

Е. Н. Аввакумова

Некоторые биологические особенности взаимоотношений клубеньковых бактерий и бобового растения

Симбиотические взаимоотношения между клубеньковыми бактериями и бобовым растением и положительная роль этого симбиоза для азотного питания растения в настоящее время являются бесспорными. Но все еще остается много вопросов в биологии и физиологии взаимоотношений клубеньковых бактерий и бобового растения. Недостаточно выяснен вопрос об активности и вирулентности клубеньковых бактерий, не окончательно выяснен вопрос о их специфичности. Известно, что клубеньковые бактерии способны заражать только бобовые растения. В отношении проникновения клубеньковых в корень бобового растения и образования на нем клубеньков существует известная избирательная способность (специфичность). Поэтому специфичность клубеньковых бактерий определяют в основном по вирулентности, то есть по способности заражать растение. На основании данных о вирулентности строилась и систематика клубеньковых бактерий (Frank—1890, Fred—1932, Красильников—1949). Красильников по приспособленности клубеньковых бактерий к бобовым растениям делит их на 10 видов или групп. Внутри группы предполагается возможным перекрестное заражение. Это говорит о том, что специфичность объясняют только способностью клубеньковых бактерий проникать в корень того или иного бобового растения и образовывать на нем клубеньки. Среди вирулентных клубеньковых бактерий предполагается наличие активных и неактивных штаммов.

Исходя из симбиотических взаимоотношений клубеньковых бактерий с бобовыми растениями, при которых клубеньковые должны быть вирулентными и фиксировать азот из воздуха, можно заключить, что обеспечить симбиоз могут

только бактерии активные, специфичные данному виду бобового. Поэтому специфичность клубеньковых бактерий должна предполагать, кроме способности образовывать клубеньки на корне того или иного бобового растения, еще и способность фиксировать азот атмосферы в симбиозе с тем или иным бобовым. Не все вирулентные штаммы обладают достаточной активностью.

Специфичность у клубеньковых бактерий появляется под воздействием растений. Так, корневые выделения действуют на активность и вирулентность клубеньковых бактерий (Кореняко, Красильников—1948, Чайлахян, Меграбян, Карапетян—1955). Биологические особенности растения влияют на активность и вирулентность клубеньковых бактерий, следовательно и на их специфическую приспособленность. Количество клубеньков на корнях разных сортов клевера обуславливалось главным образом индивидуальностью растения-хозяина (Vincent, Waters—1953, Waters—1956). Разумовская еще в 1937 г. отмечала большую роль физиологических особенностей сорта при изучении заражаемости бобовых клубеньковыми бактериями.

Говоря о специфическом отношении клубеньковых бактерий к сортам бобовых, часто смешивают эту специфичность с вирулентностью. Различная способность клубеньковых бактерий образовывать клубеньки у разных разновидностей и сортов бобовых была отмечена многими авторами (Woogcees—1915, Разумовская—1937, Петросян—1944, Vincent, Waters—1953, Cabezas de Herrera—1956 и др.). О различной активности клубеньковых бактерий при инокуляции разных сортов и разновидностей бобовых имеются указания также у многих исследователей (Голик, Свитыч—1939, Разумовская—1946, Leroux—1953, Erdman, Means—1953, 1956, Calancea, Tudose, Mindrutiu—1955, Аввакумова—1955, Петросян—1959 и др.).

Поэтому для более эффективного симбиоза должен иметь значение правильный подбор клубеньковых бактерий не только для вида бобового, но и для разновидности и для сорта. Это положение в практике нитрагинизации до сих пор не учитывается, несмотря на имеющиеся многочислен-

ные указания в литературе в отношении сортовой специфичности клубеньковых бактерий.

Кроме специфичности, на эффективность клубеньковых бактерий в большой степени влияют и экологические условия, в которых применяется нитрагин и экотипы самих бактерий. При использовании нитрагина и это условие не всегда учитывается. На приспособленность клубеньковых бактерий к экологическим условиям обращают внимание многие исследователи (Паносаян—1939, Заремба—1951, Бородулина—1953, Бернард—1953, Петросян—1959 и др.). Местные расы клубеньковых бактерий оказались более активными, чем стандартные, применяемые в производстве, так как они более приспособлены к тем условиям почвы и климата, в которых они выделены и применяются.

Следовательно, для создания нормальных условий симбиоза необходимо обеспечить растение специфичными ему клубеньковыми бактериями и создать благоприятные условия для роста бобового растения.

