

А. Д. Надбандян

О ВНЕКЛЕТОЧНЫХ ПОЛИСАХАРИДАХ КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ

Характерной особенностью развития клубеньковых бактерий является образование внеклеточных полисахаридов в больших количествах. По гипотезе Лjungгrena и Фэреуса (Ljunggren, Fahraeus, 1959, 1961; Fahraeus, Ljunggren, 1968) внеклеточные полисахариды клубеньковых бактерий индуцируют образование полигалактуроназы (протопектиназы) в растениях, играющей важную роль в инфекционном процессе. Эта гипотеза поддерживается работами Суба Рао и Сарма, но отрицается Макмиланом и Куком (цит. по Мишустину и Шильниковой, 1973).

Клапп и Девис (Clapp, Davis, 1970) указывают, что внеклеточные полисахариды, продуцируемые клубеньковыми бактериями, имеют защитные функции и предохраняют клетки от неблагоприятных внешних условий.

Синтез внеклеточных полисахаридов зависит от видовых и штаммовых особенностей клубеньковых бактерий, а также от источников углерода и азота. Внеклеточные полисахариды образуются клубеньковыми бактериями не только на питательных средах, но и в почве. На синтез полисахаридов в почве оказывают влияние такие факторы, как тип почвы, ее влажность, температура и т. д.

В настоящей статье обсуждаются результаты работ отечественных и зарубежных исследователей, а также собственные исследования по синтезу внеклеточных полисахаридов клубеньковыми бактериями.

Синтез внеклеточных полисахаридов
на различных источниках углерода

Синтез внеклеточных полисахаридов клубеньковыми бактериями на питательных средах зависит от источника углерода. В этом отношении интересны исследования Дудмана (Dudman, 1964), который изучил влияние янтарной кислоты, маннита, сахарозы, глюкозы и фруктозы на рост клубеньковых бактерий люцерны и на образование ими внеклеточных полисахаридов. В результате этих исследований выявлено, что клубеньковые бактерии люцерны развиваются интенсивно и накапливают наибольшее количество внеклеточных полисахаридов на средах с маннитом и сахарозой, наименьшее – при использовании янтарной кислоты. Фруктоза и глюкоза не стимулируют рост клубеньковых бактерий и синтез внеклеточных полисахаридов.

Нами изучалось влияние мелассы, сахарозы, глюкозы, арбутина и салицина на рост клубеньковых бактерий люцерны и эспарцета и образование ими внеклеточных полисахаридов (Набандян и др., 1973.).

Таблица 1

Синтез полисахаридов клубеньковыми бактериями
на различных источниках углерода, г.

Виды и №№ штаммов клубеньковых бактерий	Источники углерода				
	глюкоза	сахароза	меласса	арбутин	салицин
эспарцета 51	1,12	1,72	2,17	1,20	0,52
811	1,18	1,87	2,75	0,74	0,46
93	2,0	1,10	2,64	1,65	0,41
126	0,30	0,52	3,18	–	–
люцерны 132	1,21	1,57	1,04	1,0	0,13
422	0,83	1,73	2,37	–	0,38
30	0,29	0,33	3,48	–	0,31
87	0,33	0,35	3,82	–	–

Примечание: (–) – не изучалось

Данные, представленные в табл. 1, показывают, что наибольшее количество внеклеточных полисахаридов синтезирует-

ся клубеньковыми бактериями эспарцета и люцерны на среде, содержащей мелассу, сравнительно меньшее – на средах с глюкозой, сахарозой, арбутином и салицином. Активный синтез полисахаридов клубеньковыми бактериями эспарцета и люцерны на мелассе, возможно, связан с наличием некоторых витаминов, особенно биотина, которыми богата меласса. На средах с глюкозой, сахарозой, арбутином и салицином клубеньковые бактерии эспарцета синтезируют больше полисахаридов, чем клубеньковые бактерии люцерны.

Активность синтеза внеклеточных полисахаридов в основном находится в прямой зависимости от титра клеток клубеньковых бактерий (рис. 1). Однако эта зависимость не характерна для всех видов и штаммов клубеньковых бактерий. Например, клубеньковые бактерии люцерны (шт. №132) на среде с сахарозой синтезируют больше полисахаридов, чем на среде с мелассой, на которой количество клеток бактерий было больше, чем на первой среде.

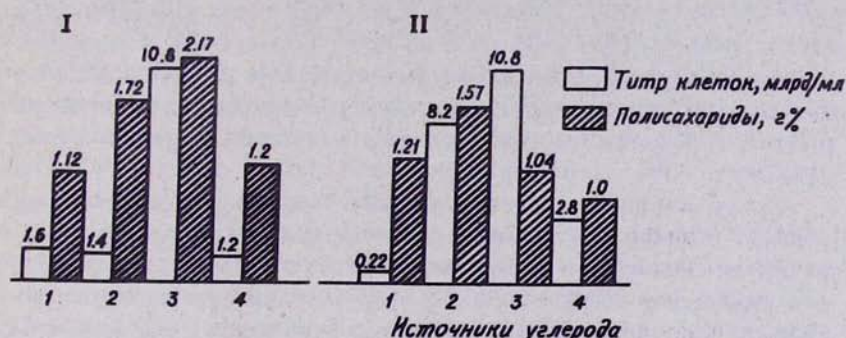


Рис. 1. Титр клеток и синтез полисахаридов клубеньковыми бактериями эспарцета, штамм №51 (1) и люцерны штамм, №132 (2) на различных источниках углерода: 1 – глюкоза, 2 – сахароза, 3 – меласса, 4 – арбутин.

