

БУЛЬБОЧКОВІ БАКТЕРІЇ – ГЕТЕРОТРОФНИЙ ТА СИМБІОТРОФНИЙ СПОСОБИ ЖИТТЯ

Крутило Д.В.

Інститут сільськогосподарської мікробіології УААН,
вул. Шевченка, 97, м. Чернігів, 14027, Україна
E-mail: krutilod@mail.ru

У статті висвітлено особливості сапрофітного (ex planta) та симбіотичного (in planta) існування бульбочкових бактерій. Наведено відомості про формування різних за чисельністю популяцій ризобій. Розглядається вплив екологічних факторів на утворення та функціонування бобово-ризобіальної системи.

Ключові слова: екологічна ніша, бульбочкові бактерії, бобові рослини, сапрофіти, мікросимбіоти.

У ході еволюції та розвитку екосистем відбувалася взаємна адаптація окремих груп організмів, у результаті якої кобійнти навчилися оптимальніше використовувати ресурси навколишнього середовища. Яскравим прикладом коеволуції організмів є симбіотичні відносини бульбочкових бактерій з бобовими рослинами [1].

Екологічні ніші бульбочкових бактерій. Кожна популяція макро- і мікроорганізмів займає певне місце в екосистемі та характеризується такими показниками як місцепроживання та екологічна ніша. Екологічна ніша характеризує ступінь екологічної спеціалізації даної популяції, її місце в біогеоценозі як функціональної одиниці. За образним виразом відомого еколога Ю. Одума [2], місце мешкання – це “адреса” організму, а ніша – його “професія”. Е. Піанка [3] розглядає екологічну нішу як загальну суму адаптацій організму або як усі різноманітні шляхи пристосування його до умов навколишнього середовища.

У життєвому циклі бульбочкових бактерій можна виділити дві стадії: стадію вільноіснуючих гетеротрофів та стадію симбіотичної взаємодії з бобовими рослинами [4-6]. Під час сапрофітного існування (ex planta) екологічною нішею для ризобій є ґрунт, який забезпечує їх необхідними елементами живлення. Після проникнення мікроорганізмів у корені бобових (in planta) екологічною нішею для бульбочкових бактерій стає рослина, фізіологічні та генетичні

особливості якої безпосередньо впливають на мікросимбіонта [7].

Роботами багатьох вчених показано, що бульбочкові бактерії широко розповсюджені в ґрунтах [8-10]. Більшість екологічних досліджень щодо вивчення чисельності ризобій здійснюється за допомогою методу граничних розведень ґрунтових суспензій [11-13]. Поширення бульбочкових бактерій у різних ґрунтах визначають також за наявністю корневих бульбочок. Зазначені методи дозволяють врахувати лише вірулентні штами ризобій, які селекціонуються рослиною-живителем. Незважаючи на те, що в ґрунті в значній кількості можуть бути наявні невірулентні бактерії, саме вірулентні ризобії вносять найбільший вклад у накопичення біологічного азоту [6]. У зв'язку з дослідженням розмірів та різноманіття популяцій останнім часом увагу дослідників привертає вивчення нуклеотидних послідовностей ДНК, отриманої безпосередньо з ґрунту [14], а також використання селективних середовищ для прямого виділення ризобій з ґрунту [15].

Незважаючи на те, що бульбочкові бактерії є одним з головних компонентів агроєкосистем бобових рослин, вони складають відносно невелику частину ґрунтових мікроорганізмів. Так, штами *Rhizobium* і *Bradyrhizobium* становлять 0,1-8,0 % від загальної кількості бактерій у ризосфері та 0,01-0,14 % від їх біомаси [16].

Експериментально доведено, що ризобії здатні довгий час залишатися у ґрунті без рослин і функціонувати як сапрофіти. Дані, отримані В. Brunel із співавт. [17], свідчать, що інтродуковані у нестерильний ґрунт штами *B. japonicum* після 8-13 років сапрофітного існування зберігають генетичну організацію та симбіотичні властивості.

