

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

М. Х. Чайлахян и А. А. Меграбян

**К вопросу о влиянии азотистого питания на
развитие клубеньков на корнях бобовых
растений**

Азотистое питание бобовых растений связано как с поглощением корнями азотистых соединений из почвы, так и с деятельностью проникающих в ткани корней клубеньковых бактерий, размножающихся там и связывающих молекулярный азот атмосферы. На основании этого можно было бы предположить, что наиболее благоприятными условиями для питания бобовых растений азотом будут, с одной стороны, оптимальные высокие концентрации нитратов или аммиачных солей в почве, а с другой стороны, наличие большого количества клубеньковых бактерий, специфичных для данного вида растения.

В действительности оказалось, что условия, способствующие самостоятельному усвоению корнями азотистых соединений из почвы, не являются вместе с тем оптимальными для заражения растений клубеньковыми бактериями и их активной деятельности. Еще Бейеринк и Гильтнер указывали на вредное влияние азотистых соединений на развитие клубеньковых бактерий. Более поздние детальные исследования Фреда и Грейля (4), а также Корсаковой и Конокотиной (1) привели к тому выводу, что минеральный азот в почве действует отрицательно на образование клубеньков на корнях растений. Однако, существует и противоположное мнение Бесслера (3), что присутствие азотистых соединений не понижает способности бобовых к фиксации азота, а другие авторы наблюдали обильное образование клубеньков также в почвах, богатых азотом. Изучая динамику образования клубеньков в почве, удобренной и неувдобренной азотнокислым аммонием, Петросян (2) пришла к выводу, что в начальной фазе развития азотистое удобрение мешает развитию клубеньков, но в последующем, в стадии цветения, их развитие становится более интенсивным на удобренных деланках.

В опытах по выяснению влияния различных доз азотистых соединений на развитие бобовых растений, проведенных нами в 1942 году в теплице Сельскохозяйственного института Армянской ССР, выявились некоторые закономерности в темпах образования клубеньков в зависимости от условий азотистого питания, которые дают некоторый материал к решению этой задачи.

Опыты были проведены с тремя бобовыми растениями: люпином синим, сортом „Снежинка“ (*Lupinus angustifolius*), соей (*Soja hispida lutea*) и французской чечевидцей или крешовой (*Ervum ervile*). Растения выращивались в стеклянных сосудах емкостью в 3 кг по методу песчаных культур на питательной смеси Прянишникова с изменением доз азота по схеме: 1) без азота (0N), 2) полноразы азота ($\frac{1}{2}$ N), 3) одна норма азота (1N) и 4) две нормы азота (2N). Все питательные соли как в водных растворах, так и в сухом виде были внесены при набивке сосудов перед посевом. Влажность все время поддерживалась на уровне 70% от полной влагоемкости песка.

Посев семян был произведен 9.IX, всходы появились 15.IX; спустя несколько дней было произведено прореживание и в каждом сосуде оставлено по 5 растений люпина и крешовы и по 3 растения сои. Через неделю после появления всходов, 23.IX было произведено заражение песка клубеньковыми бактериями, для чего в каждый заражаемый сосуд было влито по 100 см³ взвеси из соответствующих клубеньковых бактерий, а также растертых клубеньков с корнями ранее высеянных растений. По каждому варианту азотистого питания той или иной культуры было взято по 4 сосуда; из них 2 сосуда заражались клубеньковыми бактериями, а два оставлялись в виде контроля. Таким образом, растения каждого вида выращивались в различных условиях азотистого питания на фоне заражения клубеньковыми бактериями и без заражения. Благодаря этому можно было получить сравнительные данные по эффекту заражения в различных условиях азотистого питания, влиянию на рост и развитие растений, а также степени образования клубеньков. Данные по росту и развитию растений приводятся в табл. 1 (см. стр. 25).

Рассматривая данные, приведенные в таблице, мы видим следующую картину. У контрольных незараженных растений усиление азотистого питания вызывает во всех случаях увеличение накопления сухой массы. Одновременно у люпина и сои усиливается и рост растений, причем максимальной высоты растения сои достигают при двух нормах азота, а растения люпина при одной норме; такое расхождение объясняется тем, что внесение двух норм азота сразу перед посевом вызвало вначале резкую депрессию в росте, которая сохранилась у люпина до конца опытов. В условиях опыта зацвели только растения люпина, причем сдвиг в сроках цветения на различном азотистом фоне не было.