Как показывают данные табл. 2, на синтез внеклеточных полисахаридов существенное влияние оказывают и источники азота. Так, для штаммов клубеньковых бактерий гороха №23 и №227а, с учетом титра клеток, углекислый аммоний и нитратный азот благоприятно действуют на синтез внеклеточных полисахаридов. Штамм клубеньковых бактерий гороха №227а на средах с сернокислым аммонием активнее синтезирует внеклеточные полисахариды, чем штамм №23.

Таблица 2

Влияние различных источников азота и углерода на
рост клубеньковых бактерий гороха и синтез внекле-
точных полисахаридов

Источни- ки азота	Источни- ки углерода	Штаммы			
		№23 количес- тво кле- ток, мл	поли- саха- риды, г	№227a количес- тво кле- ток, мл	поли- саха- риды, г
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	меласса	$3,0 \cdot 10^9$	0,70	$6,6 \cdot 10^9$	2,15
	глюкоза	$9,0 \cdot 10^8$	0,30	$3,0 \cdot 10^9$	1,40
	сахароза	$4,0 \cdot 10^9$	0,50	$2,3 \cdot 10^9$	1,50
$(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$	меласса	$8,0 \cdot 10^9$	2,30	$9,4 \cdot 10^9$	5,5
	глюкоза	$5,0 \cdot 10^9$	2,20	$2,6 \cdot 10^9$	1,25
	сахароза	$5,0 \cdot 10^9$	2,40	$6,0 \cdot 10^9$	3,35
NaNO_3	меласса	$2,2 \cdot 10^8$	0,95	$8,0 \cdot 10^9$	3,20
	глюкоза	$2,0 \cdot 10^9$	1,15	$4,5 \cdot 10^9$	3,30
	сахароза	$3,0 \cdot 10^9$	1,55	$6,0 \cdot 10^9$	2,80

Исследованиями Девиса и Клаппа (Davis, Clapp, 1961) установлено, что при избытке углеводов в среде и ограниченном количестве азота синтез внеклеточных полисахаридов стимулируется.

Таким образом, синтез внеклеточных полисахаридов клубеньковыми бактериями зависит от источника углерода, азота, а также от видовых и штаммовых особенностей культур. О том, что отдельные виды клубеньковых бактерий синтезируют внеклеточные полисахариды с различной активностью, свидетельствуют и исследования Даливала и Брера (Dhalival, Brer, 1974).

Химический состав внеклеточных полисахаридов

Химический состав внеклеточных полисахаридов изучался многими исследователями.

В некоторых работах отмечается, что внеклеточные полисахариды клубеньковых бактерий гороха и клевера содержат в основном глюкозу и глюкуроновую кислоту (Hopkins et al., 1930; Schluchterer, Stacey, 1945; Kleczkowska, A. Kleczkowska, 1959). Другие авторы во внеклеточных полисахаридах клубеньковых бактерий гороха и клевера, кроме указанных соединений

обнаружили остатки маннозы и галактозы. Эти же вещества оказались и во внеклеточных полисахаридах клубеньковых бактерий фасоли и люцерны (Humphrey, Vincent 1959; Graham 1965; Amager et al., 1967; Ljunggren, 1961, цит. по Нергер, 1972). Ряд авторов во внеклеточных полисахаридах клубеньковых бактерий люцерны, клевера и люпина обнаружил глюкуроновую, уксусную и пировиноградную кислоты (Линевич и др., 1974; Линевич, 1976; Dudman, Heidelberger, 1969; Нергер, 1972).

В гидролизатах внеклеточных полисахаридов клубеньковых бактерий люцерны, клевера и фасоли, кроме глюкозы, обнаружены галактоза и манноза, а клубеньковых бактерий коровьего гороха – рамноза. Наличие маннозы во внеклеточных полисахаридах клубеньковых бактерий обусловлено содержанием в питательной среде дрожжевого экстракта (Humphrey et al., 1974).

Во внеклеточных полисахаридах клубеньковых бактерий обнаружены также N, Ca, Mg, K, Na (Somme, 1974).

Хроматографические исследования показали (рис. 2), что внеклеточные полисахариды клубеньковых бактерий эспарцета люцерны и гороха содержат в основном глюкозу и в небольших количествах – ксилозу и арабинозу. Кроме этих сахаров во внеклеточных полисахаридах указанных культур обнаружена глюкуроновая кислота, количество которой, в зависимости от вида и штамма, колеблется в пределах 4 – 15% (Налбандян и др., 1973; Налбандян, 1976.).

В табл. 3 приведены данные по влиянию различных источников углерода на количество глюкозы во внеклеточных полисахаридах клубеньковых бактерий эспарцета и люцерны. Оказалось, что количество обнаруженной глюкозы в гидролизатах внеклеточных полисахаридов не зависит от источника углерода, а зависит только от вида и штамма клубеньковых бактерий. Если в полисахаридах клубеньковых бактерий эспарцета (штамм №51) количество глюкозы составляет 63 – 68% (на трех источниках углерода), а у штамма №811 – 61 – 79,9%, то у штамма №93 – 66 – 67%. Количество глюкозы в полисахаридах, синтезированных клубеньковыми бактериями люцерны, наибольшее у штамма №87.

