

ЭКОЛОГИЯ, БИОЦЕНОЛОГИЯ И БИОГЕОГРАФИЯ
ECOLOGY, BIOCENOLOGY AND BIOGEOGRAPHY

<https://doi.org/10.30758/0555-2648-2021-67-1-100-121>
УДК 579.266



ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

ORIGINAL ARTICLE

**МИКРОБНАЯ ДОСТУПНОСТЬ
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ АРКТИЧЕСКИХ ОЗЕР:
ЛАБОРАТОРНЫЙ ИНКУБАЦИОННЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ**

Н.К. АЛЕКСЕЕВА^{1,2}, С.Ю.ЕВГРАФОВА^{3,4,5}, А.Е. ДЕЦУРА^{3,4}, А.В.ГУЗЕВА^{6,7},
М.К. МЕТЕЛЕВА³, И.В. ФЕДОРОВА⁶*

¹ — ГИЦ РФ Арктический и антарктический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, Россия

² — Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск, Россия

³ — Институт леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, Красноярск, Россия

⁴ — Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

⁵ — Институт мерзлотоведения им. П.И. Мельникова СО РАН, Якутск, Россия

⁶ — Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

⁷ — СПб ФИЦ РАН — Институт озераведения РАН, Санкт-Петербург, Россия

*natalya.msk15@gmail.com

Резюме

В работе представлены новые данные, касающиеся фундаментального вопроса о скорости преобразования органического вещества, захороненного в вечной мерзлоте, в парниковые газы (CO₂, CH₄). Основной задачей являлось определение микробной реакции в ответ на повышение температуры и связанной с этим процессом эмиссии CO₂ и CH₄ из арктических озер. В работе изучались озера, расположенные в дельте реки Лены на острове Самойловский, Россия (72° 22' с. ш., 126° 28' в. д.). Были проведены лабораторные анаэробные инкубационные эксперименты донных отложений из трех термокарстовых и трех старичных озер при двух температурных режимах (4 °С и 25 °С). Осадки старичных озер показали сходную динамику эмиссии метана, как при низких (4 °С), так и при высоких температурах (25 °С). В термокарстовых озерах, в экспериментах при низких и высоких температурах, эмиссия метана в отложениях протекала с использованием несхожих метаболических путей. Изотопное смещение углерода в метане указывало на различающийся состав метаногенных/метанотрофных популяций в термокарстовых и старичных озерах. В обоих случаях повышение температуры приводило к увеличению высвобождения метана из донных отложений арктических озер. В сравнении со старичными озерами, термокарстовые озера вносят больший вклад в эмиссию метана. Так, эмиссия метана из термокарстовых озер предположительно увеличится от

6 до 46 раз за счет повышения температуры окружающей среды, а из старичных озер — от 1,8 до 7,6 раз. Согласно результатам данного исследования, в условиях глобального потепления климата и термокарстовые и старичные озера могут стать значимыми источниками поступления метана в атмосферу Земли.

Ключевые слова: арктические озера, донные отложения, инкубационные эксперименты, метан, углекислый газ, стабильные изотопы углерода, старичные озера, термокарстовые озера.

Для цитирования: Алексеева Н.К., Евграфова С.Ю., Децура А.Е., Гузева А.В., Метелева М.К., Федорова И.В. Микробная доступность органического вещества в донных отложениях арктических озер: лабораторный инкубационный эксперимент // Проблемы Арктики и Антарктики. 2021. Т. 67. № 1. С. 100–121. <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2021-67-1-100-121>.

Поступила 21.10.2020

После переработки 26.01.2021

Принята 15.02.2021

AN AVAILABILITY OF ARCTIC LAKES ORGANIC SEDIMENTS TO MICROBIAL DEGRADATION: A LABORATORY INCUBATION EXPERIMENT

NATALIA K. ALEKSEEVA^{1, 2*}, SVETLANA YU. EVGRAFOVA^{3, 4, 5}, ANNA E. DETSURA^{3, 4},
ALINA V. GUZEVA^{6, 7}, MARIA K. METELEVA³, IRINA V. FEDOROVA⁶

¹ — State Research Center Arctic and Antarctic Research Institute, St. Petersburg, Russia

² — The Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Novosibirsk, Russia

³ — Sukachev Institute of Forest Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”, Krasnoyarsk, Russia

⁴ — Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

⁵ — Melnikov Permafrost Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Yakutsk, Russia

⁶ — Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

⁷ — Institute of limnology of the Russian Academy of Science, St. Petersburg, Russia

*natalya.msk15@gmail.com

Summary

The water ecosystems of the Arctic region are most vulnerable to modern climatic changes since the global biogeochemical processes mostly occur on the territories of the permafrost zone. Aquatic ecosystems show a high degree of sensitivity to climatic changes; both in these and in other ecosystems, the biogeochemical processes are intense. These water bodies are located in the permafrost zone, which is vulnerable to temperature increases. The paper gives new insights into the fundamental research question of how fast the organic matter of thawing permafrost can be converted to greenhouse gases emitted into the atmosphere (CO₂, CH₄). We aimed to assess the microbial response and the associated release of CO₂ and CH₄ from the Arctic lakes in response to temperature increase. We investigated lakes located in the Lena River delta in the Samoylov Island, Russia, at 72° 22' N, 126° 28' E. Bottom sediments from three thermokarst and three oxbow lakes were anaerobically incubated in the laboratory at two temperature regimes (at 4 °C and at 25 °C). All the oxbow lakes have shown similar dynamics of methane emission both at low temperatures (4 °C) and at high temperatures (25 °C). The shift of carbon isotopic composition in methane has indicated that methane is emitted in all the oxbow lakes with a similar composition of microbial communities. In the thermokarst lakes, the emission of methane in the sediments proceeded differently at low and at high temperatures. These results have indicated a dissimilar composition of methanogenic / methanotrophic populations in the thermokarst and oxbow lakes. In both cases, the temperature increase caused a growth in methane emission from the sediments of the Arctic lakes. The thermokarst lakes will

make a greater contribution to methane emission than the oxbow lakes. Thus, it is believed that the emission of methane from the thermokarst lakes will rise from 6 to 46 times due to ambient temperature increase. Methane emission from the oxbow lakes will grow from 1.8 to 7.6 times. Our results suggest that with the global warming both thermokarst and oxbow lakes could become a great source of methane emission into the atmosphere.

Keywords: arctic lakes, carbon dioxide, incubation experiments, methane, oxbow lakes, sediments, stable carbon isotopes, thermokarst lakes.

For Citation: *Alekseeva N.K., Evgrafova S.Yu., Detsura A.E., Guzeva A.V., Meteleva M.K., Fedorova I.V.* An availability of arctic lakes organic sediments to microbial degradation: a laboratory incubation experiment. *Problemy Arktiki i Antarktiki*. Arctic and Antarctic Research. 2021, 67 (1): 100–121. [In Russian]. <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2021-67-1-100-121>.

Received 21.10.2020

Revised 26.01.2021

Accepted 15.02.2021

ВВЕДЕНИЕ

Современные климатические изменения наиболее явно проявляются в арктическом регионе, что показано многочисленными недавними исследованиями. Высокую степень чувствительности к таким изменениям проявляют водные экосистемы, поскольку в них, как и в других экосистемах, интенсивно протекают биогеохимические процессы, а сами объекты расположены в зоне распространения вечной мерзлоты, уязвимой к повышению температуры.

Согласно оценкам, в вечной мерзлоте захоронено более 1600 ПГ углерода (С), что составляет около 50 % глобального земного С и примерно вдвое превышает содержание С в атмосфере [1, 2]. В экосистемах, подстилаемых вечной мерзлотой, активное разложение органического вещества (ОВ) в воде и почве весьма затруднено, поэтому оно накапливалось здесь с конца последнего ледникового периода [3, 4].

Таяние вечной мерзлоты Арктики может оказать влияние на климат посредством высвобождения С из наземных и водных экосистем, но в то же время чувствительность законсервированного углерода к разложению при оттайке и его вовлечение в круговорот на данный момент времени является предметом дискуссий [5]. Ожидается, что резкий выброс метана (СН₄) из экосистем Арктики повлечет за собой значительную акселерацию глобального потепления. Однако прогнозы будущей эмиссии СН₄ весьма неопределенные вследствие комплексного воздействия изменения климата на арктические геоэкосистемы. Высвобождение СН₄ из биомов тундры будет контролироваться не только прямым климатическим воздействием на формирование, окисление и перенос СН₄, но, что важно, также изменениями геоморфологических и гидрологических характеристик территорий, вызванными постепенной или внезапной деградацией вечной мерзлоты [6].

Арктические озера характеризуются низкой продуктивностью и относительно невысоким биоразнообразием вследствие короткого вегетационного периода и ограниченного времени на переработку поступающих органических веществ. Биотой озер как аккумулируется, так и продуцируется значительное количество ОВ. Современными исследователями предполагается как увеличение эмиссии углерода из арктических озер при потеплении климата, так и его умеренное выделение [7]. Тем не менее биологическая, химическая и физическая динамика высокоширотных озер всегда тесно связана с климатическими изменениями в разных временных масштабах вследствие присутствия более примитивных пищевых цепей по сравнению с низкоширотными озерами [8]. В донных отложениях трансформация ОВ определяется

increase caused a growth in methane emission from the sediments of the Arctic lakes. The thermokarst lakes will make a greater contribution to methane emission than the oxbow lakes. Thus, it is believed that the emission of methane from the thermokarst lakes will rise from 6 to 46 times due to ambient temperature increase. Methane emission from the oxbow lakes will grow from 1.8 to 7.6 times. Our results suggest that with the global warming both thermokarst and oxbow lakes could become a great source of methane emission into the atmosphere.

For Citation: *Alekseeva N.K., Evgrafova S.Yu., Detsura A.E., Guzeva A.V., Meteleva M.K., Fedorova I.V.* An availability of arctic lakes organic sediments to microbial degradation: a laboratory incubation experiment. *Problemy Arktiki i Antarktiki*. Arctic and Antarctic Research. 2021, 67 (1): 100–121. [In Russian]. <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2021-67-1-100-121>.

Received 21.10.2020

Revised 26.01.2021

Accepted 15.02.2021

ВВЕДЕНИЕ

Современные климатические изменения наиболее явно проявляются в арктическом регионе, что показано многочисленными недавними исследованиями. Высокую степень чувствительности к таким изменениям проявляют водные экосистемы, поскольку в них, как и в других экосистемах, интенсивно протекают биогеохимические процессы, а сами объекты расположены в зоне распространения вечной мерзлоты, уязвимой к повышению температуры.

