

Ассоциации азотфиксирующих цианобактерий со сфагновыми мхами в пойменном болоте средней тайги (Европейский Северо-Восток)

© 2020. Е. Н. Патова, к. б. н., в. н. с., М. Д. Сивков, ведущий инженер,
Н. Н. Гончарова, к. б. н., н. с., Т. П. Шубина, к. б. н., учёный секретарь,
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,
167982, Россия, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: patova@ib.komisc.ru

В результате проведённых исследований получены новые научные знания о разнообразии и структуре цианопрокариот и сфагновых мхов в бриофитных ассоциациях пойменных переходных болот бореальной зоны Европейского Севера. Выявлено десять видов diazotrophic cyanoprokaryotes. Впервые выделены доминантные комплексы diazotrophic cyanobacteria, ассоциированных со сфагновыми мхами: *Nostoc paludosum*, *Microchaete tenera*, *Anabaena verrucosa*, *Hapalosiphon pumilus*. Изучены количественные характеристики азотфиксирующих цианопрокариот в эпифитных группировках сфагновых мхов, отмечено от 20 до 350 тыс. колоний на 1 дм³ моховой дернины. Отмечены сезонные изменения количественных показателей цианопрокариот. Впервые изучена суточная и сезонная динамика азотфиксации цианопрокариот бриофитных ассоциаций для пойменного переходного типа болот. Максимальные величины скоростей нитрогеназной активности были отмечены для самого тёплого месяца (июль) в диапазоне от 0,78 до 2,12 мг C₂H₄/(м²·ч). Выявлена зависимость процесса азотфиксации от температуры и на её основе рассчитана азотфиксирующая активность ассоциаций цианопрокариот со сфагновыми мхами за вегетационный период (156 дней), которая составила 1,28–3,02 г C₂H₄/м², или в пересчёте на азот 1,51–3,50 г N/м². Результаты соизмеримы с азотфиксирующей активностью сообществ цианопрокариот в моховом покрове лесных экосистем бореальной зоны.

Ключевые слова: ассоциация цианобактерий и сфагнумов, азотфиксация, пойменные болота, Европейский Север.

Associations between nitrogen-fixing cyanobacteria and sphagnum mosses in floodplain bogs of the middle taiga (European Northeast)

© 2020. E. N. Patova ORCID: 0000-0002-9418-1601, M. D. Sivkov ORCID: 0000-0003-4914-0234,
N. N. Goncharova ORCID: 0000-0002-8177-2883, T. P. Shubina ORCID: 0000-0001-6166-7325,
Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch of RAS,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: patova@ib.komisc.ru

The moss cover is an edicator of terrestrial communities in boreal zones. It affects many key processes involved in matter and energy transportation. The associations between mosses and N₂-fixing cyanobacteria influence the balance of N and C in the northern latitudes. It is predicted that climate change will lead to structural and functional rearrangements in the associations between cyanobacteria and bryophytes which will result in increased rates of N. The most widespread bryophyte associations with cyanoprokaryotes are found in bogs. They have an impact on the Earth's climate. In turn, climate change causes significant structural and functional reorganization of bogs ecosystems. The described relationship makes it necessary to do comprehensive analysis of bog ecosystems at expected or observed climatic changes. The obtained data could help to forecast changes in C and N pools. The aim of the investigation was to seasonal observations composition, structure and N₂-fixing activity of cyanobacteria in bryophyte complexes in taiga bogs. We were conduct field and laboratory studies (in May–October 2018) on daily and seasonal N₂-fixing activity (using the acetylene reduction method) which occur in associations between Sphagnum mosses and cyanobacteria in various types of the floodplain bogs. The basis of epiphytic groups on Sphagnum mosses is formed by cyanobacteria N₂-fixing: *Nostoc paludosum*, *Microchaete tenera*, *Anabaena verrucosa*, *Hapalosiphon pumilus*. The quantitative characteristics of cyanobacteria in the epiphytic groups of Sphagnum mosses from 20 to 350 thousand colonies per dm² of moss cover were noted. Seasonal changes in the quantitative indices of cyanobacteria were revealed. The maximum rates of nitrogenase activity were noted for the warmest month (July) in the range 0.78 to 2.12 mg C₂H₄/(m²·h). The dependence of the N₂-fixing process on temperature was studied, and on its basis, nitrogen-fixing activity were calculated for the growing period (156 days): 1.28–3.02 g C₂H₄/m², or 1.51–3.50 g N/m².

Keywords: associations of cyanobacteria and sphagnum mosses, nitrogen fixation, floodplain swamps, European North.

