

66094

**В. Я. Костяев**

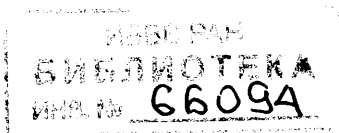
# **ФИКСАЦИЯ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА В АРКТИЧЕСКОЙ ТУНДРЕ**



**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД  
ИМ. И. Д. ПАПАНИНА**

**В. Я. Костяев**

**ФИКСАЦИЯ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА  
В АРКТИЧЕСКОЙ ТУНДРЕ**



Ярославль  
2016

УДК 546.17(571.5):579

ББК 28.4

К72

**Костяев, В. Я.**

**Фиксация молекулярного азота в Арктической тундре** / В. Я. Костяев; отв. ред. А. И. Копылов. – Ярославль : Филигрань, 2016. – 106 с.

**ISBN 978-5-906682-61-1**

В монографии представлены материалы по интенсивности азотфиксации в воде и почве Большеземельской тундры в условиях *in situ*, впервые в России полученные автором в 1977–1978, 1987–1989 и 1993 гг. Изучены все потенциальные организмы, восстанавливающие молекулярный азот: синезеленые водоросли, лишайники, бобовые и злаковые растения. На отдельных участках азотфиксация исследована у одних и тех же видов синезеленых водорослей и лишайников в течение вегетационного сезона. Проанализировано распространение азотфиксаторов по экотопам и влияние на них факторов среды. Для сопоставления привлечены литературные данные для регионов арктической тундры Финляндии, Швеции, Норвегии, Канады, США. В Большеземельской тундре основными азотфиксаторами являются как свободноживущие, так и симбиотирующие в лишайниках синезеленые водоросли. Гетеротрофная бактериальная азотфиксация не имеет существенного значения. В условиях тундры азотфиксирующие организмы обладают более эффективным и совершенным механизмом азотного метаболизма, чем организмы, не способные к азотфиксации. Биологическая азотфиксация в тундре является основным поставщиком азота в водных и наземных экосистемах, где, в зависимости от степени развития азотфиксирующих организмов, она может достигать 20 кг N<sub>2</sub>/га за сезон.

Для гидробиологов, экологов, специалистов в области охраны окружающей среды.

Библ. 177. Табл. 15. Ил. 29

*Ключевые слова:* азотфиксация, растительные сообщества, синезеленые водоросли, лишайники, Арктическая тундра

*Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН*

*Ответственный редактор:* д.б.н. А. И. Копылов

*Рецензенты:* д.б.н. А. Н. Краснова, к.б.н. О. А. Ляшенко

УДК 546.17(571.5):579

ББК 28.4

ISBN 978-5-906682-61-1

© В. Я. Костяев, текст, иллюстрации, 2016

© ИБВВ РАН, 2016

**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
I.D. PAPANIN INSTITUTE FOR BIOLOGY  
OF INLAND WATERS**

**V. Ya. Kostyaev**

**FIXATION OF MOLECULAR NITROGEN  
IN THE ARCTIC TUNDRA**

Yaroslavl

2016



**Kostyaev V. Ya.**

**Fixation of molecular nitrogen in the Arctic tundra / V. Ya. Kostyaev;**

A. I. Kopylov, ed. – Yaroslavl : Filigran, 2016. – 106 pp.

The monograph presents results of study of nitrogen fixation *in situ* obtained in the Bolshezemel'skaya Tundra for the first time in Russia, simultaneously in aquatic and terrestrial ecosystems, in 1977–1978, 1987–1989, 1993. All potential organisms reducing molecular nitrogen, i.e., the blue-green algae, lichens, legumes, and cereals, were under consideration. In several areas the nitrogen fixation was studied for the same species of the blue-green algae and lichens during all the season. The distribution of nitrogen-fixing organisms in ecotopes during the season as well as impact of some environmental factors were analyzed. The literary data for the Arctic tundra regions of Finland, Sweden, Norway, Canada, USA were used for comparison. In all the areas of Bolshezemel'skaya Tundra the free-living and symbiosing in lichens blue-green algae are the basic nitrogen fixers, while heterotrophic bacterial nitrogen fixation is not significant. Under conditions of the tundra the nitrogen-fixing organisms have a more efficient and perfect mechanism of nitrogen metabolism than the ones not capable for nitrogen fixation. Biological nitrogen fixation is the main source of nitrogen in aquatic and terrestrial ecosystems in the tundra. Depending on development of nitrogen-fixing organisms the total nitrogen fixation in ecosystems of the tundra can make up to 20 Kg N<sub>2</sub>/ha per season.

The book is aimed for hydrobiologists, ecologists, experts in nature preservation.

List of references 177. Tables 15. Figures 29

*Key words:* nitrogen fixation, plant communities, blue-green algae, lichens, Arctic Tundra

ISBN 978-5-906682-61-1

© V.Ya. Kostyaev, text, illustrations, 2016

© IBIW RAS, 2016

## Предисловие

«Азотфиксация – глобальный процесс в природе. Он обеспечивает «перевод» биологически инертного азота атмосферы в доступную для высших растений форму. Но это способны делать только определенные группы прокариотных организмов. Так сложилось в эволюции Земли. Поэтому высокоорганизованные растения в ходе эволюции стали устанавливать всевозможные связи с прокариотной микрофлорой. Эти связи построены заведомо на трофической основе. В тундровой экологии проблема азотфиксации является одной из ключевых для понимания закономерностей функционирования высокоширотных экосистем. В Арктике их эволюцию направляет прежде всего дефицит минерального азота. Поэтому в изучении азотфиксации по различным природно-климатическим зонам перед исследователями встают 3 ключевые позиции: состав организмов-азотфиксаторов, уровень накопления ими азота за счет процесса азотфиксации и его вклад в общий азотный баланс природных и окультуренных ландшафтов»... По этим причинам лаборатория экологии и охраны тундры Института биологии Коми-филиала Уральского отделения РАН «начала разворачивать экспериментальные работы по измерению азотфиксации. Это была самая трудоемкая часть в становлении данного направления, во многом ради которой ценой невероятных усилий и создавался междисциплинарный коллектив. Чем наши подходы стали отличаться от зарубежных авторов? Обширные сведения по скандинавскому и северо-американскому секторам Арктики свидетельствовали о том, что изучение роли азотфиксирующих организмов в пополнении азотных резервов экосистем высоких широт проводилось на модельных видах. Главными объектами служили макроскопическая наземная водоросль *Nostoc commune* и азотфиксирующие лишайники. При этом не проводилось детального изучения состава прокариотных организмов. Отсутствовали сопряженные исследования этого процесса в водных и наземных условиях обитания азотфиксаторов. Измерения интенсивности процесса азотфиксации проводилось далеко не сразу после отбора полевых проб».... «Совершенно по-иному строились полевые исследования в Большеземельской тундре. Стратегические подходы... были основаны на заложенном фундаменте системного подхода к изучению структурно-функциональной организации фитоценозов тундры. Во многом благодаря этому с учетом особо тесного экологического взаимодействия в тундре водных и наземных экосистем единовре-

менным измерением процесса азотфиксации удалось исследовать все основные азотфиксирующие компоненты растительных сообществ. За четыре полевых периода в различных подзональных вариантах растительности (1977–1979, 1987–1989 гг.) исследованиями были охвачены 6 районов с общей удаленностью от Воркутинского промышленного центра до 200 км и в зоне промышленного освоения в Воркутинской тундре с радиусом вокруг г. Воркуты около 50 км. В обеспечении мобильности работ огромную роль сыграл Воркутинский стационар его максимальная приближенность к условиям тундры».... «Во многом определяющий фактор успеха лаборатории обеспечил В.Я Костяев» (Институт биологии внутренних вод им И.Д. Папанина РАН).... «Им была разработана модификация ацетиленового метода для измерения в тундре интенсивности азотфиксации в системе «атмосфера–почва–растения»... «Первые итоги изучения в Большеземельской тундре биогенной аккумуляции азота в процессе азотфиксации на основе взаимоотношений высших растений и прокариот академик Ю.И. Чернов охарактеризовал как «одно из наиболее впечатляющих достижений отечественной тундровой экологии последних лет»».... «Итоги первого этапа обобщения по экологии азотфиксации получили высокую оценку и зарубежных исследователей». (Цит. по: Гецен, 2007. С. 192–194, 198).

Выступит ли где из волн океана подводный утес; оторвется ли обломок скалы, выпашится ли валун – всегда, везде, на голой бесплодной поверхности, первым появляется лишайник, разрыхляя горную породу, превращая ее в плодородную почву. Он забирается далее всех растений на север, выше всех в горы; ему нипочем зимняя стужа, летний зной; медленно, но упорно завоевывает каждую пядь земли, и только по его следам, по проторенному им пути, появляются более сложные формы жизни.

К.А. Тимирязев, 1923, с. 100.

## **Введение**

Характеризуя состояние экологических исследований Арктики, известный исследователь тундры академик Ю.И. Чернов (1989) отмечал, что при всем многообразии направлений и бесспорных достижениях экологии тундры следует признать, что основное внимание уделяется внешним, структурным аспектам организации популяций, сообществ и экосистем. В то же время весьма замедленно и крайне неравномерно исследуются механизмы биотической организации. Основа этих механизмов – конкретные взаимодействия различных видов и групп организмов, формирующих биоценоз – трофические, конкурентные, симбиотические; и одним из приоритетных направлений биологических исследований в Арктике должно быть изучение разнообразия азотфиксирующих организмов и их активности.

Ю.И. Чернов констатировал также, что результаты изучения биогенной аккумуляции азота в процессе азотфиксации в Большеземельской тундре является наиболее впечатляющим достижением отечественной тундровой экологии последних лет (Чернов, 1989). В Большеземельской тундре впервые исследования азотфиксирующих организмов нами были начаты в июле 1977 г. в районе Харбейских и Вашуткиных озер (Гецен, Костяев, 1982).

Настоящая книга представляет собой переработанное и дополненное издание моей монографии «Азотфиксирующие организмы и значение биологической азотфиксации в северных экосистемах России», вышедшей в 2004 г. небольшим тиражом. За прошедшие 12 лет появились новые отечественные и зарубежные публикации по фиксации молекулярного азота в арктической тундре, что обусловило не-



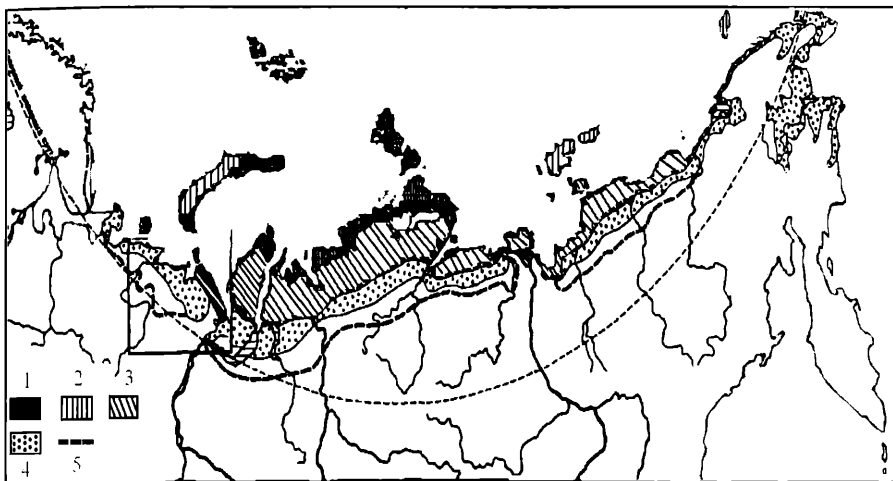
обходимость систематизировать полученные данные. В России за этот период опубликована монография Д.А. Давыдова (2010) по азотфиксирующим цианопрокариотам (синезеленым водорослям) почвенных экосистем Мурманской области. Основное внимание в ней уделено флористическому сравнению цианопрокариот различных тундровых регионов страны, а собственно азотфиксацию определяли *in vitro* лишь в течение одного полевого сезона. Полученные результаты трудно экстраполировать на процессы в естественных условиях, чтобы оценить роль азотфиксации в формировании пула азота тундровых экосистем.

Настоящая монография посвящена изучению азотфиксирующих организмов и их вкладу в пул азота наземных и водных экосистем Большеземельской тундры. Исследования, проведенные в природных условиях *in situ* в течение пяти полевых сезонов, охватывают практически все потенциальные азотфиксирующие организмы воды и почвы тундры, что позволяет оценить их суммарный вклад в баланс азота в водных и наземных тундровых экосистемах. Надеюсь, что книга в известной мере восполняет пробелы в экологических исследованиях тундры, о которых говорилось выше.

Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность д.б.н. М.В. Гецен за помощь в организации полевых работ, д.б.н. А.Н. Красновой и к.б.н. О.А. Ляшенко за ценные конструктивные замечания при рецензировании книги, д.б.н. Н.М. Минеевой и д.б.н. Л.Г. Корневой за громадный труд при подготовке рукописи к печати.

### **Природные условия Арктики**

Зона тундр и арктических пустынь занимает 15% территории России, что составляет 3 млн. км<sup>2</sup> (рис. 1). В пределах России выделяют Ямальскую, Гыданскую, Таймырскую, Кольскую, Тиманскую, Малоземельскую и Большеземельскую тундры (Воркута – город..., 2011). В тундре много воды, высокая влажность почвы и воздуха. Обилие воды в тундре не является результатом выпадения интенсивных осадков, которых в субарктике выпадает от 150 до 350 мм/год – столько же, сколько в полупустынях и сухих степях, т.е. тундра по количеству осадков относится к самым сухим ландшафтам. Обилие влаги в тундре является следствием слабой испаряемости, что, в свою очередь, объясняется малым количеством тепла.

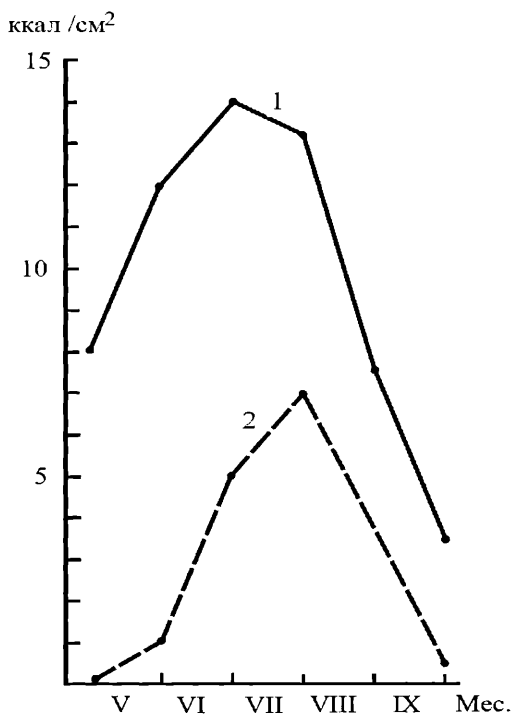


**Рис. 1.** Тундровая зона в пределах России (по: Чернов, 1980). Районы исследования в Большеземельской тундре выделены квадратом: 1 – полярные пустыни; тундры: 2 – арктические, 3 – типичные, 4 – южные, 5 – южная граница лесотундры.

В безморозный период в Большеземельской тундре сумма осадков составляет 280 мм/год, при этом в теплый период количество дней с осадками составляет 60% с максимумом в августе (Воркута – город..., 2011). Солнечная радиация в Воркутинской тундре в июне может достигать 36 ккал/см<sup>2</sup>. Важнейшее значение для характеристики тепловых условий в Арктике имеют величины суммарной солнечной радиации и радиационный баланс. Суммарная радиация включает в себя прямое и рассеянное излучение солнца. Радиационный баланс есть разница между суммарной солнечной радиацией и радиацией, излученной в мировое пространство. В Большеземельской тундре в апреле при полярном дне суммарная солнечная радиация возрастает до 9, а в мае – до 12 ккал (рис. 2).

В этот период радиационный баланс еще очень мал вследствие большой отражательной способности лежащего снега. К середине и концу мая снег начинает таять, снижается альбедо (отражательная способность земной поверхности), и радиационный баланс возрастает до 6 ккал. Снег исчезает в конце июня. Среднеиюльская солнечная радиация составляет 13 ккал, а радиационный баланс достигает к середине июля максимума; в августе–сентябре он резко снижается, а в октябре он минимален. Важно отметить, что в тундре наблюдается

резкое расхождение во времени максимумов солнечной радиации и радиационного баланса (рис. 2). Таким образом, в тундре тепловой период очень короток.



**Рис. 2.** Сезонные изменения интенсивности солнечной радиации в Большеземельской тундре (по: Григорьев, 1956). 1 — суммарная радиация; 2 — радиационный баланс подстилающей поверхности.

Большеземельская тундра относится к субарктическим тундрам, которые располагаются между  $67,1^{\circ}$  и  $69,8^{\circ}$  с.ш. (Григорьев, 1946). Своеобразие этой части Субарктики заключается в следующем.

1. Вечная мерзлота. Мощность ее в районе Воркуты колеблется от 80 до 130 м (Сумгин, 1940; рис. 3). Глубина летнего оттаивания, в зависимости от типа почвы, составляет от 50 до 200 см. Вечная мерзлота оказывает большое влияние на грунтовое питание рек, в результате чего основное питание рек в тундре — снеговое (60–80%), что определяет своеобразие гидрохимического состава речных вод. Слабая теплопроводная способность тундровой дерновины и наличие вечной мерзлоты задерживает летом прогрев оттаявшего грунта. По этой

причине корни тундровых растений в торфяно-земляной дерновине в основном располагаются горизонтально и не проникают в почву глубже 50–60 см. Низкая теплопроводность торфяного горизонта в значительной степени затрудняет поглощение воды корнями растений.



Рис. 3. Вечная мерзлота

2. Недостаточное снабжение растений влагой при низких температурах почвы, наряду с высоким содержанием воды в моховой подстилке и минеральном горизонте, приводит к т.н. физиологической сухости (что наблюдается также на болотах средних широт), когда при низкой температуре корни растений функционируют слабо и всасывают мало воды. Холодный климат и дефицит влаги приводит, с одной стороны, к миниатюризации растений – замене древесных растений на карликовые кустарники (береза, ива и др.). С другой стороны, у растений вырабатываются ксероморфные черты: толстая кутикула, восковый налет, малая величина листовых пластинок – все, что уменьшает испарение влаги через устьица.

3. В Субарктике низким температурам воздуха сопутствует продолжительная эффективная солнечная радиация, в спектре которой, благодаря большой прозрачности атмосферы, содержится большое количество ультрафиолетовых лучей. Летом это приводит к интенсивному прогреву листвы растений, лишайников и водорослей в приземном слое воздуха. Разница температур в приземном слое и на высоте 1,5–2,0 м может достигать 10–15°C, при этом температура самих



растений может быть выше указанного предела на несколько градусов (Тихомиров, 1963).

Для уменьшения перегрева автотрофные организмы выработали ряд приспособлений: блестящая поверхность листьев, сильная опушенность, листья часто скручены в трубку, а устьица расположены на нижней стороне листа. Возможно также, что ксероморфные черты автотрофных организмов являются реакцией на недостаток в Субарктике солей азота. Известно, что для синтеза белка растениям необходим азот и чем интенсивнее фотосинтез, тем больше требуется азота и образуется больше белка. В условиях высокой интенсивности света при дефиците солей азота фотосинтетический аппарат работает практически вхолостую. Растениям приходится защищаться от избытка света, и механизмом этой защиты у них служат различные ксероморфные структуры.

4. Дефицит углекислоты определяется тем, что ветры, дующие с Ледовитого океана, из-за поглощения его водами  $\text{CO}_2$  (вследствие интенсивного фотосинтеза фитопланктона) содержат ее почти в 2 раза меньше, чем в атмосфере умеренных широт. Кроме того, из-за слабого процесса минерализации органических веществ в почве, поступление  $\text{CO}_2$  в атмосферу также незначительно. Низкое содержание  $\text{CO}_2$  в атмосфере (0,016% вместо обычных 0,03%) тундры оказывает негативное влияние на фотосинтез автотрофных организмов.

5. Численное превосходство низших споровых растений и мхов над цветковыми и многолетними растений – над однолетними.

6. Преобладание у растений углеводного (накопление сахаров) обмена над азотным, что ведет к понижению температурного предела фотосинтеза и азотфиксации.

7. Сокращение у организмов паразитических и полупаразитических отношений за счет симбиотических.

Растения Арктики хорошо приспособлены к указанным стрессовым условиям. Высшие растения тундры в подавляющем большинстве являются многолетниками, т.к. из-за короткого лета однолетние растения не способны давать зрелые семена. Многолетниками являются также и лишайники с чрезвычайно низким приростом 3–4 мм в год. У многих растений рост весной начинается раньше достижения плюсовой температуры в околопочвенном слое воздуха, а фотосинтез может протекать и при отрицательных температурах. Например, у злака *Dupontia fishari* он протекает при температуре  $-5^\circ\text{C}$ . Рекордсменами в этом отношении являются лишайники (*Cladonia alpicornis*,

*Stereocaulon paschale*), у которых усвоение  $\text{CO}_2$  обнаружено при температуре  $-24^\circ\text{C}$  (Боговер и др., 2001). Кроме того, особенностью фотосинтеза тундровых растений летом в период полярного дня является непрерывность процесса в течение суток, а его эффективность у растений Арктики может быть выше, чем у аналогичных растений умеренных широт. Растения Арктики приспособлены к более эффективному использованию в фотосинтезе слабого света при относительно низких температурах (Герасименко и др., 1996).

Некоторые авторы называют тундру «питательной пустыней», поскольку, по их мнению, ни температура, ни освещенность, ни влага, а лишь недостаток питательных веществ ограничивает рост растений и является причиной их низкой продуктивности. Самыми дефицитными в тундре оказались азот и фосфор (Vegetation..., 1978). Недоступность минерального азота в Арктике ограничивает продуктивность наземных и водных экосистем тундры, хотя его общее количество в высокоширотных регионах возрастает. Это связано со слабой интенсивностью процессов минерализации, аммонификации и денитрификации в тундровых условиях (Паринкина, 1989). Кроме того, органический азот здесь прочно связан с почвой и малодоступен его потребителям (Dowding et, al 1981).

Для тундры характерна малая мощность торфяно-мохового слоя (0,2–0,8 м), тогда как в лесотундре его мощность несравненно больше (2–3 м) (Воркута – город..., 2011). О слабом распаде синтезированного органического вещества свидетельствует уже тот факт, что у некоторых растений тундры отмершие листья сохраняются неминерализованными десятки лет (Тихомиров, 1963). Причина слабой минерализации органического вещества в тундре объясняется большим запасом холода (сезонная и вечная мерзлота) и сильной переувлажненностью почвы. Однако следует указать, что не холод определяет экологические условия жизни в Арктике, а непродолжительность теплового периода (Чернов, 1980).

Наименее изученным в Российской Арктике является процесс биологического восстановления атмосферного азота. В отечественной литературе имеется ничтожно мало данных по этой проблеме (Гецен, Костяев, 1982, 1989; Костяев, 1986). В приантарктических государствах значению биологической азотфиксации уделяется пристальное внимание; сделан вывод о том, что функционирование высокоширотных экосистем во многом определяется интенсивностью азотфикса-

ции. Следует указать на то, что за рубежом практически отсутствует комплексность исследований, а основное внимание уделяется выяснению роли отдельных азотфиксирующих организмов либо в почве, либо в воде. Тоже можно сказать и об исследованиях в тундре Мурманской области (Евдокимова, Мозгова, 1998; Егоров, Дудорова, 1999; Егоров, Плотникова, 2000; Давыдов, 2006, 2010) которые, как правило, проводились в условиях *in vitro* и в малых объемах: при помощи «чайной ложки» и пенициллиновой склянки. Полученные в этих условиях результаты трудно экстраполировать на процессы азотфиксации в естественных условиях.

С учетом взаимодействия водных и наземных экосистем Большеземельской тундры нами в процессе единовременного изучения процесса азотфиксации были охвачены различные компоненты растительного покрова, что позволило расширить представления об экологической значимости азотфиксации в тундре.

### **Районы исследования**

Азотфиксацию изучали в течение шести полевых сезонов (1977–1978, 1987–1989 и 1993 гг.). Период основных наблюдений – июль–август, а в 1988 и 1989 гг. – июнь–октябрь.

В июле 1977–1978 гг. исследования проводили в четырех районах, которые относятся к южной части подзоны северной типичной тундры и южной кустарниковой тундры. Первый район – Вашуткины озера: протока р. Дияты–Ванюкты и мелкие окрестные озерки. Второй район – Безымянная система озер в 80 км от Вашуткиных озер. Третий район расположен в южной части кустарниковой тундры, это Харбейская система озер: основное оз. Харбей, отчленившиеся мелководные озерки, ручей Харбейвис и р. Сейда. Четвертый район – система озер Сеттей (вблизи предыдущего района): мелководные озерки и кустарниковая тундра около основного озера системы.

В 1987–1993 гг. исследованиями было охвачено четыре района (с соответствующими им пунктами наблюдений) Большеземельской тундры. Они были расположены как за пределами территории промышленного освоения с общей удаленностью от Воркутинского промышленного центра до 200 км: район р. Кары, так и в зоне промышленного освоения в Воркутинской тундре (радиусом вокруг г. Воркуты около 50 км): районы поселков Варгашор, Мульда и Цементнозаводский. Они охватывают два подзональных варианта субарктических тундр: северную и южную полосы. В каждой из подзон встречен

кальциефитный вариант дриадовых тундр (Вашуткины озера и район Воркуты).

Район наших исследований относится к полосе южных тундр и находится в сфере влияния вечной мерзлоты, которая расположена на глубине 1–2 м. Среднегодовая температура районов исследований в Воркутинской тундре составляет около 6,4°C. Снеговой покров устанавливается в октябре, а его таяние происходит, в разные годы между 25 мая и 15 июня. Безморозный период длится около 50–52 дней, а продолжительность периода с температурой выше 0°C – 125 дней; выше 5°C – 90 и выше 10°C – 43 дня (Экологические основы..., 1991).

В окрестностях г. Воркуты в мохово-кустарниковых тундрах средняя температура июля–августа 1987–1992 гг. была около 14°C. Дальнейшее рассмотрение азотфиксации в тундре необходимо предварить анализом существующей терминологии синезеленых водорослей – основных агентов азотфиксации в тундре.

### **О терминологии**

Использование в литературе различных терминов для обозначения синезеленых водорослей, по-видимому, чаще всего определяется школой, инерцией, традицией и лингвистическим вкусом исследователя, но не его научной убежденностью. Для автора выбор терминологии для обозначения обсуждаемой группы водорослей представляется принципиальным, ибо ясно, что в данном случае необходимо руководствоваться не собственным лингвистическим вкусом, а объективными научными данными. При этом мы не разделяем точку зрения, что термины *Procaryota* и *Bacteria* являются синонимами (Stanier, Van Niel, 1962). Из этого, прежде всего, следует, что принадлежность *Cyanophyta* к прокариотам абсолютно не означает принадлежности их к бактериям. В то же время в руководстве по систематике бактерий Берджи (1997), синезеленые водоросли отнесены к бактериям: отдел *Graciliates* (грамотрицательный тип клеточной стенки), класс *Oxypotobacteria*, порядок *Cyanobacteriales* (цианобактерии).

В настоящее время термин «синезеленые водоросли» с удивительной легкостью заменяют на «цианобактерии» или «цианопрокариота». Однако имеется много противников перевода синезеленых водорослей в бактериальный статус (Кондратьева, 1981, 1989, 1993; Эргашев, 1984; Михайлова, Бондаренко, 1999; Bourelly, 1979; Geitler 1979; Golubic 1979; Lewin 1979; Van valen, Maiorana, 1980).



Синезеленые водоросли – самая многочисленная (от 2000 до 2500 видов), уникальная по функционально-биологической организации и монолитная по своему метаболизму группа прокариотных организмов. Все цианеи – исключительно кислородные организмы, у которых отсутствуют «не фототрофные» родственники. **Только синезеленые водоросли среди прокариот являются единственными и бесспорными продуцентами органического вещества. Только у цианей возможно протекание в одной клетке процессов азотной фиксации и кислородного фотосинтеза, что является вершиной клеточного метаболизма среди всех организмов.** Синезеленые водоросли занимают особое место в системе живой природы, их кислородный метаболизм невозможно вывести от какой-либо группы прокариот. Практически лишь цианеи достигли истинной многоклеточности.

Несмотря на то, что таксономическое положение кислородных фототрофов в настоящее время официально определено: они одновременно подчинены бактериальному и ботаническому кодексам номенклатуры и имеют двойное название: синезеленые водоросли (цианобактерии) (Штаккебрандт и др., 2007), систематическое положение этих организмов остается предметом дискуссий)

Среди альгологов имеются приверженцы четырех стратегий определения таксономического статуса синезеленых водорослей: I. Рассматривает классификацию цианей в рамках кодекса ботанической номенклатуры (ICBN); II. Подчиняет Cyanophyta одновременно ботаническому и бактериальному кодексам номенклатуры; III. Рассматривает Cyanophyta в качестве бактерий с подчинением их международному кодексу бактериальной номенклатуры (ICNB); IV. Предполагает создание «собственного» кодекса номенклатуры синезеленых водорослей.

