1991 № 12

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

УДК 631.4

© 1991 г.

И. Ф. КОМИССАРОВА, В. Р. ФИЛИН, Н. А. АЛЕХИНА,
И. И. НАУЯЛИС

ИЗМЕНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ СВОЙСТВ ПОЧВ ПОД ВЕДЬМИНЫМИ КОЛЬЦАМИ ПЛАУНОВ

Формирование ведьминых колец плаунов связано с нарастанием зеленой массы в центробежном направлении и отмиранием ее в центростремительном. Отмирание коррелирует с уменьшением содержания гумуса в почве и относительным накоплением аммиачного азота. Активность ферментов пероксидазы и уреазы повышается незначительно, и с ними нельзя связывать причину формирования колец.

Некоторые плауны, растущие на бедных почвах в сосняках, на вересковых пустошах, по берегам озер и окраин болот в замеренной зоне, образуют так называемые ведьмины кольца, или круги. Кольца представляют собой клоны, возникшие в результате центробежного роста и вегетативного размножения плагиотропных осей — ползучих побегов или корневищ из одной или нескольких рядом расположенных точек, где выросли заростки, а затем появились проростки. Ползучие побеги и корневища плаунов ветвятся дихотомически (вильчато), и, теоретически, после множества повторных дихотомий некоторые из конечных ветвей должны вернуться на то место, где появился проросток, но в природе большинство плагиотропных осей растут лишь в одну сторону — центробежно. Постепенное отмирание осей приводит к образованию довольно широких (до 1,5—3 м) замкнутых или незамкнутых полос, размеры и очертания которых меняются, отражая реакцию растений на окружающие условия. Перед фронтом расширяющегося кольца располагается типичный для данной ассоциации растительный покров, У внутренней границы кольца образуется зона истощенной почвы, на которой, как правило, не встретишь травянистых растений, мхов и лишайников. Поэтому «поворачивающие» обратно и попадающие в неблагоприятные условия минерального питания плагиотропные оси быстро прекращают рост, и активно растут лишь те оси, которые внедряются на еще не освоенную плауном территорию перед фронтом кольца. Ведьмины кольца свойственны также некоторым грибам, которые, являясь гетеротрофами, используют в качестве источника энергии органическое вещество почвы. Этот же источник энергии используют, в конечном счете, и живущие под землей в симбиозе с грибами заростки плаунов. Не идентифицированные эндофитные грибы были обнаружены и в спорофитах некоторых видов плаунов [21]. По-видимому, спорофиты плаунов, как и спорофиты некоторых сосудистых споровых растений, являются факультативными микотрофами [11, 16, 26].

Увеличение содержания подвижных форм питательных элементов (N, P, K, Fe, Mn) под ведьминими кольцами некоторых плаунов позволило предположить, что под кольцом происходит усиление процессов разложения органического вещества почвы [28]. Хотя авторы и обнаружили многочисленное количество гиф вокруг корней плаунов, выходящих из корней гиф найдено не было, поэтому не удалось выяснить, связано ли изменение подвижности минеральных элементов в почве под кольцом с выделением корней самого плауна или с деятельностью эндотрофных грибов. Впоследствии была предпринята попытка выявить механизм минерализации органического вещества почвы с помощью определения биохимической активности некоторых ферментов [27]. Было установлено, что в почве в зонах активного роста побегов некоторых плаунов возрастает интенсивность выделения CO_2 и увеличивается активность инвертазы, целлулазы, полигалактуроназы и особенно пероксидазы. По сравнению с контрольным участком активность пероксидазы возрастает в 4 раза.

Работнов [14], исследуя ведьмины круги, образованные грибами, отметил накопление в тканях растений, произрастающих в зоне роста грибов, большое количество нитратов и отсутствие или незначительное количество нитратов в растениях, растущих внутри кольца или вне его. Обычно полагают, что при узком соотношении C : N минерализация опада и аммонификация идут настолько энергично, что лишь часть образовавшегося аммония поглощается корнями растений и микроорганизмами, а остальная часть превращается в нитраты. Вспышка нитрификации под ведьминими кольцами, согласно Работнову [15], возможно, происходит потому, что грибы, используя органическое вещество почвы, сужают интервал между C и N и, следовательно, растения, растущие около грибов, накапливают нитраты. Если в основе образования ведьминых колец плаунами лежит механизм, связанный с деятельностью грибов-симбионтов, использующих органическое вещество почвы, то не исключено, что и под ведьминими кольцами плаунов также происходит сужение отношения C : N, в результате чего усиливается нитрификация, а это, в свою очередь, может быть причиной активного роста побегов плаунов. Для проверки предположения о механизме обогащения почвы под ведьминими кольцами плаунов основными питательными элементами были проведены исследования по изучению пространственного изменения их верхних горизонтов.

Материал и метод. Материал собран в Варенском лесничестве ЛитССР, где образование ведьминых колец плаунами в сосняке лишайниковом на бедной песчано-подзолистой почве — явление довольно обычное [12]. Изучены 4 кольца, два из которых образованы плауном сплюснутым (Lycopodium complanatum L.), одно — плауном булавовидным (L. clavatum L.) и одно — плауном трехколосковым (L. tristachum Ruchi). Далее в таблицах и тексте эти кольца обозначены соответственно Lcml, Lcm2, Lcl., Ltr. Примерный возраст колец, рассчитанный на основе измерения диаметра кольца и определения величины годичного прироста плагиотропных осей, составляет для Lcml, Lcl, Ltr 50—70 лет, для Lcm2 — около 100 лет. Подробные данные о структуре колец этих видов приведены в статье Науялиса [11]. Плауну трехколосковому свойственны корневища, залегающие в почве на глубине 5 см, остальным двум видам — ползучие побеги, которые у плауна сплюснутого часто скрываются в подстилке и напоминают корневища. От плагиотропных осей отходят восходящие надземные побеги ограниченного роста. После ряда последовательных дихотомий они приступают к спороношению, а затем отмирают. Спустя некоторое время отмирает и плагиотропная ось, от которой они отходили.