В наших опытах штаммы клубеньковых бактерий собирались в условиях нечерноземной полосы на дерново-подзолистых почвах с сортов гороха, вики и клевера, для которых они подбирались. Клубеньковые бактерии выделялись из клубеньков хорошо развитых, интенсивно окрашенных растений с обильным количеством крупных розовых клубеньков на корнях. Предполагалось, что чем лучше развиты растения и клубеньки, тем более эффективным должен быть симбиоз, тем ярче выражена специфичность клубеньковых бактерий. Исследования проводились с 1951 по 1958 г. Были выделены и испытаны штаммы клубеньковых бактерий для клевера красного, позднеспелого и раннеспелого типов и для гороха Московский 572 и Виктория Мандорфская. Опыты проводились на дерновоподзолистой почве, содержащей спонтанные клубеньковые бактерии. В результате испытания были отобраны активные, специфичные штаммы клубеньковых бактерий для гороха и клевера.

Штаммы № 42 и 142 были выделены из клубеньков гороха сорта Московский 572 на дерново-подзолистой почве, а № 146 из клубеньков гороха Виктория Мандорфская.

Для гороха Московский 572 активными оказались штаммы, выделенные из клубеньков этого же сорта гороха, а штамм № 146, не оказав положительного влияния на горох Московский, был эффективным с горохом Виктория (прибавка урожая на 21%). Не оказал положительного влияния на урожай гороха Московский и Виктория штамм № 100, выделенный из гороха пелюшки. Клубеньки, образованные на корнях штаммами клубеньковых бактерий, были розовыми и

Таблица 1
Влияние различных штаммов клубеньковых бактерий на урожай гороха (урожай зерна и соломы в г из сосуда). Вегетационный опыт 1954—1958 гг.

№ штаммов клубеньковых бактерий	Московский 572						Виктория Мандорфская	
	1954 г.		1957 г.		1958 г.		1954 г.	
	г	%	г	%	г	%	г	%
Контроль	20,86	100	53,85	100	25,7	100	28,56	100
248 (стандарт)	20,10	96	—	—	—	—	29,7	104
222—а	—	—	53,91	100,1	24,3	94,5	—	—
42 местный	24,9	119,4	63,31	117,5	34,8	135	30,65	107
142	24,74	118,5	61,65	112,8	—	—	28,88	104
146	19,57	93,8	—	—	—	—	34,61	121
100	21,72	104	—	—	—	—	30,63	107

крупными только у тех растений, для которых эти штаммы были специфичными. Активные штаммы № 42 и 142 для гороха Московский сохраняли свою активность и в опытах 1957—1958 гг. Не были эффективными стандартные расы 248 и 222а, применяемые в производстве.

Опыты, проведенные с местными специфичными штаммами клубеньковых бактерий в полевых условиях, подтвердили результаты вегетационных опытов.

Наиболее эффективными для гороха Московский 572 были специфичные штаммы № 42 и 142.

Подобные исследования проводились и с клевером

красным, позднеспелым и раннеспелым типами, которые биологически отличаются друг от друга. Клубеньковые бактерии собирались с клеверов обоих типов, а также с диких форм клевера красного. Дикий клевер представляет собой сложную популяцию и не делится на скороспелый и позднеспелый типы (Лисицин—1951). Кроме то-

Таблица 2

Влияние на урожай гороха специфичных штаммов клубеньковых бактерий (полевой опыт 1953—1957 гг.)

№ штаммов клубенько- вых бакте- рий	1953		1956		1957	
	урожай зерна с делянки		урожай зерна с делянки		урожай надземной массы с делянки	
	кг	%	кг	%	кг	%
Контроль	14,58	100	24,5	100	248,2	100
Стандарт	12,48	85	24,6	100,4	315	127
42 местный	18,41	126	27,4	111,8	368,2	143
142 местный	—	—	26,9	109,8	—	—
146 местный	—	—	25,2	102,8	—	—

го, существует мнение, что клубеньковые бактерии с диких форм клевера должны быть неэффективными благодаря многократному пассажу, происходящему в естественных условиях (Fred—1932, Федоров—1948). Не встречается в литературе и данных о приспособленности клубеньковых бактерий к различным биотипам клевера внутри одного вида. У Nilson (1954) не замечено разницы в образовании клубеньков и в азотфиксации у клубеньковых бактерий разновидностей клевера красного.