Основной интерес в таблице представляет сравнение данных по росту и развитию контрольных и зараженных растений. У люпина эффект заражения выявился в общем снижении роста и накоплении сухой массы; исключение составляет вариант $\frac{1}{2}$ N, где высота растений больше в случае заражения, а сухой вес дает наименьшее снижение. В том же варианте наблюдается максимальный эффект ускорения цветения: 0N—6 дней, $\frac{1}{2}$ N—12 дней, 1N—3 дня, 2N—1 день.

У сои заражение клубеньковыми бактериями вызвало общее

Таблица 1

*Влияние заражения клубеньковыми бактериями на рост
и развитие бобовых растений в различных условиях азо-
тистого питания*

№№ пп	Растение	Рост и раз- витие	Зара- жение	Условия азотистого питания			
				0N	$\frac{1}{2}$ N	1N	2N
1	Люпин	Высота расте- ний (в см)	контр.	67	66	75	67
			зараж.	62	70	73	68
		Сухой вес 5 растений (в г)	контр.	19,4	18,6	22,7	22,8
			зараж.	15,4	17,3	17,9	20,8
		Дата цвете- ния	контр.	29.X	29.X	27.X	29.X
			зараж.	23.X	17.X	24.X	28.X
2	С о я	Высота расте- ний (в см)	контр.	16	17	20	24
			зараж.	16	22	21	27
		Сухой вес 3 растений (в г)	контр.	0,6	1,5	2,0	—
			зараж.	1,6	2,5	2,4	—
			контр.				
			зараж.				
3	Крюшпа	Высота расте- ний (в см)	контр.	34	33	35	33
			зараж.	29	34	36	34
		Сухой вес 5 растений (в г)	контр.	2,0	2,5	3,2	3,2
			зараж.	1,9	3,3	3,9	4,3
			контр.				
			зараж.				

увеличение роста и сухой массы, причем наибольшая разница падает на вариант $\frac{1}{2}$ N. У крюшпы в росте изменений нет, в сухом весе некоторое увеличение, за исключением варианта, где азот в субстрат не вносился.

По окончании опытов, 12 декабря, корни растений были отмыты, все имевшиеся на корнях клубеньки подсчитаны и взвешены. Данные по количеству, весу и величине клубеньков приведены в табл. 2. (см. стр. 26).

Таблица показывает, что максимальное развитие клубеньков на корнях люпина происходит в условиях слабого азотистого питания: в варианте без азота получен максимальный вес клубеньков, в варианте $\frac{1}{2}$ N—максимальное количество клубеньков. Это хорошо видно на рис. 1 (на ст. 26), где слева направо расположены корни растений люпина, выращенных без азота, на $\frac{1}{2}$ N норме и на двух нормах азота. В варианте без азота клубеньки очень крупные, удлинённой формы, в варианте $\frac{1}{2}$ N они мельче, но многочисленнее, в варианте 2N клубеньки развиты слабо.

У сои и крюшпы наибольшее по весу развитие клубеньков получается также в условиях слабого азотистого питания, в варианте

Таблица 2

Влияние азотистого питания на развитие клубеньков на корнях бобовых растений

№№ пп	Растение	Число расте- ний	Развитие клубеньков	Условия азотистого питания			
				0N	$\frac{1}{2}$ N	1N	2N
1	Люпин	5	Количество	122	228	79	84
			Вес	7,92	6,49	2,26	1,89
			Величина	крупн.	средн.	средн.	средн.
2	С о я	3	Количество	78	93	109	нет
			Вес	0,69	0,78	0,61	.
			Величина	средн.	средн.	средн. и мелкие	.
3	Крюшпа	5	Количество	297	290	311	352
			Вес	0,52	1,50	0,57	0,58
			Величина	очень мелк.	мелк.	очень мелк.	очень мелк.

$\frac{1}{2}$ нормы азота. При увеличении количества азотистых соединений в почве развитие клубеньков резко ослабляется, а у сои в случае 2 норм азота на корнях клубеньков не было обнаружено вовсе.