Согласно оценкам, в вечной мерзлоте захоронено более 1600 ПГ углерода (С), что составляет около 50 % глобального земного С и примерно вдвое превышает содержание С в атмосфере [1, 2]. В экосистемах, подстилаемых вечной мерзлотой, активное разложение органического вещества (ОВ) в воде и почве весьма затруднено, поэтому оно накапливалось здесь с конца последнего ледникового периода [3, 4].

Таяние вечной мерзлоты Арктики может оказать влияние на климат посредством высвобождения С из наземных и водных экосистем, но в то же время чувствительность законсервированного углерода к разложению при оттайке и его вовлечение в круговорот на данный момент времени является предметом дискуссий [5]. Ожидается, что резкий выброс метана (СН₄) из экосистем Арктики повлечет за собой значительную акселерацию глобального потепления. Однако прогнозы будущей эмиссии СН₄ весьма неопределенные вследствие комплексного воздействия изменения климата на арктические геоэкосистемы. Высвобождение СН₄ из биомов тундры будет контролироваться не только прямым климатическим воздействием на формирование, окисление и перенос СН₄, но, что важно, также изменениями геоморфологических и гидрологических характеристик территорий, вызванными постепенной или внезапной деградацией вечной мерзлоты [6].

Арктические озера характеризуются низкой продуктивностью и относительно невысоким биоразнообразием вследствие короткого вегетационного периода и ограниченного времени на переработку поступающих органических веществ. Биотой озер как аккумулируется, так и продуцируется значительное количество ОВ. Современными исследователями предполагается как увеличение эмиссии углерода из арктических озер при потеплении климата, так и его умеренное выделение [7]. Тем не менее биологическая, химическая и физическая динамика высокоширотных озер всегда тесно связана с климатическими изменениями в разных временных масштабах вследствие присутствия более примитивных пищевых цепей по сравнению с низкоширотными озерами [8]. В донных отложениях трансформация ОВ определяется

микробиологическими процессами метанобразования и сульфатредукции. По количеству органического вещества, вовлеченного в процессы микробной деструкции, можно оценить масштабы микробной деятельности в анаэробных зонах, а также оценить их реакцию на изменения окружающей среды. Понимание реакции микробов на таяние вечной мерзлоты является ключевым фактором для более точного прогнозирования ее роли в изменении климата.

Известно, что к числу основных факторов, контролирующих процессы микробной минерализации ОВ и потери органического углерода (ОУ) из почвы в виде CO_2 и/или CH_4 , принадлежат температура, pH и окислительно-восстановительный потенциал [9]. Также разложение ОВ может быть косвенно стимулировано поступлением свежего, новообразованного, ОУ за счет так называемого «прайминг-эффекта», что может существенно изменить баланс углерода в экосистеме [10].

В данной работе мы применили модифицированный подход к исследованию доступности органического вещества для микробного разложения в почве в приложении к донным осадкам арктических озер различного происхождения (термокарстовых и старичных). Целью работы являлась оценка влияния разных температур ($4\text{ }^\circ\text{C}$ и $25\text{ }^\circ\text{C}$) на скорость минерализации органического вещества донных отложений как основа прогнозирования круговорота углерода в зависимости от абиотических и биотических факторов в водоемах мерзлотных экосистем.

Исследование направлено на углубление понимания процессов микробной трансформации углерода в донных осадках, в том числе степени уязвимости органического вещества при возможных последствиях глобального потепления.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследования служили озера на о. Самойловский, расположенном в дельте р. Лены ($72^\circ 22'$ с. ш., $126^\circ 28'$ в. д.), одной из крупнейших рек Российской Арктики (рис. 1). В общей сложности дельта р. Лены включает в себя более 700 относительно крупных водотоков [11] и около 30 тыс. озер и 1000 островов [12].

Территория дельты находится в зоне многолетней мерзлоты мощностью примерно 500–600 м [13]. В толще многолетнемерзлых пород встречаются жилы, линзы и большие скопления подземного льда, так называемого «ледового комплекса», мощностью 5 и более метров, под реками и протоками имеются талики. Широко развиты термокарстовые процессы [14]. В геоморфологическом строении дельты р. Лены выделяются три речные террасы [15]. Остров Самойловский располагается на первой террасе, которая состоит из нижней и верхней поймы и первой надпойменной террасы позднего голоцена [16, 17].

Ландшафт о. Самойловский представлен в основном речными террасами позднего голоцена с полигональной тундрой, прудами и озерами, а также поймой [17, 18]. Территория острова характеризуется полигональной тундрой и наличием относительно крупных водоемов, богата органическими аллювиальными отложениями со средним содержанием льда в верхнем метре более 65 % по объему. Для пойменных отложений характерно содержание льда около 35 % [19].

Восточная часть острова включает в себя первую надпойменную террасу дельты р. Лены, западная часть острова — пойменную часть острова [18]. Основными факторами, определяющими формирование всех озер острова, являются термокарст и речное влияние [20].

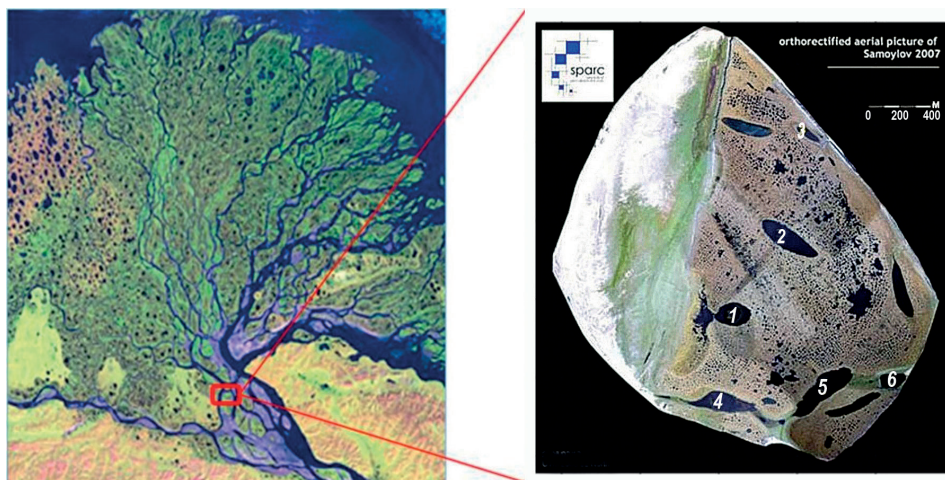


Рис. 1. Дельта р. Лены (слева) и о. Самойловский (справа). На карте о. Самойловский цифрами отмечены исследуемые озера, описание приведено в тексте.

https://www.researchgate.net/figure/Aerial-picture-of-Samoylov-Island_fig4_307691452

Fig. 1. Lena River Delta (left) and Samoylov island (right). On the Samoylov island map, the figures show the lakes investigated, the description is given in the text.

https://www.researchgate.net/figure/Aerial-picture-of-Samoylov-Island_fig4_307691452

Климат региона характеризуется как арктический континентальный, среднегодовая температура воздуха -13°C , среднеянварская температура -32°C , среднеиюльская температура $-6,5^{\circ}\text{C}$, годовое количество осадков 190 мм. На летние месяцы приходится более половины годовой нормы осадков. Продолжительность периода вегетации составляет 80–90 дней. Большая часть тепла, аккумулируемая верхним слоем грунта, поступает за счет прямой и рассеянной солнечной радиации. Наибольшие месячные значения суммарной радиации приходится на май (до $16,4 \text{ ккал}/\text{см}^2$). Толщина активного (сезонно-талого) слоя 30–70 см [12]. Снежный покров по всей территории дельты устойчиво образуется в последней декаде сентября. Продолжительность времени со снежным покровом 240–250 дней. Снежный покров начинается разрушаться в последней декаде мая и полностью сходит в первой декаде июня. Ледостав в среднем длится 220–230 дней. Начало ледостава приходится на первую декаду октября. Весенний ледоход проходит в конце мая — начале июня, сопровождается сильными заторами и связанными с этим катастрофическими подъемами уровня воды [21].

Описание озер

В зоне вечной мерзлоты наиболее распространены термокарстовые озера [22], но также встречаются озера других типов, например старичные, полигональные. На о. Самойловский присутствуют все три типа озер, но доминируют термокарстовые и старичные. Для исследования было выбрано три термокарстовых озера: оз. Рыба (1), оз. Моло (2), оз. Северное (3); и три старичных озера: оз. Банное-1 (4), оз. Банное-2 (5), оз. Банное-3 (6). Расположение озер показано цифрами на рис. 1, справа.

Термокарстовые озера — озера, образующиеся вследствие таяния многолетней мерзлоты, из-за чего возникают понижения суши, которые на равнинах заполняются

водой в случае положительного водного баланса [23]. На о. Самойловский наблюдаются небольшие и неглубокие термокарстовые озера до 8 м глубиной [24].

Старичные озера — озера на речной пойме, которые представляют собой участок старого русла реки или рукава, отчлененный от основного русла в результате прорыва излучины в ходе процесса меандрирования, и затапливаемый во время половодья участок старого русла реки. Этот тип озер отличается удлинённой формой и имеет связь с р. Леной. Старичные озера различаются по глубине от 3–4 м до более 10 м [24]. В период половодья (май–июнь) старичные озера затапливаются водами р. Лены.

В озерах отмечаются незначительные концентрации микроэлементов, большинство из которых ниже пределов обнаружения. Тем не менее был зафиксирован широкий диапазон концентраций Si (от 0,12 до 1,83 мг/л), Sr (от 0,02 до 0,26 мг/л), Fe (от <0,01 до 0,6 мг/л), Ba (от <0,005 до 0,029 мг/л) и В (от <0,2 до 3,53 мг/л) [24].

Описание донных отложений

Описания донных отложений на о. Самойловский достаточно подробно приведены в работах [20, 27].

В целом во всех рассматриваемых озерах верхний слой донных отложений до глубины 10–15 см характеризовался мягким илом серо-коричневого цвета, а также вкраплениями слабообразованного органического вещества и добавлением песка.

Гранулометрический состав верхнего слоя донных отложений (0–5 см) термокарстовых и старичных озер был представлен серым мягким илом с коричневыми пятнами, который может указывать на присутствие оксидов и гидроксидов трехвалентного железа. В слое донных отложений (до 10–15 см) отмечалось присутствие значительного количества слабообразованных растительных остатков. По данным гранулометрического анализа в поверхностном слое донных отложений преобладали фракции 0,01–0,001 мм и 0,1–0,01 мм [25]. Фракции песков и глинистых илов составляли всего несколько процентов [26]. Показатели емкости катионного обмена (ЕКО) для рассматриваемых озер имели значения 23–58 мг-экв/100 г а. с. в. (абсолютно сухого веса) [20].