Рассматривая указанные стратегии, Пиневиц (1999) утверждает, что бактериальная природа цианей неопровержимо доказана, и они должны быть отнесены исключительно к международному кодексу номенклатуры бактерий. Такое заключение делается, главным образом, на основе исследования части генома небольшого числа синезеленых водорослей (СЗВ). Полная нуклеотидная последовательность хромосомной ДНК была изучена лишь у *Synechocystis sp.* PCC 6803. Только по одному показателю – коэффициенту гомологии 16S рРНК – построена дендрограмма некоторых цианей, плазмид и цианел (Olsen et al., 1994). На этом филогенетическом древе прослеживается

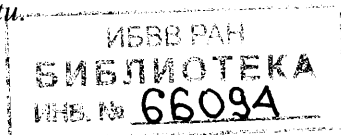
явное несоответствие: близкородственные формы оксигенных водорослей имеют контрастные фенотипы, а фенотипы неродственных форм – близки, т.е. распределение фенотипов по эволюционному древу не закономерно.

Стремление подчинить номенклатуру Cyanophyta правилам международного кодекса номенклатуры бактерий рассматривается как неправильное и вредное, поскольку номенклатура бактерий – это кодекс номенклатуры культивируемых бактерий (Кондратьева, 1989). Поспешная реклассификация Cyanophyta (до накопления достаточно большого объема фактических данных без основательного анализа соответствующих теоретических и методологических положений) может не только оказаться неудачной, но и привести к неоправданному возникновению дополнительных затруднений (Кондратьева, 1997).

В бактериальном кодексе классифицируемым материалом (в отличие от критерия в системе Cyanophyta) служат исключительно лабораторные культуры. Рост на богатых питательных средах в искусственных условиях превращает изоляты цианей в «монстрозные» формы, вследствие чего может возникнуть генетическое различие между изолятами и естественным материалом (Пиневич, 1999, 2002). Кроме того, некоторые СЗВ вообще не способны расти на искусственных средах. Что касается бактерий, то оказалось, что в естественных местообитаниях они существуют в виде некультивируемых форм (Дебабов, 1999).

Существующий подход в микробиологии – инаktivация генов и установление фенотипа микроорганизмов при росте на агаре и жидких средах приводит к тому, что генетические структуры могут совсем не экспрессироваться, поскольку в условиях культур в них нет необходимости – это т.н. молчащие гены, которые могут проявиться лишь в природных условиях обитания микроорганизмов (Дебабов, 1999).

Использование бактериологических методик культивирования для классификации цианей неприемлемо, т.к. из-за сильной морфологической изменчивости количество морфотипов коллекционных штаммов цианей значительно меньше, чем в природных условиях (Громов и др., 1993). По этой причине из бактериальной классификации Стейниера выпадает большое количество видов водорослей, четко определяемых в условиях *in situ*.



Отнесение цианей исключительно к бактериям и, следовательно, к ICNB, встречает серьезное принципиальное затруднение из-за нарушения, прежде всего, правил кодекса бактериальной номенклатуры – отсутствия бинарности в названии (как это имеет место у бактерий) и, вероятно, принципиальной невозможности на основе цианей создать типовой род *Oxyphtobacterium*.

Таким образом, в современной классификации оксигенных прокариотных организмов имеется много проблем, но вряд ли они будут разрешены, если синезеленые водоросли рассматривать лишь в рамках ICNB. В последнее время в рамках современного подхода к изучению уникальной группы водорослей, приравнивание организмов со столь продвинутом типом метаболизма, к бактериям признано необоснованным и было предложено их название *Cyanoprokaryota* (цианопрокариоты) (Komarek, 1993; Komarek, Anagnostidis, 1998). Этот термин вызывает возражение уже тем, что часть двусоставного названия – "прокариота" среди прокариотных организмов применен лишь к цианеям, тогда как в этом случае она должна присутствовать в названии остальных прокариот. Руководствуясь этим принципом, для эукариотных организмов также необходимо использовать в названии организмов приложение «эукариота». В частности, диатомовые назвать «диатомеи-эукариота», криптонады-эукариоты, «криптофито-эукариота» и т. д. Очевидно, что такой способ формирования названий приводит к образованию громоздких терминов при отсутствии дополнительной информации о называемой группе. Здесь, вероятно, имеется необходимо руководствоваться «бритвой Оккама», используя название «цианеи» и вместо термина «*Cyanoprokaryota*» предложить «*Archaesyana*» – архециановые водоросли, или архецианы, подчеркнув тем самым древность происхождения цианей, появившихся не менее 3,5 млрд. лет назад (Schopf, 2000) (*archaios*, греч. – древний, первый). Эукариотные водоросли появились значительно позже – около 2 млрд. лет назад (Розанов, 2003; Han-Tsu-Ming, 1992). Нам импронирует также и другой термин – *Archaephycosyana* – архефикоциана на основе названия облигатного пигмента цианей-фикоцианина.

В дальнейшем изложении мы будем пользоваться терминами «архециана», «цианеи», «цианофиты» или «синезеленые водоросли».

# Глава 1. Азотфиксирующие организмы в тундровых экосистемах

## Азотфиксирующие синезеленые водоросли Общая характеристика

В арктических регионах России основу почвенной альгофлоры составляют зеленые, синезеленые и желтозеленые водоросли; в Большеземельской тундре соотношение указанных групп составляет 30, 45 и 16% соответственно. К настоящему времени в Большеземельской тундре выявлено 112 видов с внутривидовыми таксонами синезеленых водорослей, среди которых 46 принадлежат к порядку Oscillatoriales, 24 – к Chroococcales, 33 – к Nostocales и 9 – к Stigonemotales. Таким образом, среди синезеленых водорослей не менее 50% относятся к истинным азотфиксаторам (Гецен и др., 1994).

В условиях Арктики среди почвенных азотфиксаторов наиболее массовым видом является *Nostoc commune*, который, по некоторым данным, может составлять не менее 1% от всей фитомассы сосудистых растений (Александрова, 1977).

На обилие ностока на широте 74,5° указывал еще Ф. Миддендорф (1867). «Провизия наша начала уже истощаться, но, несмотря на это, ни одному из нас, односторонних европейцев, не пришло в голову насладиться питательным студнем ностока, а между тем в несколько часов из небольшого пруда на вершине тундры мы могли бы добыть до 1000 кубических футов его и этим обеспечить все свое существование». Обилие ностока в малых водоемах сырых осоково-моховых пятнистых тундр и полигональных болот Таймыра отмечал и Ермолаев (1979). В дождливые годы в конце июля–начале августа здесь носток развивался столь бурно, что заполнял почти целиком водоемы размером 5 на 10 м и глубиной 30–40 см, достигая 132 г/м<sup>2</sup> сырой биомассы. По нашим наблюдениям размножение ностока происходит своеобразно – “пузырями”: сначала образуется прозрачный пузырь, в него перетекают материнские нити водоросли; затем пузырь отчленяется и образуется новая колония ностока (рис. 4).

В водной альгофлоре Большеземельской тундры количество азотфиксирующих видов с внутривидовыми таксонами в толще воды и в обрастании в 1,8 раза превосходило численность азотфиксирующих водорослей в почве: 77 видов в воде и 42 вида в почве, хотя количество родов было одинаковым – 12 (Гецен и др., 1994).

Если в среднем в почве количество азотфиксирующих водорослей составляло около 50–55% от не фиксирующих азот, то в озерах



азотфиксирующие виды даже несколько превосходили по численности водоросли, которые азот не фиксируют, соответственно 77 и 69 видов.

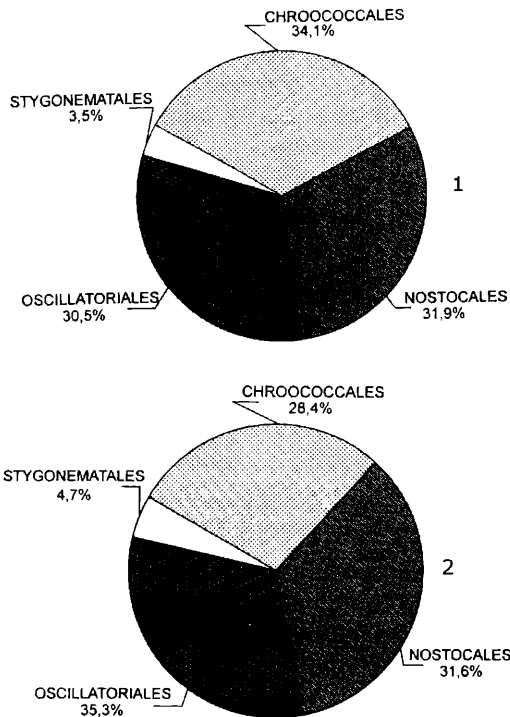
В отдельные годы в июле, например, в Вашуткиных и Харбейских озерах доля азотфиксаторов от общего количества синезеленых водорослей в планктоне и перифитоне составляла 50–99% (1977 г.) и 96–99% (1978 г.), а по биомассе 64–99 и 99–100% соответственно (Гецен, Костяев, 1985).



**Рис. 4.** *Nostoc commune* из воркутинской тундры (по: Воркута – город..., 2011) (А) и размножение ностока (Б).

В некоторых биотопах Антарктиды азотфиксирующие синезеленые водоросли *Stigonema ocellatum*, *Hapalosiphon aureus*, *Tolypothrix sp.* занимают до 1% увлажненных площадей с биомассой до 500 г/м<sup>2</sup> (Croome, 1973).

В озерах тундры основным аспектом среди азотфиксаторов были бореальные водоросли из р. *Anabaena* – 38 видов с внутривидовыми таксонами или около 24% всех синезеленых водорослей (Гецен и др., 1994). По последним данным в восточноевропейской тундре доля азотфиксирующих видов в общем составляет 31%: в воде – 35% (41 вид), для почвы – 28% (41 вид) (Патова 2004). В хибинской тундре Мурманской области доля диазотрофов во флоре синезеленых составляет 38,3%. По таксономической структуре Cyanophyta флора тундры Мурманской области весьма близка к таковой в восточноевропейской тундре (Давыдов, 2006, 2010) (рис. 5).



**Рис. 5.** Сравнение флор синезеленых водорослей Мурманской (1) и Большеземельской (2) тундры (по: Давыдов, 2010).

## Наземные условия

### Свободноживущие азотфиксирующие организмы

Гетеротрофные бактерии в почвах тундровой зоны России (полуостров Таймыр) обстоятельно изучены О.М. Паринкиной (1989). В почвах Таймыра часто встречаются потенциальные азотфиксаторы из рр. *Pseudomonas*, *Arthrobacter*, *Mycobacterium*, относящиеся к психротолерантным формам, однако, в этом регионе совершенно отсутствует аэробный азотфиксатор азотобактер и очень малочислен анаэробный клостридиум (Паринкина, 1989). Аэробный азотфиксатор *Azotobacter chroococcum* (три вида) был обнаружен в тундре мыса Барроу (Аляска), но он не фиксировал азот (<http://healthy-planet.ru>, 2013). Сходные результаты получены и при микробиологическом изучении почв Антарктики (Christie, 1989), а также почв Хибинской тундры (Давыдов, 2010). Малочисленность гетеротрофных азотфиксаторов и

их слабая активность является общей закономерностью в наземных условиях Арктики и Антарктики. Это, прежде всего, связано с малым количеством легкодоступного органического вещества, что, в свою очередь, является следствием слабой минерализирующей активности микрофлоры из-за низкой температуры, кислой реакции почвы и частым ее иссушением.

Автотрофные азотфиксаторы с успехом преодолевают дефицит легкодоступной органики, поэтому они в высокоширотных экосистемах достигают массового развития.

На почве синезеленые водоросли локализуются на поверхности в виде корочек и пятен, образованных, в основном, ностоково-стигонемовым азотфиксирующим ядром. На глубине 5 см азотфиксирующие виды: *Stigonema ocellatum*, *Scytonema ocellatum*, *Nostoc commune* или отсутствуют, или крайне малочисленны (Гецен, 1985; Schutz, Bliss, 1975). Колониальные водоросли выделяют полисахаридную слизь, предохраняющую их от высыхания. Корковидные разрастания цианей, преимущественно темного цвета, способствует повышенному накоплению тепла. Сумма температур на поверхности пятна и до глубины 20 см гораздо больше, чем в слое почвы с лишайниково-моховым покровым (Сивков и др., 2010). Таким образом, темные водорослевые пятна на почве можно рассматривать как своего рода «тепловую линзу», аккумулирующую солнечное тепло.

Первые исследования почвенных водорослей в Большеземельской тундре проводились в 1975–1979 гг. на Воркутинском стационаре. Было сделано заключение о ведущей роли синезеленых водорослей в создании численности и биомассы водорослей в естественных биоценозах тундры.

Водоросли типичных тундр представлены видами, широко распространенными и в других регионах Евразии, за исключением 2–3 видов, которые характерны только для тундровой зоны. Особенность альгофлоры тундровых почв – это преобладание истинно почвенных (эдафотрофных) видов, среди которых наибольшее биоразнообразие имеют синезеленые водоросли – около трети всех видов. Особая роль среди синезеленых водорослей принадлежит порядкам *Nostocales* и *Stigonematales*. Полное обновление биомассы водорослей в тундровых почвах происходит за 3–5 дней. При этом величины продукции водорослей в 1,5–2 раза превосходят максимальные величины одномоментной их биомассы. Месячная продукция водорослей почв пятна

и луга составляла соответственно 205–306 и 288–549 кг/га (Перминова и др., 1982).

В некоторых регионах Арктики и Антарктики единственными поставщиками азота являются синезеленые водоросли *Nostoc commune* и лишайники (Stutz, 1977; Davey, 1983). *N. commune*, пожалуй, самый космополитичный вид среди водорослей: он распространен по всему земному шару, в Арктике и Антарктике (Петров, 1984; Horne, 1972). Эта водоросль выделяет слизь экзополимерной природы, в которой поселяются бактерии и водоросли, в том числе и азотфиксирующие. Слизь предохраняет водоросль от высыхания и служит температурным протектором. В слизи ностока, например, Нижегородской области найдено около 15 видов синезеленых водорослей, среди которых 5 – азотфиксаторы (Домрачева, 2007), а у ностока из района Воркуты обнаружено 26 видов цианей, многие из которых фиксируют азот (Патова и др., 2000). Таким образом, говоря об азотфиксации ностока, необходимо подразумевать весь связанный с ним азотфиксирующий комплекс синезеленых водорослей.

В Большеземельской тундре азотфиксирующие гетероцистные водоросли относятся к 12 родам: *Nostoc*, *Calothrix*, *Stigonema*, *Tolypothrix*, *Fischerella*, *Scytonema*, *Anabaena*, *Cylindrospermum*, *Hapalosiphon*, *Microchaete*, *Nodularia*, *Rivularia*. Характерно, что в северных тундрах лидируют виды из pp. *Nostoc*, *Stigonema*, *Scytonema*, *Tolypothrix*, а в южных тундрах – *Nostoc*, *Stigonema*, *Tolypothrix*, *Fischerella* и *Calothrix* (Патова, 1995) (табл. 1).

В Большеземельской тундре доля ностоковых во флоре синезеленых водорослей в почвах (всего 196 видов) составила около 9%. Здесь состав представителей этого отдела отражает почти все известное разнообразие гетероцистных азотфиксирующих водорослей в почвах тундровой зоны (42 вида из 12 родов).

Благодаря хорошей забуференности среды в моховой подстилке на 1 м<sup>2</sup> количество ностоков может достигать 50000 колоний. В различных регионах Большеземельской тундры средние значения сухой биомассы ностока составили 0,6–1,6 г/100 см<sup>2</sup> (Гецен, Патова, 1994), а максимальный сухой вес водоросли может достигать 4,5–6 г/0,06 м<sup>2</sup> (Патова и др., 2000).

Синезеленые водоросли в качестве эпифитов или эндофитно могут поселяться в филлосфере высших растений. Эти связи носят ассоциативный характер и построены на взаимовыгодном использовании продуктов. В то же время, когда азотфиксирующие водоросли нахо-

дятся на поверхности мха, можно говорить о целостности такого симбиоза. Контроль азотфиксации здесь осуществляет растение, о чем свидетельствует повышенное образование гетероцист водоросли (Проворов, Воробьев, 2012).

В тундре примером такой экологической группировки видов могут служить синезеленые на мхах напочвенного покрова и болот. Тесную связь с филлосферой обнаруживает *Anabaena cylindrica*.

### **Симбиотические организмы**

Поразительно, что при громадном количестве в биосфере азота (78%), он для организмов зачастую бывает недоступен, т. к. находится в неактивной молекулярной форме. Для удовлетворения потребности в соединениях азота растения в процессе эволюции приобрели организмы, способные восстанавливать азот атмосферы и делать его доступным, несмотря на то, что при симбиотрофном питании азотом растения – хозяева тратят для симбионтов на 50% больше углеводов, чем при минеральном питании (Larue, Peterson, 1981). Процесс азотфиксации сопряжен с расходом очень большого количества энергии в виде АТФ: восстановление одной молекулы  $N_2$  до аммиака требует до 30 молекул АТФ, в то время как для восстановления одной молекулы  $CO_2$  при фотосинтезе – всего три молекулы АТФ. В небольшой степени успешность бобового симбиоза объясняется высокой интенсивностью фотосинтеза бобовых растений, который в состоянии обеспечить энергией и ассимилянтами как собственные потребности, так и потребности клубеньковых бактерий. Бобовое растение осуществляет постоянный контроль бактериоида, вплоть до полного лизирования, если он по каким-то причинам перестает фиксировать азот (Измайлов, 1996). Примером самых древних симбиозов, которым не менее 400 млн. лет, являются лишайники и микориза (Stubblefield, 1987; Selose, LeTacon, 1998), а самым «молодым» симбиозом, которому около 80 млн лет, является симбиоз бобового растения и азотфиксирующих бактерий (бактероиды) (Измайлов, 1996).

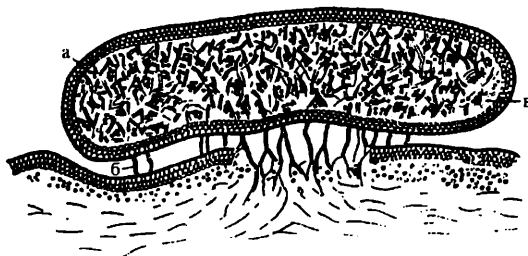
Для преодоления азотного дефицита в тундре симбиотические организмы используют 3 пути: автотрофный – цианеи в составе лишайников и печеночников и гетеротрофный – микориза у высших растений и ризобии у бобовых.

**Лишайники.** Азотфиксирующие синезеленые водоросли – неотъемлемая часть фикобionта в азотфиксирующих лишайниках. Способность фиксировать молекулярный азот в настоящее время обна-

ружена у 15 родов лишайников: *Collema*, *Leptogium*, *Lobaria*, *Lichina*, *Massolongia*, *Nephroma*, *Pannaria*, *Parmeliella*, *Peltigera*, *Placopsis*, *Placyntium*, *Polychidium*, *Solorina*, *Stereocaulon*, *Sticta*.

У изученных нами лишайников в качестве азотфиксирующего фикобионта присутствуют, в основном, синезеленые водоросли из р. *Nostoc* (роды *Peltigera*, *Nephroma*, *Collema*, *Leptogium*); у лишайников из р. *Stereocaulon* могут присутствовать одновременно представители 3-х родов: *Nostoc*, *Scytonema* и *Stygonema*, а также некоторые зеленые водоросли (Окснер, 1974). Микобионт у лишайников азот не фиксирует (Костяев, 1986).

В соответствии с характером локализации водорослей в лишайниках они подразделяются на два типа. 1 – гомеомерный, когда синезеленые водоросли составляют основную часть лишайника, а грибные гифы распределены между нитями ностока. К этому типу относятся лишайники из рр. *Collema* и *Leptogium*. 2 – гетеромерный, когда синезеленые водоросли распределены под верхним коровым слоем, а основную часть лишайника занимает грибной компонент. К этому типу относятся лишайники из рр. *Peltigera* и *Nephroma*. Помимо этого, синезеленые азотфиксирующие водоросли находятся в специальных органах – цефалодиях (рис. 6).



**Рис. 6.** Цефалодии *Peltigera aphthosa* с азотфиксирующими синезелеными водорослями (по: Окснер, 1974) а – коровый слой; б – ризоиды; в – водоросли.

Чаще всего в них находятся водоросли из рр. *Nostoc* и *Stygonema* и гораздо реже – *Scytonema* и *Rivularia*. Характерно, что с продвижением на север в талломе *Peltigera aphthosa* по сравнению с ее талломами из южной лесотундры повышается количество цефалодий и их удельная площадь поверхности (Елсаков, 1999). Повышенная продукция цефалодиев у лишайника свидетельствует о дефиците азота в среде. Цефалодии у азотфиксирующих лишайников являются своеобразным аналогом гетероцист у синезеленых водорослей – центрами

нитрогеназной активности. На дефицит азота в среде водоросли реагируют повышением продукции гетероцист (Костяев, 1986).

Сведения о распространении и обилии азотфиксирующих лишайников в других северных регионах малочисленны. Вероятно, наиболее распространенным лишайником здесь является *Stereocaulon paschale*, проективное покрытие которого, например, в северной Швеции и северо-западной части Канады может в среднем достигать 14–22%, соответственно (Huss-Danell, 1976; Maikawe, Kershaw, 1976). Довольно обильно этот вид представлен в Западной и Центральной Сибири. В Приполярном Урале проективное покрытие этого лишайника может достигать 50% (Сивков и др., 2010). Что касается листоватых азотфиксирующих лишайников из р. *Peltigera* (*P. canina*, *P. aphthosa*, *P. polydactyla*, *P. malacea*, *P. scabrosa*) и *Nephroma arcticum*, то по данным различных авторов степень проективного покрытия указанных лишайников в среднем не превышает 10–15% (Лавренко, Сачава, 1956; Елсаков, 1999; Moss, 1958; Kärenlampi, Kauhanen, 1971; Billington, Alexander, 1978; Dyrness, Grigal, 1979). По последним данным в северо-восточной части п-ва Ямал проективное покрытие азотфиксирующих лишайников из сем. Peltigeraceae может достигать 30% (Рябицева, 2000).

Азотфиксирующие лишайники севера европейской части России и тундры Чукотского полуострова насчитывают около 91 вида из 10 родов (Домбровская, Шляков, 1967; Ары-Мас, 1967; Домбровская, 1970; Макарова, Катенин, 1999). Виды лишайников распределяются по родам следующим образом: *Stereocaulon* – 21, *Peltigera* – 20, *Collema* – 14, *Leptogium* – 14, *Nephroma* – 8, *Solorina* – 5, *Lobaria* – 3, *Pannaria* – 2, *Placopsis* – 1, *Massolongia* – 1. Наибольшее число видов относится к рр. *Peltigera* и *Stereocaulon*.

**Бобовые растения** в тундрах от Мурманска до Дальнего Востока приурочены к хорошо дренированным щебнистым и песчаным грунтам легкого механического состава, расположенным в поймах рек. Они представлены здесь 7 родами: *Astragalus*, *Hedysarum*, *Lathyrus*, *Melilotus*, *Oxytropis*, *Trifolium*, *Vicia*, которые включают более 25 видов и занимают 2,7–4,4% от общей флоры тундровых растений (Ребристая, 1977).

Северная граница распространения бобовых растений, по видимому, доходит до п-ва Таймыр, где найдено 8 видов из родов *Astragalus* (3), *Hedysarum* (1), *Oxytropis* (4). На этом полуострове в

пойме р. Пясины проективное покрытие, например, астрагала (*Astragalus subpolaris*) достигает 40–60% (Матвеева, Заноха, 1986).

У бобовых растений Арктики практически всегда присутствуют клубеньки, в которых развиваются азотфиксирующие бактерии (рис. 7), не отличающиеся по своим морфологическим и физиологическим свойствам от известных клубеньковых бактерий средней полосы (Крисс и др., 1941).



**Рис. 7.** Бобовое растение *Oxytropis nigrescens* с клубеньками из Таймырской тундры (по: Тихомиров, 1971). а – скопление клубеньковых бактерий.

Микробные ассоциации в бобово-ризобиальном симбиозе имеют высокий уровень видовой специализации и симбиотические связи здесь наследственно закреплены. Напротив, отношения между микробными ассоциациями в корневых утолщениях небобовых травянистых растений, а также деревьев и кустарников (выявлено около 200 видов) и самим растением построены на трофической основе, а реализуются они далеко не во всех фитоценозах. Поэтому остается спорным, относятся ли эти взаимоотношения к разряду симбиотических. Высказано предположение о большой роли таких «симбиозов» в условиях тундры (Родынюк, Клевенская, 1977). Есть данные, что растения-микоризообразователи формируют до 95% надземной биомассы тундровых сообществ (Michelsen et al., 1998). Здесь же уместно отметить, что типичные для тундры древесные растения широко реализуют эктомикоризный путь для преодоления азотного дефицита (Jordan et al., 1978).

Характерно, что у арктических растений отсутствует типичная эктотрофная микориза в виде наружного чехла корня, а эндотрофная



весьма специфична. Универсальной формой эндомикоризы является арбускулярная микориза, формируемая подавляющим большинством наземных растений, она обеспечивает их необходимыми соединениями, в том числе азотом и фосфором (Проворов, 2012).

**Печеночники.** К другой группе симбиотирующих азотфиксирующих организмов относятся некоторые печеночники (класс *Marchantiopsida* или *Hepaticopsida*), которые насчитывают 300 родов и около 6000 видов. Они распространены в разных климатических зонах. Многие печеночники в качестве симбионтов содержат азотфиксирующие синезеленые водоросли из р. *Nostoc* (Шатилов и др., 1989). Эти организмы широко представлены и в арктической зоне России. В Большеземельской тундре найдено 66 видов печеночников из 18 семейств и 34 родов (Железнова, 1982).

Распространение и обилие печеночников в арктической зоне можно рассмотреть также на примере их флоры полуострова Таймыр. Он имеет протяженность с юга на север 900 км ( $70^{\circ}5' - 77^{\circ}43'$  с.ш.). Уникальность полуострова заключается в том, что на его территории представлены все подзоны тундр и полярных пустынь. Всего здесь найдено 127 видов печеночников из 27 семейств и 44 родов. Структура флоры печеночников Таймыра характерна для всей Арктики. В полярной пустыне (мыс Челюскин,  $77^{\circ}43'$  с.ш.) найдено 33 вида печеночников, из которых 13 видов встречаются здесь повсеместно или очень часто (Жукова, Матвеева, 2000). Очень часто печеночники поселяются среди азотфиксирующих лишайников (или на них) из рр. *Peltigera*, *Stereocaulon*, *Solorina*, *Collema* и др. (Жукова, 1981). Наши единичные исследования в 1977 г. выявили весьма интенсивную азотфиксацию в присутствии печеночников.

### **Распространение азотфиксаторов по экотопам**

В ландшафтах тундры состав и расселение свободноживущих, ассоциированных с макрофитами и факультативно-симбиотрофных азотфиксаторов по экотопам определяет целый комплекс зональных факторов среды.

**Пятна минерального грунта.** В почвах тундры из-за криогенных процессов происходит вспучивание (оголение) почвы с образованием т.н. пятен-медальонов. Такие пятна в ландшафтах подзоны кустарниково-моховой южной тундры занимают не менее 15% площади (Арчегова, 1972), а в типичной тундре – до 30% (Русанова, 1993). Пятнистые тундры – основной элемент тундр Арктики. По

данным Б.А. Тихомирова (1957) в тундре центрального Таймыра количество пятен достигало 8000–27000 на гектар.

Образование пятен происходит вследствие того, что при мелкобугристом рельефе тундры промерзание грунта начинается сверху и неравномерно (на буграх и равнине). Бугры начинают промерзать быстрее, и вода в них превращается в лед в первую очередь, она кристаллизуется и ее объем увеличивается. В результате бугорки растут вверх, а их рост идет до тех пор, пока целостность дерновины не будет нарушена, что происходит в результате ее растрескивания при сильных морозах. Дерновина разносится ветром, минеральное ядро обнажается. Весной и летом это ядро уменьшается и на месте прежних бугров вспучивания образуется лишенное дерновины пятно, которое постепенно зарастает и исчезает (Григорьев, 1946).

На голой почве пятна на первом этапе поселяются преимущественно одноклеточные зеленые и желтозеленые с примесью хроококковых и осцилляториевых синезеленых водорослей. Следующей, облигатной стадией зарастания почвенного пятна, является обильное развитие азотфиксирующих водорослей (Гецен, 1985).

На пятнах часто встречается *Nostoc commune* и азотфиксирующие лишайники *S. paschale* и *Solorina bispora*, которые, как правило, доминируют и в других районах Арктики и Антарктики, занимая большие площади с биомассой 100 г/м<sup>2</sup> (Lennichan, Dickson, 1989). По нашим данным в воркутинской тундре на пятнах концентрировалось свыше 60% всего выявленного разнообразия синезеленых, преимущественно азотфиксирующих видов (Гецен, Костяев, 1989; Маковкина, Костяев, 1989).

В условиях тундры открытые поверхности пятен в большей степени соответствуют экологической природе названных азотфиксирующих видов. Их развитию в экотопах без сомкнутого растительного покрова способствуют: хорошая дренированность и порозность почв, меньшие кислотность (рН 5,1–6,35) и оглеение в теплый период вегетации, восстановительные условия поверхностного слоя почв, резкие перепады за вегетацию температуры и влажности почв (в период наблюдений колебания температуры составили 20–20,5°C<sup>1</sup>, влажности в период сильного иссушения почв – 4,3–9,0%). Из эдафических факторов большое значение для азотфиксации имеют особенности карбонатных почв. В районах исследований этим условиям от-

---

<sup>1</sup> 15–18 июля 1989 г. температура на почве достигала 30,5°C.

