

УДК 581:674.031.632.154.4

Г.Г. Романов

Сыктывкарский лесной институт – филиал С.-Петербургской государственной лесотехнической академии

Романов Геннадий Григорьевич родился в 1956 г., в окончил 1979 г. Сыктывкарский государственный университет, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры воспроизводства лесных ресурсов, декан сельскохозяйственного факультета Сыктывкарского лесного института – филиала С.-Петербургской государственной лесотехнической академии. Имеет более 40 работ в области биологической фиксации азота атмосферы растениями и почвенными микроорганизмами в условиях тундровой и таежной зон Европейского Северо-Востока.
E-mail: gennadyr@sfi.komi.com



СИМБИОТИЧЕСКАЯ АЗОТФИКСАЦИЯ ОЛЬХИ СЕРОЙ В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ ПОДЗОНЫ ТАЙГИ

Представлены данные о суточной и сезонной азотфиксирующей активности ольхи серой. Показано, что процесс азотфиксации в клубеньках ольхи в течение вегетации идет круглосуточно и наибольшей активностью характеризуется в светлое время суток в период формирования листовой поверхности растения.

Ключевые слова: ольха серая, корневые клубеньки, симбиотическая азотфиксация.

Согласно данным Государственной лесной регистрации по Республике Коми, по состоянию на 01.01.2009 г. площадь лесов, занятая ольхой серой (*Alnus incana* (L.) Moench.), составляла 3,5 тыс. га (0,01 % от общей площади лесов). Несмотря на незначительную площадь, занимаемую ольхой серой, за счет способности к биологической азотфиксации и обогащения почвы азотом она представляет значительный интерес для работ по улучшению лесорастительных свойств почвы [7] и ускоренному лесовосстановлению. Возможность использования ольхи серой как компонента в культуре ели с целью ускорения ее роста была показана для условий Белоруссии [3] и южной подзоны тайги [12]. На территории Республики Коми подобные исследования ранее не проводились, а работы по изучению активности азотфиксации ольхой серой в условиях средней подзоны тайги были начаты нами в 1996 г. [1]. В данной статье приведены сведения о суточной и сезонной активности симбиотической

азотфиксации и ее продуктивности у ольхи серой, изученные в 1997 и 2005 гг.

Характеристика условий местообитания ольхи серой и методика исследований

Участок исследований находится в верхней части пологого склона водораздельного возвышения и представляет собой площадку на склоне и вершине насыпного увала вдоль реконструированной автодороги в 17 км к юго-западу от г. Сыктывкара. Сообщество ольхи серой площадью около 1 га образовалось в процессе самозаращения оголенного суглинистого субстрата. В начале исследований древостой был представлен ольхой серой 20–25-летнего возраста, высота которой 5...8 м, диаметр стволов 6...10 см, сомкнутость крон 0,9...1,0 [9]. Через 9 лет ольха серая достигла высоты 10...12 м, диаметр стволов увеличился в среднем до 10,6 см. Как и прежде, единично к ольхе была примешана береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.).

В подросте, кроме ольхи, отмечены экземпляры ели (*Picea obovata* Ldb.), сосны (*Pinus sylvestris* L.), осины (*Populus tremula* L.), березы (*B. pubescens*), в подлеске – ивы козьей (*Salix caprea* L.) и филиколистной (*S. phylicifolia* L.), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.), с опушечной стороны впервые отмечена малина (*Rubus idaeus* L.). Напочвенный моховой покров, как и прежде, отсутствовал.

В травяном покрове участка насчитывалось около 30 видов сосудистых растений. Среди них, как и прежде, преобладает хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), предпочитающий рыхлые субстраты. В роли наполнителей выступают иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.), звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.). Остальные виды представлены единично.

Под сероольшаником исследуемого участка сформировалась новообразованная лесная суглинистая почва с рыхлой слаборазложившейся подстилкой, ниже находится гумусированный суглинистый слой мощностью до 5 см, где сосредоточена основная масса корней растений. Еще ниже расположен слабо уплотненный суглинок буровато-коричневого цвета, в котором корни встречаются редко. Почва участка (горизонт A_0A_1) характеризуется слабокислой реакцией (рН 6,0) и содержанием азота легкогидролизуемого ($N_{лг}$), подвижных P_2O_5 и K_2O соответственно 20,4; 18,2 и 24,3 мг/100 г почвы.