Соответственно кольцо можно разбить на три хорошо выделяемые визуально зоны: 1) зона В шириной около 1МО — земля покрыта покровом из вегетативных восходящих побегов, сеть из плагиотропных осей в начале зоны довольно рыхлая, в конце — частая; 2) зона С шириной 30—40 см — над землей возвышается плотный валик из вегетативных и спороносных побегов, сеть плагиотропных осей частая; 3) зона О шириной 1—1,5 м — зона отмирания побегов. Третья зона разбита, начиная с периферии кольца, на три подзоны: 01 — подзона начинающих отмирать спороносных побегов (верхушки их желтеют, но основания зеленые); 02 — подзона мертвых (желтых) восходящих побегов, прикрепляющихся к еще живым плагиотропным осям; 03 — подзона пожухлых восходящих и мертвых плагиотропных осей. Зоны В и С можно назвать зонами активного роста побегов, зону О — зоной деградации. Контрольные образцы почвы (далее в тексте и таблицах индекс К) взяты в 3—5 м перед фронтом кольца.

Отбор образцов подстилки (гор. АО) до глубины 2(3) см и гор. А1 с глубины 2(3) —7 см проводили по двум условным радиусам в каждом кольце. В среднем на каждую выделенную зону приходилось по 6—8 образцов почвы и подстилки. В кольце Lcm2 маломощная подстилка располагалась небольшими редкими пятнами, поэтому анализировали в основном гор. А1. При определении содержания органического углерода в образцах гор. А1 проведено разделение органического вещества на фракции, для чего образцы центрифугировали в тяжелой жидкости — CdI_2/KI (1/1). Всплывшие полуразложившиеся остатки удаляли, а в осадке, органическое вещество которого считали гумусом, определяли содержание углерода по методу Тюрина и азота по Кьельдалго. В образцах гор. А1, не подвергавшихся фракционированию, определяли содержание углерода органического вещества по методу Тюрина, а в подстилках — путем прокаливания.

По количеству выделяемого из почвы в атмосферу CO_2 можно косвенно получить представление о содержании органического вещества в верхних горизонтах почвы [5] и об изменении биологической активности почвы. Интенсивность выделения с поверхности почвы CO_2 (подстилка не удалялась) непосредственно в поле во всех зонах и на контрольных участках определяли методом адсорбции [8] в 5-кратной повторности.

Проведена также оценка распределения в образцах общего азота органического вещества почвы, а также его минеральных и легкогидролизуемых форм. Анализ содержания общего азота выполнен, как отмечалось выше, по Кьельдалю, количество аммиачного азота определяли в вытяжке 0,1 н. HCl с последующей окраской реактивом Несслера; нитратного — дисульфеноловым методом. Содержание легкогидролизуемого азота и подвижных форм P, K и Fe определяли в вытяжке 0,2 н. HCl: P — фотоколориметрически, а K, Fe — на пламенном спектрофотометре. Активность уреазы и пероксидазы в гор. А1 и подстилке определяли по методу Галстяна. Содержание нитратного и аммиачного азота в растительных образцах проводили по методу Магницкого. Результаты всех анализов обработаны статистически.

Результаты. Содержание легкогидролизуемого азота в гор. А1 в зоне С в подзонах 01, 02 колец больше, а в подзоне 03 меньше, чем в почве контрольных участков (рис. 1). В подстилке под кольцом содержание легкогидролизуемого азота по сравнению с контрольными участками увеличивается с зоны С, и это превышение над фоном прослеживается до подзоны 02. Содержание K_2O в гор. А1 во всех зонах колец больше, чем в контроле, а в подстилке характерно лишь для зон В и С. Содержание P_2O_5

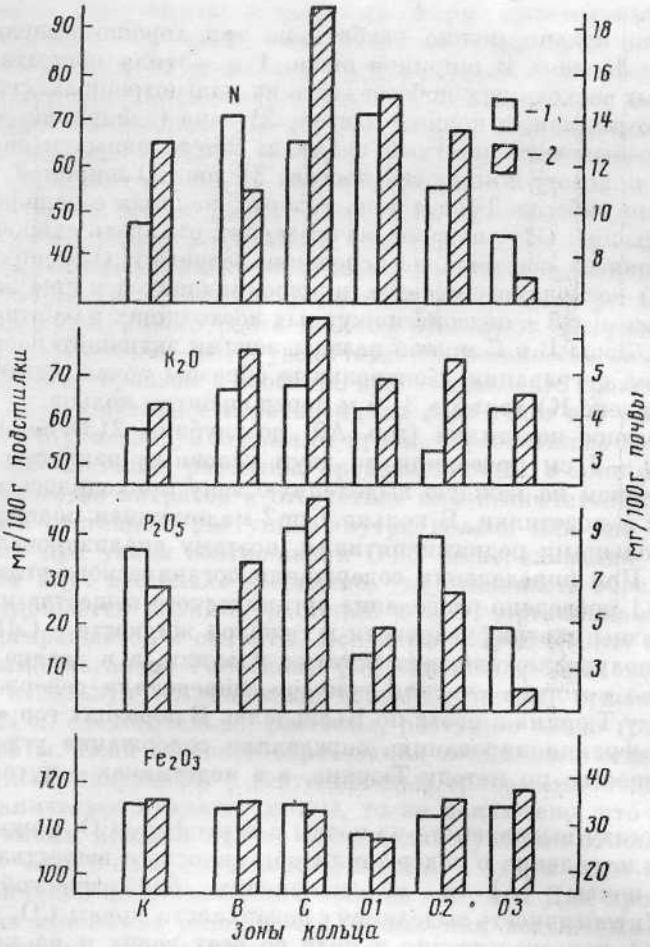

Рис. 1. Распределение содержания некоторых подвижных форм питательных элементов в почве и подстилке по зонам колец. *1* - гор. АО, *2* - гор. А1

в подстилке зон В, С и подзоны 02 больше, чем в подстилке контрольных участков, а в гор. А1 это превышение отмечается в зонах С и В. Содержание подвижных форм Fe в подстилке и гор. А1 в зонах колец не отличается от фонового участка.