По всей глубине колонок донных отложений исследуемых озер валовые концентрации металлов распределены достаточно равномерно. Большинство металлов связано с кристаллической решеткой устойчивых минеральных соединений (остаточная фракция). Однако гуминовые вещества и гидратированные оксиды железа (Fe) и марганца (Mn) также являются значительными фазами-накопителями микроэлементов: 8–25 % валового содержания металлов связано с данными фракциями. Хром, медь, цинк были выявлены в наиболее подвижных (потенциально биодоступных) формах: обменные (4–5 % от валового содержания) и специфически-сорбированные (10–15 % от валового содержания) ионы [27].

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Образцы поверхностного слоя донных отложений (0–15 см) из шести арктических водных экосистем были отобраны во время летней российско-германской экспедиции «Лена» в 2019 г. Образцы из термокарстовых озер далее по тексту обозначены как Т-1 (оз. Рыба), Т-2 (оз. Моло) и Т-3 (оз. Северное); образцы из старичных озер обозначены СТ-1 (оз. Банное-1), СТ-2 (оз. Банное-2) и СТ-3 (оз. Банное-3).

Для отбора проб донных отложений использовался дночерпатель Ван-Винна (КС Denmark, Дания), глубина погружения в верхний слой осадка составляла 10–15 см. В течение 3–5 часов после отбора образцы были заморожены и в дальнейшем транспортированы в лабораторию «Экофизиология биогеоценозов криолитозоны» Института леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, для проведения инкубационных экспериментов и элементного анализа. Параллельно с пробоотбором мультипараметровым датчиком WTW340i измерялись следующие параметры: pH воды, электропроводность, растворенный кислород. Также были отобраны пробы воды на растворенный органический углерод (РОУ), пробы донных отложений для проведения элементного и изотопного (стабильные изотопы) анализа С и N а также содержания влаги. Пробы для анализа РОУ отбирались батометром Нискина (глубины отбора проб представлены в табл. 1). После этого образцы воды были профильтрованы через стекловолоконный шприцевой фильтр GF/F с размером пор 0,7 мкм в стеклянную емкость 20 мл, далее консервировались соляной кислотой 30 %, 20 мкл. Анализ на РОУ проводился на анализаторе органического углерода ТОС-L (Shimadzu, Япония). Анализ содержания углерода и азота органических соединений донных отложений проводился по стандартной методике на элементном анализаторе Vario Isotope Cube (Elementar, Германия), соотношение $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ измеряли на изотопном масс-спектрометре IsoPrime 100 (IsoPrime, Англия).

Оценка влияния роста температуры и наличия доступного субстрата на скорость минерализации органического вещества донных отложений проводилась в анаэробном инкубационном эксперименте при двух различных температурных режимах (при 4 °С и 25 °С).

Инкубационные эксперименты были выполнены в соответствии со стандартным протоколом, принятым для инкубации почвы (см. для примера [28]), модифицированным нами для инкубации двухфазных субстратов в анаэробных условиях.

Пробоподготовка донных отложений осуществлялась следующим образом: образцы были разморожены естественным путем, затем взвешены. В ходе подготовки к эксперименту была определена влажность в образцах донных отложений по стандартной методике определения влажности (ГОСТ 28268-89). Полученные данные были использованы в дальнейшем при расчетах.

В инкубационные сосуды объемом 150 мл помещался образец донных отложений весом около 30–50 г, состоящий из твердой (минеральной) и водной фаз, затем сосуд закрывался герметичной закручивающейся крышкой с силиконовой прокладкой. Перед каждой экспозицией свободное пространство инкубационных сосудов продувалось потоком инертного газа (азотом чистотой 99,9 %) через герметичный кран, расположенный на крышке сосуда, в течение минуты, для создания анаэробных условий. Так как углекислота, также измерявшаяся в эксперименте, тяжелее воздуха и имеет тенденцию опускаться на дно сосудов, для точного забора образцов воздуха были предусмотрены перфорированные трубки, доходившие до поверхности жидкой фазы. Схема инкубационного сосуда, использовавшегося в эксперименте, представлена на рис. 2.

Анализ концентрации CO_2 и CH_4 и изотопной композиции углерода в этих газах ($\delta^{13}\text{CO}_2$ и $\delta^{13}\text{CH}_4$) проводился при помощи газового анализатора Picarro 2201-i с модулем отбора образцов малого объема (SSIM). Каждый образец инкубировался в трех повторностях. После каждого измерения сосуда продувались азотом в течение минуты, закрывались и отправлялись на дальнейшую инкубацию.

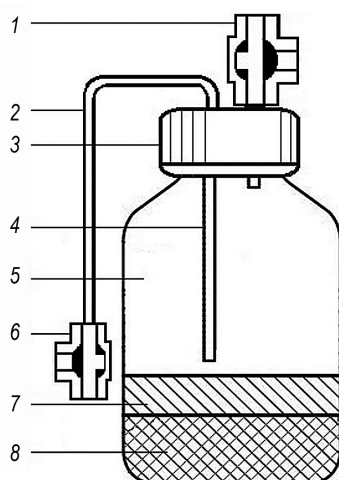


Рис. 2. Схема инкубационного сосуда для культивирования твердых и жидких субстратов в анаэробных условиях: 1 — двухходовой поворотный кран; 2 — трубка для отбора образовавшихся газов; 3 — герметичная крышка; 4 — внутренняя трубка для отбора газа; 5 — инкубационный сосуд; 6 — двухходовой поворотный кран для отбора газа; 7 — вода; 8 — образец донных отложений

Fig. 2. Scheme of an incubation flask for the cultivation of solid and liquid substrates under anaerobic conditions: 1 — two-way slewing crane; 2 — a tube for sampling the gases emitted; 3 — sealed cover; 4 — inner tube for gas sampling; 5 — incubation vessel; 6 — two-way rotary valve for gas sampling; 7 — water; 8 — sediments sample

Длительность проведения инкубационных экспериментов при $t = 4\text{ }^{\circ}\text{C}$ составила 221 сутки, при $t = 25\text{ }^{\circ}\text{C}$ — 177 суток. Измерения в первую декаду инкубации проводились на 1, 3, 5, 9, 11-е сутки, далее период измерений увеличивался до 7–14 дней, затем 1 раз в месяц.

По завершении активности метаногенеза, которая определялась по низкой продукции метана в течение более чем 30 суток, в инкубационные сосуды была внесена ^{13}C меченая глюкоза в виде 10 атом% ^{13}C глюкозы в смеси с химически чистой глюкозой. В каждый образец варианта эксперимента с инкубированием при $t = 4\text{ }^{\circ}\text{C}$ было внесено 10 мг глюкозной смеси; в вариант эксперимента с инкубированием при $t = 25\text{ }^{\circ}\text{C}$ было внесено 20 мг глюкозной смеси. Измерения выделения газов и стабильных изотопов в первые трое суток проводили через 1–6 часов, затем с периодом в 3–7 суток. Длительность эксперимента составила 38 суток при $t = 4\text{ }^{\circ}\text{C}$ и 44 суток при $t = 25\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Поток метана в пересчете на 1 г донных отложений определяли по формуле (1):

$$mg\text{CH}_4 = \Delta\text{CH}_4 \cdot \left(\frac{V_{air} \cdot M_{\text{CH}_4}}{22,41} \right) \cdot \left(\frac{273,15}{T_{air}} \right) \cdot \left(\frac{1}{g} \right), \quad (1)$$

где ΔCH_4 — выделение CH_4 между двумя единицами времени, ppm; V_{air} — объем свободного пространства в инкубационном сосуде, л; T_{air} — температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$; g — масса образца, абсолютно сухой вес, г; M_{CH_4} — молярная масса метана.

Поток CO_2 в пересчете на 1 г донных отложений определяли по формуле (2):

$$mgCO_2 = \Delta CO_2 \cdot \left(\frac{V_{air} \cdot M_{CO_2}}{22,41} \right) \cdot \left(\frac{273,15}{T_{air}} \right) \cdot \left(\frac{1}{g} \right), \quad (2)$$

где ΔCO_2 — выделение CO_2 между двумя единицами времени, ppm; V_{air} — объем свободного пространства в инкубационном сосуде, л; T_{air} — температура воздуха, °C; g — масса образца, абсолютно сухой вес, г; M_{CO_2} — молярная масса углекислого газа.

Скорости выделения CH_4 и CO_2 донными отложениями исследуемых озер рассчитывались как среднее значение потока газов (формулы 1 или 2 соответственно) за период между двумя измерениями.

Количество используемой в микробной деструкции ^{13}C глюкозы рассчитывали по формуле (3):

$$^{13}C_{глюкозы} = \Delta[(\text{атом}\%^{13}C_{\lambda}) - \text{атом}\%^{13}C_{и\lambda}], \quad (3)$$

где $^{13}C_{глюкозы}$ — остаточное количество ^{13}C глюкозы после инкубирования в образце; Δ — выделение ^{13}C за весь период эксперимента; атом% ^{13}C — содержание ^{13}C , атомные %; λ — исследуемый образец; $и\lambda$ — контрольный вариант инкубационного эксперимента.

Статистическая обработка полученных экспериментальных данных производилась с использованием программного пакета MicrosoftExcel 2013 для Windows 8.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Характеристика исследуемых озер

Для всех типов озер величины рН классифицировались от нейтральных до слабощелочных (6,6–7,5). Между термокарстовыми и старичными озерами наблюдалась разница по минерализации. Диапазон значений электропроводности варьировал от 62 $\mu S/cm$ до 163 $\mu S/cm$. Для термокарстовых озер среднее значение электропроводности составляло 70,3 $\mu S/cm$, для старичных озер — 156 $\mu S/cm$. Содержание растворенного кислорода для термокарстовых озер составило 11,8 мг/л, для старичных озер — 10,6 мг/л, т. е. воды были достаточно насыщены кислородом. Концентрации растворенного органического углерода (РОУ) варьировали в пределах от 5,92 мг/л до 9,67 мг/л в старичных озерах, в термокарстовых — от 3,96 мг/л до 5,41 мг/л (табл. 1).

Для термокарстовых озер верхний слой донных отложений характеризовался средними значениями С (5,36 %) и N (0,44 %). Средние значения стабильных изотопов в верхнем слое донных отложений составляли: $-29,35 \text{ ‰}$ ($\delta^{13}C$) и $1,19 \text{ ‰}$ ($\delta^{15}N$). Соотношение стабильных изотопов С/N составляло 12,8 %.