В исследованиях Коуртиса и соавторов (Courtois et al., 1975) показано, что полисахариды клубеньковых бактерий фасоли, гороха и клевера содержат 70% глюкозы и 20% галактозы и глюкуроновой кислоты. В полисахаридах клубеньковых

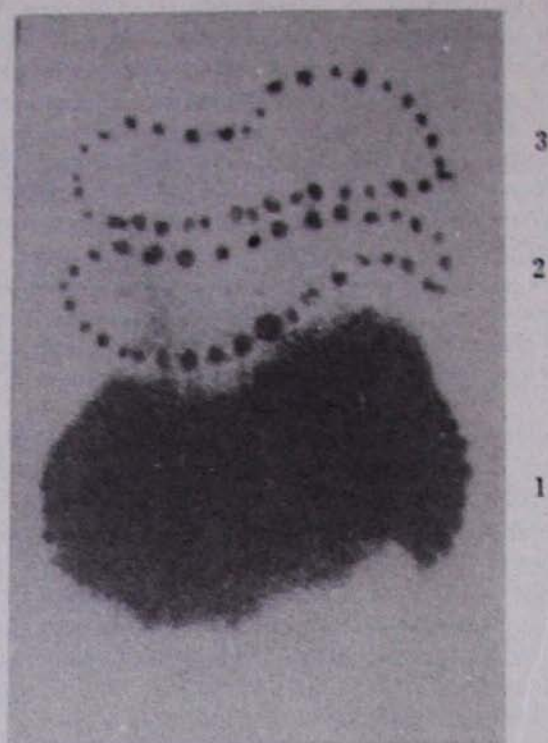


Рис. 2. Состав полисахаридов клубеньковых бактерий: 1 - глюкоза, 2 - ксилоза, 4 - арбутин.

бактерий люцерны обнаружено глюкозы - 20%, галактозы - 58%, а глюкуроновая кислота не выявлена.

Имеющиеся в литературе данные и собственные исследования позволяют сделать вывод, что внеклеточные полисахариды клубеньковых бактерий в основном состоят из глюкозы и глюкуроновой кислоты (рис. 2). Наличие же в полисахаридах маннозы, как указывалось выше, обусловлено дрожжевым экстрактом, входящим в состав питательной среды. Пировиноградная кислота, по-видимому, не входит в состав внеклеточных полисахаридов, а как продукт синтеза клубеньковых бактерий адсорбируется на поверхности этих полисахаридов. (Налбандян и др. 1979).

Таблица 3

Влияние различных источников углерода на количество
глюкозы в полисахаридах, %

Виды и №№ штаммов клубеньковых бактерий		Использованные источники углерода		
		глюкоза	сахароза	меласса
эспарцета	51	68,0	63,0	64,0
	811	71,0	79,9	61,0
	93	67,0	67,0	66,0
люцерны	132	70,0	74,0	54,0
	422	67,0	67,0	67,0
	87	90,0	88,0	64,0

Использование внеклеточных полисахаридов клубеньковыми бактериями

Если о синтезе внеклеточных полисахаридов клубеньковыми бактериями имеются многочисленные работы, то об их использовании как источнике углерода в литературе сведений мало.

По данным новозеландских исследователей (Patel, Gerson 1974) синтез внеклеточных полисахаридов происходит почти с экспоненциальной скоростью за период культивирования клубеньковых бактерий (*Rhizobium*, штамм NLP2037, образующий симбиоз с *Lotus* spp.) между 24 и 192 часами. При отсутствии экзогенных источников углерода клетки используют внеклеточные полисахариды — в качестве источника углерода. Как показывают авторы, клетки клубеньковых бактерий выделяют в среду ферменты, расщепляющие полисахариды.

Нами изучалась динамика образования внеклеточных полисахаридов, пировиноградной и глюкуроновой кислот при 20-суточном непрерывном культивировании клубеньковых бактерий вики, люцерны, эспарцета и фасоли. Все испытанные штаммы клубеньковых бактерий максимальное количество внеклеточных полисахаридов образуют на третьи сутки культивирования. При дальнейшем культивировании на 7, 15 и 20 сутки нарастание или уменьшение количества полисахаридов не наблюдается (рис. 3).

Максимальное количество пировиноградной и глюкуроновой

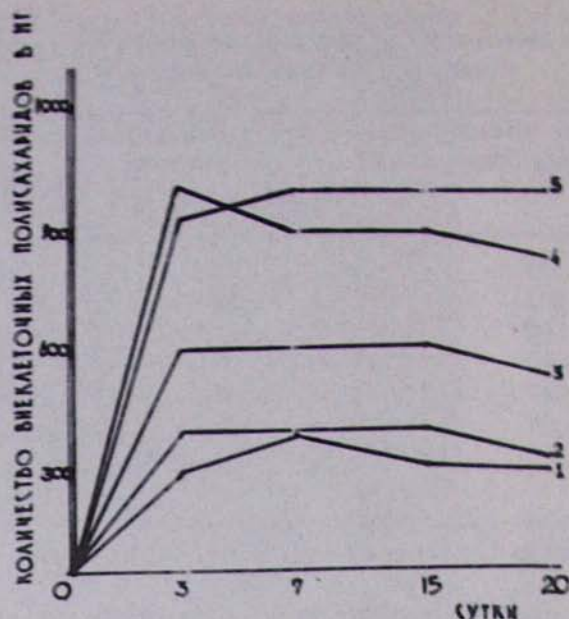


Рис. 3. Динамика синтеза внеклеточных полисахаридов клубеньковыми бактериями: 1 — вики — штамм №111, 2 — люцерны — штамм № 132, 3 — эспарцета — штамм №51, 4 — фасоли — штамм №28, 5 — гороха — штамм №23