Почва под сероольшаником богата микрофлорой и обладает высокой биологической активностью: убыль опада составляла 56 % за счет преобладания в нем бактерий и микромитозов [9].

Изучение корневой системы, листового опада ольхи серой и над-

земной травянистой растительности в сероольшанике проводили по общепринятым методам [8]. Для изучения связи между клубеньками ольхи и наземной массой травянистых растений закладывали траншеи, представляющие собой последовательно расположенные площадки 10×10 см, раскопанные на глубину до 15 см. Длина траншей определялась расстоянием от одного дерева до другого. Всего заложено 22 траншеи внутри сообщества и 2, направленные из него. Азотфиксирующую активность клубеньков ольхи измеряли ацетиленовым методом [14] с использованием прибора нашей конструкции [11]. Время экспозиции клубеньков в ацетилене было установлено нами экспериментально в процессе предварительных исследований [9] и составило 15...20 мин. Контролем служили сосуды с клубеньками, куда ацетилен не вводили. Повторность опытов 4-кратная.

Компонентный состав газа в сосудах с клубеньками анализировали на газовом хроматографе «Кристалл 2000»; сорбент – Porapak-Q, газ-носитель – гелий. Конверсионный фактор пересчета этилена в азот был принят равным 3:1.

Результаты исследований и их обсуждение

При закладке траншей внутри и вне сообщества предполагалось, что масса клубеньков по мере удаления от стволов деревьев будет снижаться. Однако анализ ее пространственного распределения показал, что это справедливо только для траншей, направленных вне сообщества, в то время как внутри фитоценоза такая закономерность не выявлена. Это может объясняться тем, что корни ольхи сильно изогнуты в горизонтальном и вертикальном направлениях и часто направлены

**Распределение площадок в траншеях, корневых клубеньков
и надземной массы травянистых растений в сероольшанике хвощовом**

Число площадок, шт.		Абс. сухая масса клубеньков	Абс. сухая надземная масса травянистых растений
в одной траншее	общее в траншеях		
г/м ²			
Внутри сообщества			
1	8	37,20	14,20
2	8	37,70	13,60
3	9	30,50	13,20
4	12	34,20	14,99
6	6	16,20	14,31
11	11	33,40	14,80
12	12	11,30	14,33
14	14	13,90	14,00
Вне сообщества			
9	18	6,35	11,11

в противоположную сторону, в результате попадают на одну и ту же площадку дважды [6].

Подсчет клубеньков на площадках показал (см. таблицу), что внутри сообщества их масса варьировала от 1,4 до 110 и в среднем составляла 24,5 г/м². В траншеях, направленных из сообщества, число и масса клубеньков уменьшались до полного их отсутствия на расстоянии 1,6 м от опушечных деревьев. В целом общая масса сухих клубеньков в сероольшовом сообществе составила 245 кг/га, что сопоставимо с приводимыми в литературе данными. Так, в северо-восточной части Белоруссии в естественных ассоциациях ольхи серой в возрасте 20...23 лет масса абс. сухих клубеньков колебалась от 170 до 365 кг/га [4].

Сопоставление массы клубеньков и надземной массы травянистых растений с площадок показало слабую положительную связь между ними (коэффициент корреляции $r = 0,58$). Это свидетельствует о незначительном влиянии клубеньков ольхи на рост и развитие травянистых растений, что подтверждается и литературными данными. Так, по исследованиям Н.И. Мильто [4], отмершие клубеньки после

разложения освобождают в течение года всего около 3 кг/га азота, что не может оказывать значительного влияния на формирование биомассы травянистых растений.