Суанпрокариота/Суанобактерия фиксируют из атмосферы не только углерод, но и молекулярный азот, что определяет их особое место в структурно-функциональной организации экосистем различных природных регионов. Сфагновые мхи являются пространственно доминирующими видами северных болот, создают благоприятную среду для обитания цианобактерий (ЦБ) и оптимальные условия для протекания процесса азотфиксации [1–3]. Цианобактерии, ассоциированные со сфагновыми мхами, могут способствовать внесению азота в торфяные залежи болотных комплексов [4, 5], воздействуют на рост сфагнумов, следовательно, оказывают влияние на динамику углерода в болотных экосистемах [1, 6]. Ассоциации между ЦБ и сфагновыми мхами могут оказывать влияние на процессы, связанные с поглощением парниковых газов из атмосферы. При изучении ЦБ, ассоциированных со сфагновыми мхами, их идентификация приведена в большинстве случаев лишь на родовом уровне [7]. Определение видового разнообразия и количественных показателей ЦБ, ассоциированных со сфагновыми мхами, изучение их сезонной азотфиксирующей активности необходимы для оценки вклада этой группы микроорганизмов в процесс накопления молекулярного азота для разных типов бореальных болот.

Цель работы – изучение состава, структуры и азотфиксирующей активности ЦБ бриофитных комплексов в сфагновом покрове пойменного болота в подзоне средней тайги, оценка их роли в накоплении азота.

Объекты и методы

Исследования проведены в мае–октябре 2018 г. в таёжной зоне Республики Коми. Для выбора экспериментального болотного комплекса были применены ГИС-технологии с привлечением программы SAS Planet. Используются космические снимки района исследований в бас. Вычегды (бас. Белого моря) в период летней межени (рис. 1, а, см. цв. вкладку). Для исследований выбран вариант наиболее распространённого типа болот – переходное болото с минеротрофным питанием (61°33' с. ш., 50°46' в. д.). Рассчитана площадь пойменных переходных болот, для района исследований она составляет около 123 га, в среднем на 1 км реки приходится 2,67 га пойменных болот. Средняя мощность торфяной толщи на исследованном участке достигала 1–2 м. Под торфом находится вода, поэтому болотные

воды находятся постоянно на высоком уровне. Показатель кислотности pH болотных вод за время наблюдений находился в диапазоне 4,40–4,80, торфа – 4,45–4,68 единиц.

Изучено видовое разнообразие цианопрокариот, ассоциированных со *Sphagnum riparium* Ångstr. и *S. angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russow). Проведены полевые исследования суточной нитрогеназной активности сфагновых мхов с высоким обилием эпифитных гетероцитных ЦБ. Видовое разнообразие азотфиксирующих ЦБ определяли по морфологическим характеристикам с учётом номенклатурных преобразований [8], использованы микроскопы Nikon (Eclips 80i и 400FL). Количественный учёт ЦБ проведён в счётной камере на основе расчёта соотношения числа особей (нитей и колоний) на единицу площади моховой дернины. Для количественного учёта выполняли смывы ЦБ с поверхности 5 побегов зелёной части сфагнумов в 5 повторностях в 10 мл воды. Из этого объёма отбирали 1 мл для подсчёта колоний. Расчёт проведён на общее количество побегов сфагнумов в единице площади (дм²). К доминантам отнесены виды ЦБ, которые отмечены во всех полях зрения счётной камеры.

Температуру мохового покрова измеряли автономными логгерами DS 1922L на глубинах 1, 5, 10 см. Интервал измерений датчиков составлял 1 ч. Для измерения влажности воздуха в моховом слое применяли датчики влажности DS 1923. Уровень болотных вод (УБВ) измеряли в пластмассовой трубке диаметром 30 мм. Влажность воздуха и фотосинтетически активную радиацию (ФАР) регистрировали на высоте 20 см от мохового покрова с помощью микростанции климата HOBO 21-002 (США) с датчиком ФАР S-LIA-M003. Для расчёта поступления в болото азота (N) с атмосферными осадками были отобраны образцы снега (ноябрь–март, 117 суток). Содержание соединений азота проанализировано в аналитической лаборатории Института биологии методом термокаталитического окисления с хемилюминесцентным детектированием на анализаторе ТОС (Shimadzu). Содержание соединений азота в осадках составило 0,27 г/(м²·год).

Измерения азотфиксации/нитрогеназной активности (НА) проводили методом ацетиленовой редукции [9] в течение всего вегетационного сезона с момента схода снега (11 мая) и до установления снежного покрова (18 октября) не реже 1 раза в неделю. Активность НА рассчитана как продукция C₂H₄ в мг/(м²·ч).