Чисельність бульбочкових бактерій у різних ґрунтах значно варіює і залежить від низки абіотичних, біотичних та антропогенних факторів. В. Шильниковою показано, що чисельність ризобій, специфічних до тих бобових культур, які є в складі дикої флори або культивуються довгий час у даній місцевості, вимірюється порядками 10^4 - 10^6 клітин в 1 г ґрунту, а рослин, які рідко вирощуються – 10^1 - 10^3 клітин в 1 г ґрунту [18]. У сівозміні сої з небобовими культурами (рапс, тритикале) протягом 4 років не було виявлено істотного зниження титру бульбочкових бактерій сої за відсутності рослини-живителя [6]. Дослідження М. Толкачова [19] свідчать, що після тривалого існування ризобій без бобової рослини чисельність їх знижується і вони поступово зникають з мікробного

ценозу ґрунту. У ґрунтах, де тільки починають вирощувати певні види бобових культур, бульбочкові бактерії взагалі можуть бути відсутні.

Необхідно відмітити, що у ґрунті існують бульбочкові бактерії, які відрізняються за активністю, вірулентністю та конкурентноздатністю. У різних ґрунтах змінюється лише їх кількісне співвідношення [7]. Окультурення ґрунтів, особливо пов'язане з внесенням органічних добрив або вапнуванням, покращує умови для розмноження та розвитку ризобій. Активні штами цих бактерій частіше трапляються в нейтральних ґрунтах (чорноземах, окультурених дерново-підзолистих) [9, 18].

Аборигенні популяції ризобій, на відміну від несимбіотичних бактерій, характеризуються високою гетерогенністю. У ґрунті одночасно можуть існувати як вірулентні, так і фенотипно наближені до них невірулентні штами, а також значна кількість рекомбінантних генотипів [20]. Важливу роль у процесі формування структури популяцій бульбочкових бактерій та забезпеченні їх гетерогенності має перенос плазмід між штамами в ґрунті. Плазмідні ризобій можуть виступати у ролі векторів для переносу хромосомних генів цих мікроорганізмів. За розрахунками W. Dudman [21], якщо чисельність ризобій у ґрунті становить 10^8 бактеріальних клітин, то за добу може утворюватися не менш як 100 нових генотипів мікроорганізмів. Як зазначалося вище, обмін генетичною інформацією іноді приводить до появи симбіотичних властивостей у невірулентних ризобій. Однак характер успадкування симбіотичних ознак істотно залежить від таксономічної спорідненості штамів [6, 22, 23]. Згідно моделей популяційної динаміки бульбочкових бактерій, запропонованих М. Проворовим [20], нові рекомбінантні штами, які характеризуються розширеними екологічними властивостями *in planta*, повністю витискають з мікробного ценозу батьківські авірулентні форми, а штами з розширеними екологічними властивостями *ex planta*, як правило, не можуть повністю витиснути ізогенні батьківські форми.

На долю бульбочкових бактерій у ґрунті істотно впливає рослина-живитель. Це зумовлено: 1) впливом корневих виділень, 2) розмноженням бульбочкових бактерій у бульбочках з наступним виходом їх у ґрунт, 3) здатністю рослини-живителя “вибирати” певні генотипи ризобій з ґрунтової популяції [16].

За присутності рослини відбувається різке збільшення

чисельності специфічних бульбочкових бактерій, оскільки в ризосфері бобових культур створюються більш сприятливі умови для їх розвитку, ніж у ґрунті, віддаленому від коренів. Існування ризобій у прикореневій зоні значною мірою залежить від корневих виділень, які містять різноманітні поживні речовини та біологічно активні сполуки. Експериментально доведено, що кореневі ексудати сприяють активному руху ризобій до коренів [22, 24]. За даними В. Шильникової, зона стимуляції розвитку ризобій простягається до 20 мм від поверхні кореня [18]. Звертає на себе увагу той факт, що у ризосфері деяких бобових може спостерігатися пригнічення неспецифічних ризобій, що пов'язано із здатністю рослини обирати собі мікросимбіонта [25].

