

ЭКОЛОГИЯ

УДК 551.510+556+631.46

doi: 10.17223/19988591/31/12

Е.В. Порохина, Л.И. Инишева, В.А. Дырин

Томский государственный педагогический университет, г. Томск, Россия

Биологическая активность и сезонные изменения CO_2 и CH_4 в торфяных залежах эвтрофного болота

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки
(госзадание ТГПУ № 174).

Формирование газового режима и высвобождение углерода в виде CO_2 и CH_4 определяют активность биохимических процессов, протекающих в торфяных залежах. Изучены биохимическая активность и сезонная динамика CO_2 и CH_4 в торфяных залежах эвтрофного болота Таган. Установлено, что среди исследуемых групп микроорганизмов естественной и антропогенной торфяной залежи преобладают амилотические микроорганизмы. Содержание аммонификаторов с глубиной увеличивается во втором метре залежи. Актиномицетный мицелий наблюдался как в аэробной, так и в анаэробной части торфяных залежей, в то время как грибной мицелий – только до глубины 2 м. Выявлены высокие показатели каталазы и полифенолоксидазы в естественной торфяной залежи, а пероксидазы – в антропогенной залежи. Обнаружено, что при состоянии полного затопления в торфяных залежах формируется микро мозаичная анаэробно-аэробная среда, содержащая газовую фазу, в том числе кислород. Показано, что накопление CO_2 и CH_4 в торфяной залежи происходит на глубине 1–3 м. Максимальная концентрация CH_4 в торфяной залежи отмечается в мае и сентябре, CO_2 – в верхнем слое (0–25 см) в мае. Биохимические процессы активно проходят как в аэробной, так и анаэробной части торфяной залежи. Динамика биохимических процессов зависит от погодных условий года и месяцев вегетационного периода.

Ключевые слова: эвтрофное болото; ферменты; микроорганизмы; динамика; газовый режим.

Введение

За последние 17–18 тыс. лет атмосфера аккумулировала не менее 170 млрд тонн углерода (С), и средняя скорость аккумуляции составляла 20–30 млн тонн С/год. Пул органического углерода увеличился с 625 млрд тонн (Гт) углерода (существовавший 18 000 лет назад) до 2 100 Гт углерода в настоящее время [1]. Оценка пулов и потоков углерода как между составляющими биогеоценоз компонентами, так и с внешней средой является в настоящее время первоочередной задачей экологии, без решения которой

нельзя оценить как современную биосферную роль экосистем, так и их динамику в будущем. В увеличении почвенного пула углерода, несомненно, оказалась велика роль развития болот и накопления в них торфа. Каждый пятый гектар площади России занят болотами, а по запасам торфа Россия занимает первое место в мире. Ценность подобных экосистем будет в дальнейшем возрастать. Формирование газового режима и высвобождение углерода в виде CO_2 и CH_4 определяет интенсивность биохимических процессов, протекающих в торфяных залежах. Вместе с тем количественные аспекты биологического режима в торфяных залежах остаются малоизученными, несмотря на большое значение болот в проблеме круговорота углерода в биосфере. Поэтому целью исследования являлось изучение динамики биологической активности и газового режима на примере эвтрофного болота Таган в погодных условиях 2008–2013 гг.

Материалы и методики исследования

Эвтрофное болото Таган площадью 4 068 га располагается по болотному районированию в пределах Северобарабинского округа подтаежных эвтрофных осоково-гипновых болот [2]. На данной территории процесс заболачивания протекает менее интенсивно, по сравнению с таежной зоной [3]. В настоящее время растительность торфяного болота переживает в основном эвтрофную фазу развития и представлена древесно-осоковым, осоковым, осоково-сфагновым и травяно-кустарничковыми фитоценозами. На этой территории отмечается активный линейный прирост торфяных отложений со средней скоростью 1,1 мм/год, что обусловлено высокой биологической продуктивностью, характерной для болотных комплексов травяно-гипнового типа. Болото расположено в древней ложбине стока р. Томи. Подстилающими породами служат пески, супеси и суглинки. На болоте для исследования выделено три пункта наблюдений.

Пункт 1 (п. 1) представляет собой естественный участок ($56^{\circ}21'\text{СШ}$, $84^{\circ}47'\text{ВД}$). Древесный ярус представлен берёзой, редкими угнетёнными соснами, в травянистом ярусе преобладают осоки, папоротники, крапива. Мощность торфяной залежи (ТЗ), подстилаемой заиленными песками, составляет 3 м, возраст – 3445 ± 50 лет (СОАН-7645). Торфяная залежь сложена травяным и древесно-травяным торфом со степенью разложения от 25 (с поверхности) до 55% на глубине 3 м. Зольность варьирует от 6,63 до 17,24%, pH сол изменяется в пределах 5,6–6,1 (табл. 1).

Пункт 2 (п. 2) расположен на расстоянии 75–100 м от п. 1 ($56^{\circ}21'\text{СШ}$, $84^{\circ}48'\text{ВД}$) и представляет собой участок агролесомелиорации, проведенной в 70-х гг. под сосновые посадки. Растительность аналогична п. 1. Вдоль исследуемого участка проведены борозды глубиной 0,5 м и расстоянием между бороздами 2–3–4 м. Мощность ТЗ на этом пункте также составляет около 3 м, возраст – 3465 ± 140 лет (СОАН-7646). Торфа, слагающие торфяную за-

лежь, хорошо разложившиеся (30–50%), имеют слабокислую и нейтральную реакцию среды (pH_{сол} = 5,7–6,6). В отличие от залежи п. 1 гипновый мох присутствует здесь на глубине 2–3 м (в п. 1 вахта в составе торфа обнаруживается в верхнем слое 0–1 м).

Пункт 3 (п. 3) является естественным участком (56°14' СШ, 84°30' ВД) и генетическим центром болота Таган (возраст – 4035±50 лет, СОАН-7644). В древесном ярусе преобладают лиственница, сосна, наземный ярус представлен в основном осокой на кочках. Торфяная залежь до 3 м сложена вахтовым, древесно-травяным, травяным, осоковым и древесным торфом. За торфом следует сапропель, который залегает с 320 до 375 см. Торфа п. 3 отличаются более высокими показателями степени разложения (35–55%), зольности (9,74–30,25%) и нейтральной реакцией среды (pH_{сол} = 6,4–6,9) [4].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Характеристика общетехнических свойств торфов в торфяных залежах
[Characteristic of peat properties in peat deposits]

Глубина, м [Depth, m]	Виды торфа [Types of peat]	R, %	A, % [Ash content, %]	pH сол [pH]
Пункт 1 [point 1]				
0–1	Травяной, травяно-гипновый [grass, grass-hypnum]	25–35	<u>6,63–11,17</u> 9,59	<u>5,5–5,6</u> 5,78
1–2	Травяной, древесно- травяной, осоковый [grass, woody-grass, sedge]	30–40	<u>10,32–12,09</u> 11,06	<u>5,6–6,0</u> 5,8
2–3	Древесный, травяной, древесно-травяной [woody, grass, woody-grass]	40–55	<u>8,89–17,24</u> 11,78	<u>6,1–6,2</u> 6,1
Пункт 2 [point 2]				
0–1	Древесный, травяной, древесно-травяной [woody, grass, woody-grass]	30–35	<u>5,10–14,40</u> 10,45	<u>5,7–6,2</u> 5,9
1–2	Древесно-травяной древесный [woody- grass, woody]	35–50	<u>8,50–14,10</u> 10,52	<u>5,8–6,6</u> 6,1
2–3	Гипново-осоковый [hypnum-sedge]	45	<u>9,18–11,32</u> 10,25	<u>5,9–6,0</u> 5,9
Пункт 3 [point 3]				
0–1	Вахтовый [buckbean]	35–45	<u>9,74–29,53</u> 16,55	<u>6,4–6,5</u> 6,4
1–2	Древесно-травяной, вахтовый, травяной [wood-grass, buckbean, grass]	35–40	<u>10,82–15,29</u> 13,41	<u>6,4–6,5</u> 6,5
2–3	Травяной, осоковый, древесный [grass, sedge, wood]	35–55	<u>13,58–30,25</u> 22,39	<u>6,5–6,9</u> 6,7

Примечание. Числитель – экстремальные значения; знаменатель – среднее значение; R – степень разложения; A – зольность.