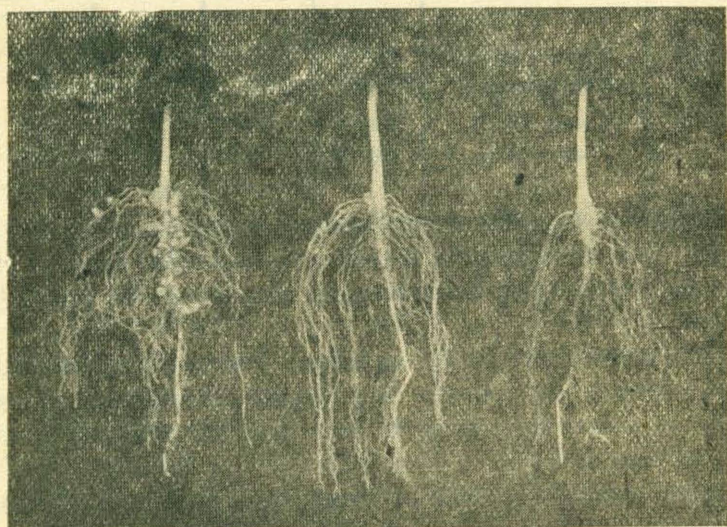


Рис. 1. Развитие клубеньков на корнях люпина в различных условиях азотистого питания. Слева направо: без азота, $\frac{1}{2}$ нормы азота, 2 нормы азота. Наибольшее развитие клубеньков в субстрате без азота (фото 12.XII 1942 г.).

На рис. 2 (стр. 27) изображены корни сои, выращенные в различных условиях азотистого питания; слева направо 0N, $\frac{1}{2}$ N, 1N и 2N. В вариантах 0N и $\frac{1}{2}$ N клубеньков много и размерами они больше, чем в варианте 1N, а в варианте 2N их нет вовсе.

Таким образом, данные настоящих опытов позволяют сдела

общий вывод, что развитие клубеньков на корнях бобовых растений идет более интенсивно в условиях слабого содержания азотистых соединений в субстрате. С этим хорошо согласуются те факты, что у люпина и сои наибольший эффект заражения клубеньковыми бак-

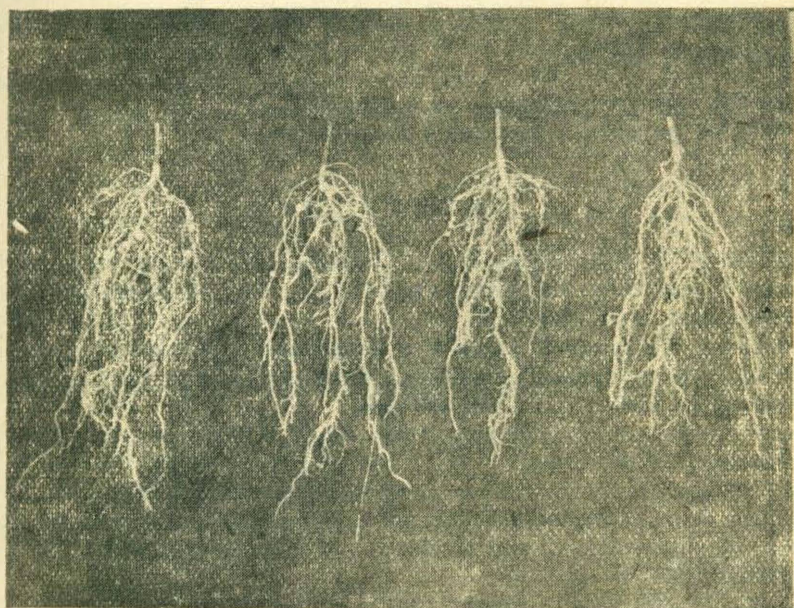


Рис. 2. Развитие клубеньков на корнях сои в различных условиях азотистого питания. Слева направо: без азота, $\frac{1}{2}$ нормы азота, 1 норма азота, 2 нормы азота. Наибольшее развитие клубеньков в условиях слабого азотистого питания (фото 12.XII 1942 г.).

териями был получен в варианте $\frac{1}{2}N$, т. е. тоже в условиях низкого содержания азота.

Представленные в настоящей статье данные подкрепляют точку зрения, которая ранее была выдвинута другими авторами: эффект применения нитрагина выше в почвах, бедных азотом.

Однако, ни наши опыты, ни опыты других авторов не решают кардинального вопроса, связанного с проблемой взаимоотношения бобовых растений и клубеньковых бактерий, — каковы причины депрессии в развитии клубеньковых бактерий при большем количестве азота в почвах?

По этому вопросу могут быть сделаны два предположения: 1) Наличие большого количества азота в почве мешает развитию клубеньковых бактерий в почве и их проникновению в корни растений. 2) Наличие большого количества азота уже в самом растении повышает иммунитет его к заражению клубеньковыми бактериями и мешает развитию их в клетках корней. Подобного рода предположение было высказано Мазе (6) и Фредом (5), которые считают, что если

растение обеспечено азотом, в его клетках идет усиленный синтез белков за счет углеводов, вырабатываемых в листьях, и клубеньковые бактерии попадают в неблагоприятные условия развития. Попытка экспериментального обоснования этого положения была сделана в работе Корсаковой и Конокотиной (1).

