnya rozhdeniya / V.B. Sochava (ed.). M. L.: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR. P. 90-108.]
- Боровиков В.П. 2001. STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. СПб: Питер. 656 с. [Borovikov V.P. 2001. STATISTICA: iskusstvo analiza dannykh na komp'yutere. Dlya professionalov. SPb: Piter. P.656]
- Волкова Е.С. 2010. Трансформация региональной системы природопользования в Западной Сибири: историческая ретроспектива // Вестник Томского государственного педагогического университета. № 9. С. 183-188. [Volkova E.S. 2010. Transformatsiya regional'noi sistemy prirodopol'zovaniya v Zapadnoi Sibiri: istoricheskaya retrospektiva // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. N 9. P. 183-188.]
- Глаголев М.В. 2010. Эмиссия CH<sub>4</sub> болотными почвами Западной Сибири: от почвенного профиля до региона: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (МГУ). [Glagolev M.V. 2010. Emissiya CH<sub>4</sub> bolotnymi pochvami Zapadnoi Sibiri: ot pochvennogo profilya do regiona: dissertation for the degree of candidate of biological sciences. M.: Moscow State University M.V. Lomonosov (Moscow State University).]
- Клепцова И.Е., Глаголев М.В., Филиппов И.В., Максютов Ш.Ш. 2010. Эмиссия метана из рямов и гряд средней тайги Западной Сибири // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. Т. 1. № 1. С. 66-76. [Kleptsova I.E., Glagolev M.V., Filippov I.V., Maksyutov S.S. 2010. Methane emission from middle taiga ridges and ryams of Western Siberia // Environmental Dynamics and Global Climate Change. V. 1. N. 1. P. 66-76. – In Russian with English Abstract]
- Колева Г.Ю. 2007. Создание Западно-Сибирского нефтегазового комплекса в практике хозяйственного освоения Западной Сибири (1964-1989 гг.). Автореферат докторской диссертации. Тюмень. [Koleva G.Yu. 2007. Sozдание Zapadno-Sibirskogo neftegazovogo kompleksa v praktike khozyaistvennogo osvoeniya Zapadnoi Sibiri (1964-1989 gg.). Doctoral dissertation abstract. Tyumen'.]
- Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Березина Н.А., Инишева Л.И., Курнишкова Т.В., Слукa З.А., Толпышева Т.Ю., Шведчикова Н.К. 2001. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула: Гриф и Ко. 584 с. [Liss O.L., Abramova L.I., Avetov N.A., Berezina N.A., Inisheva L.I., Kurnishkova T.V., Sluka Z.A., Tolpysheva T.Yu., Shvedchikova N.K. 2001. Bolotnye sistemy Zapadnoi Sibiri i ikh prirodookhrannoe znachenie. Tula: Grif i Ko. 584 p.]
- Орлов М.С. 2012. Геоэкологическое обоснование разделов ОВОС проектов освоения месторождений нефти и газа // Георесурсы, геоэнергетика, геополитика. № 1(5). С. 64-73. [Orlov M.S. 2012. Geoekologicheskoe obosnovanie razdelov OVOS proektov osvoeniya mestorozhdenii nefiti i gaza // Georesursy, geoenergetika, geopolitika. N 1(5). P. 64-73.]
- Филимонова И.В., Проворная И.В., Комарова А.В., Земнухова Е.А. 2019. Устойчивые тенденции изменения региональной структуры добычи нефти в России // Нефтегазовая геология. Теория и практика. Т. 14. № 3. С. 33-37. [Filimonova I.V., Provornaya I.V., Komarova A.V., Zemnukhova E.A. 2019. Ustoichivye tendentsii izmeneniya regional'noi struktury dobychi nefiti v Rossii // Neftegazovaya geologiya. Teoriya i praktika. V. 14. N 3. P. 33-37.]
- Бао Т., Jia G., Xu X. 2021. Wetland Heterogeneity Determines Methane Emissions: A Pan-Arctic Synthesis // Environmental Science & Technology. V. 55(14). P. 10152-10163.
- Canadell J.G., Monteiro P.M.S., Costa M.H., Cotrim da Cunha L., Cox P.M., Eliseev A.V., Henson S., Ishii M., Jaccard S., Koven C., Lohila A., Patra P.K., Piao S., Rogelj J., Syampungani S., Zaehle S., Zickfeld K. 2021. Global Carbon and other Biogeochemical Cycles and Feedbacks. In Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Masson-Delmotte V., Zhai P., Pirani A., Connors S.L., Péan C., Berger S., Caud N., Chen Y., Goldfarb L., Gomis M.I., Huang M., Leitzell K., Lonnoy E., Matthews J.B.R., Maycock T.K., Waterfield T., Yelekçi O., Yu R., Zhou B. (eds.). Cambridge, New York: Cambridge University Press. P. 673-816. doi:10.1017/9781009157896.007.
- Chanton J.P., Glaser P.H., Chasar L.S., Burdige D.J., Hines M.E., Siegel D.I., Tremblay L.B., Cooper W.T. 2008. Radiocarbon evidence for the importance of surface vegetation on fermentation and methanogenesis in contrasting types of boreal peatlands // Global Biogeochem. Cycles. V. 22. GB4022. doi:10.1029/2008GB003274.
- Chasar L.S., Chanton J.P., Glaser P.H., Siegel D.I. 2000. Methane concentration and stable isotope distribution as evidence of rhizospheric processes: Comparison of a fen and bog in the Glacial Lake Agassiz Peatland Complex // Ann. Bot. V. 86. P. 655-663.
- Conrad R. 2020. Importance of hydrogenotrophic, acetoclastic and methylotrophic methanogenesis for methane production in terrestrial, aquatic and other anoxic environments: a mini review // Pedosphere. V. 30(1). P. 25-39.
- De Winter J.C. 2013. Using the Student's t-test with extremely small sample sizes // Practical Assessment, Research, and Evaluation. V. 18. № 1. 10.
- Ebert K., Ederer H. 1985. Computeranwendungen in der Chemie. Weinheim: VCH Verlagsgesellschaft mbH.
- Glagolev M., Kleptsova I., Filippov I., Maksyutov S., Machida T. 2011. Regional methane emission from West Siberia mire landscapes // Environmental Research Letters. V. 6(4). 045214.
- Hutchinson G.L., Mosier A.R. 1981. Improved soil cover method for field measurement of nitrous-oxide fluxes // Soil Sci. Soc. Am. J. V. 45. P. 311-316.

- IPCC. 2021. Summary for Policymakers // *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* / Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.). Cambridge, New York: Cambridge University Press. P. 3–32. doi:10.1017/9781009157896.001.
- Kettunen A., Kaitala V., Lehtinen A., Lohila A., Alm J., Silvola J., Martikainen P.J. 1999. Methane production and oxidation potentials in relation to water table fluctuations in two boreal mires // *Soil Biol. Biochem.* V. 31. P. 1741-1749.
- Kotsyurbenko O.R., Glagolev M.V., Sabrekov A.F., Terentieva I.E. 2020. Systems approach to the study of microbial methanogenesis in West-Siberian wetlands // *Environmental Dynamics and Global Climate Change.* V. 11. No. 1. P. 54-68.
- Kuzyakov Y., Blagodatskaya E. 2015. Microbial hotspots and hot moments in soil: concept & review // *Soil Biology and Biochemistry.* V. 83. P. 184-199.
- Laanbroek H.J. 2010. Methane emission from natural wetlands: interplay between emergent macrophytes and soil microbial processes. A mini-review // *Annals of botany.* V. 105. № 1. P. 141-153.
- Lai D. 2009. Methane dynamics in northern peatlands: a review // *Pedosphere.* V. 19. P. 409-421.
- Lovitt J., Rahman M.M., Saraswati S., McDermid G.J., Strack M., Xu B. 2018. UAV remote sensing can reveal the effects of low-impact seismic lines on surface morphology, hydrology, and methane (CH<sub>4</sub>) release in a boreal treed bog // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences.* V. 123(3). P. 1117-1129.
- Moore T.R. 2009. Dissolved Organic Carbon Production and Transport in Canadian Peatlands // *Carbon Cycling in Northern Peatlands Geophys. Monogr. Ser. Vol. 184* / Baird A.J., Belyea L.R., Comas X., Reeve A., Slater L.D. (eds.). Washington: AGU. P. 229-236.
- Pregon A., Maksyutov S., Yamagata Y. 2009. An image-based inventory of the spatial structure of West Siberian wetlands // *Environmental Research Letters.* V. 4(4). Article 045014.
- Sabrekov A.F., Kleptsova I.E., Glagolev M.V., Maksyutov S.S., Machida T. 2011. Methane emission from middle taiga oligotrophic hollows of Western Siberia // *Вестник Томского государственного педагогического университета.* № 5. С. 135-143. [Sabrekov A.F., Kleptsova I.E., Glagolev M.V., Maksyutov Sh.Sh., Machida T. 2011. Methane emission from middle taiga oligotrophic hollows of Western Siberia // *Tomsk State Pedagogical University Bulletin.* No. 5 (107). P. 135-143.]
- Saraswati S., Petrone R.M., Rahman M.M., McDermid G.J., Xu B., Strack M. 2020. Hydrological effects of resource-access road crossings on boreal forested peatlands // *Journal of Hydrology.* V. 584. Article 124748.
- Terentieva I.E., Glagolev M.V., Lapshina E.D., Sabrekov A.F., Maksyutov S. 2016. Mapping of West Siberian taiga wetland complexes using Landsat imagery: implications for methane emissions // *Biogeosciences.* V. 13. P. 4615-4626.
- Tian H., Xu X., Liu M., Ren W., Zhang C., Chen G., Lu C. 2010. Spatial and temporal patterns of CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O fluxes in terrestrial ecosystems of North America during 1979–2008: application of a global biogeochemistry model // *Biogeosciences.* V. 7(9). P. 2673-2694.
- Turetsky M.R., Kotowska A., Bubier J., Dise N.B., Crill P., Hornibrook E.R.C., Minkinen K., Moore T.R., Myers-Smith I.H., Nykänen H., Olefeldt D., Rinne J., Saarnio S., Shurpali N., Tuittila E.-S., Waddington J.M., White J.R., Wickland K.P., Wilmsking M. 2014. A synthesis of methane emissions from 71 northern, temperate, and subtropical wetlands // *Global Change Biology.* V. 20(7). P. 2183-2197.
- Turner J.C., Moorberg C.J., Wong A., Shea K., Waldrop M.P., Turetsky M.R., Neumann R.B. 2020. Getting to the root of plant-mediated methane emissions and oxidation in a thermokarst bog // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences.* V. 125(11). e2020JG005825.
- Valentine D.W., Holland E.A., Schimel D.S. 1994. Ecosystem and physiological controls over methane production in northern wetlands // *J. Geophys. Res.* V. 99(D1). P. 1563-1571. doi:10.1029/93JD00391.
- Williams-Mounsey J., Grayson R., Crowle A., Holden J. 2021. A review of the effects of vehicular access roads on peatland ecohydrological processes // *Earth-Science Reviews.* V. 214. P. 103528.
- Zhong Y., Jiang M., Middleton B.A. 2020. Effects of water level alteration on carbon cycling in peatlands // *Ecosystem Health and Sustainability.* V. 6(1). P. 1806113.

*Поступила в редакцию: 15.11.2022*  
*Переработанный вариант: 21.12.2022*  
*Опубликовано: 31.12.2022*

ESTIMATION OF CARBON FLUXES IN AGROLANDSCAPES OF CENTRAL  
CHERNOZEM ZONE BY SIMULATION MODELLING

*O.E. Sukhoveeva, D.V. Karelin*

*Institute of geography RAS, 29, Staromonetnyi, 109017, Moscow, Russia*

[olgasukhoveeva@gmail.com](mailto:olgasukhoveeva@gmail.com)

**Citation:** Sukhoveeva O.E., Karelin D.V., 2022. Estimation of carbon fluxes in agrolandscapes of Central Chernozem zone by simulation modelling // Environmental dynamics and global climate change. V. 13. N. 3. P. 156-170.

**DOI:** [10.18822/edgcc112022](https://doi.org/10.18822/edgcc112022)

*Две имитационные модели углеродного цикла в пахотных почвах – DNDC и RothC – верифицированы по данным длительного мониторинга дыхания почвы на Курской биосферной станции. Они применены для воспроизведения динамики органического углерода в почве, ее дыхания и чистого экосистемного обмена в агроландшафтах Курской области за 1990-2021 гг. По результатам модельных экспериментов получено, что пахотные черноземы теряют 241-423 кг С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> органического углерода, их дыхание в зависимости от возделываемой культуры варьирует от 3386 до 8434 кг С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, кроме того агроэкосистемы способны поглотить 487-1312 кг С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> за счет накопления в фитомассе. Результаты RothC обусловлены климатическими факторами, преимущественно температурой, тогда как выходные данные DNDC отличаются видоспецифичностью для каждой культуры.*

**Ключевые слова:** диоксид углерода, имитационное моделирование, нетто-баланс углерода, почвенный органический углерод, типичные черноземы

**Keywords:** carbon dioxide, simulation modelling, net carbon balance, soil organic carbon, Haplic Chernozems

### **Introduction**

Simulation modelling is an important approach to estimating carbon fluxes in ecosystems. It allows reproducing them in the past and in the future under various combinations of environmental conditions, as well as considering soil types, vegetation cover and land use features, compensating for gaps in data series if they are unobtainable by way of measurements, and performing modelling experiments to help finding out how system will respond to changes in external conditions and which factors effect mainly the resulting indicator. The simulation approach is more interesting for croplands, which are unstable, subsidized ecosystems managed by man, where anthropogenic factors, different in strength and direction, act along with natural ones.

The purpose of the work was to assess the dynamics of carbon fluxes in various agricultural ecosystems of the Central Chernozem region over the past three decades. This required to verify carbon simulation models based on available field data, reproduce the values of CO<sub>2</sub> emissions and losses of soil organic carbon (SOC), net ecosystem exchange (NEE), as well as extrapolate the results obtained on a regional scale based on those data.

### **Materials and methods**

The field base for the study was Kursk Biosphere Station. It carries out continuous year-round monitoring of CO<sub>2</sub> emissions from soil in natural and agricultural ecosystems. The measurements were carried out by a closed chamber method using portable infrared gas analyzers. The data accumulated from 2017 to 2021 became the data base for the verification of carbon simulation models.