[Note. Numerator shows extreme values; denominator is the mean value; R - Degree of peat decomposition (%); A - Ash content (%)].

В период с мая по сентябрь проводились наблюдения за уровнем болотных вод (УБВ) [5, 6] и температурой. Температурный режим изучали с помощью стационарных датчиков «Термохрон» (цифровые логгеры температуры DS1922L фирмы MAXIM с разрешением 0,0625 и точностью 0,5°C). Заложены штанги с камерами для определения газового режима «реперс»-методом [7]. Анализ газового состава проводился на газовом хроматографе «Кристалл-5000.1» по ГОСТ 23781–87. Датирование торфяных залежей выполнено на радиоуглеродной установке «QUANTULUS-1220» в Институте геологии СО РАН (г. Новосибирск). Общую численность и биомассу микроорганизмов определяли прямым методом с использованием люминесцентной микроскопии [8].

Численность аммонификаторов и амилаolitikов изучали классическими методами, путем высева почвенных суспензий на диагностические среды: мясо-пептонный агар (МПА) и крахмало-аммиачный агар (КАА) в трех повторностях [8]. Активность каталазы, полифенолоксидазы и пероксидазы (ПФО и ПД) определяли по стандартным методикам [9, 10]. Кatalазную активность выражали в мл O_2 за 2 мин на 1 г сухого торфа (далее по тексту – ед.), активность ПФО и ПД – в мг 1,4-бензохинона за 30 мин на 1 г сухого торфа (далее – ед.). Все лабораторные исследования проводились в Испытательной лаборатории ТГПУ (№ РОСС RU.0001.516054). Статистическая обработка результатов анализов и построение графиков выполнены в пакете Microsoft Office Excel. Данные на графиках представлены в виде средних арифметических с доверительным интервалом 0,95.

Результаты исследования и обсуждение

Комплексным показателем погодных условий является гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК). По значениям ГТК наиболее близки к среднесулетнему вегетационные периоды 2009 и 2011 гг., более сухие – 2008, 2010, 2012 и 2013 гг. (табл. 2).

Но и по отдельным месяцам соотношение тепла и влаги распределялось неравномерно. Так, в 2011 г. средний за вегетационный период показатель ГТК сформировался за счет очень влажного и холодного июля, остальные месяцы были достаточно сухими. Особо контрастными погодными условиями характеризовались 2008, 2011 и 2013 гг.

В данных погодных условиях формировался биохимический режим эвтрофного болота. Ранее проведенными исследованиями показано, что торфяные залежи существенно различаются по условиям торфогенеза. Наибольшее влияние погодные условия оказывают на верхний метровый слой ТЗ. Ниже по профилю изменения температуры воздуха не влияют, и температура ТЗ практически постоянна (рис. 1).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Гидротермический коэффициент за вегетационные
периоды 2008–2013 гг., ГМС Томск**
[Hydrothermal coefficient during vegetative periods of 2008-2013]

Годы [Years]	Месяцы [Month]					Май–сентябрь [May–September]
	май [May]	июнь [June]	июль [July]	август [August]	сентябрь [September]	
ГТК по Селянину [Hydrothermal coefficient according to Selyaninov]						
2008	2,9	1,2	0,3	0,9	1,0	1,3
2009	1,3	1,5	1,8	1,3	0,8	1,5
2010	0,9	0,7	1,0	0,7	0,5	0,8
2011	0,8	0,9	3,6	0,2	0,4	1,4
2012	1,1	0,5	0,4	1,6	1,8	1,1
2013	0,2	1,1	0,2	1,5	1,3	0,9
Среднеголетний ГТК [Long-time average hydrothermal coefficient]	0,8	1,7	1,8	1,6	1,5	1,5

Нижний метровый слой трехметровой ТЗ прошел стадию торфогенеза много раньше, и на этой глубине преобладает процесс полимеризации. Выше к поверхности превращение органических остатков находится в промежуточной стадии между ниже и выше находящимися горизонтами. Верхний метровый слой только подступает к стадии гумификации. Таким образом, для последующего анализа ТЗ поделена нами на три метровых слоя.

Следует отметить, что существенный фактор – антропогенный, который оказывает влияние на протекающие процессы. На рис. 1 хорошо заметно отличие температурного режима в течение года в естественной ТЗ (п. 1) и подверженной агролесомелиорации ТЗ (п. 2), несмотря на практически аналогичный ботанический состав ТЗ. Так, процесс оттаивания раньше начинался в п. 2 и с недельным отставанием начинался процесс оттаивания в ТЗ п. 1. Далее в течение вегетационного периода отмечался более контрастный температурный режим в ТЗ п. 2. Изменения температуры воздуха в летний период сказывались до глубины 40 см. В глубже расположенных слоях ТЗ температурные кривые имели более сглаженный вид. Среднегодовые УБВ в п. 2 на протяжении всех вегетационных периодов ниже УБВ в п. 1 и 3 на 20–40 см (рис. 2).

Наибольший интервал колебаний УБВ составил 55 см на п. 1, 70 см на п. 2 и 44 см на п. 3. На протяжении вегетационного периода отмечался весенний подъем УБВ к поверхности, с середины июня происходило постепенное снижение УБВ, и в сентябре – их подъем до 10–30 см от поверхности в зависимости от погодных условий года.

Рассмотрим численность эколого-трофических групп аэробных микроорганизмов (аммонификаторов и амилаolitikов), а также показатели ферментативной активности (табл. 3). В ТЗ эвтрофного типа процесс аммони-

фикации выражен хорошо, что подтверждается пулом аммонифицирующих микроорганизмов. Пункты 1 и 2 близки по содержанию аммонификаторов, в то время как в ТЗ п. 3 в первом метре от поверхности минимальные показатели численности аммонификаторов (0,26 млн КОЕ/ г с.т. существенно ниже, чем в п. 1 и 2, но средние показатели приближались к значениям аммонификаторов в верхнем метровом слое ТЗ п. 1.

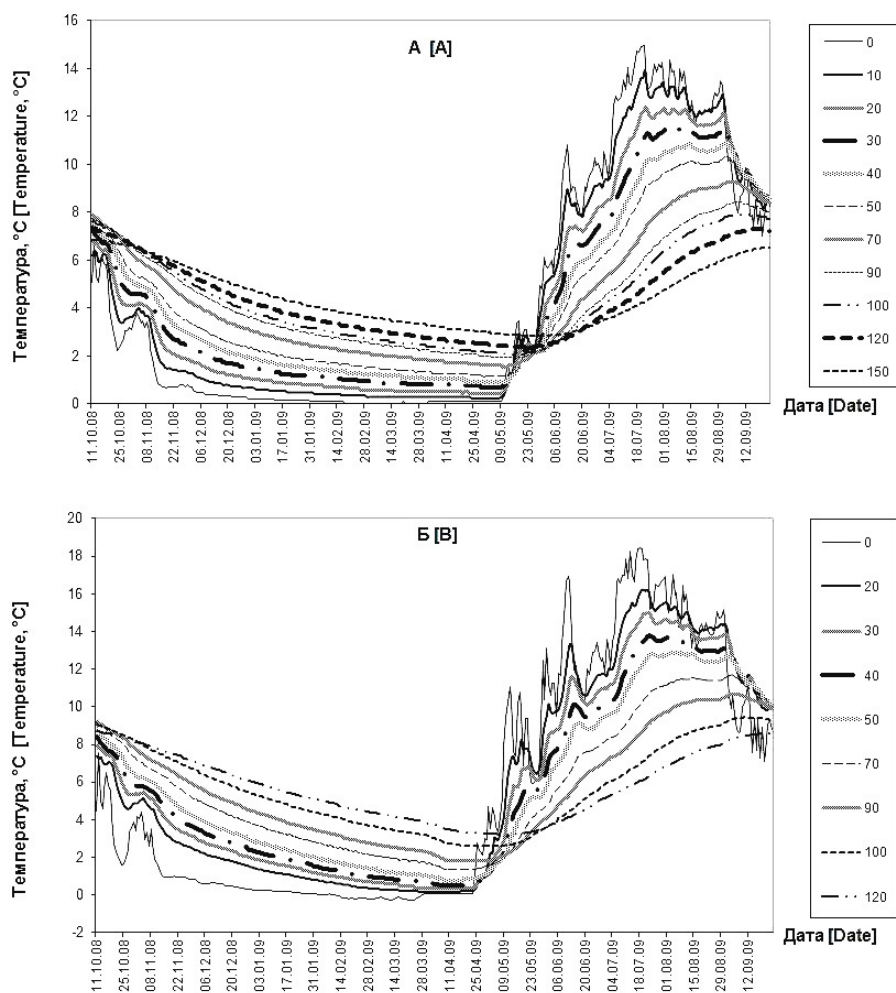


Рис. 1. Годовое изменение температуры в торфяной залежи п. 1 (А) и п. 2 (Б), Линия «0» – температура воздуха на высоте 2 м. Тип линии означает температуру торфяной залежи на соответствующей глубине
[Fig. 1. Dynamics of temperature in peat deposits for vegetation period, point 1 (A) and point 2 (B), 0 line - air temperature at 2 m]