Слід відмітити, що збільшення чисельності ризобій у присутності рослини може бути зумовлено як специфічною, так і неспецифічною стимуляцією розвитку мікробних популяцій корневими ексудатами. Так, У. Yanni із співавт. [26] було показано, що у ризосфері рису відбувається інтенсивний розвиток бульбочкових бактерій конюшини.

Г. Лисичкиною [27] вивчено динаміку чисельності бульбочкових бактерій сої в ризоплані та ризосфері сої, гороху, ячменю та в ґрунті без рослин за різних початкових рівнів внесення популяції. Відмічено тенденцію до стимуляції розвитку ризобій поблизу кореня рослини-живителя. В ризосфері та в ґрунті без рослин спостерігали чітку залежність рівня стабілізації чисельності бактерій від рівня внесення. Проте в ризоплані стабілізація чисельності ризобій сої на певному рівні відбувалася незалежно від рівня початкової щільності популяції. Автори дійшли висновку, що зона впливу рослини-живителя на бульбочкові бактерії максимально наближена до кореневої поверхні.

Дослідження, проведені П. Кожевіним [28], свідчать, що простір ризосфери сої не є однорідним для розвитку бульбочкових бактерій сої. Їх чисельність у різних точках кореня значно розрізняється. На початку спостережень (168 годин) максимальна кількість мікросимбіонта спостерігалася не на поверхні кореня, а на відстані близько 1 мм від нього. З часом зона максимальної щільності популяції була відмічена на відстані 0,5 мм до кореня і на кінець досліду (через 888 годин) спостерігалася на його поверхні.

Важливе значення у взаємовідносинах мікро- і макросимбіонтів мають генетична природа штаму та сорт рослини. Так, для

ризобій характерним є збільшення генетичного різноманіття бактеріальних популяцій у присутності рослини-живителя, оскільки умови розвитку мікроорганізмів у ризосфері сприяють більш інтенсивному переносу генів між різними штамми, ніж у ґрунті. Тому в природі має місце високий поліморфізм за симбіотичними ознаками популяцій бульбочкових бактерій та сортів бобових рослин [29].

Слід зазначити, що серед бобових культур існують форми, які не вступають у симбіотичні відносини із специфічними ризобіями. Прикладом можуть бути афганський горох, стійкий до інфікування більшістю європейських штамів *R. leguminosarum* [30], та безбульбочкова соя [31]. Дана ознака детермінована наявністю у рослин генів, що зумовлюють стійкість до нодуляції. Встановлено, що в рецесивному стані алель *sum 2* робить інокуляцію гороху місцевими бульбочковими бактеріями неможливою, причому ця властивість зберігається при включенні гену в різні генотипи [32]. У сої ця ознака контролюється одним рецесивним геном *rj₁*. Гібрид сої (Лінкольн × Ричард), який містить цей ген у гомозиготному стані, також не здатний формувати бульбочки [33]. Проте, стійкість до нодуляції не є абсолютною. Так, з ґрунтів Туреччини та Росії виділено штамми *R. leguminosarum* bv. *viciae*, які, завдяки наявності гену *nod X*, здатні інокулювати афганські горохи [34, 35].

Після переходу до симбіотичного стану бульбочкові бактерії ведуть зовсім інший “спосіб життя”, екологічною нішею для них стають бульбочки. Вони захищають бактерії від дії зовнішніх несприятливих факторів та забезпечують їх поживними речовинами у вигляді рослинних фотоасимілятів [5, 36, 37]. Бактерії, в свою чергу, надають рослинам продукти біологічної фіксації азоту, необхідні для побудови рослинного організму. В результаті взаємодії генетично гетерогенної популяції вірулентних ризобій з рослиною-живителем у ній збільшується частка штамів, які здатні активно фіксувати азот повітря. Згідно “альтруїстичної” моделі [38], відбір на підтримку генів азотфіксації відбувається завдяки “альтруїзму” не бактерій по відношенню до рослини, а одних бактеріальних клітин (бактероїдів) по відношенню до інших (недиференційованих бактерій).