По сравнению с контролем содержание нитратного азота в подстилке колец увеличивается, начиная с зоны С, и уменьшается по сравнению с фоновым уровнем в подзоне 02, а содержание аммонийного азота превышает фоновый уровень в подзонах 02 и 03 (рис. 2). Общее количество минерального азота в подстилке по сравнению с контролем увеличивается начиная с зоны С, и это увеличение прослеживается до центра кольца. К сожалению, мы не имеем данных но содержанию обеих форм азота в тканях растений во всех зонах колец, но те данные, что получены по зонам С и 01, позволяют отметить, что содержание минерального азота в растениях не отражает тенденции к увеличению или уменьшению какой-либо формы в подстилке (рис. 2, табл. 1). Динамика содержания нитратно-

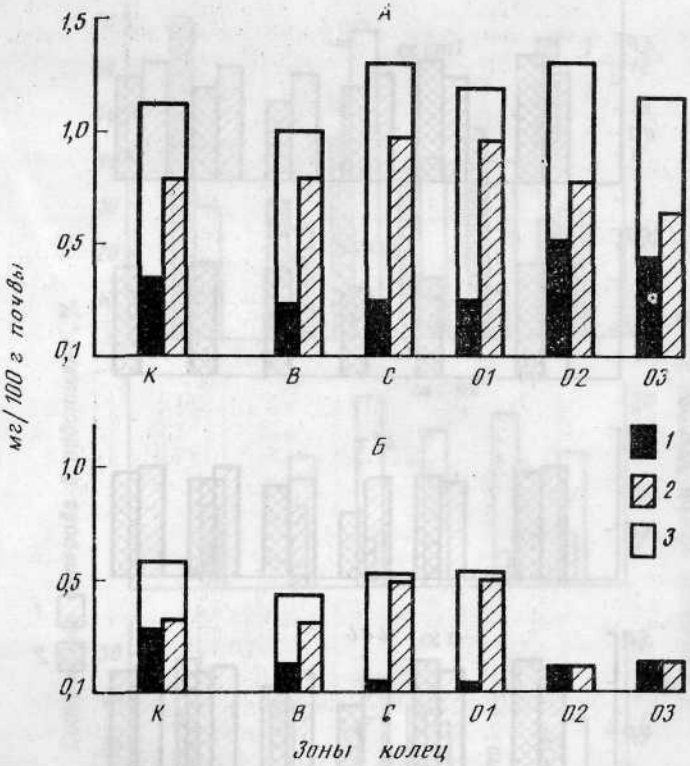

Рис. 2. Распределение содержания минеральных форм азота: *1* — аммонийного ($N\text{-}NH_4$); *2* - нитратного ($N\text{-}NO_3$); *3* - минерального азота ($N\text{-}NH_4+N\text{-}NO_3$) в почве и подстилке (*А* - гор. АО, *Б* - гор. А1) по зонам колец (Lcml)

го азота в гор. А1 несколько напоминает динамику этой формы азота в подстилке, количество же аммонийного азота и суммарное содержание обеих форм в почве всех зон кольца ниже, чем в почве контрольного участка.

Практически во всех зонах колец трех видов наблюдается некоторое увеличение кислотности подстилки по сравнению с контрольным участком (рис. 3).

Органического углерода в подстилке колец по сравнению с контрольными участками содержится меньше, но какой-либо общей для всех видов тенденции в изменении этого показателя в пределах колец проследить не удается, за исключением того, что в зоне В углерода в подстилке содержится всегда меньше, чем в подстилке контрольного участка, а у внутренней границы кольца оно минимально (рис. 4). Что касается содержания углерода в гор. А1 под кольцом, то результат анализа сильно зависит от способа подготовки образцов к анализу. Во фракционированных тяжелой жидкостью образцах содержание углерода меньше, чем в образцах, не подвергшихся такой обработке. При этом содержание углерода в образцах, не прошедших обработку тяжелой жидкостью, может быть меньше или больше, чем в образцах контрольных участков. Содержание углерода в образцах, прошедших обработку, начиная с зоны В и до подзоны 02 для колец Lcml и Lcm2 уменьшается в 1,5—2 раза, а в

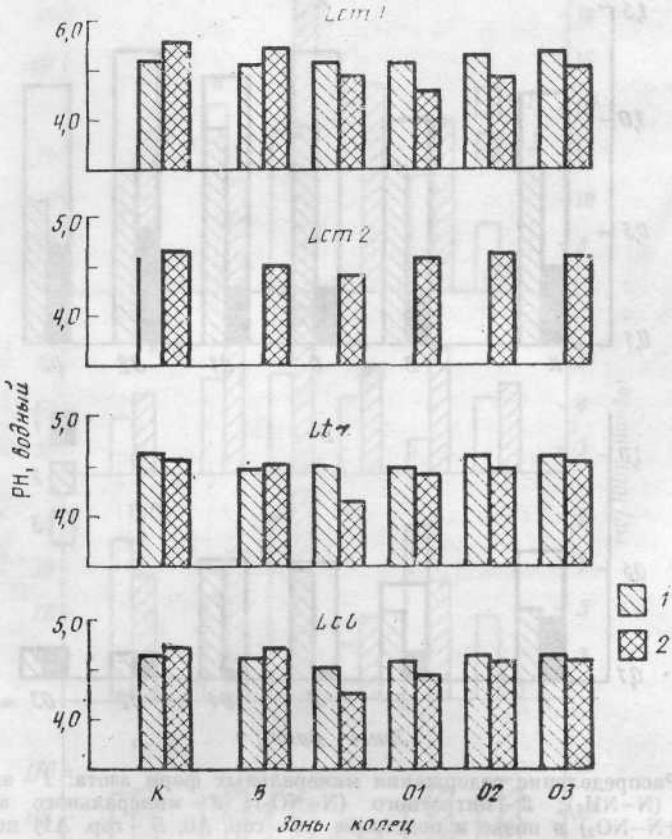

Рис. 3. Изменение кислотности почвы и подстилки по зонам колец: *1* - гор. АО, *2* - гор. А1

зоне 03 увеличивается и даже может превышать фоновый уровень (Lcml) (табл. 2). Для колец Ltr и Lcl уменьшение содержания углерода отмечается только в зоне С (рис. 4).