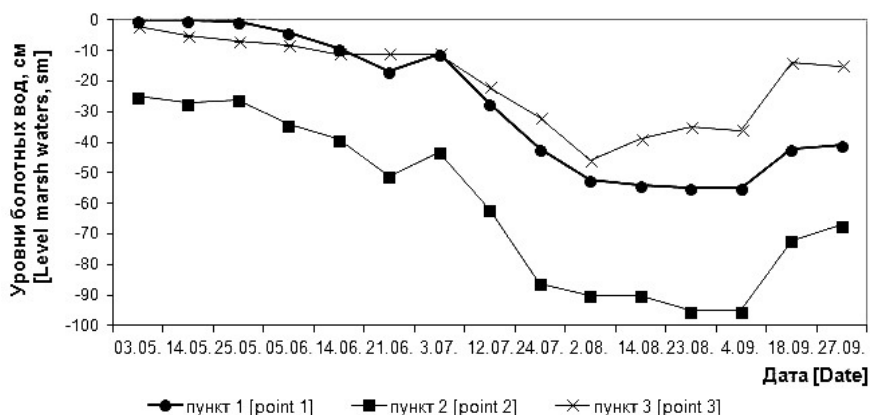


Рис. 2. Среднегодовная динамика уровней болотных вод (УБВ) на пунктах наблюдений (пункты 1–3) за период май–сентябрь 2009–2013 гг.

[Fig. 2. Long-time average dynamics of level marsh waters (LMW) at observation points (points 1-3), May-September 2009-2013]

Глубже по профилю ТЗ (второй и третий метр) отмечалось увеличение численности аммонификаторов по экстремальным показателям в п. 1 и 3, а в ТЗ п. 2 их содержание практически оставалось в прежних значениях. В целом можно отметить общую закономерность, что количество аммонифицирующих микроорганизмов увеличивается во втором метре ТЗ, а глубже их численность снижается. Проведенный корреляционный анализ между численностью аммонификаторов и внешними факторами (температура, газовый режим) показал высокие коэффициенты корреляции (0,6–0,9) между численностью аммонификаторов на разных глубинах торфяной залежи и ее отсутствие с другими параметрами.

Значительно больше в ТЗ исследуемых пунктов микроорганизмов, усваивающих минеральный азот (микроорганизмы на КАА). Эти микроорганизмы отличались и экстремальными значениями и повышенными средними по сравнению с аммонификаторами. Как и аммонификаторы, аминолитики показывают корреляционную связь (выше 0,5) по взаимозависимости между слоями торфяной залежи, а также коррелируют с содержанием аммонификаторов. Аналогично поведению аммонификаторов выделяется второй метровый слой ТЗ по содержанию аминолитиков. Однако в ТЗ п. 2 эта закономерность нарушается: слои 0–1, 1–2 и 2–3 м характеризуются соответственно следующими средними значениями содержания аминолитиков: $116,49 \pm 1,44$, $148,81 \pm 3,57$ и $198,54 \pm 2,21$ млн КОЕ/г с.т. Таким образом, полученные результаты подтверждают существование одинаковых условий торфообразования в трех пунктах торфяного болота, имеющего в целом обширную площадь.

Обратимся к ферментативной активности. Одним из наиболее широко распространенных ферментов является каталаза, участвующая в процессах дыхательного обмена.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

**Экстремальные и средние показатели биологической активности
в торфяных залежах за вегетационные периоды 2009–2013 гг.**
[Extreme and average indicators of biological activity in peat
deposits during the vegetative periods of 2009-2013]

Глубина, м [Depth, m]	Численность аммонификаторов [Number of ammonifiers]	Численность амилолитиков [Number of amylolyticus]	Активность каталазы [Catalase activity], мл О ₂ /г за 2 мин [ml O ₂ /g/2 min]	Активность полифенолоксидазы [Polyphenol-oxidase activity]	Активность пероксидазы [Peroxidase activity]
	млн КОЕ/ г с.т. [mln CFU/ g d.p]			мг 1,4-бензохинона/г за 30 мин [mg of 1,4-benzoquinone/g/ 30 min]	
	Пункт 1 [point 1]				
0–1	<u>0,80–137,30</u> 55,03±1,66	<u>1,58–777,50</u> 87,92±1,51	<u>0,95–12,33</u> 5,86±0,37	<u>0,00–23,40</u> 1,90±0,24	<u>0,00–72,71</u> 30,57±0,72
1–2	<u>4,90–642,20</u> 154,33±4,74	<u>0,32–1000,80</u> 171,18±3,63	<u>1,13–10,63</u> 5,88±0,38	<u>0,00–11,21</u> 1,39±0,17	<u>5,74–93,86</u> 34,44±0,87
2–3	<u>6,11–364,21</u> 75,39±1,73	<u>14,30–593,28</u> 116,35±1,86	<u>0,00–9,09</u> 4,84±0,28	<u>0,00–14,33</u> 1,94±0,18	<u>0,00–88,22</u> 31,46±0,88
Пункт 2 [point 2]					
0–1	<u>2,70–318,42</u> 74,28±2,71	<u>0,32–882,5</u> 116,49±1,44	<u>0,76–9,83</u> 6,72±0,35	<u>0,24–7,48</u> 1,77±0,11	<u>9,64–74,69</u> 33,84±0,60
1–2	<u>1,90–308,46</u> 123,41±5,11	<u>0,06–497,10</u> 148,81±3,57	<u>0,00–8,17</u> 5,50±0,36	<u>0,12–4,75</u> 1,21±0,14	<u>12,26–97,27</u> 38,58±0,68
2–3	<u>1,17–321,2</u> 104,73±1,00	<u>2,51–1136,50</u> 198,54±2,21	<u>0,00–7,04</u> 5,47±0,33	<u>0,00–5,71</u> 1,94±0,12	<u>15,94–109,06</u> 45,17±1,04
Пункт 3 [point 3]					
0–1	<u>0,26–228,20</u> 53,31*	<u>0,50–760,10</u> 129,58*	<u>2,99–19,17</u> 10,47±1,28	<u>0,05–4,11</u> 1,83±0,06	<u>8,68–72,23</u> 38,96±0,81
1–2	<u>0,17–444,99</u> 97,58*	<u>0,80–1004,00</u> 254,78*	<u>0,00–16,07</u> 7,84±0,55	<u>0,19–10,44</u> 1,83±0,11	<u>7,60–103,60</u> 43,17±0,86
2–3	<u>0,26–188,29</u> 68,92*	<u>6,48–333,80</u> 145,22*	<u>0,00–12,30</u> 5,20±0,28	<u>0,11–7,38</u> 1,47±0,07	<u>6,37–65,41</u> 33,02±0,52

Примечание. С.т. – сухой торф; числитель – экстремальные значения за несколько лет; знаменатель – среднее значение за вегетационные периоды 2009–2013 гг. ± доверительный интервал; * – данные приведены без повторностей.

[Note. d.p. - dry peat; the numerator shows extreme values for several years; the denominator is the mean value during the vegetative periods of 2009-2013 ± confidence interval; * - data are given without replications].