Е. Н. Патова, М. Д. Сивков, Н. Н. Гончарова, Т. П. Шубина
«Ассоциации азотфиксирующих цианобактерий
со сфагновыми мхами в пойменном болоте средней тайги
(Европейский Северо-Восток)», С. 117

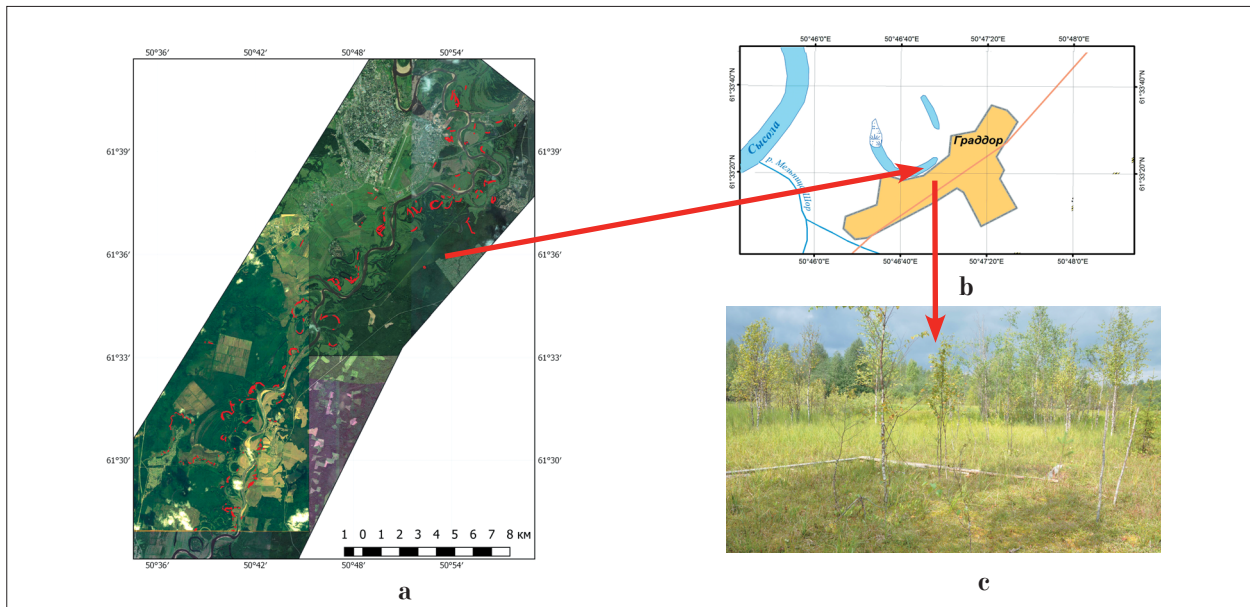


Рис. 1. Космический снимок района исследований в бас. р. Вычегда (а), объект исследований – болото (b, c). Красным цветом выделены пойменные болота
Fig. 1. Satellite image of the research area in Vycheгда River basin (a), the object of research is the floodplain bog (b, c). Floodplain bogs are highlighted in red