К решению этого вопроса направлены дальнейшие опыты авторов настоящей статьи.

Сельско-хозяйственный институт Армянской ССР
Кафедра физиологии растений и микробиологии

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Корсакова М. П. и Конокотина А. Г.—Минеральное питание бобовых и усвоение азота. Труды Всесоюзного Института Сельск. Хоз. Микробиологии, 1936 г., т. VIII, вып. 2, стр. 5—29.
2. Петросян А. П.—Влияние азотных и фосфорных удобрений на взаимодействие между клубеньковыми бактериями и бобовыми (соя) растениями. Труды Ерев. Гос. Ун-та, 1939 г., т. IX, стр. 389—404.
3. Baessler P.—Biederman's Zentralblatt, 1898, Bd. 27, S. 306—309 (Цитировано по Корсаковой и Конокотиной).
4. Fred E. B. and Grawl E. Y.—The effect of soluble nitrogenous salts on nodule formation. Journ. of the American Society of Agronomy, 1916, v. VIII, pp. 316—328.
5. Fred E. B., Baldwin Y. L. and Mc Coy E.—Root nodule bact. and Leguminous plant. Madison. 1932, pp. 199—207.
6. Mazc M.—Annales Insitute pasteur, 1898, v. 12, pp. 1—25, 128—155.

Մ. Խ. Չայլախյան եւ Ա. Ա. Մեհրաբյան

ԹԻԹԵՈՆԱԾԱՂԻԿ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ԱՐՄԱՏԱՊԱԼԱՐՆԵՐԻ ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ՎՐԱ ԱԶՈՏԱԿԱՆ ՍՆՆԴԻ ՈՒՆԵՑԱԾ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ ՀԱՐՑԻ ՇՈՒՐՋԸ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Թիթեոնաճաղիկ բույսերի ազոտական սննդառությունը կապված է մի կողմից՝ հողի մեջ գտնվող և արմատների միջոցով կլանվող ազոտական միացությունների հետ, մյուս կողմից՝ այն պալարաբակտերիաների զործունեության հետ, որոնք թափանցում են արմատների հյուսվածքների մեջ, բազմանում են այնտեղ և կապում միջուրորտի մոլեկուլար ազոտը։ Հետազոտողների մեծամասնությունը գտնում է, որ ազոտական միացությունների տեղափոխությունը հողում՝ բացասաբար է ազդում պալարների առաջացման վրա։ Կա և հակառակ կարծիք, թե պալարներ առատորեն առաջանում են նաև ազոտով հարուստ հողերում։

Ներկա հոդվածում բերվում է հետևյալ երեք թիթեոնաճաղիկ բույսերի՝ կապույտ լուպինի (*Lupinus angustifolius*), սոյայի (*Soja hypsida lutea*) և ֆրանսիական սոյի կամ քուռուշնայի (*Ervum ervile*) պալարների զարգացման վրա ազոտական միացությունների տարբեր զոզանների ունեցած ազդեցության հարցին վերաբերող տվյալները։ Բույսերն աճեցվել են ավա-

դում, Պրյանիշնիկովի սննդարար խառնուրդով, ազոտի պարունակության հետևյալ փոփոխություններով.

1) առանց ազոտի (ON), 2) ազոտի կես նորմա ($1/2N$), 3) ազոտի մեկ նորմա (1N), 4) ազոտի երկու նորմա (2N): Բույսերի կեսը (երկու-ական անոթ) յուրաքանչյուր վարիանտում վարակվել է պալարաբակտերիաներով, իսկ մյուս կեսը չի վարակվել: Փորձերն սկսվել են 1942 թ. սեպտ. 9-ին և ավարտվել նույն թվականի դեկտեմբերի 12-ին:

Ազոտական սննդի ուժեղացումն ավելացրեց կոտորով չվարակված բույսերի չոր մասսայի կուտակումը և մեծացրեց աճեցողությունը: Փորձի պայմաններում սկսեցին ծաղկել միայն լուպինի բույսերը, ընդ որում ազոտական տարբեր ֆոների վրա ծաղկման ժամկետների փոփոխություն չի եղել:

