

## Симбиотическая азотфиксация бобовых в луговых фитоценозах

Г. Г. МАЙСТРЕНКО, Н. Н. ЛАЩИНСКИЙ, Н. Я. ГОРДИЕНКО, Л. В. ВОЛКОВА, Е. С. АНЧУГОВА

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

### АННОТАЦИЯ

В статье количественно оценена нитрогеназная активность азотфиксирующих клубеньков у 16 видов бобовых, преимущественно в луговых фитоценозах, в том числе для четырех видов – в ряду сукцессионно связанных луговых фитоценозов; рассматриваются изменения азотфиксации в онтогенезе *Trifolium pratense* L. Показано, что в естественных фитоценозах азотфиксация выступает как фактор конкурентной значимости. Более высокие ее уровни наблюдаются в луговых сообществах, испытывающих дефицит азота. В процессе онтогенетического развития *T. pratense* пик азотфиксации наблюдается у средневозрастных генеративных растений.

Бобовые – одно из крупнейших семейств покрытосеменных растений. В Сибири насчитывается более 350 видов бобовых. Они распространены во всех растительных зонах, входят в состав почти всех фитоценозов [1]. Возможно, обладание уникальной способностью образовывать симбиоз с клубеньковыми бактериями, фиксирующими атмосферный азот, делает эти растения очень важными в жизни и эволюции растительных сообществ [2].

Виды бобовых, используемые в практической земледелии, хорошо изучены в разных аспектах [3, 4]. Глубоко и всесторонне изучаются физиологические и генетические основы бобово-ризобияльного симбиоза [5–7]. Но симбиотические связи бобовых в естественной среде обитания менее изучены [8, 9], особенности протекания азотфиксации в природной обстановке и тем более в условиях многовидовых растительных сообществ мало известны.

Цель настоящей работы – изучение азотфиксации клубеньковых бобовых в растительных сообществах Салаирского кряжа, а также характера изменения азотфиксирующей способности клубеньков в ходе онтогенетического развития растений.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Салаирский кряж расположен на юго-востоке Западной Сибири и занимает часть Алтайского края, Новосибирской и Кемеровской областей. Он представляет собой наиболее выдвинутый к северу отрог Алтае-Саянской горной системы. Особенности топографического положения кряжа обеспечивают хорошее увлажнение этого района и развитие здесь лесной растительности [10].

Верхний подпояс растительности кряжа образован черневыми осиново-пихтовыми, нижний – березово-сосновыми лесами. Хозяйственная деятельность обуславливает распространение луговой растительности, формирующейся по вырубкам и в окрестностях населенных пунктов в результате сенокосения или выпаса скота.

Изучение азотфиксирующей активности (АФА) клубеньков проведено для 16 видов бобовых, преимущественно в луговых фитоценозах кряжа, для некоторых видов – в осиновом крупнотравном лесу (подпояс черневых лесов). Для четырех видов АФА определена на одних и тех же луговых участках, различных по сте-

пени антропогенного использования. Для анализов отбирались клубеньки с корневой системы взрослых (генеративных), нормально развитых особей. Для *Trifolium pratense* АФА определена у особей разных возрастных состояний, т. е. в течение онтогенетического развития растений. Параллельно на одном из луговых участков определена возрастная структура ценопопуляции клевера. Классификация возрастных состояний клевера проводилась согласно ранее описанным критериям [11], анализ возрастной структуры ценопопуляции – по общепринятой методике [12].

АФА определялась газохроматографическим методом по реакции восстановления ацетилена в этилен [13]. Отбор проб, проведение реакции восстановления, остановка реакции реактивом Несслера осуществлялись в поле. Анализ проб проведен в лаборатории. Данные обработаны стандартными статистическими методами [14].

Названия видов приводятся по "Флоре Сибири" [1].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 приведены данные по АФА клубеньков бобовых в различных фитоценозах Салаирского кряжа. Анализ средних величин

АФА показал, что в ряде случаев в пределах рода разные виды достоверно различаются (0,5 % уровень значимости).

Для утверждения о существовании видоспецифичности АФА у бобовых имеющихся данных недостаточно, однако можно отметить следующее. В целом более высокую АФА демонстрируют виды р. *Lathyrus*. При этом ее уровень, по-видимому, мало зависит от условий местообитания (см. табл. 1, *L. pratensis*). Минимальные показатели наблюдаются у видов р. *Trifolium*, (*T. repens*, *T. pratensis*). У видов р. *Vicia*, судя по имеющимся данным, уровень АФА в значительной степени связан с условиями местообитаний.

Учитывая конкурентную значимость такого свойства, как способность к азотфиксации, для четырех наиболее распространенных видов бобовых провели оценку АФА при их произрастании в луговых сообществах с различной степенью напряженности фитоценологических факторов и, для сравнения, в условиях пионерных группировок растительности, где ценоценозическое воздействие окружающих растений минимально (табл. 2).