Каталаза расщепляет ядовитую для живых организмов перекись водорода, образуемую при разложении высокомолекулярного органического

го вещества, и одновременно высвобождает кислород, который принимает участие в дальнейшем окислении органических соединений [11]. За годы исследований активность каталазы равномерно распределялась по профилю ТЗ, характеризуя наличие окислительных условий во всем профиле ТЗ п. 1–3. В исследуемых ТЗ преобладает каталаза биогенного происхождения. Более широкими экстремальными и средними значениями по активности каталазы выделялся п. 3, в ТЗ которого в слое 0–2 м активность каталазы в 2 раза выше, чем в ТЗ п. 1 и 2, что свидетельствует о более благоприятных окислительных условиях.

Изучению активности ферментов полифенолоксидазы (ПФО) и пероксидазы (ПД), в отличие от каталазы, в литературе уделялось значительно меньше внимания [12–15]. Согласно полученным нами данным самой высокой активностью ПФО как по экстремальным, так и по средним значениям характеризовалась ТЗ п. 1. При этом активность фермента одинаково высокая как в верхнем метровом слое, так и в слое 2–3 м (см. табл. 3). В ТЗ п. 3 высокие показатели ПФО активности наблюдались в верхнем слое 0–2 м. В ТЗ п. 2 по средним значениям активность ПФО достигала максимума в нижнем слое (2–3 м), в то время как в слое 1–2 м она была ниже в 1,6 раз.

Рассматривая активность ПД в ТЗ, можно отметить ее повышенную активность в ТЗ п. 2 (вариант с агролесомелиорацией), о чем свидетельствуют как экстремальные, так и средние значения фермента. При этом с глубиной активность ПД увеличивалась в 1,4 раза. Аналогичную закономерность увеличения активности ПД с глубиной отмечали ранее как на естественном участке эвтрофного болота Таган [16], так и на выработанном участке этого же болота [12]. В то же время в ТЗ п. 1 и 3 наблюдалась самая высокая активность ПД в среднем слое ТЗ (1–2 м). Интересно отметить, что такая же закономерность отмечалась в ТЗ п. 1 и 3 и в отношении содержания амилолитиков (см. табл. 3).

Однако более представительными в разрешении вопроса о состоянии микроорганизмов в ТЗ являются показатели активности микробиологических процессов. Поэтому нами проведены исследования бактериальных сообществ в ТЗ п. 1 и 2 люминесцентно-микроскопическим методом, который позволяет выявить как активный компонент микромицетного комплекса – мицелий, так и неактивный компонент – споры (табл. 4).

Бактерии по средним показателям преобладали в верхнем слое ТЗ п. 1 и 2. На глубине 1–2 м ТЗ происходило снижение их количества в 2 раза и почти в 5–7 раз – в нижнем слое (2–3 м) по сравнению с верхним слоем (0–1 м) ТЗ. Аналогичная закономерность отмечалась и по плотности грибных спор (средние данные). Активный компонент микромицетного комплекса – грибной мицелий – приурочен к верхним слоям, учитывая, что грибы являются строго аэробными организмами и только немногие виды могут развиваться на больших глубинах. Однако и в слое 1–2 м наблюдалась их активность, в то время как в слое 2–3 м грибной мицелий отсутствовал. Наибольшей

длиной грибного мицелия характеризовался верхний слой 0–1 м ТЗ п. 2 (вариант с агролесомелиорацией). В отличие от грибного мицелия актиномицетный мицелий в ТЗ п. 1 и 2 отмечался как в аэробных, так и в анаэробных слоях, снижаясь с глубиной.

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Средние показатели микробной биомассы в торфяных залежах
за вегетационные периоды 2012–2013 гг.**

[Mean values of microbial biomass in peat deposits during the vegetative periods of 2012–2013]

Глубина, м [Depth, m]	Численность бактерий, млрд клеток /г [Number of bacteria, billion cells/g]	Длина мицелия [Mycelium length]		Количество спор микро- мицетов, млн спор/г [Number of micromycetes' spores, mln/g]
		актиномицетов, м/г [actinomycetes, m/g]	микромикетов, м/г [micromycetes, m/g]	
Пункт 1 [point 1]				
0–1	60,9±7,3	210,7±19,4	12,9±2,3	24,3±4,5
	54,3±5,3	172,8±19,2	10,1±1,9	27,6±4,3
1–2	32,7±5,6	97,4±8,6	1,2±0,5	12,7±1,9
	30,1±4,7	66,2±7,2	0,7±0,2	12,8±2,3
2–3	8,4±0,9	3,6±1,6	0,0±0,0	5,1±0,9
	7,6±0,9	2,9±1,6	0,0±0,0	5,9±1,0
Пункт 2 [point 2]				
0–1	64,6±7,8	249,3±16,2	41,8±5,7	26,8±6,1
	59,3±8,1	214,9±17,8	22,5±5,2	27,4±6,9
1–2	35,1±3,9	102,4±6,2	2,3±0,4	14,1±2,6
	32,9±5,9	91,2±8,2	0,6±0,2	12,9±2,8
2–3	12,9±2,1	7,6±2,2	0,0±0,0	5,4±1,2
	9,5±1,6	9,7±1,7	0,0±0,0	4,2±1,2

Примечание. Числитель – среднее значение за вегетационный период 2012 г. ± доверительный интервал; знаменатель – среднее значение за вегетационный период 2013 г. ± доверительный интервал.

[Note. The numerator shows the mean value for the vegetative period of 2012 ± confidence interval; the denominator is the mean value during the vegetative period of 2013 ± confidence interval].

Представляет интерес рассмотреть динамику ферментов ПФО и ПД за 2012 г. (рис. 3). По погодным условиям (ГТК – 1,1 при среднемноголетнем ГТК – 1,5) год характеризовался как близкий к среднемноголетнему. В отдельные месяцы (июнь, июль) ГТК равен 0,4–0,5, т.е. отмечался засушливый период.

Если сравнить верхние и нижние слои ТЗ п. 1 и 2 по активности ПФО, то можно констатировать их одинаковую активность. Реакция на засушливые условия обозначилась в п. 1 на глубине 1–2 м. В торфяной залежи п. 2 снижение активности ПФО наблюдалось в весенний период и также на глубине 1–2 м. Пероксидазная активность равномерно распределялась по профилю ТЗ обоих пунктов с небольшим увеличением активности на глубине 2–3 м

в ТЗ п. 2. Таким образом, в отдельные годы, как в рассматриваемом случае, активность ферментов равномерно одинакова по всему профилю, независимо от разных условий УБВ, прогревания ТЗ и степени антропогенного воздействия.