Для старичных озер верхний слой донных отложений характеризовался средними значениями С (2,53 %) и N (0,19 %). Средние значения стабильных изотопов в верхнем слое донных отложений составляли $-26,73 \text{ ‰}$ ($\delta^{13}C$) и $1,88 \text{ ‰}$ ($\delta^{15}N$). Соотношение стабильных изотопов С/N составляло 14,03 %.

Во время отбора проб донных отложений, в августе 2019 г., в термокарстовых озерах температура поверхностных слоев воды регистрировалась для Т-1 (9 °C), Т-2 (9,4 °C), Т-3 (9,5 °C), в старичных озерах: СТ-1 (8,9 °C), СТ-2 (12 °C), СТ-3 (9,3 °C).

Температура придонного слоя воды в озерах старичного типа была близка во всех трех исследуемых озерах (8,7–8,9 °C). Температура придонного слоя воды в термокарстовых озерах была несколько ниже таковой в старичных и варьировала от 7,2 до 7,8 °C.

Экологические и некоторые биогеохимические характеристики исследуемых озер

Table 1

Ecological and some biogeochemical characteristics of the lakes studied

Параметры	Тип озера					
	Старичные			Термокарстовые		
	озеро Банное-1	озеро Банное-2	озеро Банное-3	озеро Рыба	озеро Моло	озеро Северное
Аббревиатура	СТ-1	СТ-2	СТ-3	Т-1	Т-2	Т-3
Глубина отбора проб, м	3	7	4	2	5	4
pH	7,55	6,65	7,1	7,33	7,18	6,7
Температура воды у дна, °С	8,9	8,7	8,9	7,8	7,2	7,5
Электропроводность, $\mu\text{S}/\text{cm}$	160	146	163	82	67	62
O ₂ , мг/л	7,96	13,43	10,4	14,45	10,7	10,5
PO ₄ , мг/л	7,1	5,92	9,67	5,41	4,81	3,96
Верхний слой донных отложений						
C, %	2,78	2,9	1,92	7,64	6,34	2,1
N, %	0,23	0,22	0,12	0,7	0,45	0,16
C/N, %	12,3	13,3	16,5	11	14	13,3
$\delta^{13}\text{C}$, ‰	-28,28	-26,62	-25,28	-29,88	-29,43	-28,75
$\delta^{15}\text{N}$, ‰	1,53	2,09	2,01	-0,32	2,11	1,79

Потенциальная скорость выделения CH₄ и CO₂ донными отложениями озер при двух температурных режимах

Данные инкубационного эксперимента по потенциальному выделению метана и углекислого газа донными осадками озер показали, что количество и динамика выделения газов микробиоценозами отложений различались как между типами озер (старичные и термокарстовые), так и в вариантах инкубации при различных температурных условиях (рис. 3, 4).

Выделение метана осадками старичных озер при 4 °С достигало максимума (около 40 мг CH₄ г⁻¹·сут⁻¹) только в первые дни инкубации, а затем шло по ниспадающей траектории, к стабильному снижению на 39–47-й день от начала эксперимента. Выделение метана осадками озера СТ-1 в 2–4 раза превышало выделение метана осадками озер СТ-2 и СТ-3, но проходило по схожей динамике. При 25 °С динамика выделения метана донными отложениями всех исследуемых озер была различной, протекала по несхожим траекториям и с различной интенсивностью. При этом значительное увеличение эмиссии метана наблюдалось только для донных отложений озера СТ-1.

Изотопное смещение углерода в метане при 4 °С с начала эксперимента до 30–39 суток наблюдалось в пределах от -96 ‰...-32 ‰, а затем произошло резкое утяжеление углерода в метане, с изотопным смещением до 2773 ‰. Смена изотопного состава совпала со снижением эмиссии метана в эксперименте и наблюдалась до окончания периода измерений. ¹³/₁₂C в метане при 25 °С была -72 ‰...-1,2 ‰, с постепенным увеличением доли тяжелого изотопа в пропорции.

Эмиссия CO₂ донными отложениями старичных озер регистрировалась в схожих количественных диапазонах при обеих температурах инкубации, в пределах

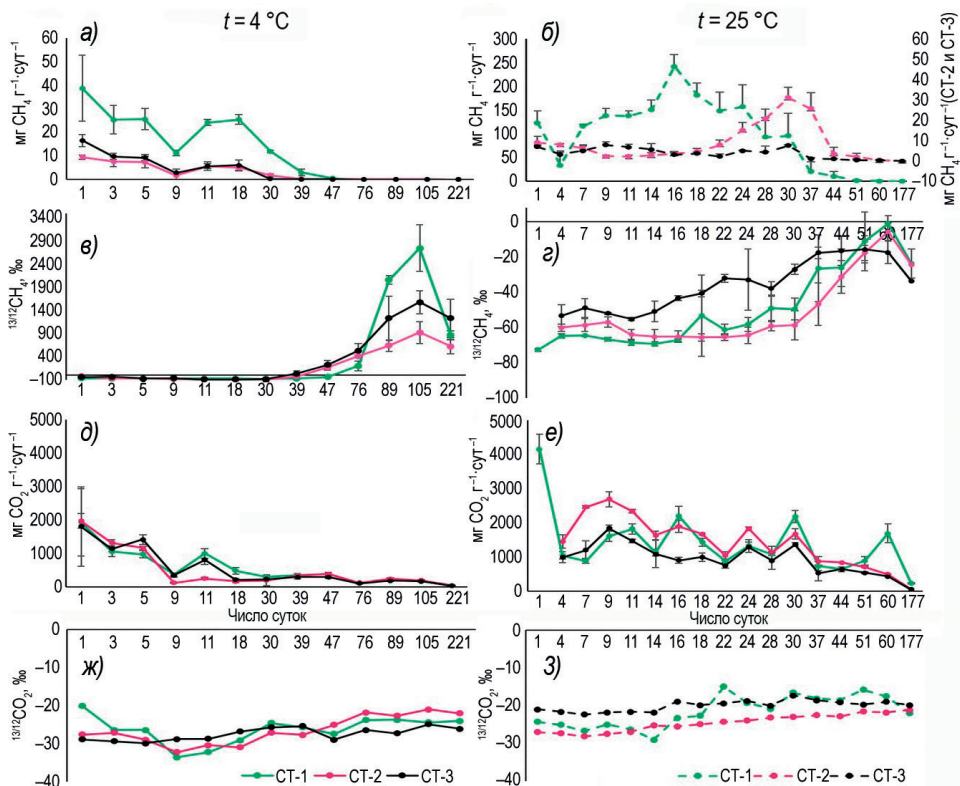


Рис. 3. Динамика эмиссии CH_4 и CO_2 и изотопного смещения углерода в этих газах донными осадками старичных озер в инкубационных экспериментах при 4 °C (слева) и 25 °C (справа): а, б — выделение CH_4 ; в, г — изотопное смещение углерода в CH_4 ; д, е — выделение CO_2 ; ж, з — изотопное смещение углерода в CO_2 . Планки погрешностей — стандартное отклонение, $n = 3$

Fig. 3. Dynamics of CH_4 and CO_2 emission and isotopic shift of carbon in these gases by the bottom sediments of the oxbow lakes in incubation experiments at 4 °C (left) and 25 °C (right): а, б — release of CH_4 ; в, г — isotopic shift of carbon in CH_4 ; д, е — release of CO_2 ; ж, з — isotopic shift of carbon in CO_2 . Error bars — standard deviation, $n = 3$

50–2700 $\text{mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, разница состояла только в динамике выделения CO_2 — максимум эмиссии при 4 °C приходился на первые 30 суток эксперимента, а при 25 °C наблюдалось постепенное плавное снижение выделения CO_2 к концу периода наблюдений. Существенной разницы в эмиссии CO_2 между осадками трех озер зарегистрировано не было.

Изотопное смещение углерода в CO_2 , выделяемом донными отложениями старичных озер, также продемонстрировало схожую динамику как при 4 °C, так и при 25 °C и варьировало в диапазоне –35...–15 ‰ на протяжении всего периода инкубации.

Выделение метана осадками термокарстовых озер при 4 °C было различным для Т-1, Т-2 и Т-3: эмиссия метана из осадков Т-1 до 90 раз превышала таковую из осадков Т-2 и Т-3, но демонстрировало схожую динамику, со стабильным снижением эмиссии CH_4 на 30–39-й день от начала эксперимента. При 25 °C динамика выделения метана донными отложениями термокарстовых озер, так же как и в старичных, была различной,

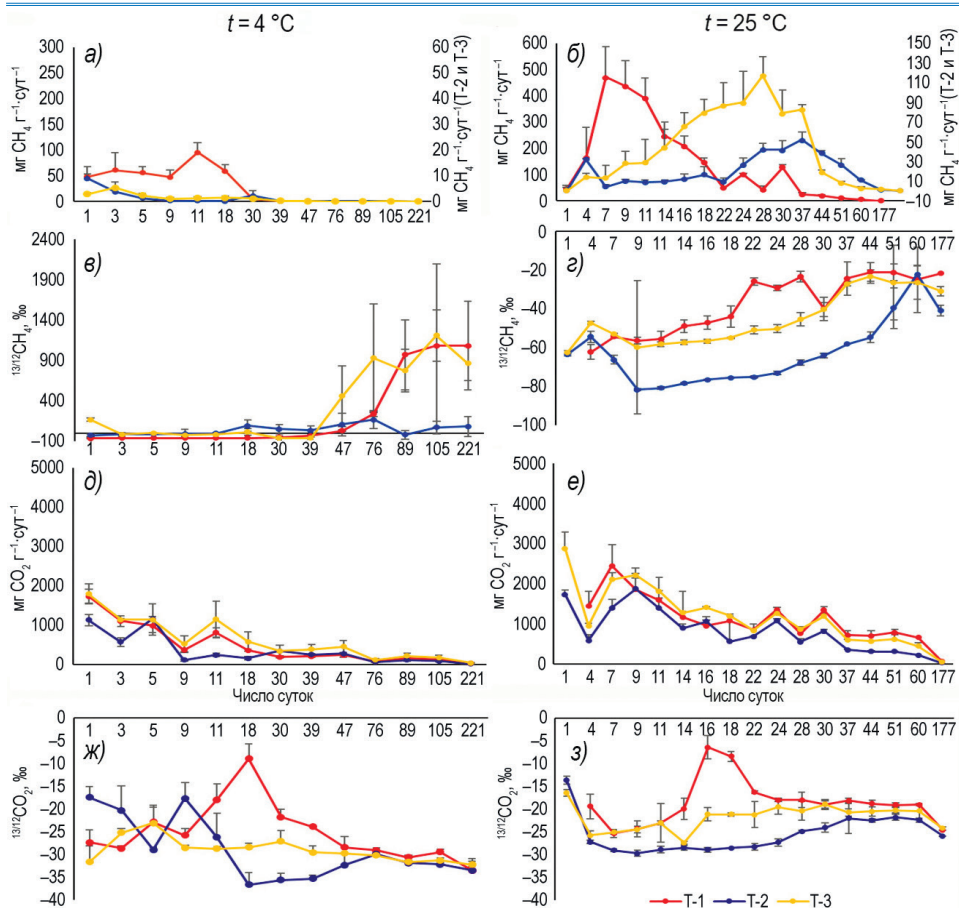


Рис. 4. Динамика эмиссии CH_4 и CO_2 и изотопного смещения углерода в этих газах донными осадками термокарстовых озер в инкубационных экспериментах при 4 °C (слева) и 25 °C (справа): а, б — выделение CH_4 ; в, г — изотопное смещение углерода в CH_4 ; д, е — выделение CO_2 ; ж, з — изотопное смещение углерода в CO_2 . Планки погрешностей — стандартное отклонение, $n = 3$