Участки, на которых проводилось это исследование, расположены в пределах подпооя черневых лесов. Они занимают сходные местоположения и близки по экологии, но различаются по характеру хозяйственного использования.

Т а б л и ц а 1

### Удельная нитрогеназная активность (нМ С<sub>2</sub>Н<sub>4</sub>/ (ч · клубенек)) корневых клубеньков бобовых Салаирского кряжа

Вид	Местообитание			
	Подпояс черневых лесов		Подпояс сосновых лесов	
	Разнотравно-овсянищевый луг (сенокос)	Осиновый крупнотравный лес	Остепненный разнотравный луг (сенокос)	Деградированный разнотравно-пырейный луг (пастбище)
<i>Vicia sepium</i> L.	41,2 ± 2,7		5,9 ± 1,8	16,3 ± 2,9
<i>V. sylvatica</i> L.		53,1 ± 1,7		
<i>V. cracca</i> L.				32,6 ± 0,7
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	39,8 ± 3,5		36,3 ± ,2	35,4 ± 1,8
<i>L. gmelini</i> (Eisch.) Fritsch.		46,7 ± 2,7		
<i>L. pisiformis</i> L.			40,7 ± 3,2	44,5 ± 2,5
<i>Trifolium pratense</i> L.	19,6 ± 2,1		12,6 ± 1,4	9,4 ± 0,1
<i>T. repens</i> L.	10,3 ± 3,0		3,0 ± 0,5	2,9 ± 0,1
<i>T. hybridum</i> L.				15,8 ± 2,2
<i>T. lupinaster</i> L.				24,1 ± 2,2
<i>Astragalus danicus</i> Retz.			39,6 ± 2,1	
<i>Oxytropis companulata</i> Vass.			36,2 ± 4,1	
<i>Medicago falcata</i> L.			23,3 ± 4,6	
<i>Caragana arborescens</i> Lam.		41,3 ± 2,2	26,7 ± 2,4	

Удельная нитрогеназная активность (нМ С<sub>2</sub>Н<sub>4</sub>/ (ч · клубенек))  
корневых клубеньков бобовых в луговых сообществах

Вид	Местообитание			
	Пионерные группировки растительности	Лесные ежово-разнотравные луга	Разнотравно-полевицевый луг регулярного сенокоса	Мелкотравно-полевицевый луг пастбищного использования
<i>Vicia sepium</i> L.	10,63 ± 1,82	29,35 ± 2,36	40,50 ± 1,97	5,95 ± 0,80
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	14,30 ± 2,14	18,25 ± 2,56	30,55 ± 4,15	11,70 ± 2,90
<i>Trifolium pratense</i> L.	10,05 ± 0,82	6,20 ± 0,88	20,31 ± 2,19	3,90 ± 1,30
<i>Trifolium repens</i> L.	6,40 ± 0,38	2,52 ± 0,39	8,62 ± 0,95	2,45 ± 0,73

Пионерные группировки растительности представляют собой поселения растений на обнаженном субстрате техногенного происхождения (в районе исследований проводятся золотодобывающие работы, в результате которых формируются техногенные ландшафты с полностью разрушенным растительным и почвенным покровом). На таких участках бобовые часто представлены единичными хорошо развитыми особями.

Луговые участки представлены ежово-разнотравным лесным лугом нерегулярного сенокосного использования, настоящим суходольным разнотравно-полевицевым лугом с режимом ежегодного сенокоса и деградированным мелкотравно-полевицевым лугом интенсивного пастбищного использования.

Ежовые луга широко распространены в районе исследований и представляют собой одну из начальных стадий становления настоящих суходольных лугов [15]. Умеренная антропогенная нагрузка способствует их стабилизации на стадии овсяницево-полевицевых, мятликово-полевицевых. Интенсивное использование лугов приводит к формированию деградированных мелкотравно-злаковых сообществ. В районе исследований подобные ценозы чаще формируются в результате неумеренного выпаса. Таким образом, выбранные для исследования луговые участки сукцессионно связаны и представляют различные стадии антропогенной сукцессии луговых сообществ.

На разных стадиях этого процесса участие бобовых в сложении травостоя различно. Внедряясь в состав лесных лугов на начальных этапах сукцессии, наибольшего обилия большинство видов бобовых достигает на настоящих су-

ходольных лугах. Так, на ежово-разнотравном лугу в период максимального развития травостоя величина надземной фитомассы бобовых (абс. сух. масса) составила 27 г / м<sup>2</sup> или около 6 % от общей массы укоса. На разнотравно-полевицевом лугу в тот же период эти показатели составляли 97 г / м<sup>2</sup> и 24 % соответственно. При деградации луговых сообществ, вызванной чрезмерной хозяйственной нагрузкой, обилие бобовых снижается [15].