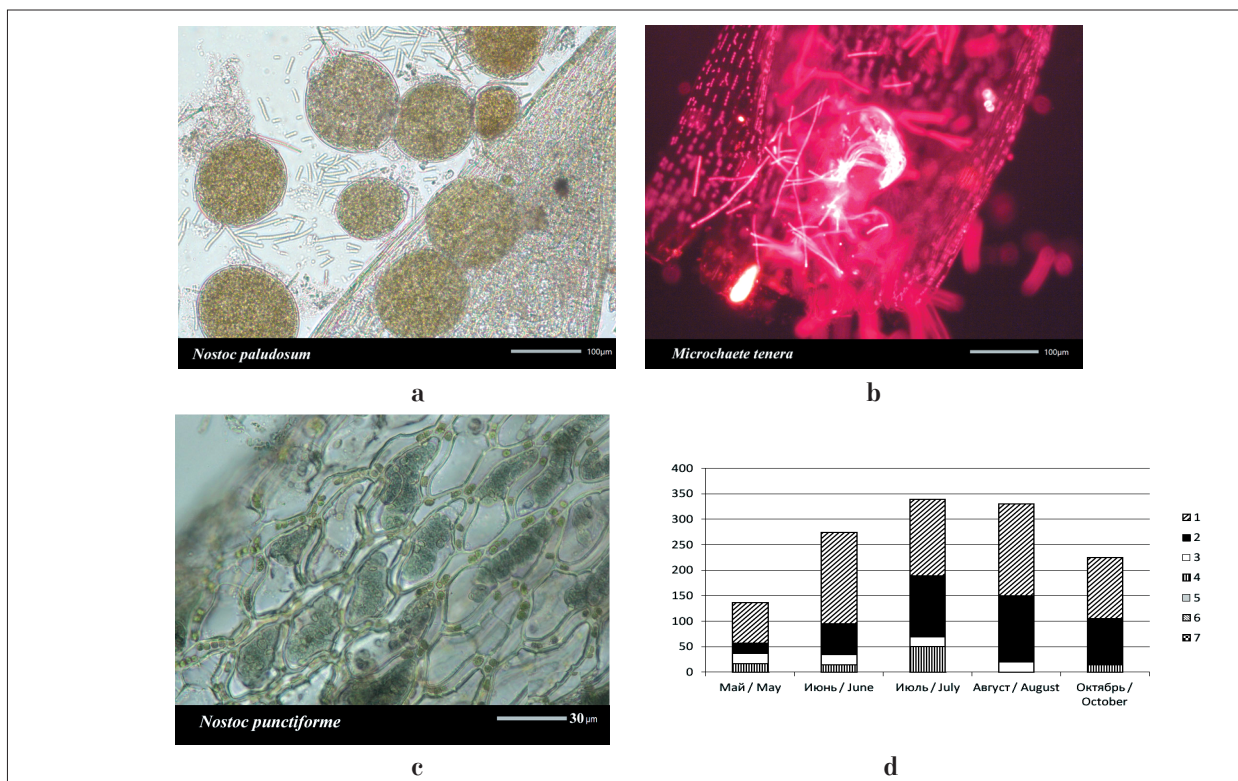


Рис. 2. ЦБ доминирующие в ассоциациях сфагнумов (а–с), сезонная динамика разнообразия и количественных показателей ЦБ (тыс. колоний/нитей на dm^2 моховой дернины) в период вегетации (d): 1–7 – виды: 1 – *Microchaete tenera*, 2 – *Nostoc paludosum*, 3 – *Anabaena verrucosa*, 4 – *N. punctiforme*, 5 – *N. kihlmanii*, 6 – *A. oscillarioides*, 7 – *Fischerella ambigua*
Fig. 2. Nitrogen fixing species dominating in associations of sphagnes (a–c), seasonal dynamics of diversity and quantitative indicators of cyanobacteria (colonies/strands per dm^2 of moss turf) during the growing season (d): 1–7 – species: 1 – *Microchaete tenera*, 2 – *Nostoc paludosum*, 3 – *Anabaena verrucosa*, 4 – *N. punctiforme*, 5 – *N. kihlmanii*, 6 – *A. oscillarioides*, 7 – *Fischerella ambigua*

Результаты и обсуждение

Анализ этилена выполняли в день отбора проб на газовом хроматографе Цвет-800 (Россия) с пламенно-ионизационным детектором. При калибровке хроматографа использовали стандартные газовые смеси 5,0 и 48,0 ppm C₂H₄ (ЛиндеГазРус, Россия) с абсолютными погрешностями ±4%.

Для выявления функциональной зависимости NA от температуры использовали регрессионный анализ. Поиск наилучшей регрессионной модели выполняли оценкой значимости эмпирических коэффициентов регрессий и свободных членов. Для выявления факторов среды, оказывающих наиболее значимое влияние на NA ЦБ исследованного болота использован корреляционный анализ Спирмена. Показатели NA оценивали, используя температурные модели и данные измерений температуры в слое 0–1 см мохового покрова. Коэффициенты и критерии считали статистически значимыми при $p < 0,05$. В таблицах приведены арифметические значения и стандартные ошибки средних трёх и более измерений. Анализ выполнен в Statistica 6.0 (StatSoft, США).

В изученном пойменном болоте, как и в других типах болотных экосистем [7], выявлено невысокое разнообразие ЦБ в моховых ассоциациях. При этом данный тип болот отличается значительное обилие азотфиксирующих ЦБ в сфагновом покрове. ЦБ обитают на поверхности веточек сфагнумов, в пазухах листьев и в межклеточном пространстве (рис. 2, а–с, см. цв. вкладку). За весь период наблюдений на исследованном болоте выявлено 9 видов. Основу формируют гетероцитные ЦБ *Nostoc paludosum* Kütz. ex Born. et Flah., *N. punctiforme* (Kütz. ex Hariot) Hariot, *Microchaete tenera* Thuret ex Born. et Flah., *Anabaena verrucosa* B.-Petersen, *Hapalosiphon pumilus* Kirch. ex Born. et Flah. Эти виды отмечены во всех исследованных пробах на протяжении всего вегетационного периода с ранней весны до поздней осени. В сфагновых ассоциациях отмечено от 116 тыс. до 350 тыс. колоний азотфиксаторов на площади 1 дм² сфагновой дернины (рис. 2, d), доминируют ЦБ *Microchaete*

Таблица 1 / Table 1

Климатические показатели и нитрогеназная активность (NA) ассоциированных со сфагновыми мхами ЦБ для пойменного болота за вегетационный сезон / Climatic indicators and nitrogenase activity of cyanobacteria associated with sphagnum mosses for the floodplain bog during the growing season