To calculate the dynamics of carbon fluxes in agrocenoses, two simulation models widely used in the world, parametrized and verified for the European part of Russia were used: DNDC (DeNitrification-DeComposition, version 9.5) and RothC (Rothamsted Long Term Field Experiment Carbon Model, version 26.3).

As for the principles of preparing input information for the models and their settings for the conditions of the chernozem area of Russia, we described them earlier in detail.

To assess the accuracy of simulation, we used three criteria: the Nash-Sutcliffe model efficiency coefficient, the Theil inequality coefficient and the Pearson correlation coefficient.

The Rosstat data on crop yields in Kursk region for the respective time period were used as input data. Agrotechnological techniques were described according to the average recommended dates and timing of their

implementation as specified in the typical, traditional agrotechnologies. The daily air temperatures and precipitation were taken from the database of the Hydrometeorological Information International Data Center of the All-Russian Research Institute. The output data included soil respiration, dynamics of SOC, as well as NEE for DNDC. Their unit values were extrapolated to the territory of the region to obtain final estimates of the carbon balance in the soil and agricultural ecosystems on the scale of Kursk region.

### Results

The DNDC model has been most successfully verified for cereals (corn, barley and winter wheat). For other crops (soybean, potato, sunflower), the simulation data almost exactly coincided with the measurement results, but there was an error in reproducing soil respiration for one of the years. The probable reason for that is the special conditions formed in the agrocenoses of these crops under the effect of mesorelief and microclimate, which cannot be considered and reproduced by way of modelling. The RothC verification demonstrates its high efficiency when applied for assessing soil respiration under all crops except for barley.

Both simulation models were used to reproduce carbon fluxes in the agricultural ecosystems of Kursk region from 1990 to 2021. Figure 3 shows that the dynamics of CO<sub>2</sub> emissions from soil and SOC have their own character for each crop in accordance with the DNDC output data. The maxima and minima are observed in different years and the increases and decreases do not coincide. Whereas the RothC model shows a clear temperature dependence of the results, when their values change synchronously from year to year (Fig. 4). The dynamics of soil respiration and SOC have the opposite direction (in years with intensive soil respiration, the carbon storage in soil decrease, and in cold years, when mineralization is not so intense, it increases).

For all crops, the RothC model predicts the loss of SOC in the amount of 294-414 kg C ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>, whereas according to DNDC data, its accumulation during winter wheat cultivation (270 kg C ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) is also possible along with its losses under other crops (190-423 kg C ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>). The estimates of soil respiration under crops for DNDC (3.4-8.4 tons C ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>) are much wider than for RothC (4.9-5.5 tons C ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>).

The DNDC output data include NEE, or carbon balance in an ecosystem. All agrocenoses act as CO<sub>2</sub> absorbers in the amount of at least 0.5 tons C ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> during the vegetation period, i.e. during the period, when the crops are in the fields, agrocenoses can be considered as carbon sinks. The agrocenoses of soybeans, corn and barley are the most intensive sinks, amounting to more than 1.1 tons C ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>.

With a wide spread of winter wheat in Kursk region, it is possible to preserve 113.2 thousand tons C year<sup>-1</sup> in soil according to DNDC estimates. The cultivation of barley on large areas contributes to the loss of carbon in the amount of 79.9 thousand tons C year<sup>-1</sup>. The total loss of carbon from soil under other crops does not exceed 30 thousand tons C year<sup>-1</sup>. The RothC model predicts negative dynamics for SOC, which will be higher for widely cultivated crops: 123.1 thousand tons C year<sup>-1</sup> for winter wheat and 105.9 thousand tons C year<sup>-1</sup> for barley.

Despite the loss of SOC from the soil, the agrocenoses can act as carbon sinks during the vegetation season due to its accumulation in the growing phytomass. According to DNDC, NEE values show that it is possible to remove 393.4 thousand tons C year<sup>-1</sup> in winter wheat agrocenoses and 348.6 thousand tons year<sup>-1</sup> in barley ones from the atmosphere considering the crop acreages. All crops in the total area of arable land of Kursk region are able to sink 1062.6 thousand tons C year<sup>-1</sup> from the atmosphere.

### Discussion

Both models used are climate-determined, where temperature is a key factor in the formation of carbon fluxes in ecosystems. When making a long-term simulation, this becomes particularly important, since Kursk region lies in the zone where an intensive increase of the air temperature has been observed over the past two decades.

Evidently, if the input data is identical, the difference in the output results will be due to the mathematical apparatus of each of the models. The total number of variables and the dependencies established between them have an important role as well.

Our numerical values of SOC losses and CO<sub>2</sub> emissions from the soil under various crops obtained are comparable with the data of other authors.

The average negative values of NEE according to the results of simulation using DNDC show that the gross primary production of the agricultural ecosystem exceeds significantly the ecosystem respiration, which is associated with high productivity of cultivated plants. But from the simulation results shown in Figure 3, it can be seen that in some years NEE has positive values, i.e. agricultural ecosystems can become a carbon source under certain weather conditions.

## ВВЕДЕНИЕ

В науках о Земле, наряду с мониторингом, широкое распространение получило моделирование. Согласно определению МГЭИК [2014], модели представляют собой структурированные имитации характеристик и механизмов системы, позволяющие воспроизводить ее появление или функционирование. Математические модели сводят воедино многие переменные и связи (часто в

виде компьютерного кода) для имитации функционирования и показателей эффективности систем при разных параметрах и вводимых ресурсах.

В частности, моделирование является важнейшим подходом к оценке потоков углерода в экосистемах. Оно позволяет воспроизвести их в прошлом и будущем при различных сочетаниях условий окружающей среды, в том числе учесть типы почвы, растительного покрова и особенности землепользования, компенсировать пробелы в рядах данных при невозможности их получения путем измерений, а также провести модельные эксперименты, помогающие выяснить, как система реагирует на изменение внешних условий и от каких факторов преимущественно зависит результирующий показатель. Несмотря на активное развитие имитационного моделирования в науках о Земле, оно встречается с серьезными трудностями, которые в случае описания потоков углерода обусловлены тем, что методы их оценки в полевых условиях крайне неоднородны, и, отчасти, поэтому до сих пор ощущается существенная нехватка экспериментальных данных для построения уравнений [Чертов, Надпорожская, 2016].

Тем более интересен имитационный подход для агроландшафтов – неустойчивых, дотируемых экосистем, управляемых человеком, где наряду с природными факторами действуют антропогенные, различные по силе и направленности [Karelin, Sukhoveeva, 2022]. Сегодня моделирование в географических науках стремительно развивается. Так, с его помощью был рассчитан углеродный баланс планеты, в том числе установлена интенсивность эмиссии CO<sub>2</sub> в результате землепользования, которая в 2011–2020 гг. составила  $3,8 \pm 0,6$  Гт С год<sup>-1</sup>, или  $1,1 \pm 0,7$  Гт С год<sup>-1</sup> с учетом его удаления на управляемых землях [Friedlingstein et al., 2022]. Если в 2018 г. на сайте Международного консорциума по почвенному моделированию, International Soil Modeling Consortium (ISMC), было представлено 33 модели, которые наиболее оптимально отражают почвенные процессы, то сейчас их зарегистрировано уже 42 [<https://soil-modeling.org/resources-links/model-portal>].

Цель работы состояла в том, чтобы оценить динамику потоков углерода в различных агроэкосистемах Центрального Черноземья за последние три десятилетия. Для этого требовалось верифицировать имитационные углеродные модели по имеющимся полевым данным, воспроизвести с их помощью значения эмиссии CO<sub>2</sub> и потерь органического углерода из почвы, нетто-экосистемного обмена, а также экстраполировать полученные результаты в масштабе области.

Полевой базой исследования послужила Курская биосферная станция, на которой с 2017 г. ведется постоянный мониторинг дыхания почвы в различных типах экосистем. Накопленные за эти годы данные стали основой для оценки потоков углерода в агроценозах Центрального Черноземья – ключевого сельскохозяйственного района России. В качестве объектов выступали агроценозы шести наиболее распространенных в регионе культур: озимая пшеница, ячмень, соя, кукуруза, подсолнечник, картофель.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### **Курская биосферная станция**

Курская биосферная станция Института географии РАН расположена в селе Панино, Медвенского района, Курской области. Это лесостепной географический стационар, лежащий в 20 км к югу от Курска вблизи Центрально-Черноземного биосферного заповедника. Станция была основана и оборудована как общегеографическая в 1958-1961 гг. в качестве дополнительного элемента к экспедиционным исследованиям в Центрально-Черноземном районе, что позволяет проследить и оценить влияние различных видов сельскохозяйственной деятельности на геосистемы лесостепной зоны за длительный период времени [Петрова, 2008].

В 2017 г. нами на станции заложены площадки мониторинга в природных и аграрных экосистемах, на которых на протяжении уже шести лет ведутся непрерывные круглогодичные измерения эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы. Они проводятся закрытым камерным методом в 10-кратной повторности в цилиндрических ПВХ-камерах до 20 см высотой и площадью 100 см<sup>2</sup> в течении 3 мин. с помощью портативных инфракрасных газоанализаторов AZ 7752 (AZ instruments, Тайвань) со средней периодичностью 1 раз в 10-15 дней. Параллельно измеряется температура воздуха, температура почвы на глубинах 5 и 10 см (Checkemp-1, HI 98509, Hanna instruments, США) и объемная влажность почвы (SM 150 Kit, Delta-T, Великобритания).

Накопленные за 2017-2021 гг. данные по дыханию почвы стали основой для верификации углеродных моделей. Опытные поля расположены на тяжелосуглинистых выщелоченных черноземах (Naplic Chernozem), характеристики которых были взяты из монографии Люри с соавт. [2010].

### **Имитационные углеродные модели**

Для восстановления динамики потоков углерода в агроценозах применялись две широко используемые в мире, настроенные и верифицированные для европейской территории России имитационные модели:

- DNDC (DeNitrification-DeComposition, версия 9.5) – процессно-ориентированная модель циклов углерода и азота в почвах сельскохозяйственного назначения [Li et al., 1992];
- RothC (Rothamsted Long Term Field Experiment Carbon Model, версия 26.3) – модель круговорота органического углерода в верхних слоях автоморфных почв [Jenkinson et al., 1987].

Принципы подготовки входной информации для моделей и их настройки для условий черноземной зоны России подробно описаны нами ранее: для DNDC [Суховеева, Карелин, 2019]; для RothC [Суховеева, 2020].

### **Верификация**

Для оценки точности моделирования использовались три критерия, сопоставляющих измеренные и смоделированные значения эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы:

- Коэффициент эффективности моделирования Нэша-Сатклиффа (NS). Он представляет собой статистическую меру, отражающую долю дисперсии наблюдаемых величин и обоснованную рассчитанными значениями [Сазонова и Китаев, 2013]. Значения коэффициента лежат в диапазоне (-∞;1]; если NS < 0, это говорит о несостоятельности модели. Она эффективна при NS > 0; и чем значение ближе к 1, тем точнее воспроизводится процесс, особенно успешными считаются случаи, когда NS > 0,5.

- Коэффициент несоответствия Тейла (T). Он показывает степень схожести временных рядов и существенно зависит от их дисперсии [Пискунов, 2012]. Значения коэффициента лежат в диапазоне [0;1], и чем ближе коэффициент к нулю, тем точнее моделирование. При исследовании природных процессов порог его значимости, когда смоделированные ряды признаются идентичными измеренным, составляет T ≤ 0,3.

- Коэффициент корреляции Пирсона (r<sub>p</sub>). Значимыми считались корреляции при условии r<sub>p</sub> > 0,30, p < 0,05.

Поскольку DNDC рассчитывает потоки углерода с суточным шагом, ее верификация проводилась отдельно для каждого года, когда культура возделывалась, а также для всего массива данных за весь период ее нахождения на полях. Для некоторых культур, продолжительность рядов данных для которых в 2019 г. была недостаточной, этот год был объединен с предыдущим (озимая пшеница, картофель). Шаг RothC составляет месяц, что значительно снижает объем имеющихся значений (сокращает размер рядов данных для проверки), поэтому ее верификация по каждой культуре проводилась для всего ряда данных в совокупности, т.е. для каждой культуры суммарно за весь период наблюдений.

### **Расчет потоков углерода**

Входной информацией послужили сведения Росстата об урожайности культур в области за соответствующий период времени [<https://fedstat.ru/indicator/31533>]. На основании собранной информации о технологиях возделывания сельскохозяйственных культур были подготовлены входные данные для имитационных моделей углеродного цикла. Агротехнологические мероприятия описывались в соответствии со средними рекомендуемыми датами и сроками их проведения, указанными в типовых технологических картах [Карпов, 2000].

Суточные температуры воздуха и количество осадков были взяты из базы данных ВНИИ ГМИ – МЦД [<http://aisori-m.meteo.ru/waisori/select.xhtml>] по метеостанции г. Курск (№ 34009).

Пример одного из модельных экспериментов в форме исходных файлов с входными данными для обеих моделей представлен в виде дополнительных материалов по ссылке [<https://edgcejournal.org/EDGCC/article/view/112022>].

Выходные данные включали в себя помимо дыхания почвы еще и динамику органического углерода (C<sub>орг</sub>) в почве для обеих моделей, а также, дополнительно для DNDC, нетто-баланс углерода в экосистеме. На основе индуктивного подхода, мы считаем допустимым использовать расчетные значения смежных потоков углерода при том, что доказана корректность одного из них. Удельные значения были экстраполированы на площадь субъекта для получения итоговых оценок баланса углерода в почве и агроэкосистемах в масштабе Курской области. Отсутствие в базе данных Росстата

непрерывного ряда данных по посевным площадям позволяет использовать лишь средние значения за 2006 и 2016 г.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Верификация

Модель DNDC наиболее успешно прошла верификацию для зерновых культур (Табл. П1, Рис. П1): для кукурузы, ячменя и озимой пшеницы моделирование отличалось высокими показателями эффективности и сильными корреляциями между измеренными и расчетными величинами.

Для других культур данные моделирования также практически безошибочно совпадали с результатами измерений, но наблюдалась погрешность при воспроизведении дыхания почвы в один из годов: например, у сои в 2018 г., у подсолнечника в 2020 г., из-за чего несколько снижались показатели эффективности для всего ряда данных. Вероятная причина этого – особые условия, формирующиеся в агроценозах этих культур под воздействием мезорельефа и микроклимата, которые не могут быть учтены и воспроизведены с помощью моделирования. Результаты верификации для картофеля противоречивы: полевые данные совпадают с расчетными по критерию T, но не проходят проверку по коэффициенту NS.