кислот накапливается в питательной среде также на третьи сутки культивирования клубеньковых бактерий. На 7, 15 и 20 сутки количество этих кислот уменьшается (рис. 4).

На рис. 5 представлены данные, указывающие на связь синтеза внеклеточных полисахаридов с титром клеток клубеньковых бактерий. Пик титра клеток клубеньковых бактерий приходится на третьи сутки культивирования, что соответствует синтезу максимального количества внеклеточных полисахаридов. На 7 и 15 сутки культивирования титр клеток клубеньковых бактерий постепенно снижается, а на 20-е сутки падает до минимума.

Установлено также, что титр клеток клубеньковых бактерий тесно связан с усвоением ими глюкозы. Интенсивное использование глюкозы клубеньковыми бактериями происходит на 1 — 3 сутки культивирования, т. е. в период активного синтеза внеклеточных полисахаридов



Рис. 4. Динамика образования пировиноградной и глюконовой кислот клубеньковыми бактериями: 1 — вики — штамм №111, 2 — люцерны — штамм №132, 3 — эспарцета — штамм №51, 4 — фасоли — штамм №28

и высокого титра клеток. По мере уменьшения количества глюкозы, пировиноградной и глюконовой кислот титр клеток клубеньковых бактерий в среде снижается и прекращается дальнейший синтез внеклеточных полисахаридов. При этом первоначальное количество внеклеточных полисахаридов клубеньковых бактерий не уменьшается, что свидетельствует о том, что внеклеточные полисахариды, синтезируемые клубеньковыми бактериями, в качестве источника углерода ими не используются (рис. 5, 6).

Ряд зарубежных авторов, установив связь между синтезом внеклеточных полисахаридов и титром клеток клубеньковых бактерий, также отмечает, что внеклеточные полисахариды клубеньковыми бактериями не усваиваются (Davis, Clapp, 1961; Humphary, Vincent, 1963; Dudman, 1964; Dudman, Heidelberg 1969; Nepper, 1972).

О специфике моносахаридного состава внеклеточных полисахаридов клубеньковых бактерий

В настоящее время в литературе имеются данные, свидетельствующие о возможности использования специфики углеродного питания в качестве дополнительного признака для видовой дифференциации клубеньковых бактерий (Набандян и др. 1976; Taha et al., 1970).

Даливал и Брер (Dhaliwal, Breg, 1974) для дифференциации видов клубеньковых бактерий предлагают использовать также и отличия, имеющиеся в химическом составе внеклеточных полисахаридов. Эти исследования показывают, что внеклеточные

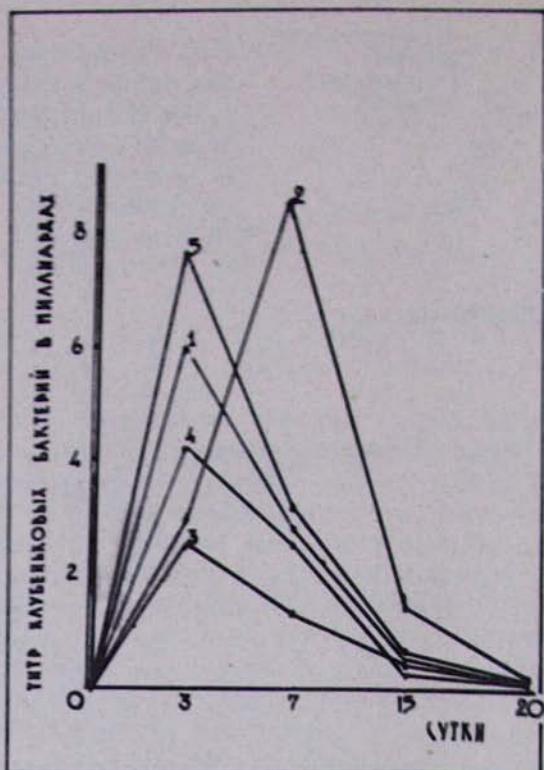


Рис. 5. Титр клубеньковых бактерий: 1 - вики - штамм №111, 2 - люцерны - штамм №132, 3 - эспарцета - штамм №51, 4 - фасоли - штамм №28, 5 - гороха - штамм №23.