Содержание общего азота в подстилке и в гор. А1 изучено в кольцах Lcml и Lcm2. По сравнению с контрольными участками содержание общего азота в подстилке кольца Lcml уменьшается начиная с зоны В, и эта тенденция прослеживается до подзоны 02 включительно; в подзоне 03 количество общего азота несколько увеличивается, но не достигает уровня содержания в контрольном участке (табл. 2). Содержание азота в гор. А1 в зоне С и подзоне 01 немного (кольцо Lcm2) или заметно (кольцо

Таблица 1

Содержание минеральных форм азота в побегах плауна L. complanatum L.

Содержание азота, мг/кг сухого вещества	Зоны кольца		Содержание азота, мг/кг сухого вещества	Зоны кольца	
	G	O		C	O
$N\text{-}NO_3$	0,11'	0,18	$N\text{-}NH_4$	0,23	0,15

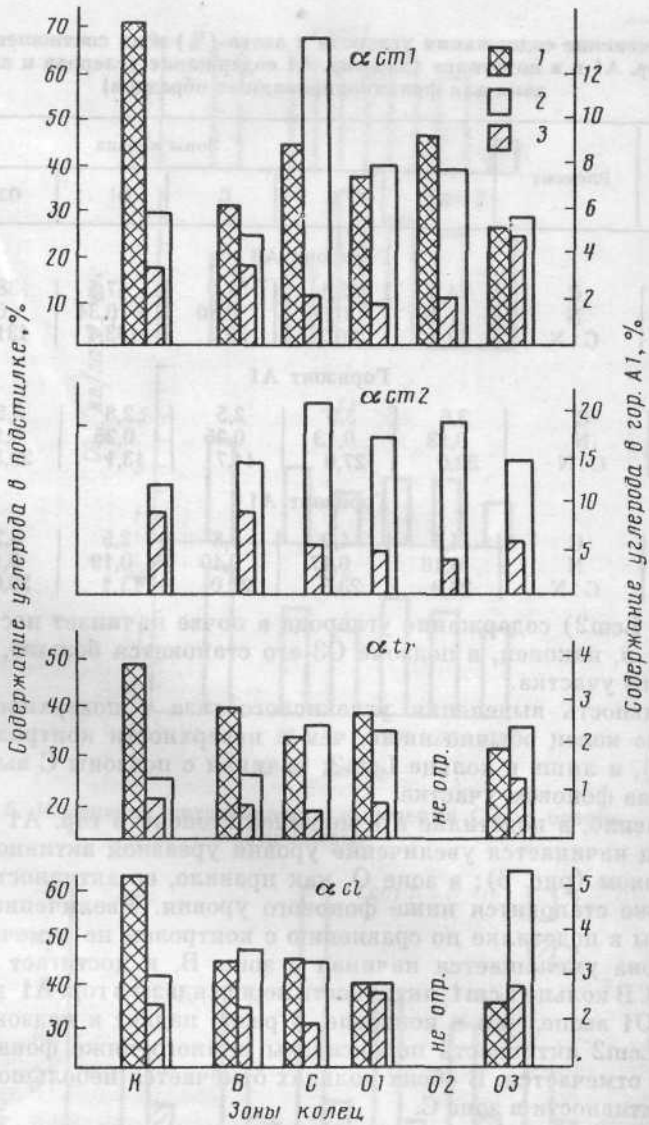

Рис. 4. Содержание углерода (%) органического вещества почвы и подстилки по зонам колец плаунов. *1* — гор. АО; *2*— гор. А1 (образцы, не обработанные тяжелой жидкостью); *3* - гор. А1 (образцы, обработанные тяжелой жидкостью)

Lcml) больше, чем в почве контрольных участков; в остальных зонах оно практически находится на уровне фона.

Содержание органического углерода в образцах подстилок кольца Lcml по сравнению с подстилкой контрольного участка уменьшается начиная с зоны В, и достигает минимума в подзоне 03 (рис. 4, табл. 2). Содержание углерода в гор. А1 в кольцах Lcml и Lcm2 по сравнению с фоном также уменьшается начиная с зоны В. Эта тенденция прослеживается лишь до начала зоны О, а начиная с подзоны 01 (кольцо Lcml) или

Таблица 2

Изменение содержания углерода и азота (%) и их соотношения в гор. А1 и в подстилке (для гор. А1 содержание углерода н азота дано для фракционированных образцов)

Индекс кольца	Элемент	Зоны кольца					
		К	В	С	О1	О2	О3
		Горизонт АО					
Lcm1	С	74,5	55,1	51,0	47,5	38,0	28,5
	N	1,20	0,96	0,86-	0,34	0,34	0,41
	С:N	62,1	56,2	59,3	163,4	131,0	81,3
		Горизонт А1					
	С	3,6	3,0	2,5	2,8	3,5	3,8
	N	0,13	0,13	0,25	0,25	0,14	0,14
	С:N	32,0	27,0	11,7	13,1	29,3	31,8
		Горизонт А1					
Lcm2	С	4,5	4,0	3,8	2,5	3,2	5,0
	N	0,16	0,17	0,19	0,19'	0,16	0,16
	С:N	26,9	23,5	20,0'	13,1	20,0	31,2

02 (кольцо Lcm2) содержание углерода в почве начинает постепенно увеличиваться, и, наконец, в подзоне О3 его становится больше, чем в почве контрольного участка.