Слід також відмітити, що симбіоз бобових рослин з бульбочковими бактеріями є вигідним для макросимбіонта лише за умов дефіциту зв’язаних форм азоту, а за наявності азотовмісних

сполук утворення бульбочок не завжди покращує розвиток рослин [37, 39-43]. Відносини бульбочкових бактерій з зовнішнім середовищем у цей період регулюються рослиною-живителем, а вплив ґрунту проявляється тільки опосередковано. Фактори, які негативно діють на рослину, таким же чином діють і на розвиток бульбочкових бактерій та функціонування бульбочок [6, 7].

У бактероїдній тканині бульбочок ризобії повністю домінують [44], а після відмирання рослин вони формують місцеву популяцію бульбочкових бактерій. Перехід *in planta* → *ex planta* викликає виникнення популяційної хвилі, що призводить до елімінації частини популяції ризобій в ґрунті за рахунок індивідуального добору [20]. У більшості випадків ґрунт виконує функцію підтримання популяції бульбочкових бактерій до моменту інфікування ними відповідної бобової рослини.

Таким чином, бульбочкові бактерії належать до мікроорганізмів, які здатні до гетеротрофного та симбіотрофного способу життя. В результаті взаємовигідного співіснування зростає екологічний потенціал обох партнерів симбіозу, один з яких (макросимбіонт) отримує нову метаболічну функцію – фіксація молекулярного азоту повітря, а інший (мікросимбіонт) отримує захист від дії факторів зовнішнього середовища та елементи живлення.

Вплив екологічних факторів на бобово-ризобіальний симбіоз. На взаємовідносини бульбочкових бактерій з рослиною-живителем впливають різноманітні екологічні фактори: абіотичні, біотичні та антропогенні. Ці фактори регулюють утворення бобово-ризобіального симбіозу та нерідко відіграють визначальну роль у реалізації потенційних можливостей симбіонтів і ефективності даної системи [45].

Оскільки бульбочкові бактерії довгий час існують в ґрунті як сапрофіти, на їхній розвиток, фізіологічні властивості і здатність вступати у симбіотичні взаємовідносини з рослинами істотно впливає механічний склад ґрунту та вміст у ньому гумусу. Тип ґрунту та його властивості можуть обмежувати або, навпаки, сприяти розповсюдженню та домінуванню в ньому бактерій, різних за активністю [7]. Дослідження, проведені В. Тильбою [9], свідчать, що для різних типів ґрунтів показник бульбочкоутворення у сої достатньо стійкий і найсприятливіші умови для нодуляційного процесу створюються у багатих на гумус ґрунтах. L. Heatherly

із співавт. [46] було показано, що найвищий приріст урожаю надземної маси рослин сої від інокуляції спостерігається на пілуватому суглинку, в той час як найбільший урожай насіння був на глинистому ґрунті.

Одним з головних екологічних факторів для бульбочкових бактерій є температура. Вони стійкі до низьких температур і гинуть при температурі вищій 50 °C [47]. Значне підвищення температури призводить до зниження чисельності *B. japonicum* у ґрунті [6]. Оскільки ризобії та бобові рослини по-різному реагують на температурний стрес, вплив температури на симбіоз визначається сорто-штамовою взаємодією. Ю. Стояновою встановлено, що із збільшенням температури від 18 до 28 °C підсилюється ріст рослин сої в 1,4-1,7 раза, фіксація молекулярного азоту в 1,3-4,2 раза та підвищується урожайність в 1,9-3,6 раза [48]. З іншого боку, в польових умовах зниження температури під час вегетації затримує розвиток рослин сої та уповільнює процес бульбочкоутворення [49].