полисахариды различных видов клубеньковых бактерий содержат одни и те же сахара и уроновые кислоты. Максимальное количество уроновых кислот обнаружено в полисахаридах клубеньковых бактерий клевера, а минимальное - в полисахаридах клубеньковых бактерий фасоли. Полисахариды клубеньковых бактерий содержат также небольшое количество аминсахаридов, концентрация которых у отдельных видов варьирует. Например, полисахариды клубеньковых бактерий сои содержат до 0,38% аминсахаридов, а полисахариды клубеньковых бактерий коровьего гороха - до 1,06%. Подобная работа проведена также французскими исследователями, в которой авторы предлагают дифференцировать различные виды клубеньковых

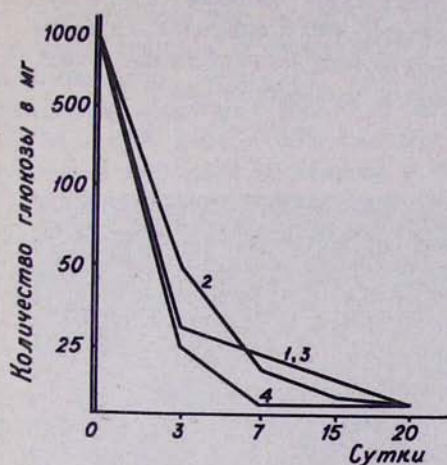


Рис. 6. Динамика использования глюкозы клубеньковыми бактериями: 1 — вики-штамм №111, 2 — люцерны-штамм №132, 3 — эспарцета-штамм №51, 4 — фасоли-штамм №28

бактерий по моносахаридному составу их внеклеточных полисахаридов (Courtois et al., 1975).

Известны работы отечественных авторов по выяснению таксономической значимости моносахаридного состава внеклеточных полисахаридов дрожжей (Голубев и др., 1971; Гузев и др. 1972; Голубев, Вдовина, 1974).

С целью использования различий моносахаридного состава капсульных и внеклеточных полисахаридов для дифференциации видов клубеньковых бактерий нами изучался химический состав указанных полисахаридов у клубеньковых бактерий гороха, фасоли, люцерны и эспарцета (Налбандян, 1976).

Исследования показали, что внеклеточные полисахариды клубеньковых бактерий содержат в основном глюкозу, сравнительно мало — ксилозу и в виде следов — арабинозу. Капсульные полисахариды клубеньковых бактерий содержали только глюкозу. В гидролизатах внеклеточных и капсульных полисахаридов клубеньковых бактерий гороха глюкоза обнаруживается в большом количестве, а ксилоза и арабиноза только во внеклеточных полисахаридах в небольших количествах. Внеклеточные и капсульные полисахариды клубеньковых бактерий фасоли содержат глюкозу в небольшом количестве. Внеклеточные полисахариды этих бактерий содержат много ксилозы и следы арабинозы. Внеклеточные и капсульные полисахариды клубеньковых бактерий люцерны содержат ксилозу в небольшом количестве, а в гидролизатах внеклеточных полисахаридов обнаруживаются и

следы арабинозы. Наибольшее количество глюкозы обнаруживается во внеклеточных и капсульных полисахаридах клубеньковых бактерий эспарцета. Внеклеточные полисахариды этих бактерий содержат следы ксилозы и арабинозы (рис. 7).

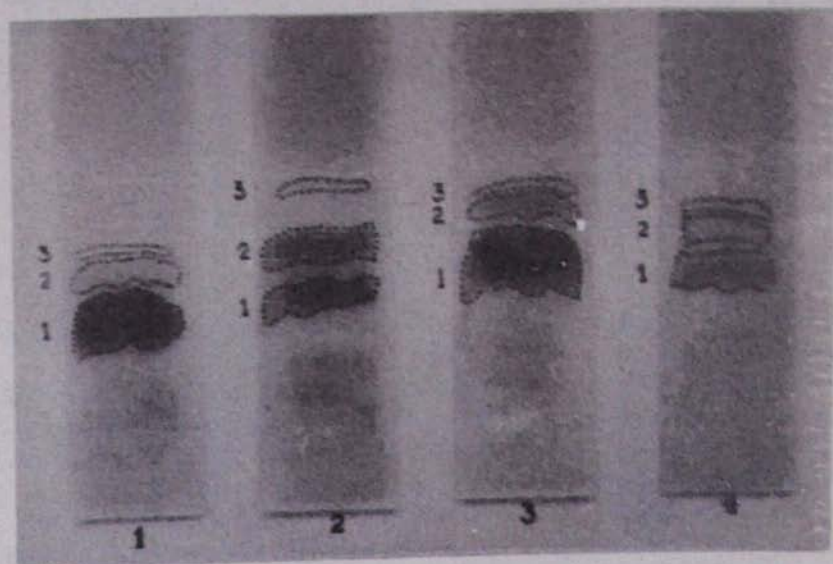


Рис. 7. Тонкослойная хроматография моносахаридов внеклеточных полисахаридов клубеньковых бактерий: 1 - гороха, штамм №144, 2 - фасоли, штамм №95; 3 - эспарцета, штамм №51; 4 - люцерны, штамм №134; 1 - глюкоза, 2 - ксилоза, 3 - арабиноза.