вечают Вашуткины озера и Цемзавод в окрестностях г. Воркуты. Здесь поверхностно-глеевые почвы на пятнах структурированы, хорошо аэрируемые, в органическом горизонте имеют повышенное содержание кальция, общего азота и гумуса, что способствует разрастанию азотфиксаторов. В свободном состоянии в «мохостое» развивается *Nostoc commune*, массовое развитие которого отмечено во влажные периоды в понижениях рельефа р. Кары и кальциефитных сообществах антропогенного происхождения (район Воркуты) (табл. 1).

**Таблица 1.** Азотфиксирующие водоросли в обследованных районах Большеземельской тундры, 1987–1989 гг.

Таксон	Воркутинская тундра, окрестности поселков			Карская тундра, среднее течение р. Кары
	Воргашор	Мульда	Цементно- заводский	
1	2	3	4	5
Cyanophyta				
Stigonematales				
* <i>Stigonema hormoides</i> (Kutz.) Born. et Flah		+		
<i>S. informe</i> Kutz.				+
<i>S. minutum</i> (Ag.) Hass. emend Elenk.		+		+
<i>S. ocellatum</i> (Dillw.) Thur. sensu lat. Elenk.	+	+	+	+
* <i>Fischerella muscicola</i> (Thur.) Gom.	+			
* <i>F. major</i> Gom.		+		
* <i>Hapalosiphon fontinalis</i> (Ag.) Born. emend Elenk.		+		
Nostocales				
<i>Nostoc commune</i> Vauch. sensu. Elenk. f. <i>commune</i>	+	+	+	+
<i>N. commune</i> f. <i>sphaericum</i> (Vauch.) Elenk.	+			
<i>N. commune</i> f. <i>ulvaceum</i> Elenk.	+			

Таблица 1, продолжение

1	2	3	4	5
<i>N. edaphicum</i> Kondr.	+			
<i>N. linckia</i> (Roth.) Born. et Flah. in sensu. Elenk. <i>f. muscorum</i> (Ag.) Elenk.	+			
<i>N. linckia f. calcicola</i> (Bred.) Elenk.	+			
<i>N. microscopicum</i> Carm. in sensu Elenk.	+	+		+
<i>N. paludosum</i> Kutz.		+		+
<i>N. punctiforme</i> (Kutz.) Hariot.	+	+	+	+
* <i>N. zetterstedtii</i> Aresch.			+	
<i>N. spp.</i> juv.	+	+	+	+
<i>Anabaena cylindrica</i> Lemm.	+			
* <i>A. variabilis</i> Kutz.	+		+	
<i>Microchaete tenera</i> Thur.	+	+		+
<i>Scytonema crustaceum</i> Ag.	+			+
<i>Scytonema sp.</i>		+		
<i>Tolypothrix tenuis</i> Kutz.	+			
<i>T. distorta</i> (Fl. Dan.) Kutz.		+		
* <i>T. byssoidea</i> (Berk.) Kirchn.	+			
* <i>Rivularia haematites</i> (D. C.) Ag.			+	
<i>Calothrix braunii</i> Born. et Flah.		+		
* <i>C. elenkinii</i> Kossinsk.	+			
<i>C. parietina</i> (Naeg.) Thur.	+	+		+

\*— новые для флоры Большеземельской тундры виды.

Для районов наблюдений характерны моховая стадия зарастания пятен, особенно на склонах холмов по берегам озер. Во влажных ложбинах между бугорками нанорельефа, в низинах и по берегам озер водорослевые корочки, зарастающие мхами, являются характерным экотопом для последующего развития азотфиксирующих стигматомовых водорослей.

В тесной зависимости от уровня развития и активности альгофлоры как автотрофного компонента микробиоты голых грунтов находится и их гетеротрофная микрофлора. По мнению О.М. Паринкиной (1989), ее азотфиксирующая активность определяется не столько количеством азотфиксаторов, сколько зональными факторами среды и источниками питания. На слабую бактериальную активность тундро-

вых почв указывают незначительное разрушение в них клетчатки растительных остатков и, как следствие, – дефицита биогенных элементов. Об этом также свидетельствует бедный минеральный состав прошедших через почву лизиметрических вод: из органогенного слоя тундровых почв выносятся примерно на порядок меньше органических веществ по сравнению, например, с почвами хвойно–моховых лесных биоценозов (Арчегова, 1982).

**Моховая дерновина** является важной экологической нишей для азотфиксирующих эпифитных и эндофитных синезеленых водорослей, которые находят здесь благоприятные условия влажности и забуференности среды. Хорошо известны тесные консортивные связи синезеленых водорослей с напочвенными мхами (Штина, 1982), где они чаще всего поселяются в качестве эпифитов; в основном это виды родов *Nostoc*, *Anabaena*, *Calothrix*, *Fischerella*, *Hapalosiphon*. Эпифитные азотфиксаторы, в свою очередь, стимулируют рост мхов (Mollenchauer, 1985).

### **Наземные экотопы со сплошным растительным покровом.**

Споровые растения входят в состав различных сообществ: в подзоне северных тундр в дриадово-ивово-моховые сообщества, в подзоне южных тундр (Воркутинский район) в лишайниково-ивово-ерниково-моховые (табл. 2). Азотфиксирующие микроскопические криптогамные растения распространены на вершинах и склонах холмов (Маковкина, Костяев, 1989). Влажные экотопы осваивают мхи. Под ивами сплошной моховой покров образуют *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium palustre*, по склону холма (по степени значимости) – *H. splendens*, *Polytrichum strictum*, *P. juniperinum*, *Pleurozium schreberi*, *P. palustre*, *P. commune*, *Dicranum sp.*

С мхом тесно сопряжены все компоненты растительных сообществ. В моховом слое сосредоточены корни кустарников и кустарничков, которые не проникают ниже 10–20 см от поверхности. В районах наблюдений моховая дернина под покровом кустарников – основной экотоп для азотфиксирующих листоватых лишайников. В Воркутинской кустарниково-моховой тундре листоватые лишайники входят в состав сообществ с доминированием: в кустарниковом ярусе *Betula nana*, *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. glauca*; в травянисто-кустарничковом ярусе – *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Luzula sp.* (Грибова, 1980).

**Таблица 2.** Количество синезеленых водорослей в различных сообществах растений Большеземельской тундры, 1987–1993 гг. (по: Getsen et al., 1997).

Сообщество	Вид водорослей	Количество клеток, $10^6$	Биомасса, мг сухого веса/см <sup>2</sup>
Ивовые насаждения	<i>Nostoc commune</i> <i>N. paludosum</i> <i>Phormidium boryanum</i>	0,8	0,5
Моховая возвышенность с пятнами дриады	<i>Nostoc commune</i> <i>N. microscopicum</i> <i>Scytonema crustaceum</i> <i>Schizothrix friesii</i>	1,5	0,4
Ивовые кустарники с лишайниками и мхами	<i>Nostoc commune</i> <i>N. paludosum</i> <i>Stigonema minutum</i> <i>S. ocellatum</i> <i>S. informe</i> <i>Gloeocapsa magma</i> <i>Schizothrix calcicola</i>	2,5	1,8
Кустарники с ивой, лишайники	<i>Nostoc punctiforme</i> <i>Fischerella major</i> <i>Schizothrix friesii</i>	0,5	0,4
Кустарники, лишайник, мох и ива	<i>Stigonema ocellatum</i> <i>Nostoc punctiforme</i> <i>Calothrix parietina</i> <i>Phormidium bijugatum</i>	0,7	0,3
Кустарниковые пятна с ивой и мхом	<i>Nostoc punctiforme</i> <i>N. microscopicum</i> <i>Stigonema ocellatum</i> <i>Schizothrix friesii</i> <i>Phormidium tenue</i>	1,0	0,7
Крупнолистные ивовые насаждения с мхом	<i>Nostoc commune</i>	–	1,3
Пятна карликовых кустарников с мхом	<i>Stigonema ocellatum</i> , <i>Nostoc sp.</i> <i>Hapalosiphon fontinalis</i> <i>Schizothrix arenaria</i> <i>Gloeotheca rupestris</i>	4,9	1,9

Для изучения распространения азотфиксирующих лишайников по экотопам с июня по октябрь проводили описание микрогруппировок растительности в экотопах с сомкнутым растительным покровом на площадках 1 м<sup>2</sup> и с разреженным на площадках по 0,5 м<sup>2</sup>. По об-

щепринятым геоботаническим методикам (Шенников, 1964) на каждой из площадок оценена частота встречаемости лишайников (%) и площадь проективного покрытия в расчете на 1 м<sup>2</sup>.

В микрорельефах, различающихся степенью увлажнения и освещенности, состав лишайников различен. Из азотфиксирующих листоватых лишайников наибольшее распространение имеет *Peltigera aphthosa*, и в зависимости от проективного покрытия этого лишайника (более или менее 1%) составлена таблица 3. Растительные микрогруппировки, в которых представлен лишайник, формируются обычно на склонах и в понижениях рельефа с повышенной влажностью и затененностью, где сомкнутость крон кустарников достигает 0,5–0,6. Максимальная высота полуденного солнца в Арктике не превышает 46°, и на склонах с уклоном 45–50° создается своеобразный микроклимат: растения на южных склонах получают в 4–5 раз больше тепла, чем на горизонтальной поверхности (Григорьев, 1946). Максимальное проективное покрытие *P. aphthosa* достигало 15% на моховых кочках и у основания стволов ив до 2 м высотой. Здесь проективное покрытие скоплений слоевищ *P. aphthosa* достигало 50% на м<sup>2</sup>, а сухой вес лишайника – 240 г. В сходных условиях часто и обильно встречался вид *Nephroma arcticum* (табл. 3). В багульниково-моховых кочковатых тундрах и на плакорах проективное покрытие пельтигеры варьировало от 0,05 (район п. Воргашор) до 1% (район п. Мульда). По экологии эти два экотопа были сходными, но лишайники в районе п. Мульда находились в глубине моховой дернины и механически были тесно связаны со мхом. Почва в районе п. Цемзавод была покрыта обильно цементной пылью (до 450 г/м<sup>2</sup>). В этих условиях прикорневая зона растений характеризуется выраженным техногенным горизонтом, вскипающим при действии 10% HCl до глубины 25 см, а pH водной вытяжки почвы достигает 8,9. Здесь сформировался кальциефитный вариант дриадовых тундр с обилием (оазисом) бобовых растений. В условиях цементного загрязнения *P. aphthosa* выпадает, а ее место занимает *P. leucophlebia* с проективным покрытием 35%. Лишайники были серыми от цементной пыли, края лопастей сильно загнуты вверх, а слоевище под кустами низкого ерника плотно вращало в моховую дернину. В этом же биотопе в 1988 г. нами впервые в Воркутинской тундре найден слизистый лишайник *Leptogium saturninum* с синезеленым фикобионтом *N. commune*. Количество колоний этого лишайника на 100 м<sup>2</sup> достигало 200 экз., а их максимальный размер площади – 15х15 см.

**Таблица 3.** Распространение азотфиксирующих организмов в экотопах с различным проективным покрытием.

Экотоп	<i>Peltigera aphthosa</i>	<i>Nephroma arcticum</i>	<i>Stereocaulon paschale</i>	<i>Peltigera canina</i>	<i>Peltigera rufescens</i>	<i>Nephroma eximium</i>	<i>Nostoc commune</i>	Корка
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Проективное покрытие более 1%								
С, Бер, И	15,0 (0,3)	10,0 (0,2)	5,0 (0,2)					10,0
С, Бер, И, Баг	15,0	10,0						
* Бер, И, МК	15,0 (0,4)	1,0 (0,15)	40 (0,5)					20
Н, МК, И	15	0,2						
С, Н, И	12,0 (0,40)	1,0 (0,15)						
С, Н, И, Баг	10,0 (0,40)	1,0 (0,2)				0,02 (0,05)		
С, И, Баг	10,0 (0,25)	0,2 (0,05)						
МК, Бер, И	8,0 (0,30)	4,0 (0,15)	0,5 (0,12)					10,0
ОМТ, Бер, И, Зл, Бр	8,0 (0,50)			2,0 (0,14)	1,0 (0,09)			4,0
Н, МК, И	7,0 (0,25)	2,0 (0,07)						
МК, Бер, И	5,0 (0,30)	1,0 (0,08)	0,5 (0,05)	1,0 (0,2)				10,0
С, Н, МК, Бер	5,0 (0,80)			6,0 (1,2)	4,5 (0,60)			
С, МК, Бер, И	4,0 (0,5)	2,0 (0,05)						6,0
ОМТ, Бер	4,0 (0,2)	0,5 (0,05)						10,0
С, Бер, И, Зл, Бр	3,0 (0,60)	0,02		1,0 (0,4)	0,55 (0,25)	0,22 (0,05)		5,0



Таблица 3 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
МК, И	3,0 (0,6)			1,5 (0,55)	0,85 (0,16)			
МК, Бер, И	1,5 (0,07)	0,5 (0,25)		3,0 (0,05)				5,0
ОМТ, И, Зл, Г	1,0 (0,20)	0,1 (0,01)	0,15 (0,015)	0,04 (0,03)				
ОМТ, Бер, Зл, Бр	1,0 (0,25)			0,7 (0,2)	1,5 (0,08)			2,0
МК, Бер, И, Баг	1,0 (1,4)			0,12 (0,3)				1,5
ОМТ, Бер, И	1,0	0	0	0	15,0	0	0	
Проективное покрытие менее 1%								
С, МК, Бер, И	0,8	1,2		0,0				4,0
* ОМТ, Зл, Бер	0,6 (0,33)	0,02 (0,03)	0,6 (0,13)	0,05 (0,02)				
* МК, Зл, Бр, Бер	0,3	0,01	6,0					
С, Бер, И, Баг	0,3 (0,03)	0,2 (0,03)	0	0,1 (0,001)				
МК, И, Зл, Г, Бр	0,2	1,0	0,02					
** Бер, И, МК	0,1 (0,1)	27,0 (0,92)	10,3 (0,88)					10
Тот, же	0,05	37,0 (1,0)	15,0 (0,95)					
Тот, же	0,05	35,0 (1,0)	3,0 (0,90)					
МК, Бер, И	0,2 (0,04)	0,02 (0,01)						
Тот, же	0,1 (0,05)	0,1 (0,05)	0,2 (0,2)	0,1 (0,01)				5,0
ОМТ, Бер, Баг, Т, В	0,1 (0,3)	0	0	0,01 (0,06)	0,003 (0,01)	0	0	
МК, Бер, И, Зл, Г, Бр	0,1	0	0,1					
Тот, же	0,065	0,01	0,1	0,04				
ОМТ, Баг, Бер,	0,05	0,05	0	0,01	0,0	0	0	0

Таблица 3 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
МК, Бер, И, Зл, Г, Бр	0,03	0,02	0,11					17,0
МК, Бер, Баг, Т, Бр, В	0,02	0,001						3,0
МК, Бер, И, Зл, Г	0,02							
МК, Бер, И, Баг, Зл, Г	0,01	0,02						
То, же	0,009							
ОМТ, Бер, Баг, Г, Бр	0,005	0,002						
МК, Бер, И, Баг, Д,				0,95 (0,4)		0,2	0,12 (1,7)	6,0
МК, Бер, Баг, И				0,60		0,10	0,10 (1,6)	7,0
МК, Бер, И, Баг, Д				0,20 (0,14)		0,2	0,10 (1,67)	5,0
ОМТ, И, Д				0,02 (0,02)		0,15	0,20 (1,70)	
ЩП	0	0	42,0 (0,96)	0	0	0	0	0
ОМТ, Зл	0	0	0		11,0			
СК	3,70	2,80	2,70	0,30	0,72	10,2		

*Примечание.* С – склоны, Н – низина, ОМТ – открытая моховая тундра, МК – моховая кочка, Бер – береза, И – ива, Баг – багульник, Зл – злаковые, Т – толокнянка, Д – дриада, Г – голубика, Бр – брусника, В – водяника, СК – сомкнутость крон 100%, ЩП – щепнистая почва, \* – большие промежутки между объектами.

В скобках – коэффициент встречаемости (%) = частота встречаемости / S (где S – площадь, 25, 50, 100 м<sup>2</sup>).

В 1988 г. проективное покрытие лишайника было около 0,1% на м<sup>2</sup>, но для 1990 г. приводит большие величины – от 1,5% до 18% на м<sup>2</sup>, а абсолютный сухой вес – от 38 до 785 мг на площади 25х25 см<sup>2</sup> (Чугуева, 1991). В окрестности цемзавода полностью отсутствовали лишайники *N. arcticum* и *S. paschale*, но интенсивно развивались кальцефильные виды *N. commune*.

Ведущий в тундре азотфиксатор *Nostoc commune* предпочитает щелочные субстраты, поэтому в Воркутинской тундре обильнее всего он развивался в напочвенном покрове района цементного завода, имея здесь наибольшую биомассу и иной габитус колоний. Биомасса *N. commune* в районе цемзавода по сравнению с другими районами была наибольшая – около 100 г сухой массы на м<sup>2</sup>. На площадках, загрязненных цементной пылью, колонии ностока имеют вид распростертых или шаровидных компактных колоний, развивающихся на поверхности моховой дернины и вкрапленных в толщу «мохостоя». В других пунктах носток имел вид тонких слизистых пленок, непрерывно покрывающих почву или моховую дернину. При этом отмечены различия по районам и в строении колоний: в районе цемзавода они имеют густо расположенные трихомы с более мелкими боченкообразными клетками (шириной 4–5,6 мкм), в двух других районах – рыхло расположенные трихомы с более крупными шаровидными клетками (5–6,5 мкм в диаметре) и гетероцистами (7–7,6 мкм в диаметре). Из азотфиксаторов-корочкообразователей на пятнах за период наблюдений только в районе цемзавода отмечены водоросли кальцефилы *Rivularia haematites* и *Nostoc zetterstedtii*.

В условиях антропогенного загрязнения наибольший коэффициент биогенной аккумуляции элементов-поллютантов (медь, цинк, свинец, кадмий и др.) имели лишайники; второе место занимают почвенные мхи (Тентюков М.П., личное сообщение).

*Peltigera rufescens*, в отличие от *P. aphthosa*, занимает более открытые и сухие местообитания. Максимальные значения ее проективного покрытия отмечены под редким кустарником на кочках и мхах (до 15%) и лишенной кустарников песчаной почве среди травянистых растений (до 11%).

*Peltigera canina* (как и *P. aphthosa*) тяготеет к влажным и затененным местообитаниям. Наиболее массово она представлена под покровом кустарников на мхах (до 13%) и сплошной моховой дернине с редкими травянистыми растениями (до 7%). Сходные законо-

мерности распределения лишайников из р. *Peltigera* по экотопам были характерны и для севера Карелии.

По отношению к освещенности по мере убывания светолюбия лишайники распределялись в ряду: *P. scabrosa* – *P. canina* – *P. aphthosa* (Абрамова и др., 1998)

### **Лишайники на участках с разреженным растительным покровом**

Местообитания этого типа представлены пятнами минерального грунта. Из растений наибольшую встречаемость здесь имели *Festuca ovina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Juncus* sp., *Betula nana*, *Polygonum viviparum*. Из мхов наиболее массовы *Drepanocladus uncinatus*, *Aulacomnium turgidum*. Отмечено 8 видов листоватых и кустистых лишайников (исключая накипные), среди которых ведущая роль принадлежит незотфиксирующим видам (ягель) *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, *C. islandica*, *Cladina rangiferina*, *Cladonia* sp. Максимальное покрытие видов этой группы достигало 70%.

*P. aphthosa* и *N. arcticum* обильно представлены и на открытых участках тундры во влажных биотопах. Проективное покрытие *P. aphthosa* в открытых сухих биотопах не превышало 1% (табл. 3), а доминантами были лишайники *N. arcticum* и *Stereocaulon paschale*. Последний менее требователен к условиям среды, ксерофитен, светолюбив и очень часто поселяется на каменистых субстратах и выгоревшей шахтной породе, которая в отношении органических и биогенных элементов представляет собой практически инертный материал. Максимальное проективное покрытие (42%) было зарегистрировано у *S. grande* в районе п. Мульда. Запасы фитомассы *S. paschale* могут быть значительными. По данным Карева (1956) при проективном покрытии этого лишайника от 10 до 60% его масса достигает 4–26 ц/га. Наибольшие проективные покрытия *Nephroma arcticum* были зарегистрированы в сходных экотопах (табл. 3) в районе р. Усы: соответственно от 27 до 37%.

Всего в окрестностях г. Воркуты нами изучено 11 видов азотфиксирующих лишайников из 4 родов (табл. 4), что составляет примерно пятую часть их общего количества в Большеземельской тундре. Большинство азотфиксирующих лишайников в воркутинской тундре относится к листоватым из р. *Peltigera* (25 видов) и к р. *Stereocaulon* (в данном регионе этот лишайник насчитывает 16 видов) (Воркута –

город.... 2011). Напомним, что азотфиксирующая способность в настоящее время установлена у 15 родов лишайников.

**Таблица 4.** Видовой состав азотфиксирующих лишайников в окрестностях г.Воркуты (1989 г.).

Вид	У п. Вор- гашор	У ст. Мульда	Р-он цем- завода	Литературные данные (Грибова, 1980)
* <i>Leptogium saturninum</i> (Dicks.) Nyl.		+	+	
* <i>Nephroma arcticum</i> (L.) Torss.	+	+		+
* <i>N. expallidum</i> (Nyl.) Nyl.	+	+		
<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	+	+		+
<i>P. spuria</i> (Ach.) DC	+			+
<i>P. malacea</i> (Ach.) Funck.	+	+		+
<i>P. rufescens</i> (Weis.) Humb.	+	+		+
<i>P. canina</i> (L.) Willd.	+	+		+
<i>P. leucophlebia</i> (Nyl.) Gyeln. em. Dombr.	+	+	+	
<i>Stereocaulon paschale</i> (L.) Hoffm.	+	+		+
* <i>S. grande</i> (Magnusson) Magnusson		+		

\* – новые для флоры региона виды.

### Бобовые растения

Разнообразный травяной покров с обилием бобовых встречен в двух вариантах дриадовых тундр. Из бобовых здесь преобладают остролодочник грязноватый (Вашуткины озера), копеечник арктический и астрагал (в обоих районах). Кроме указанных бобовых встречаются также клевер люпиновидный, клевер ползучий и клевер луговой. Общее проективное покрытие бобовыми поймы р. Воркуты – около 2%, но на коренном берегу р. Воркуты на них приходится около 70% всей надземной массы растений (Экологические основы..., 1991).

## Травянистые растения

Общеизвестна активизация микробиологических процессов в ризосфере травянистых растений: здесь diaзотрофные микроорганизмы находят существенный энергетический источник питания за счет углеродсодержащих полисахаридов корневых выделений трав – так называемая ассоциативная азотфиксация (Умаров, 1984).

Исследования проводили в 1986–1987 гг. на юге европейской части тундровой зоны в окрестностях г. Воркуты на естественном лугу (пойма р. Воркуты).

На пойменном участке злаки представлены лисохвостом луговым (*Alopecurus pratensis*) и мятликом луговым (*Poa pratensis*) с проективным покрытием 25 и 5% соответственно, а также вейником незамечаемым (*Calamagrostis neglecta*), мятликом альпийским (*Poa alpina*) и др.

## Водоемы

Ландшафтной особенностью тундры является обилие озер. Для востока Большеземельской тундры коэффициент озерности достигает 70% с преобладанием мелководных озер площадью от 0,01 до 1 км<sup>2</sup> (Голдина, 1972). Вечная мерзлота, находящаяся на глубине 1–2 м, даже летом препятствует грунтовому питанию рек и озер, поэтому по типу питания озера относятся к снеговым (60–80%) и отчасти – дождевым (15–20%). Воды озер характеризуются высокой прозрачностью и небольшой цветностью.

Из-за интенсивных атмосферных осадков и отсутствия подземного питания (вечная мерзлота) вода тундровых озер имеет слабую минерализацию – не более 100 мг/л и слабокислую или нейтральную реакцию среды. Из-за слабых процессов аммонификации и нитрификации в воде содержится мало солей азота, поэтому концентрация органического азота всегда выше минерального – 0,5–2,4 мг N<sub>2</sub>/л (Власова, 1976). В воде также мало фосфора из-за осаждения его в виде фосфорнокислого железа.

В водной среде азотфиксирующие организмы находятся в более благоприятных условиях по сравнению с почвой и не испытывают в течение дня резких колебаний температуры или влажности. Экологические ниши азотфиксирующих организмов в водоемах по сравнению с почвой более емки и разнообразны.

Толща воды – первая, планктонная ниша локализации азотфиксирующих водорослей. Интенсивное развитие в тундровых озерах

синезеленых водорослей относят к редким явлениям, здесь преобладают диатомовые, зеленые и эвгленовые (Никулина, 1977). Наиболее часто в фитопланктоне встречаются виды р. *Anabaena*: *A. flos-aquae*, *A. hassali*, *A. lemmermanii*, *A. solitaria*. Водоросли р. *Anabaena* – основной возбудитель цветения в водах Арктики и Антарктики.

Развитие азотфиксаторов в толще воды (первая экологическая ниша) тесно связано с азотными резервами экотопов, и чем они меньше, тем эта связь становится отчетливей. Типичная для Большеземельской тундры по своим лимнологическим характеристикам озерно-речная система Харбейских озер – мезотрофного типа, с хорошей аэрацией, малой минерализацией воды гидрокарбонатно-кальциевого типа, нейтральной или слабо-кислой реакцией, малым содержанием солей азота и фосфора и слабыми нитрификационными процессами. В толще воды азотфиксирующий планктон редко достигает интенсивного развития (Гецен, 1985): даже в период кратковременного доминирования синезеленые составляли не более 20% суммарной средневзвешенной биомассы водорослей за сезон ( $130 \text{ г/м}^3$ ), что и определило здесь незначительную азотфиксацию  $0,3\text{--}0,8 \text{ мкг N}_2/(\text{л сут})$ . Вскоре после вскрытия озер начинается развитие азотфиксирующих водорослей, которое совпадает с обеднением воды, прежде всего, солями азота. Молодая популяция анабены начинает вегетировать на мелководье при дефиците здесь аммонийного азота.

### Макрофиты

Вегетирующие макрофиты – вторая экологическая ниша локализации эпифитных и эндофитных азотфиксирующих водорослей. К концу вегетации высшие растения интенсивно обрастают азотфиксирующими водорослями (рис. 8).

Многочисленные гумифицированные малые тундровые озера имеют высокую степень зарастаемости. Основной аспект зарастаний, как правило, образуют различные мхи – 6 видов р. *Drepanocladus* с массовыми видами *D. exannulatus*, а также *Calliergon giganteum*. В больших озерах восточной части Большеземельской тундры развиваются, в основном, погруженные и закрепленные на дне макрофиты: рдесты, лютики, урути и водяные мхи. Здесь они встречаются на глубинах 1,5–3 м, образуя полосу мощных ковровых обрастаний. Например, в оз. Большой Харбей площадь таких ковров составляет 5% от площади озера с ведущей ролью здесь мхов. Небольшие озера зарастают макрофитами по всему периметру. В 1987–1989 гг. из-за по-

вышенной температуры по сравнению с предыдущими годами наблюдалось бурное развитие ежеголовника, что не отмечалось прежде.



Рис. 8. Азотфиксирующие синезеленые водоросли в обрастании урути.

Фенологические наблюдения над макрофитами в тундровых озерах позволили выделить в развитии растений следующие сезоны: Биологическая весна – II декада – конец июля, начало вегетации макрофитов; биологическое лето – август, цветение растений; биологическая осень – III декада августа – сентябрь, увядание и отмирание макрофитов (Качанова, 1976).

Основной аспект обрастания растений составляют виды из рр. *Nostoc* и *Anabaena*, а в наибольшей степени в эпифитоне развиваются: *Anabaena inaequalis*, *A. augstumalis*, *A. verrucosa*, *A. cylindrica*, *A. oscillarioides*, *A. sedovii*, *A. variabilis*, *A. solitaria* f. *zinserlingii*, *Nostoc coeruleum*, *N. commune* f. *sphaericum*, *N. linckia*, *N. microscopicum*, *N. punctiforme*, *Microchaete tenera*, *Tolypothrix tenuis* f. *lanata*.

Третья ниша локализации азотфиксирующих организмов (ранее не изучена) – отмершие макрофиты в конце вегетации.

Нами исследованы, в основном, мелкие озера в окрестностях г. Воркуты, радиусом около 50 км. Цветения этих озер синезелеными водорослями за три года наблюдений не отмечалось. Толща воды была бедна азотфиксирующими водорослями, а их флористический состав имел сходство с азотфиксирующим комплексом перифитона макрофитов, которые очень обильно обрастали синезелеными водорослями: уже к августу некоторые растения, особенно мхи, были покрыты сплошной слизью азотфиксирующих водорослей – *Anabaena*



*augstumalis*, *A. cylindrica*, *A. affinis*, *Nostoc coeruleum*, *N. chilmanii*, *N. verrucosum*.

На прошлогодних отмерших макрофитах (арктофиле, ежеголовнике, осоке) уже в июне при температуре воды 10–12°C, практически сразу после вскрытия озер, были обнаружены следующие азотфиксирующие виды: *A. affinis*, *A. sedovii*, *A. augstumalis*, *A. augstumalis f. cylindrica*, *A. subcylindrica*, *A. solitaria*, *A. solitaria f. zinserlingii*, *A. variabilis*, *A. variabilis f. crassa*, *A. oscillarioides*, *A. oscillarioides f. cylindrica*, *Nostoc commune*, *N. commune f. sphaerica*, *Calothrix arctica*, *Microchaeta uberrima*, *Stygonema ocellatum*. В указанный период молодые макрофиты только начинали вегетировать и азотфиксирующие виды на них практически отсутствовали.