Верификация RothC проводилась на основе полного ряда данных измерений для каждой культуры в совокупности (Рис. П2). Полученные значения критериев позволяют судить о высокой эффективности ее применения для оценки дыхания почвы под всеми культурами, кроме ячменя.

В целом можно утверждать, что две выбранные модели успешно дополняют друг друга и могут применяться совместно для оценки потоков углерода в агроэкосистемах.

### Длинные ряды

В дальнейшем обе имитационные модели были использованы для воспроизведения потоков углерода в агроэкосистемах Курской области за 1990-2021 гг.

На Рисунке П3 заметно, что в выходных данных DNDC динамика эмиссии CO<sub>2</sub> из почвы и запасов C<sub>орг</sub> в ней имеет свой характер для каждой культуры – максимумы и минимумы наблюдаются в разные годы, повышения и понижения не совпадают.

Тогда как в RothC из-за малого количества переменных наблюдается явная температурная обусловленность результатов, когда из года в год их значения меняются синхронно и с небольшой разницей (Рис. П4). Динамика дыхания почвы, рассчитанная с помощью RothC, согласуется с ходом температуры воздуха. Так, отмечается резкий рост этого показателя в жаркий и засушливый 2010 г. и спад - в прохладном 1993 г. Динамика C<sub>орг</sub> в почве противоположная. В годы с интенсивным дыханием почвы его запасы уменьшаются, а в прохладные, когда минерализация идет не так интенсивно, запасы увеличиваются за счет поступления фитомассы.

### Расчет потоков углерода

Представляет интерес сравнить однородные результаты, полученные на основе двух примененных моделей, усреднив результаты, полученные при воспроизведении многолетних рядов.

Таблица П2 показывает, что модель RothC дает более высокие оценки потерь C<sub>орг</sub> из почвы, чем DNDC. Кроме того, первая модель для всех культур прогнозирует потерю органического углерода из почвы величиной 294-414 кг С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, тогда как по данным DNDC возможны не только его потери (190-423 кг С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>), но и накопление при возделывании озимой пшеницы (270 кг С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>).

Оценки дыхания почвы под культурами в разных моделях различаются. Диапазон выходных данных для DNDC (3,4-8,4 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>) гораздо шире, чем для RothC (4,9-5,5 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>). А при сравнении результатов, полученных для каждой отдельной культуры, можно заметить, что численные результаты расчетов по первой модели выше.

Выходные данные DNDC намного более разнообразны и включают такой важный показатель как нетто-экосистемный обмен, или баланс углерода в экосистеме. Он формируется как разница между валовой первичной продукцией и эмиссией в результате дыхания экосистемы. По результатам расчетов DNDC, все агроценозы в период произрастания культур выступают поглотителями CO<sub>2</sub> в размере не менее 0,5 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>, т.е. в период нахождения культур на полях их можно рассматривать как стоки углерода. Наиболее интенсивно идет поглощение в агроценозах сои, кукурузы и ячменя, составляя более 1,1 т С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>.

### Экстраполяция на площадь административного субъекта

Среди показателей потоков углерода наиболее важными с точки зрения эмиссии/поглощения является динамика  $C_{орг}$  в почве и нетто-экосистемный обмен. Их удельные значения, полученные при моделировании, могут быть экстраполированы на площадь для оценки баланса углерода в почве и агроэкосистемах Курской области в целом.

По оценкам с помощью DNDC, почва под озимой пшеницей может накапливать углерод, что при широком распространении этой культуры на территории данной области позволяет сохранить 113,2 тыс. т С год<sup>-1</sup>. Возделывание ячменя на больших площадях способствует потере углерода в размере 79,9 тыс. т С год<sup>-1</sup>. Поскольку площади произрастания остальных культур в Курской области гораздо меньше, совокупные потери углерода для них не превышают 30 тыс. т С год<sup>-1</sup> (Табл. ПЗ). Модель RothC прогнозирует отрицательную динамику  $C_{орг}$  под всеми культурами, которая в совокупности, очевидно, будет выше для широко возделываемых культур: 123,1 тыс. т С год<sup>-1</sup> для озимой пшеницы и 105,9 тыс. т С год<sup>-1</sup> для ячменя.

Несмотря на потерю  $C_{орг}$  из почвы, агроценозы в течение вегетации могут выступать поглотителями углерода за счет накопления его в растущей фитомассе. Нетто-экосистемный обмен, по данным DNDC, с учетом посевных площадей позволяет изъять из атмосферы 393,4 тыс. т С год<sup>-1</sup> в агроценозах озимой пшеницы и 348,6 тыс. т С год<sup>-1</sup> в агроценозах ячменя. Все культуры в совокупности, на общей площади пашен в Курской области, составляющей около миллиона гектаров, способны поглотить более миллиона тонн углерода из атмосферы (1062,6 тыс. т С год<sup>-1</sup>).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматриваемые модели достаточно широко использовались в России. Так, DNDC применялась для оценки эмиссии N<sub>2</sub>O из почвы, занятой овощными культурами [Balashov et al., 2010] и потока CO<sub>2</sub> из верховых болот [Kurbatova et al., 2009]. Ранее она была приложена нами к расчету динамики  $C_{орг}$  и эмиссии CO<sub>2</sub> из почв Центрального Нечерноземья [Sukhovееva, Karelin, 2019]. Вторая модель, RothC, часто использовалась для опосредованных оценок скорости восстановления запасов  $C_{орг}$  в залежных почвах [Heikkinen et al., 2014] и их потери на пашнях [Romanenkov, 2011; Smith et al., 2007].

Важно отметить, что обе модели относятся к климатообусловленным, где ключевым фактором формирования потоков углерода в экосистемах является температура. При моделировании за длительные промежутки времени это приобретает особую значимость, поскольку Курская область лежит в зоне, где за последние три десятилетия наблюдается интенсивное увеличение температуры воздуха. Наблюдаемый здесь тренд (+0.68°C/10 лет) превышает показатель для европейской части страны (+0.53°C/10 лет) [Суховеева и др., 2020].

Действительно, температура и влажность почвы признаются важнейшими факторами, от которых зависит дыхание почвы и скорость разложения органического вещества [Наумов, 2004; Moyano et al., 2013; Reichstein et al., 2005]. Причем их соотношение зависит от порогового значения влажности почвы: если наблюдаемое значение влажности превышает пороговое, то ключевым фактором выступает температура, если оно оказывается ниже – таковым фактором выступает влажность [Francioni et al., 2020]. Не менее важны характеристики почвы и растительного покрова [Курганова и др., 2011; Chen et al., 2014].

Очевидно, что при идентичности входных данных, разница выходных результатов будет обусловлена математическим аппаратом каждой из моделей. Анализ уравнений в них показывает, что именно коэффициенты при переменной температуры имеют наибольший вес. Важную роль также играет общее количество переменных и установленные между ними зависимости. В DNDC входных переменных более 100 и вклад температуры при расчетах снижается в пользу биологических особенностей культур [Gilhespy et al., 2014].

В нашей предыдущей работе мы обращали внимание на регионспецифичность выходных данных RothC и культуроспецифичность DNDC при воспроизведении ими динамики  $C_{орг}$  в почве [Суховеева и др., 2020]. Этот же вывод подтверждается и при расчетах дыхания почвы. Ежегодные значения RothC для разных культур практически идентичны друг другу и синхронно меняются из года в год, тогда как результаты DNDC более дифференцированы по культурам, и различия между ними существенны.

Полученные нами численные значения потерь  $C_{орг}$  из почвы под различными культурами в размере 294-414 кг С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> (RothC) и 241-423 кг С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup> (DNDC) сопоставимы с данным других

авторов. В почвах Центрального Черноземья формируется отрицательный баланс гумуса, потери которого оцениваются в  $0,7-0,9 \text{ т га}^{-1}\cdot\text{год}^{-1}$ , что соответствует снижению содержания  $C_{\text{орг}}$  в регионе на уровне  $300-400 \text{ кг С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$  [Косолапов и др., 2015]. Исходя из массива данных по почвам Курской области [Семенов и др., 2018] и принимая среднюю плотность пахотного горизонта типичного чернозема за  $1,2 \text{ г/см}^3$  [Люри и др., 2010], можно рассчитать, что в пахотных почвах содержится в 1,7-2,9 раз меньше активного органического вещества по сравнению с целинными:  $1560-2592 \text{ кг га}^{-1}$  в зависимости от системы внесения удобрений по сравнению с  $4464 \text{ кг га}^{-1}$  на целине. Наиболее оптимальным решением этой проблемы, наряду с внесением удобрений, является оставление и последующее запахивание растительных остатков, а также возвращение побочной продукции [Суховеева, 2022].

Модельные значения также сходны с оценками потоков углерода, полученными для озимой пшеницы на близких к черноземам серых лесных почвах. Например, накопление  $C_{\text{орг}}$  в размере от 270 (DNDC) до 294 (RothC)  $\text{кг С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$  совпадает с полевыми данными в интервале от 163 до 278  $\text{кг С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$  в Московской области [Сапронов, 2008]. Расчетные результаты по эмиссии  $\text{CO}_2$  из почвы под этой же культурой, от 5480 (RothC) до 8434 (DNDC)  $\text{кг С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$ , можно сравнить с полевыми оценками дыхания серой лесной почвы в Орловской области,  $7420-8196 \text{ кг С га}^{-1} \text{ год}^{-1}$  [Карелин и др., 2017].

Средние отрицательные значения нетто-баланса по результатам моделирования с помощью DNDC (Табл. П2) говорят о том, что валовая первичная продукция агроэкосистемы обычно существенно превышает экосистемное дыхание, что связано с высокой продуктивностью культурных растений. Но из результатов моделирования, приведенных на Рисунке П3, можно заметить, что для высокорослых культур с обильной фитомассой – кукурузы, подсолнечника, а также озимой пшеницы, в отдельные годы нетто-экосистемный обмен принимает положительные значения, т.е. агроэкосистемы могут становиться источником углерода при определенных погодных условиях.

Основной недостаток моделирования состоит в том, что используемые подходы к разработке системы уравнений, выбор констант и переменных, а также принципы учета и разделения потоков углерода в каждой модели во многом предопределяют получаемые выходные данные. Так, высокие значения дыхания почвы в модели DNDC обусловлены тем, что этот показатель является суммой микробного и корневого дыхания. Тогда как при расчете баланса  $C_{\text{орг}}$  в почве алгоритм модели учитывает только потери в процессе микробного разложения органического вещества. Дыхание корней же входит в другой блок – экосистемного обмена [Gillespy et al., 2014]. В модели RothC эмиссия  $\text{CO}_2$  складывается из разложения четырех пулов почвенного органического углерода: легко и трудно разлагаемого растительного материала, микробной биомассы и гумифицированного органического вещества [Jenkinson et al., 1987], но только последний из них отражается в качестве показателя динамики  $C_{\text{орг}}$ .

Также дискуссионным в контексте проведенного моделирования остается вопрос о пространственных рамках применяемой оценки нетто-экосистемного обмена. Проблема состоит в том, что в однолетних агроценозах, какими являются все моделируемые здесь культуры, биомасса растений ежегодно отчуждается с урожаем в виде основной и побочной продукции, а затем на следующий год цикл повторяется. С точки зрения круговорота в самой агроэкосистеме, эта часть безвозвратно теряется, и ее следует включить в категорию экспорта или потерь. Если азот и фосфор, потерянные с биомассой, могут восполняться посредством внесения минеральных удобрений, то потери углерода на черноземах обычно не возмещаются органическими удобрениями [Косолапов и др., 2015], что, как видно из результатов моделирования, отражается в потерях углерода из почвы. Поэтому, то, что DNDC рассматривает ежегодно созданную фитомассу, как приходящую часть нетто-баланса экосистемы, может считаться спорным концептуальным моментом и требует зрячего подхода при решении конкретных задач с использованием этой модели, поскольку она дает возможность постфактум количественно оценить экспорт фитомассы.

## ВЫВОДЫ

1. Имитационные углеродные модели DNDC и RothC показали себя в качестве адекватных инструментов оценки потоков углерода в агроландшафтах. С их помощью были рассчитаны дыхание почвы, изменение содержания в ней органического углерода и нетто-экосистемный обмен в агроценозах озимой пшеницы, ячменя, кукурузы, сои, подсолнечника и картофеля в Курской области за длительный период (1990-2021 гг.).

2. Согласно результатам модели DNDC, агроландшафты Центральной Черноземной зоны, вне зависимости от выращиваемых культур, выступали за этот период в качестве в разной степени выраженных экосистемных нетто-поглотителей углерода. Тем не менее, для большинства культур при этом наблюдались потери углерода из почвы. Исключение составляла только озимая пшеница, под которой возможно его накопление в почве. Это означает, что основным резервуаром стока для этих агроэкосистем является фитомасса, большая часть которой отчуждается с урожаем.

3. Данные, полученные с помощью модели RothC, подтверждают потерю органического углерода из пахотных черноземов за исследуемый период, характеризующийся прогрессирующим потеплением.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по теме ГЗ Института географии РАН № FMWS-2022-0003.