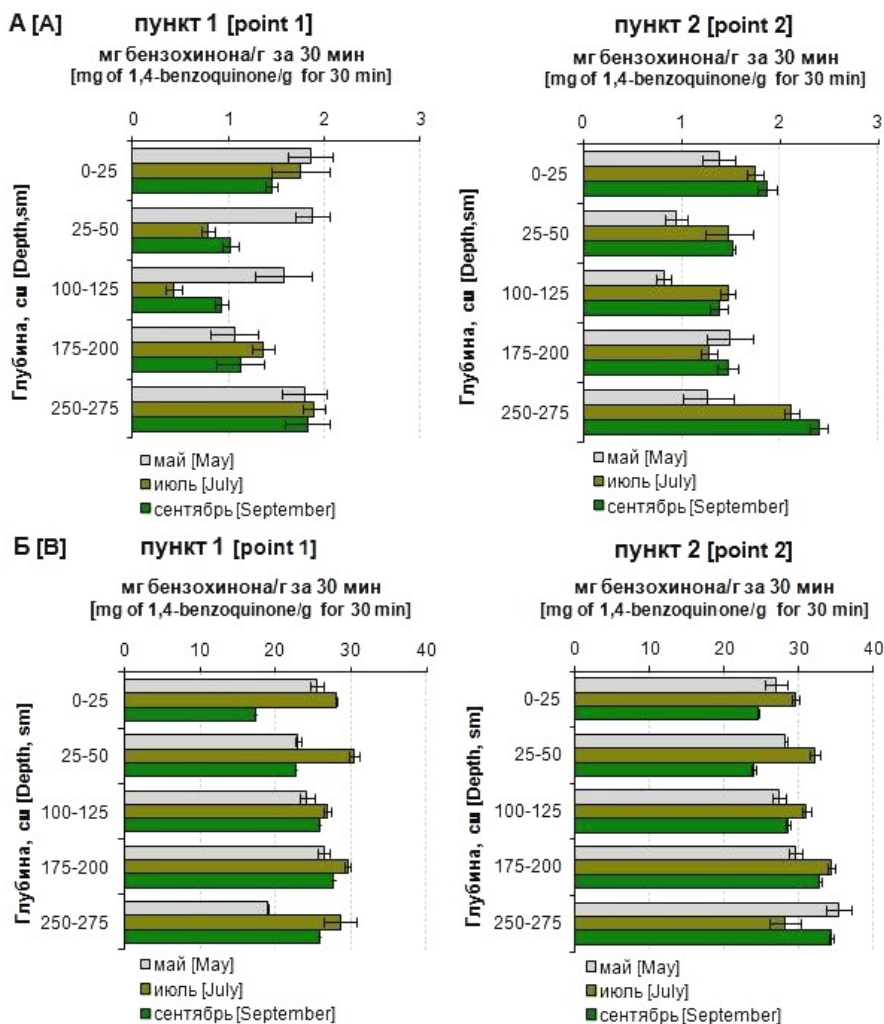


Рис. 3. Динамика полифенолоксидазной (А) и пероксидазной (В) активности в торфяных залежах, 2012 г.

[Fig. 3. Dynamics of polyphenol oxidase (A) and peroxidase (B) activity in peat deposits, 2012]

Учитывая обозначенные выше процессы, проанализируем за те же годы распределение по профилю ТЗ CO_2 и CH_4 как конечных результатов биохимических процессов. В торфяной залежи п. 1 экстремальные и средние

значения концентрации CH_4 постепенно увеличивались на глубине 1–2 м, а в слое 2–3 м по средним значениям – в 5 раз. На участке с агролесомелиорацией (п. 2) концентрации CH_4 в ТЗ выше при такой же закономерности увеличения концентрации CH_4 вниз по профилю. Похожая динамика отмечалась и в распределении по ТЗ CO_2 , и только в ТЗ п. 2 концентрации CO_2 практически одинаковы в слое 1–3 м. Таким образом, при анализе полученных данных выявлено, что вниз по профилю ТЗ происходит накопление и CH_4 , и CO_2 (табл. 5). Но выше отмечалось, что погодные условия по месяцам различались. Так, в 2012 г. при ГТК, близком к среднемноголетним значениям, выделялись засушливые июнь и июль. Соответственно корректировались УБВ при более низких уровнях в п. 2.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

**Содержание диоксида углерода и метана
в торфяных залежах, среднее за вегетационные периоды 2012–2013 гг., ммоль/л**
[Content of carbon dioxide and methane in peat deposits, the average
for the vegetative season, 2012–2013, mmol/L]

Глубина, м [Depth, m]	CH_4	CO_2
Пункт 1 [point 1]		
0–1	$0,07 \pm 0,02$	$0,22 \pm 0,04$
	0,03*	0,14*
1–2	$0,08 \pm 0,04$	$0,42 \pm 0,06$
	0,11*	0,29
2–3	$0,18 \pm 0,01$	$0,32 \pm 0,03$
	0,16*	0,52*
Пункт 2 [point 2]		
0–1	$0,02 \pm 0,01$	$0,16 \pm 0,03$
	0,03*	0,24*
1–2	$0,02 \pm 0,001$	$0,16 \pm 0,05$
	0,18*	0,43*
2–3	$0,19 \pm 0,02$	$0,28 \pm 0,02$
	0,27*	0,45*

Примечание. Числитель – среднее значение за вегетационный период 2012 г. \pm ошибка среднего; знаменатель – среднее значение за вегетационный период 2013 г.; * – данные приведены без повторностей.

[Note. The numerator is the mean value for the vegetative period of 2012 \pm error of the mean; the denominator is the mean value during the vegetative period of 2013; * - data are given without replications].

Концентрация CH_4 в естественной ТЗ п. 1 по профилю изменялась относительно равномерно, и наибольшая концентрация CH_4 наблюдалась в нижней части ТЗ (табл. 6). В мае по всей глубине ТЗ происходит увеличение концентрации CH_4 . В отличие от ТЗ п. 1 в антропогенной ТЗ п. 2 более интенсивно образование CH_4 протекало в нижних слоях залежи, особенно в сентябре, а в мае не происходило увеличения его концентрации, что отмечалось в п. 1. Среди исследуемых пунктов интенсивное образование CO_2 наблюдалось в естественной ТЗ п. 1. Значительных колебаний в образовании

CO_2 по месяцам в ТЗ п. 1 и 2 не выявлено, лишь в верхнем слое (0–25 см) в мае 2012 г. концентрация CO_2 примерно в 3–4 раза превысила летние и осенние значения.

Полученные результаты прежде всего интересны с позиций характеристики биологической активности всего профиля ТЗ до подстилающей породы. Ранее отмечаемые микробиологические особенности торфяных болот Сибири относились, главным образом, к сельскохозяйственным торфяным угодьям и анализ проводился в осушаемом метровом слое [17, 18]. Ниже расположенная торфяная залежь относилась к породе и считалась биологически инертной. Часто используемое учеными понятие активного и неактивного слоев (по разным авторам, деятельный и недейтельный слой; акротелм и катотелм) также свидетельствует об якобы «стерильности» ТЗ за пределами активного слоя.

Результаты исследований, приведенные в данной работе, доказывают активность микрофлоры (и споровой, и жизнедеятельной) в 3-метровом слое ТЗ. По отдельным группам микроорганизмы более активны именно в нижних слоях ТЗ. Среди эколого-трофических групп в торфяных залежах преобладают амилолитики. Совместные работы с учеными МГУ, в том числе и на исследуемом торфяном болоте Таган, подтвердили наличие микрофлоры по всему профилю ТЗ [19–22]. Динамика ферментов на протяжении вегетационного периода и по профилю ТЗ свидетельствует об отсутствии в залежи под затопленной поверхностью облигатно анаэробных условий. Так, активность по профилю каталазы (см. табл. 3) постепенно снижается к подстилающей породе: на глубине 0–1 м ТЗ п. 1 она составляет 5,86 ед., в слое 1–2 м – 5,88 ед., а в слое 2–3 м – 4,84 ед. В п. 2 при низких УБВ по сравнению с п. 1 (на 35 см ниже) по этим же глубинам активность каталазы определяется значениями 6,72, 5,50 и 5,47 ед. соответственно в слоях 0–1, 1–2 и 2–3 м ТЗ.

Данный факт предполагает возможное развитие факультативно-анаэробных форм микроорганизмов, что подтверждается результатами активности жизнеспособных микроорганизмов, в том числе и факультативно анаэробных. Эта точка зрения находит подтверждение и в работах других исследователей [23, 24]. Так, например, они установили, что среди аммонификаторов, помимо аэробных форм, встречаются и факультативно-анаэробные. Или другой пример. Так, длина актиномицетного мицелия имеет наибольшие значения в верхнем (0–1 м) слое ТЗ, но и на глубине 3 м его активность остается достаточно высокой, причем практически на протяжении всего вегетационного периода (см. табл. 4). Здесь активность актиномицетного мицелия связана с их гидролитической активностью и участием в процессе минерализации органического вещества. Кроме того, отдельные актиномицеты способны функционировать при содержании кислорода в воздухе 2% и менее. Процесс преобразования органического вещества в ТЗ микроорганизмами в течение вегетационного периода носит пульсирующий характер независимо от общего переувлажнения торфяного профиля (УБВ не опу-

скаются ниже 40 см), так как в ТЗ на любой глубине, согласно нашим исследованиям и работам других авторов [25], всегда присутствует свободный кислород. И это несмотря на тот факт, что специфической особенностью водного режима ТЗ болотных экосистем является состояние затопления.