В результате исследований, проводившихся с 1952 по 1957 г., из большого числа клубеньковых бактерий были отобраны специфичные штаммы для клевера красного, позднеспелого и раннеспелого типов. В случае с клевером также наблюдается специфическая приспособленность штаммов клубеньковых бактерий не только к отдельным видам клевера, но и к биотипам внутри вида. Клубеньковые бакте-

рии, выделенные из клубеньков клевера позднеспелого, были более активными с клевером позднеспелым и не оказывали положительного влияния на клевер раннеспелый. Активные клубеньковые бактерии для раннеспелого клевера были выделены из клубеньков раннеспелых клеверов. Клубеньковые бактерии клевера подбирались также в местных условиях, из дерново-подзолистых почвах нечерноземной полосы.

Таблица 3
Влияние различных штаммов клубеньковых бактерий на урожай клевера (урожай надземной массы в г на сосуд) (вегетационный опыт 1954—1957 гг.)

№ штаммов клубеньковых бактерий	1954				1957	
	Клевер позд- неспелый		Клевер ран- неспелый		Позднеспелый	
	г	%	г	%	г	%
Контроль	53,1	100	62,89	100	33,1	100
348 стандарт	63,7	120	63,6	101	—	—
325а стандарт	—	—	—	—	34,0	102,2
63 местный	66,4	125	67,86	107,7	—	—
4 местный	72,1	135,7	66,2	105,2	41,3	124
21 местный	69,1	130	58,94	98,7	39,7	121,7
14 местный	62,1	116,9	74,88	119,1	—	—

Из табл. 3 видно, что штаммы № 4 и 21 (с позднеспелого клевера) были специфичными для позднеспелого клевера (наиболее активные в симбиозе с этим клевером) и неспецифичными для раннеспелого клевера. Штамм № 14 (с раннеспелого клевера) наиболее приспособлен к раннеспелому клеверу (урожай увеличил на 19%). Штамм № 63 (из дикого клевера) оказался активным с позднеспелым клевером.

Таким образом, можно увидеть приспособленность отдельных штаммов клубеньковых бактерий к тому или иному биотипу клевера красного. Все штаммы клубеньковых бактерий клевера образовали клубеньки на обоих типах клевера и по вирулентности отличались мало, а различались

по своему активному воздействию на растение-хозяина. Симбиоз был выражен эффективно только у специфичных штаммов.

При испытании штаммов клубеньковых бактерий вики также наблюдались различия в активности и приспособленности. Штамм № 64 (табл. 4) из Горьковской области оказался менее активным, чем штамм № 97 из дерново-подзолистой почвы Московской области.

Таблица 4
Влияние различных штаммов клубеньковых бактерий на урожай вики (вегетационный опыт 1958 г.)

№ штаммов	Урожай надземной массы на сосуд	
	г	%
Контроль	19,6	100
64	22,7	115,6
97	24,0	122,4
Из дикой вики . . .	22,5	114,7

Штаммы клубеньковых бактерий, неактивные с одним сортом или видом бобового, могут оказаться активными в симбиозе с другими биотипами и экотипами. Наличие неактивных штаммов можно объяснить способностью клубеньковых бактерий перекрестно заражать бобовые растения не только внутри одного вида, но даже и различные виды бобовых.

Данными опытов подтверждается положение о том, что появление признака сортовой приспособленности (специфичности) у клубеньковых бактерий происходит под воздействием растения-хозяина, что экологические условия играют большую роль в эффективности тех или иных штаммов.

В опытах с горохом и клевером клубеньковые бактерии оказались специфичны тому сорту, из которого они были выделены. Специфичность проявлялась не в способности образовывать клубеньки на корнях того или иного сорта, а

в положительном воздействии клубеньковых на тот или иной сорт. Следует заметить, что специфичные штаммы в большинстве случаев образовали и более крупные, розовые клубеньки на корнях того растения, которому они были специфичны. Симбиотические отношения клубеньковых бактерий и бобовых растений в наибольшей степени проявляются у специфичных штаммов клубеньковых бактерий.

Несмотря на то, что в нечерноземной полосе такие культуры, как горох, клевер и вика, возделываются давно и почвы содержат немалое количество клубеньковых бактерий (10 000—70 000 на 1 г почвы по нашим исследованиям), нитрагинизация активными специфичными штаммами клубеньковых бактерий дает положительные результаты.

Таким образом, при использовании клубеньковых бактерий в производстве следует учитывать сортовую приспособленность, а также экологические условия выделения и применения клубеньковых бактерий.