## ПРИЛОЖЕНИЕ

**Таблица III.** Верификация моделей по данным измерений дыхания почвы на Курской биосферной станции за 2017-2021 гг.

Культура	Модель	Год	Объем выборки	Коэффициент Нэша-Сатклиффа, NS	Коэффициент Тейла, T	Коэффициент корреляции	
						$r_p$	$p$
Кукуруза	DNDC	2018	16	0,60	0,16	0,77	<0,01
		2021	13	0,52	0,21	0,78	<0,01
		За все годы	29	0,56	0,18	0,76	<0,01
	RothC	За все годы	15	0,14	0,22	0,85	<0,01
Ячмень	DNDC	2017	17	0,02	0,20	0,53	0,03
		2020	17	0,38	0,23	0,63	0,01
		2021	13	0,09	0,29	0,61	0,03
		За все годы	47	0,22	0,24	0,53	<0,01
	RothC	За все годы	25	-0,02	0,33	0,50	0,01
Пшеница озимая	DNDC	2017	17	0,23	0,27	0,53	0,03
		2018+2019	19	0,01	0,29	0,32	0,19
		За все годы	36	0,15	0,28	0,46	<0,01
	RothC	За все годы	15	0,07	0,25	0,51	0,05
Соя	DNDC	2018	16	-1,52	0,45	0,45	0,08
		2020	17	0,48	0,24	0,76	<0,01
		2021	13	0,29	0,27	0,75	<0,01
		За все годы	46	-0,08	0,37	0,58	<0,01
	RothC	За все годы	28	0,18	0,28	0,62	<0,01
Подсолнечник	DNDC	2017	16	0,26	0,26	0,66	<0,01
		2020	17	-0,43	0,35	0,33	0,20
		2021	13	0,15	0,31	0,63	0,02
		За все годы	46	0,15	0,29	0,57	<0,01
	RothC	За все годы	29	0,27	0,23	0,68	<0,01
Картофель	DNDC	2017	16	-0,02	0,26	0,30	0,26
		2018+2019	21	-0,11	0,23	0,49	0,03
		За все годы	37	0,14	0,24	0,41	0,01
	RothC	За все годы	18	0,321	0,189	0,66	<0,01

**Примечание.** Серым отмечены ячейки, коэффициенты в которых говорят о несовпадении полевых и модельных значений. В остальных ячейках коэффициенты подтверждают соответствие между расчетными и измеренными значениями.

**Таблица П2.** Средние значения потоков углерода за 1990-2021 гг. по данным моделирования, кг С га<sup>-1</sup> год<sup>-1</sup>

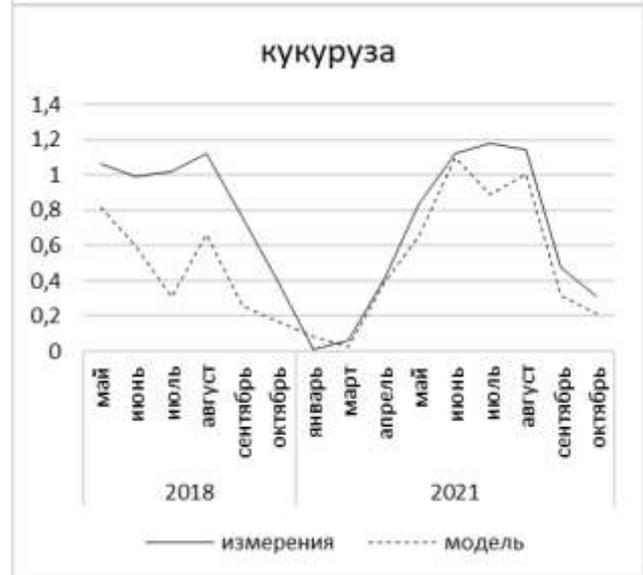
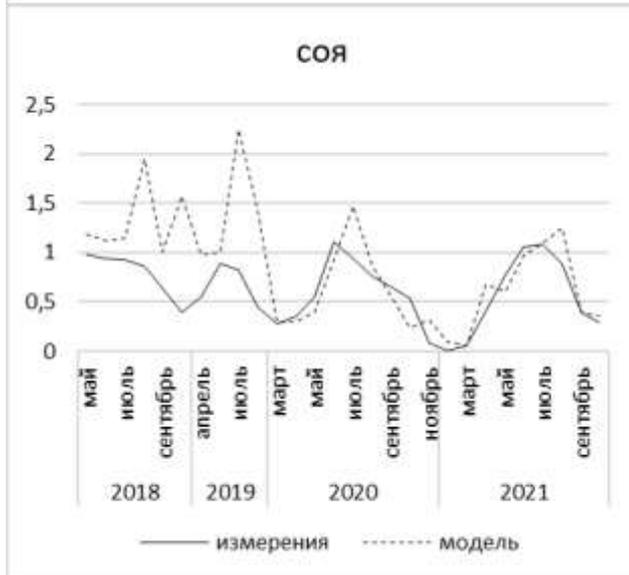
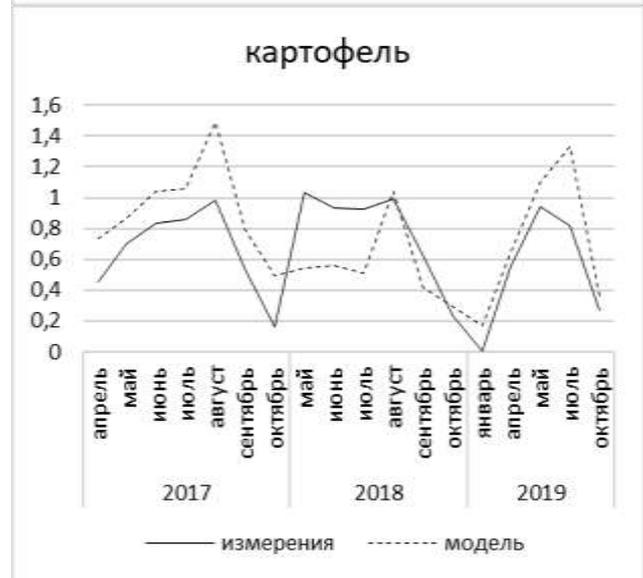
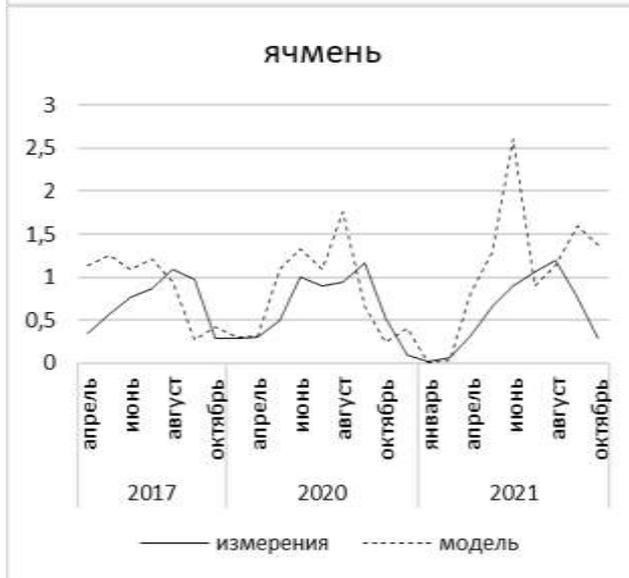
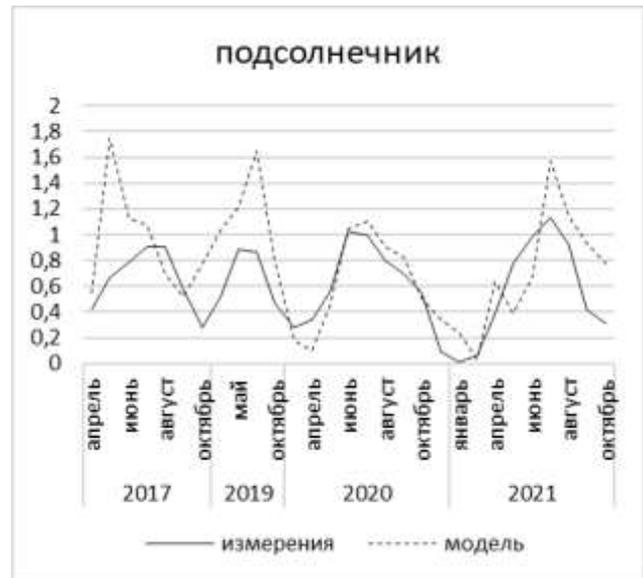
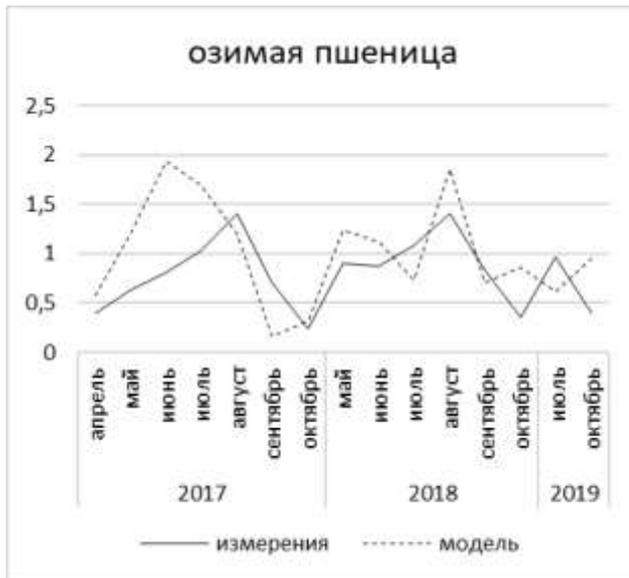
Модель	RothC		DNDC		
	Баланс С <sub>орг</sub> в почве	Дыхание почвы	Баланс С <sub>орг</sub> в почве	Дыхание почвы	Нетто-экосистемный обмен
Кукуруза	-306 ± 51	5540 ± 454	-241 ± 494	4536 ± 385	-1312 ± 995
Ячмень	-338 ± 56	5243 ± 417	-255 ± 312	6897 ± 255	-1113 ± 498
Картофель	-412 ± 56	4923 ± 419	-190 ± 494	6758 ± 343	-990 ± 695
Соя	-414 ± 56	4919 ± 418	-423 ± 236	3386 ± 233	-1861 ± 340
Подсолнечник	-346 ± 52	4946 ± 407	-241 ± 671	5448 ± 577	-487 ± 928
Пшеница озимая	-294 ± 53	5480 ± 420	270 ± 478	8434 ± 719	-939 ± 721

**Примечание.** Даны средние значения и стандартные отклонения. Положительные значения почвенного баланса означают накопление углерода, отрицательные – его потерю. Для нетто-обмена, наоборот, отрицательные значения означают сток углерода в экосистему.

**Таблица П3.** Экстраполяция потоков углерода по отдельным культурам на Курскую область

Показатели	Средняя посевная площадь, тыс. га (по данным Росстата)	Потоки углерода, тыс. т С год <sup>-1</sup>		
		Баланс С <sub>орг</sub> в почве	Баланс С <sub>орг</sub> в почве	Нетто-экосистемный обмен
		RothC	DNDC	DNDC
Кукуруза	82,4	-25,2	-19,9	-108,1
Ячмень	313,1	-105,9	-79,9	-348,6
Картофель	47,2	-19,5	-9,0	-46,7
Соя	69,8	-28,9	-29,5	-129,8
Подсолнечник	73,9	-25,6	-17,8	-36,0
Пшеница озимая	418,8	-123,1	113,2	-393,4
Всего	1005,2	-328,1	-42,8	-1062,6

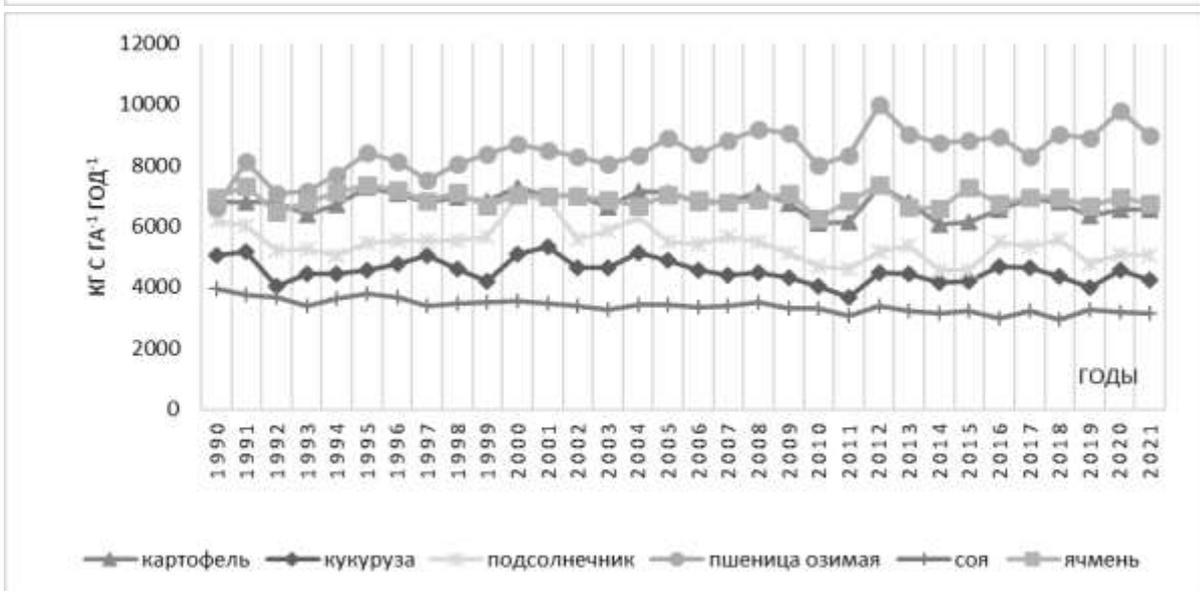




**Рисунок П2.** Верификация модели RothC на основании данных измерений дыхания почвы на Курской биосферной станции ( $\text{т С га}^{-1} \text{ мес}^{-1}$ ).