Fig. 4. Dynamics of CH_4 and CO_2 emission and isotopic shift of carbon in these gases by bottom sediments of the thermokarst lakes in incubation experiments at 4 °C (left) and 25 °C (right): а, б — release of CH_4 ; в, г — isotopic shift of carbon in CH_4 ; д, е — release of CO_2 ; ж, з — isotopic shift of carbon in CO_2 . Error bars — standard deviation, $n = 3$

протекала по несхожим траекториям и с различной интенсивностью. При этом значительное количество эмиссии метана наблюдалось также для донных отложений озера СТ-1.

Изотопное смещение углерода в метане для осадков термокарстовых озер при 4 °C демонстрировало схожую тенденцию с данным вариантом инкубации осадков старичных озер, с резким изменением изотопного состава на 30–39-е сутки. $^{13/12}\text{C}$ в метане при 25 °C варьировала в диапазоне –80‰...–20‰, с постепенным увеличением доли тяжелого изотопа в пропорции к концу инкубации.

Эмиссия CO_2 донными отложениями термокарстовых между двумя температурными условиями инкубации различалась в 1,5–2 раза, регистрировалась в пределах

50–2800 мг CO₂ г⁻¹.сут⁻¹, с наблюдаемым постепенным плавным снижением выделения CO₂ к концу периода наблюдений. Существенной разницы в эмиссии CO₂ между осадками трех озер зарегистрировано не было.

Изотопное смещение углерода в CO₂, выделяемом донными отложениями термокарстовых озер, варьировало достаточно сильно, в диапазоне –37‰...–5‰, максимумы варьирования показали донные отложения озер Т-1 и Т-2 при температуре 4 °С и донные отложения озера Т-1 при температуре 25 °С, в середине периода наблюдений.

Оценка доступности органического вещества донных отложений озер для микробного разложения при двух температурных режимах

Доступность органического вещества для разложения микробиоценозами донных отложений старичных и термокарстовых озер оценивалась в экспериментах с добавлением глюкозы, обогащенной ¹³С. Глюкоза добавлялась по истощении легкоразлагаемого субстрата, которое регистрировалось по постоянно низкому выделению CH₄ и CO₂ в течение 60 и более суток. Было внесено 10 мг обогащенной ¹³С глюкозы в каждый из инкубационных флаконов эксперимента при *t* = 4 °С и 20 мг обогащенной ¹³С глюкозы в каждый из инкубационных флаконов эксперимента при *t* = 25 °С, что в пересчете на чистый ¹³С составило 0,48 и 0,96 мг ¹³С соответственно.

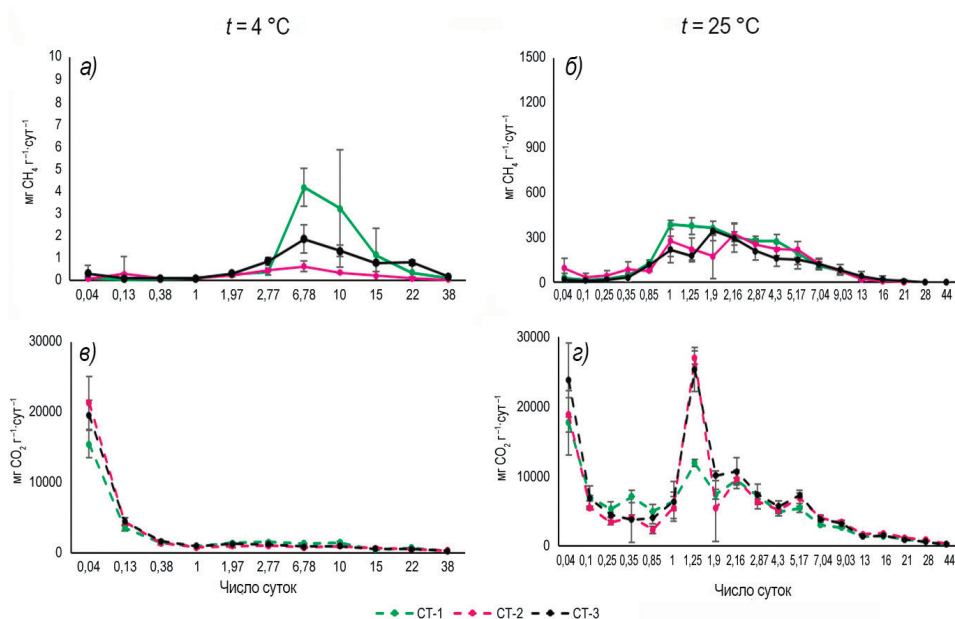


Рис. 5. Динамика эмиссии CH₄ и CO₂ донными осадками старичных озер в инкубационных экспериментах с добавлением ¹³С глюкозы при 4 °С (слева) и 25 °С (справа): а, б — выделение CH₄; в, г — выделение CO₂. Планки погрешностей — стандартное отклонение, *n* = 3

Fig. 5. Dynamics of CH₄ and CO₂ emission by the bottom sediments of the oxbow lakes in incubation experiments with the addition of ¹³С glucose at 4 °С (left) and 25 °С (right): а, б — release of CH₄; в, г — release of CO₂. Error bars — standard deviation, *n* = 3

Внесение обогащенной глюкозы в эксперимент с донными отложениями старичных озер при $t = 4\text{ }^{\circ}\text{C}$ вызвало изначальный всплеск выделения CO_2 до $20000\text{ мг CO}_2\text{ г}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$, который снизился в 5–9 раз через сутки после внесения и в дальнейшем варьировал в пределах $250\text{--}1450\text{ мг CO}_2\text{ г}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$ до окончания периода наблюдений (рис. 5). Выделение метана в этом варианте эксперимента было очень низким, с небольшим увеличением в 1,5–2 раза на 3–15 сутки наблюдений. Наибольшее выделение метана наблюдалось для осадков озера СТ-1.

В эксперименте при $t = 25\text{ }^{\circ}\text{C}$ внесение глюкозы интенсифицировало выделение метана во всех инкубируемых осадках с 1 по 9-й день эксперимента, а количество выделенного метана на 2 порядка превышало таковое при $t = 4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Количество выделенного CO_2 имело 2 пика, сразу после внесения глюкозы и на 1–2-й день от начала эксперимента, и было выше такового при $t = 4\text{ }^{\circ}\text{C}$ от 2 до 10 раз.

Внесение обогащенной глюкозы в эксперимент с донными отложениями термокарстовых озер при $t = 4\text{ }^{\circ}\text{C}$ также вызвало изначальный всплеск выделения CO_2 , но до $10000\text{--}15000\text{ мг CO}_2\text{ г}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$, что ниже такового, наблюдавшегося для старичных озер. Выделение CO_2 здесь снизилось уже после 8 часов после внесения глюкозы и оставалось низким до окончания периода наблюдений (рис. 6). Выделение метана в этом варианте эксперимента было в 2 раза выше, чем у осадков старичных озер, и протекало по аналогичной тенденции. Наибольшее выделение метана наблюдалось для осадков озера Т-1.

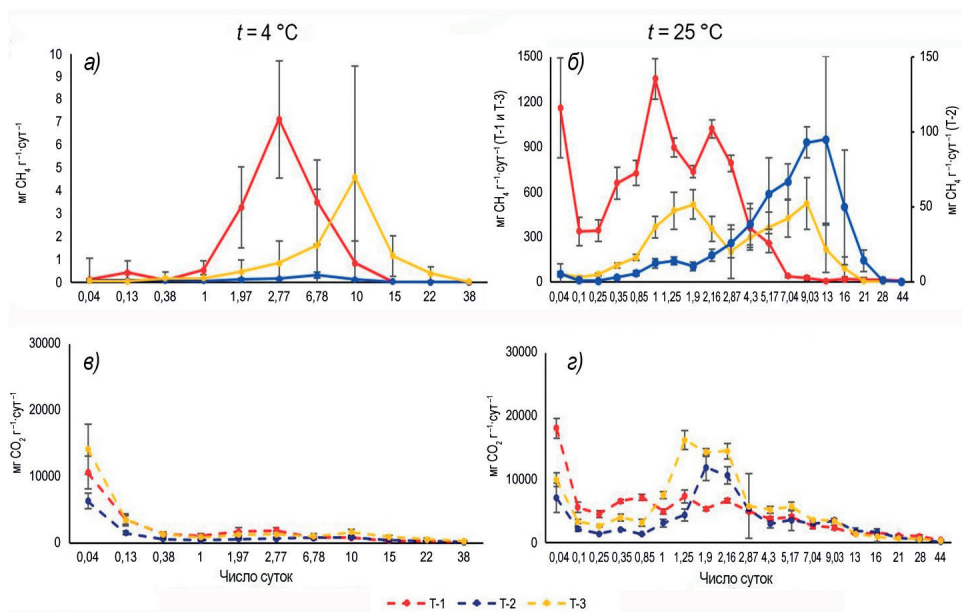


Рис. 6. Динамика эмиссии CH_4 и CO_2 донными осадками термокарстовых озер в инкубационных экспериментах с добавлением ^{13}C глюкозы при $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ (слева) и $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ (справа): а, б — выделение CH_4 ; в, г — выделение CO_2 . Планки погрешностей — стандартное отклонение, $n = 3$

Fig. 6. Dynamics of CH_4 and CO_2 emission by the bottom sediments of the thermokarst lakes in incubation experiments with the addition of ^{13}C glucose at $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ (left) and $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ (right): а, б — release of CH_4 ; в, г — release of CO_2 . Error bars — standard deviation, $n = 3$

В эксперименте при $t = 25\text{ }^{\circ}\text{C}$ внесение глюкозы также интенсифицировало выделение метана во всех инкубируемых осадках, но величины эмиссии и динамика выделения газа имели ярко выраженную разнохарактерность. Осадками озер Т-1 и Т-3 выделялось от 500 до 1300 мг $\text{CH}_4\text{ г}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$, с резко выраженными колебаниями эмиссии, из осадков озера Т-2 максимальная скорость выделения метана составляла 110 мг $\text{CH}_4\text{ г}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$, а скорость эмиссии наращивалась постепенно, к 9–13-му дню от начала эксперимента. Выделение CO_2 проходило по динамике, схожей с таковой для старичных озер.