Дефіцит вологи [50] або перезволоження [51] негативно впливають як на рослину-живителя, так і на бульбочкові бактерії. Вважається, що оптимальна вологість, яка необхідна для формування та ефективного функціонування симбіотичної системи, становить 60-70 % повної вологоємності [45]. Так, у період посухи у бобових рослин знижується азотфіксувальна активність та поглинання мінерального азоту кореневою системою. За умов нестачі або надлишку вологи у бульбочкових бактерій порушується респіраторна функція, внаслідок чого зменшується їх чисельність в екотопі.

На ріст та розвиток бульбочкових бактерій також істотно впливає аерація ґрунту. Вважається, що при кисневому голодуванні для виживання ризобій у ґрунті велике значення можуть мати окиси азоту, які використовуються як акцептори електронів [52, 53]. Зниження концентрації кисню біля коренів призводить до слабого розвитку кореневої системи та зменшення кількості бульбочок і рівня поглинання коренем калію, кальцію і фосфору [39].

Слід відмітити, що симбіотичні системи дуже чутливі до реакції ґрунтового розчину. Оптимальне значення рН для ефективного функціонування симбіозу становить 6,5-7,0 [5, 51]. У більшості випадків низькі значення рН призводять до зниження активності та вірулентності бульбочкових бактерій або до їх

загибелі. За даними китайських дослідників [54] при збільшенні кислотності середовища у штамів *B. japonicum* порушується полярний характер розподілу екзополісахаридних рецепторів, у результаті чого знижується адсорбція бактеріальних клітин на коренях сої. Разом з тим, існують штами, які витримують низькі значення рН (на рівні 4,5) і при цьому мають високу нодуляційну здатність. Вапнування кислих ґрунтів дозволяє підвищити рН і створити сприятливі умови для розвитку симбіозу, в результаті чого урожайність зерна сої може збільшитися більш ніж на 50% [39]. Важливо підкреслити роль рослини-живителя як екологічного фактору, який корегує вплив кислотності ґрунту на вірулентність та активність ризобій.

Багатьма дослідниками вивчалася специфіка азотного живлення бобових рослин та вплив різних доз азотних добрив на взаємовідносини їх із бульбочковими бактеріями [32, 39, 51, 55]. Встановлено, що соя та квасоля належать до групи бобових культур, у яких однаково виражена активність автотрофного та симбіотрофного типів живлення. Коефіцієнт ефективності у них наближається до 100 %. Переважання симбіотрофного азотного живлення над автотрофним виявлено у вики мохнатої та конюшини східної, а також у малоокультурених видів *Trifolium ambiguum* M. Vieb. і *Lupinus digitatus* Forsk [32]. У роботі Г. Троїцької [55] показано, що за сприятливих умов соя здатна формувати високі врожаї переважно за рахунок симбіотичної азотфіксації. Запаси мінеральних сполук азоту в ґрунті забезпечують потреби рослин у цьому елементі до початку функціонування бульбочок. Внесення мінерального азоту, як правило, знижує рівень використання молекулярного азоту пропорційно використаній дозі добрива. Протиріччя щодо необхідності застосування невеликих стартових доз азотних добрив в технології вирощування сої можуть бути пов'язані з тим, що дослідження проводилися з різними сортами і за різних ґрунтово-кліматичних умов [56-58]. Деякі науковці пропонують визначати доцільність внесення азотних добрив під бобові рослини відповідно до умов регіону вирощування даної культури [59].

Істотний вплив на бобово-ризобіальний симбіоз має вміст у ґрунті фосфору, калію та мікроелементів. Так, при використанні фосфорно-калійних добрив покращується розвиток кореневої системи рослин, підвищується кількість бульбочок та ефективність

симбіозу [60]. Відмічено позитивний вплив мікроелементів [25, 51, 61] на ріст і розвиток бульбочкових бактерій, процеси нодуляції та функціонування леггемоглобіну і нітрогенази. Недостатня кількість цих елементів у ґрунті призводить до порушення нормально-го розвитку бульбочок та зниження активності азотфіксації.