А

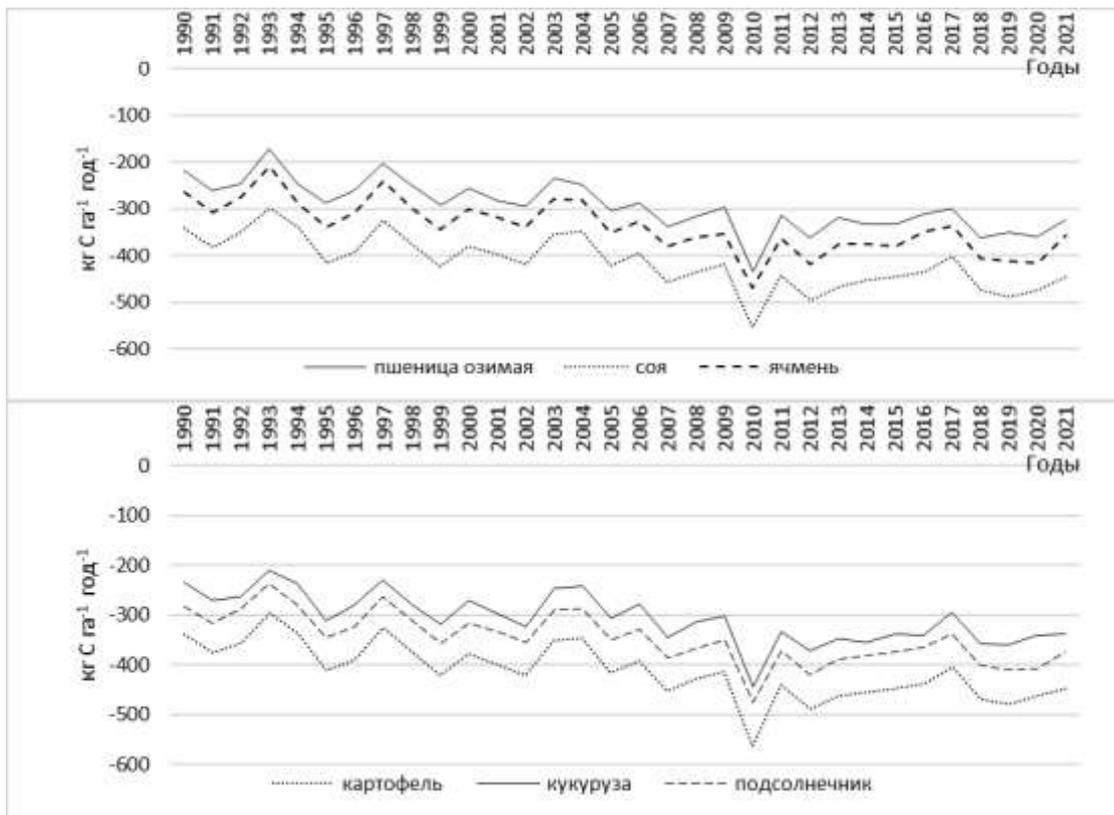


Б

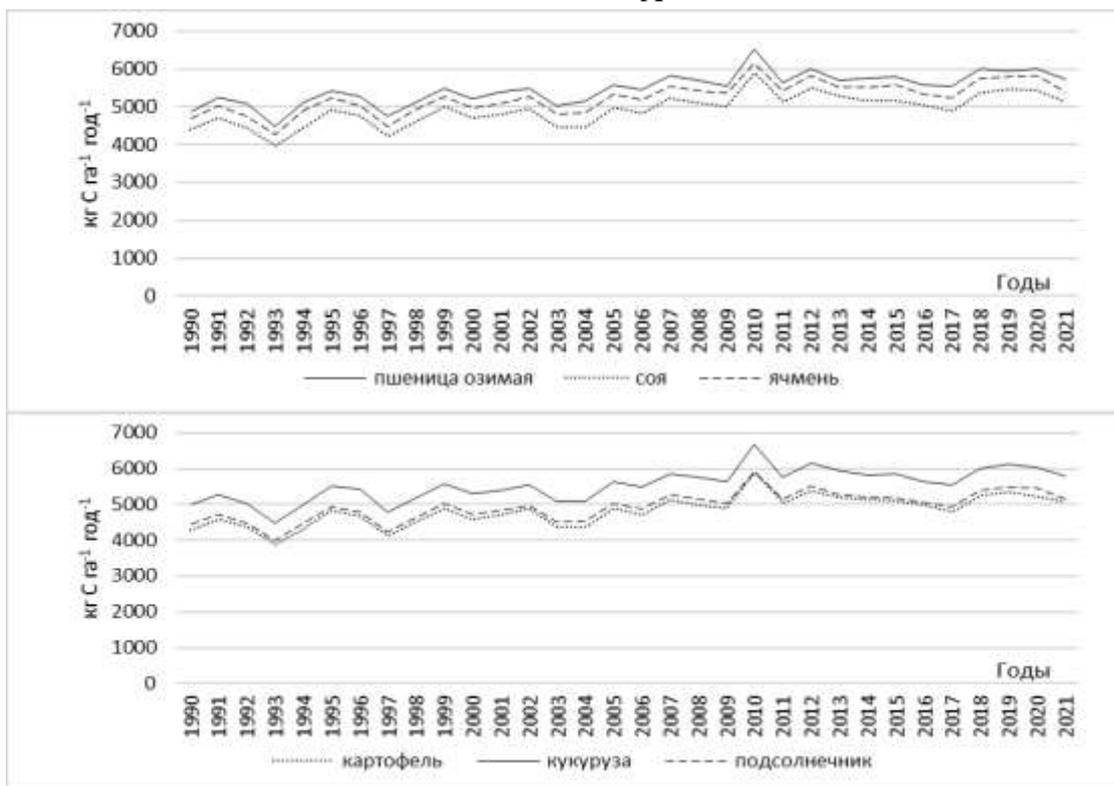


В

**Рисунок ПЗ.** Воспроизведение потоков углерода в агроэкосистемах Курской области за 1990-2021 гг. с помощью модели DNDC: А – баланс органического углерода в почве, Б – дыхание почвы, В – нетто-экосистемный обмен.



А



Б

**Рисунок П4.** Воспроизведение потоков углерода в Курской области за 1990-2021 гг. с помощью модели RothC: А – баланс органического углерода в почве, Б – дыхание почвы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карелин Д.В., Горячкин С.В., Кудиков А.В., Лопес де Гереню В.О., Лунин В.Н., Долгих А.В., Люри Д.И. 2017. Изменение запасов углерода и эмиссии CO<sub>2</sub> в ходе постагрогенной сукцессии растительности на серых почвах в Европейской части России // Почвоведение. № 5. С. 580-594. [Karelin D.V., Goryachkin S.V., Kudikov A.V., Lopes de Gerenyu V.O., Lunin V.N., Dolgikh A.V., Lyuri D.I. 2017. Izmenenie zapasov ugleroda i emissii SO<sub>2</sub> v khode postagrogennoi suksessii rastitel'nosti na serykh pochvakh v Evropeiskoi chasti Rossii // Pochvovedenie. N. 5. P. 580-594.]
- Карпов А.М. 2000. Техническое обеспечение технологий в растениеводстве. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та. 200 с. [Karpov A.M. 2000. Tekhnicheskoe obespechenie tekhnologii v rastenievodstve. Saransk: Izd-vo Mordov. un-ta. 200 p.]
- Косолапов В.М., Трофимов И.А., Трофимова Л.С., Яковлева Е.П. 2015. Агрорландшафты Центрального Черноземья. Районирование и управление. М.: Наука. 198 с. [Kosolapov V.M., Trofimov I.A., Trofimova L.S., Yakovleva E.P. 2015. Agrolandshafty Tsentral'nogo Chernozem'ya. Raionirovanie i upravlenie. M.: Nauka. 198 p.]
- Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Кудеяров В.Н. 2011. Эмиссия CO<sub>2</sub> из почв различных экосистем южно-таежной зоны: анализ данных непрерывных 12-летних круглогодичных наблюдений // Доклады Академии наук. Т. 436. № 6. С. 843-846. [Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Myakshina T.N., Saproinov D.V., Kudeyarov V.N. 2011. Emissiya SO<sub>2</sub> iz pochv razlichnykh ekosistem yuzhno-taеzhnoi zony: analiz dannykh nepreryvnykh 12-letnykh kruglogodichnykh nablyudenii // Doklady Akademii nauk. V. 436. N. 6. P. 843-846.]
- Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А., Денисенко Е.А., Нефедова Т.Г. 2010. Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв. М.: ГЕОС, 416 с. [Lyuri D.I., Goryachkin S.V., Karavaeva N.A., Denisenko E.A., Nefedova T.G. 2010. Dinamika sel'skokhozyaistvennykh zemel' Rossii v KhKh veke i postagrogennoe vosstanovlenie rastitel'nosti i pochv. M.: GEOS, 416 p.]
- МГЭИК, 2014: Изменение климата, 2014 г.: Смягчение воздействий на изменение климата. Вклад Рабочей группы III в Пятый оценочный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата». Кембридж: Университи Пресс, Соединенное Королевство, Нью-Йорк, США., 2014. 1435 с. [MGEIK, 2014: Izmenenie klimata, 2014 g.: Smyagchenie vozdеistvii na izmenenie klimata. Vklad Rabochei gruppy III v Pyatyi otsenochnyi doklad Mezhpriavitel'stvennoi gruppy ekspertov po izmeneniyu klimata». Kembridzh: Yuniversiti Press, Soedinennoe Korolevstvo, N'yu- Iork, SShA., 2014. 1435 p.]
- Наумов А.В. 2004. Дыхание почвы: составляющие, экологические функции, географические закономерности: автореф. ... д-ра биол. наук. Томск. [Naumov A.V. 2004. Dykhanie pochvy: sostavlyayushchie, ekologicheskie funktsii, geograficheskie zakonomernosti: abstract of the dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences. Tomsk.]
- Петрова И.Ф. 2008. Концепция геоинформационно-поисковой системы географического стационара (на примере Курской биосферной станции ИГ РАН) // Известия РАН. Серия географическая. № 1. С. 125-130. [Petrova I.F. 2008. Kontseptsiya geoinformatsionno-poiskovoi sistemy geograficheskogo statsionara (na primere Kurskoi biosfernoi stantsii IG RAN) // Izvestiya RAN (Akad. Nauk SSSR). Seriya Geograficheskaya. N. 1. P. 125-130.]
- Пискунов Е.Ю. 2012. Модификация коэффициента Тэйла // Известия Иркутской государственной экономической академии. № 5. <https://cyberleninka.ru/article/n/modifikatsiya-koeffitsienta-teyla/viewer> [Piskunov E.Yu. 2012. Modifikatsiya koeffitsienta Teila // Izvestiya Irkutskoi gosudarstvennoi ekonomicheskoi akademii. N. 5. <https://cyberleninka.ru/article/n/modifikatsiya-koeffitsienta-teyla/viewer> ]
- Романенков В.А. 2010. Динамика запасов почвенного углерода в агроценозах Европейской территории России (по данным длительных агрохимических опытов): автореф. ... д-ра биол. наук. Москва. [Romanenkov V.A. 2010. Dinamika zapasov pochvennogo ugleroda v arotsenozakh Evropeiskoi territorii Rossii (po dannym dlitel'nykh agrokhimicheskikh opytov): abstract of the dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences. Moskva.]
- Сазонова, Д. Г., Китаев, А. Б. 2013. Использование модели «Гидрограф ГГИ-2001» для оценки притока воды в Камское водохранилище // Географический вестник. № 1(24). С. 52–71. [Sazonova, D. G., Kitaev, A. B. 2013. Ispol'zovanie modeli «Gidrograf GGI-2001» dlya otsenki pritoka vody v Kamskoe vodokhranilishche // Geographical bulletin. N. 1(24). P. 52–71]
- Сапронов Д.В. 2008. Многолетняя динамика эмиссии CO<sub>2</sub> из серых лесных и дерново-подзолистых почв: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пушино. [Saproinov D.V. 2008. Mnogoletnyaya dinamika emissii CO<sub>2</sub> iz serykh lesnykh i dernovo-podzolistykh pochv: dissertation abstract for the degree of candidate of biological sciences. Pushchino.]
- Семенов В.М., Когут Б.М., Зинякова Н.Б., Масютенко Н.П., Малокова Л.С., Лебедева Т.Н., Тулина А.С. 2018. Биологически активное органическое вещество в почвах европейской части России // Почвоведение. № 4. С. 457-472. DOI: 10.7868/S0032180X1804007X [Semenov V.M., Zinyakova N.B., Lebedeva T.N., Tulina A.S., Kogut B.M., Masyutenko N.P., Malyukova L.S. 2018. BIOLOGICALLY ACTIVE ORGANIC MATTER IN SOILS OF EUROPEAN RUSSIA // Eurasian Soil Science. N. 4. P. 457-472. DOI: 10.7868/S0032180X1804007X]
- Суховеева О.Э. 2020. В помощь к использованию модели RothC в России: методика подготовки входной информации // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 32, № 3-4. С. 133–148. DOI: 10.21513/0207-2564-2020-3-133-148 [Sukhovееva O.E. 2020. V pomoshch' k ispol'zovaniyu modeli RothC v Rossii: metodika podgotovki vkhodnoi informatsii // Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem. V. 32, N. 3-4. P. 133–148. DOI: 10.21513/0207-2564-2020-3-133-148]
- Суховеева О.Э., Золотухин А.Н., Карелин Д.В. 2020. Климатообусловленные изменения запасов органического углерода в пахотных черноземах Курской области // Аридные экосистемы. Т. 26. № 2 (83). С. 72–79. DOI: 10.24411/1993-3916-2020-10098 [Sukhovееva O.E., Zolotukhin A.N., Karelin D.V. 2020. Klimatoobuslovlennyye izmeneniya zapasov organicheskogo ugleroda v pakhotnykh chernozemakh Kurskoi oblasti // Arid ecosystems. V. 26. N. 2

(83). P. 72–79. DOI: 10.24411/1993-3916-2020-10098]

Суховеева О.Э., Карелин Д.В. 2019. Параметризация модели DNDC для оценки компонентов биогеохимического цикла углерода на Европейской территории России // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. Т. 64. Вып. 2. С. 363-384. DOI 10.21638/spbu07.2019.211 [Sukhoveeva O.E., Karelin D.V. 2019. Parametrizatsiya modeli DNDC dlya otsenki komponentov biogeokhimicheskogo tsikla ugleroda na Evropeiskoi territorii Rossii // Vestnik of Saint-Petersburg University. Earth Sciences. V. 64. N. 2. P. 363-384. DOI 10.21638/spbu07.2019.211]

Суховеева О.Э. 2022. Поступление органического углерода в почву с послеуборочными остатками // Почвоведение. № 6. С. 737-746. DOI: 10.31857/S0032180X22060120 [Sukhoveeva O.E. 2022. INPUT OF ORGANIC CARBON IN SOIL WITH POST-HARVEST CROP RESIDUES // Eurasian Soil Science. N. 6. P. 737-746. DOI: 10.31857/S0032180X22060120]

Чертов О.Г., Надпорожская М.А. 2016. Модели динамики органического вещества почв: проблемы и перспективы // Компьютерные исследования и моделирование. Т. 8. № 2. С. 391-399. [Chertov O.G., Nadporozhskaya M.A. 2016. Modeli dinamiki organicheskogo veshchestva pochv: problemy i perspektivy // Komp'yuternye issledovaniya i modelirovanie. V. 8. N. 2. P. 391-399.]