Интенсивность выделения углекислого газа с поверхности почвы в большинстве колец обычно ниже, чем с поверхности контрольных участков (рис. 5), и лишь в кольце Lcm2; начиная с подзоны С выделение $CO_г$ выше, чем на фоновом участке.

Как правило, в подстилке и в меньшей степени в гор. А1 в некоторых зонах колец начинается увеличение уровня уреазной активности по сравнению с фоном (рис. 6); в зоне О, как правило, ее активность снижается и часто даже становится ниже фонового уровня. Увеличение активности пероксидазы в подстилке по сравнению с контролем не отмечено (рис. 7); напротив, она уменьшается начиная с зоны В, и достигает минимума в подзоне О3. В кольце Lcml активностьпероксидазыв гор. А1 в зонах В, С и подзоне 01 выше, чем в контроле, и резко падает в подзонах 02 и О3. В кольце Lcm2 активность пероксидазы немного ниже фона, резкого ее падения не отмечается. В обоих кольцах отмечается небольшой пик пероксидазной активности в зоне С.

Обсуждение результатов. Пышные заросли вегетативных и спороносных побегов в пределах ведьминых колец плаунов булавовидного, сплюснутого и трехколоскового на фоне скудной травянистой растительности сосняков свидетельствуют о том, что, произрастая на бедных песчаных почвах, плауны тем не менее, не испытывают недостатка в основных питательных элементах, в том числе в N, P и K. Поглощение этих элементов из почвы, казалось бы, должно было привести к еще большему ее обеднению. Тем не менее опубликованные данные [27, 28] и результаты проведенного нами исследования свидетельствуют о том, что в образцах подстилки и гор. А1 почвы, взятых из-под ведьминых колец, содержание подвижных форм N, P и K по сравнению с фоновым уровнем не только не уменьшается, но даже заметно увеличивается. Поступление этих элементов в большом количестве в почву в результате смыва с надземных побе-

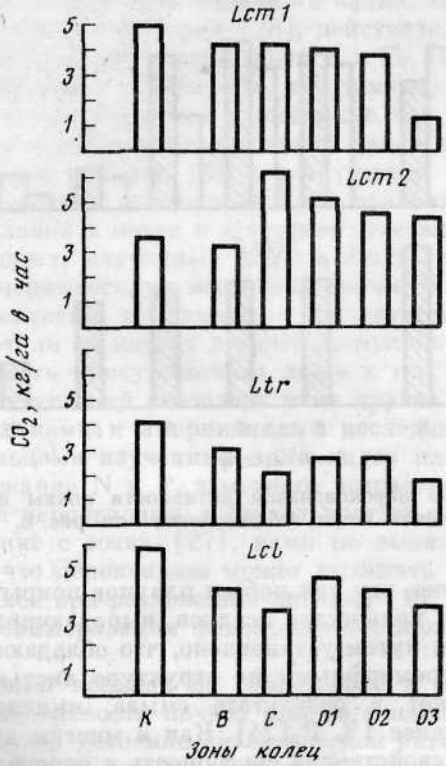

Рис. 5. Изменение интенсивности выделения CO_2 с поверхности почвы

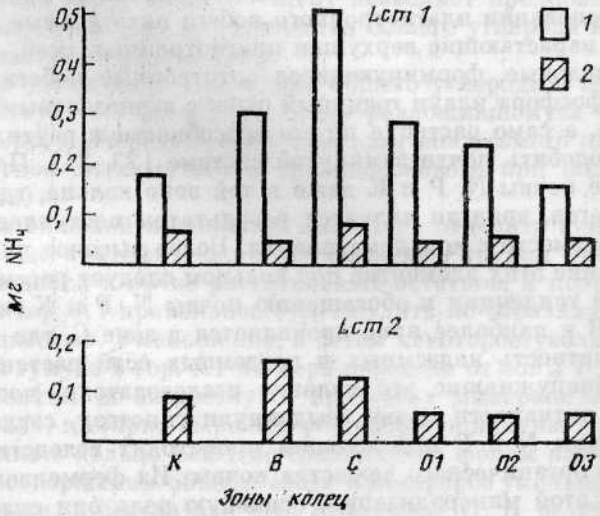

Рис. 6. Изменение урезаной активности (мг NH_4 в 10 г образца за 24 часа) почвы и подстилки по зонам колец. *1* - гор. АО; *2* - гор. А1

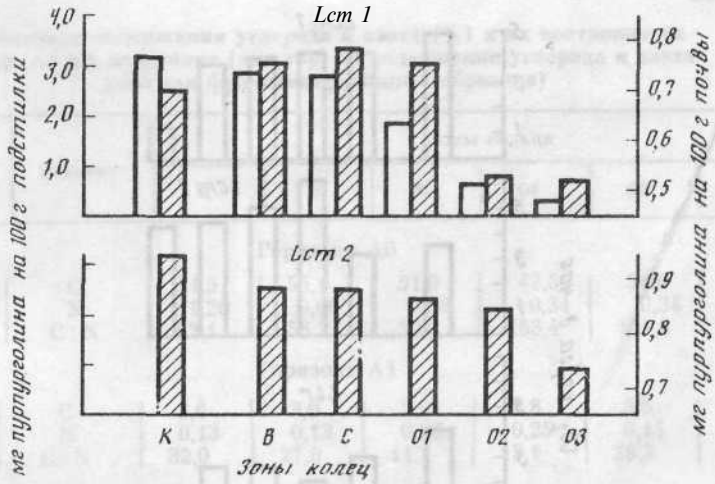

Рис. 7. Изменение пероксидазной активности почвы и подстилки по зонам колец. Обозначения - см. рис. 6.