Таблица 4

Количество редуцирующих сахаров и глюконовой кислоты во внеклеточных полисахаридах клубеньковых бактерий, %

Виды клубеньковых бактерий	Количество изученных штаммов	Сахара	Глюконовая кислота
гороха	8	62 - 84	1,56 - 1,79
фасоли	9	64 - 66	2,18 - 2,46
люцерны	8	54 - 64	1,22 - 1,31
эспарцета	8	64 - 70	1,36 - 1,42

Количество редуцирующих сахаров и глюконовой кислоты во внеклеточных полисахаридах у отдельных видов клубеньковых бактерий варьирует. Так, внеклеточные полисахариды клубеньковых бактерий фасоли и люцерны содержали соответственно 64 – 66% и 54 – 64% сахаров, а полисахариды клубеньковых бактерий гороха и эспарцета – соответственно 62 – 84% и 64–70%. Количество глюконовой кислоты больше во внеклеточных полисахаридах клубеньковых бактерий фасоли и гороха и сравнительно меньше – в полисахаридах клубеньковых бактерий люцерны и эспарцета (табл. 4).

На основании наших данных, а также зарубежных авторов можно заключить, что моносахаридный состав внеклеточных полисахаридов в основном зависит от вида, иногда – от штамма, клубеньковых бактерий и может служить видовым показателем для клубеньковых бактерий.

Образование внеклеточных полисахаридов клубеньковыми бактериями в различных почвах

Сведений относительно образования внеклеточных полисахаридов и капсул клубеньковыми бактериями в различных типах почв в литературе не имеется.

Нами исследовалось образование внеклеточных полисахаридов и капсул, а также количество клеток клубеньковых бактерий гороха, люцерны, эспарцета и сои в черноземах, лесных и целинных почвах с добавлением глюкозы (1%) и без нее (Налбандян, Саядян, 1977). Стерильные почвы увлажнялись на 30 и 60% от полной влагоемкости. Агрохимическая характеристика исследованных почв дана в табл. 5.

Образование внеклеточных полисахаридов клубеньковых бактерий изучалось в легкой фракции почвы (удельный вес $> 2,0$) по схеме для экстракции углеводов из почв (Swincer et al., 1968).

Исследования показали, что клубеньковые бактерии хорошо развиваются в черноземных и целинных почвах, хуже – в лесных. Количество клеток клубеньковых бактерий в почвах, увлажненных до 60% от полной влагоемкости, больше, чем в почвах, увлажненных до 30%. В лесных почвах и черноземах, увлажненных до 30%, клубеньковые бактерии в основном не развиваются. Наличие глюкозы в почвах положительно действует

на рост клубеньковых бактерий (табл. 6).

В лесных почвах, содержащих 60% влаги и глюкозу, количество клеток клубеньковых бактерий люцерны и эспарцета больше, чем количество клеток клубеньковых бактерий гороха; в черноземах и целинных почвах хорошо развиваются клубеньковые бактерии гороха и эспарцета, сравнительно хуже — люцерны.

Клубеньковые бактерии гороха в лесных почвах внеклеточных полисахаридов образуют мало. Наибольшее количество полисахаридов обнаружено у клубеньковых бактерий люцерны и эспарцета в лесных почвах (влажность 60%) при наличии глюкозы. При отсутствии в почве глюкозы и наличии 60% влаги внеклеточные полисахариды образуются сравнительно мало. При 30% влажности и добавлении глюкозы в лесных почвах обнаруживается небольшое количество полисахаридов, а при этой же влажности почвы без глюкозы внеклеточные полисахариды не обнаруживаются. Слабый рост клубеньковых бактерий гороха, люцерны и эспарцета и незначительное количество полисахаридов в лесных почвах, по-видимому, связаны с низким значением рН (табл. 5).

Таблица 5

Агрохимическая характеристика почв

Типы почв	Горизонт	Глубина, см	Гумус, %	рН	N			
					мг на 100 г почвы			
Горно-лесная	ВА	0 - 20	4,19	5,2	4,5	3,5	25,0	
	А	0 - 25	4,02	7,2	4,7	2,4	38,0	
Карбонатный чернозем	А	0 - 25	4,02	7,2	4,7	2,4	38,0	
Целинная (бурая)	А	0 - 25	1,22	7,4	3,6	1,08	5,5	

В черноземах активно синтезируют полисахариды клубеньковые бактерии эспарцета. Клубеньковые бактерии гороха и люцерны внеклеточных полисахаридов образуют сравнительно мало, даже при 60% влажности и наличии в почвах глюкозы.

В целинных почвах при 60% влажности и наличии глюкозы клубеньковые бактерии растут хорошо и образуют полисахариды в значительных количествах. При влажности почвы 30% с

Таблица 6
Количество клубеньковых бактерий и образование внеклеточных
полисахаридов в различных почвах

Типы почв	Влажность почвы, %	Варианты опыта	Клубеньковые бактерии					
			гороха, штамм		люцерны, штамм		эспарцета, штамм	
			68	132	132	51	51	51
			кол-во клеток, млн/г	кол-во клеток, млн/г	кол-во клеток, млн/г	кол-во клеток, млн/г	кол-во клеток, млн/г	кол-во клеток, млн/г
Горно - лесная	60	почва+глюкоза	10,2	860,0	22,4	1081,0	25,0	1006,0
		почва	1,46	301,0	0,08	25,0	4,4	591,5
	30	почва+глюкоза	4,52	671,0	0,04	22,0	-	-
		почва	0	0	0	0	-	-
Карбонат- ный черно- зем	60	почва+глюкоза	65,8	1508,0	45,4	1396,0	114,2	2007,3
		почва	2,04	217,0	1,8	201,0	30,6	1081,5
	30	почва+глюкоза	1,7	197,0	2,2	183,0	53,0	2131,0
		почва	0,4	89,0	0,1	0	1,2	178,1
Целинная (бурая)	60	почва+глюкоза	108,4	1200,0	43,0	1052,0	149,0	2137,0
		почва	1,53	123,0	13,2	648,0	-	-
	30	почва+глюкоза	0	0	6,8	401,0	-	-
		почва	0	0	0,04	0	0,24	0