Помимо гетероцистных видов, на остатках растений в массе встречались безгетероцистные формы из рр. *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Phormidium*, *Aphanothece*, известные как азотфиксаторы в микроаэрофильных условиях. Указанные водоросли особенно интенсивно развивались в начальный период после вскрытия озер. К примеру, в одном из озер 23 июня 1989 г. при температуре 12°C в перифитоне макрофитов отношение гетероцистных к негетероцистным формам на хвое, арктофиле, осоке и мхе соответственно составляло: 4,0, 8,0, 9,0 и 16% соответственно. Дальнейшее повышение температуры воды вызывало усиление прорастания спор водорослей и доля гетероцистных видов возрастала.

На растительных остатках синезеленые водоросли поселяются очень быстро. В конце июля в одном из озер был помещен скошенный мятлик. Уже через неделю в «отжимках» этого растения найдены азотфиксирующие водоросли, в основном, анабены и ностоки, количество которых со временем увеличивалось, что сопровождалось возрастанием интенсивности азотфиксации, которая здесь была значительно выше, чем в толще воды. Этот простой опыт наглядно свидетельствует, что слабое развитие в толще воды азотфиксаторов определяется дефицитом в воде органических веществ и биогенных элементов. О положительном влиянии органических удобрений (растительных остатков) на азотфиксирующий вид *Azotobacter chroococcum* указывает Родина (1954).

Особенно интенсивно обрастают азотфиксаторами мхи. Другие макрофиты – арктофила, нардосмия, осока, сабельник, хвощ в меньшей степени обрастают синезелеными водорослями, хотя для этого региона имеются и другие сведения (Гецен, 1985).

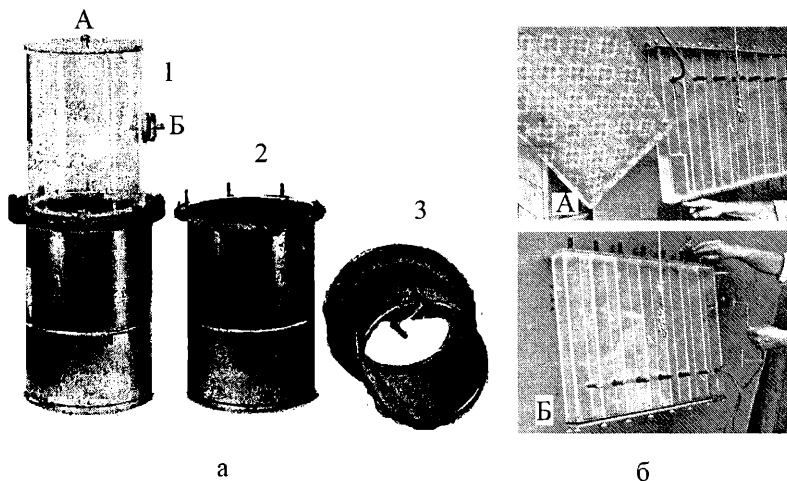
К осени, с понижением температуры воды синезеленые водоросли легко отделялись от макрофитов и попадали в ил. Так, например, 11 октября, при температуре воды  $+2^{\circ}\text{C}$  доля гетероцистных водорослей на мхах по отношению к безгетероцистным уменьшилась до 10%, резко возросла споруляция, однако интенсивность азотфиксации при этом оставалась на довольно высоком уровне (см. ниже).

Четвертой нишей локализации азотфиксирующих водорослей служат донные отложения озер (эпипелон). Характерной особенностью эпипелона тундровых озер является интенсивное развитие ностовых водорослей.

## Глава 2. Интенсивность фиксации атмосферного азота в почве и воде

### Методика определения азотфиксации

Азотфиксацию определяли ацетиленовым методом всегда в условиях *in situ*. Для почвенных исследований применялись сосуды из нержавеющей стали с прозрачным колпаком из оргстекла, высотой 50 см и объемом 12,5 л (рис. 9а).



**Рис. 9.** Приборы для определения азотфиксации в природных условиях: а – в почве, б – в воде (а: 1 – общий вид, 2 – внешний цилиндр, 3 – внутренний цилиндр: А – отверстие для ввода ацетилена и отбор этилена, Б – трубка с резиновым шариком. б: А – заполнение бокса ацетиленом, Б – отбор этилена в пенициллиновые пузырьки).

Заполнение сосудов ацетиленом производили следующим образом. Резиновый шарик (б) раздували до определенного объема. К патрубку (А) подсоединяли подушку с ацетиленом; из резинового шарика через патрубок Б спускали воздух и одновременно в сосуд вводили ацетилен по объему равный объему воздуха в шарике. Отверстия закрывали резиновыми пробками. После экспозиции сосудов отбор газа проводили из трубки (А) путем вытеснения газа при раздувании шарика (б) (рис. 9).

Цилиндрические сосуды врезали в почву и оставляли в тех же условиях на определенное время, из них отбирали газ, а затем извле

кали их из почвы. Площадь исследованных организмов составляла постоянно 285 см<sup>2</sup>. Исследования в почве проводили с одними и теми же объектами в течение всего сезона (долговременные точки) без изоляции от почвы, а также с образцами без почвы, отобранными из различных пунктов Большеземельской тундры.

В воде азотфиксацию определяли в сосудах из стекла объемом 1 л, которые после заполнения ацетиленом помещали в воду. Экспозиция опытов, в зависимости от количества организмов, была различной – от нескольких минут до нескольких часов. Пробы анализировали на газовом хроматографе практически в тот же день после их отбора из опытных сосудов.

Для измерения азотфиксации эпифитона целых макрофитов использовали прямоугольные сосуды из оргстекла, каждый объемом 2,5 л, длиной 50 см, шириной 9 см (рис. 9 б). Сосуды соединяли в блоки. Количество сосудов в блоке было произвольным (в данном случае – 7). Сосуды с макрофитами закрывали общей крышкой. Заполнение сосудов ацетиленом проводили через отверстие 3 (рис. 9 А) путем слива определенного объема воды. Затем блоки помещали в водоем. Продолжительность экспозиции зависела от температуры воды и мощности обрастания растений азотфиксирующими организмами. Отбор образовавшегося этилена из сосудов производился через отверстие 4 (рис. 9 Б) путем вытеснения его водой через отверстие 3 в пенициллиновые пузырьки.

Таким образом, измеренная нами азотфиксация у водорослей и лишайников является истинной, т.к., в отличие от потенциальной, (Евдокимова, Мозгова, 1998; Егоров и др., 1999; Давыдов, 2010), процесс протекал в условиях *in situ* и в больших объемах.

Для общей характеристики погодных условий за три года наблюдений вычисляли коэффициент, названный благоприятным экологическим коэффициентом (БЭК) (табл. 5). Он, на наш взгляд, просто и довольно полно характеризует экологические условия в воде и почве. Для почвенных азотфиксаторов решающим фактором (при положительной температуре) является влажность. Исходя из этого, БЭК для почвы рассчитывали следующим образом: суммировали количество дождливых (пасмурных и с переменной облачностью) дней, сумму делили на количество дней исследования и умножали на среднюю температуру воздуха за этот период. Для водных азотфиксаторов (при положительной температуре воды) определяющим фактором является освещенность, поэтому БЭК для воды рассчитывается как

сумма солнечных дней и дней с переменной облачностью. Сумму делили на количество дней исследования, и результат умножали на среднюю температуру воды за этот период. Из таблицы 5 видно, что наиболее оптимальным по погодным условиям был 1989 г. даже в сравнении с 1987 г., когда исследования проводили в наиболее теплый период с июля по сентябрь.

**Таблица 5.** Характеристика экологических условий почвы (над чертой) и водной среды (под чертой) в период исследований (температура, °С; БЭК, отн. ед).

Показатель	Период наблюдения	VI	VII	VIII	IX	X	Среднее
Температура	5 VII–27 IX 1987	=	<u>15,4</u>	<u>12,7</u>	<u>2,3</u>	=	<u>10,1</u>
		–	16,9	13,0	4,0	–	11,3
БЭК		=	<u>15,4</u>	<u>11,4</u>	<u>2,3</u>	=	<u>9,7</u>
		–	45,0	26,0	13,0	–	26,2
Температура	26 VI–22 X 1988	<u>11,8</u>	<u>12,0</u>	<u>9,6</u>	<u>5,4</u>	<u>0,2</u>	<u>7,8</u>
		13,2	13,0	12,0	5,8	2,0	8,9
БЭК		<u>5,9</u>	<u>7,0</u>	<u>6,1</u>	<u>5,4</u>	<u>0,4</u>	<u>5,0</u>
		26,5	26,0	19,0	9,8	0,25	16,4
Температура	18 VI–11 X 1989	<u>11,0</u>	<u>13,4</u>	<u>9,5</u>	<u>5,7</u>	<u>1,5</u>	<u>8,2</u>
		14,6	16,0	14,3	6,3	2,0	10,6
БЭК		<u>12,8</u>	<u>18,5</u>	<u>13,1</u>	<u>9,8</u>	<u>4,0</u>	<u>11,6</u>
		48,7	33,6	59,6	8,2	1,65	30,3

Для некоторых организмов приводятся данные расчета их площади на грамм сухого веса: *Peltigera aphthosa* – 49,0; *P. rufescens* – 60,2; *Nephroma arcticum* – 69,2; *N. arcticum* (Мурманская обл.) – 62,0 *Stereocaulon paschale* – 25,0; *Nostoc commune* – 40,0. Эти данные необходимы при сравнения азотфиксации, рассчитанной на вес или на площадь организмов.

Как в современной биосфере, так и сотни миллионов лет назад запускающим механизмом азотного цикла по-прежнему является процесс восстановления молекулярного азота прокариотными организмами (Заварзин, 2011).

### Наземные условия

На «голой почве» (криогенные вспучивания) синезеленые водоросли отсутствовали, и азотфиксация не обнаруживалась. Отсутствие азотфиксации или очень незначительные ее величины на голой почве отмечаются и в других работах (Dickson, 2000).

В почвах Большеземельской тундры синезеленые водоросли занимают ведущее положение, из них на долю азотфиксаторов прихо-

дится от 10 до 60% их видового состава (в среднем 48,2% родового и 34,6% видового состава) (Патова, 1995). Водоросли концентрируются в верхнем органическом горизонте почвы, в нижележащих минеральных горизонтах азотфиксаторы обычно отсутствовали. Это обстоятельство обусловило повышенную азотфиксацию в поверхностном слое почвы, которая иногда превосходила в 20 раз азотфиксацию в минеральном горизонте (Гецен, Костяев, 1985) (табл. 6). Световая азотфиксация превышала темновую и в зависимости от температуры (0–15°C) составляла 20–50% от нее.

Азотфиксация коррелировала, помимо численности водорослей, с влажностью почвы. Максимальная азотфиксация в почвах в районе Харбейских озер наблюдалась при 76–88% влажности, что соответствовало данным других исследований (Штина, Голлербах, 1976; Костяев, 1981). Замечательным свойством почвенных лишайников и водорослей, в особенности из рода *Nostoc*, является способность переносить глубокое обезвоживание и низкие температуры. В опытах с *Nostoc commune* было установлено, что у водорослей, увлажненных после высушивания, азотфиксация начиналась через 15–20 минут после контакта организмов с водой (Костяев, 1981).

При очень слабом развитии в почве автотрофных азотфиксаторов, выявлены очень низкие значения восстановления атмосферного азота – не более 0,1 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут), что связывается с малой численностью гетеротрофных бактерий из рр. *Azotobacter* и *Clostridium*.

И, наконец, нами установлены очень низкие значения азотфиксации в присутствии карликовых деревьев, кустарников и травянистых растений (ивы, березы, толокнянки, водяники, морошки и дриады). Но эти исследования были нерегулярными и их следует продолжить, т.к. имеются данные о заметной азотфиксирующей активности, например, у дриады (Arctic tundra..., 1973), у которой обнаружены коралловидные клубеньки с азотфиксирующим актиномицетом *Francia*. У дриады из воркутинской тундры клубеньки не обнаружены. Возможно у нее имеется внутренняя арбускулярная микориза (Проворов, Воробьев, 2012) Ассоциативная азотфиксация у дриады была слабой и составляла 15 мг N<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> за сезон (Романов и др., 1991).

**Таблица 6.** Численность водорослей (млн. кл./см<sup>2</sup>) и интенсивность азотфиксации (мкг N<sub>2</sub>/сут) в почвах районов исследования Большеземельской тундры, 1977–1978 гг.

Дата	Горизонт	Единица измерения	Численность	Азотфиксация	
				свет	темнота
Харбейские озера					
6 VII 1977	Орг.	см <sup>2</sup>	5,3	13,0	2,4
	Мин.	см <sup>2</sup>	0,01	0,6	1,0
	Орг.	г	—	2,1	1,0
	Орг., Пов.	см <sup>2</sup>	—	3,0	—
	Орг., Подпов.	см <sup>2</sup>	—	2,5	—
	Орг., Пов.	см <sup>2</sup>	—	7,3	—
Воркута					
8 VII 1977	Орг., Подпов.	см <sup>2</sup>		3,3	—
	Орг.	см <sup>2</sup>	4,2	6,4	5,3
	Мин.	см <sup>2</sup>	0,0	1,0	1,3
	Орг.	г	—	4,4	3,6
	Мин.	г		0,3	0,4
	Орг.	г	0,0	3,7	2,2
10 VII 1977	Орг.	г	—	1,7	—
	Мин.	г	—	0,2	0,16
	Орг.	см <sup>2</sup>	—	1,0	0,13
Вашуткины озера					
25 VII 1977	Орг.	см <sup>2</sup>	5,2	0,13	0,2
	Мин.	см <sup>2</sup>	0,008	1,6	0,2
	Орг.	г	—	0,6	—
22 VII 1978	Мин.	г	—	3,2	0,4
	Орг.	см <sup>2</sup>	—	1,0	0,4
	Орг.	см <sup>2</sup>	8,2	2,6	1,9
Сергей					
1 VII 1978	Орг.	см <sup>2</sup>	5,3	4,6	4,4

*Примечание.* Орг. – органический горизонт, Мин. – минеральный горизонт  
Пов. – поверхность, Подпов. – подповерхность.

Об отсутствии у дриады азотфиксирующей способности можно судить и по другому показателю – содержанию у нее общего азота концентрация которого (1,2%) была даже меньше, чем у не фиксирующих азот злаков (Грунина, Гецен, 1984). По некоторым данным в тундре растения-микоризообразователи формируют до 95% биомассы тундровых сообществ (Michelsen et al, 1998).

Моховая дернина в тундре является важной экологической нишей, наиболее заселяемой азотфиксаторами, главным образом, из р. *Nostoc* с доминантным видом *N. commune* f. *ulvaceum*, биомасса которого достигала 1,6 г/100 см<sup>2</sup> с проективным покрытием 23–90% (Патова, 1995). В моховой синузии азотфиксация варьировала и в зависимости от обилия водорослей составляла от 0,1 до 10,0 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут) и от 0,11 до 2,3 мг N<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup>·сут) (или 0,01–0,23 мкг N<sub>2</sub>/(см<sup>2</sup>·сут)) и была тесно связана с влажностью почвы. Так, в опыте 17 июля 1978 г. количество азотфиксаторов было примерно в 32 раза больше, чем в опыте 23 июля, однако интенсивность азотфиксации при более высокой влажности в последнем случае была в 3 раза выше (табл. 7).

**Таблица 7.** Численность азотфиксаторов и азотфиксация на мхах тундры.

Район	Дата наблюдения	Азотфиксаторы, тыс. кл./м <sup>2</sup>	Влажность, %	Азотфиксация, мг N <sub>2</sub> /(м <sup>2</sup> ·сут)	
				Свет	Темнота
Воркута	08 VII 1977	12	40	2,30	1,60
	10 VII 1977	12	50	0,11	0,05
	17 VII 1977	1600		0,40	0,42
Безымянная система озер	23 VII 1978	50	580	1,20	0,60

Переувлажнение также было неблагоприятно для азотфиксации. Полученные нами данные сопоставимы с результатами изучения азотфиксации моховой дернины в тундре Мурманской области, где среднее значение ее составляло 0,28 мкг N<sub>2</sub>/см<sup>2</sup> моховой дернины в сутки с варьированием от 0 до 4,6 мкг N<sub>2</sub>/(см<sup>2</sup>·сут) (Давыдов, 2010).

Данные по интенсивности азотфиксации в аналогичных регионах также находятся в тесной связи со степенью развития водорослей, влажностью почв и температурой. Исследования в прибрежной тундре Аляски при температуре 20°C показали, что максимальная азотфиксация 2,33 мг N<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup>·сут) отмечалась во впадинах с преобладанием *Nostoc commune*. В местах с избыточным увлажнением в присутствии мхов с водорослями интенсивность азотфиксации составляла 1,56 мг N<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup>·сут), а на выпуклых сухих местах азотфиксация была минимальной и не превышала 0,63 мг N<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup>·сут) (Alexander et al., 1974).



Исследования азотфиксации *N. commune* в Арктике и Субарктике выявили ее зависимость от морфологии водорослей и их экологических вариаций (Lennichan et al., 1994). Азотфиксация *N. commune* сильно варьировала от 0,1 до 20 и даже до 40–55 мкг N<sub>2</sub>/(г·ч) (Сохон Kershaw, 1983; Scherer et al., 1984). В моховом покрове тундры Мурманской области азотфиксация варьировала от нуля до 4,6 мкг N<sub>2</sub>/(см<sup>2</sup>·сут); в среднем за сезон азотфиксация в данном регионе составила 2 г/м<sup>2</sup> и определялась исключительно ностоковыми водорослями. Гетеротрофная азотфиксация не играла существенной роли (Давыдов 2010).

У мхов установлена тесная зависимость между накоплением азота и степенью развития на них азотфиксирующих водорослей. Имеются экспериментальные доказательства этому: мхи потребляют внутриклеточный азот, выделенный в аммиачной форме за счет азотфиксации (Stewart, Rowell, 1977). Это принято нами во внимание при расчете средних величин азотфиксации у мхов.

Учитывая большие площади, занимаемые в тундре мхами, в дальнейшем должны быть проведены более тщательные исследования по определению границ ностоково-моховых экотопов, что необходимо для расчета суммарной азотфиксации всей площади сообщества мхов в тундре.

### **Свободноживущие синезеленые водоросли, лишайники, бобовые и травянистые растения**

В таблице 8 приведены результаты определения интенсивности азотфиксации у 11 видов лишайников, *Nostoc commune* и водорослевых корочек, взятых из различных регионов тундры, а также тех же объектов в течение сезона (120 дней, долговременные точки) (рис 10). Следует особо подчеркнуть, что порядок величин интенсивности азотфиксации лишайников Большеземельской тундры практически совпадал с таковыми лишайников горнотундрового пояса Хибин, которые по убыванию азотфиксации расположились в ряду: *Peltigera canina* – *P. leucophlebia* – *P. scabrosa* – *P. aphthosa* – *Nephromenaceum arcticum* (Егоров, Плотникова, 1999).

Несомненно, что азотфиксирующая активность лишайников полностью определяется синезелеными водорослями и зависит от их количества. В хибинской тундре в лабораторных условиях (на искусственной среде) азотфиксация у *Peltigera aphthosa* за сезон составила 24 мг N<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> или 120 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут), а у *P. canina* 10,8 и 56 соответ

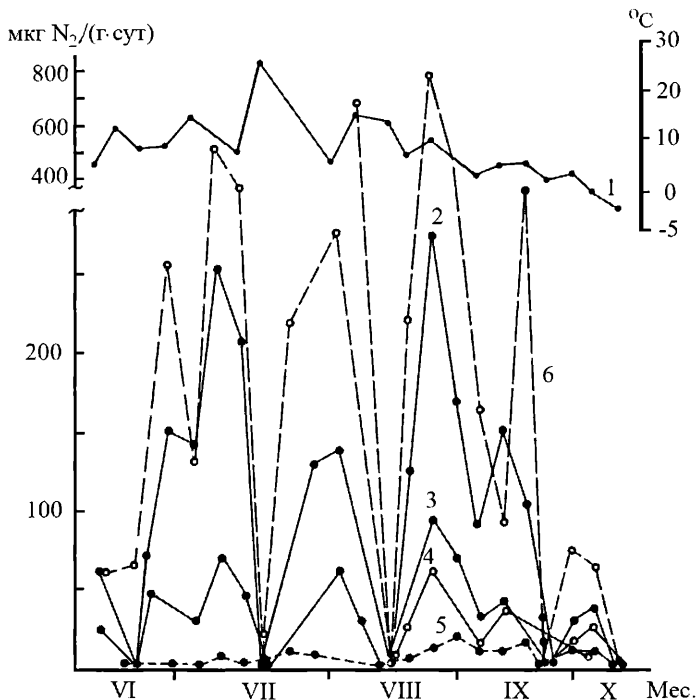
ственно (Евдокимова, Мозгова, 1998). По данным Егорова и др. (1999) в той же тундре в лабораторных условиях (при увлажнении дистиллированной водой) азотфиксация у *Solorina crocea* в среднем за сезон 1994 г. составила 25 наномоль этилена на см<sup>2</sup> за сутки или 11,5 мкг N<sub>2</sub> с максимальной азотфиксацией 57,5 и минимальной – 1,5 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут). Азотфиксирующая активность лишайников в хибинской тундре (Егоров, 1995) и в воркутинской тундре превосходила таковую у бобовых растений (табл. 8).

**Таблица 8.** Интенсивность азотфиксации у водорослей и лишайников в 1987–1989 гг.

Вид	Азотфиксация, мкг N <sub>2</sub> /(г·сут)		
	1987 г.	1988 г.	1989 г.
<i>Peltigera spuria</i>	–	–	250
<i>P. malacea</i>	–	–	240
<i>P. canina</i>	–	–	145
<i>P. leucophlebia</i>	–	–	144
<i>P. rufescens</i>	113,4*	156	–
<i>Collema sp.</i>	–	–	130
<i>P. scabrosa</i>	–	–	105
<i>P. aphthosa</i>	–	87,0*	109*
<i>Stereocaulon paschale</i>	–	22,0*	27,0*
<i>Nephroma arcticum</i>	–	–	31,0
Водорослевая корка	2,5*	2,5; 2,3	3,6*, 2,8
<i>Nostoc commune</i>	430	290	300

\* водоросли и лишайники из «долговременных» точек.

Средняя интенсивность азотфиксации лишайников в наших условиях составляла около 170 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут). У лишайников из Финляндии и Норвегии (в естественных условиях:) *P. aphthosa*, *N. arcticum*, *S. paschale*, *Solorina crocea* азотфиксация за сезон в среднем составила 136–350 мг N<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> за сезон или 60–140 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут) (Kallio, Kallio, 1975). В сухих местообитаниях мыса Барроу (Аляска) и островов Девон (Канада) у лишайников *P. aphthosa*, *P. canina*, *P. scabrosa*, *Stereocaulon tomentosum* азотфиксация была меньше и в среднем составляла 50–190 мг N<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> за сезон или 20–75 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут) (Alexander, 1974; Alexander et al, 1978).



**Рис 10.** Азотфиксация у лишайников и почвенных водорослей (2 – *Peltigera aphthosa*, 3 – *Stereocaulon paschale*, 4 – *Leptogium*, 5 – водорослевая корка, 6 – *Nostoc commune*). По оси ординат справа – температура (1), слева – азотфиксация. По оси абсцисс – месяцы.

Из приведенных данных видно, что наиболее активно фиксировала азот синезеленая водоросль *N. commune*, а среди лишайников – *Peltigera spuria*; минимальные значения интенсивности процесса установлены у водорослевых корочек и у лишайников *Stereocaulon paschale* и *Nephroma arcticum*.

Опыты с *Nostoc commune* были проведены только в конце июля, а в июле максимальная интенсивность азотфиксации наблюдалась у слизистого лишайника *Leptogium saturninum*, найденного нами в этом районе впервые (рис. 10). После июля у этого лишайника интенсивность процесса азотфиксации резко снизилась, что не наблюдалось у других видов. К августу визуально площадь *L. saturninum* значительно уменьшилась за счет выедания его леммингами (в этот период наблюдался пик их численности) (рис. 11), что и обусловило падение интенсивности азотфиксации лишайника. Другие лишайники лем

мингами не потреблялись. В 1989 г. был пик численности леммингов, который, в среднем, повторяется каждые 4 года. Их численность была такова, что трудно было пройти по тундре, не наступив на этого зверька.



Рис. 11. Копытный лемминг (по: Воркута – город..., 2011).

У всех исследованных видов азотфиксаторов имеется одинаковая реакция на изменение температуры. В солнечные дни повышение температуры приводило к иссушению водорослей и лишайников (см. ниже).

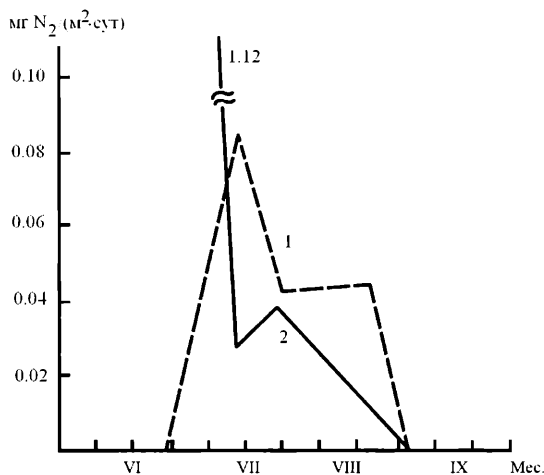
У некоторых лишайников из р. *Peltigera* имеются специальные органы азотфиксации – цефалодии (место локализации азотфиксирующих водорослей), которые расположены на верхней поверхности лишайников (рис. 6). Лишайник без цефалодиев не фиксирует азот. В условиях 100% влажности, при температуре 20°C и освещенности около 12 тыс. лк (вес одного цефалодия у *P. aphthosa* – около 85 мкг) азотфиксация одного цефалодия составляла около 1,50 мкг N<sub>2</sub>/сут или 30 мкг N<sub>2</sub>/мг цефалодия/сут. Показательно, что *Peltigera aphthosa* из тундровой зоны на своей поверхности имела большее количество цефалодиев, чем пельтигера, взятая из южной зоны (Елсаков, 1999). Такая разница, вероятно, объясняется реакцией организмов на дефицит азота в тундровой почве. Цефалодии у лишайников можно рассматривать как аналог гетероцист синезеленых водорослей, которые на дефицит азота в среде также реагируют повышением продукции гетероцист (Костяев, 1986).

При исследовании азотфиксирующих лишайников Хибинских гор (Евдокимова, Мозгова, 1998) в лабораторных условиях не выявлена способность к азотфиксации, у *Peltigera scabrosa* и *P. polydactyla*, установлена очень низкая азотфиксирующая активность у

*Nephroma arcticum*, что вызывает удивление. Возможно, азотфиксирующая активность у названных лишайников не выявлена из-за недостатков используемой методики, не исключено, что были использованы неактивные лишайники (Егоров и др., 1999). В наших условиях *in situ* все указанные лишайники проявляли достаточно высокую азотфиксирующую активность (табл. 8).

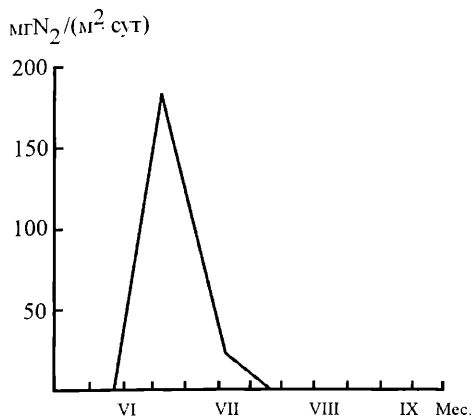
Вероятно, слабым развитием в ризосфере тундровых злаков бактерий из pp. *Azotobacter* и *Clostridium* объясняется и очень небольшая интенсивность ассоциативной азотфиксации, которая при 100%-ном проективном покрытии злаков составила всего 0,004–0,01 г N<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> за сезон. Для тундр Кольского полуострова величины ассоциативной азотфиксации были выше (Егоров, 1984).

В пойме р. Воркуты ассоциативная азотфиксация у лисохвоста лугового начиналась в 3-ей декаде июня и заканчивалась в конце первой декады августа (рис. 12).



**Рис. 12.** Ассоциативная азотфиксация у лисохвоста лугового в пойме (1) и в агроценозе (2). По оси ординат – азотфиксация, по оси абсцисс – декады месяца.

Активность **симбиотической азотфиксации** у бобовых в естественных условиях была сравнима с таковой у лишайников и синезеленых водорослей (табл. 9). Максимальная азотфиксация у астрагал субарктического и клевера люпиновидного была 62 и 18 мг N<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup>·сут), соответственно и наблюдалась в фазу цветения растений (рис. 13).



**Рис. 13.** Симбиотическая азотфиксация у астрагала субарктического. По оси ординат – азотфиксация, по оси абсцисс – декада месяца.