Изучение активности азотфиксации в сероольшанике показало, что данный процесс идет круглосуточно, различаясь по интенсивности в течение суток и в разные периоды вегетации растений. Как видно из данных, приведенных на рис. 1, наибольшей активности процесс азотфиксации достигал в светлое время суток, снижаясь в ночные часы. Так, в последней декаде июля в условиях длинного светового дня отмечено 3...5 пиков активности азотфиксации (рис. 1), в то время как в относительно темное время суток (с 22.00 до 3.00 ч) всплесков не наблюдалось. В целом в светлое время суток ольха фиксировала около 90 % азота, остальное количество – в ночные часы. При этом максимальная активность азотфиксации, отмеченная в начале исследований, составляла 23...37 мг N·г⁻¹·ч⁻¹ [9]. Эти значения ниже известных в литературе для ольхи серой. Так, согласно G. Bond [цит. по 2] ольха может фиксировать до 814 мг N·г⁻¹·ч⁻¹. Отмеченные различия в максимальной интенсивности

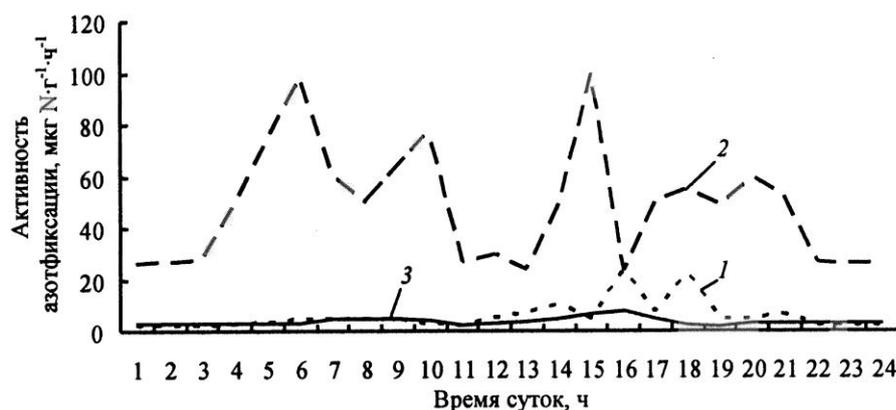


Рис. 1. Динамика суточной активности азотфиксации в клубеньках ольхи серой: 1 – 20 мая; 2 – 10 июля; 3 – 10 августа

азотфиксации ольхи в более южных регионах могут объясняться большими количеством и массой ее корневых наростов, а также лучшими почвенно-климатическими условиями произрастания.

Различия в активности азотфиксации в дневные и ночные часы могли быть связаны с суточным ходом процесса фотосинтеза в листьях ольхи серой и динамикой поступления фотоассимилятов в клубеньки для обеспечения энергией процесса симбиотической азотфиксации [13]. Рост активности азотфиксации в начальный период вегетации мог стимулироваться расходом азота на формирование общей листовой поверхности ольхи и прирост. Эти предположения подтверждаются данными о сезонной динамике активности симбиотической азотфиксации ольхи серой (рис. 2). Так, в последней декаде мая, когда листовой аппарат ольхи еще только начал формироваться, активность этого процесса была наиболее низкой, но продолжала активно нарастать и в июне оказалась заметно выше. К окончанию формирования листовой поверхности растений (первая – вторая декады июля) активность азотфиксации достигала пика и в дальнейшем заметно снижалась. Подобный ход сезонной динамики процесса подтверждается и литературными данными для ольхи серой, произрастающей в условиях южной подзоны тайги [10]. После окончательного

формирования листовой поверхности во второй половине вегетации снижение активности азотфиксации, возможно, было связано с началом старения листьев и, соответственно, уменьшением активности фотосинтеза [5].

Отмечено также в августе сокращение интенсивности и числа пиков активности азотфиксации, которые приходились исключительно на дневные часы (см. рис. 1). Соответственно уменьшалось количество азота, фиксированного за сутки. Анализ сезонного хода кривой активности азотфиксации и погодных условий показал, что в период со второй декады июня по первую декаду августа при устойчивой теплой погоде температура воздуха и влажность почвы не ограничивали процесс. Снижение суточной продуктивности фиксации атмосферного азота в конце первой декады августа могло быть связано с уменьшением светлого времени суток на три часа. В это время продолжительность фотосинтеза растений, по-видимому, сокращается и уменьшается снабжение клубеньков продуктами фотосинтеза.