Պալարաբակտերիաներով վարակելու էֆեկտը երևան եկավ բոլոր բույսերի աճեցողության ինտենսիվության և չոր մասսայի կուտակման նկատմամբ, իսկ լուպինին՝ նաև բույսերի զարգացման տեմպերի նկատմամբ: Վարակման հետևանքով սոյայի և լուպինի, մասամբ և քուռուշնայի աճեցողությունը ուժեղացավ, ընդ որում ամենամեծ էֆեկտը երևան եկավ $1/2N$ վարիանտում. այստեղ էլ նկատվեց լուպինի ծաղկման ամենամեծ արագացումը (ադ. 2):

Փորձերն ավարտելու պահին, ազոտական թույլ սննդի պայմաններում, նկատվեց պալարների հետևյալ մաքսիմալ զարգացումը. սոյայի և քուռուշնայի քաշի ամենամեծ զարգացումը եղավ $1/2N$ վարիանտում, իսկ սուբստրատում ազոտն ավելացնելուն զուգընթաց պալարների զարգացումը թուլացավ այն աստիճան, որ $2N$ վարիանտում սոյան բնավ պալարներ չունեին: Լուպինի պալարների ամենամեծ զարգացումը նկատվեց ազոտի բացակայության պայմաններում և $1/2N$ վարիանտում. առաջին դեպքում պալարները բացառիկ խոշոր էին (ադ. 2, նկ. 1 և 2):

Բերված տվյալներից բխում է այն եզրակացությունը, որ թիթեռնածաղիկ բույսերի պալարներն ավելի ինտենսիվ զարգանում են այն դեպքում, երբ սուբստրատը ազոտական միացություններ քիչ է պարունակում:

Հեղինակների հետագա հետազոտությունները նպատակ ունեն լուծելու այն հարցը, թե ինչն է խանգարում պալարների առաջացմանն ու պալարաբակտերիաների զարգացմանը—ազոտի մեծ քանակության առկայությունը հողում թե՛ իրենի՛ բույսի մեջ:

M. K. Chailackian and A. A. Meghrabian

The effect of nitrogen nutrition upon the development of nodules on the roots of leguminous plants

S u m m a r y

Nitrogen nutrition of leguminous plants is concerned both with absorption of nitrogen compounds by the roots from the soil and with the activity of nodule bacteria, which penetrating the tissues of the roots multiply there assimilating the molecular nitrogen of the presence of nitrogen compounds in the soil has a negative effect upon the formation of nodules in soils rich in nitrogen as well.

In the present paper facts are presented concerning the effect of different amounts of nitrogen compounds upon the development of nodules on the roots of three species of leguminous plants: blue lupine (*Lupinus angustifolius*), soy-beans (*Soja hyspida lutea*) and french lentil (*Ervum ervile*). The plants were grown on sand on the nutritive compound of Pryanishnikov with the following changes introduced to the contents of nitrogen: 1) no nitrogen (0 N), 2) half norm of nitrogen ($\frac{1}{2}$ N), 3) one norm of nitrogen (1N), 4) two norms of nitrogen (2N). One half of the plants (two pots) in each experiment—set was inoculated with nodule bacteria. The other half was not. The experiments were started on the 9-th of september and concluded on the 12-th of december 1940.

In the control not inoculated plants the increase of nitrogen nutrition was followed by the intensive accumulation of dry matter and by the increase of the rate of growth, under experimental conditions only lupine came into bloom, no shiftings in the time of flowering being observed on different nitrogen backgrounds.

In all the plants the contaminating effect of nodule bacteria was told upon the vigor of growth and accumulation of dry matter, while in the case of lupine upon the rate of the plant development as well. The inoculation of soy-beans and lupine and partly of lentil resulted in the increase of growth and accumulation of dry matter, the most striking effect exhibiting the experiment with $\frac{1}{2}$ N. Here greatest acceleration of lupine flowering was observed (Table 2).

Maximum development of nodules on the roots of the plants towards the close of the experiments was noted in the case with weak nitrogen nutrition: in soy-beans and lentil the greatest increase (in weight).

Of nodule development was in the experiment with $\frac{1}{2}$ N, and with the increase of nitrogen in the substratum it was slackened to such an extent that no nodules were found in soy-beans with 2N.

In lupine vigorous development of nodules was observed in the experiment-set where no nitrogen was introduced and in that with $\frac{1}{2}$ N; in the former case the nodules were exceptionally large (Table 2, Fig. 1, 2).

From the data offered by us a general conclusion follows that the development of nodules on the roots of leguminous plants proceeds more intensively in the case with weak content of nitrogen compounds in the substratum.

Further investigations of the authors are directed to the solution of the problem what inhibits the formation of nodules and the development of nodule bacteria—the presence of great quantity of nitrogen in the soil or in the plant itself.