Balashov E., Horak J., Siska B., Buchkina N., Rizhiya E., Pavlik S. 2010. N<sub>2</sub>O fluxes from agricultural soils in Slovakia and Russia – direct measurements and prediction using the DNDC model // Folia Oecologica. V. 37. No. 1. P. 8-15.

Chen S., Zou J., Hu Z., Chen H., Lu Y. 2014. Global annual soil respiration in relation to climate, soil properties and vegetation characteristics: Summary of available data // Agricultural and Forest Meteorology. No. 198-199. P. 335-346.

Francioni M., Trozzo L., Toderi M., Baldoni N., Allegrezza M., Tesei G., Kishimoto-Mo A.W., Foresi L., Santilocchi R., D'Ottavio P. 2020. Soil respiration dynamics in Bromus erectus-dominated grasslands under different management intensities // Agriculture. Is. 10 (1). No. 9. DOI: 10.3390/agriculture10010009

Friedlingstein P., Jones M.W., O'Sullivan M., Andrew R.M., Bakker D.C.E., Hauck J., Le Quéré C., Peters G.P., Peters W., Pongratz J., Sitch S., Canadell J.G., Ciais P., Jackson R.B., Alin S.R., Anthoni P., Bates N.R., Becker M., Bellouin N., Bopp L., Chau T.T.T., Chevallier F., Chini L.P., Cronin M., Currie K.I., Decharme B., Djeutchouang L.M., Dou X., Evans W., Feely R.A., Feng L., Gasser T., Gilfillan D., Gkritzalis T., Grassi G., Gregor L., Gruber N., Gürses Ö., Harris I., Houghton R.A., Hurtt G.C., Iida Y., Ilyina T., Luijckx I.T., Jain A., Jones S.D., Kato E., Kennedy D., Klein Goldewijk K., Knauer J., Korsbakken J.I., Körtzinger A., Landschützer P., Lauvset S.K., Lefèvre N., Lienert S., Liu J., Marland G., McGuire P.C., Melton J.R., Munro D.R., Nabel J.E.M.S., Nakaoka S.-I., Niwa Y., Ono T., Pierrot D., Poulter B., Rehder G., Resplandy L., Robertson E., Rödenbeck C., Rosan T.M., Schwinger J., Schwingshackl C., Séférian R., Sutton A.J., Sweeney C., Tanhua T., Tans P.P., Tian H., Tilbrook B., Tubiello F., van der Werf G.R., Vuichard N., Wada C., Wanninkhof R., Watson A.J., Willis D., Wiltshire A.J., Yuan W., Yue C., Yue X., Zaehle S., Zeng J. 2022. Global Carbon Budget 2021 // Earth System Science Data. Is. 14. P. 1917–2005. DOI: 10.5194/essd-14-1917-2022.

Gilhespy S.L., Anthony S., Cardenas L., Chadwick D., del Prado A., Li C., Misselbrook T., Rees R.M., Salas W., Sanz-Cobena A., Smith P., Tilston E.L., Topp C.F.E., Vetter S., Yeluripati J.B. 2014. First 20 years of DNDC (DeNitrification DeComposition): Model evolution // Ecological modelling. No. 292. P. 51-62.

Heikkinen J., Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Palosuo T., Regina K. 2014. Changes in soil carbon stock after cropland conversion to grassland in Russian temperate zone: measurements versus model simulation // Nutrient Cycling in Agroecosystems. V. 98. Is. 1. P. 97-106. DOI: 10.1007/s10705-014-9599-8

Jenkinson D.S., Hart P.B.S., Rayner J.H., Parry L.C. 1987. Modeling the turnover of organic matter in long-term experiments at Rothamsted. INTECOL Bulletin. No. 15. P. 1-8.

Karelin D.V., Sukhoveeva O.E. 2022. Contribution analysis of permanent and sporadic controls of CO<sub>2</sub> efflux from chernozems over four seasons // Geography, Environment, Sustainability. Vol.15, № 1. P. 35-45. DOI: 10.24057/2071-9388-2021-042

Kurbatova J., Tatarinov F., Varlagin A., Shalukhina N., Olchev A., Li C. 2009. Modeling of the carbon dioxide fluxes in European Russia peat bogs // Environmental Research Letters. V. 4. No. 4. P. 045022. DOI: 10.1088/1748-9326/4/4/045022

Li C., Frolking S., Frolking T.A. 1992. A model of nitrous oxide evolution from soil driven by rainfall events: 1. Model structure and sensitivity // Journal of geophysical research. V. 97. No. D9. P. 9759-9776.

Moyano F.E., Manzoni S., Chenu C. 2013. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: an exploration of processes and models // Soil Biology & Biochemistry. No. 59. P. 72-85.

Reichstein M., Katterer T., Andren O., Ciais P., Schulze E.-D., Cramer W., Papale D., Valentini R. 2005. Temperature sensitivity of decomposition in relation to soil organic matter pools: critique and outlook // Biogeosciences. No. 2. P. 317–321.

Smith J., Smith P., Wattenbach M., Gottschalk P., Romanenkov V.A., Shevtsova L.K., Sirotenko O.D., Rukhovich D.I., Koroleva P.V., Romanenko I.A., Lisovoi N.V. 2007. Projected changes in the organic carbon stocks of cropland mineral soils of European Russia and the Ukraine, 1990-2070 // Global Change Biology. V. 13. P. 342–356. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01297.x

Sukhoveeva O.E., Karelin D.V. 2019. Application of the DeNitrification-DeComposition (DNDC) model to retrospective analysis of the carbon cycle components in agrolandscapes of the Central Forest zone of European Russia // Geography. Environment. Sustainability. Vol. 12, no. 2. P. 213-226. DOI 10.24057/2071-9388-2018-85

*Поступила в редакцию: 22.09.22  
Переработанный вариант: 31.12.22  
Опубликовано: 31.12.22*

## MONITORING OF PROTECTED FUNGI SPECIES BY METHODS OF MODERN INFORMATION TECHNOLOGIES

*T.Yu. Svetasheva<sup>1</sup>*

<sup>1</sup>*Tula State Lev Tolstoy Pedagogical University, Tula*

[foxtail\\_svelt@mail.ru](mailto:foxtail_svelt@mail.ru)

**Citation:** Svetasheva T.Y. 2022. Monitoring of protected fungi species by methods of modern information technologies. V. 13. N. 2. P.171-178

**DOI:** [10.18822/edgcc121833](https://doi.org/10.18822/edgcc121833)

*В настоящей публикации представлены возможности применения интеллектуальных интернет-ресурсов, аккумулирующих сведения о биоразнообразии, в качестве современного инструмента мониторинга нуждающихся в охране видов грибов. В качестве примера рассматривается онлайн-платформа открытого доступа iNaturalist, основанная на концепции картографирования и обмена данными наблюдений за биоразнообразием по всему миру. Очерчены задачи по исследованию грибов, выполнимые с помощью iNaturalist, а также показатели мониторинга охраняемых видов, которые возможно оценить. Представлены результаты мониторинга видов грибов Красной книги Тульской области, проведенного в 2021 году на основе фотонаблюдений данного ресурса. Показано значение системного подхода к вовлечению натуралистов и биологов к фотодокументированию находок для получения адекватной картины распространения и встречаемости редких видов на обозначенной территории.*

**Ключевые слова:** макромицеты, редкие виды, мониторинг, онлайн-ресурс, открытый доступ, iNaturalist, координаты находок, база данных.

**Key words:** *macromycetes, rare species, monitoring, online-resource, open access, iNaturalist, find coordinates, database.*

### INTRODUCTION

The emergence of smart Internet resources and the improvement of electronic mobile devices have proved to be very useful for performing various scientific applied tasks, for example, for documenting biological observations in nature. The most significant are open access online platforms that accumulate information about biodiversity and provide it to everyone, for example: Global Biodiversity Information Facility, The Biodiversity Heritage Library, the multifunctional network storage of biological material National Depository Bank of Live Systems "Noah's Ark" etc. Of particular interest are resources that combine, on the one hand, a platform for collecting scientific data on biodiversity, and, on the other hand, a means of communication between people who collect and analyze this data, including projects that are often presented as "citizen science", for example: Mushroom Observer [Wilson, Hollinger et al. 2006-present], iNaturalist [iNaturalist, 2022]. The most popular resource among nature lovers is iNaturalist [iNaturalist, 2022], which is based on the concept of mapping and sharing observations of biodiversity around the world. At the moment, iNaturalist cannot be considered as a good mobile tool for identifying fungi in the field as well as a reliable way to determination based on photographs with the help of experts, since in most cases many different characters (including microstructures) are needed for accurate identification, and photographs of fruit bodies are clearly insufficient for this. Nevertheless, the program can be successfully used for the certain tasks in the study of fungi [Filippova et al., 2022; Sheehan, 2021].

### WHAT FUNGI RESEARCH TASKS CAN BE PERFORMED WITH THE INATURALIST PLATFORM?

1. Photodocumentation and mapping of finds. In general, it is suitable for any find of fungal species. However, the implementation of this task is most appropriate in the case of working with rare and well-recognized species from photographs.
2. Accumulation of observations of a designated group of species in any designated area, using filters or organizing special project inside iNaturalist, for example Funga of Tula Oblast [Funga..., 2021], FunDiS West Coast Rare Fungi Challenge [FunDis, 2021].

3. Revealing of new species localities through the activities of amateur naturalists, as well as by involving students, schoolchildren and their parents in posting data and discussing findings.
4. Organizing the specimen collection based on the obtained coordinates of the finds. Due to the data on new locations, it is easy to organize special expeditions with students or schoolchildren to "hot spots", or to involve amateurs to collection of specimens.
5. Use as a database of finds, excursion routes, geobotanical descriptions of sample plots, as well as a kind of repository of "voucher" photographs
6. Monitoring the appearance of fruiting bodies (phenology) of species confidently identified from photographs

#### HOW CAN INATURALIST BE USED FOR MONITORING OF SPECIES INCLUDED IN THE RED DATA BOOK? WHAT INDICATORS CAN BE ASSESSED?

1. Number of photographic observations of rare species.
2. Total number of observed rare species.
3. The level of "observability-recognition" of various species in the field and at the photographs (and the possibility of monitoring).
4. Spatial distribution of populations in the region.
5. Abundance of fruiting bodies.
6. Phenology of fruiting.
7. The ecology of the finds and the state of habitats (the latter can be assessed indirectly, by the remoteness and surroundings of collection points; for example, if the point is located deep in a hard-to-reach forest area, then there is a high probability that the population of the species will be preserved good [Aurantiporus..., 2022]).
8. Number of observers, including permanent and enthusiastic ones, who can be involved in the registration of finds of protected species.

For an example of how this works, here are the results of monitoring protected species in the Tula Oblast using iNaturalist during vegetation season in 2021: 1) about 130 photographic observations of protected mushroom species were received; 2) the total number of observed species listed in the Red Data Book of the Tula Oblast [2010] is 31. Information about most of them was included in the GBIF; 3) new locations were found for 18 protected species; 4) new information about the habitats of rare species has been obtained; 5) rare species not previously recorded in the region were found, they will be candidates for the next edition of the Red Data Book (for example, *Lycoperdon mammiforme* Pers. [Lycoperdon..., 2022], *Holwaya mucida* (Schulzer) Korf & Abawi [Holwaya..., 2022]); 6) 26 observers recorded findings of rare mushroom species. Special project "Red Data Book – Fungi of Tula Oblast" was organized based on iNaturalist platform.

#### CONCLUSION

The use of the iNaturalist intellectual online platform as a modern tool for studying the fungal biodiversity shows that it can help to solve a number of important tasks in the accumulation of photographic, cartographic, phenological and ecological data, as well as to attract a wide range of amateurs to learn and investigate fungi. Based on the first experience, it can be certainly said that the most significant and reliable data have been obtained due to monitoring of rare and protected fungal species carried out as a part of project "Red Data Book - Fungi of the Tula Oblast" [2021], organized on the iNaturalist platform. During one season in 2021 preceded the release of the second edition of the Red Data Book of the Tula Oblast: lichens and fungi [2021], more than 130 photographic observations of 31 protected species of fungi were obtained, new locations were discovered for 18 species, some rare species were revealed as "new" for the region, new information about ecology and phenology was obtained. All data were included in the released second edition of the Red Data Book. The results of the work continued in 2022 and also planned for the future will be taken into account in the next third edition of the book.

To achieve better results, it is necessary to organize a systematic approach to monitoring in iNaturalist, providing the active involvement of amateurs and biologists in photo documentation and identification of fungi finds, as well as the development of special methods for obtaining the most informative photo observations. All this, together with traditional methods of biodiversity research, will contribute to displaying an adequate picture of the distribution and occurrence of rare fungal species in the region.

## ВВЕДЕНИЕ

Цифровая эпоха внесла колоссальные изменения в нашу жизнь, включая все ее сферы, от социально-культурной до индустриальной и научной. Появление интеллектуальных интернет-ресурсов и совершенствование электронных мобильных устройств оказалось весьма полезным для выполнения разнообразных научных задач прикладного характера, например, для документирования биологических наблюдений в природе. Среди множества разнообразных электронных ресурсов наиболее значимыми являются онлайн-платформы открытого доступа, которые аккумулируют сведения о биоразнообразии и предоставляют их всем желающим, например: глобальная информационная система о биоразнообразии GBIF, цифровая библиотека естественнонаучной литературы The Biodiversity Heritage Library, многофункциональное сетевое хранилище биологического материала «Депозитарий «Ноев ковчег» и т.д. Особый интерес вызывают ресурсы, которые сочетают в себе, с одной стороны, платформу сбора научных данных о биоразнообразии, и с другой стороны – средство коммуникации между людьми, собирающими и анализирующими эти данные, в том числе проекты, которые часто представляют в качестве «гражданской науки», например: Mushroom Observer [Wilson, Hollinger et al., 2006-present], iNaturalist [iNaturalist, 2022].

Одним из таких ресурсов является популярная среди любителей природы программа iNaturalist, которая основана на концепции картографирования и обмена данными наблюдений за биоразнообразием по всему миру. Данный ресурс приобрел широкую известность в мире во многом благодаря тому, что, по сути, представляет собой профильную социальную сеть, объединяющую ученых-биологов и натуралистов-любителей всего мира. Это взаимодействие является обоюдовыгодным, поскольку специалисты помогают любителям опознавать виды живых существ, что превращает простое фотографирование заинтересовавших природных объектов в увлекательный и даже азартный процесс коллекционирования наблюдений и приобретения знаний о них; в то же время натуралисты предоставляют ученым обширные сведения о распространении, экологии, численности видов и состоянии популяций. Доступ к программе можно получить не только через веб-сайт [www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org), но и через удобное в использовании мобильное приложение, что особенно привлекает молодежь. Программа оснащена искусственным интеллектом, направленным на автоматическое распознавание видов, которое опирается на обширную базу данных загруженных наблюдений.