**Таблица 9.** Интенсивность азотфиксации различными организмами в Большеземельской тундре в 1987 – 1989 гг.

Организмы	Азотфиксация, мкг N <sub>2</sub> /(г·сут)
Минеральный горизонт почвы без азотфиксирующих водорослей	0,06
Ассоциативная азотфиксация	0,3
Пятно с водорослями	2,9
Почвенные мхи	0,1/10,0
Симбиотическая азотфиксация у бобовых	161
<i>Nephroma arcticum</i>	24,5
<i>Stereocaulon paschale</i>	26,0
<i>Peltigera aphthosa</i>	93,0
<i>Collema sp.</i>	134
<i>Leptogium saturninum</i>	102
<i>Peltigera scabrosa</i>	105
<i>P. rufescens</i>	138
<i>P. leucophlebia</i>	144
<i>P. canina</i>	145
<i>P. malacea</i>	240
<i>P. spuria</i>	250
<i>Nostoc commune</i>	300

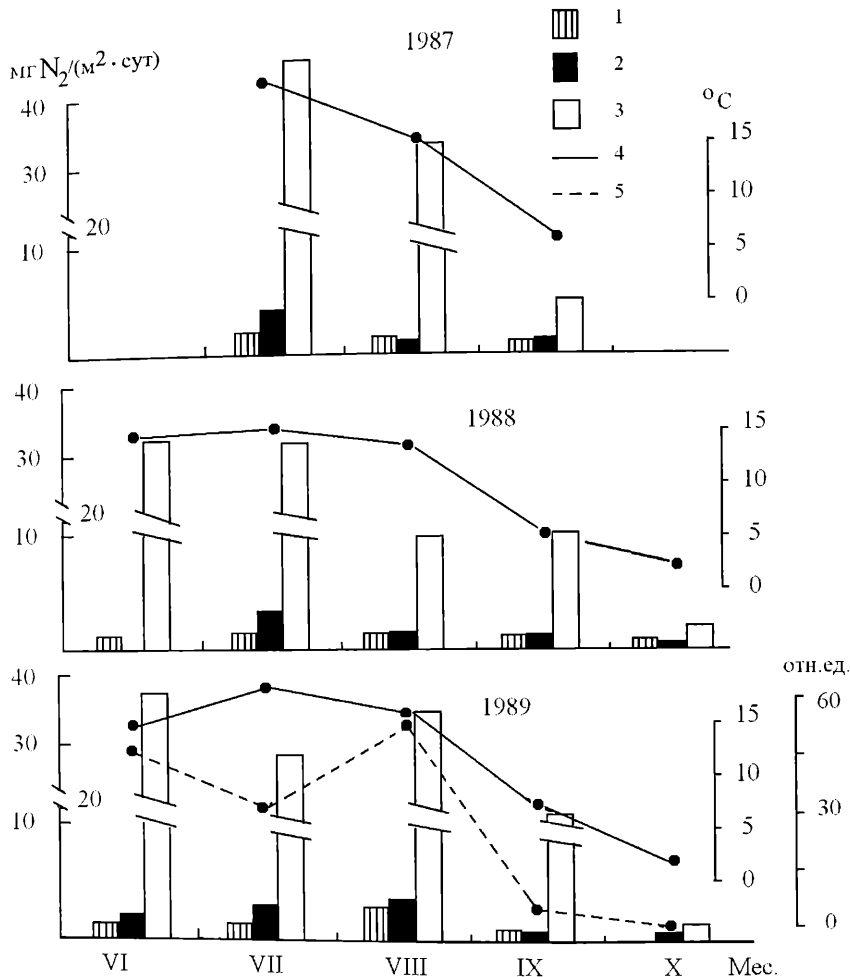
Симбиотическая азотфиксация бобовых при 100%-ном проективном покрытии была более чем на три порядка выше ассоциативной азотфиксации злаковых. Среднее значение азотфиксации изученных лишайников составляло 170 мкг/Н<sub>2</sub>/(г·сут).

### Водоемы

**Толща воды.** Исследованные водоемы Большеземельской тундры характеризовались слабой минерализацией, нейтральной или слабощелочной реакцией, низким содержанием солей азота и фосфора, слабыми нитрификационными процессами.

За все годы исследований нами практически не отмечалось интенсивного развития в толще воды синезеленых водорослей, а тем более – «цветения». Сходная картина наблюдалась в небольших тундровых озерах западной Аляски (Alexander et al., 1989). Основной причиной слабого развития синезеленых, на наш взгляд, является дефицит фосфора в воде, который может возникать по следующим причинам. В небольших озерах по всему периметру, как правило, формируется довольно мощный пояс макрофитов, который способен элиминировать из воды биогены. Кроме того, появлению синезеленых водорослей в июне предшествует интенсивное развитие других водорослей и, прежде всего, диатомовых, которые также используют биогенные элементы. Тем не менее, в некоторых озерах Восточноевропейской тундры синезеленые водоросли вызывали цветение воды (Покровская, 1967). Слабое развитие азотфиксирующих водорослей в планктоне в 1977–1978 гг. и в 1987–1989 гг. обусловило небольшие величины интенсивности азотфиксации – не более 1 мкг Н<sub>2</sub>/(л·сут) (рис. 14). При увеличении численности азотфиксирующих водорослей азотфиксация достигала 20 мкг Н<sub>2</sub>/(л·сут). Однако такая величина азотфиксации является ориентировочной, поскольку использовался концентрированный сетяной планктон (табл. 10).

В быстротекущих реках (Воркута, Уса и Юньяха) нитрогеназная активность не обнаруживалась. Низкие интенсивности азотфиксации в толще воды были характерными и для других водоемов Арктики и Субарктики (Dugdale, Dugdale, 1959; Kallio, Kallio, 1975; Alexander et al., 1989).



**Рис. 14.** Интенсивность азотфиксации в водной среде в годы исследования (1 – толща воды, 2 – мох и ежеголовник, 3 – прочие макрофиты). По оси ординат слева – азотфиксация, справа – температура,  $^{\circ}\text{C}$  (4) и БЭК, отн. ед. (5). По оси абсцисс – месяцы.



**Таблица 10.** Гидрохимические условия и интенсивность азотфиксации в водоемах Большеземельской тундры в 1977–1978 гг.

Район и дата отбора проб	Характер отбора	Температура поверхности, °С	pH	NH <sub>4</sub> , мг/л	PO <sub>4</sub> , мг/л	Численность азотфиксаторов, млн. кл./см <sup>2</sup>	Интенсивность азотфиксации, мкгN <sub>2</sub> /(см <sup>2</sup> ·сут)
Харьейские озера, 5 VII 1977	Смыв с осоки и сабельника	10,7–13	6	0,20	0,02	0,9	7,6
	Отжим мха	Та же	6	0,01	–	0,03	3,6
	Фильтрация воды	Та же	6	0,09	0,01	0,02*	0,3*
	Тотальный сбор водорослей	Та же	7	–	–	800*	19,7*
	Смыв с печеночника	Та же	6,5	–	–	0,06	3,3
Воркута, 9 VII 1977	Смыв с мха	14	7	0,27	0,04	0,001	17,5·10 <sup>-4</sup>
	Тотальный сбор водорослей	14	7	–	–	40*	14,3*
	Смыв с мха	13	–	–	–	0,52	12·10 <sup>-4</sup>
Вашуткины озера, 24 VII 1977	Фильтрация воды	19–20	7	0,12	0,03	0,09*	0,01*
	Смыв с камней	15–19	7	0,12	0,03	28**	40·10 <sup>-4</sup>
	Смыв с камней	21,8	7	0,15	0,02	41**	540·10 <sup>-4</sup>
То же, 22 VII 1978	Смыв с арктофилы	14–15	7	–	0,02	0,01	0,4

\* – на 1 л, \*\* – колоний/см<sup>2</sup>

## Макрофиты

Совершенно другая ситуация наблюдается в развитии азотфиксирующих водорослей в перифитоне макрофитов. Здесь они развиваются в массе, что и определило повышенную интенсивность их азотфиксации (рис. 14). В 1977–1978 гг. в Харбейских и Вашуткиных озерах слизистые макроскопические образования в перифитоне на осоке, сабельнике и арктофиле почти целиком состояли из азотфиксирующих водорослей *Anabaena augstumalis* f. *augstumalis et tenuis* и *A. cylindrica*.

На зеленых и печеночных мхах преобладали также азотфиксирующие водоросли, главным образом из родов *Anabaena* и *Nostoc*, количество последних на мхах достигает 500 колоний на одном экземпляре.

В мелководной, хорошо прогреваемой зоне на камнях, омываемых водой, в массовом количестве встречались представители родов *Calothrix* и *Rivularia*. Рекордные величины азотфиксации – до 540 мг  $N_2/(м^2 \text{ сут})$  обнаружены у этих водорослей, собранных с камней при максимальной температуре 22°C на мелководье. Азотфиксация у водных мхов с водорослями варьировала от 12 до 17,5 мг  $N_2/(м^2 \cdot \text{сут})$  (табл. 10).

В 1977–1978 гг. интенсивность азотфиксации определяли в смыве с поверхности различных макрофитов, а в 1987–1989 гг. – у целых макрофитов без нарушения структуры перифитона.

В зависимости от количества азотфиксаторов в обрастаниях интенсивность процесса даже в одних и тех же условиях колеблется в сотни раз. Это отмечалось нами и для водоемов умеренных широт (Костяев, 1984).

Активность азотфиксирующего комплекса макрофитов резко снижается к сентябрю–октябрю, когда температура воды уменьшалась до 3–1,5°C (рис. 14). Из рисунка, однако, видно, что более тесная корреляция процесса наблюдается с БЭК, а не с температурой воды. Для макрофитов со слабым развитием в обрастании азотфиксирующих водорослей их активность была невысокой – не более 0,6 мкг  $N_2/(г \cdot \text{сут})$ . Отмершие прошлогодние макрофиты очень интенсивно заселены синезелеными водорослями, которые начинают фиксировать азот весной сразу после вскрытия озер. Возможно, они фиксируют азот и подо льдом, если позволяют световые и температурные условия. Активность азотфиксирующего перифитона прошлогодних макрофитов – осоки и ежеголовника – с 10 июня по 10 июля 1989 г.

составила в среднем 41–45 мкг  $N_2$ /(г·сут). В тот же период у молодых растений азотфиксирующие водоросли в период биологической вегетации в июле (см. выше) практически отсутствовали, что и обусловило здесь слабую азотфиксацию. В массовом количестве азотфиксаторы на макрофитах отмечались в середине августа в период биологического лета. Таким образом, можно заключить, что азотфиксация на макрофитах длится с той или иной скоростью в течение всего года (если озера не промерзают до дна). Максимальные интенсивности азотфиксации отмечались в присутствии водных мхов и ежеголовника (рис. 10), которые были в наибольшей степени «заселены» синезелеными водорослями. Интенсивность азотфиксации перифитона тундровых озер была сравнима с таковой в озерах Прибалтики (Костяев, 1982).

### Донные отложения

В илах глубоководных stratified меромиктических озер средних широт азотфиксация определяется, в основном, анаэробными бактериями из р. *Clostridium*, но она здесь невелика – не более 1% от содержания в илах общего азота (Саралов, 1979). В илах мелководных тундровых озер, которые перемешиваются до дна, из-за малочисленности азотобактера, вряд ли имеет большое значение анаэробная гетеротрофная, а тем более анаэробная азотфиксация. В условиях интенсивной прогреваемости и высокой прозрачности воды до дна в илах этих озер интенсивно развиваются синезеленые водоросли. Значительным (а может быть, основным) источником поступления водорослей на дно является перифитон макрофитов, водоросли из которого при интенсивном ветровом перемешивании водной толщи отрываются от растений и расселяются по всей акватории озера. Вероятно вследствие этого, максимальные величины азотфиксации найдены в илах под макрофитами с интенсивным обрастанием азотфиксаторами, где средние ее значения были в три раза выше, чем в илах без растений. При расчете осредненных данных азотфиксационными не включены единичные очень большие величины, например, в илах озера у шахты Воркутинская и у шахты в пос. Мульда (до 225 мкг  $N_2$ /(л·сут) и более), в которых в массе развивались ностоковые анаэробные водоросли, в особенности, *A. cylindrica*. В озере у шахты Комсомольская на дне в массе развивалась безгетероцистная водоросль *Aphanothece stagnina*, способная к азотфиксации в аэробных условиях (Костяев, 1990). В аэробной и анаэробной зонах илов исслед

ванных озер за вегетативный сезон общая интенсивность азотфиксации составила около 500 мг N<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>.

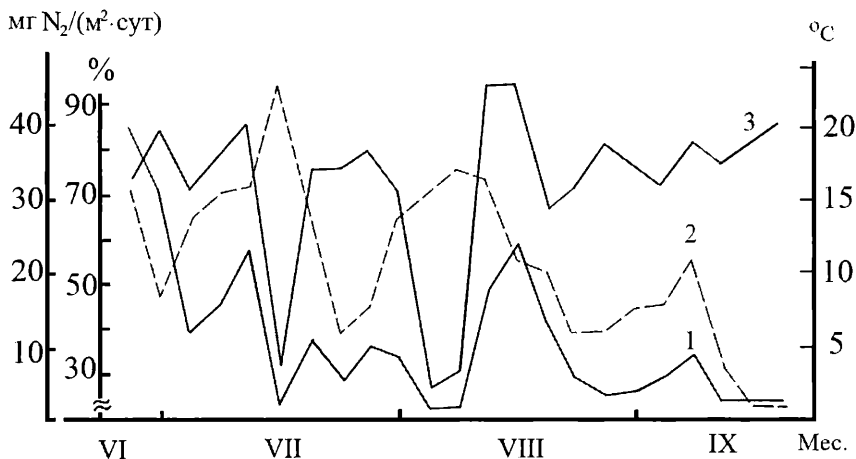
Данные, полученные в илах мелководных тундровых озер, сопоставимы с величинами азотфиксации в илах глубоководных озер средней широты (Саралов, 1979; Blauw, Tyieerd, 1988). В озерах с малой глубиной и прозрачностью создаются благоприятные световые и температурные условия для развития аэробных автотрофных азотфиксаторов, что не имеет места в глубоководных озерах. Кроме того, частое ветровое перемешивание до дна не позволяет накапливаться в илах мелких озер солям аммония (Кузнецов, 1970; Мартынова, 1988) – ингибиторам нитрогеназной активности.

Таким образом, основной экологической нишей для азотфиксирующих организмов в озерах тундры являются макрофиты. Длительность функционирования при благоприятных условиях азотфиксирующего перифитона на макрофитах составляет около 3,5 месяцев, а фитопланктона в толще воды – 2 месяца.

## Глава 3. Экология азотфиксации в тундре

### Температура и влажность

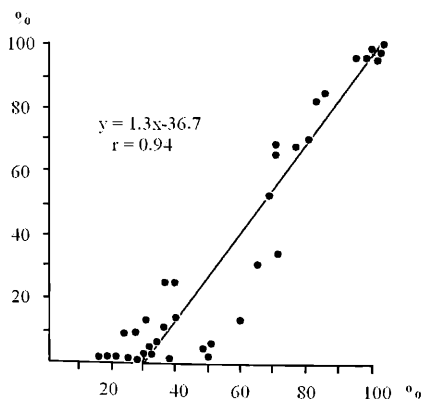
В наземных условиях решающее влияние на азотфиксацию могут оказать одновременно и температура, и влажность, поскольку в условиях тундры в течение дня они существенно варьируют. Почвенные азотфиксирующие лишайники и водоросли относятся к т. н. пойкилоксерофитным организмам, не регулирующим свой водный режим. Обезвоживание до воздушно-сухого веса является для них не патологией, а нормой реакции. При этом они переходят в состояние длительного анабиоза, а при увлажнении быстро восстанавливают свою жизнеспособность. Азотфиксация *in situ* с июня по сентябрь 1988 г. у одного и того же лишайника *P. aphthosa* в зависимости от колебания влажности и температуры, представлена на рис. 15 (ее интенсивность составляла от 2 до 40 мг  $N_2/(м^2 \cdot \text{сут})$  или 10–200 мг  $N_2/(г \cdot \text{сут})$ ).



**Рис. 15.** Интенсивность азотфиксации *P. aphthosa in situ* (1) в зависимости от температуры (2) и влажности (3). По оси ординат слева — азотфиксация (мг  $N_2/(м^2 \cdot \text{сут})$ ), влажность (%), справа — температура; по оси абсцисс — месяцы.

При температуре 15°C и выше колебания влажности лишайники и температуры воздуха находятся в противофазе, когда периоду высоких температур сопутствует сухая погода. Поэтому в указанный период трудно разграничить действие на азотфиксацию пельтигер

температуры и влажности, но все же можно заключить, что при повышенной температуре азотфиксацию лишайников лимитирует их влажность. С другой стороны, температуре около 10°C и ниже часто сопутствует дождливая погода. В этот период влажность лишайников не является лимитирующей для азотфиксации, и она определяется лишь пониженной температурой. Такие же закономерности были справедливы для лишайников, водорослевых корочек и *Nostoc commune* (рис. 10). Реакция на увлажнение зависит от особенностей популяции организмов (Crittenden, Kershaw, 1978) и экологических условий. Так у *Peltigera canina*, *P. envasians*, *P. protextata* и *P. polydactyla* максимальная азотфиксация наблюдалась при влажности таллома 95, 60, 60 и 85% соответственно (Kershaw, 1974). У *P. aphthosa* из северной Финляндии максимум азотфиксации отмечался при 200–250% (Kallio et al., 1976), а у *Stereocaulon paschale* – при более 250% насыщения таллома водой (Kallio, 1973). Полное прекращение азотфиксации у лишайников (*Peltigera malacea*) наблюдается при потере ими 70–75% воды (рис. 16). Такая же закономерность установлена нами и для азотфиксирующей колониальной водоросли *Sphaeronostoc zetterstadtii* (Костяев, 1981).



**Рис. 16.** Зависимость относительной азотфиксации лишайника *Peltigera malacea* от влажности таллома. По оси ординат – азотфиксация (% к контролю), по оси абсцисс – влажность.

Лишайники и водоросли могут длительное время сохраняться в сухом состоянии, не теряя при этом азотфиксирующей активности. Например, *Collema tuniforme* и *Peltigera rufescens* не теряли способности к азотфиксации через 30 недель хранения при постоянных ус-

ловиях влажности (Henriksson, Simu, 1971), а *Stereocaulon paschale* в высушенном состоянии над селикагелем сохранял азотфиксирующую способность в течение 75 недель (Hus-Danell, 1977).

Синезеленая водоросль *N. commune*, отобранная в Воркутинско тундре, после 7 месяцев хранения в воздушно-сухом состоянии проявила высокую фотосинтетическую и азотфиксирующую способность после ее увлажнения (Сивков, Патова, 1996).

Еще более поразительная способность к длительному выживанию выявлена у этой же водоросли, которая, пролежав в гербарии 10 лет, возобновила свою жизнедеятельность после увлажнения (Cameron, 1972). Однако наши опыты, проведенные в 1986 г., при увлажнении лишайников *Peltigera canina*, *P. aphthosa*, *P. polydactyla*, *l crumpens*, *Collema furfuraceum*, *Nephroma resupinatum*, *N. parvum*, *Solorina crocea*, *Stereocaulon paschale* из гербария Московского университета (собранные с 1823 по 1979 гг. в различных регионах России) показали, что они, включая и виды, собранные в 1979 г., не были способны фиксировать молекулярный азот.

Азотфиксирующие лишайники Хибин из pp. *Peltigera*, *Nephroma*, *Solorina*, *Stereocaulon* проявляли азотфиксирующую активность только в течение 1–3 лет после их отбора (Егоров и др., 1999).

Причина отсутствия азотфиксации у лишайников из гербарной коллекции, возможно, может заключаться не в длительности их хранения, а в несоблюдении постоянства условий хранения, главным образом, в колебании влажности. Известно, что лишайники после высушивания, а затем увлажненные, обладают повышенной протеолитической активностью, ведущей к разрушению белка (Шапиро, 1979). У большинства лишайников из гербарной коллекции после увлажнения ощущался характерный запах аммиака, что указывало, вероятно, на распад белка грибного компонента, хотя по внешнему виду лишайники после увлажнения, например, *Collema furfuraceum*, собранные в 1897 и 1975 гг., не отличались. По-видимому, высокие концентрации аммиака, образовавшиеся при деструкции белка у микобионта, и были основной причиной подавления нитрогеназной активности у азотфиксирующих фикобионтов лишайников из гербарной коллекции.

Вероятно, по этой же причине у фикобионтов происходило резкое снижение азотфиксирующей активности при температуре 25–30°C, при которой у лишайников отмечается максимальная протеолитическая активность (Шапиро, 1979).

Для длительного сохранения азотфиксирующей способности лишайники необходимо хранить при постоянной низкой влажности, а температурный фактор при этом (не выше 40°C) не имеет существенного значения.

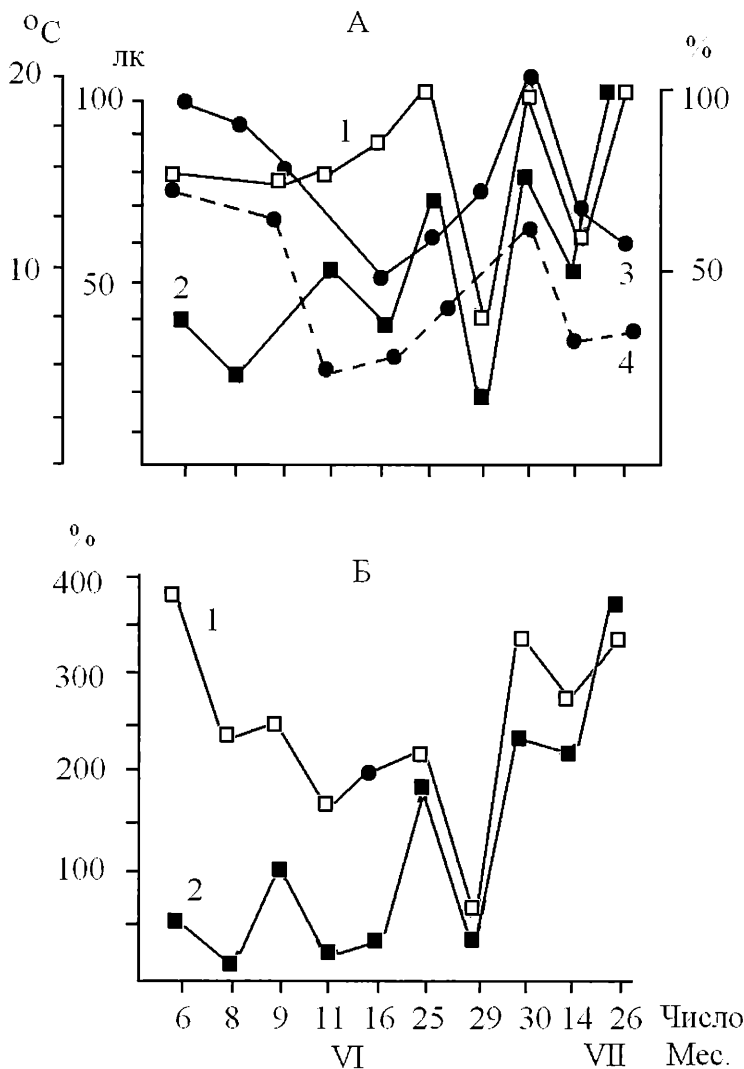
При постепенном высушивании *Peltigera canina* в течение 4 часов на свету или в темноте (интенсивность света 4000 лк; температура 22°C) и последующем увлажнении таллома через 25 дней хранения лишайника в сухом состоянии, азотфиксация в темноте наблюдалась только у лишайника, высушенного на свету. Следовательно, при медленном высушивании лишайника на свету у синезеленых водорослей образуются энергия и редуцтанты, которые длительное время сохраняются, а затем могут быть реализованы в процессе азотфиксации водорослей в темноте при увлажнении лишайника. Эти свойства лишайников (значение предварительного освещения) необходимо учитывать при последующем изучении закономерностей азотфиксации на свету или в темноте.

Лишайники очень быстро реагируют на увлажнение: азотфиксация наблюдалась уже через 10–15 минут после увлажнения сухих лишайников.

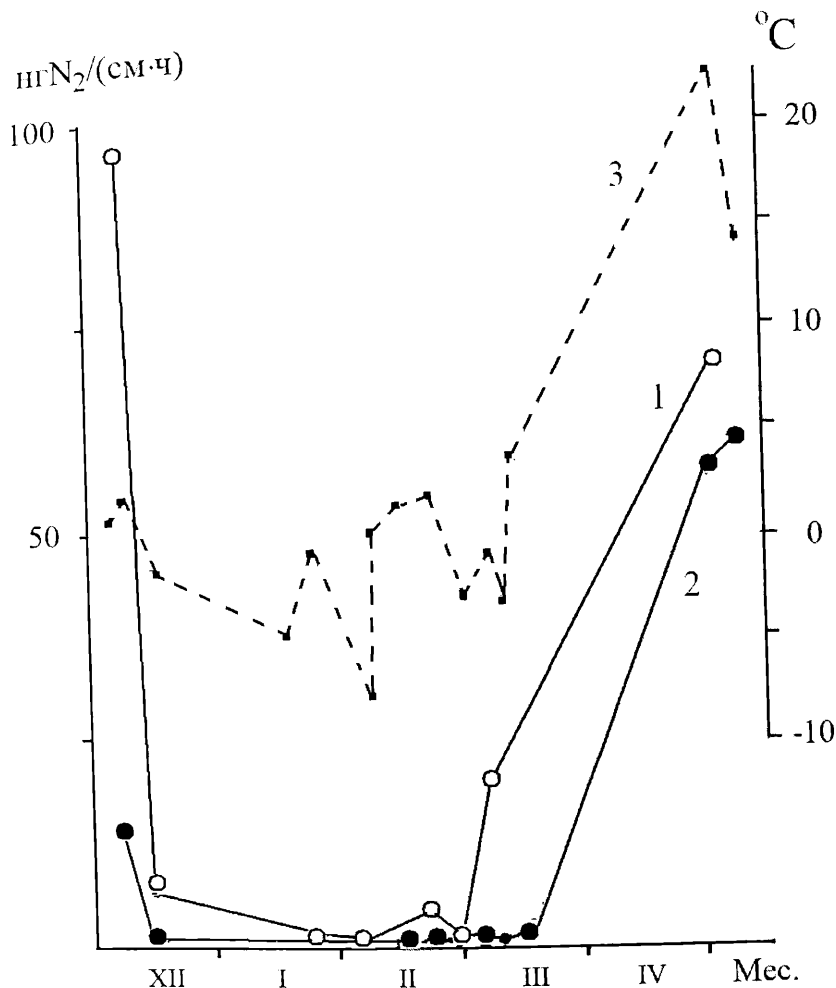
Влияние влажности в условиях *in situ* в течение лета с 6 июля по 26 августа 1987 г. исследовали у одного и того же вида лишайника *P. rufescens* в условиях постоянного увлажнения (у озера) и рядом с ним на бугре в сухих местообитаниях (рис. 17). Средняя азотфиксирующая активность увлажненного лишайника была в 2 с лишним раза выше, чем в условиях дефицита влаги – соответственно 270 и 110 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут).

Широкий ареал распространения лишайников – от южных пустынь до Антарктиды – свидетельствует о том, что они приспособились как к низким, так и высоким температурам. Однако у азотфиксирующих лишайников фермент нитрогеназа тем не менее относится к холодолабильным ферментам, т.е. ее активность, в отличие от ферментов фотосинтеза, резко падает в области температур, близких к нулю (Haustead et al., 1970). Температурный коэффициент азотфиксации свободноживущих синезеленых водорослей ( $Q_{10}$ ) высок – от 3 до 7 (Fogg, 1971). У лишайника *S. paschale* коэффициент  $Q_{10}$  варьирует в зависимости от температуры экспонирования от 1,8 до 4,3 (Crittenden, Kershaw, 1978).





**Рис. 17.** Влажность лишайника *Peltigera rufescens* (А) и интенсивность азо фиксации (Б) во влажных (1 – у озера) и сухих (2 – на бугре) местообитаниях зависимости от температуры (3) и освещенности (4). По оси ординат: А – сле: температура и освещенность, справа – влажность; Б – относительная азотфи сация. По оси абсцисс – дни наблюдения.

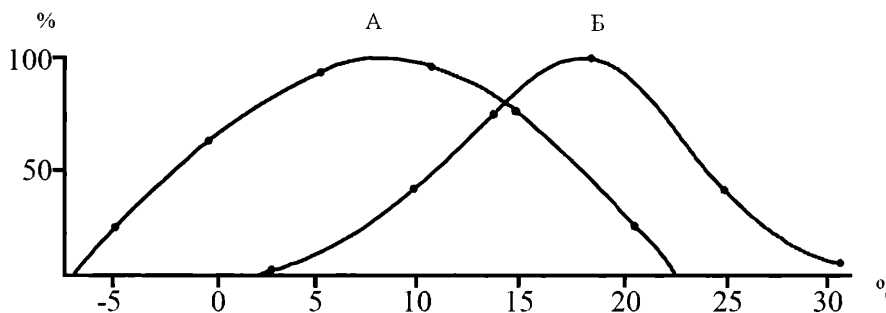


**Рис. 18.** Азотфиксация у гомеомерного лишайника *Peltigera canina* (1) и гетеромерного *P. aphthosa* (2) при низкой температуре (3) (по: Englund, Meerson, 1974). По оси ординат слева – азотфиксация, справа – температура; по оси абсцисс – месяцы.