Известно, что ольха способна фиксировать значительное количество атмосферного азота. В литературе отмечается [2], что продуктивность ее симбиотической азотфиксации за сезон может достигать $362 \text{ кг N} \cdot \text{га}^{-1}$. При этом количество фиксированного азота зависит от возраста и условий произрастания данной породы. К примеру,

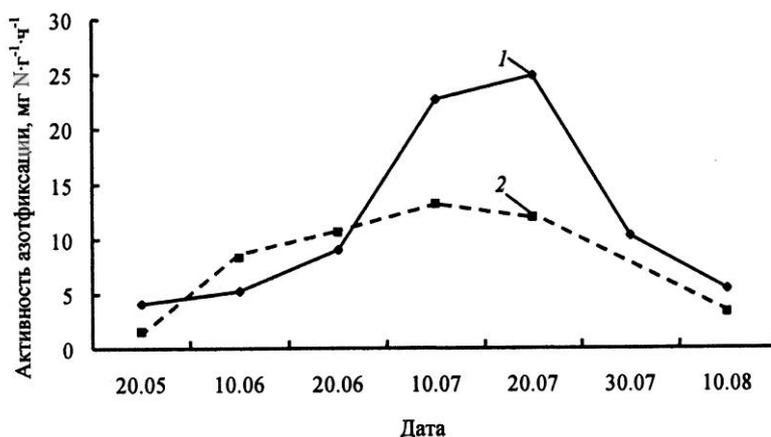


Рис. 2. Динамика сезонной активности азотфиксации в сероольшанике: 1 – 1997 г.; 2 – 2005 г.

в Эстонии ольха серая 5-летнего возраста на плантации, заложенной на бывших сельскохозяйственных землях, за сезон фиксировала 41,7 [16], а в Белоруссии естественные 23-летние насаждения ольхи – 117 кг N·га⁻¹ [4]. В нашем случае сезонная продуктивность симбиотической азотфиксации ольхи серой наибольшей была в 1997 г. в возрасте 20...25 лет и составляла 244...270 кг N·га⁻¹ [9]; через 9 лет она значительно снизилась до 147 кг N·га⁻¹. По-видимому, в процессе освоения субстрата и обогащения его азотом ольха серая с возрастом компенсирует снижение активности симбиотической азотфиксации путем потребления части азотистых соединений из почвы.

Ольха серая обогащает почву азотом в основном через минерализацию листового опада в осенний период [4, 7]. В нашем случае на исследуемом участке масса опада составляла 154,2 г/м² в 1997 г. [9] и 161,3 г/м² в 2005 г. При содержании азота в листьях ольхи, равном примерно 3% [4, 15], в почву за сезон поступало 46,3...48,4 кг N·га⁻¹.

Обогащение почвы азотом в основном через листовый опад подтверждается и сравнением содержания N_{лп} на рядом расположенном участке травянистой растительности без ольхи. В новообразованном дерновом горизонте на насыпном грунте в период наших работ количество N_{лп} было в 6 раз

меньше, чем в горизонте A₀A₁ под сероольшаником. В условиях повышенного рельефа придорожного экотопа богатые азотом листья ольхи после опада подвергаются энергичной минерализации почвенными микроорганизмами и дождевыми червями (последних мы часто наблюдали в лесной подстилке). Высвобожденный минеральный азот перехватывался корневыми системами растений-нитрофилов, такими как хвощ лесной, способствуя их обильному разрастанию под пологом ольхи серой.

Учитывая площадь, занимаемую ольхой серой в лесах Республики Коми, можно рассчитать, что ее вклад в обогащение почвы азотом составляет около 175 т в год, в том числе более 90% приходится на листовый опад, остальное – на азот отмерших корневых клубеньков.

Выводы

Ольха серая в условиях средне-таежной подзоны Республики Коми обладает способностью фиксировать азот атмосферы в значительных количествах.

В течение вегетации процесс азотфиксации в клубеньках идет круглосуточно и наибольшей активностью характеризуется в светлое время суток в период формирования листовых поверхностей растения.