Количество выделившегося ^{13}C за весь период эксперимента различалось как между температурами инкубации, так и между типами озер (табл. 2). При инкубировании в холодных условиях донные отложения старичных озер выделили в среднем на 5 % больше ^{13}C , чем донные отложения термокарстовых озер. В свою очередь, при $t = 25\text{ }^{\circ}\text{C}$ осадки термокарстовых озер выделили в среднем на 38 % больше ^{13}C , чем отложения старичных озер. Выделение ^{13}C при повышенной температуре превышало таковое при $t = 4\text{ }^{\circ}\text{C}$ от 2,5 до 4 раз, несмотря на всего лишь двукратную разницу внесенной обогащенной глюкозы в различные по температуре инкубации варианты эксперимента.

Таблица 2

Количество ^{13}C , выделившегося в инкубационных экспериментах с внесением обогащенной ^{13}C глюкозы, за весь период наблюдений

Table 2

The quantity of ^{13}C released in incubation experiments with the addition of ^{13}C -enriched glucose over the entire observation period

<i>Старичные озера</i>						
Аббревиатура	СТ-1		СТ-2		СТ-3	
Температура инкубации 4°C						
Эмиссия ^{13}C мг г^{-1} почвы (в составе CH_4 , в составе CO_2 и суммарно выделившееся количество)	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$
	0,017	2,162	0,002	2,024	0,01	1,52
	2,18		2,026		1,53	
Температура инкубации 25°C						
Эмиссия ^{13}C мг г^{-1} почвы (в составе CH_4 , в составе CO_2 и суммарно выделившееся количество)	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$
	0,51	4,56	0,413	4,254	0,507	3,806
	5,07		4,667		4,313	
<i>Термокарстовые озера</i>						
Аббревиатура	Т-1		Т-2		Т-3	
Температура инкубации 4°C						
Эмиссия ^{13}C мг г^{-1} почвы (в составе CH_4 , в составе CO_2 и суммарно выделившееся количество)	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$
	0,021	1,719	0,001	1,882	0,011	1,839
	1,74		1,883		1,851	
Температура инкубации 25°C						
Эмиссия ^{13}C мг г^{-1} почвы (в составе CH_4 , в составе CO_2 и суммарно выделившееся количество)	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$	$^{13}\text{C}-\text{CH}_4$	$^{13}\text{C}-\text{CO}_2$
	1,428	5,981	2,47	6,844	1,793	3,958
	7,409		9,314		5,75	

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Космополитичная природа обитания свободноживущих простейших и микроорганизмов отмечалась неоднократно различными исследователями, в частности, Лоренс Баас-Бекинг еще в 1934 г. [29] сформулировал руководящий принцип микробных экосистем, известный как гипотеза Бааса-Бекинга, который заключается в том, что «все есть везде, и среда выбирает», однако мы редко принимаем во внимание временную шкалу, которую занимает этот экологический отбор, даже если эта шкала времени может быть порядка нескольких лет или больше. Традиционно, моделируя воздействие такого парникового газа, как метан, на атмосферу, мы предполагаем, что метан будет выбрасываться в неизменном (в виде CH_4) либо в окисленном состоянии (т.е. в виде CO_2 , образующегося в результате горения метана или в результате окисления его метанотрофами), и, таким образом, выброс метана просто увеличит количество CO_2 в атмосфере [30]. Наше исследование показало, что характер выброса парниковых газов зависит не только от состава микробиоценозов донных отложений арктических озер, но и от типа формирования этих озер. Так, в инкубационных экспериментах показано, что эмиссия метана и CO_2 осадками старичных озер протекала однотипно для всех трех выбранных озер, тогда как осадки трех термокарстовых озер демонстрировали разнохарактерную динамику. Кроме того, выделение CH_4 и CO_2 осадками термокарстовых озер было в разы выше такового осадками старичных озер, что предполагает их больший эмиссионный потенциал. Вероятно, это связано с низкой степенью разрушенности углерода донных отложений (значения $\delta^{13}\text{C}$ составили $-28,28 \dots -29,88 \text{ ‰}$), характерной для термокарстовых озер, что позволило микроорганизмам-деструкторам быстрее вовлечь органическое вещество в круговорот.

Изотопное смещение углерода в метане (рис. 3в, 4в) при инкубировании при различных температурах выявило, что метаболические пути цикла метана как в старичных, так и в термокарстовых озерах менялись с метаногенеза на метанотрофию, чего не наблюдалось при инкубировании при $t = 25 \text{ °C}$. Это позволяет сделать предположение, что при повышении температуры окружающей среды, вследствие снижения количества растворенного в воде кислорода, окисление метана микроорганизмами будет подавлено и возрастет выброс метана в атмосферу. В то же время постепенное утяжеление изотопного состава в метане при $t = 25 \text{ °C}$, возможно, свидетельствовало о том, что реакция микробной экосистемы не являлась достаточно быстрой, чтобы переориентировать микробиоценоз с выделения метана на его поглощение. В некоторых исследованиях показано, что метанотрофным сообществам требуются годы, чтобы развиваться в ответ на новый выброс метана [31].

Эксперименты с внесением ^{13}C обогащенной глюкозы выявили, что внесенная глюкоза встраивалась в основном в метаболические пути с выделением CO_2 . В метаногенных процессах вновь поступившее легкодоступное органическое вещество использовалось в гораздо меньших объемах. Стоит отметить, что привнесение в субстрат свежей «чужеродной» органики не всегда демонстрирует всплеск микробиологической активности [32] либо наблюдается отсроченный (от трех и более лет) эффект вовлечения органического вещества в минерализационные процессы [33]. В проведенном нами инкубационном эксперименте количество ^{13}C глюкозы, внесенной при $t = 4 \text{ °C}$, составило 0,48 мг ^{13}C на инкубационный флакон и 0,96 мг ^{13}C при $t = 25 \text{ °C}$. Из данных, приведенных в табл. 2, видно, что суммарное выделение ^{13}C

(в виде CO_2 и CH_4) превышало количество внесенного ^{13}C во всех вариантах эксперимента, а донные отложения термокарстовых озер продемонстрировали 5–9-кратное увеличение эмиссии ^{13}C в газообразной форме при $t = 25^\circ\text{C}$, что свидетельствовало о наличии так называемого «прайминг-эффекта», при котором поступление легкодоступной органики инициирует вовлечение в метаболические пути труднодоступного органического вещества. Вероятно, этот эффект также был связан с низкой степенью разрушенности углерода в осадках термокарстовых озер.

Группа авторов исследования микробной активности донных отложений меромиктического субарктического озера Светлое [34], сообразно с нашими выводами, предположила, что отложения арктических и субарктических меромиктических озер являются важными хранилищами углерода и потенциальным источником выбросов метана в атмосферу вследствие преобладания в микробном сообществе гидролитических и метаногенных микроорганизмов при низкой численности метанотрофов в отложениях озера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, осадки старичных озер показали сходную динамику эмиссии метана, как при низких (4°C), так и при высоких температурах (25°C). Смещение изотопного состава углерода в метане указывало на близкий состав микробных сообществ во всех исследованных старичных озерах. В термокарстовых озерах в экспериментах при низких и высоких температурах эмиссия метана в отложениях протекала с использованием несхожих метаболических путей. Полученные результаты указывают на различающийся состав метаногенных/метанотрофных популяций в термокарстовых и старичных озерах. В обоих случаях повышение температуры приводило к увеличению высвобождения метана из донных отложений арктических озер. В сравнении со старичными озерами, термокарстовые озера внесут больший вклад в эмиссию метана. Так, эмиссия метана из термокарстовых озер предположительно увеличится от 6 до 46 раз за счет повышения температуры окружающей среды, а из старичных озер — от 1,8 до 7,6 раз. Обнаруженный «прайминг-эффект», при котором поступление легкодоступной органики инициирует вовлечение в метаболические пути труднодоступного органического вещества, особенно ярко прослеживался в инкубации с осадками озер с низкой степенью разрушенности углерода $\delta^{13}\text{C}$ ($-28,28 \dots -29,88 \%$), что было особенно характерно для осадков термокарстовых озер. Согласно результатам данного исследования, в условиях глобального потепления климата и термокарстовые и старичные озера могут стать значимыми источниками поступления метана в атмосферу Земли.

Конфликт интересов. Конфликт интересов отсутствует.

Финансирование. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-34-50086 «Мобильность» и РФФИ № 18-05-60291 «Адаптация арктических лимносистем к быстрому изменению климата».

Благодарности. Авторы выражают благодарность лаборатории полярных и морских исследований Отто Шмидта, ААНИИ, где проводился DOC анализ.

Competing interests. The authors have no competing interests.

Funding. The study was funded by RFBR, project number 19-34-50086 “Mobility” and by RFBR, project number 18-05-60291 “Adaptation of the Arctic limnosystems to rapid climate change”.