Данные табл. 2 демонстрируют характер изменения удельной нитрогеназной активности различных видов бобовых в пионерных группировках растительности и в сукцессионном ряду луговых сообществ.

Удельная нитрогеназная активность бобовых при их свободном произрастании оказалась близка к таковой у растений в одновидовых посевах: по нашим данным, в посевах клевера лугового в ту же фазу развития этот показатель составляет 8,0 нМ / (ч · клубенек).

В луговых ценозах у всех изученных видов АФА подчиняется одной закономерности: наивысший ее уровень зарегистрирован на разнотравно-полевицевом лугу, на ежово-разнотравном лугу он ниже и минимален на деградированном пастбище (см. табл. 2).

Лесные ежовые луга относительно богаты элементами минерального питания. Они выкашиваются раз в несколько лет, вся надземная фитомасса практически ежегодно поступает в фитоценоз и после минерализации становится доступной растениям. Бобовые демонстрируют здесь некоторый средний уровень АФА, более высокий, чем при свободном произрастании.

Разнотравно-полевицевый луг находится в режиме регулярного сенокосного использова-

ния. Ежегодное отчуждение растительной массы приводит к обеднению почвы элементами минерального питания, в том числе и азотом. Конкуренция между видами обостряется. Очевидно, в этих условиях бобовые растения способны преодолевать дефицит азота благодаря повышению интенсивности азотфиксации, что дает им конкурентное преимущество.

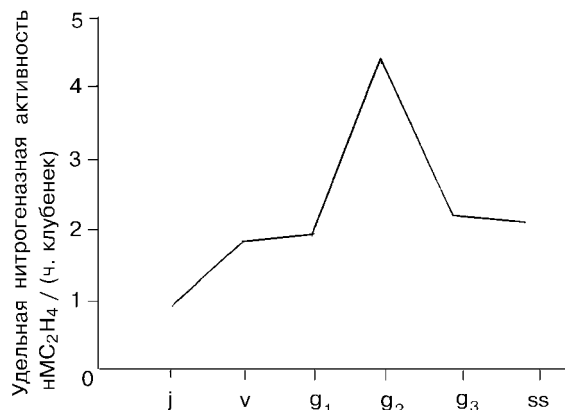
Самые низкие показатели АФА наблюдались на участке мелкотравно-полевицевого луга, представляющего собой пастбище интенсивного использования. На деградированных лугах у многих видов наблюдаются общее снижение жизнеспособности растений, подавление семенного и вегетативного размножения, прогрессирующее старение ценопопуляций, что свидетельствует об общем ухудшении эколого-ценотической обстановки в сообществе [15].

В обсуждаемых результатах рассматривается АФА бобовых на основании ее определения у взрослых, нормально развитых генеративных растений. В то же время известно, что многие физиологические реакции растительных организмов существенно варьируют на протяжении жизни растения [12].

В нашем исследовании анализ АФА в онтогенезе клевера лугового показал следующее. Удельная нитрогеназная активность клубеньков в ходе онтогенеза растений изменяется по одновершинной кривой с максимумом в средневозрастном генеративном состоянии (см. рисунок). Минимальные показатели АФА характерны для ювенильных растений.

Анализ возрастной структуры ценопопуляции клевера лугового на разнотравно-полевицевом лугу позволяет характеризовать эту ценопопуляцию как нормальную полночленную молодую, близкую к зрелой (соотношение молодых и генеративных особей примерно 1 : 1, доля старых растений незначительна – 1,4 %).

Отмечено, что в этой ценопопуляции молодые, прегенеративные особи клевера тяготеют к участкам разнотравья, где ценотическая роль доминанта – полевицы – снижена. Это отражает невысокую конкурентную мощь вида и соответствует представлению о внедрении бобовых в луговые сообщества на ранних стадиях становления лугов. Следует ожидать, что на лесных (ежовых, ежово-разнотравных) лугах в ценопопуляциях бобовых преобладают молодые растения. В деградированном мелкотрав-



Зависимость азотфиксирующей активности клубеньков *Trifolium pratense* от биологического возраста растения-хозяина.

j – ювенильные растения, v – ювенильно-генеративные молодые растения, g<sub>1</sub> – генеративные молодые растения, g<sub>2</sub> – генеративные зрелые растения, g<sub>3</sub> – генеративные старые растения, ss – субсенильные растения.

но-злаковом сообществе условия для омоложения ценопопуляций семенным или вегетативным путем ухудшаются, происходит накопление стареющих особей.