При подборе активных специфичных штаммов клубеньковых бактерий необходимо выделять их из растений того же сорта, для которого производится подбор, или из биологически близкого ему сорта бобового. Штаммы необходимо отбирать при этом из числа местных, наиболее приспособленных к конкретным почвенно-климатическим условиям.

Только при наличии тесной взаимосвязи клубеньковых бактерий с растениями—симбиозе, когда клубеньковые бактерии и бобовые растения в наибольшей степени приспособлены друг к другу, можно получить и наибольший эффект от инокуляции клубеньковыми бактериями.

В ы в о д ы

Симбиотические взаимоотношения клубеньковых бактерий и бобового растения могут обеспечить только вирулентные, активные штаммы клубеньковых бактерий, приспособленные (специфичные) к данному бобовому.

В наших опытах (вегетационных и полевых), проводившихся с 1951 по 1958 г., наблюдались различия в эффек-

тивности отдельных штаммов клубеньковых бактерий гороха по отношению к сортам гороха Московский 572 и Виктория Мандорфская, а также клубеньковых бактерий клевера в симбиозе с позднеспелым и раннеспелым типами клевера красного (внутри одного вида) в условиях дерново-подзолистых почв нечерноземной полосы.

Стандартные расы клубеньковых бактерий, рекомендуемые в производстве, в наших условиях положительного эффекта не имели.

Наибольшую активность проявляли штаммы клубеньковых бактерий, выделенные из клубеньков тех сортов и разновидностей бобового, для которого они применяются, а также в почвенно-климатических условиях произрастания этой культуры.

Различная вирулентность и активность клубеньковых бактерий по отношению к сортам и разновидностям бобового растения говорит о том, что для более эффективного симбиоза и для лучшего его использования в азотном питании растения должен иметь место правильный подбор клубеньковых бактерий с учетом их сортовой специфичности и экологических условий.

Ե. Ն. ԱՎԱԿՈՒՄՈՎ

ԹԻԹԵՆԱՄԱՆԱԿԱՎՈՐ ԲՈՒՅՍՆԵՐԻ ԵՎ ՊԱՆԱՐԱԲԱԿՏԵՐԻԱՆԵՐԻ
ՍԻՄԲԻՈԶԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Թիթենաժաղկավոր բույսերի և պալարաբակտերիաների սիմբիոզի էֆեկտիվությունը կարող են ապահովել միայն պալարաբակտերիաների ակտիվ և վիրուլենտ շտամները, որոնք միաժամանակ հարմարված են (специфичные) տվյալ թիթենաժաղկավոր բույսին:

1951—1953 թթ. դաշտային և վեգետացիոն փորձերում, ուրուի պալարաբակտերիաների տարբեր շտամները տարբեր էֆեկտիվություն են ցուցաբերել «Մոսկվայի 572» և «Վիկտորիա Մանդորֆսկու» սորտերի նկատմամբ: Նույնանման սպեցիֆիկություն է

նկատվել նաև ոչ սևահողային գոտու ճմապողզույային հողերի պայմաններում մշակվող կարմիր երեքնուկի վաղահաս և ուշահաս տիպերի (նույն տեսակի) սիմբիոզի դեպքում: Անհրաժեշտ է նշել, որ արտադրության համար առաջարկված պալարաբակտերիաների ստանդարտ ռասաները մեր փորձերում էֆեկտ չեն տվել:

Մեծ էֆեկտիվություն են ցուցաբերել պալարաբակտերիաների այն շտամները, որոնք մեկուսացվել են թիթեռնածաղկավորների նույն սորտերի և տարատեսակների պալարիկներից:

Պալարաբակտերիաների ակտիվության վրա ազդում են նաև այն հողակլիմայական պայմանները, որոնցում մշակվում են տրվյալ թիթեռնածաղկավոր բույսերը:

Պալարաբակտերիաների նույն շտամների տարբեր վերաբերմունքը թիթեռնածաղկավոր նույն բույսի տարբեր սորտերի և այլատեսակների նկատմամբ, ասում է այն մասին, որ այդ երկու օրգանիզմների սիմբիոզի առավել արդյունավետ օգտագործման համար անհրաժեշտ է պալարաբակտերիաներն ընտրելիս հաշվի առնել թիթեռնածաղկավորների սորտային յուրահատկությունը և էկոլոգիական պայմանները:

E. N. Avvakumova

Some biological features of the relationship of nodule bacteria with the leguminous plants

S u m m a r y

The symbiotic relationship of nodule bacteria and leguminous plants can secure only virulent, active strains of nodule bacteria which are adapted (specifically) to the legumes.