Период наблюдений Observation period	Осадки Precipitation	Средняя / Average		УБВ / LSW	WC	NA
		T °C	ФАР PAR			
11.05–27.05	23,7	11,1	400	$\frac{-4,4}{-10,9}$	$\frac{1115}{1040}$	$\frac{1,09}{0,07}$
28.05–13.06	87,0	7,9	285	$\frac{-5,8}{-11,7}$	$\frac{1070}{1060}$	$\frac{0,35}{0,43}$
14.06–16.07	105	18,5	440	$\frac{-6,2}{-15,6}$	$\frac{910}{990}$	$\frac{2,12}{0,70}$
17.07–05.08	0,0	19,1	480	$\frac{-7,0}{-15,8}$	$\frac{860}{1150}$	$\frac{0,85}{0,78}$
06.08–29.08	51,2	14,1	287	$\frac{-7,1}{-13,6}$	$\frac{830}{860}$	$\frac{1,70}{0,65}$
30.08–11.09	1,0	10,6	244	$\frac{-7,4}{-13,0}$	$\frac{885}{970}$	$\frac{0,25}{0,38}$
12.09–26.09	50,7	9,3	136	$\frac{-6,2}{-12,9}$	$\frac{925}{1085}$	$\frac{0,60}{0,13}$
06.10–18.10	23,6	2,4	63	$\frac{-4,6}{-11,1}$	$\frac{990}{1060}$	$\frac{0,04}{0,01}$

Примечания: Осадки – сумма (мм); T °C, ФАР – средние значения в период наблюдений температуры поверхности моховой дернины (°C) и фотосинтетически активной радиации (ммоль/(м² · с)); УБВ – уровень болотных вод (см) в момент измерения; WC – влажность мхов (%), NA – нитрогеназная активность (мг C₂H₄/(м² · ч)) в конце периода наблюдений. В числителе показатели для участков с доминированием *S. riparium*, в знаменателе – с *S. angustifolium*.

Notes: Precipitation – the amount (mm) during the observation period; T °C, PAR – average values during the observation of the temperature of the moss (°C) and photosynthetically active radiation (mmol/(m² · s)); LSW – the level of swamp water (cm) at the time of measurement; WC – moss moisture (%), NA – nitrogenase activity (mg C₂H₄/(m² · h)) at the end of the observation period. In the numerator, indicators for *S. riparium*, in the denominator – with *S. angustifolium*.

Таблица 2 / Table 2

Корреляционная таблица взаимосвязи нитрогеназной активности (NA) с факторами среды
The correlation table of the relationship of nitrogenase activity with environmental factors

Показатели / Indicators		<i>n</i>	<i>R</i>	<i>p</i>
NA	$T_{изм} / T_{meas}$	54	0,84	< 0,0001
NA	WC	37	-0,19	0,291
NA	T_1	54	0,73	0,0001
NA	$\PhiАР_{cp} / PAR_{av}$	54	0,401	0,041

Примечания: $T_{изм}$ °C – температура мха в момент измерения, WC – полевая влажность мхов, T_1 °C, $\PhiАР_{cp}$ – среднесуточные температура мохового покрова и фотосинтетически активной радиации в предшествующие измерениям сутки, *n* – количество измерений, *R* – коэффициент корреляции, *p* – уровень значимости.

Notes: T_{meas} °C – moss temperature at the moment of measuring, WC – field humidity of mosses, T_1 °C, PAR_{av} – average daily temperature of moss cover and photosynthetically active radiation in the previous days, *n* – number of measurements, *R* – correlation coefficient, *p* – significance level.

tenera, *N. paludosum* и *N. punctiforme*. Абсолютным доминантом по обилию на мхах является *N. paludosum*. Реже и не во всех пробах встречаются гетероцитные виды *Fischerella ambigua* (Näg.) Gom., *Anabaena augstumalis* Schmidle, *A. oscillarioides* BoryexBorn. & Flah., *N. kihlmanii* Lemm. Наблюдения за распределением ЦБ на стеблях сфагнов показали, что поселяются они в основном в верхней вегетирующей части мхов.

Многочисленными исследованиями на примере биологических почвенных корочек с доминированием ЦБ было показано, что сезонность, как составная последовательность различных факторов, таких как температура, свет и влажность, определяет основную динамику фиксации азота у ЦБ [10–12]. Авторы отмечают, что важно учитывать эти факторы, как в момент измерений, так и в предшествующий период, до нескольких суток до начала измерений. Для процесса NA значимость вышеперечисленных факторов иерархична и определяется, экологическими условиями местообитания ЦБ.