Серед біотичних факторів найбільше значення для ризобій мають кореневі виділення бобових рослин. Вони можуть істотно впливати на популяції бульбочкових бактерій в екоотопі, стимулювати або пригнічувати їхню активність [62-65]. У місцевих популяціях цих мікроорганізмів відбувається відбір за реакцією на умови прикореневої зони рослин та ґрунту. [6]. У літературі є також повідомлення щодо впливу на ризобії корневих ексудатів небобових рослин. Так, у роботі Г. Лисичкиної [66] показано стимуляцію розвитку бульбочкових бактерій сої корневими виділеннями ячменю.

Антропогенний вплив на бульбочкові бактерії проявляється у застосуванні в сільськогосподарській практиці речовин, які порушують природну взаємодію ризобій з рослиною-живителем, що може призвести до спрощення біологічних систем [67]. До найбільш вивчених ксенобіотиків належать пестициди, які широко застосовуються з метою захисту рослин від хвороб, шкідників тощо. Вони відіграють роль потужного екологічного фактору, викликають зміни чисельності, морфологічних ознак мікроорганізмів та нерідко проявляють мутагенну активність і є генетичною загрозою для ґрунтової мікробіоти. Використання пестицидів у технологіях вирощування сої призводить до істотного зниження активності симбіотичної азотфіксації та зменшення частки біологічного азоту в урожаї [68, 69]. Однак бульбочкові бактерії сої здатні пристосовуватися до дії деяких гербіцидів і активно їх метаболізувати [69]. Показано також, що деякі пестициди, які застосовуються в технологіях вирощування бобових культур, пригнічують утворення бульбочок, проте не є токсичними для макро- і мікросимбіонтів. Пояснюється це тим, що ці пестициди за своєю структурою нагадують флавоноїдні сполуки – пригнічувачі бульбочкоутворення. Отже, негативний вплив пестицидів може бути набагато ширшим, ніж токсична післядія ксенобіотиків [70].

Таким чином, під впливом екологічних факторів обмежується розмір та активність популяцій бульбочкових бактерій у природних екоотопах, регулюється формування та продуктивність рослинно-

мікробних систем. Дані щодо активності окремих компонентів агроценозу та їх взаємозв'язку з іншими компонентами, а також реакції на природні та антропогенні чинники можуть слугувати цінним матеріалом для прогнозування процесів, що відбуваються в агроecosистемах, з метою забезпечення їх стабільності.

1. Проворов Н. А. Козволюция бобовых растений и клубеньковых бактерий: таксономические и генетические аспекты / Н. А. Проворов // Журн. общ. биологии. — 1996. — Т. 57, № 2. — С. 52–77.

2. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. — М. : Мир, 1975. — 742 с.

3. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. — М. : Мир, 1981. — 399 с.

4. Доросинский Л. М. Клубеньковые бактерии и нитрагин / Л. М. Доросинский. — Л. : Колос. — 1970. — 192 с.

5. Мишустин Е. Н. Клубеньковые бактерии и инокуляционный процесс / Е. Н. Мишустин, В. К. Шильникова. — М. : Наука, 1973. — 288 с.

6. *Rhizobiaceae*: молекулярная биология бактерий взаимодействующих с растениями / под ред. Г. Спайнка, А. Кондорози, П. Хукаса; пер. с англ. И. А. Тихоновича и Н. А. Проворова. — СПб., 2002. — 568 с.

7. Доросинский Л. М. Вопросы экологии клубеньковых бактерий // Успехи микробиологии. — М. : Наука, 1974. — Т. 10. — С. 201–213.

8. Вопросы экологии и физиологии микроорганизмов, используемых в сельском хозяйстве / [А. Т. Новикова, Н. С. Якименко и др.]. Л. : 1975. — 190 с.

9. Тильба В. А. Аборигенная популяция ризобий сои основной сосеющей зоны России: автореф. дис. ... д-ра. биол. наук: 03.00.07 / В. А. Тильба; Тихоокеанский институт биоорганической химии Дальневосточного отделения РАН. — Владивосток, 1998. — 46 с.