Т а б л и ц а 6 [Table 6]

Динамика газового режима в торфяных залежах, 2012 г.
[Dynamics of gas regime in peat deposits, 2012]

Глубина, см [Depth, sm]	CH ₄ , ммоль/л [mmol/L]			CO ₂ , ммоль/л [mmol/L]		
	Май [May]	Июль [July]	Сентябрь [September]	Май [May]	Июль [July]	Сентябрь [September]
Пункт 1 [point 1]						
10	0,03±0,01	0,00±0,00	0,04±0,01	0,30±0,11	0,04±0,01	0,08±0,02
50	0,15±0,01	0,18±0,03	0,03±0,02	0,33±0,07	0,34±0,02	0,20±0,01
120	0,14±0,05	0,09±0,03	0,02±0,00	0,46±0,05	0,38±0,08	0,43±0,03
170	0,18±0,06	0,02±0,01	0,02±0,00	0,36±0,05	0,44±0,02	0,42±0,12
240	0,23±0,00	0,04±0,01	0,14±0,02	0,33±0,07	0,37±0,04	0,40±0,04
290	0,27±0,01	0,29±0,03	0,13±0,01	0,30±0,03	0,29±0,01	0,25±0,01
Пункт 2 [point 2]						
10	0,00±0,00	0,01±0,00	0,01±0,00	0,23±0,03	0,07±0,06	0,06±0,01
50	0,01±0,00	0,01±0,00	0,06±0,04	0,25±0,06	0,16±0,02	0,18±0,02
120	0,00±0,00	0,01±0,00	0,03±0,00	0,28±0,07	0,14±0,03	0,10±0,08
170	0,00±0,00	0,02±0,00	0,04±0,00	0,15±0,04	0,18±0,01	0,10±0,09
240	0,19±0,02	0,15±0,01	0,01±0,00	0,31±0,04	0,30±0,00	0,29±0,01
290	0,21±0,05	0,19±0,03	0,36±0,00	0,27±0,05	0,26±0,02	0,24±0,01

Примечание. Среднее значение за вегетационный период 2012 г. ± ошибка среднего.

[Note. The mean value for the vegetative period of 2012 ± error of the mean].

Таким образом, проявляющаяся биологическая активность (микробиологическая и энзимологическая) в ТЗ носит нерегулярный характер, не в полной мере зависящий от гидротермических условий. В результате таких биохимических процессов в ТЗ формируется газовый режим также нерегулярного характера. Поэтому оценка газовой функции может быть существенно занижена, поскольку часть газа аккумулируется в торфяной залежи (причем и CO₂, и CH₄), перераспределяясь в ней не только в газовой фазе, но и в адсорбированном состоянии. Выше нами рассмотрен газовый режим в средних значениях и в динамике по профилю ТЗ. Из проведенного анализа биохимической активности и газового режима эвтрофного болота обращает на себя внимание тот факт, что газовый режим в торфяной залежи довольно постоянен при разных внешних условиях. Но в торфяной залежи могут возникать различные условия, при которых газы будут выделяться или поглощаться. Это, например, может происходить за счет чередования аэробных и анаэробных условий (в приповерхностных слоях торфяной залежи). Этот факт подтверждает положение о доминирующей роли транспорта газа по растениям и конвекции газовой фазы по крупным каналам [25]. Кроме того, что касается CO₂, в условиях сезонного обводнения болота значительная

доля продуцируемого внутри торфяной залежи CO_2 поступает в болотные воды, а не в атмосферу в виде эмиссионного потока. Поскольку в ТЗ содержится в десятки и сотни раз больше CO_2 , чем в атмосфере, а растворимость этого газа достаточно высока, в болотных водах будет аккумулироваться CO_2 в больших количествах. Таким образом, двухфазная система «болотная вода–газ» требует учета закономерностей карбонатно-кальциевого равновесия и его обратимости в растворах. А это в свою очередь ставит перед исследователями ряд проблем количественного описания подобных явлений.

Как отмечают авторы [26], «антипарниковая» функция болот выглядит весьма скромно – в мировом масштабе они компенсируют лишь 0,8–2,6% углерода техногенных источников и 1,8–5% глобального прироста CO_2 в атмосфере. Для России эти показатели составляют соответственно 0,3 и 0,6%. Поэтому значение болотных экосистем заключается не в интенсивности стока углерода, а в его запасах, которые накапливаются на протяжении веков в составе торфяной залежи [27–29].

Выводы

1. Установлено преобладание амилалитических микроорганизмов среди эколого-трофических групп исследуемых аэробных микроорганизмов в естественной и антропогенной торфяной залежи. Содержание аммонификаторов и амилалитиков в ТЗ увеличивалось, преимущественно, во втором метре ТЗ, а далее вниз их численность снижалась. Высокие коэффициенты корреляции между микроорганизмами по слоям торфяной залежи подтверждают их взаимозависимость и их потенциальную активность по всей торфяной залежи.

2. Выявлена динамика показателей обилия микроорганизмов по всем пунктам эвтрофного болота. Бактерии и споры грибов обнаруживали по всему профилю вплоть до подстиляющей породы, мицелий грибов и актиномицетов – на выборочных глубинах торфяной залежи. Для бактерий обнаружена тенденция равномерного распределения или плавного уменьшения численности вниз по профилю торфяной залежи. Количество спор микромицетов мало варьировало по профилю, но иногда было выше в более глубоких слоях торфяной залежи, чем в активном слое; мицелий обнаружен преимущественно в активном слое залежи.

3. Изучение динамики активности отдельных оксидоредуктаз позволили выявить следующую закономерность: в анаэробных слоях ТЗ активно протекают процессы гумификации, что подтверждается показателями активности полифенолоксидазы и пероксидазы. В результате микробиологических и энзимологических процессов под переувлажненным поверхностным слоем торфяных залежей формируется микромозаичная анаэробно-аэробная среда, которая содержит в газовой фазе, в том числе кислород.

4. Биохимические процессы активно происходят как в аэробной, так и в анаэробной части торфяной залежи. В количественном и корреляционном отношении внешние параметры (годы, температура) менее значимы, чем

слои торфяной залежи. Динамика биохимических процессов зависит от погодных условий года и месяцев вегетационного периода.

Литература

1. Кобак К.И. Биотические компоненты глобального углеродного цикла. СПб. : Гидрометеиздат, 1988. 246 с.
2. Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Березина Н.А., Инишева Л.И., Курнишкова Т.В., Слукса З.А., Толпышева Т.Ю., Шведчикова Н.К. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула : Гриф и К°, 2001. 584 с.
3. Инишева Л.И., Березина Н.А. Возникновение и развитие процесса заболачивания на Западно-Сибирской равнине // Вестник Томского государственного университета. 2013. № 366. С. 172–179.
4. Инишева Л.И., Головченко А.В., Бубина А.Б., Голубина О.А. Характеристика биохимических процессов в эвтрофных и мезотрофных болотах Сибири // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2009. Т. 89, № 11. С. 207–212.
5. Указания по производству снегомерных наблюдений на гидрометеорологических станциях и постах. Л. : Гидрометеиздат, 1965. 408 с.
6. Инишева Л.И., Голубина О.А. Болотообразовательный процесс. Проведение полевых исследований на болотных стационарах. Томск : Изд-во ТГПУ, 2010. 67 с.
7. Айлрих Б., Бернс С.Ж., Штайнман Ф. Происхождение и циркуляция CH_4 и CO_2 в торфянике // Сокращение эмиссии метана. Новосибирск, 2000. С. 233–239.
8. Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д.Г. Звягинцева. М. : МГУ, 1991. 303 с.
9. Инишева Л.И., Ивлева С.Н., Щербакова Т.А. Руководство по определению ферментативной активности торфяных почв и торфов. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2003. 122 с.
10. Карягіна Л.А., Михайлоуская Н.А. Визначення актиності поліфенолаксідази і пераксидаз у ґлебі // Весці АН БССР. Серія сельскагаспадарчых навук. 1986. № 2. С. 40–41.
11. Савичева О.Г., Инишева Л.И. Биохимическая активность торфов разного ботанического состава // Химия растительного сырья. 2003. № 3. С. 41–50.
12. Инишева Л.И., Порохина Е.В., Аристархова В.Е., Боровкова А.Ф. Выработанные торфяные месторождения, их характеристика и функционирование. Томск : Изд-во ТГПУ, 2007. 225 с.
13. Михайловская Н.А., Миканова О. Взаимосвязь ферментативной активности с содержанием гумуса в дерново-подзолистой супесчаной почве // Вести Национальной Академии наук Беларуси. Серия аграрных наук. 2008. № 4. С. 49–53.
14. Baldrian P. Microbial enzyme-catalyzed processes in soils and their analysis // Plant Soil Environment. 2009. Vol. 55. P. 370–378.
15. German D.P., Weintraub M.N., Grandy A.S., Lauber C.L., Rinkes Z.L., Allison S.D. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies // Soil Biology and Biochemistry. 2011. Vol. 43. P. 1387–1397.
16. Шайдак Л.В., Инишева Л.И., Мейснер Т., Гака В., Стила К. Активность энзимов в окислительно-восстановительных процессах на двух глубинах Таганского болота // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2011. № 8. С. 70–77.
17. Жданникова Е.Н. Микробиологическая характеристика торфяно-болотных почв Томской области // Заболоченные леса и болота Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 170–182.