Результаты измерений экологических параметров и величин NA приведены в таблице 1. Оценено влияние на NA температуры мха в момент измерения ($T_{изм}$) и полевой влажности мхов (WC), среднесуточных значений температуры мохового покрова на глубине 1 см (T_1) и фотосинтетически активной радиации ($\PhiАР_{cp}$) за предшествующие измерениям 2 дня (табл. 2). Корреляционный анализ выявил высокую статистически достоверную связь NA с $T_{изм}$ ($R = 0,84$, $p < 0,0001$) (табл. 2). Сильная связь NA отмечена также со среднесуточной температурой T_1 ($R = 0,73$, $p = 0,0001$). Кроме того, суточные измерения показали значительное влияние ($R = 0,98$) $T_{изм}$ на азотфиксацию ЦБ.

Исследования показали, что NA у ЦБ бриофитных ассоциаций на пойменном болоте на-

блюдается в течение всего вегетационного сезона. Как и ожидалось, максимальные скорости NA отмечали в период значительных осадков и оптимальных температур в начале июля (табл. 2). Результаты максимальных скоростей NA измеренные в сезоне и расчётные сезонные величины представлены в таблице 3.

Для пойменного болота в период проведения измерений наблюдали благоприятное сочетание экологических факторов, оказывающих влияние на NA. Сезонные наблюдения показали, что влажность моховой дернины на исследованном болоте регулируется не атмосферными осадками, а постоянно высоким УБВ на протяжении всего вегетационного сезона (табл. 1). Это обусловлено особенностью гидрологического режима пойменного болота. В результате влажность сфагнумов была постоянно высокой, и этот фактор не был лимитирующим для процесса азотфиксации для исследованного типа болот. Свет также в течение большей части вегетационного периода не относится к ограничивающим факторам для NA вследствие сильно удлинённого светового дня в северных широтах. В течение большей части вегетационного сезона уровень $\PhiАР$ в верхней части моховой дернины был достаточен для обеспечения фотосинтеза и поддержания NA на оптимальном уровне (табл. 1). Из всех исследованных факторов среды сезонный ход NA больше всего согласуется с сезонным ходом температуры. Как показал статистический анализ, определяющим фактором скоростей азотфиксации ЦБ, ассоциированных со сфагновыми мхами в исследованном пойменном болоте, является температура моховой дернины в момент измерений – $T_{изм}$ °C ($R = 0,88$, $p < 0,0001$). Воздействие на скорости NA оказывает также температура мохового покрова (T_1 °C) в предшествующий измерениям день ($R = 0,73$, $p < 0,0001$). Это связано с влиянием

предшествующих температурных условий на фотосинтез ЦБ, в процессе которого они запасают продукты ассимиляции органического вещества, необходимые для энергетического обеспечения процесса НА [10]. На приоритетное значение температуры для процесса азотфиксации в северных регионах указывают многие исследователи [10–12].

Сравнить масштабы НА для пойменного болота в подзоне средней тайги с аналогичными типами болот на Европейском Севере не удалось. Но полученные результаты накопления азота для пойменного болота сопоставимы с результатами для ассоциаций ЦБ со сфагновыми мхами в других арктических и субарктических болотах. За период наблюдений максимальные скорости НА моховой дернины с доминированием *S. riparium* и

S. angustifolium достигали 5,86 и 2,85 мкг $C_2H_4/(г_{сух.в} \cdot ч)$ соответственно (табл. 3). Наши данные по скорости НА у ЦБ, ассоциированных со *S. riparium*, близки с результатами в 138 нмоль $C_2H_4/(г_{сух.в} \cdot ч)$ (3,86 мкг $C_2H_4/(г_{сух.в} \cdot ч)$), полученным для ЦБ ассоциаций этого же вида мха из болот субарктической зоны Швеции [6].

Среднесуточные величины НА для ассоциаций ЦБ с зелёными мхами в бореальных лесах Скандинавии достигают до 460 мкмоль $C_2H_4/(м^2 \cdot сут)$ [13], её авторы отмечают как высокую. Для пойменного болота среднесуточная величина НА для ЦБ в ассоциациях сфагновых мхов была значительно выше и достигала в июле до 1424 мкмоль $C_2H_4/(м^2 \cdot сут)$.