гов плаунов исключено, так как побеги плаунов покрыты мощной кутикулой и очень узкие, а количество осадков, выпадающих в виде дождя, не так велико. Опытным путем установлено, что обладающий более крупными, но столь же ксероморфными по структуре листьями плаун баранец (L. selago L.) теряет в результате смыва, имитирующего обильные (2000 мм) осадки, менее 1% P [24]. Как и многим другим многолетним растениям, плаунам свойственна способность к перераспределению ресурсов в пределах особи, проявлением чего является реутилизация необходимых организму веществ. При этом находящиеся в подвижной форме в окончивших свой рост и отспороносивших ортотропных побегах, а также в стареющем основании плагиотропного побега питательные элементы передвигаются в нарастающие верхушки плагиотропных осей, откуда затем поступают в молодые, формирующиеся ортотропные побеги. По степени реутилизации фосфора плаун годичный схож с вечнозелеными двудольными растениями, а само растение по его способности к реутилизации N, P и K можно уподобить почти замкнутой системе [23, 24]. Поэтому заметное обогащение почвы N, P и K даже в той зоне кольца, где происходит отмирание побегов, вряд ли является результатом поступления этих элементов в почву вместе с «опадом» плауна. Более высокое по сравнению с фоном содержание этих элементов под кольцом следует рассматривать как проявление той тенденции к обогащению почвы N, P и K, которая намечается в зоне B и наиболее ярко проявляется в зоне C, где наблюдается наибольшая плотность надземных и подземных осей растения [12].

Впервые обнаружившие это явление исследователи, после изучения биологической активности почвы, выдвинули гипотезу, согласно которой обогащение почвы N и P под кольцом происходит вследствие усиления минерализации органического вещества почвы. Из ферментов, принимающих участие в этой минерализации, основную роль они склонны приписывать пероксидазе [26]. Увеличение количества доступного калия под кольцом связывают с выделением гриба-эндосимбионта или выделением корней самого плауна (в том числе и выделением пероксидазы) [27, 28]. Эти выделения, растворяя и хелатируя железо из минеральных частиц

почвы, увеличивают доступность обменного калия. На гистограммах, приведенных в работе Стоуна и Торпа [28], действительно прослеживается прямая и тесная связь между содержанием K и Fe, Полученные нами данные (рис. 1) не позволяют утверждать, что динамика K_2O прямо связана с изменением количества Fe_2O_3 как в подстилке, так и в гор. A1 под кольцом. Но отсутствие в данном случае такой связи еще не означает, что предположение Стоуна и Торпа [28] о разрушении минеральных частиц почвы не верно. Во-первых, содержание Fe_2O_3 зависит от окислительно-восстановительных условий в почве и в течение вегетации может сильно меняться [6]. Во-вторых, изученные нами в Литве почвы отличаются от почв, изученных американскими исследователями. В работах иностранных ученых [26, 27] описаны торфянистые среднесуглинистые почвы, в то время как мы работали на почвах легкого гранулометрического состава и слабая оторфованность присутствовала лишь в гор. АО. Видимо, что несходство почвенных условий сказалось и на других различиях в результатах проведенных им ми и американцами исследований. Так, несмотря на то, что под кольцами изученных нами видов плаунов и наблюдается повышенное содержание N и P, заметного возрастания (по сравнению с фоном) активности пероксидазы, с деятельностью которой связывают это обогащение Спалдинг с соавт. [27], нами не выявлено. В связи с этим следует отметить, что пероксидаза может вызывать деполимеризацию веществ, появляющихся при разложении лигнина [18, 25], она также участвует в реакциях полимеризации фенольных составляющих при гумусообразовании [12].

В изученных нами кольцах не обнаружено и заметного увеличения выделения CO_2 с поверхности почвы, что, по мнению Спалдинга с соавт.. [27], должно отражать усиление биологической активности почвы. Более того, в изученных нами кольцах отмечено уменьшение выделения $C0_2$ по сравнению с фоном. Содержание общего углерода в верхних горизонтах почвы и выделение CO_2 с поверхности почвы связаны между собой, величина показателя корреляции (г=0,72) позволяет предполагать, что выделение CO_2 скорее зависит от количества общего углерода в субстрате, *чей* от интенсивности его разложения.

Некоторое увеличение количества общего углерода в подстилке в зоне О свидетельствует о том, что на смену разложившемуся опаду растений сосняка (в первую очередь сосны) приходит опад самого плауна (мертвые веточки плаунов сплюснутого и трехколоскового при подсыхании легко обламываются).

Обработка тяжелой жидкостью позволяет отделить гумус почвы от не утративших еще анатомического строения, но с трудом различимых визуально находящихся в почве растительных остатков, и поэтому о содержании гумуса в гор. A1 правильнее будет судить по образцам, обработанным тяжелой жидкостью. Уменьшение, а затем некоторое увеличение содержания углерода гумуса в гор. A1 по мере перехода от зоны В к зоне О может свидетельствовать, по-видимому, о процессах минерализации гумусовых веществ в зонах, где ярко выражен рост побегов плауна.

В подстилке в кольце Lcml по сравнению с фоном наблюдается резкое уменьшение содержания общего азота и некоторое уменьшение количества общего углерода, в результате чего отношение C : N резко увеличивается в начале зоны О. В то же время количество общего азота в гор. A1 в зоне С и в начале зоны О несколько увеличивается по сравнению с его фоновым уровнем, а количество общего углерода слегка уменьшается, в результате чего происходит сужение отношения C/N. Не исключено, что в под-

стилке активнее, чем в гор. А1, идет процесс разложения азотсодержащих соединений, увеличение же по сравнению с фоновым уровнем количества этих соединений в гор. А1 в зоне С и подзоне 01 кольца Lcral, по-видимому, связано с разложением корневых частей тех травянистых растений, которые росли в сосняке и не выдержали конкуренцию с плауном при наступлении на них ведьминого кольца. Чрезвычайной разреженностью травянистого покрова в сосняке, где найдено кольцо Lcml, можно объяснить тот факт, что количество общего азота в гор. А1 под кольцом по сравнению с фоновым уровнем практически не изменяется.