У лишайников  $Q_{10}$  ниже, чем у свободноживущих водорослей, поскольку водоросли в составе лишайников защищены гифами гриба от влияния низких температур. По той причине лишайники в природных условиях способны фиксировать азот при температуре около или чуть ниже  $0^{\circ}\text{C}$  (Horne, 1972; Granhall, Selander, 1973) При такой тем-

пературе азотфиксация *N. commune* может составлять до 20% азотфиксации при оптимальной температуре (Davey, 1983; Lennichan, al., 1994). В значительной степени устойчивость лишайников к низким температурам зависит от их морфологического строения. Например, гомеомерный лишайник *Peltigera canina*, у которого водоросли расположены диффузно среди грибных нитей, более стоек к низким температурам, чем *P. aphthosa* (рис. 18), где синезеленые азотфиксирующие водоросли *Nostoc sp.* находятся на поверхности в специальных органах – цефалодиях.

Несмотря на способность лишайников к азотфиксации при температуре около 0°C и ниже, температурный оптимум азотфиксации у них находится в интервале 15–25°C (Kallio, 1974, 1978; Rychev, Skuins, 1974) и не зависит от географии распространения лишайников (Kallio, Kallio, 1978). Температурный оптимум азотфиксации гораздо выше, чем температурный оптимум фотосинтеза у фикобионтов, поэтому ассимиляция CO<sub>2</sub> у азотфиксирующих лишайников *Stereocaulon paschale*, *Nephroma arcticum* и *Nostoc commune* может происходить и при отрицательных температурах (Kallio, 1974; Davey, 1983) (рис. 19). Низкие температурные оптимумы фотосинтеза – адаптивное свойство тундровых растений (Замолотчиков и др., 1999



**Рис. 19.** Влияние температуры на восстановление углекислоты («чистый» фотосинтез, А) и азотфиксацию (Б) у *Nephroma arcticum* (по: Kallio, 1974). По ординат – относительный фотосинтез и азотфиксация, по оси абсцисс – температура.

Для Арктики характерно отсутствие жизненных форм высших низших растений, присущих только для этой зоны (Тихомиров, 1962). Вероятно поэтому метаболические адаптации (включая и ферменты

у растений тундры носят не качественный, а количественный характер.

Изменение в организмах концентрации ферментов относят к одному из видов температурной адаптации. В данном случае (при низкой температуре) увеличение концентрации ферментов компенсирует низкую скорость метаболизма в этих условиях (Озернюк, 2000).

Повышенная резистентность фотосинтеза арктических растений к низким температурам не связана с наличием у них каких-то особых форм холодолюбивых ферментов. Арктические растения, по-видимому, обладают повышенной стабильностью основных путей фотосинтеза и имеют большую концентрацию основного фермента фотосинтеза РБФК (Пьянков, 1991). Кроме того, особенности обмена веществ у растений Севера – преобладание углеводов (сахаров) над азотными соединениями. Накопление большого количества растворимых сахаров, являющихся криопротекторами, также понижает температурный оптимум фотосинтеза. Возможность фотосинтеза при отрицательных температурах объясняется также и тем, что влага в лишайниках находится между гифами грибного компонента и поэтому образование льда не повреждает лишайники (Тыртиков, 1983).

Следует заметить, что высокий температурный оптимум нитрогеназной активности сочетается у некоторых лишайников с низким температурным оптимумом нитратредуктазы (около 4°C) (Шапиро, 1991). Низкие температурные оптимумы фотосинтеза и нитратредуктазной активности позволяют лишайникам ассимилировать азот при низких температурах, когда азотфиксирующая активность нитрогеназы значительно снижается.

Лишайники очень быстро реагируют на изменение температуры от -4 до + 14°C. У лишайников *Peltigera aphthosa* и *Stereocaulon paschale* не установлено связи между их температурной адаптацией и нитрогеназной активностью (Шапиро, 1979).

Низкая температура, как и высушивание, способствует консервации «ассимиляционной силы», накопленной лишайниками на свету при положительной температуре. У замороженного лишайника *Peltigera canina* (в замороженном состоянии он находился 25 дней) после предварительного пребывания на свету или в темноте при положительной температуре, азотфиксация в темноте после размораживания лишайника наблюдалась только в варианте предварительно осевавших лишайников. Аналогичные закономерности были уста-

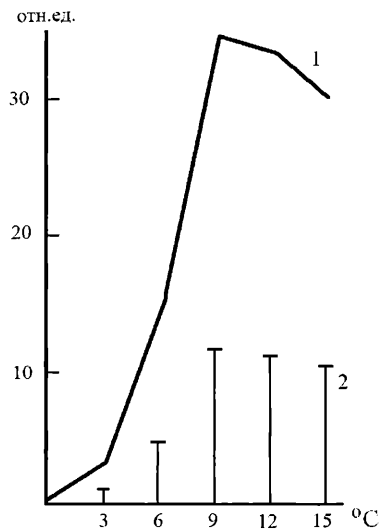
новлены нами и у свободноживущей синезеленой водоросли *Nostoc zetterstedtii* (Костяев, 1981).

В наших условиях минимальной температурой, при которой лишайники и водоросли фиксировали азот, была 0°C. При ночных заморозках в сентябре лишайники замерзали. Повышение температуры днем приводило к их частичному оттаиванию и быстрому проявлению азотфиксации. Известно, что некоторые лишайники способны связывать азот и при отрицательных температурах (Englund Meyerson, 1974). Нами этого не обнаружено. По-видимому, в вышеприведенном случае имел место «парниковый эффект» из-за освещения стеклянных опытных сосудов прямым солнечным светом.

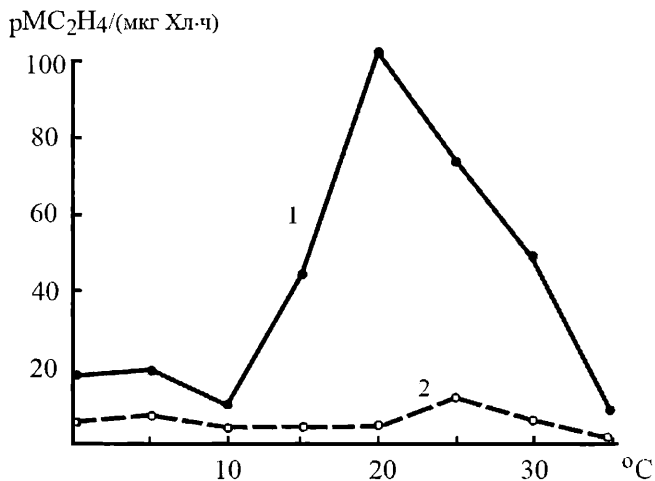
В 1988 г. в Воркутинской тундре снег выпал 20 сентября на не замерзшую землю при температуре воздуха -5°C. Из-за слабого теплообмена между атмосферой и покрытой снегом почвой (под толщей снега 5 см освещенность – 1500 люкс, а температура лишайников была 0°C при наружной температуре -5°C). В этих условиях азотфиксация пельтигеры, нефромы и стереокаулона составила 2,7–10 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут). Азотфиксация под снегом продолжается, очевидно, до тех пор, пока лишайники полностью не замерзнут.

Более подробно влияние температуры на нитрогеназную активность *Peltigera malacea* (отобрана в районе п. Борок) исследовано в лабораторных условиях при постоянном освещении 1200 лк (рис. 19). Наиболее эффективным для лишайника было возрастание температуры с 15 до 20°C, а оптимальной температурой для азотфиксации *P. malacea* является 20°C. Несомненно, температурный оптимум азотфиксации у лишайников определяется температурным оптимумом синезеленых водорослей в составе лишайников (рис. 20).

В условиях *in situ* при оптимальной влажности лишайников для их метаболизма температура самого лишайника не превышает 15°C даже если температура воздуха значительно выше (Karenlampi, 1972). Нитрогеназа у лишайников не приспособлена к низким температурам, что может быть одной из причин дефицита азота в районах с холодным климатом (Арктика, Антарктика) (Kallio et al., 1972; Hitch et al., 1974; Englund, Meyerson, 1974). У группы лишайников (*Solorina crocea* и *Nephroma arcticum*) при освещенности 20000 лк оптимум азотфиксации наблюдался при 15°C и мало зависел от увеличения освещенности с 6500 до 20000 лк (Englund, Meyerson, 1974).



**Рис. 20.** Влияние температуры на скорость азотфиксации *P. malacea* (влажность лишайника 100%, освещенность 1200 лк). По оси ординат: 1 – относительная азотфиксация, 2 – то же в расчете на 1°C. По оси абсцисс – температура.



**Рис. 21.** Влияние температуры на скорость азотфиксации *Nostoc commune* на свету (1) и в темноте (2). По оси ординат – азотфиксация, по оси абсцисс – температура.

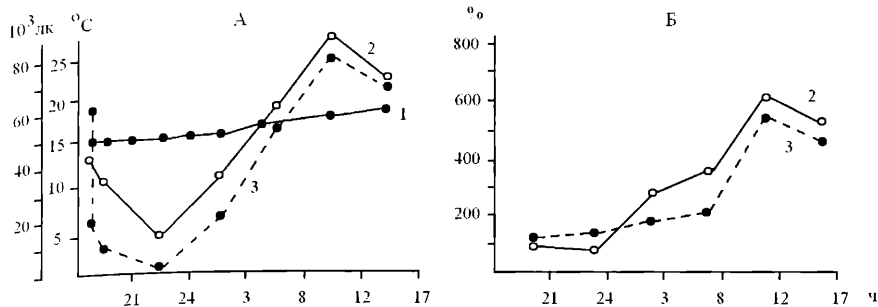
**Наземные условия.** Действию света на азотфиксацию лишайников посвящено большое количество работ. В условиях *in vitro* optimum освещения (при благоприятной влажности и температуре) для нитрогеназной активности у многих лишайников (*Nephroma arcticum*, *Stereocaulon paschale*, *Collema tenuiforme*, *Peltigera rufescens*, *R. canina* и др.) весьма близок – около 20000 лк (Henriksson, Simu, 1971; Kallio et al., 1972; Maikawa, Kershaw, 1975; Crittenden, Kershaw, 1979). Однако для некоторых из них найден более низкий порог оптимальной освещенности – от 1000 до 8500 лк (Hitch, Stewart, 1973; Rallio 1973; Englund, 1974; Mc Farlane, Kershaw, 1977).

Различная реакция на свет одних и тех же лишайников в процессе азотфиксации, по-видимому, объясняется неодинаковыми экологическими условиями (свет, температура, влажность), в которых находились лишайники перед опытами (Crittenden, Kershaw, 1979). Для азотфиксации лишайников достаточен очень низкий порог освещенности – до 100 и даже 20 лк (Kallio et al., 1972; Kallio, 1973), что имеет большое экологическое значение в высокоширотных регионах в период белых ночей. На 67° с.ш. сумма светлых суток составляет 102 дня (Григорьев, 1946). Учитывая круглосуточную освещенность в полярные дни в Арктике, некоторые авторы не включают световой фактор в расчетные модели азотфиксации (Kallio, 1976).

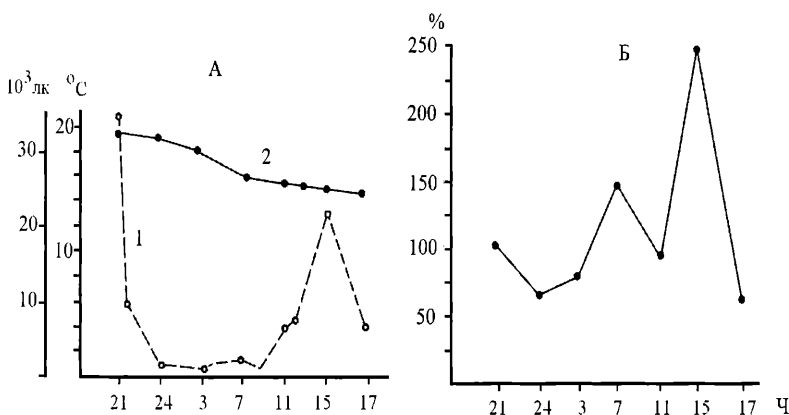
При низкой освещенности скорость азотфиксации у *Stereocaulon paschale* выше в аэробных условиях (80% Ar + 20% O<sub>2</sub>), но повышение освещенности до 6500 лк приводит к выравниванию интенсивности азотфиксации во всех газовых фазах (Kallio et al., 1972).

На рис. 22–25 представлены данные, демонстрирующие реакцию лишайников на одновременное изменение температуры и освещенности в условиях *in situ*. Эти эксперименты показали, что при оптимальной влажности лишайников азотфиксация при температуре выше 5°C все же зависит от освещенности и не зависит от нее при более низкой температуре.

При переходе от света к темноте и обратно закономерности азотфиксации у лишайников были аналогичны тем, которые наблюдались у свободноживущих синезеленых водорослей (Саралов, Костяев, 1974; Костяев, 1986; Mc Farlane et al., 1976) (рис. 26 А, Б).



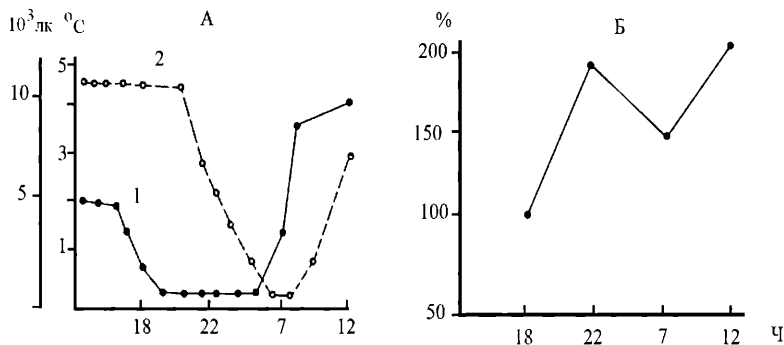
**Рис. 22.** Азотфиксация *Peltigera canina* в полярный день 26–27 июня 1988 г. в зависимости от температуры и освещенности (влажность лишайника 100%). По оси ординат: А – освещенность (1), температура почвы (2) и воды (3); Б – относительная азотфиксация при температуре почвы (2) и воды (3). По оси абсцисс – время суток.



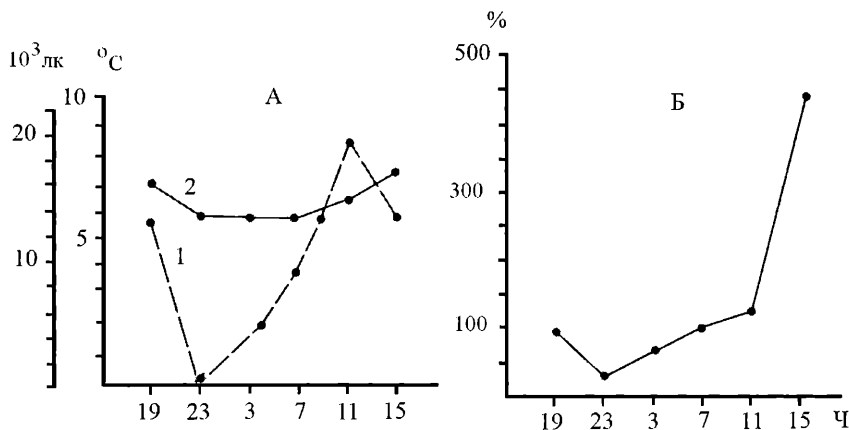
**Рис. 23.** Азотфиксация *Peltigera aphthosa* в полярный день 4–5 июля 1989 г. в зависимости от температуры и освещенности (влажность лишайника 100%). По оси ординат: А – освещенность (1), температура (2); Б – относительная азотфиксация. По оси абсцисс – время суток.

По нашим данным продолжительность азотфиксации в темноте после предварительного освещения может достигать 50% световой, а ее продолжительность определяется уровнем АТФ и восстановителей, накопленных синезелеными водорослями в составе лишайников на свету.





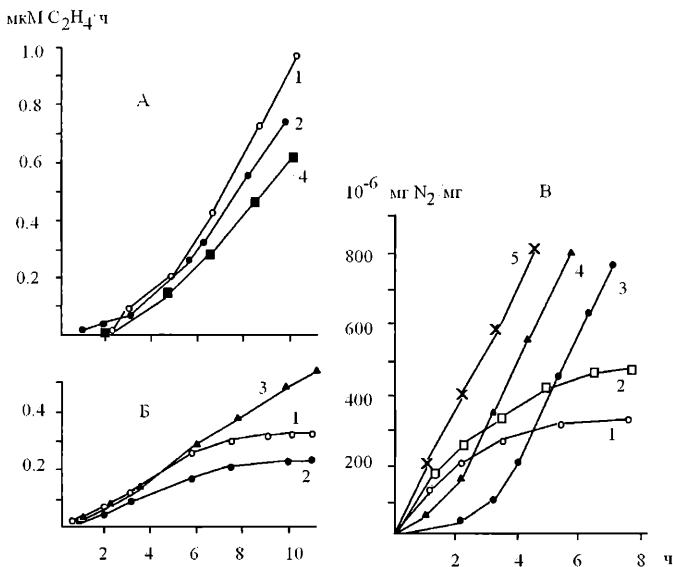
**Рис. 24.** Азотфиксация *Peltigera polydactyla* 19–20 сентября 1987 г. при низкой положительной температуре (влажность лишайника 100%). Обозначения, как на рис. 23.



**Рис. 25.** Азотфиксация *Peltigera canina* в полярный день 11–12 июля 1989 г. (влажность лишайника 100%). Обозначения, как на рис. 23.

Нами исследовано также влияние антропогенных факторов на азотфиксацию. Модельными объектами послужили напочвенная водоросль *Nostoc commune* и лишайник *Peltigera rufescens*. Установлено влияние лизиметрических вод (прошедших через слой почвы) на азотфиксацию этих видов. По отношению к контролю (атмосферные осадки) уровень их азотфиксирующей активности составил при дей-

ствии лизиметрических вод угольной дамбы шахты «Комсомольская» для *N. commune* – 72%, *P. rufescens* – 36%, а при действии лизиметрических вод с цементного завода – 154% и 98% соответственно. Налицо подавление азотфиксации под влиянием шахтных стоков и стимулирование ее под действием лизиметрических вод с цементного завода с большим содержанием кальция. Заметная азотфиксирующая активность *N. commune* в загрязненных цементной пылью фитоценозах объяснима кальциефильностью этого вида.



**Рис. 26.** Интенсивность фиксации молекулярного азота у лишайника *Stereocaulon paschale* (А, Б) и синезеленой водоросли *Hapalosiphon fontinalis* (В) при различной освещенности. По оси ординат – азотфиксация, по оси абсцисс – продолжительность экспозиции.

А – азотфиксация талломов из различных местообитаний на свету, Б – то же в темноте после предварительного освещения в течение 2 час (1–4 – обозначение местообитаний по: Huss-Danell, 1979). В: 1, 2 – азотфиксация водоросли в темноте после предварительной адаптации к свету 8 тыс. лк и 10 тыс. лк, соответственно; 3, 4 – азотфиксация на свету 10 тыс. лк (водоросли предварительно выдерживали в темноте 7 и 5 час, соответственно); 5 – то же на свету 10 тыс. лк (водоросли адаптированы к данной освещенности).

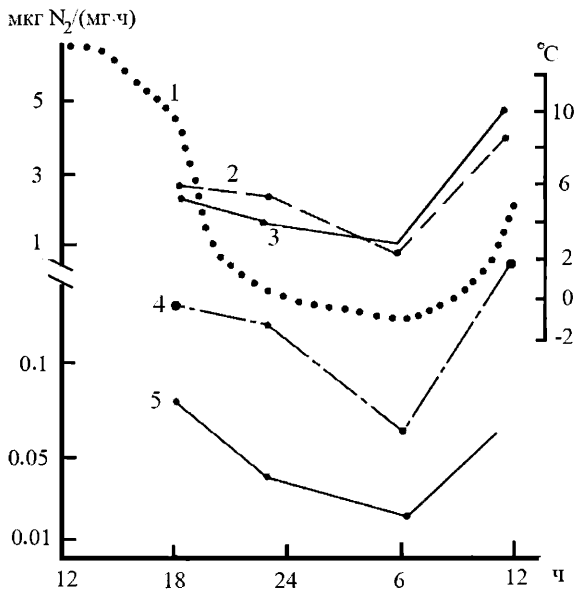
## Водная среда

В условиях водоема азотфиксирующую активность в сезонном аспекте определяет температура (см. рис. 14). Активность азотфиксирующего перифитона макрофитов резко снижается с уменьшением температуры воды в сентябре–октябре. Однако даже подо льдом при температуре 1–2°C интенсивность процесса в присутствии водного мха и ежеголовника с обильным обрастанием на них синезелеными водорослями составила 2,0–4,0 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут). В тех же условиях при массовом развитии *Anabaena cylindrica* в период интенсивного спорообразования (завершения вегетации) азотфиксация была 162 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут), а у смытых с ежеголовника азотфиксаторов – 105 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут) (в августе при температуре воды 10°C азотфиксация в смыве достигала 2800 мкг N<sub>2</sub>/(г·сут)). По-видимому, и подо льдом еще длительное время у слизистых синезеленых водорослей идет процесс связывания атмосферного азота, и он, вероятно, продолжается до тех пор, пока толща снега не будет полностью препятствовать проникновению света в водоемы. Синезеленые водоросли на прошлогодних макрофитах весной после вскрытия озер в июне сразу начинают фиксировать азот. Величины азотфиксации, полученные нами в водоемах тундры при температуре 2–5°C сходны с таковыми в водоемах Исландии при температуре 5–7°C и при 6,5°C в волжских водохранилищах при массовом развитии на макрофитах синезеленых водорослей (Костяев, 1986). В сезонном аспекте, активность синезеленых водорослей снижается с падением температуры в воде или в илу. Однако в условиях водоема при стабильных суточных температурах (в противоположность наземным условиям) нитрогеназная активность зависит лишь от изменения освещенности в течение суток.

В сентябре 1988 г. одновременно в воде и в почве при низкой температуре изучали реакцию лишайников и водорослей на изменение температуры и освещенности в течение суток.

В опыте 17 сентября изменение азотфиксации у *A. solitaria f. solitaria*, взятой из обрастания ежеголовника, зависело только от освещенности в течение суток, т.к. температура воды была постоянной (~ 5°C). Освещенность с 12 ч постепенно снижалась и к 18 ч наступала темнота; затем с 6 ч утра 18 сентября она увеличивалась, достигая максимума к 12 ч. Ход азотфиксации у *Anabaena* следовал за изменением освещенности (рис. 27). Отношение скоростей азотфиксации в 12 ч 18 сентября и в 18 ч 17 сентября, деленное на скорость азотфиксации в 6 ч (темновая азотфиксация), у водорослей составило 1,4.

Этот коэффициент можно назвать «световым», т.к. он, по нашему мнению, позволяет в определенной степени разграничить действие на азотфиксацию светового и температурного факторов (см. ниже).

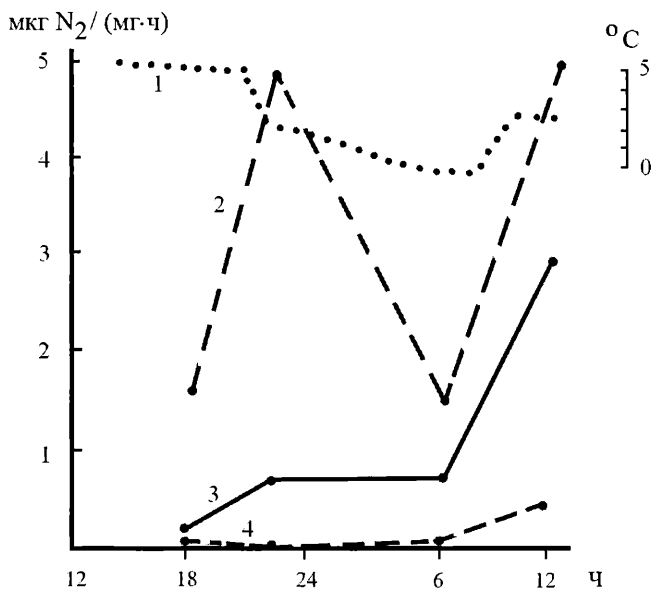


**Рис. 27.** Скорость азотфиксации у водорослей и лишайников в течение суток (опыт 17–18 сентября). 1 – температура, 2 – лишайники, 3 – водоросли из ежеголовника, 4 – *Nostoc commune*, 5 – корочка почвенных водорослей. По оси ординат слева – азотфиксация, справа – температура; по оси абсцисс – время суток.

Наземные объекты – водоросли и лишайники – испытывали влияние сразу двух факторов: изменение температуры и освещенности. Температура на почве в начале опыта в 12 ч была около 14°C, затем к 6 ч 18 сентября она упала до -1°C и к 12 ч снова повысилась до 5°C. Поэтому у почвенных водорослей и лишайников скорость азотфиксации в 6 ч была гораздо ниже, чем у *Anabaena* (рис. 26). Световой коэффициент у почвенных водорослей и лишайников повысился до 1,6, что связано с замедлением скорости азотфиксации при уменьшении температуры до -1°C.

Еще большую зависимость азотфиксации от температуры демонстрирует опыт 19–20 сентября (рис. 28). Освещенность в двух опытах была сходной. Перед опытом ночью 18 сентября резко похолодало.

лодало – температура на почве понизилась до  $-5^{\circ}\text{C}$ , а воды – до  $2^{\circ}\text{C}$ , и водоемы покрылись льдом. Почвенные водоросли и лишайники замерзали. В опыте исследовалась также *A. solitaria* f. *zinserlingii*, взятая из мелкого водоема при температуре у поверхности (подо льдом) около  $0^{\circ}\text{C}$ . Таким образом, в опыте 19 сентября водоросли и лишайники были взяты в полумороженном состоянии. В начале опыта (12–18 ч) температура на почве была  $5^{\circ}\text{C}$ , затем она снизилась в 6 ч 20 сентября до  $0^{\circ}\text{C}$ , а к 12 ч вновь повысилась до  $3^{\circ}\text{C}$ . Температура воды была постоянной – около  $1,5\text{--}2^{\circ}\text{C}$ .



**Рис. 28.** Скорость азотфиксации у водорослей и лишайников в течение суток (опыт 19–20 сентября). 1 – температура, 2 – водоросли из водоема, 3 – лишайники, 4 – *Nostoc commune*. По оси ординат: слева – азотфиксация, справа – температура; по оси абсцисс – время суток.

Вероятно, из-за того, что объекты были взяты в опыт переохлажденными, у них отсутствовала реакция на изменение освещенности до 18 ч: даже к 23 ч в темноте наблюдалось увеличение скорости азотфиксации (при положительной температуре) как следствие выхода организмов из температурного шока. Затем с 6 ч 20 сентября по мере увеличения температуры и освещенности к полудню скорость азотфиксации значительно увеличилась.

Световой коэффициент в опыте 19 сентября (см. выше) для *Anabaena* составил 3,5, а для почвенных водорослей и лишайников он возрастал до 8,0. Такой высокий коэффициент, особенно у почвенных организмов свидетельствует о более тесной зависимости азотфиксации от температуры, чем от освещенности.

Интенсивность азотфиксации в опыте 19 сентября при средней сумме температур 3°C была ниже, чем 17 сентября при средней сумме температур 6°C (рис. 28). Наиболее активным азотфиксатором во всех случаях была *Anabaena*.

Выше было указано, что некоторые авторы в наземных условиях не включают световой фактор в расчетные модели азотфиксации (Kallio, 1976), особенно в полярный день. Однако наши эксперименты в полярные дни 1988 и 1989 гг. при положительной температуре и оптимальной влажности лишайников выявили четкую зависимость азотфиксации от освещенности (рис. 21–25). При корреляционном анализе одновременного влияния в условиях *in situ* множества экологических факторов на интенсивность азотфиксации лишайников зависимость интенсивности процесса от освещенности была слабее (коэффициент корреляции около 0,22). Несколько больше азотфиксация была связана с температурой (коэффициент корреляции 0,24 и 0,39). Но определяющим фактором была влажность (коэффициенты корреляции 0,8 и 0,4). Несмотря на относительно слабое влияние на азотфиксацию света и температуры, взятых в отдельности, эти факторы, включая и влажность лишайников, в условиях *in situ* суммарно оказывают существенное влияние на связывание азота. Об этом свидетельствуют высокие значения множественных коэффициентов корреляции: 0,93 (1987 г.) и 0,80 (1988 г.). На основе полученных данных нами рассчитаны уравнения зависимости азотфиксации лишайников ( $N$ ) от влажности ( $W$ ), температуры ( $T$ ) и освещенности ( $Q$ ) по данным 1987 и 1988 гг. (уравнения 1 и 2, соответственно):

$$N = 30 \cdot W + 7 \cdot Q \cdot T - 0,5 \cdot Q \quad (1)$$

$$N = 0,5 \cdot W + 0,2 \cdot Q + 0,65 \cdot T \quad (2)$$

По этим формулам на основе измерения влажности, освещенности и температуры можно рассчитывать интенсивность азотфиксации лишайников. В 1987 г. удовлетворительные результаты расчетов получены в 87%, а в 1988 г. – в 64% случаев.

## Глава 4. Значение биологической азотфиксации в экосистемах Большеземельской тундры

### Почва

В фитоценозах Большеземельской тундры на фоне физиологического дефицита минерального азота в почвах существует своеобразный N–K–Ca-путь накопления организмами питательных элементов. При этом интенсивность накопления связанного азота в значительной степени определяется способностью или неспособностью организмов к азотфиксации, а также характером связи растений с моховой подстилкой, которая служит своеобразным аккумулятором азота (Грунина, Гецен, 1984).