Acknowledgements. DOC analysis was carried out in in the Otto Schmidt laboratory for Polar and Marine Research in AARI.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Schuur E., Bockheim J., Canadell J.G., Euskirchen E., Field Ch.B, Goryachkin S. V., Hagemann S., Kuhry P., Lafleur P.M., Lee H., Mazhitova G., Nelson F.E., Rinke A., Romanovsky V.E., Shiklomanov N., Tarnocai Ch., Venevsky S., Vogel J. G., Zimov S. A. Vulnerability of permafrost carbon to climate change: implications for the global carbon cycle // *BioScience*. 2008. V. 58 (8). P. 701–714.
2. Tarnocai C., Canadell J., Schuur E., Kuhry P., Mazhitova G., Zimov S. Soil organic carbon pools in the Northern Circumpolar permafrost region // *Global Biogeochem. Cycles*. 2009. V. 23. P. 1–11. doi: 10.1029/2008GB003327.
3. Schirrmeister L., Siegert Ch., Kuznetsova Ch., Kuzmina S., Andreev A., Kienast F., Meyer H., Bobrov H. Paleoenvironmental and paleoclimatic records from permafrost deposits in the Arctic region of Northern Siberia // *Quaternary International*. 2002 V. 89. P. 97–118. doi: 10.1016/S1040-6182(01)00083-0.
4. Belshe E., Schuur E., Bolker B. Tundra ecosystems observed to be CO₂ sources due to differential amplification of the carbon cycle // *Ecology Letter*. 2013. V. 16 (10). P. 1307–1315.
5. Boike J., Langer M., Lantuit H., Muster S., Roth K., Sachs T., Overduin P., Westermann S., McGuire A.D. Permafrost-physical aspects, carbon cycling, databases and uncertainties // *Recarbonization of the biosphere*. Dordrecht: Springer, 2012. P. 159–185.
6. Kutzbach L., Röbger N., Eckhardt T., Knoblauch C., Sachs T., Wille C., Boike J., Pfeiffer E.-M. Spatiotemporal variability of methane emissions of tundra landscapes in the Lena River Delta, Siberia // *In EGU General Assembly Conference Abstracts*. 2020. P. 17937.
7. Покровский О.С., Широкова Л.С., Курпотин С.Н. Микробиологические факторы, контролирующие цикл углерода в термокарстовых водных объектах Западной Сибири // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2012. № 3 (19). С. 199–217.
8. Адаменко В.Н. Климат и озера: (К оценке настоящего, прошлого и будущего) Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 263 с.
9. Davidson E., Janssens I. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // *Nature*. 2006. V. 440. P. 165–173.
10. Wild B., Gentsch N., Čapek P., Diáková K., Alves R. J. E., Bárta J., Gittel A., Hugelius G., Knoltsch A., Kuhry P., Lashchinskiy N., Mikutta R., Palmtag J., Schleper Ch., Schneckner J., Shibistova O., Takriti M., Torsvik V.L., Urich T., Watzka M., Šantrůčková H., Guggenberger G., Richter A. Plant-derived compounds stimulate the decomposition of organic matter in arctic permafrost soils // *Sci Rep*. 2016. V. 6. P. 1–11.
11. Alekseevsky N.I., Aibulatov D.N., Kuksina L.V., Chetverova A.A. The structure of streams in the Lena Delta and its influence on streamflow transformation processes // *Geography and Natural Resources*. 2014. V. 35 (1). P. 63–70.
12. Большианов Д.Ю., Макаров А.С., Шнайдер В., Штоф Г. Происхождение и развитие дельты реки Лены. СПб.: ААНИИ, 2013. 268 с.
13. Schwamborn G., Andreev A.A., Tumskoy V., Rachold V., Grigoriev M.N., Pavlova E.Y., Dorozhkhina M.V., Hubberten H.-W. Evolution of Lake Nikolay, Argal Island, western Lena River delta, during late Weichselian and Holocene time // *Polarforschung*. 2002. V. 70. P. 69–82.
14. Федорова И.В., Четверова А.А., Алексеева Н.К., Скороспехова Т.В., Романов С.Г., Большианов Д.Ю., Шадрин А.А., Макушин М.А. Гидрологические и гидрохимические исследования в дельте р. Лены весной 2015 и 2016 гг. // *Проблемы Арктики и Антарктики*. 2017. Т. 3. С. 107–114.
15. Григорьев М.Н. Криоморфогенез устьевой области р. Лены. Якутск: Ин-т мерзлотоведения СО РАН, 1993. 176 с.
16. Morgenstern A., Grosse G., Gunther F., Fedorova I., Schirrmeister L. Spatial analyses of thermokarst lakes and basins in Yedoma landscapes of the Lena Delta // *The Cryosphere*. 2011. V. 5. P. 849–867. doi: 10.5194/tc-5-849-2011.

17. Boike J., Kattenstroth B., Abramova K., Bornemann N., Chetverova A., Fedorova I., Fröb K., Grigoriev M., Grüber M., Kutzbach L., Langer M., Minke M., Muster S., Piel K., Pfeiffer E.-M., Stoof G., Westermann S., Wischniewski K., Wille C. and Hubberten H.-W. Baseline characteristics of climate, permafrost and land cover from a new permafrost observatory in the Lena River Delta, Siberia (1998–2011) // *Biogeosciences*. 2013. V.10. P. 2105–2128. doi: 10.5194/bg-10-2105-2013, 2013.
18. Boike J., Nitzbon J., Anders K., Grigoriev M., Bolshiyakov D.Y., Langer M., Lange S., Bornemann N., Morgenstern A., Schreiber P., Wille C., Chadburn S., Gouttevin I., Burke E., and Kutzbach L. A 16-year record (2002–2017) of permafrost, active layer, and meteorological conditions at the Samoylov Island Arctic permafrost research site, Lena River Delta, northern Siberia: an opportunity to validate remote sensing data and land surface, snow, and permafrost models // *Earth System Science Data Discussions*. 2018. V. 11 (1). P. 266–299. doi: 10.5194/essd-2018-82.
19. Zubrzycki S., Kutzbach L., Grosse G., Desyatkin A. and Pfeiffer E.M. Organic carbon and total nitrogen stocks in soils of the Lena River Delta // *Biogeosciences*. 2013. V. 10 (6). P. 3507–3524.
20. Четверова А. А., Федорова И. В., Потанова Т. М., Бойке Ю. Гидрологические и геохимические особенности современного состояния озер о. Самойловский в дельте р. Лены // *Проблемы Арктики и Антарктики*. 2013. Т. 1 (95). С. 97–110.
21. Государственный водный кадастр. Основные гидрологические характеристики (за 1971–1975 гг. и весь период наблюдений). Т. 17. Лено-Индибирский район / Под ред. З.К. Егоровой, А.В. Шестакова. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 295 с.
22. Кравцова В.И. Распространение термокарстовых озер в России в пределах зоны многолетней мерзлоты // *Вест. Моск. ун-та. Сер. 5. География*. 2009. № 3. С. 33–42.
23. Kallistova A.Y., Savvichev A.S., Rusanov I.I., Pimenov N.V. Thermokarst lakes, ecosystems with intense microbial processes of the methane cycle // *Microbiology*. 2019. V. 88. P. 649–661.
24. Chetverova A., Skorospelkova T., Morgenstern A., Alekseeva N., Spiridonov I., Fedorova I. Hydrological and hydrochemical characteristics of lakes in the Lena River delta (Northeast-Siberia, Russia) // *Polarforschung*. 2017. V. 87. P. 111–124. doi: 10.2312/polarforschung.87.2.111.
25. Гузева А.В., Федорова И.В. Формы нахождения тяжелых металлов в донных отложениях острова Самойловский, дельта реки Лены // *Труды КарНЦ РАН. Сер. Лимнология. Океанология*. 2020. № 9. С. 18–29. doi: 10.17076/lim1235.
26. Петелин В.П. Гранулометрический анализ донных осадков. М.: Наука, 1967. 128 с.
27. Guzeva A.V., Fedorova I.V., Alekseeva N.K., Evgrafova S. Geochemical features of sediments of the lakes located in the Lena Delta, the Russian Arctic // *Focus Siberian Permafrost — Terrestrial Cryosphere and Climate Change: International Symposium, Institute of Soil Science — Universität Hamburg 23–27 March 2020. Abstract / Ed. E.M. Pfeiffer at al. Alfred-Wegener-Institut, 2020. P. 38.*
28. Gentsch N., Mikutta R., Alves R., Barta J., Capek P., Gittel A., Hugelius G., Kuhry P., Lashchinskiy N., Palmtag J., Richter A., Santruckova H., Schnecker J., Shibistova O., Urich T., Wild B., Guggenberger G. Storage and transformation of organic matter fractions in cryoturbated permafrost soils across the Siberian Arctic // *Biogeosciences Discussions*. 2015. V. 12. P. 2697–2743.
29. Baas-Becking L.G.M. *Geobiologie of inleiding tot de milieukunde*. The Hague, the Netherlands: W.P. Van Stockum & Zoon, 1934. 263 p.
30. Wadham J.L., Arndt S., Tulaczyk S., Stibal M., Tranter M., Telling J., Lis G.P., Lawson E., Ridgwell A., Dubnick A., Sharp M. J., Anesio A. M. and Butler C.E.H. Potential methane reservoirs beneath Antarctica // *Nature*. 2012. V. 488. P. 633–637. doi: 10.1038/nature11374.
31. Thurber A., Seabrook S., Welsh R. Riddles in the cold: Antarctic endemism and microbial succession impact methane cycling in the Southern Ocean // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2020. V. 287(1931), P. 20201134. doi:10.1098/rspb.2020.1134.
32. Плеханова Л.Н., Каширская Н.Н., Сыроватко А.С. Активность целлюлозолитических микроорганизмов в грунтах кремнированных захоронений как индикатор деталей погребального

обряда // Нижневолжский археологический вестник. 2020. Т. 19. № 1. С. 116–129. doi: 15688/nav.jvolsu.2020.1.6.

33. *Evgrafova S., Kadutskii V., Novikov O., Guggenberger G., Wagner D.* Greenhouse gas release in field-based incubation experiment with buried soil, Lena Delta, Siberia // Focus Siberian Permafrost — Terrestrial Cryosphere and Climate Change: International Symposium, Institute of Soil Science — Universität Hamburg 23–27 March 2020. Abstract / Ed. E.M. Pfeiffer at al. Alfred-Wegener-Institut, 2020. P. 30. doi:10.2312/BzPM_0739_2020ISSN 1866-3192.

34. *Kadnikov V.V., Savvichev A.S., Mardanov A.V., Beletsky A.V., Merkel A.Y., Ravin N.V., Pimenov N.V.* Microbial communities involved in the methane cycle in the near-bottom water layer and sediments of the meromictic subarctic Lake Svetloe // Antonie Van Leeuwenhoek. 2019. V. 112 (12). P. 1801–1814.

REFERENCES

1. *Schuur E., Bockheim J., Canadell J.G., Euskirchen E., Field Ch.B., Goryachkin S.V., Hagemann S., Kuhry P., Laflour P.M., Lee H., Mazhitova G., Nelson F.E., Rinke A., Romanovsky V.E., Shiklomanov N., Tarnocai Ch., Venevsky S., Vogel J.G., Zimov S.A.* Vulnerability of permafrost carbon to climate change: implications for the global carbon cycle. *BioScience*. 2008, 58 (8): 701–714.

2. *Tarnocai C., Canadell J., Schuur E., Kuhry P., Mazhitova G., Zimov S.* Soil organic carbon pools in the Northern Circumpolar permafrost region. *Global Biogeochem. Cycles*. 2009, 23, 1–11 doi: 10.1029/2008GB003327.