10. Фомичев Е. Е. Распространение клубеньковых бактерий гороха в почвах Томской области и эффективность нитрагинизации / Е. Е. Фомичев // Тр. ВНИИСХМ. — Л., 1989. — Т. 59. — С. 296.

11. Красильников Н. А. О методах количественного учета клубеньковых бактерий в почве / Н. А. Красильников, А. И. Коренько // Микробиол. — 1940 — Т. 9, Вып. 1. — С. 27–31.

12. Тильба В. А. К вопросу определения численности клубеньковых бактерий сои в почве / В. А. Тильба // Микробиологические и биохимические исследования почв. — К. : Урожай, 1971. — С. 51–55.

13. Толкачев Н. З. Модифицированный метод определения количества клубеньковых бактерий сои в почве / Н. З. Толкачев // Тр. ВНИИСХМ.

— Л., 1990. — Т. 60. — С. 37–43.

14. Streit W Application of subtraction hybridization for the development of a *Rhizobium leguminosarum* biovar *phaseoli* and *Rhizobium tropici* group-specific DNA probe / W. Streit, A. J. Bjourson., J. E. Cooper, D. Werner // FEMS Microbiol. Ecol. — 1993. — Vol. 13. — P. 59–67.

15. Tong Z. A Selective Medium for the Isolation and Quantification of *Bradyrhizobium japonicum* and *Bradyrhizobium elkanii* Strains from Soils and Inoculants / Z. Tong, M. J. Sadowsky // Appl. Environ. Microbiol. — 1994. — Vol. 60, № 2. — P. 2581–586.

16. Bottomley P. J. Ecology of *Bradyrhizobium* and *Rhizobium* / Biol. Nitrog. Fixat. // Ed. G. Stacey, R. H. Burris, H. J. N.Y. Evans; I. : Chapman & Hall, 1992. — P. 293–384.

17. Brunel B. Stability of *Bradyrhizobium japonicum* inoculants after introduction into soil / B. Brunel, G. C. Cleyet, P. Norman et al. // Appl. Environ. Microbiol. — 1988. — Vol. 54. — P. 2636–2642.

18. Шильникова В. К. Закономерности развития клубеньковых бактерий в условиях сапрофитного и симбиотрофного существования и их конкурентноспособность / В. К. Шильникова // Микробные сообщества и их функционирование в почве. — Киев: Наукова думка, 1981. — С. 228–234.

19. Толкачев Н. З. Потенциальные возможности симбиотической азотфиксации при выращивании сои на юге Украины / Н. З. Толкачев // Мікробіол. журн. — 1997. — Т. 59, № 4. — С. 34–41.

20. Проворов Н. А. Моделирование популяционной динамики клубеньковых бактерий / Н. А. Проворов, Н. И. Воробьев // Тр. Всерос. конф. “Сельскохозяйственная микробиология в XIX–XXI веках” (Санкт-Петербург, 14–19 июня 2001): тез. докл. — СПб, 2001. — С. 68–69.

21. Dudman W. F. Ecological studies of root nodule bacteria introduced into field environments / W. F. Dudman, J. Brockwell // Aust. J. Agric. Res. — 1968. — № 19. — P. 739–747.

22. Тихонович И. А. Генетика симбиотической азотфиксации с основами селекции / [И. А. Тихонович, Н. А. Проворов]. — СПб. : Наука, 1998. — 194 с.

23. Симаров Б. В. Генетические основы селекции клубеньковых бактерий / Б. В. Симаров. — Л. : Агропромиздат, 1990. — 192 с.

24. Курдиш И. К. Гранулированные микробные препараты для растениеводства: наука и практика / И. К. Курдиш. — К. : КВЦ, 2001. — 142 с.

25. Манорик А. В. Фіксація молекулярного азоту симбіотичними системами / А. В. Манорик. — К. : Наук. думка, 1976. — 164 с.