Примечание: (-) - не исследовано

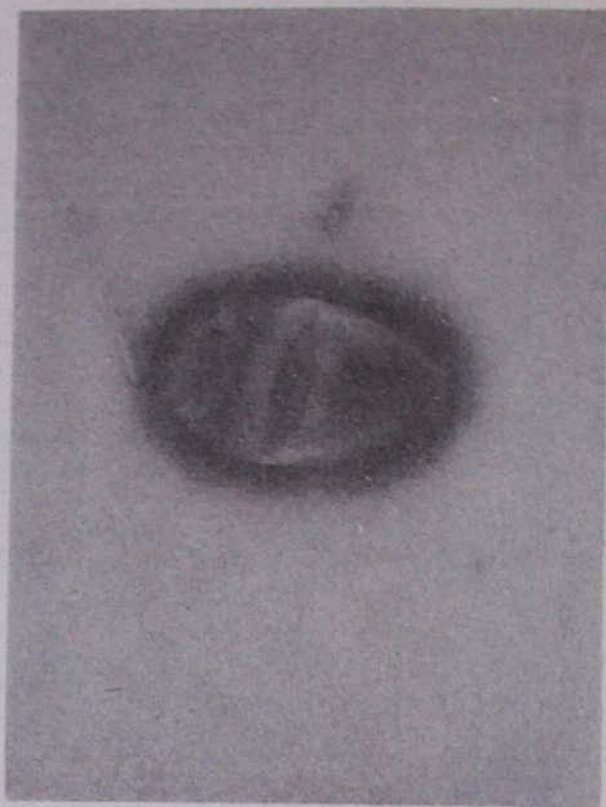


Рис. 8. Образование капсул клубеньковыми бактериями сои в карбонатном черноземе с влажностью 60% (штамм №648). Увеличение в 25000 раз.

с глюкозой и без нее рост клубеньковых бактерий и образование полисахаридов незначительное. На синтез внеклеточных полисахаридов влияют также содержание гумуса, азота, фосфора, калия и pH почвы (табл. 5).

В табл. 7 приведены данные, показывающие рост различных штаммов клубеньковых бактерий сои и образование ими внеклеточных полисахаридов в карбонатном черноземе.

Клубеньковые бактерии сои по сравнению с клубеньковыми бактериями люцерны и эспарцета образуют полисахаридов меньше. Наибольшее количество полисахаридов клубеньковые бакте-

Таблица 7
Образование внеклеточных полисахаридов клубеньковыми бактериями
сои в карбонатном черноземе

Влажность почвы, %	Варианты опыта	Штамм №848		Штамм 89		Штамм Д - 6	
		кол-во клеток, млн/г	кол-во полисахаридов, мг/100г	кол-во клеток, млн/г	кол-во полисахаридов, мг/100г	кол-во клеток, млн/г	кол-во полисахаридов, мг/100г
60	почва+глюкоза	12,4	800,3	11,3	793,2	1,03	68,0
	почва	1,73	164,5	1,97	193,0	0,05	0
30	почва+глюкоза	0,8	85,0	1,1	92,3	0,03	0
	почва	0,03	0	0,02	0	0	0

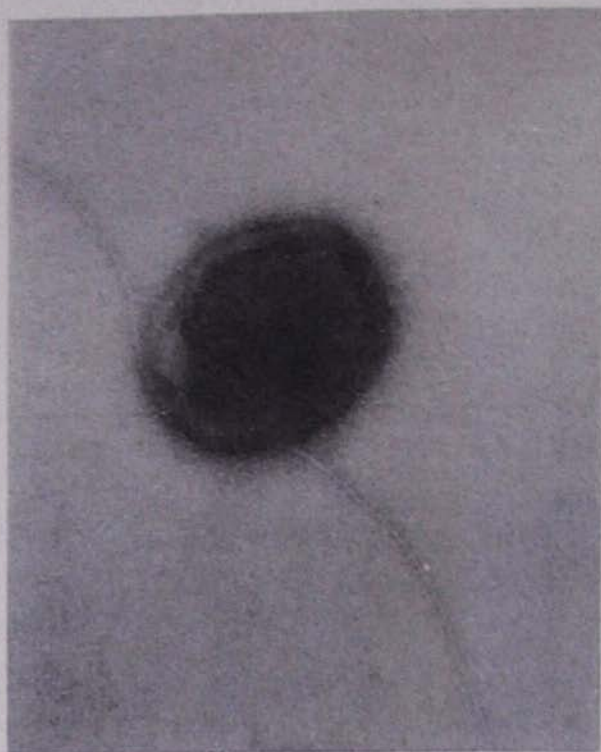


Рис. 9. Образование капсул клубеньковыми бактериями сои в карбонатном черноземе с влажностью 60% (штамм Д-6). Увеличение в 25000 раз.