Сравнение сезонных результатов накопления азота в моховом покрове исследованного болота с сезонными и годовыми показа-

Таблица 3 / Table 3

Функциональные показатели цианобактерий, ассоциированных со сфагновыми мхами, для пойменного болота / Functional indicators of cyanobacteria associated with *Sphagnum* mosses for flood plain swamp

Показатель Indicator	Единица измерения Unit of measurement	Диапазон значений Value range
NA _{макс} / NA _{max}	мг $C_2H_4/(м^2 \cdot ч)$ / mg $C_2H_4/(м^2 \cdot h)$	0,78–2,12
	мкг $C_2H_4/(г_{сух.в} \cdot ч)$ / μg $C_2H_4/(g_{dry} \cdot h)$	2,85–5,86
NA _{сут} / NA _{day}	мг $C_2H_4/(м^2 \cdot сут)$ / mg $C_2H_4/(м^2 \cdot d)$	202–1424
	мкмоль $C_2H_4/(г \cdot сут)$ / μmol $C_2H_4/(g \cdot d)$	0,55–4,06
NA _{сезон} / NA _{season}	г $C_2H_4/(м^2 \cdot сезон)$ / g $C_2H_4/(м^2 \cdot season)$	1,28–3,02

Примечание: максимальные в сезоне удельные скорости (NA_{макс}) и суточные значения (NA_{сут}) нитрогеназной активности цианобактерий, сезонные значения нитрогеназной активности (NA_{сезон}).

Note: the maximum specific velocities in the season (NA_{max}) and daily values (NA_{day}) of the nitrogenase activity of cyanobacteria, seasonal values of nitrogenase activity (NA_{season}).

Таблица 4 / Table 4

Сезонные показатели нитрогеназной активности (НА) для ЦБ в ассоциациях со сфагнумами в северных заболоченных местообитаниях / Seasonal indicators of nitrogen fixation of associations of cyanobacteria with *Sphagnum* in the northern wetland habitats

Район исследований Research area	Тип сообществ Community	Сезонные показатели Seasonal indicators	Литературный источник Literary source
Канадская Арктика Canadian Arctic	Тундровые болота Tundra bogs, <i>Sphagnum</i> spp.	1,87–2,46 г N/(м ² · год) (за 103 дня) 20,5 кг N/(га · год) 1.87–2.46 g N/m ² · y (for 103 days) 20.5 kg N/(ha · y)	[14]
Шведская Лапландия Swedish Lapland	Минеротрофные болота Minerotrophic swamps, <i>S. riparium</i>	0.1–6.4 г N/(м ² · год) 0.1–6.4 g N/(m ² · y)	[16]
Север Финляндии Northern Finland	Торфяные болота Peatland stages, <i>Sphagnum</i> spp.	0.1–2.9 г N/(м ² · год) 0.1–2.9 g N/(m ² · y)	[15]
Северо-Восток России Northeast Russia	Пойменное болото Floodplain swamps, <i>Sphagnum</i> spp.	1.51–3.50 г N/(м ² · год) (за 156 дней сезона) 1.51–3.50 g N/(m ² · y) (for 156 days)	данная публикация this publication

телями в других северных регионах приведено в таблице 4. Сезонную НА рассчитывали с использованием конверсионного показателя, равного 0,85, который получен для ассоциаций сфагновых мхов и ЦБ болот Канадской Арктики с использованием $^{15}\text{N}_2$ [14]. С таким конверсионным показателем сезонные значения азотфиксации ЦБ (табл. 3) в пересчёте на N для моховых сообществ пойменного болота составят 1,51–3,50 г N/м² (табл. 4). При этом максимальные величины сезонной НА для пойменного болота выше, чем сезонная НА сфагновых мхов арктических заболоченных лугов [14]. Это объяснимо более южной локализацией нашего района исследований и более продолжительным вегетационным сезоном (156 суток в отличие от 103). Сезонные величины НА исследованного болота сопоставимы с годовыми значениями, полученными для ассоциаций ЦБ мхов в торфяниках Финляндии [15] и минеротрофных болот Шведской Лапландии [16] (табл. 4).

В оценке региональных величин накопления N обычно используют величины, рассчитанные на 1 гектар. Например, для тундровых болот Канады фиксация азота ЦБ, связанными со сфагнунами, составляет 20,5 кг N/(га · год) [14], это существенно выше его поступления с осадками оцениваемое 0,39 кг N/(г · год) [14]. В субарктике в болотах Швеции величины выше и достигают до 90 кг N/(га · год), что также превышает поступление N в экосистемы с осадками 2,2 кг N/(га · год) [17]. Для исследованного пойменного болота сезонные показатели НА в пересчёте на гектар составляют около 15–35 кг N/(га · год), а поступление азота с осадками около 2,7 кг/(га · год).