Для тех зон кольца Lcml, где наблюдается высокое отношение C/N в подстилке и низкое — в гор. А1, характерно увеличение содержания как легко гидролизуемого азота (рис. 1), так и его минеральных форм (рис. 2). При этом наблюдается увеличение содержания нитратной формы азота, что свидетельствует о предшествующей этому увеличению интенсивной минерализации опада и аммонификации. В связи с этим следует отметить усиление уреазной активности в подстилке, что может косвенно свидетельствовать об интенсивной деятельности грибов и аммонифицирующих бактерий [2, 7, 9].

Заметно увеличение количества нитратов в подстилке в зоне С и подзоне 01, где отношение C/N значительно увеличивается, и в гор. А1 тех же участков кольца, где отношение C/N в несколько раз меньше, поэтому увеличение уреазной активности в почве не позволяет согласиться с Работновым [13] в том, что вспышка нитрификации в ведьминых кольцах грибов связана с сужением отношения C/N в органическом веществе почвы под действием грибов. Увеличение количества нитратов в подстилке и гор. А1, на наш взгляд, скорее связано с другим фактором, отмечаемым Работновым,— слабой пронизанностью корнями верхнего горизонта почвы. Действительно, сосудистых травянистых растений в пределах кольца нет, корни же самих плаунов образуются в сравнительно небольшом числе и при этом своеобразно устроены. Образующийся корень первого порядка, не ветвясь, пробивает верхний, часто пересыхающий слой почвы и, лишь достигнув влажного горизонта, начинает ветвиться. На его ответвлениях при этом развиваются корневые волоски. При этом большая часть разветвлений корня приходится на зону С и прилегающие к ней участки зоны В.

Хотя нередко считают, что нитрификация усиленно идет на почвах с pH ниже 5,5, полученные нами данные по кислотности почвы скорее подтверждают точки зрения тех авторов, которые считают, что достоверной связи между нитрификацией и pH почвы нет {14]. Увеличение кислотности почвы в зонах активного роста побегов должно стимулировать поглощение плауном аниона $N0_3$, а уменьшение кислотности в зоне отмирания—катиона NH_4 [3, 10]. Содержание нитратов в побегах, взятых из зоны С, почти в 2 раза больше, чем в побегах подзоны 01 (табл. 2). Известно, что накопление нитратной формы азота в растениях не вызывает каких-либо заметных побочных явлений, кроме усиления роста вегетативной массы. И наоборот, избыточное поступление аммиачной формы азота в растения при недостатке углеводов приводит к гибели растений [3, 10]. Не исключено, что более интенсивное поступление катиона NH_4 в побеги плауна в подзоне 01 ускоряет естественное старение клеток растений плауна. Отмечено, что аммиачный азот может являться ингибитором роста грибов [16], но, поскольку содержание $N—NH_4$ в подстилке в подзоне 02 кольца Lcml лишь незначительно превышает фоновый уровень,

вряд ли можно говорить о существенном подавлении роста грибов в этой зоне.

Полученные данные не позволяют объяснить обогащение почвы под ведьминими кольцами плаунов N и P только лишь действием ферментов (в первую очередь пероксидазы), выделяемых молодыми корнями плауна при заражении их гифами гриба.

В пользу пероксидазной гипотезы, по мнению Спалдинга с соавт. [27], свидетельствует не только обнаруженное ими заметное увеличение пероксидазной активности в начале кольца, но и тот факт, что в зоне, где только начинают формироваться корни, в почве обнаруживается высокая активность полигалактуроназы — фермента, свидетельствующего о мацерации растительных тканей. Правда, эти авторы сами отмечают слабость выдвинутой ими гипотезы, так как обычной функцией полигалактуроназы является мацерация тканей хозяина при проникновении патогена, а не-идентифицированным геном [21]. Тем не менее мацерация под кольцом, очевидно, имеет место, но наступает она не в момент проникновения гриба в начинающий расти корень, а несколько позже.

Уже отмечалось, что корневые волоски у плаунов появляются лишь после того, как корень начинает ветвиться. Неветвящаяся же базальная часть (корень первого порядка), иногда в несколько сантиметров длиной, изначально покрыта остатками корневого чехлика и имеет мощную кору, внутренняя зона которой при созревании состоит из толстостенных склерифицированных мертвых клеток [4]. Только после формирования этих клеток внешний по отношению к ним слой коры как бы слущивается и может подвергаться процессам бактериального и грибного разрушения (в том числе мацерации). Через склерифицированную внутреннюю зону коры гифы грибов не проникают, а если у плаунов иногда и отмечается наличие микоризы [16, 26], то образование ее возможно лишь на корнях второго и более высоких порядков, в нескольких сантиметрах от поверхности почвы, там где почва сохраняется постоянно достаточно влажной.

Наше исследование почвы под ведьминими кольцами резкого повышения активности пероксидазы не выявило. Возможно, на пероксидазную активность как-то влияют микроклимат и состав почвы, и в первую очередь содержание в ней органического вещества. Показано, что последний фактор нередко имеет решающее значение в обеспечении почвы азотом. Так, в полынной степи на участках, бедных органическими веществами, степень минерализации азота не повышается даже при улучшении микроклимата почвы [22]. Представляется, что в основе обогащения почв N и P под ведьминими кольцами лежит более сложный механизм, связанный с деятельностью многочисленных организмов, находящихся в симбиотических (в широком смысле) отношениях между собой,— самого плауна, оплетающих и проникающих иногда в его корни и пронизывающих верхние горизонты почвы грибов и обитающих в ризосфере и в этих горизонтах микроорганизмов, среди которых важную роль играют как автотрофные, так и гетеротрофные нитрификаторы. Грибы, используя органическое вещество почвы и одновременно обогащая ее P, готовят субстрат для нитрификации. Не исключено, что некоторые грибы на кислых почвах и сами могут проявлять себя как нитрификаторы [2. 20, 29]. Выделения грибов и корней плауна, вероятно, увеличивают доступность обменного K. Обогащение почвы N, P, K и другими элементами позволяет плауну разлить большую массу побегов и подавить конкурентов, отмершие части которых также будут использованы в конечном счете грибами. По мере