рии сои образуют в почве при наличии глюкозы и 60% влаги, в то время как при 30% влаги стимуляция роста бактерий и образование ими полисахаридов не наблюдается. Количество образовавшихся полисахаридов в почвах зависит также от штамма клубеньковых бактерий сои. Так, штаммы №648 и №89 развиваются хорошо и образуют больше полисахаридов, чем штамм Д-6 (мутантная форма штамма №648). Сильное капсулообразование отмечается у штамма №684 клубеньковых бактерий сои, слабое — у штамма Д-6 (рис. 8, 9). На капсулообразование положительно действует влажность почвы. При влажности почвы 30% капсулообразование слабее, чем при 60% влажности. Таким образом, развитие клубеньковых бактерий и образование внеклеточных полисахаридов и капсул зависят от влажности почвы, содержания в них углеводов, а также от типа почв.

Ա. Զ. Նալբանդյան

ՊԱԼԱՐԱԲԱԿՏԵՐԻԱՆԵՐԻ ԱՐՏԱԲԶԱՅԻՆ ԲԱԶՄԱՇԱՔԱՐՆԵՐԻ
ՄԱՍԻՆ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Ուսումնասիրված է արտաշնային բազմաշաքարների սինթեզը ու-
լոռի, կորնգանի, առվույտի և սոյայի պալարաբակտերիաների կողմից:
Ցույց է տրված ածխածնի տարբեր աղբյուրների ազդեցությու-
նը բազմաշաքարների սինթեզի վրա, նրանց ածխաջրային կազմը և
բազմաշաքարների յուրահատկությունը պալարաբակտերիաների տարբեր
տեսակների և շտամների մոտ:

Տրված է հայրենական և արտասահմանյան հեղինակների աշխատանք-
ների գրական ակնարկ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

Голубев В. И., Свиридов А. Ф., Бабьева И. П. 1971. Микробиология, 40, 610.

Голубев В. И., Вдовина Н. В. 1974. Микробиология, 43, 154.

Гузев В. С., Голубев В. И., Звягинцев Д. Г. 1972. Микробиология, 41, 115.

Линевич Л. И., Лобжанидзе С. Х., Романов В. И. 1974. III Всесоюзный биохимический съезд (рефераты научных сообщений). Рига, 1.

Линевич Л. И., Лобжанидзе С. Х., Степаненко Б. Н. 1976. ДАН СССР, 226, 5.

Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. 1973. Клубенько-
вые бактерии и инокуляционный процесс. М.

Налбандян А. Д., Бабаян Г. С., Саркисян Т. У. 1973. ДАН Арм. ССР, 57, 296.

Налбандян А. Д., Овсепян Э. А., Овсепян М. В., Степанян М. Д. 1976. ДАН Арм. ССР, 62, 43.

Налбандян А. Д. 1976. Докл. ВАСХНИЛ, №8, 14.

Налбандян А. Д., Саядян Н. М. 1977. Биол. журнал Ар-
мении, 30, №10.

Налбандян А. Д., Бабаян Г. С., Саядян Н. М. 1979. Изв. АН СССР, сер. биол., №2.

- Amarger N., Obaton M. 1967. *Canad. J. Microbiol.*, 13, 99.
- Clapp C. F., Davis R. J. 1970. - *Soil. Biol. Biochem.*, 2, 109.
- Courtois B., Derieux J. C., Horner J. F. 1975. *Ann. Microbiol.*, 126, 1.
- Davis R. J., Clapp C. F. 1961. *J. Applied Microbiol.*, 9, 519.
- Dhaliwal J. S., Brer S. S. 1974. *Proc. Ind. Acad. Sci.*, 80, 76.
- Dudman W. F. 1964. *J. Bacteriol.*, 88, 640.
- Dudman W. F., Heidelberger M. 1969. *Science*, 164, 3882.
- Fahraeus G., Ljunggren H. 1968. *Ecol. Soil. Bacteriol. Intern. Symp. Liverpool.*, 396.
- Graham P. H. 1965. *Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. and Serol.*, 31, 349.
- Hepper C. M. 1972. *Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. and Serol.*, 31, 349.
- Hopkins E. W., Peterson W. H., Fred E. B. 1930. *Amer. Chem. Soc.*, 52, 3659.
- Humphrey B. A. 1959. *Nature*, 184, 1802.
- Humphrey B. A., Vincent J. M. 1959. *J. Gen. Microbiol.*, 21, 477.
- Humphrey B. A., Vincent J. M. 1963. *Nature*, 199, 1927.
- Humphrey B. A., Edgley M., Vincent J. M. 1974. *J. Gen. Microbiol.*, 81, 267.
- Kleczkowski J., Kleczkowski A. 1959. *J. Gen. Microbiol.* 21, 477.
- Ljunggren H., Fahraeus G. 1959. *Nature*, 184, 4698.
- Ljunggren H., Fahraeus G. 1961. *J. Gen. Microbiol.*, 26, 521.
- Patel J. J., Gerson T. 1974. *Arch. Microbiol.*, 101, 211.
- Schfuchterer E., Stasey M. 1945. *J. Chem. Soc.*, 149, 776.
- Swincer G. D., Oades J. M., Greenland D. J. 1968. *Aust. J. Soil. Res.*, 6, 211.
- Taha S. M., Mahmoud S. A., Salem S. H. 1970. *Cult. Collect. Proc. Ist. Inr. Conf., Tokyo.*