Эти данные объясняют резкое увеличение обилия и участия по фитомассе бобовых на настоящих суходольных лугах по сравнению с лесными. Усиление ценотической роли бобовых обусловлено сочетанием увеличения АФА растений в целом и высокой долей участия в структуре ценопопуляции генеративных особей, т. е. растений с максимально высокими показателями АФА.

Вероятно, полученные данные отражают изменение конкурентной значимости фактора азотфиксации для ценотических отношений бобовых. На лесных лугах, в сообществах, наиболее богатых по уровню минерального питания, способность бобовых к азотфиксации не дает им существенных преимуществ в конкурентной борьбе. На настоящих суходольных лугах ежегодное отчуждение фитомассы с укосом ведет к обеднению почв элементами минерального питания. В этих условиях дополнительный источник азота играет существенную роль в конкурентных отношениях, обеспечивая бобовым возможность увеличения обилия и фитомассы. Подобная стратегия бобовых для растительного сообщества представляет своеобразный компенсаторный механизм, позволяющий воспол-

нить убыль элементов минерального питания и придать устойчивость среде обитания. При увеличении антропогенной нагрузки сверх порогового значения (неумеренный выпас или сенокос) начинается деградация сообщества, не способного более компенсировать отрицательное влияние отчуждения фитомассы. Ухудшение эколого-ценотической обстановки ведет к ослаблению всех жизненных функций растений, включая азотфиксацию, что отражается и на снижении ценотической роли бобовых.

#### ВЫВОДЫ

1. В онтогенезе клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) активность азотфиксации клубеньков изменяется по одновершинной кривой, возрастающая на восходящей ветви онтогенеза, снижаясь у стареющих растений.

Максимальная активность азотфиксации зарегистрирована в средневозрастном генеративном состоянии.

2. В естественных растительных сообществах симбиотическая азотфиксация у бобовых определяется ценотической обстановкой и выступает как фактор конкурентной значимости в обеспечении растений азотом.

В луговых сообществах, достаточно обеспеченных элементами минерального питания, уровни азотфиксации невысокие. Максимальный уровень азотфиксации зарегистрирован на настоящих суходольных лугах регулярного сенокосного использования. При деградации лу-

говых сообществ, в условиях резкого ухудшения эколого-ценотической обстановки, азотфиксирующая активность клубеньков бобовых резко снижается.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Флора Сибири, Fabaceae (Leguminosae), т. 9, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1994, 280.
2. Т. А. Работнов, *Общ. биология*, 1994, **55**: 3, 261–270.
3. Е. Н. Мишустин, В. К. Шильникова, Биологическая фиксация атмосферного азота, М., Наука, 1968, 530.
4. Б. Ф. Садыков, Биологическая азотфиксация в агроценозах, Уфа, БНЦ УрО АН СССР, 1989, 109.
5. С. Ф. Измайлов, *Физиология растений*, 1996, **43**: 5, 773–791.
6. Е. Н. Мишустин, Н. И. Черепков, *С.-х. биология*, 1981, **16**: 3, 349–358.
7. Биологическая фиксация азота, Новосибирск, Наука, Сиб.отд-ние, 1991, 263.
8. Н. Я. Гордиенко, Структурные и функциональные связи высших растений и микроорганизмов, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1977, 169–188.
9. *Advances in Legume Systematics. Part 5. The Nitrogen Factor*, ed. J. I. Sprent, D. M. Key, The Royal Botanic Gardens Kew, 1994, 241.
10. Г. В. Крылов, Леса Западной Сибири, М., Наука, 1961, 256.
11. *Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений*, ч. 2, М., Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1983, 69–75.
12. *Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)*, М., Наука, 1976, 132.
13. R. W. F. Hardy, R. C. Burns, R. D. Holsten, *Soil Biol. Biochem.*, 1973, 5, 47–81.
14. Б. А. Доспехов, Методика полевого опыта, М., Агропромиздат, 1985, 351.
15. А. В. Ронгинская, Динамические процессы в луговых фитоценозах, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1988, 148.

### Symbiotic Nitrogen Fixation in Leguminous Plants in Meadow Phytocenoses

G. G. MAISTRENKO, N. N. LASHCHINSKY, N. YA. GORDIENKO, L. V. VOLKOVA, E. S. ANCHUGOVA

The nitrogenase activity of nitrogen fixing nodules in 16 leguminous species mainly in meadow phytocenoses, including for 4 species in successional connected meadow phytocenoses, has been estimated quantitatively; changes of nitrogen fixation in ontogenesis of *Trifolium pratense* are considered.

It is demonstrated that in natural phytocenoses nitrogen fixation is a competitive factor. Its higher levels are observed in meadow communities suffering from nitrogen deficit. In the process of ontogenesis of *T. pratense*, the peak of nitrogen fixation is observed in middle age generative plants.