18. Загуральская Л.М. Микрофлора низинных болот Томской области / Кристаллоносные микроорганизмы и перспективы их использования в лесном хозяйстве. М. : Наука, 1967. С. 93–101.
19. Головченко А.В., Санникова Ю.В., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. Сапротрофный бактериальный комплекс верховых торфяников Западной Сибири // Микробиология. 2005. № 4. С. 545–551.
20. Инишева Л.И., Головченко А.В. Характеристика микробоценоза в торфяных залежах ландшафтного профиля олиготрофного торфогенеза // Сибирский экологический журнал. 2007. № 3. С. 363–373.
21. Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Кухаренко О.С., Якушев А.В., Семенова Т.А., Инишева Л.И. Структура микробных сообществ верховых и низинных торфяников Томской области // Почвоведение. 2012. № 3. С. 317–326.
22. Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г., Инишева Л.И., Кураков А.В., Смагин А.В., Зенова Г.М. и др. Функционирование микробных комплексов в верховых торфяниках. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2013. 128 с.
23. Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Зенова Г.М., Смагина М.В. Структура сапротрофного комплекса микроорганизмов в торфяниках // Микробиология. 1991. № 6. С. 155–164.
24. Гродницкая И.Д., Сорокин Н.Д. Почвенно-микробиологический мониторинг лесоболотных экосистем Западной Сибири // Почвоведение. 2004. № 8. С. 945–951.
25. Смагин А.В. Газовая функция почв. М. : Изд-во МГУ им. Ломоносова, 2005. 301 с.
26. Bridges E.M., Batjes N.H. Soil gaseous emissions and global climate change // Geography. 1996. Vol. 2. P. 155–169.
27. Tolonen K., Vasander H., Damman A.W., Clymo R.S. Preliminary estimates of long-term carbon accumulation and loss in the 25 boreal peatlands // Suo. 1993. Vol. 43, № 4–5. P. 277–280.
28. Vitt D.H., Beilman D.V., Halsey L.A. Spatial and temporal trends in carbon storage of peatlands of continental western Canada through the Holocene // Canadian Journ. of Earth Science. 2000. Vol. 37. P. 283–287.
29. Stephen J., Chapman S.J. Estimating carbon stocks in peatlands: the Scottish Experience // Proceedings of the 13th International Peat Congress. «After Wise Use – The Future of Peatlands» (8–13 June 2008, Tullamore, Ireland): Oral Presentations. Tullamore, Ireland. 2008. Vol. 1. P. 569–571.

Поступила в редакцию 15.10.2014 г.; повторно 20.02.2015 г.; принята 15.07.2015 г.

Авторский коллектив:

Порохина Екатерина Владимировна – канд. биол. наук, доцент кафедры биологии растений и биохимии биолого-химического факультета Томского государственного педагогического университета (г. Томск, Россия).

E-mail: porohkatrin@yandex.ru

Инишева Лидия Ивановна – проф., член-корреспондент РАН, д-р с-х. наук, профессор кафедры биологии растений и биохимии биолого-химического факультета Томского государственного педагогического университета (г. Томск, Россия).

E-mail: agroecol@yandex.ru

Дырин Владимир Алексеевич – канд. биол. наук, доцент, профессор кафедры биологии растений и биохимии биолого-химического факультета Томского государственного педагогического университета (г. Томск, Россия).

E-mail: agroecol@yandex.ru

Porokhina EV, Inisheva LI, Dyrin VA. Biological activity and seasonal changes of CO₂ and CH₄ in peat deposits of the eutrophic bog. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;3(31):157-176. doi: 10.17223/19988591/31/12. In Russian, English summary

Ekaterina V. Porokhina, Lidia I. Inisheva, Vladimir A. Dyrin

Tomsk State Pedagogical University, Tomsk, Russian Federation

Biological activity and seasonal changes of CO₂ and CH₄ in peat deposits of the eutrophic bog

The activity of biochemical processes specifies the formation of gas conditions in peat bog deposits. At the same time, quantitative aspects of biological process in peat deposits are scantily explored. The aim of this research was to investigate the dynamics of biological activity and gas conditions in natural (points 1 and 3) and anthropogenic (p. 2, agrosilviculture) peat deposits of the eutrophic bog during the vegetation periods of 2008-2013. At the experimental points we investigated the dynamics of enzymatic activity (catalase, polyphenol oxidases and peroxidases) and with the use of fluorescence microscopy method the dynamics of the bog water levels, temperature, gas conditions and microorganisms biomass dynamics. We conducted the research in Tomsk region. We established that microorganisms were active throughout the depth of the eutrophic bog peat deposits. We found that amylolytic microorganisms dominated in natural and anthropogenic peat deposits. The content of ammonifiers increases with the depth in the second meter of deposits. Actinomycete mycelium was observed in both aerobic and anaerobic parts of peat deposits. Floccus was observed up to 2 m depth. Catalase activity was evenly distributed throughout the depth of peat deposits. This indicates the presence of oxidizing conditions throughout the profile pp. 1-3. The highest activity of catalase in extreme and average values was observed in p. 3 of natural peat deposit, where catalase activity was 2 times as much in the layer of 0-2 m, than in peat deposits of pp. 1 and 2. The highest activity of polyphenol oxidase was observed in the natural peat deposits p. 1. Besides polyphenol oxidase activity was equally high in both the upper one-metre-thick layer, and the layer of 2-3 m. Among the experimental points peat deposit p. 2 (variant with agrosilviculture) was characterized by the highest activity of peroxidase, while enzyme activity increased in 1.4 times. We determined that in some years the activity of polyphenol oxidase and peroxidase was evenly identical throughout the profile, without reference to weather conditions, bog water level, warming of peat deposit and man impact extent. The dynamics of enzymes in the profile of peat deposit indicates the absence of obligate anaerobic conditions in profile under the flooded surface. Our research showed that, under the flooded surface layer of peat deposit, micromosaic anaerobic-aerobic environment containing gas phase, including oxygen was formed. We revealed that accumulation of CH₄ and CO₂ in natural and anthropogenic peat deposits occurred at the depth of 1-3 m. Among the experimental points active formation of CO₂ was observed in natural peat deposit p. 1. Peak concentration of CH₄ in the peat deposits was observed in May and September, CO₂ - in the upper layer of deposit (0-25 cm) in May. Biochemical processes actively occur in both aerobic and anaerobic parts of peat deposits. The dynamics of biochemical processes depends on weather conditions of the year and months of the growing season.

Acknowledgments: The research was carried out with the support of the Department of Education and Science (government order TSPU № 174).

The article contains 3 Figures, 6 Tables, 29 References.

Key words: eutrophic bog; enzymes; microorganisms; dynamics; gas regime.