1. In our vegetative and field experiments which were performed from 1951 to 1958, distinction had been noticed in the effectiveness of different strains of nodule bacteria of pea in relation to such varieties of pea as "Moscow 572" and "Victoria Mandorfskaya". The same is to be noted for the nodule bacteria of clover in symbiosis in relation to the late ripe and early ripe varieties of the red clover (inside the variety) in conditions of turf-golden soil of the non-chernozem zones.

2. These strains of nodule bacteria have displayed great activity which have been isolated from the nodules of such sorts and varieties of legumes for which they have been used, and also those which have been found in soil-climatic conditions of vegetation of these cultures.

3. Variation of virulence and activity of nodule bacteria in relation to sorts and varieties of legumes is a sign that in order to get a more effective symbiosis and to use it for nitrogen nutrients of plants a correct choice of rhizobia must be made, taking into account its variety specificity and ecological conditions.

ЛИТЕРАТУРА

- Аввакумова Е. Н. 1955. Приемы повышения эффективности нитрагификации гороха и клевера. Диссертация.
- Бернард В. В. 1953. Об эффективности нитрагина под клевер в условиях высокой агротехники. Тр. Ин-та с.-х. микробиологии, т. XIII.
- Бородулина Ю. С. 1953. Изменение активности клубеньковых бактерий в полях севооборота. Труды Ин-та с.-х. микробиологии, т. XIII.
- Голик М. Г., Свитыч К. А. 1939. Сортовая приспособленность рас клубеньковых бактерий. Труды Ин-та зернового хозяйства нечерноземной полосы, в. 6.
- Заремба В. П. 1951. Эффективность местного штамма клубеньковых бактерий люцерны Киевский № 1. „Микробиологический журнал АН УССР“, т. XX, в. 4.
- Коренько А. И., Красильников Н. А. 1948. Влияние растительного покрова на развитие и активность клубеньковых бактерий в почве. Сб. „Пути повышения активности клубеньковых бактерий“.
- Красильников Н. А. 1949. Определитель бактерий и актиномицетов.
- Лисицин П. И. 1951. Избранные сочинения, т. 1.
- Паносян А. К. 1939. Применение нитрагина в Армянской ССР. „Микробиология“, т. VIII, в. 7.
- Петросян А. П. 1944. Клубеньковые бактерии эспарцетов АрмССР. Сб. трудов Ин-та земледелия АН АрмССР.
- Петросян А. П. 1959. Экологические особенности клубеньковых бактерий в Армянской ССР.
- Разумовская З. Г. 1937. Образование клубеньков у различных сортов гороха. „Микробиология“, т. VI, в. 3.
- Разумовская З. Г. 1946. О взаимоотношении клубеньковых бактерий и бобовых растений. Диссертация.
- Федоров. 1948, 1952. Биологическая фиксация азота.

- Чайлахян М. Х., Меграбян А. А., Карапетян Н. А. 1955. Избирательная бактерицидность корней как фактор взаимоотношения бобовых растений и клубеньковых бактерий. „Изв. АН АрмССР“ (биол. и сельхоз. науки), 8, 3.
- Cabezas de Herrera, 1956. Infection de la alfalfa con distintas estirpes de *Rhizobium*. An edafol y fisiol. veget. 15, 1.
- Calancea L., Tudose M., Mindruti J. 1955. Observatiuni asupra form aril nodozitalibor la unele varietati si soiuri de fasole cultivate in R. P. R. „Nature“ (Bucaresti), 7, 2.
- Erdman L., Means U. 1953. Strain variation of *Rhizobium meliloti* on three varieties of *Medicago sativa*. „Agron. J.“, 45.
- Erdman L., Means U. 1956. Strains of *Rhizobia* effective on *Trifolium ambiguum*. „Agron J.“, 48, 8.
- Leroux D. 1953. Bilan de lazote dans les cultures de *Trifolium subterraneum* L. et de *Trifolium pratense* L. Compt rend. Acad. agric. France, 39, 13.
- Nilsson P., Rydin C. 1954. Studies on symbiotic nitrogen fixation by a new strain of tefrapboid red clover 4036. Arch. Microbiol. 20, 4.
- Vincent J. M., Waters L. M. 1953. The influence of the host on competition amongst clover root-nodule bacteria. „J. Gen. Microbiol.“, 9, 3.
- Waters L. M. 1956. Nodulation tests with mixed inoculants. J. Austral. Inst. Agric. Sci. 22, 2.