В южной подзоне тундры биологический круговорот в системе почва–растения, по существу, ограничивается моховой подстилкой, а его емкость определяется запасом в ней питательных веществ (в том числе и азотом), которые, с одной стороны, высвобождаются в результате медленной минерализации растительных остатков, а с другой, как было показано выше, за счет обогащения азотом, выделяемым азотфиксирующими организмами в процессе метаболизма. Элементы питания «перехватываются» корнями кустарничков. Цветковые растения накапливают общий азот в зависимости от степени связи их с моховой подстилкой. Поэтому большое количество азота аккумулируют кустарники, корни которых располагаются в глубине моховой подстилки (*Betula nana*, *Salix glauca*) – до 1,98% (1,49–1,98%). У кустарничков, корни которых расположены в голой почве, накопление общего азота меньше – 0,9–1,5%. Злаковые аккумулируют примерно то же количество азота, что и кустарники, но в 2–2,5 раза ниже, чем бобовые. Последние, наряду с азотфиксирующими лишайниками, накапливали наибольшее количество общего азота с максимальным количеством его у *P. rufescens* и *P. canina*. Характерно, что у лишайников степень накопления общего азота коррелирует с интенсивностью у них азотфиксации (табл. 11, 12).

Лишайники, не способные к азотфиксации (*Cetraria*, *Cladina*), накапливали в среднем не более 0,60% азота, что примерно в 6 раз меньше, чем у *Peltigera canina* (табл. 11). Степень накопления общего азота лишайниками коррелировала с их азотфиксирующей активностью (табл. 12).

**Таблица 11.** Содержание различных форм азота в лишайниках и растениях (% воздушно-сухого вещества) (по: Овсова, Грунина, 1993 г. с дополнениями).

Вид	Форма азота			
	Общий	Белковый	Небелковый	Нитратный
<b>Лишайники</b>				
<i>Cetraria nivalis</i>	0,58	0,46	0,11	0,005
<i>Cladina rangiferina</i>	0,62	0,51	0,11	0,006
<i>Stereocaulon paschale</i>	1,32	1,13	0,19	0,005
<i>Nephroma arcticum</i>	2,00	1,65	0,32	0,01
<i>Peltigera aphthosa</i>	2,66	2,27	0,38	0,015
<i>Peltigera canina</i>	3,37	2,86	0,50	0,01
<i>Peltigera rufescens</i>	3,80	3,20	0,60	0,013
<b>Бобовые</b>				
<i>Astragalus subpolaris</i>	5,0	–	–	0,03
<i>Hedysarum arcticum</i>	4,6	–	–	0,02
<i>Trifolium lupinaster</i>	4,0	–	–	0,04
Водный мох	1,45	1,25	0,19	0
Водные мхи с азот- фиксирующими нос- токами*	1,5–2,3	–	–	–
Зеленые мхи	0,97	0,82	0,15	0,011
Моховая подстилка	0,90	0,76	0,14	0
<i>Nostoc commune</i> *	2,6–4,0	–	–	–

\* по: Патова и др., 2000.

Другие авторы по содержанию в лишайниках общего азота приводят довольно близкие величины: *Peltigera canina* – 4,05%; *P. aphthosa* – 2,46%; *Stereocaulon paschale* – 0,96% (Crittenden, 1975, 1989). Очень близкие значения и по содержанию общего азота, и по степени азотфиксации были установлены у лишайников *P. canina*, *P. aphthosa* и *S. alpinum* с о. Исландия (Crittenden, 1975).

Большая часть азота у исследованных организмов накапливалась в белковой фракции, при этом у азотфиксирующих лишайников содержание протеина и аминокислот на единицу сухого вещества было почти в 5 раз выше, чем у неазотфиксирующих видов (табл. 11).

Основные пути накопления азота у организмов, неспособных и способных к азотфиксации, были различны: у злаков и не азотфиксирующих лишайников – исключительно за счет нитратредуктузной активности (НРА), а у бобовых, азотфиксирующих лишайников и сине-зеленых водорослей, в основном, за счет функционирования нитроге-



назы (НГ) и в определенной степени – нитратредуктазной (НР) активности.

**Таблица 12.** Эффективность накопления азота различными почвенными организмами.

Вид	Накоплено азота, мкг N <sub>2</sub> /(г·сут)	Фиксировано азота, мкг N <sub>2</sub> /(г·сут)	Фиксировано Накоплено (%)
Злаки*			
<i>Alopecurus protensis</i>	175	0,5	0,3
<i>Poa pratensis</i>	52,5	0,1	0,2
Бобовые*			
<i>Trofolium lupinastrum</i>	183	75,0	41,0
<i>Astragalus subpolaris</i>	304	175	57,6
<i>Hedysarum arcticum</i>	270	234	86,0
Лишайники			
<i>Nephroma arcticum</i>	2,0%**	24,5	12,5
<i>Stereocaulon paschale</i>	1,32	26,0	20,0
<i>Leptogium saturninum</i>	–	102	–
<i>Peltigera scabrosa</i>	3,0	105,0	35,5
<i>P. aphthosa</i>	2,66	93,0	36,0
<i>P. canina</i>	3,80	145	38,1
<i>P. rufescens</i>	3,8	138	46,0
<i>P. leucophlebia</i>	3,0	144	48,0
<i>P. malacea</i>	3,0	240	80,0
<i>P. spuria</i>	3,0	250	83,0
Синезеленые водоросли			
<i>Nostoc commune</i>	4,0	350,0	87,5

\* по: Экологические основы..., 1991; \*\* % сухого веса растений.

Несмотря на то, что у неазотфиксирующих лишайников нитратный пул был в несколько раз выше, чем у азотфиксирующих видов, активность НРА в обоих случаях была очень низкой (0,01–0,02 мкМ NO<sub>2</sub>/(г сырого веса · ч), что свидетельствует о дефиците азота в почвах (Экологические основы..., 1991; Овсова, Грунина, 1993).

У азотфиксирующих лишайников: *Peltigera canina*, *P. aphthosa*, *P. malacea*, *Nephroma arcticum*, *Solorina crocea*, *Stereocaulon vesuvianum*, *Lobaria pulmonaria* также выявлена низкая НРА, которая индуцировалась наличием минерального азота в среде (Шапино, 1983).

На единицу сухой биомассы злаки, как правило, накапливали больше нитратного азота по сравнению с бобовыми (Грунина и др.,

1989). Однако, если сравнить у растений их удельную НРА (количество накопленных нитратов на единицу активности фермента), то является явное преимущество бобовых: эта активность у них была в среднем в 3 раза выше, чем у злаков.

О более эффективном механизме азотного метаболизма у диазотрофных растений свидетельствует и то, что злаковые луга, удобряемые солями азота, по выходу сырого белка не превосходили неудобряемые пойменные луговины с преобладанием бобовых растений (Экологические основы..., 1991).

В лишайниках с азотфиксирующими фотобионтами активизируются все процессы азотного метаболизма, а его ферменты здесь, как правило, конституитивны в отличие от неазотфиксирующих лишайников, в которых они индуцируются соответствующим субстратом (Шапиро, 1991).

Сходные закономерности были установлены и для бобовых растений: во время их высокой азотфиксирующей активности в бактероидах активируются многие окислительно-восстановительные ферменты и процессы (Романов и др., 1976). Это объясняется тем, что ферменты НР и НГ имеют ряд сопряженных реакций, а НР использует цепь переноса электронов к НГ и эта цепь у обоих ферментов по составу компонентов весьма близка или даже идентична (Львов и др., 1980).

При сравнительно низкой концентрации в среде азота восстановление нитратов и азотфиксация может протекать параллельно и с достаточно высокой скоростью. При повышенных дозах нитратного азота азотфиксация выключается (Львов и др., 1980).

Следует подчеркнуть, что как нитратредуктаза так и нитрогеназа тундровых растений приспособлены к экологическим условиям тундры, о чем свидетельствует тот факт, что у заносных бобовых активность НР и НГ была гораздо ниже, чем у местных бобовых (Экологические основы..., 1991).

**Отсюда следует важный вывод о том, что азотфиксирующие организмы в условиях тундры обладают более эффективным и совершенным механизмом азотного метаболизма по сравнению с организмами, не способными к усвоению атмосферного азота.**

За счет азотфиксации потребность в азоте удовлетворяется в неодинаковой степени: в наименьшей у злаков (не более 0,3%) за счет ассоциативной фиксации азота, а в наибольшей – у синезеленых водорослей (до 87%); у лишайников эта эффективность варьировала в

пределе 41–86% (табл. 12). У бобовых Хибинской тундры (Кольский полуостров) потребность в азоте за счет азотфиксации удовлетворялась на 70–90% (Егоров, Плотникова, 2000).

По способности к восстановлению атмосферного азота среди изученных в Большеземельской тундре организмов (а изучены, практически, все потенциальные автотрофные и гетеротрофные азотфиксаторы) интенсивность процесса во всех экотопах определяет автотрофный компонент – свободноживущие или симбиотирующие в лишайниках синезеленые водоросли. Это хорошо видно при сопоставлении величин удельной азотфиксации (на 1 г сухого веса) (табл. 13).

**Таблица 13.** Скорость азотфиксации водными и почвенными организмами в Большеземельской тундре в 1987–1989 гг.

Экотопы и организмы	Фиксировано азота, мкг N <sub>2</sub> /(г·сут)
Водные условия	
Водоросли в толще воды	1,0 / л
Макрофиты (осока, нардосмия, сабельник, хвощ)	2,5
Ежеголовник	<u>0,6</u> 30,0
Водные мхи	<u>1,0</u> 24,6
Наземные условия	
Минеральный горизонт без синезеленых водорослей (гетеротрофная азотфиксация)	0,06
Поверхностные разрастания водорослей на пятнах	2,9
<i>Nostoc commune</i>	350
Ассоциативная азотфиксация у злаков	0,20
Симбиотическая азотфиксация у бобовых	75–234
Лишайники (11 видов)	25,0–250

*Примечание.* Над чертой – азотфиксация у растений со слабым, под чертой – с интенсивным развитием водорослей.

Гетеротрофная азотфиксация в почве без синезеленых водорослей, включая сюда и ассоциативную азотфиксацию у злаков, во всех исследованных экотопах не играет существенной роли ни для экосистем, ни для самих организмов. Среди почвенных организмов наибольшей активностью обладал *Nostoc commune*. Скорость азотфиксации у этого чрезвычайно характерного для тундры вида была в несколько раз выше, чем у лишайников (табл. 13).

Для оценки реального вклада изученных организмов в пул азота в наземные и водные экосистемы Большеземельской тундры с учетом проективного покрытия отдельных азотфиксирующих организмов мы исходили из данных представленных в таблице 14. С учетом этих данных общая биологическая азотфиксация в почвах Большеземельской тундры составит не менее 7 кг N<sub>2</sub>/га за сезон.

**Таблица 14.** Площади, занимаемые сообществами различных организмов в тундре.

Организмы	Площадь покрытия, %	Литературный источник
Злаковые и бобовые	2,0	Экологические основы..., 1991
Водорослевые корки (пятна)	15,0	Арчегова, 1972
Ностоковые и стигонемовые водоросли	0,10	Собственные данные
Моховая дернина	60,0	Шамурин, 1970
Мхи с интенсивным обрастанием синезелеными водорослями	10,0	Собственные данные
Азотфиксирующие лишайники	10,0	Собственные данные

### Водоемы

Как было показано выше, основными азотфиксирующими нишами в озерах являются вегетирующие и отмершие макрофиты. За все периоды исследований мы не отмечали «цветения» воды синезелеными водорослями, хотя такое явление в тундровых озерах имеет место (Покровская, 1967; Гецен, 1985). При наличии «цветения» озер азотфиксаторами существенно возрастает их вклад в пул азота водоема, при этом длительность благоприятного функционирования азотфиксирующей ниши в толще воды не превышает двух месяцев. Макрофитная азотфиксирующая ниша, если озера не промерзают до дна, может, по-видимому, функционировать круглый год.

При расчете интенсивности процесса азотфиксации в озерах мы исходили из их средней глубины 2 м. С учетом интенсивности восстановления атмосферного азота в толще воды, иле и в присутствии макрофитов при слабом развитии в толще воды азотфиксирующих водорослей (при отсутствии «цветения») поступает 7,0 кг, а при интенсивном развитии («цветении») – около 20,0 кг N<sub>2</sub>/га за сезон. При умеренной оценке суммарный вклад азотфиксации в пул азота воды и почвы может быть около 10–12 кг N<sub>2</sub>/га за сезон.

Эту величину азотфиксации для почвы и водоемов тундры мы считаем минимальной, т.к. исследованы не все азотфиксирующие организмы (печеночник, другие лишайники) и не учтено в полной мере их количество, распространение и занимаемая ими площадь). В условиях тундры поступление азота с осадками в среднем составляет около 1 кг  $N_2$ /га за год (Christie, 1987).

Таким образом, биологическая азотфиксация является основным поставщиком в пул азота наземных и водных экосистемах тундры.

### **Дальнейшая трансформация фиксированного диазототрофными организмами азота**

Существует несколько путей использования фиксированного азота.

1. Имеются примеры непосредственного усвоения фиксированного водорослями или бактериями атмосферного азота, когда они находятся в тесных или симбиотических взаимоотношениях с другими неазотфиксирующими организмами (лишайники, саговники, печеночники, листостебельные мхи, папоротники) (Watanabe, Yamamoto, 1971; Granhall, Selander, 1973).

Жизнеспособные лишайники могут выделять во внешнюю среду экстрацеллюлярные азотные компоненты, схожие с выделениями свободноживущими водорослями. Наиболее интенсивно этот процесс происходит у азотфиксирующих лишайников. Например, у азотфиксирующего лишайника *S. paschale* в период дождей выделялось в 6,5 раз больше азота, чем у нефиксирующего лишайника *Cladonia stellaris*. При этом установлена положительная корреляция между экскрецией азотистых веществ и интенсивностью азотфиксации лишайников. В условиях субарктики выщелачивание азота у *S. paschale* за сезон составляет более 150 мг  $N_2$ /м<sup>2</sup> (Crittenden, 1981, 1983, 1989).

В пойме р. Воркуты на участках с бобовыми (клевер) и злаками (мятлик) в почве содержание гумуса, легкогидролизуемого азота и обменного кальция было в 1,5 раза выше в почвах под бобовыми, чем под злаками (Экологические основы..., 1991).

В мхах, ассоциированных с азотфиксирующими лишайниками (*Lobaria pulmonaria*, *P. aphthosa*, *N. arcticum*), количество общего азота было в 2 раза больше, чем у рядом вегетирующих мхов без лишайников (Crittenden, 1981). Экстрацеллюлярный азот лишайников также используют сосудистые растения.

Для озер Большеземельской тундры при низком содержании в воде и почве соединений минерального азота, обнаружено его высокое содержание в водных макрофитах в пределах 0,8–2,25 % и с максимальным значением у водных мхов, которые наиболее интенсивно обрастают азотфиксирующими водорослями. Показательно, что и высшие наземные растения по берегам исследованных озер, в местах массового скопления азотфиксирующих водорослей и вблизи водорослевых пятен на участках мохово-кустарниковой тундры имели также повышенное содержание общего азота – 1,2–2%, и опять же – с максимальным значением у наземных мхов, ассоциированных с водорослями.

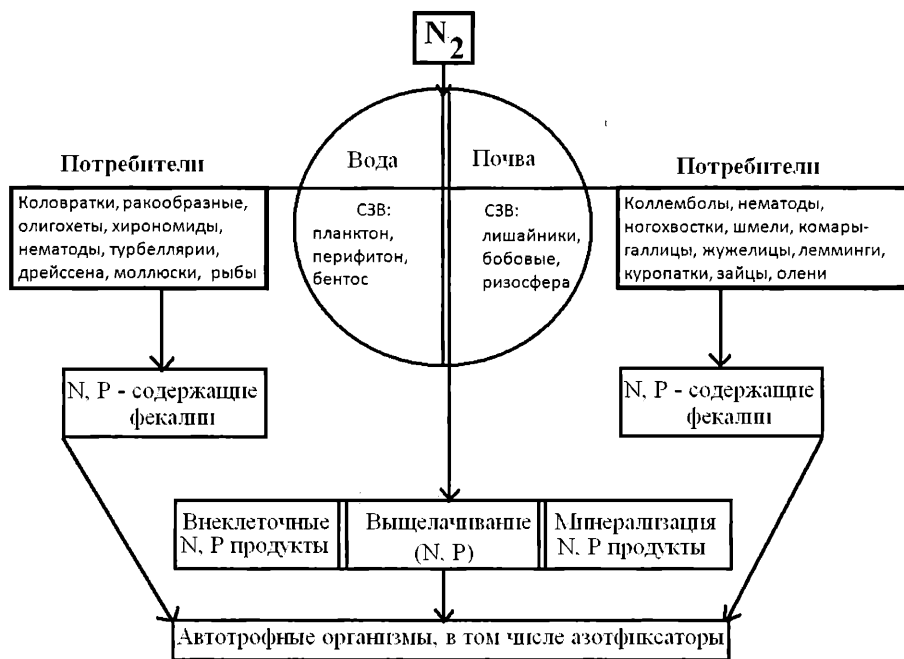
Некоторые азотфиксирующие лишайники, например *S. paschale*, образуют обильную микоризу, ассоциированную с лишайником и растениями. Эта эндофитная микориза служит своеобразным каналом поступления к кустарникам фиксированного лишайником азота (Stribley, Read, 1980). Знаменательно, что неазотфиксирующие лишайники (*Cladonia stellaria* и *Cl. rangiferina*) подавляют образование эндофитной микоризы (Brown, Mikola, 1974; Fisher, 1979).

2. Помимо указанной естественной экскреции соединений азота синезелеными водорослями и лишайниками (выщелачивания) имеет место абиотическое выщелачивание при периодическом замораживании – оттаивании растений, закончивших вегетацию в осенне-зимний и зимне-весенний периоды. Суммарные потери компонентов при абиотическом выщелачивании могут составлять от 50 до 90% всей органической массы. При этом эффективность выщелачивания минеральных элементов снижается в ряду:  $N > P > Mn > Mg > K$  (Богатырев, 1989). Деструкция органических веществ при промораживании и оттаивании частично компенсирует слабую бактериальную минерализацию.

Фиксированный азот может быть доступен для других организмов после микробиологической минерализации отмерших азотфиксаторов, тогда эффективность его усвоения может достигнуть 40% (Панкратова, 1973). Интенсивность процесса бактериальной минерализации отмерших лишайников идет с разной скоростью, а потеря их массы за 3 года может составить от 45 до 75% (Паринкина и др., 1998). По скорости потери биомассы растительного опада различные растения располагаются в следующий ряд: бобовые > осоки > злаки > листья кустарников. При этом наблюдается отрицательная корреляция между отношением C:N и скоростью потери массы опада. За год

потеря массы у бобовых (*Astragalus subpolaris*) может составлять до 54% (Паринкина, 1989). Минерализация почвенных водорослей идет с большей скоростью, чем растительных остатков и, вероятно, лишайников. Биомасса синезеленых в глубине почвы превращается в детрит уже через 2,5 месяца (Панкратова, 1987).

3. Азотфиксирующие организмы в тундровых условиях являются началом трофических цепей, когда они поедаются различными беспозвоночными и позвоночными животными (рис. 29). Например, в арктических тундрах о. Шпицберген беспозвоночные животные составляют до 97% всей зоомассы, из них 60% – растительноядные формы, поедающие водоросли (Злотин и др., 1989).



**Рис. 29.** Схема метаболизма фиксированного азота в водных и наземных экосистемах тундры.

Водоросли (зеленые, синезеленые и др.) и потребляющие их животные (микрофитофаги) играют громадную роль в жизни тундры (Чернов, 1980). В итоге в тундровых условиях утилизируется до 87% всей первичной продукции (Тишков, 1989).

В наземных условиях тундры трофическую цепь замыкают позвоночные животные: олени, лоси, зайцы, лемминги и др., потребляющие лишайники и растения, в т.ч. бобовые (астрагал, копеечник, остролодка, донник белый, чина). В пик численности леммингов, который повторяется примерно раз в 4 года, они объедают под корень всю окружающую растительность. В тундре лемминги, будучи травоядными, служат основной пищей всех хищных животных и даже некоторых рыб (Чернов, 1980).

Несмотря на то, что в Арктике бобовые не занимают больших площадей, трудно переоценить их значение как поставщиков белкового корма (табл. 15).

**Таблица 15.** Содержание белка и протеина, % абсолютно сухого веса (по: Кормовая характеристика..., 1964).

Вид	Белок	Протеин
Ягель ( <i>Cladonia</i> , <i>Cetraria</i> )	2,5	3,5
<i>Stereocaulon paschale</i>	6–7	7–10
Бобовые	20	27

Животные Арктики охотно потребляют и различные лишайники, особенно т.н. ягель – лишайники, не фиксирующие азот: *Cladonia rangiferina*, *Cladonia mitis*, *C. sylvatica*, *C. alpestris*, а также используют лишайники из родов. *Lobaria*, *Nephroma*, *Peltigera*, *Stereocaulon*, *Leptogium*, фиксирующие молекулярный азот.

Несмотря на то, что основным кормом северных оленей служит ягель, азотфиксирующие лишайники также, как и бобовые, являются богатым источником белка и протеина (табл. 15). На третьем месте по поедаемости стоит группа азотфиксирующих лишайников из рода *Stereocaulon* (*S. paschale*, *S. tomentosum*, *S. alpinum*), доля которых в корме оленей составляет до 10% (Андреев, 1954). Благодаря самому высокому содержанию в них белковой фракции среди других не азотфиксирующих лишайников, эта группа лишайников считается для оленей лучшим нажировочным кормом.

В мелководных тундровых озерах, вследствие прогреваемости их до дна, уровень трофии достаточно высок (Покровская, 1967) и, несмотря на то, что безледный период в Большеземельской тундре на месяц короче, чем, например, в Мурманской области, в них производится водорослями практически одинаковое количество органического вещества.



По продукции зоопланктона тундровые озера также незначительно уступают водоемам средней полосы, и, как правило, продукция «мирного» зоопланктона превышает продукцию хищников (Вехов, 1978), а хищный зоопланктон может потреблять также и фитопланктон.

Основу зообентоса тундровых озер составляют хирономиды, олигохеты, моллюски и нематоды, потребляющие различные водоросли, включая и нитчатые азотфиксирующие виды. Продукция «мирного» бентоса в несколько раз превышает рацион хищных видов. В количественном отношении зообентос, например, оз. Харбей не уступает таковому в мезотрофных озерах средне-европейской части России (Барановская, 1976).

Для тундровых олиготрофных озер характерны повышенные величины потребленной первичной продукции (до 40% в сутки) зоопланктоном по сравнению с эвтрофными озерами умеренных широт (около 8%) (Никулина, 1977).

Закрывают трофическую цепь в тундровых озерах рыбы (планктофаги и бентофаги, потребляющие зоопланктон и зообентос), низшие ракообразные, хирономиды, моллюски и др. (рис. 29).

Таким образом, благодаря взаимодействию в трофических цепях азотфиксирующих организмов с беспозвоночными и позвоночными животными, атмосферный азот в водных и наземных экосистемах тундры практически непрерывно и мгновенно используется неазотфиксирующими автотрофными и гетеротрофными потребителями, что, в значительной степени, определяет устойчивость и продуктивность водных и наземных экосистем в Арктике.

## Заключение

Характерной особенностью тундры является недоступность для организмов в воде и почве минерального азота, что в значительной степени ограничивает продуктивность высокоширотных экосистем. Экосистемы высоких широт реагируют на физиологический дефицит азота увеличением разнообразия и обилия азотфиксирующих организмов – свободноживущих и симбиотрующих в составе лишайников синезеленых водорослей. Впервые в России в водных и наземных экосистемах Большеземельской тундры в условиях *in situ* с учетом колебаний температуры, влажности и освещения были изучены основные потенциальные организмы, восстанавливающие атмосферный азот: гетеротрофные бактерии, ассоциативные бактерии в ризосфере злаков, синезеленые водоросли, лишайники и бобовые растения.

В озерах тундры азотфиксирующие виды составляют около 45% всех синезеленых водорослей. В планктоне озер они, в основном, представлены родом *Anabaena*. В толще воды первой азотфиксирующей нишей является фитопланктон, состоящий, в основном, из гетероцистных водорослей.

В мелководных тундровых озерах олиготрофного типа, с прозрачностью до дна, в толще воды из-за дефицита фосфора планктонные синезеленые водоросли малочисленны, что и определяет здесь слабую азотфиксацию – не более 1 мкг N<sub>2</sub>/(л·сут).

Биологическая азотфиксация в быстротекущих реках тундры не обнаружена. Препятствием для развития азотфиксирующих цианей в этих условиях, вероятно, является неблагоприятный гидродинамический фактор.

Второй экологической нишей локализации эпифитных и эндифитных азотфиксирующих водорослей служат макрофиты, которые интенсивно обрастают водорослями, в основном, из родов *Nostoc* и *Anabaena*. Азотфиксация перифитона на макрофитах продолжается при низких температурах воды (0–1°C) и после ледостава до тех пор, пока снежный покров не достигнет толщины, препятствующей проникновению света.

Третьей нишей локализации азотфиксирующих организмов служат отмершие в конце вегетации макрофиты. Азотфиксация на них начинается сразу после вскрытия озер, когда молодые макрофиты только начинали вегетировать и азотфиксирующие виды на них отсутствовали.

Четвертой экологической азотфиксирующей нишей служат донные отложения (эпипелон). Характерной особенностью эпипелона тундровых озер является интенсивное развитие ностоковых водорослей. Длительность функционирования азотфиксирующего перифитона на макрофитах – около 3,5 месяцев, а фитопланктона в толще воды – 2 месяца.

В почвах Большеземельской тундры азотфиксирующие виды составляют около 35% суммарной численности синезеленых водорослей. В почвах тундры основная роль азотфиксации принадлежит ностоко-стигонемовому ценозу с преимущественным развитием здесь *Nostoc commune*. Этот ценоз, наряду с азотфиксирующими лишайниками (11 видов), представляет собой первую азотфиксирующую нишу на почве. Азотфиксирующие водоросли концентрируются лишь в верхнем органическом горизонте, а в нижележащем минеральном горизонте они, как правило, отсутствуют. Большая роль принадлежит азотфиксирующим лишайникам из рр. *Peltigera*, *Nephroma*, *Stereocaulon*. Второй экологической нишей поселения азотфиксаторов являются почвенные сфагновые и зеленые мхи, которые обильно обрастают, в основном, видами рода *Nostoc* (*N. punctiforme*, *N. microscopicum*). Третью азотфиксирующую нишу образуют бобовые, злаки и другие растения.

Мы отчетливо сознаем, что, несмотря на обширный материал, полученный нами, он неполон, т.к не исследованы многие азотфиксирующие объекты: синезеленые водоросли, лишайники, печеночники и др, которые, несомненно, вносят свой вклад в пул азота тундры. Несмотря на это, полученный материал достаточен и, позволяет нам определенно утверждать следующее:

**1. В тундровых экосистемах среди всех потенциальных организмов-азотфиксаторов (гетеротрофные бактерии, бобовые, ассоциативная микрофлора небобовых растений) наибольший вклад в биологическую азотфиксацию вносят свободноживущие и симбиотирующие в лишайниках синезеленые водоросли.**

**2. Биологическая азотфиксация в тундре является основным источником поступления в азотный пул воды и почвы.**

**3. Суммарная азотфиксация в тундре в зависимости от степени развития диазотрофов составляет 10–20 кг N<sub>2</sub>/га за сезон.**

## Список литературы

- Абрамова Л.И., Толпышева Т.Ю., Зуева Ю.И. О совместном произрастании мхов и лишайников сем. *Peltigera* на Севере Карелии // Современ. пробл. микологии, альгологии и фитопатологии. Сб. тр. междунар. конф., посвящ. 80-летию кафедры микологии и альгологии МГУ и 90-летию со дня рожд. М. В. Горленко. М. 1998. С. 364–365.
- Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 141 с.
- Александрова В.Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука, 1983. 141 с.
- Андреев В.Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 72–85.
- Арчегова И.Б. Особенности гумусообразования в почвах Воркутинской тундры. Сыктывкар. 1972. 60 с.
- Арчегова И.Б. Некоторые особенности почв восточно-европейской тундры по лизиметрическим данным // Почвоведение. 1982. № 8. С. 15–25.
- Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.: Наука, 1978. 192 с.
- Барановская В.К. Зоопланктон Харбейских озер Большеземельской тундры. Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1976. С. 90–101.
- Богатырев Л.Г. О влиянии процессов промораживания-оттаивания на выщелачивание элементов из растительного опада // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах. Воркута. 1989. С. 156–157.
- Боговер А.Л., Баландин С.А., Прокудин А.А. Арктика – мой дом. М.: Северные просторы. 2001. 183 с.
- Вехов Н.В. Продукция зоопланктона тундровых озер // Зоол. журн. 1978. Т. 57, № 3. С. 375–384.
- Власова Т.А. Гидробиологические и гидрохимические условия гидробиологического продуцирования в озерах Харбейской системы // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1976. С. 6–26.
- Воркута – город на угле, город в Арктике. Сыктывкар: ООО «Коми республиканская типография», 2011. 512 с.
- Герасименко Т.В., Кайбейнен Э.Л., Филотова Н.И., Чупахина Н.И. CO<sub>2</sub>-газообмен некоторых сосудистых растений Полярного Урала (экологический аспект) // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 3. С. 380–390.
- Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). Л.: Наука, 1985. 165 с.
- Гецен М.В. Воркута и академическая наука: взгляд через поколения. Сыктывкар: Респ. экологический центр по изучению и охране восточно-европейских тундр, 2007. 351 с.
- Гецен М.В. Арктическая альгология в Коми // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург. 2011. С. 8–17.