References

1. Kobak KI. Bioticheskie komponenty global'nogo uglerodnogo tsikla [Biotic components of the global carbon cycle]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat Publ; 1988. 246 p. In Russian

2. Liss OL, Abramova LI, Avetov NA, Berezina NA, Inisheva LI, Kurnishkova TV, Sluka ZA, Tolpysheva TYu., Shvedchikova NK. Bolotnye sistemy Zapadnoy Sibiri i ikh prirodoookhrannoe znachenie [Mire ecosystems of Western Siberia and their ecological value]. Tula: Grif i K° Publ.; 2001. 584 p. In Russian
3. Inisheva LI, Berezina NA. Origin and development of mire formation process in West-Siberian plain. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 2013;366:172-179. In Russian
4. Inisheva LI, Golovchenko AV, Bubina AB, Golubina OA. Characteristics of biochemical processes in eutrophic and mesotrophic mires of Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta – Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2009;89(11):207-212. In Russian
5. Ukazaniya po proizvodstvu snegomernykh nablyudeniy na gidrometeorologicheskikh stantsiyakh i postakh [The instructions for determination of snow-observations at hydrometeorological posts]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1965. 408 p. In Russian
6. Inisheva LI, Golubina OA. Bolotoobrazovatel'nyy protsess. Provedenie polevykh issledovaniy na bolotnykh statsionakh [Peat formation. Field investigation at mire stations]. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta Publ.; 2010. 67 p. In Russian
7. Aylrikh B, Berns SZH, Shtaynman F. Proiskhozhdenie i tsirkulyatsiya SN₄ i SO₂ v torfyanike [The origin and circulation of CH₄ and CO₂ in peatlands]. In: *Sokrashchenie emissii metana* [Reducing methane emissions]. Novosibirsk. 2000. pp. 233-239. In Russian
8. Metody pochvennoy mikrobiologii i biokhimii [Methods of soil microbiology and biochemistry]. Zvyagintsev DG, editor. Moscow: Moscow State University Publ.; 1991. 303 p. In Russian
9. Inisheva LI, Ivleva SN, Shcherbakova TA. Rukovodstvo po opredeleniyu fermentativnoy aktivnosti torfyanykh pochv i torfov [The instructions for determination of the enzymatic activity of peat soils and peats]. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta Publ.; 2003. 122 p. In Russian
10. Karyagina LA, Mikhaylouskaya NA. Vyznachenne aktyunastsi polifenolaksidazy i perakssidazy u glebe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian Sciences Series*. 1986;2:40-41. In Belarusian
11. Savicheva OG, Inisheva LI. Biokhimicheskaya aktivnost' torfov raznogo botanicheskogo sostava [The biochemical activity of peats of different botanical composition]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*. 2003;3:41-50. In Russian
12. Inisheva LI, Porokhina EV, Aristarkhova VE, Borovkova AF. Vyrabotannye torfyanye mestorozhdeniya, ikh kharakteristika i funktsionirovanie [Cutway peat bogs, their characteristics and functioning]. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta Publ.; 2007. 225 p. In Russian
13. Mihaylovskaya NA, Mikanova O. Relationship of the enzymatic activity with the humus content in luvisol loamy sand soil. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian Sciences Series*. 2008;4:49-53. In Russian
14. Baldrian P. Microbial enzyme-catalyzed processes in soils and their analysis. *Plant Soil Environment*. 2009;55:370-378.
15. German DP, Weintraub MN, Grandy AS, Lauber CL, Rinkes ZL, Allison SD. Optimization of hydrolytic and oxidative enzyme methods for ecosystem studies. *Soil Biology and Biochemistry*. 2011;43:1387-1397. doi: [10.1016/j.soilbio.2011.03.017](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.017)
16. Szaydak LV, Inisheva LI, Meysner T, Gaka V, Stila K. Activities of enzymes participating in redox potential in the two depths of tagan peatland. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta – Tomsk State Pedagogical University Bulletin*. 2011;8:70-77. In Russian
17. Zhdannikova EN. Mikrobiologicheskaya kharakteristika torfyano-bolotnykh pochv Tomskoy oblasti [Microbiological characteristics of peat-bog soils of Tomsk region].

- In: *Zabolochennyye lesa i bolota Sibiri* [Swampy forests and swamps of Siberia]. P'yavchenko NI, editor. Moscow: Izdatelstvo AN SSSR; 1963, pp. 170-182. In Russian
18. Zagural'skaya LM. Mikroflora nizinnnykh bolot Tomskoy oblasti [Microflora of low mires of Tomsk region]. In: *Kristallonosnye mikroorganizmy i perspektivy ikh ispol'zovaniya v lesnom khozyaystve* [Crystal-bearing microorganisms and prospects of their use in forestry]. Moscow: Nauka Publ.; 1967, pp. 93-101. In Russian
 19. Golovchenko AV, Sannikova YuV, Dobrovol'skaya TG, Zvyagintsev DG. The saprotrophic bacterial complex in the raised peat bogs of western Siberia. *Mikrobiologiya – Microbiology*. 2005;74(4):471-476
 20. Inisheva LI, Golovchenko AV. Characterization of microbial coenosis in peat fields of the landscape profile of oligotrophic peat genesis. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal*. 2007;14(3):363-373. In Russian
 21. Dobrovol'skaya TG, Golovchenko AV, Kukharenskiy OS, Yakushev AV, Semenova TA, Inisheva LI. The structure of the microbial communities in low-moor and high-moor peat bogs of Tomsk oblast. *Eurasian Soil Science*. 2012;45(3):273-281. doi: [10.1134/S1064229312030039](https://doi.org/10.1134/S1064229312030039)
 22. Dobrovol'skaya TG, Golovchenko AV, Zvyagintsev DG, Inisheva LI, Kurakov AV, Smagin AV, Zenova GM. Funktsionirovanie mikrobnnykh kompleksov v verkhovykh torfyanikakh [The functioning of the microbial complexes in raised peatlands]. Chernov IYu, editor. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.; 2013. 128 p. In Russian
 23. Zvyagintsev DG, Dobrovol'skaya TG, Golovchenko AV, Zenova GM, Smagina MV. The structure of a saprotrophic microbial complex in the peat-bogs. *Mikrobiologiya*. 1991;60(6):155-164. In Russian
 24. Grodnitskaya ID, Sorokin ND. Soil-microbiological monitoring of forest-mire ecosystems in Western Siberia. *Eurasian Soil Science*. 2004;37(8):824-829.
 25. Smagin AV. Gazovaya funktsiya pochv [Gas function of soils]. Moscow: Moscow State University Publ.; 2005. 301 p. In Russian
 26. Bridges EM, Batjes NH. Soil gaseous emissions and global climate change. *Geography*. 1996;2:155-169.
 27. Tolonen K, Vasander HH, Damman AWH, Clymo RS. Preliminary estimates of long-term carbon accumulation and loss in the 25 boreal peatlands. *Suo*. 1993;43(4-5):277-280.
 28. Vitt DH, Beilman DV, Halsey LA. Spatial and temporal trends in carbon storage of peatlands of continental western Canada through the Holocene. *Canadian Journal of Earth Science*. 2000;37:283-287. doi: [10.1139/e99-097](https://doi.org/10.1139/e99-097)
 29. Stephen J, Chapman SJ. Estimating carbon stocks in peatlands: the Scottish Experience. In: *After Wise Use - The Future of Peatlands*. Proc. of the 13th International Peat Congress (8-13 June 2008, Tullamore, Ireland): Oral Presentations. Tullamore, Ireland. 2008;1:569-571.

Received 15 October 2014;

Revised 20 February 2015;

Accepted 15 July 2015

Author info:

Porokhina Ekaterina V, Cand. Sci. (Biol.), Assistant Professor, Department of Plant Biology and Biochemistry, Faculty of Chemistry and Biology, Tomsk State Pedagogical University, 60 Kievskaya Str., Tomsk 634061, Russian Federation.

E-mail: porohkatrin@yandex.ru

Inisheva Lidia I, Professor, Dr. Sci. (Agric.), Department of Plant Biology and Biochemistry, Faculty of Chemistry and Biology, Tomsk State Pedagogical University, 60 Kievskaya Str., Tomsk 634061, Russian Federation.

E-mail: agroecol@yandex.ru

Dyrin Vladimir A, Cand. Sci. (Biol.), Professor, Department of Plant Biology and Biochemistry, Faculty of Chemistry and Biology, Tomsk State Pedagogical University, 60 Kievskaya Str., Tomsk 634061, Russian Federation.

E-mail: agroecol@yandex.ru