Во второй половине вегетации в связи с началом старения листьев и увеличением возраста древостоя интенсивность симбиотической азотфиксации ольхи снижается. Экологическим фактором, снижающим продуктивность этого процесса, является сокращение светового периода.

Обогащая почву азотом через листовую опад, ольха влияет на видовой состав травянистых растений, их пространственное распределение и количество надземной фитомассы.

Указанные особенности позволяют рассматривать ольху серую в качестве перспективного фитомелиоранта при рекультивации нарушенных земель и ускоренном выращивании лесных культур хвойных пород в условиях средней подзоны тайги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дегтева С.В., Романов Г.Г. Ольха серая как возможный фитомелиорант для биологической рекультивации нарушенных земель в Республике Коми // Растительные ресурсы и биотехнология в агропромышленном комплексе: тез. докл. Владикавказ, 1998. С. 146–147.
2. Калакуцкий Л.В., Парийская А.А. Азотфиксирующие симбиозы актиномицетов с растениями // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. № 2. С. 255–270.
3. Мильто Н.И. Использование почвоулучшающих свойств ольхи серой // Лесоведение и лесн. хоз-во. Минск, 1970. Вып. 3. С. 37–42.
4. Мильто Н.И. Образование клубеньков и азотонакопление у *Alnus incana* // Новое в изучении фиксации биологического азота. М.: Наука, 1971. С. 106–111.
5. Основы лесной биогеоценологии / под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1964. 575 с.
6. Петров В.В. К биологии размножения ольхи серой корневыми отпрысками // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 71, вып. 3. С. 86–90.
7. Петров-Спиридонов А.А., Егорова С.В. Использование ольхи для улучшения лесорастительных свойств почвы // Лесоведение. 1992. № 1. С. 67–73.
8. Полевая геоботаника / под ред. В.М. Понятовской. М.; Л., 1964. Т. 3. 350 с.
9. Посттехногенные экосистемы Севера / под ред. И.Б. Арчеговой, Л.П. Капелькиной. СПб.: Наука, 2002. 159 с.
10. Разгулин С.М. Сезонная и суточная динамика азотфиксирующей активности ольхи серой // Лесоведение. 2003. № 5. С. 25–29.
11. Романов Г.Г., Костяев В.Я. Модификация ацетиленового метода измерения интенсивности биологической азотфиксации в тундре // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 12. С. 134–137.
12. Судницына Т.Н. Влияние ольхи серой на азотное питание, освещенность и рост ели европейской в культурах // Лесоведение. 2009. № 1 С. 18–24.
13. Dixon R.O.D., Wheeler C.T. Biochemical, physiological and environmental aspects of symbiotic nitrogen fixation // Biological nitrogen fixation in forest ecosystems: Foundations and applications. The Hague: Nijhoff and Junk. 1983. P. 107–171.
14. Hardy R., Burns R., Holsten B. Application of the acetylene-ethylene assay for measurement of nitrogen fixation // Soil Biol. Biochem. 1973. Vol. 5, N 1. P. 41–83.
15. Kurdali F. Seasonal nitrogen changes in *Alnus orientalis* and *Populus nigra* and N₂ fixation by exotic alder species in Syria // Commun. Soil Sci. and Plant Annal. 2000. Vol. 31, N 15–16. P. 2509–2522.
16. Uri V., Lohmus K., Tullus H. The budget of demand for nitrogen in grey alder (*Alnus incana* (L.) Moench.) plantation on abandoned agricultural land in Estonia // Baltic Forestry. 2004. Vol. 10, N 1. P. 12–18.

Поступила 20.10.2009

G.G. Romanov

Syktvkar Forest Institute, Branch of St.-Petersburg State Forest-Technical Academy

Symbiotic Nitrogen Fixation of White Alder in Middle Taiga Subzone

The data on diurnal and seasonal nitrogen fixation activity of white alder are presented. It is shown that that nitrogen fixation process in alder nodules goes round-the-clock in the vegetation period and is the most active in the daylight when the plant leaf area is formed.

Keywords: white alder, root nodules, symbiotic nitrogen fixation.