- Гецен М.В., Грунина Л.К. Синезеленые водоросли как важнейший компонент биогеоценозов Большеземельской тундры // Споровые растения тундровых биоценозов. Сыктывкар. 1982. С. 54–64.
- Гецен М.В., Костяев В.Я. Интенсивность фиксации молекулярного азота в водоемах и почвах Большеземельской тундры // Споровые растения тундровых биогеоценозов: Тр. Коми фил. АН СССР. № 49. Сыктывкар. 1982. С. 66–76.
- Гецен М.В., Костяев В.Я. Интенсивность фиксации молекулярного азота в водоемах и почвах Большеземельской тундры // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1985. № 1. С. 117–122.
- Гецен М.В., Костяев В.Я. Экология азотфиксации в тундре // Сер. препринтов Научные доклады АН СССР. Коми фил., вып. 218. Сыктывкар. 1989. 25 с.
- Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1994. 147 с.
- Голдина Л.П. География озер Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1972. 102 с.
- Грибова С.А. Тундры. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 29–64.
- Григорьев А.А. Субарктика. М.-Л., 1946. 170 с.
- Грунина Л.К., Гецен М.В. Биогенная аккумуляция азота растениями тундровой зоны // Сер. препринтов Научные доклады АН СССР. Коми фил., вып. 97. Сыктывкар. 1984. 32 с.
- Грунина Л.К., Гецен М.В. Эколого-ценотические связи в процессе накопления азота растениями Крайнего Севера // Экология. 1984. № 2. С. 33–37.
- Грунина Л.К., Романов Г.Г., Овсова Т.А., Костяев В.Я. Азотфиксация и накопление азота травянистыми растениями в тундре // Сер. препринтов Научные доклады АН СССР. Коми фил., вып. 205. Сыктывкар. 1989. 15 с.
- Грунина Л.К., Овсова Т.А. Накопление азота лишайниками тундровой зоны // Биол. науки. 1993. Т. 8. С. 124–128.
- Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Л.: Наука, 1986. 153 с.
- Давыдов Д.А. Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области // Апатиты: ГЕОС, 2010. 184 с.
- Домбровская А.В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и северо-восточной Финляндии. Л.: Наука, 1970. 118 с.
- Домбровская А.В., Шляков Р.Н. Лишайники европейской части СССР. Л.: Наука, 1967. 181 с.
- Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П. Азотфиксирующая активность напочвенных лишайников Хибинских гор и особенности микробиоценозов под лишайниками // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 10. С. 85 – 91.
- Егоров В.И., Дудорова Т.А., Плотникова С.Ф. Азотфиксирующая активность лишайников Хибин // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 1. С. 66 – 70.
- Егоров В.И., Плотникова С.Ф. Азотфиксирующая активность листоватых лишайников в растительных сообществах Хибин // Биол. основы изучения,

- освоения и охраны животного и растит. Мира, почв. покрова Вост. Фенно-скандии. Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск. 1999. С. 21–22.
- Егоров В.И., Плотникова С.Ф. Азотфиксирующая способность бобовых растений, произрастающих в горной и долинной тундрах Хибин // Агрохимия. 2000. № 1. С. 21–26.
- Елсаков В.В. Эколого-географическая изменчивость *Peltigera aphthosa* в условиях севера. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 1999. 22 с.
- Ермолаев В.И. Экологические особенности и значение *Nostoc commune* // Экология 1979. № 2. С. 94–96.
- Ефимова М.В., Ефимов А.А. Синезеленые водоросли или цианобактерии? // Биол. науки. 2007. № 6. С. 34–39.
- Железнова Г.В. Бриофлора юго-восточной части Большеземельской тундры // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Тр. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар. 1982. № 49. С. 95–108.
- Жукова А.Л. Печеночные мхи среди лишайников плато Тулай-Кирыя (Северо-Восточный Таймыр) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 5. С. 684–694.
- Жукова А.Л., Матвеева Н.В. Печеночники Таймыра // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 11. С. 42–62.
- Заварзин Г.А. Эволюция прокариотной биосферы. М.: МАКС Пресс, 2011. 144 с.
- Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Иващенко А.И. Пороговая температура углеродного баланса южных тундр // Докл. РАН. 1998. Т. 358, № 5. С. 708–709.
- Зверева О.С., Власова Т.А., Голдина Л.П. Вашуткины озера и история их исследования // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР. М.: Наука, 1966. С. 4–21.
- Злотин Р.И., Тишков А.А., Шубникова О.Н. Биоценоотические взаимоотношения в экосистеме арктической тундры (Шпицберген) // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах: Матер. Всесоюзн. совещ. Сыктывкар. 1989. С. 21–25.
- Карев Г.И. Корма и пастбища северного оленя. М.-Л.: Сельхозгиз. 1956. 150 с.
- Измайлов С.Ф. Физиология симбиотических взаимоотношений в клубеньках бобовых. Биогенез и роль перибактериальной мембраны // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 5. С. 773–791.
- Кормовая характеристика растений крайнего Севера. М.-Л.: Наука, 1964. С. 118–119.
- Костяев В.Я. Фиксация молекулярного азота колониальной синезеленой водорослью *Nostoc zetterstedtii* Aresch // Физиология растений. 1981. Т. 27, № 1. С. 210–212.
- Костяев В.Я. Фиксация молекулярного азота эпифитным комплексом водных растений озер Латвии // Микробиология. 1982. Т. 51. № 6. С. 1015–1018.
- Костяев В.Я. Фиксация молекулярного азота эпифитным комплексом пресноводных макрофитов // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. № 1. С. 117–123.
- Костяев В.Я. Биология и экология азотфиксирующих синезеленых водорослей пресных вод. Л.: Наука, 1986. 140 с.

- Костяев В.Я. Фиксация молекулярного азота в аэробных условиях у безгетероцистной синезеленой водоросли *Aphanothece stagnina* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1990. № 1. С. 445–450.
- Костяев В.Я. Интенсивность фиксации молекулярного азота в водоемах и почвах Большеземельской тундры при низкой температуре/ Микробиол. 1990. Т. 59. Вып. 2. С. 343–348.
- Кочанова Э.И. Макрофиты и их продукция в озерах Харбейской системы // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1976. С. 79–89.
- Крисс А.Е., Коренько А.Н., Мигулина В.М. Клубеньковые бактерии в Арктике // Микробиология. 1941. Т. 10, № 1. С. 61–72.
- Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 440 с.
- Лавренко Е.М., Сочава В.Б. (ред.). Растительный покров СССР. Ч. 1. М.-Л. АН СССР. 1956. 255 с.
- Львов Н.П., Буриханов Ш.С., Кретович В.А. Взаимоотношение нитрогеназы и нитратредуктазы в клетках азотфиксаторов // Прикл. биохимия и микробиология. 1980. Т. XVI, Вып. 6. С. 805–818.
- Макарова И.И., Катенин А.Е. Лишайники межгорной равнины и низкогорий в среднем течении реки Амгуэмы на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1999. Т. 75, № 2. С. 159–169.
- Маковкина Е.Н., Костяев В.Я. Азотфиксирующий компонент в структуре тундровых фитоценозов // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах: Матер. Всесоюз. совещ. Сыктывкар. 1989. С. 30–31.
- Матвеева Н.В., Чернов Ю. Полярные пустыни полуострова Таймыр // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 3. С. 297–310.
- Матвеева Н.В., Заноха Л.Л. Растительность южных тундр на Западном Таймыре. Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 5–68.
- Матвеева Н.В., Заноха Л.Л. Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 12. С. 1–20.
- Миддендорф А. Съедобные растения глубоко северной флоры. Путешествие на север и восток Сибири. Отд. IV. Раст. Сибири. СПб. 1867.
- Никулина В.Н. Фитопланктон северных озер и его взаимоотношения с зоопланктоном. Автореф. дис. .... канд. биол. наук. Л. 1977. 23 с.
- Овсова Т.А., Грунина Л.К. Азотный обмен лишайников // Споровые растения Крайнего Севера России: Тр. Коми науч. центра УРО РАН. Вып. 135. Сыктывкар. 1993. С. 84–88.
- Озернюк Н.Д. Температурные адаптации. М.: Изд-во МГУ, 2000. 205 с.
- Окснер А.Н. Определитель лишайников СССР: Морфология, систематика и географическое распространение. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. 284 с.
- Панкратова Е.М. Участие цианобактерий в круговороте азота в почве и создание ее плодородия // Успехи современной микробиологии. 1987. Вып. 21. С. 212–242.
- Паринкина О.М. Микрофлора тундровых почв. Л.: Наука, 1989. 159 с.

- Паринкина О.М., Пийн Т.Х., Переверзев В.Н. Минерализация и гумификация лишайников в природных условиях Кольского полуострова // Почвоведение. 1998. № 10. С. 1225–1232.
- Патова Е.Н. Почвенные азотфиксирующие водоросли в фитоценозах Большеземельской тундры. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 1995. 21 с.
- Патова Е.Н. Суанорphyta в структурно-функциональной организации экосистем восточно-европейских тундр // Актуальные проблемы современной альгологии. Тез. докл. междунар. конф. Киев. 1999. С. 111.
- Патова Е.Н. Суанорphyta в водоемах и почвах восточно-европейских тундр // Бот. журн. 2004. № 9. С. 1403–1420.
- Патова Е.Н., Гецен М.В., Сивков М.Д. *Nostoc commune* (Суанорphyta) в тундрах Российского сектора Арктики // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 1. С. 71–80.
- Перминова Г.Н., Кабиров В.М., Киприянов В.М. Водоросли как продуценты тундровых биогеоценозов // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар. 1982. С. 81–92.
- Перминова Г.Н., Панкратова Е.М. Синезеленые водоросли (цианобактерии) в наземных экосистемах тундры // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах. Воркута. 1989. С. 29.
- Петров Ю.Е. Количественные показатели развития почвенных водорослей в районе станции Беллинсгаузен // Двадцать пятая советская антарктическая экспедиция: Тр. сов. антарктич. экспедиции. 1972. Т. 79. С. 87–90.
- Плюснин С.Н. Кустистые и листоватые лишайники // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала Сыктывкар. 2007. С. 125–142.
- Покровская Т.Н. Фотосинтез фитопланктона в некоторых озерах Большеземельской тундры // Типология озер. 1967. С. 148–159.
- Проворов Н.А. Воробьев Н.И. Козволюция партнеров и целостность симбиотических систем // ЖОБ. 2012. Т. 73. № 1. С. 21–31.
- Проворов Н. А. Генетические основы эволюции растительно-микробного симбиоза. М.: Информ-навигатор, 2012. 400 с.
- Пшенинников А.Е., Лабутин Ю.В. Значение зайца-беляка в круговороте веществ экосистем Севера // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах. Воркута. 1989. С. 77–78.
- Пьянков В.И. Действие температуры на фотосинтез и метаболизм углерода родственных видов растений арктической тундры о-ва Врангеля и Среднего Урала // Физиол. растений. 1991. Т. 38, № 5. С. 837–845.
- Ребристая О.В. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 335 с.
- Родина А.Г. Действие растительного удобрения на процессы азотфиксации и опыт применения азотогена в рыбоводных прудах // Микробиология. 1954. Т. 23. Вып. 6. С. 684–692.
- Родынюк И.С., Клевенская И.Л. Клубеньковые образования травянистых растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. 176 с.
- Романов В.И., Кретович В.А., Федулова Н.Г., Королев А.В. Связь активности нитратредуктазы бактериоидов *Rhizobium lupini* с дыханием и азотфиксацией // Физиол. раст. 1976. Т. 23. Вып. 3. С. 617–619.



- Романов Г.Г. Овсова Т.А., Грунина К.К. Азотфиксация и накопление азота *Dryas octopetala* (Rosacea) в Субарктике // Бот журн. 1991. №11. С. 1578–1581.
- Русанова Г.В. Влияние растительного покрова на почвенные микромицеты тундры // Споровые растения Крайнего Севера России. Сыктывкар. 1993. С. 93–94.
- Рябичева Н.Ю. Лишайники в растительном покрове северо-восточного Ямала // Научн. вестн. Салехард. 2000. Вып. 4. С. 60–69. Сайт <http://healty-planet.ru> 2013.
- Саралов А.И. Фиксация молекулярного азота в озерах разных типов. Автореф. дис. .... докт. биол. наук. М. 1979. 25 с.
- Саралов А.И., Костяев В.Я. Действие света на фиксацию молекулярного азота синезеленой водорослью *Hapalosiphon fontinalis* // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1974. № 25. С. 15–17.
- Сивков М.Д., Патова Е.Н. Восстановление функциональных характеристик *Nostoc commune* Vauch. после периода хранения в воздушно-сухом состоянии // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль. 1996. С. 169–170.
- Сивков М.Д., Патова Е.Н., Колучина Е.Е. Исследование взаимосвязи температурного режима горно-тундровых почв почвенных цианопрокариот и растительности в условиях приполярного Урала // Вестник ИБ. 2010. № 1. С. 3–9.
- Стенина А.С. Особенности флоры восточной части Большеземельской тундры. Диатомовые // Флора и фауна водоемов Европейского Севера. Л. 1978. С. 21–26.
- Тимирязев К.А. Солнце, жизнь и хлорофилл. М.-Петроград: Госиздат, 1923. 322 с.
- Тихомиров Б.А. Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 11. С. 1691–1717.
- Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М. -Л. 1963. 154 с.
- Тихомиров Б.А. Особенности биосферы Крайнего Севера // Природа. 1971. № 11. С. 30–42.
- Тихомиров Б.А., Стрелкова О.С. Микориза растений Арктики // ДАН СССР. 1954. Т. 97. № 2. С. 337–340.
- Тишков А.А. Растительные животные в сукцессии тундровых экосистем // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах. Сыктывкар. 1989. С. 6–8.
- Тыртиков А.П. Фотосинтез арктических растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1983. Т. 88, Вып. 1. С. 133–143.
- Умаров М.М. Ассоциативная азотфиксация в биогеоценозах // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука, 1984. С. 185–199.
- Чернов Ю.И. Жизнь тундры. М.: Мысль, 1980. 236 с.
- Чернов Ю.И. Предисловие // Взаимодействия организмов в тундровых экосистемах. Материалы Всесоюзн. совещ. Сыктывкар. 1989. С. 3–5.

- Чернов Ю.И. Биота Арктики: Таксономическое разнообразие // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 12. С. 1411–1431.
- Чугуева Л.В. Видовой состав и экология лишайников Воркутинского района // Дипломная работа. Сыктывкар. СГУ. 1991. 51 с.
- Шамурин В. Ф. Запас фитомассы в некоторых тундровых сообществах района Воркуты // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар. Коми изд-во. 1970. С. 25–29.
- Шапиро И.А. Активность нитратредуктазы и глютаминсинтетазы у лишайников // Физиология растений. 1983. Т. 30, Вып. 4. С. 699–702.
- Шапиро И.А. Адаптация лишайников к экстремальным условиям существования в связи с их азотным обменом. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1991. 32 с.
- Шатилов В.Р., Софьин А.В., Диденко Т.Г. Биохимия взаимоотношений между партнерами в цианобактериальных азотфиксирующих симбиозах // Регуляция микробного метаболизма. Пушино. 1989. С. 148.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.
- Штакебрандт Э., Тиндалль Б., Лудвиг В., Гудфеллоу М. Современная микробиология. Прокариоты. М. Мир. 2005. Т. 2 148 с.
- Штина Э.А. Почвенные водоросли Крайнего Севера и значение их изучения для оценки антропогенных изменений тундровых биогеоценозов // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар. 1982. С. 4–14.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М. 1976. 143 с.
- Экологические основы управления продуктивностью агрофитоценозов восточно-европейской тундры. Л.: Наука, 1991. 152 с.
- Alexander V., Billington M., Schell D. The influence of abiotic factors on nitrogen fixation rates in the Barrow, Alaska, arctic tundra. Rep. Kevo Subarct. Res. Stn. 1974. № 11. P. 3–11.
- Alexander V., Billington M., Schell D. Nitrogen fixation in Arctic and alpine tundra // Vegetation and production ecology of an Alaskan Arctic tundra. Springer. Berlin. 1978. P. 539–558.
- Alexander V., Whalen S. C., Kingensmith. Nitrogen cycling in Arctic lakes and ponds // Hydrobiol. 1989. Vol. 172. P. 165–172.
- Arctic tundra ecosystems (Ed. Bliss L. C., Courtin G. M., Pattie D. L.) // Annual Rev. of ecol. and systemat. 1973. Vol. 3. P. 359–365
- Bergey's Manual of systematic bacteriology 2nd edition E. D. Boone, R. W. Costenholz; Springer-verlag N. Y. Berlin, Meidelberg, 2001 № 1.
- Billington M., Alexander V. Nitrogen fixation in a black spruce (*Picea mariana*.) forest in Alaska // Environmental Role of Nitrogen-fixing Blue-green Algae and Asymbiotic Bacteria (Ecological Bulletins, 26). Swedish Natural Science Research Council, Stockholm. 1978. P. 209–215.
- Blauw T.S. Nitrogen fixation (acetylene reduction) in the sediments of the Plus – See // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1988. Vol. 81, № 4. P. 359–489.
- Brown R.T., Mikola P. The influence of fluticose soil lichens upon the mycorrhizae and seeding growth of forest trees // Acta Forestalia Fennica. 1974. Vol. 141. P. 1–23.

- Chapin D.M., Bledose C.S. Nitrogen fixation in arctic plant communities // Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective. New-York: Academic Press. 1992. P. 301–319.
- Christie P. Nitrogen in two contrasting Antarctic bryophyte communities // J. Ecology. 1987. Vol. 75. P. 73–93.
- Coxon D.S., Kershaw K.A. Nitrogenase activity during Chinook snowmelt sequences by Nostoc commune in a Stipa-Bouteloua grassland // Can. J. Microbiol. 1983. Vol. 29. P. 938–944.
- Crittenden P.D. Nitrogen fixation by lichens on glacial drift in Iceland // New. Phytol. 1975. Vol. 74. P. 41–49.
- Crittenden P.D. The role of lichens in the nitrogen economy of subarctic woodlands: nitrogen loss from the nitrogen-fixing lichen *Stereocaulon paschale* during rainfall // Nitrogen as an ecological factor. The 22<sup>nd</sup> Symposium of The British Ecological Society. Oxford. 1981. Blackwell Scientific Publications Oxford, London, Edinburgh, et al. 1983. P. 43–68.
- Crittenden P.D. Nitrogen relations of mat-forming lichens // Nitrogen Phosphorus and sulphur utilization by Fungi. Cambridge Univ. 1989. P. 243–252.
- Crittenden P.D., Kershaw K.A. Studies on lichen dominated systems. XXII. The environmental control of nitrogenase activity *Stereocaulon paschale* in spure-lichen woodland // Can. J. Bot. 1978. Vol. 57. P. 236–254.
- Davey A. Effect of abiotic factors on nitrogen fixation by blue-green algae in Antarctica // Polar. Biol. 1983. Vol. 2. P. 95–100.
- Dickson L.G. Constraints to nitrogen fixation by cryptogamic crusts in a Polar desert ecosystem, Devon Island, N. W. T., Canada // Arct., Antarct., and Alp. Res. 2000. Vol. 32, № 1. P. 40–45.
- Dowding P., Chapin F.S., Wielgolaski F.E., Kilfeather P. Nutrients in tundra ecosystems // Tundra ecosystems a comparative analysis Cambridge, 1981. P. 647–684.
- Dugdale R.C., Dugdale V.A., Nees T., Goering. Nitrogen fixation in lakes // Science. 1959. Vol. 130. P. 859–860.
- Dyrness C.T., Grigal D.F. Vegetation-soil relationships along a spruce forest transect in interior Alaska // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. P. 2644–2656.
- Englund B., Meyerson H. *In situ* measurment of nitrogen fixation of low temperatures // Oikos. 1974. Vol. 25. P. 283–287.
- Fisher R. F. Possible allelopathic effects of reindeer-moss (*Cladonia*) on jack pine and white spruce // Forest Sci. 1979. Vol. 25. P. 256–260.
- Getsen M.V., Kostyaev V.Ja., Patova E.N. Role of nitrogen fixing cryptogamic plants in the Tundra // Disturbance and Recovery in Arctic Lands. Netherlands. 1997. P. 135–150.
- Granchall H., Selander H. Nitrogen fixation in a subarctic mire // Oikos. 1973. Vol. 24, № 1. P. 8–15.
- Haystead A., Robinson R. Stewart W.D.P. Nitrogenase Activity in Extracts of Heterocystous and Non-Heterocystous Blue-Green Algae // Arch. Microbiol. 1970. Vol. 74. № 3. P. 235–243.

- Henriksson E., Simu B. Nitrogen fixation by lichens // *Oikos*. 1971. Vol. 22, № 1. P. 119–121.
- Hitch C.J.B., Stewart W.D.P. Nitrogen fixation by lichens in Scotland // *New Phytol.* 1973. Vol. 72, № 3. P. 509–524.
- Horne A. J. The ecology of nitrogen fixation on Signy Island, South Orkney Islands // *Br Antarct Surv Bull.* 1972. № 27. P. 1–18.
- Huss-Danell K. Nitrogen fixation by *Stereocaulon paschale* under field conditions // *Can. J. Bot.* 1977. Vol. 55. P. 585–592.
- Huss-Danell K. The Influence of Light and Oxygen on Nitrogenase Activity in the Lichen *Stereocaulon paschale* // *Physiol. Plant.* 1979. Vol. 47. P. 269–273.
- Jordan D.C., Nicol P.L., Marschall M.R. Biological nitrogen fixation in the terrestrial environment of a high arctic ecosystem Truelove Lowland, Devon Island // *Can. J. Microbiol.* 1978. Vol. 24, № 6. P. 643–649.
- Kallio S. The ecology of nitrogen fixation in *Stereocaulon paschale* // *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 1973. Vol. 10. P. 34–42.
- Kallio P. Nitrogen fixation in subarctic lichens // *Oikos*. 1974. № 26. P. 194–198.
- Kallio S. Studies on elemental nitrogen fixation in lichens in north Finland // *Turku.* 1976. 112 p.
- Kallio P., Kallio S. Nitrogen fixation by freeliving microorganisms in the Kevo district // *Rep. Kevo Subarct. Res. Stat.* 1975. № 12. P. 28–33.
- Kallio P., Kallio S. Adaptation of nitrogen fixation to temperature in the *Peltigera aphthosa*-group // *Ecol. Bull.* 1978. N26. P. 225–233.
- Kallio P., Suhonen S., Kallio H. The ecology of nitrogen fixation in *Nephroma arcticum* and *Solorina crocea* // *Rep. Kevo Subarct. Res. Stat.* 1972. № 9. P. 7–14.
- Kallio S., Kallio P., Rasku M.-L. Ecology of nitrogen fixation in *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. in North Finland // *Rep. Kevo Subarct. Res. Stat.* 1976. № 13. P. 16–22.
- Kärenlampi L. Comparisons between microclimates of the Kevo ecosystem study sites and the Kevo Meteorological Station // *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. Turku.* 1972. Vol. 9. P. 50–65.
- Kärenlampi L., Kauhanen H. A direct gradient analysis of the vegetation of the surroundings of the Kevo Subarctic Station // *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. Turku.* 1972. Vol. 9. P. 82–98.
- Kershaw K.A. Dependence of the level of nitrogenase activity on the water content of the thallus in *Peltigera canina*, *P. evansiana*, *P. polydactyla*, and *P. praetextata* // *Can. J. Bot.* 1974. № 52. P. 1423–1427.
- Komarek J. Taxonomy of Cyanoprocaryotes // *Hydrobot. Rep. (1991–1993) Acad. Sci Szech Rep. Inst. Bot., Set. Plant. Ecol., Trebon.* 1993. P. 6–8
- Komarek J., Anagnostidis K. Cyanoprocaryota. 1. Chroococcales // *Susswasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19 (1). Yena.* 1998. 643 p.
- Maikawa E., Kershaw K.A. Studies on lichen-dominated systems. XIX. The postfire recovery sequence of black spruce-lichen woodland in the Abitau Lake Region, N. W.T. // *Can. J. Bot.* 1976. Vol. 54. P. 2579–2687.

- MacFarlane J.D., Kershaw K.A. Physiological-environmental interactions in lichens. IV. Seasonal changes in the nitrogenase activity of *Peltigera canina* (L.) Willd. var. *praetextata* (Florke em. Sommerf.) Hue, and *P. canina* (L.) Willd. var. *rufescens* (Weiss) // New Phytol. 1977. № 79. P. 403–408.
- MacFarlane J. D., Maikawa E., Kershaw K. A., Oaks A. Environmental-physiological interactions in lichens. I. The interaction of light/dark periods and nitrogenase activity in *Peltigera polydactyla* // New Phytol. 1976. № 77. P. 705–711
- Michelsen A., Qarmby C., Sleep D., Vascular plant <sup>15</sup>N natural abundance in heath and forest tundra ecosystems is closely correlated with presence and type of miccorhiscal fungi // Oecologia. 1998. № 3. P. 406–418.
- Mollenchauer D. *Nostoc Gattung* ihre role in Forschung und Wissenschaft // Natur und Museum. 1985. Vol. 116, № 36. P. 43–62.
- Moss E. H. Forest communities in northwestern Alberta // Can. J. Bot. 1958. Vol. 31. P. 212–252.
- Rychert C., Skujins I. Nitrogen fixation by blue-green algae-lichen crusts in the Great Basin Desert // Soil. Sci. Soc. Amer. Proc. 1974. Vol. 38. № 5. P. 768–771.
- Scherer S., Ernst A., Chen T. Rewetting of drought resistant blue-green algae: time course of water uptake and reappearance of respiration, photosynthesis, and nitrogen fixation // Oecologia. 1984. Vol. 62. P. 418–423.
- Smith V. R. Effect of Abiotic Factors on Acetylene Reduction by Cyanobacteria Epiphytic on Moss at a Subantarctic Island // Appl. and Environ. Microbiol. 1984. Vol. 48. № 3. P. 594–600.
- Stewart W.D.P., Rowell P. Modifications of nitrogen-fixing algae in lichen symbioses // Nature. 1977. № 265. P. 371–372.
- Stribley D.P., Read D.J. The biology of mycorrhiza in the Ericaceae. VII. The relationship between mycorrhiza infection and the capacity to utilize simple and complex organic nitrogen sources // New Phytol. 1980. Vol. 86. P. 365–371.
- Stutz R.C., Bliss L.C. Nitrogen fixation in soils of Truelove Lowland, Devon Island, Northwest Territories // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. № 14. P. 1387–1399.
- Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra / L.L. Tieszen, ed. New York. 1978. 686 p.
- Watanabe A., Yamamoto Y. Algal nitrogen fixation in the tropics // Plant. and Soil. 1971. Spec. Vol. 14. P. 403–413.

## Оглавление

<b>Предисловие</b> .....	5
<b>Введение</b> .....	7
Природные условия Арктики.....	8
Районы исследования.....	14
О терминологии.....	15
<b>Глава 1. Азотфиксирующие организмы в тундровых экосистемах</b> .....	19
Азотфиксирующие синезеленые водоросли.....	19
Общая характеристика.....	19
Наземные условия.....	21
Свободноживущие азотфиксирующие организмы.....	21
Симбиотические организмы.....	24
Распространение азотфиксаторов по экотопам.....	28
Наземные экотопы со сплошным растительным покровом.....	32
Лишайники на участках с разреженным растительным покровом.....	39
Бобовые растения.....	40
Травянистые растения.....	41
Водоемы.....	41
Макрофиты.....	42
<b>Глава 2. Интенсивность фиксации молекулярного азота в почве и воде</b> ...	46
Методика определения азотфиксации.....	46
Наземные условия.....	48
Свободноживущие синезеленые водоросли, лишайники, бобовые и травянистые растения.....	52
Водоемы.....	58
Макрофиты.....	61
Донные отложения.....	62
<b>Глава 3. Экология азотфиксации в тундре</b> .....	64
Температура и влажность.....	64
Влияние освещенности.....	74
Водная среда.....	78
<b>Глава 4. Значение биологической азотфиксации в экосистемах Большеземельской тундры</b> .....	82
Почва.....	82
Водоемы.....	87
Дальнейшая трансформация фиксированного диазотрофными организмами азота.....	88
<b>Заключение</b> .....	93
<b>Список литературы</b> .....	95

**Костяев Валерий Яковлевич**

**ФИКСАЦИЯ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА  
В АРКТИЧЕСКОЙ ТУНДРЕ**

На первой странице обложки – фото А. А. Братцева  
из книги «Воркута – город на угле, город в Арктике».

Оформление и компьютерная верстка Н. М. Минеева

Книга издается в авторской редакции

Подписано в печать 10.08.16. Формат 60х90 1/16. Усл. печ. л. 6,5.  
Тираж 150 экз. Заказ № 16201.

Отпечатано в типографии ООО "Филигрань"  
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, д. 91,  
pechataet@bk.ru





## Валерий Яковлевич Костяев

Научный сотрудник Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, доктор биологических наук. Специалист в области биологии и экологии сине-зеленых водорослей. Автор свыше 75 научных публикаций, в том числе трёх монографий.