истощения источника углеродного питания в почве — гумуса снижается и интенсивность поступления N и P в почву. К этому моменту начинают отмирать побеги плауна, продолжительность жизни которых генетически детерминирована. Не исключено, что химический состав поступающих в подстилку остатков плаунов как-то влияет на процессы ее разложения, возможно, тормозя их. По мере восстановления уровня содержания органических соединений в почвах вновь возникают благоприятные для жизни всех компонентов симбиоза условия, в везультате чего могут образовываться ведьмины кольца, вставленные одно в другое [12]. Интервал между такими кольцами и величина годичных приростов плагиотропных осей позволяют рассчитать примерное время, за которое почва восстанавливает качества, позволяющие плаунам вновь поселиться на ней.

Список литературы

1. *Авдонин Н. С.* Агрохимия. М.: Изд-во МГУ, 1982. .354 с.
2. *Бабьева И. П., Зенова Г. М.* Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 1983. 248 с.
3. *Барбср С. А.* Биологическая доступность питательных веществ в почве. М.: Наука, 1988. 375 с.
4. *Воронина Р. А.* Строение стеллы в корневых системах у некоторых видов плаунов//Бот. журн. 1981. Т. 66. № 12. С. 1741-1750.
5. *Гришина Л. А., Моргун, Л. В.* Динамика содержания CO_2 в приземистом слое воздуха агроценозов Валдая // Вести. МГУ. Сер. почвовед., 17. 1978. С. 3-7.
6. *Зайдельман Ф. Р.* Подзоло- и глееобразование. М.: Наука, 1974. 205 с.
7. *Егорова С. В.* Влияние базидиальных грибов на микоризу подстилок хвойных пород//Микология и фитопатология. 1968. Т. 2. Вып. 1. С. 3-7.
8. *Карпачевский Л. О.* Пестрота почвенного покрова в лесных биогеоценозах. М.: Изд-во МГУ, 1977. 421 с.
9. *Кретович В. А.* Биохимия растений. М.: Высш. шк. 1986. 502 с.
10. *Либберт Э.* Физиология растений. М.: Высш. шк. 1976. 498 с.
11. *Максимова Т. А., Утемова Л. Д.* К вопросу микоризообразовапия растений высокогорных тундр Кузнецкого Алатау // Микориза и другие факторы консортивных связей в природе. Пермь, 1983. С. 44-48.
12. *Науялис И. И.* Особенности роста плаунов в лишайниковых сосняках Литвы// Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 632-640.
13. *Орлов Д. С.* Химия почв. М.: Изд-во МГУ, 1985. 375 с.
14. *Работное Т. А.* Азот в надземных биогеоценозах // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980. С. 69-90.
15. *Работное Т. А.* Еще раз о ведьминых кольцах//Природа. 1937. № 3. С. 97—98.
16. *Стрелкова О. О.* Микоризы растений тундры и лесотундры на Таймыре//Бот. жури. 1956. Т. 41 № 8. С. 1161-1168.
17. *Туев И. А.* Микробиологические процессы гумусообразования. М.: Наука, 1985. 205 с.
18. *Чундерова А. И.* Активность полифенолоксидазы и пероксидазы в дерново-подзолистых почвах//Почвоведение. 1970. № 7. С. 22-28.
19. *Хазиев Ф. Х.* Ферментативная активность почв. М.: Наука, 1976. 176 с.
20. *Alexander M.* Nitrification//Soil nitrogen. Medison. 1965. P. 28-49.
21. *Barrows F.* //.Propagation of licopodium 11: Endophytic fungus in gametophyte and sporophyte // Contrib. boyce Thompson Inst. Plant. Res. 1935. № 7. P. 295-309.
22. *Bunke J. C.* Control of nitrogen mineralization in a segebrush stepp landscape // Ecology. 1989. V. 70. № 4. P. 1115-1126.
23. *Callaghan T. V.* Age-related patterns of nitrient allocation in lycopodium annotinum from Swedish Lapland // Oikos. 1980. V. 35. P. 373-386.
24. *Headley A. D., Callaghan T. V., Lee Y. A.* The phosphorous economy of the evergreen tundra plant, ? Lycopodium annotinum // Oikos. 1985. V. 45. P. 235-245.
25. *Krik T. K., Harkin J. M., Cowling E. B.* Degradation of lignin model compound syringul glycol-b-guaiacyl ether by Poly - pory veriscolor and Stereum frustulatum // Biochem. and Biophys. Acta. 1968. V. 165. P. 145-163.
26. *Laferriere G. E. Z., Koske R. E.* Pteriodophts // Trans. Br. Micol. Soc. 1981. № 76. V. 2. P. 330-332.
27. *Spalding B., Duxsbiry J. M., Stone E. L.* Lycopodium fairy rings: Effect on Soil resperaition and enzymetic activities//Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 1975. V. 39. P. 65-70.
28. *Stone E., Thorp L.* Lycopodium feiry rings: Effect on soil Nutrient release // Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 1971. V. 35. P. 991-997.

.29. *Wallace W., Nochilas J. D.* The biochemistry of nitrifying microorganisms / Biol. Rev. 1969. V. 44. № 3. P. 359-391.

Факультет почвоведения
МГУ

Поступила в редакцию
08.08.90

I. F. KOMISSAKOVA, V. R. FILIN, N. A. ALEKHINA, I.I. NAUYALIS

CHANGES IN SOIL AND LITTER PROPERTIES UNDER LYCOPODIA WITCH RINGS

The development of witch rings by Lycopodia is explained by the growth of green mass in centrifugal direction and its dying off in the centripedal one. The dying off -correlates with the decrease of humus amount in soil and ammonia nitrogen accumulation in soil. The peroxidase and urease activity but slightly grows, therefore it does not -account for the rings formation.