Нужно отметить, что на данный момент iNaturalist хорошо справляется с идентификацией широко распространенных видов сосудистых растений, птиц, млекопитающих и некоторых других групп, особенно в тех регионах, где идет массовая загрузка наблюдений (например, в европейской части России). Данные, полученные благодаря загруженным фотонаблюдениям растений, уже на протяжении более 10 лет активно используются для анализа множества различных показателей флоры [Серегин и др., 2020; Шашков, 2020; Chandler et al., 2017; Seregin et al., 2020], в том числе для оценки встречаемости охраняемых видов [Каширина, Новиков, 2021; Крапивин и др., 2022; Светашева и др., 2020], а также для оценки уровня биоразнообразия в целом [Chandler et al., 2017].

В отношении распознавания видов грибов iNaturalist пока работает слабо, предлагая относительно адекватные названия только для самых легкоузнаваемых обыкновенных видов (например, *Amanita muscaria*). Такое «неравноправие» в идентификации разных таксономических групп объясняется тем, что документирование наблюдений в iNaturalist осуществляется только на основе фотографий вида в природе, снабженных координатами находки и датой съемки. Для определения большинства видов растений бывает достаточно качественных фотографий, демонстрирующих нужные детали морфологии. Однако большинство видов грибов невозможно точно идентифицировать только по фотографиям плодовых тел, загружаемым в систему, поскольку для определения, кроме общего внешнего вида, необходимо знать множество других признаков, которые не может предоставить снимок (запах, клейкость, консистенция, изменение окраски мякоти), и, кроме того, научное определение грибов требует изучения микроструктур под микроскопом. Поэтому, в качестве мобильного инструмента для определения грибов в поле iNaturalist в данный момент мало эффективен, и при описанных выше недостатках, на первый взгляд кажется, что программа не представляет интереса для накопления достоверных данных о грибах. Вероятно, по вышеуказанным причинам, публикаций, посвященных анализу данных о грибах, размещенных в iNaturalist, несравнимо меньше. Среди них прежде всего необходимо отметить две обширные статьи на тему краудсорсинга биоразнообразия грибов. В первой из них представлены результаты ревизии фотонаблюдений грибов на севере Западной Сибири [Filipova et al., 2022] и рассмотрены возможности, достоинства и недостатки iNaturalist при работе с указанной группой организмов. Во

второй [Sheehan, 2021] отражены основные подходы и стандарты, которые могут использоваться в реализации научных проектов, вовлекающих сообщества волонтеров и направленных на достижение различных целей. Интересно, что одним из таких проектов, упоминаемых в статье, является FunDiS West Coast Rare Fungi Challenge [FunDis, 2021] – проект по регистрации редких видов грибов на платформе iNaturalist, который был создан в 2021 году, примерно в то же время, что проект Красная книга – грибы Тульской области [2021]. Опираясь на указанные публикации, а также на основании собственного опыта работы с iNaturalist, целесообразно очертить круг задач, которые могут быть успешно выполнены при исследовании разнообразия грибов.

## КАКИЕ ЗАДАЧИ ПО ИССЛЕДОВАНИЮ ГРИБОВ МОЖНО ВЫПОЛНИТЬ С ПОМОЩЬЮ ПРОГРАММЫ INATURALIST?

Прежде всего, это задачи, связанные с накоплением картографических, фенологических и экологических данных, а также фотодокументирование легко опознаваемых по фотографиям видов грибов:

1. Фотодокументирование и картирование находок (рис.1). В целом, подходит для любых находок грибов (в т.ч. при научном исследовании). Однако выполнение данной задачи наиболее целесообразно в случае работы с редкими, и в то же время хорошо узнаваемыми по фотографиям видами.

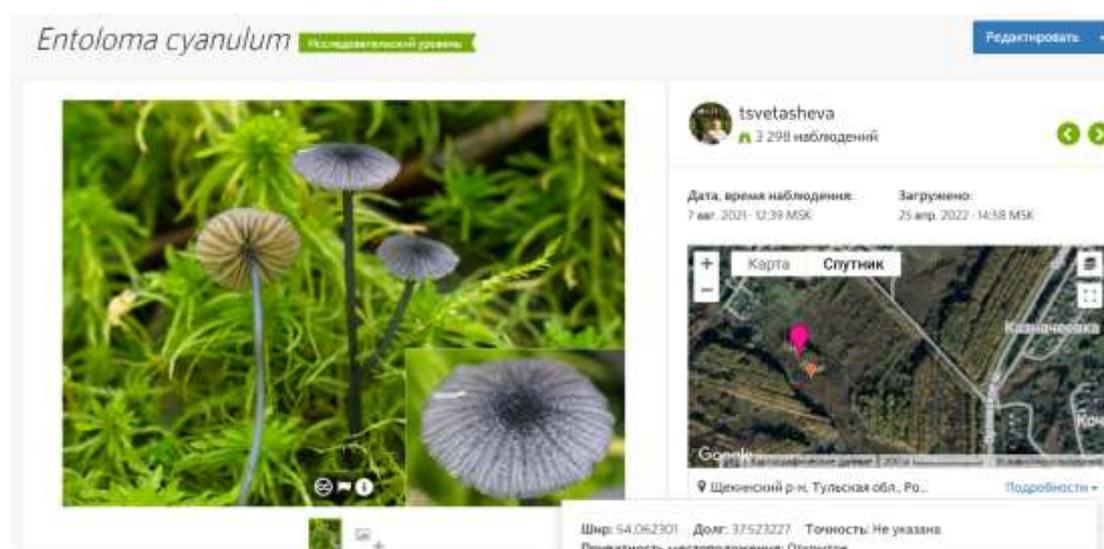


Рис. 1 Фотодокументирование находок грибов в iNaturalist: показаны фотография редкого вида *Entoloma cyanulum*, дата сбора и загрузки, координаты находки на карте.

2. Аккумуляция наблюдений обозначенной группы видов на любой обозначенной территории (в т.ч. числа точек находок, обилия плодоношений, характеру местообитаний и др.). Пользуясь системой фильтров программы, можно выделить находки конкретной систематической группы в нужном населенном пункте или другой административной географической единице (районе, области, стране). При постоянном использовании определенной группы фильтров целесообразно на базе основной платформы сайта организовать специальный проект, например: «Грибы Тульской области» [Funga..., 2021], FunDiS West Coast Rare Fungi Challenge [FunDis, 2021] который ограничивает территорию согласно административным границам и отбирает для отображения только объекты указанной группы видов.
3. Выявление новых местонахождений видов благодаря деятельности натуралистов-любителей, а также путем привлечения студентов, школьников и их родителей к размещению данных и обсуждению находок. Так, благодаря натуралистам удалось обнаружить целый ряд новых точек редких для Тульской области видов грибов, например *Suillellus queletii* (Schulzer) Vizzini, Simonini & Gelardi [Suillellus..., 2022], *Clavariadelphus pistillaris* (L.) Donk [Clavariadelphus..., 2022], ранее известных всего по одному местонахождению.
4. Организация сбора образцов на основании полученных координат находок.

Благодаря данным о новых местонахождениях легко организовать как собственные экспедиции, так и экскурсии со студентами или школьниками по «горячим точкам». Кроме того, многие увлеченные натуралисты охотно идут на контакт и сами готовы совершить специальные поездки для «добывания» образцов.

- Использование в качестве базы данных находок, экскурсионных маршрутов (рис. 2), геоботанических описаний пробных площадей, а также своеобразного хранилища «ваучерных» фотографий (рис. 3) наблюдаемых видов (в целях защиты авторских прав, а также для предотвращения перегрузки системы, программа не предусматривает хранение фотографий в полном размере).

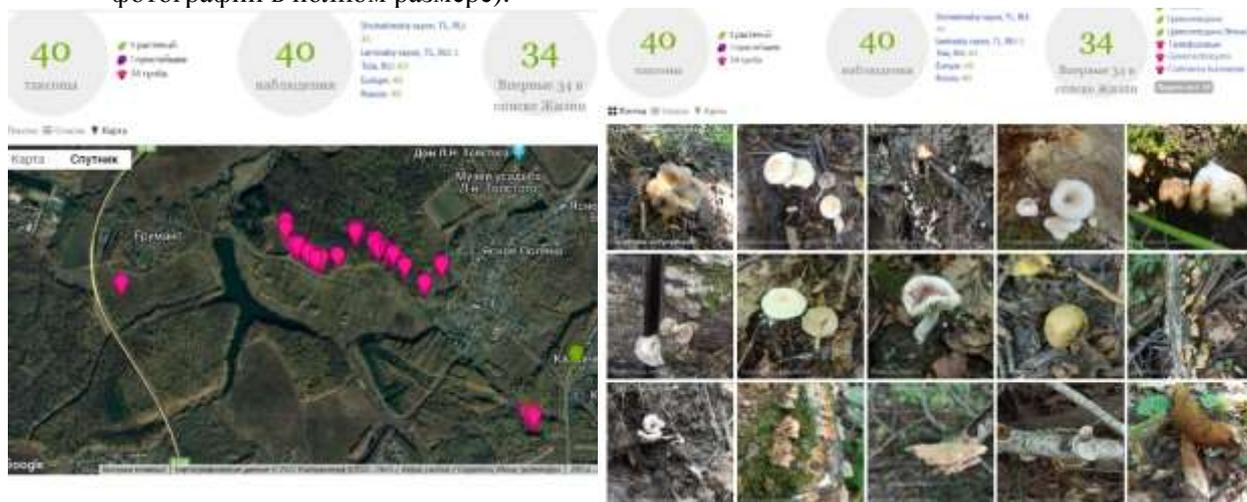


Рис. 2 (слева). Маршрут с указанием точек сборов (вверху указано число наблюдений, таксонов, местонахождение.

Рис. 3 (справа). Фотографии находок.

- Мониторинг появления плодоношений (фенологии) уверенно опознаваемых по фотографиям видов (как редких, так и любых других).

Особое значение приобретает использование платформы iNaturalist для регистрации находок видов Красных книг. Любой специалист, который проводит работу по ведению Красной книги и мониторингу состояния популяций, знает, как трудно, подчас невозможно, успеть в течение ограниченного времени (обычно одного вегетационного сезона) проверить все местонахождения охраняемых видов. Если же речь идет о грибах, то сезон плодоношения еще более короткий, и обычно ограничивается одним-двумя месяцами, даже при благоприятных погодных условиях. За такое краткое время один специалист может качественно проверить не более 10-15 местонахождений, поскольку чаще всего они разбросаны по разным труднодоступным «углам» региона. Именно в таких случаях как никогда требуется «помощь зала», а точнее натуралистов-любителей, которые могут одновременно оказаться в разных точках области как по специальной просьбе, так и волей случая (например, поехать «по грибы» по своим излюбленным маршрутам, погулять в окрестностях своих дачных участков и пр.).

### КАК МОЖНО ИСПОЛЬЗОВАТЬ INATURALIST В ЦЕЛЯХ МОНИТОРИНГА ВИДОВ КРАСНОЙ КНИГИ? КАКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ МОЖНО ОЦЕНИТЬ?

- Количество наблюдений редких видов
- Общее число наблюдаемых редких видов
- Уровень «наблюдаемости-узнаваемости» различных видов (и возможность проведения мониторинга как такового)
- Пространственное распределение популяций по региону.
- Обилие плодоношений
- Фенологию плодоношений
- Экологию находок и состояние местообитаний (второе можно оценить косвенно, по удаленности и окружению точек сборов; например, если точка находится в глубине труднодоступного лесного массива, то здесь высока вероятность сохранения популяции вида [Aurantiporus..., 2022]).

8. Число наблюдателей, в том числе постоянных и заинтересованных, которых можно вовлечь в регистрацию находок охраняемых видов.

## **ПРИВЛЕЧЕНИЕ НАТУРАЛИСТОВ К ПОИСКУ НОВЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ВИДОВ КРАСНОЙ КНИГИ. КТО МОЖЕТ УЧАСТВОВАТЬ?**

- Сотрудники департаментов экологии и Росприроднадзора
- Сотрудники лесничеств и охотхозяйств
- Сотрудники дирекции ООПТ, природных заповедников и нацпарков
- Коллеги-биологи любых специальностей
- Студенты, учителя, школьники и их родители
- Грибники
- Любые интересующиеся природой люди – натуралисты.

Для примера того, как это работает, приведем результаты мониторинга охраняемых видов Тульской области с помощью iNaturalist в течение одного вегетационного сезона 2021 г. Нужно отметить, что в начале сезона 2021 г. автор не задавался специальной целью организации деятельности натуралистов-любителей. Привлечение студентов, коллег-биологов, друзей и знакомых проводилось, в основном, в ходе общения по месту работы в университете, во время полевых практик со студентами и полевых экспедиций с коллегами, во время досуга. При специально организованном системном подходе к вовлечению натуралистов и разработке специальной методики получения максимально информативных фотонаблюдений, результаты будут наверняка гораздо более значительными.

Итак, в течение полевого сезона 2021 г. осуществлено:

- 1) Получено около 130 фотонаблюдений охраняемых видов грибов.
- 2) Общее число наблюдаемых видов, внесенных в Красную книгу Тульской области [2010] – 31. Кроме того, анализировались данные по видам, рекомендованным и позднее вошедшим во второе издание Красной книги Тульской области [2021]. Сведения о большинстве наблюдаемых видов вошли в GBIF, поскольку получили исследовательский статус благодаря подтвержденной идентификации.
- 3) Для 18 видов найдены новые местонахождения, сведения о которых были учтены во втором издании Красной книги Тульской области [2021].
- 4) Получены новые сведения о характере местообитаний редких видов (см. также пункт 7 в разделе «Как можно использовать...», выше).
- 5) Выявлены редкие виды, ранее не зарегистрированные в области – кандидаты в следующее издание Красной книги (например, *Lycoperdon mammiforme* Pers. [*Lycoperdon...*, 2022], *Holwaya mucida* (Schulzer) Korf & Abawi [*Holwaya...*, 2022])
- 6) 26 наблюдателей регистрировали находки редких видов грибов.