Заключение

В исследованном пойменном болоте в ассоциациях со сфагновыми мхами отмечено 9 видов diaзотрофных ЦБ. Доминанты сообществ – *Microchaete tenera*, *Nostoc paludosum* и *N. punctiforme*. Для исследованных ассоциаций отмечена высокая азотфиксирующая активность. Выявлена статистически значимая зависимость процесса НА от температуры мохового покрова. Количество фиксированного ЦБ азота значительно выше его атмосферного осаждения. Результаты позволяют говорить о существенном вкладе эпифитных ЦБ сфагновых мхов в фиксацию азота в пойменных болотах таёжной зоны на Европейском Северо-Востоке. Фиксированный

ЦБ азот аккумулируется в сфагновых мхах, стимулируя их рост и накопление биомассы, что в конечном итоге оказывает влияние на накопление органического вещества и динамику углерода в экосистеме болот [6]. Полученные результаты могут быть использованы для расчётов не только сезонной азотофиксирующей активности ЦБ, но и динамики N и C в пойменных болотах подзоны средней тайги в условиях климатических изменений.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-04-00643. Статья опубликована при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-04-20031.

References

1. Lindo Z., Nilsson M.C., Gundale M.J. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude Biogeochemistry carbon balance in response to global change // *Global Change Biol.* 2013. V. 19. P. 2022–2035. doi: 10.1111/gcb.12175
2. Dickson L.G. Constraints to nitrogen fixation by cryptogamic crusts in a polar desert ecosystem, Devon Island, N. W. T., Canada // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2000. V. 32. P. 40–45.
3. Basilier K. Fixation and uptake of nitrogen in sphagnum blue-green-algal associations // *Oikos.* 1980. No. 34. P. 239–242.
4. Gavazov K.S., Soudzilovskaia N.A., Logtestijn R.S., Braster M., Cornelissen J.H. Isotopic analysis of cyanobacterial nitrogen fixation associated with subarctic lichen and bryophyte species // *Plant and Soil.* 2010. No. 333 (1–2). P. 507–517.
5. Elzen E., Berg L., Weijden B., Fritz K., Sheppard L., Lamers L. Effects of airborne ammonium and nitrate pollution strongly differ in peat bogs, but symbiotic nitrogen fixation remains unaffected // *Science of the Total Environment.* 2018. V. 610–611. P. 732–740. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.08.102
6. Berg A., Danielsson A., Svensson B.H. Transfer of fixed-N from N₂-fixing cyanobacteria associated with the moss *Sphagnum riparium* results in enhanced growth of the moss // *Plant Soil.* 2013. V. 362. P. 271–278. doi: 10.1007/s11104-012-1278-4
7. Solheim B., Zielke M. Associations between cyanobacteria and mosses / *Cyanobacteria in symbiosis* / Eds. A.N. Rai, B. Bergman, U. Rasmussen. Kluwer, Dordrecht, 2002. P. 137–152.
8. Komárek J. Cyanoprokaryota III: Nostocales, Stigonematales // *Süßwasserflora von Mitteleuropa.* V. 19/3: Cyanoprokaryota. Springer-Verlag, Berlin, 2013. 548 p.
9. Stewart W.D., Fitzgerald G.P., Burris R.H. *In situ* studies on N₂ fixation using the acetylene reduction technique // *Proceedings National Acad. Sci. USA.* 1967. V. 58. P. 2071–2078.

10. Belnap J. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA // *Biology and fertility of soils*. 2002. No. 35 (2). P. 128–135.
11. Zielke M., Ekker A.S., Olsen R.A., Spjelkavik S., Solheim B. The influence of abiotic factors on biological nitrogen fixation in different types of vegetation in the high arctic, Svalbard // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2002. V. 34. P. 293–299. doi: 10.1080/15230430.2002.12003497
12. Patova E., Sivkov M., Patova A. Nitrogen fixation activity in biological soil crusts dominated by cyanobacteria in the Subpolar Urals (European North-East Russia) // *FEMS Microbiology Ecology*. 2016. V. 92. No. 9. P. 1–9. doi: 10.1093/femsec/fiw131
13. DeLuca T.H., Zackrisson O., Gentili F., Selstedt A., Nilsson M.C. Ecosystem controls on nitrogen fixation in boreal feather moss communities // *Oecologia*. 2007. No. 152. P. 124–130. doi: 10.1007/s00442-006-0626-6
14. Stewart K.J., Coxson D., Grogan P. Nitrogen inputs by associative cyanobacteria across a low Arctic tundra landscape // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2011. V. 43 (2). P. 267–278.
15. Larmola T., Leppänen S.M., Tuittila E., Aarva M., Merilä P., Fritze H., Tiirola M. Methanotrophy induces nitrogen fixation during peatland development // *PNAS*. 2014. V. 111 (2). P. 734–739. doi: 10.1073/pnas.1314284111
16. Basilier K., Granhall U., Stenstrom T.A. Nitrogen fixation in wet minerotrophic moss communities of a subarctic mire // *Oikos*. 1978. No. 31 (2). P. 236–246.
17. Rosswall T., Granhall U. Nitrogen cycling in a subarctic ombrotrophic mire // *Ecological Bulletins*. 1980. No. 30. P. 209–234.