3. *Schirrmeister L., Siegert Ch., Kuznetsova Ch., Kuzmina S., Andreev A., Kienast F., Meyer H., Bobrov H.* Paleoenvironmental and paleoclimatic records from permafrost deposits in the Arctic region of Northern Siberia. *Quaternary International*. 2002, 89: 97–118. doi: 10.1016/S1040-6182(01)00083-0.

4. *Belshe E., Schuur E., Bolker B.* Tundra ecosystems observed to be CO₂ sources due to differential amplification of the carbon cycle. *Ecology Letter*. 2013, 16 (10): 1307–1315.

5. *Boike J., Langer M., Lantuit H., Muster S., Roth K., Sachs T., Overduin P., Westermann S., McGuire A.D.* Permafrost-physical aspects, carbon cycling, databases and uncertainties. *Recarbonization of the biosphere*. Dordrecht: Springer, 2012: 159–185.

6. *Kutzbach L., Rößger N., Eckhardt T., Knoblauch C., Sachs T., Wille C., Boike J., Pfeiffer E.-M.* Spatiotemporal variability of methane emissions of tundra landscapes in the Lena River Delta, Siberia. *EGU General Assembly Conference Abstracts*. 2020: 17937.

7. *Pokrovsky O. S., Shirokova L.S., Kirpotin S.N.* Microbiological factors controlling carbon cycle in thermokarst water bodies of Western Siberia. *Tomskij gosudarstvennyj universitet zhurnal biologii*. Tomsk State University Journal of Biology. 2012, 3 (19): 199–217. [In Russian].

8. *Adamenko V.N.* *Klimat i ozera: (K otsenke nastoiashchego, proshlogo i budushchego)*. Climate and lakes: (Towards to assessment of the present, past and future). L.: Hidrometeoizdat, 1985: 263 p. [In Russian].

9. *Davidson E., Janssens I.* Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*. 2006, 440: 165–173.

10. *Wild B., Gentsch N., Čapek P., Diáková K., Alves R. J. E., Bárta J., Gittel A., Hugelius G., Knoltsch A., Kuhry P., Lashchinskiy N., Mikutta R., Palmtag J., Schleper Ch., Schnecker J., Shibistova O., Takriti M., Torsvik V.L., Urich T., Watzka M., Šantrůčková H., Guggenberger G., Richter A.* Plant-derived compounds stimulate the decomposition of organic matter in arctic permafrost soils. *Sci Rep*. 2016, 6: 25607.

11. *Alekseevsky N.I., Aibulatov D.N., Kuksina L.V., Chetverova A.A.* The structure of streams in the Lena Delta and its influence on streamflow transformation processes. *Geography and Natural Resources*. 2014, 35 (1): 63–70.

12. *Bolshiyarov D.Y., Makarov A.S., Schneider V., Stof G.* *Proishozhdenie i razvitie del'ny reki Leny*. Evolution and development of the Lena River Delta. St. Petersburg: Proc. of AARI, 2013: 268 p. [In Russian].

13. Schwamborn G., Andreev A.A., Tumskoy V., Rachold V., Grigoriev M.N., Pavlova E.Y., Dorozhkhina M.V., Hubberten H.-W. Evolution of Lake Nikolay, Arga Island, western Lena River delta, during late Weichselian and Holocene time. *Polarforschung*. 2002, 70: 69–82.
14. Fedorova I.V., Chetverova A.A., Alekseeva N.K., Skorospekhova T.V., Romanov S.G., Bolshiyarov D.Yu., Shadriva A.A., Makushin M.A. Hydrological and hydrochemical investigation in the Lena River Delta in winter 2015–2016. *Problemy Arktiki i Antarktiki*. Arctic and Antarctic Research. 2017, (3): 107–114. doi:10.30758/0555-2648-2017-0-3-107-114. [In Russian].
15. Grigoriev M.N. *Kriomorfogenez ust'evoy oblasti r. Leny*. Cryomorphogenesis of the Lena River mouth area. Yakutsk: Siberian Branch, USSR. Academy of Sciences, 1993: 176 p. [In Russian].
16. Morgenstern A., Grosse G., Gunther F., Fedorova I., Schirrmeister L. Spatial analyses of thermokarst lakes and basins in Yedoma landscapes of the Lena Delta. *The Cryosphere*. 2011, 5: 849–867. doi: 10.5194/tc-5-849-2011.
17. Boike J., Kattenstroth B., Abramova K., Bornemann N., Chetverova A., Fedorova I., Fröb K., Grigoriev M., Grüber M., Kutzbach L., Langer M., Minke M., Muster S., Piel K., Pfeiffer E.-M., Stoof G., Westermann S., Wischnewski K., Wille C. and Hubberten H.-W. Baseline characteristics of climate, permafrost and land cover from a new permafrost observatory in the Lena River Delta, Siberia (1998–2011). *Biogeosciences*. 2013, 10: 2105–2128. doi: 10.5194/bg-10-2105-2013, 2013.
18. Boike J., Nitzbon J., Anders K., Grigoriev M., Bolshiyarov D.Y., Langer M., Lange S., Bornemann N., Morgenstern A., Schreiber P., Wille C., Chadburn S., Gouttevin I., Burke E. and Kutzbach L. A 16-year record (2002–2017) of permafrost, active layer, and meteorological conditions at the Samoylov Island Arctic permafrost research site, Lena River Delta, northern Siberia: an opportunity to validate remote sensing data and land surface, snow, and permafrost models. *Earth System Science Data Discussions*. 2018, 11 (1): 266–299. doi: 10.5194/essd-2018-82.
19. Zubrzycki S., Kutzbach L., Grosse G., Desyatkin A. and Pfeiffer E.M. Organic carbon and total nitrogen stocks in soils of the Lena River Delta. *Biogeosciences*. 2013, 10 (6): 3507–3524.
20. Chetverova A.A., Fedorova I.V., Potapova T.M., Boike Y. Hydrological and geochemical characteristics of the modern state of lakes of Samoylovsky island in the Lena river delta. *Problemy Arktiki i Antarktiki*. Arctic and Antarctic Research. 2013, 1 (95): 97–110. [In Russian].
21. Gosudarstvennyi vodnyi kadastr. *Osnovnye gidrologicheskie kharakteristiki (za 1971–1975 gg. I ves' period nabludenii)*. T. 17. Leno-Indigirskii raion. State water cadastre. Main hydrological characteristics (for 1971–1975 observation period). V. 17. Leno-Indigirsky region. Ed. Z.K. Egorova, A.V. Shestakova. Leningrad: Hidrometeoizdat, 1979: 295 p. [In Russian].
22. Kravtsova V.I. Distribution of thermokarst lakes in Russian lakes within the permafrost zone. *Vestnik MGU*. MSU Vestnik. Ser. 5. Geography. 2009, 3: 33–42. [In Russian].
23. Kallistova A.Y., Savvichev A.S., Rusanov I.I., Pimenov N.V. Thermokarst lakes, ecosystems with intense microbial processes of the methane cycle. *Microbiology*. 2019, 88: 649–661.
24. Chetverova A., Skorospekhova T., Morgenstern A., Alekseeva N., Spiridonov I., Fedorova I. Hydrological and hydrochemical characteristics of lakes in the Lena River delta (Northeast-Siberia, Russia). *Polarforschung*. 2017, 87: 111–124. doi: 10.2312/polarforschung.87.2.111.
25. Guzeva A.V., Fedorova I.V. The trace metals in the lake bottom sediments of the delta Lena, Samoylov Island. *Trudy KarNC RAN*. Transactions of Karelian Research Centre of RAS. 2020, 9: 18–29. doi: 10.17076/lim1235.
26. Petelin V.P. *Granulometricheskii analiz donnykh osadkov*. Granulometric analysis of bottom sediments. Moscow: Nauka, 1967: 128 p. [In Russian].
27. Guzeva A.V., Fedorova I.V., Alekseeva N.K., Evgrafova S. Geochemical features of sediments of the lakes located in the Lena Delta, the Russian Arctic. Focus Siberian Permafrost — Terrestrial Cryosphere and Climate Change: International Symposium, Institute of Soil Science — Universität Hamburg 23–27 March 2020. Abstract. Ed. E.M. Pfeiffer at al. Alfred-Wegener-Institut, 2020. 38.

28. Gentsch N., Mikutta R., Alves R., Barta J., Capek P., Gittel A., Hugelius G., Kuhry P., Lashchinskiy N., Palmag J., Richter A., Santruckova H., Schnecker J., Shibistova O., Urich T., Wild B., Guggenberger G. Storage and transformation of organic matter fractions in cryoturbated permafrost soils across the Siberian Arctic. *Biogeosciences Discussions*. 2015, 12: 2697–2743.
29. Baas-Becking L.G.M. *Geobiologie of inleiding tot de milieukunde*. The Hague, the Netherlands: W.P. Van Stockum & Zoon, 1934: 263 p.
30. Wadham J.L., Arndt S., Tulaczyk S., Stibal M., Tranter M., Telling J., Lis G. P., Lawson E., Ridgwell A., Dubnick A., Sharp M. J., Anesio A. M. and Butler C.E.H. Potential methane reservoirs beneath Antarctica. *Nature*. 2012, 488: 633–637. doi: 10.1038/nature11374.
31. Thurber A., Seabrook S., Welsh R. Riddles in the cold: Antarctic endemism and microbial succession impact methane cycling in the Southern Ocean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2020, 287: 20201134. doi: 10.1098/rspb.2020.1134.
32. Plekhanova L.N., Kashirskaya N.N., Syrovatko A.S. Cellulostic microorganisms activity as an indicator of details funeral ceremony. *Nizhne-volzhsij arheologicheskij vestnik*. Volga Archaeological Bulletin. 2020, 19 (1): 116–129. doi:10.15688/nav.jvolsu.2020.1.6. [In Russian].
33. Evgrafova S., Kadutskii V., Novikov O., Guggenberger G., Wagner D. Greenhouse gas release in field-based incubation experiment with buried soil, Lena Delta, Siberia. *Focus Siberian Permafrost — Terrestrial Cryosphere and Climate Change: International Symposium, Institute of Soil Science — Universität Hamburg 23–27 March 2020*. Abstract / Ed. E.M. Pfeiffer at al. Alfred-Wegener-Institut, 2020. P. 30. doi:10.2312/BzPM_0739_2020ISSN 1866-3192.
34. Kadnikov V.V., Savvichev A.S., Mardanov A.V., Beletsky A.V., Merkel A.Y., Ravin N.V., Pimenov N.V. Microbial communities involved in the methane cycle in the near-bottom water layer and sediments of the meromictic subarctic Lake Svetloe. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2019, 112 (12): 1801–1814.