В течение сезона 2022 г. цифры по всем приведенным показателям выросли: всего получено 204 фотонаблюдения охраняемых видов грибов, в том числе 74 фотонаблюдения в 2022 г.; общее число наблюдаемых видов, с учетом внесенных во второе издание Красной книги Тульской области: лишайники и грибы [2021] – 35; для 9 видов в 2022 г. найдены новые местонахождения; всего 33 наблюдателя регистрировали находки редких грибов.

Для удобства наблюдений за ходом накопления данных об охраняемых видах грибов Тульской области и оперативного включения этих данных в природоохранные мероприятия, дирекцией ООПТ Тульской области на платформе iNaturalist в начале 2021 года был организован проект «Красная книга – грибы Тульской области» [2021].

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Использование интеллектуальной онлайн-платформы iNaturalist в качестве современного инструмента для исследования биоразнообразия грибов показало, что, несмотря на недостатки, связанные со сложностью идентификации видов по фотографиям, с помощью данного ресурса можно решить ряд важных задач по аккумуляции фотографических, картографических, фенологических и

экологических данных, а также привлечь широкий круг натуралистов любителей к познанию мира грибов и содействию в его изучении. На основании первого опыта можно с уверенностью сказать, что наиболее значимыми и достоверными сведениями о грибах, полученными через iNaturalist, оказались данные мониторинга редких и охраняемых видов грибов, проведенного в рамках проекта «Красная книга – грибы Тульской области [2021], организованного на данной платформе. Это объясняется, во-первых, тем, что плодовые тела охраняемых видов грибов, как правило, имеют характерную внешность, узнаваемую по фотографиям; во-вторых, интересом натуралистов-любителей, проявляемым к поиску и фотодокументированию редких и необычных видов грибов. Благодаря данной работе в течение одного сезона 2021 г., предшествовавшего выпуску второго издания Красной книги Тульской области: лишайники и грибы [2021], удалось получить более 130 фотонаблюдений 31 охраняемого вида грибов, для 18 видов обнаружены новые местонахождения, выявлены редкие виды – «новые» для региона, получены новые сведения об экологии и фенологии. Все полученные данные были учтены в выпущенном втором издании Красной книги. Результаты работы, продолженной в 2022 г., а также намеченной на будущее, будут учитываться в следующем третьем издании книги.

Для обеспечения более эффективной и результативной работы по мониторингу в iNaturalist необходимо организовать системный подход, предусматривающий активное вовлечение натуралистов и биологов к фотодокументированию и идентификации находок, а также разработку специальной методики получения максимально информативных фотонаблюдений. Всё это, в совокупности с традиционными методами исследования биоразнообразия, будет способствовать отображению адекватной картины распространения и встречаемости редких видов грибов на территории региона.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность всем любителям природы, чьи фотонаблюдения грибов помогли лучше оценить реальную встречаемость и распространение на территории региона видов Красной книги Тульской области.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 19-44-710002.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Каширина Е.С., Новиков А.А. Картирование охраняемых видов растений побережья Севастополя с использованием портала iNaturalist // Ломоносовские чтения. Материалы ежегодной научной конференции МГУ. Севастополь, 2021. С. 27-28. [Kashirina E.S., Novikov A.A. Kartirovanie okhranyaemykh vidov rastenii poberezh'ya Sevastopolya s ispol'zovaniem portala iNaturalist // Lomonosovskie chteniya. Materials of the annual scientific conference MSU. Sevastopol, 2021. P. 27-28.]

Крапивин А.Д., Панасенко Н.Н., Матузов А.В. Флора города Брянска на платформе iNaturalist // Разнообразие растительного мира, 2022. № 4 (15). С. 38–42 [Krapivin A.D., Panasenko N.N., Matuzov A.V. Flora goroda Bryanska na platforme iNaturalist // Diversity of plant world, 2022. N 4(15). P. 38–42]

Красная книга – грибы Тульской области // iNaturalist, 2021. [Электронный ресурс] Режим доступа: // <https://www.inaturalist.org/projects/krasnaya-kniga-griby-tul'skoy-oblasti>, свободный. Дата обращения 15.12.2022. [Krasnaya kniga – griby Tul'skoi oblasti // iNaturalist, 2021. [Electronic resource] Access mode: // <https://www.inaturalist.org/projects/krasnaya-kniga-griby-tul'skoy-oblasti>, free. Date of the application 15.12.2022.]

Красная книга Тульской области: лишайники и грибы. Официальное издание / правительство Тульской области; министерство природных ресурсов и экологии Тульской области; под ред. Е. Э. Мучник и Т.Ю. Светашевой. — Тула: Аквариус, 2021. — 152 с. [Krasnaya kniga Tul'skoi oblasti: lishainiki i griby. Ofitsial'noe izdanie / pravitel'stvo Tul'skoi oblasti; ministerstvo prirodnykh resursov i ekologii Tul'skoi oblasti; ed. E. E. Muchnik i T.Yu. Svetashevoi. Tula: Akvarius, 2021. 152 p.]

Красная книга Тульской области: растения и грибы: официальное издание / Администрация Тульской области; Департамент Тульской области по экологии и природным ресурсам; Центр охраны дикой природы; под ред. А.В. Щербакова – Тула: Гриф и К, 2010. – 393 с. [Krasnaya kniga Tul'skoi oblasti: rasteniya i griby: ofitsial'noe izdanie / Administratsiya Tul'skoi oblasti; Departament Tul'skoi oblasti po ekologii i prirodnykh resursam; Tsentr okhrany dikoi prirody; pod red. A.V. Shcherbakova – Tula: Grif i K, 2010. – 393 p.]

Светашева Т.Ю., Лакомов А.Ф., Привалова М.В., Смирнова Е.В., Максимова Т.В. Международная интернет-платформа iNaturalist как база наблюдений растений Красной книги Тульской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2020. Т. 14. № 4. С. 549-559. [Krasnaya kniga Tul'skoi oblasti: rasteniya i griby: ofitsial'noe izdanie / Administratsiya Tul'skoi oblasti; Departament Tul'skoi oblasti po ekologii i prirodnykh resursam; Tsentr okhrany dikoi prirody; pod red. A.V. Shcherbakova – Tula: Grif i K, 2010. – 393 p.]

Серёгин А. П., Бочков Д. А., Шнер Ю. В., Гарин Э. В., Майоров С. Р. и др. 2020. Флора России на платформе iNaturalist: большие данные о биоразнообразии большой страны // Журн. общ. биол. Т. 81. № 3. С. 223–233. DOI 10.31857/S0044459620030070 [Seregin A. P., Bochkov D. A., Shner Yu. V., Garin E. V., Maiorov S. R. i dr. 2020. Flora Rossii na

platforme iNaturalist: bol'shie dannye o bioraznoobrazii bol'shoi strany // Biology Bulletin Reviews. V. 81. N 3. P. 223–233. DOI 10.31857/S0044459620030070]

Шашков М.П. Находки iNaturalist как источник данных для изучения биоразнообразия России и их качество // Информационные технологии в исследовании биоразнообразия. материалы III Национальной научной конференции с международным участием, посвященной 100-летию со дня рождения академика РАН П. Л. Горчаковского. 2020. С. 554-557. [Shashkov M.P. Nakhodki iNaturalist kak istochnik dannykh dlya izucheniya bioraznoobraziya Rossii i ikh kachestvo // Informatsionnye tekhnologii v issledovanii bioraznoobraziya. materialy III Natsional'noi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchenoi 100-letiyu so dnya rozhdeniya akademika RAN P. L. Gorchakovskogo. 2020. P. 554-557.]

*Aurantiporus croceus* // iNaturalist, 2022. [Электронный ресурс] Режим доступа: // <https://www.inaturalist.org/observations/112825325>, свободный. Дата обращения 15.12.2022. [*Aurantiporus croceus* // iNaturalist, 2022. [Electronic resource] Access mode: // <https://www.inaturalist.org/observations/112825325>, free. Access date 15.12.2022].

*Clavariadelphus pistillaris* // iNaturalist, 2022. [Электронный ресурс] Режим доступа: // <https://www.inaturalist.org/observations/97528520>, свободный. Дата обращения 15.12.2022. [*Clavariadelphus pistillaris* // iNaturalist, 2022. [Electronic resource] Access mode: // <https://www.inaturalist.org/observations/97528520>, free. Access date 15.12.2022.]

Chandler M, See L, Copas K, Bonde AZ, López BC, Danielsen F, Legind JK, Masinde S, Miller-Rushing A, Newman G, Rosemartin A, Turak E (2017) Contribution of citizen science towards international biodiversity monitoring. *Biological Conservation* 213: 280- 294. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.004>

Filippova N.V., Ageev D.V., Basov Yu.M., Bilous V.V., Bochkov D.A., Bolshakov S.Yu., Bushmakova G.N., Butunina E.A., Davydov E.A., Esengeldenova A.Yu., Filippov I.V., Filippova A.V., Gerasimov S.V., Kalinina L.B., Kinnunen J., Korepanov A.A., Korotkikh N.N., Kuzmin I.V., Kvashnin S.V., Mingalimova A.I., Nakonechnyi N.V., Nurkhanov R.N., Popov E.S., Potapov K.O., Rebriev Yu.A., Rezyvi A.S., Romanova S.R., Strus T.L., Sundström C., Svetasheva T.Yu., Tabone M., Tsarakhova S.G., Vasina A.L., Vlasenko A.V., Vlasenko V.A., Yakovchenko L.S., Yakovlev A.A., Zvyagina E.A. 2022. Crowdsourcing fungal biodiversity: revision of iNaturalist observations in Northwestern Siberia // *Nature Conservation Research*. Vol. 7 (Suppl.1). P. 64–78. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2022>

FunDiS West Coast Rare Fungi Challenge // iNaturalist, 2021. [Electronic resource] Access mode: // <https://www.inaturalist.org/projects/fundis-west-coast-rare-fungi-challenge-ef75a1f8-d488-48f4-ae6c-d0a8c64a9fb3>, free. Access date 15.12.2022.

Funga of Tula Oblast – Грибы Тульской области // iNaturalist, 2021. [Электронный ресурс] Режим доступа: // <https://www.inaturalist.org/projects/funga-of-tula-oblast-griby-tulskoy-oblasti>, свободный. Дата обращения 15.12.2022. [Funga of Tula Oblast – Griby Tul'skoy Oblasti // iNaturalist, 2021. [Electronic resource] [Electronic resource] Access mode: // <https://www.inaturalist.org/projects/funga-of-tula-oblast-griby-tulskoy-oblasti>, free. Access date 15.12.2022].

*Holwaya mucida*, 2022. [Электронный ресурс] Режим доступа: <https://www.inaturalist.org/observations/92099933>, свободный. Дата обращения 15.12.2022. [*Holwaya mucida* // iNaturalist, 2022. [Electronic resource] Access mode: // <https://www.inaturalist.org/observations/92099933>, free. Access date 15.12.2022].

*Lycoperdon mammiforme* // iNaturalist, 2022. [Электронный ресурс] Режим доступа: // <https://www.inaturalist.org/observations/93749858>, свободный. Дата обращения 15.12.2022. [*Lycoperdon mammiforme* // iNaturalist, 2022. [Electronic resource] Access mode: // <https://www.inaturalist.org/observations/93749858>, free. Access date 15.12.2022].

Seregin AP, Bochkov DA, Shner JV, Garin EV, Pospelov IN, Prokhorov VE, Golyakov PV, Mayorov SR, Svirin SA, Khimin AN, Gorbunova MS, Kashirina ES, Kuryakova OP, Bolshakov BV, Ebel AL, Khapugin AA, Mallaliev MM, Mirvoda SV, Lednev SA, Nesterkova DV, Zelenova NP, Nesterova SA, Zelenkova VN, Vinogradov GM, Biryukova OV, Verkhosina AV, Zyrianov AP, Gerasimov SV, Murtazaliev RA, Basov YM, MarchenkovaKYu, Vladimirov DR, Safina DB, Dudov SV, Degtyarev NI, Tretyakova DV, Chimitov DG, Sklyar EA, Kandaurova AN, Bogdanovich SA, Dubynin AV, Chernyagina OA, Lebedev AV, Knyazev MS, MitjushinaIYu, Filippova NV, Dudova KV, Kuzmin IV, Svetasheva TYu, Zakharov VP, Travkin VP, Magazov YO, TeploukhovVYu, Efremov AN, Deineko OV, Stepanov VV, Popov ES, Kuzmenkin DV, Strus TL, Zarubo TV, Romanov KV, Ebel AL, Tishin DV, ArkhipovVYu, Korotkov VN, Kutueva SB, Gostev VV, Krivosheev MM, Gamova NS, Belova VA, Kosterin OE, Prokopenko SV, Sultanov RR, Kobuzeva IA, Dorofeev NV, Yakovlev AA, Danilevsky YV, Zolotukhina IB, Yumagulov DA, Glazunov VA, Bakutov VA, Danilin AV, Pavlov IV, Pushay ES, Tikhonova EV, Samodurov KV, Epikhin DV, Silaeva TB, Pyak AI, Fedorova YA, Samarin ES, Shilov DS, Borodulina VP, Kropocheva EV, Kosenkov GL, Bury UV, Mitroshenkova AE, Karpenko TA, Osmanov RM, Kozlova MV, Gavrilova TM, Senator SA, Khomutovskiy MI, Borovichev EA, Filippov IV, Ponomarenko SV, Shumikhina EA, Lyskov DF, Belyakov EA, Kozhin MN, Poryadin LS, Leostrin AV (2020) "Flora of Russia" on iNaturalist: a dataset. *Biodiversity Data Journal* 8: e59249. <https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e59249>

*Suillellus queletii* // iNaturalist, 2022. [Электронный ресурс] Режим доступа: // <https://www.inaturalist.org/observations/98596516>, свободный. Дата обращения 15.12.2022. [*Suillellus queletii* // iNaturalist, 2022. [Electronic resource] Access mode: // <https://www.inaturalist.org/observations/98596516>, free. Access date 15.12.2022]

Wilson, N., Hollinger, J., et al. 2006-present. Mushroom Observer. [Electronic resource] Access mode: <https://mushroomobserver.org>. Access date 15.12.2022.

Поступила в редакцию: 20.12.22  
Переработанный вариант: 30.12.22  
Опубликовано: 30.12.22