26. Yanni Y. G. Nature of the beneficial *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* – rice association / Y. G. Yanni, R. Rizk, J. K. Ladha et al. // Book of

abstract 12-th Int. Congr. On nitrogen fixation (Parana, Brazil, 12-17 Sept. 1999) : abstr. — Parana, 1999. — P. 175.

27. Лисичкина Г. А. Динамика численности *Rhizobium japonicum* в ризоплане и ризосфере различных растений / Г. А. Лисичкина, П. А. Кожевин, Д. Г. Звягинцев // Микробиол. — 1983. — Т. 52, № 4. — С. 646–650.

28. Кожевин П. А. Микробные популяции в природе / П. А. Кожевин. — М. : Изд-во Моск. Ун-та, 1989. — 175 с.

29. Проворов Н. А. Генетический контроль хозяйской специфичности клубеньковых бактерий / Н. А. Проворов, Б. В. Симаров // Успехи соврем. генетики. — 1987. — Вып. 14. — С. 90–114.

30. Broughton W. J. Competition for nodulation of *Pisum sativum* afghanistan requires live rhizobia and a plant component / W. J. Broughton, U. Samrey, B. Ben. Bohlool // Canad. J. Microbiol. — 1982. — Vol. 28, № 2. — P. 162–268.

31. Caldwell B. E. Inheritance of a strain specific ineffective nodulation in soybeans / B. E. Caldwell // Crop Sci. — 1966. — Vol. 6. — P. 427–428.

32. Проворов Н. А. Соотношение симбиотрофного и автотрофного питания азотом у бобовых растений: генетико-селекционные аспекты / Н. А. Проворов // Физиология растений. — 1996. — Т. 43, № 1. — С. 127–135.

33. Pueppke S. G. Responses of Rj1 and rj1 soybean isolines to inoculation with *Bradyrhizobium japonicum* / S. G. Pueppke, J. H. Payne // Ibid. — 1987. — Vol. 84, № 4. — P. 1291–1295.

34. Четкова С. А. Выделение и исследование штаммов *Rhizobium leguminosarum.*, эффективных на горохах афганского происхождения / С. А. Четкова, И. А. Тихонович // Микробиол. — 1986. — Т. 55, № 1. — С. 143–149.

35. Lie T. A. Symbiotic specialization in pea plants: requirement of specific *Rhizobium* strains for peas from Afghanistan / T. A. Lie // Ann. Appl. Biol. — 1978. — Vol. 88. — P. 445–487.

36. Кретович В. Л. Биохимия усвоения азота воздуха растениями / В. Л. Кретович. — М. : Наука, 1994. — 164 с.

37. Проворов Н. А. Эволюция генетических систем симбиоза у клубеньковых бактерий / Н. А. Проворов // Генетика. — 1996. — Т. 32, № 8. — С. 1029–1040.

38. Jimenes J. An altruistic model of *Rhizobium*-legume association / J. Jimenes, J. Casadesus // J. Hered. — 1989. — Vol. 80. — P. 335–337.

39. Связывание молекулярного азота клубеньковыми бактериями в симбиотических и культуральных условиях / [Е. П. Старченков, Н. И. Белима, В. М. Желок и др.]. — К. : Наук. думка, 1984. — 224 с.

40. Ягодин Б. А. Продуктивность и размеры симбиотической

фиксации азота растениями люпина / Б. А. Ягодин, М. В. Вильямс, Ю. Г. Сизонов // Физиология растений. — 1984. — № 31. — С. 1136–1142.

41. Boursier P. J. Growth and nitrogen-fixing responses of subterranean clover to application and subsequent removal of ammonium nitrate / P. J. Boursier, C. A. Raguse, K. L. Taggard // Crop. Sci. — 1989. — Vol. 29, № 3. — P. 758–763.

42. Brockwell J. Effect of soil nitrogen status and rate of inoculation on the establishment of populations of *Bradyrhizobium japonicum* and on the nodulation of soybeans / J. Brockwell, R. R. Gault, L. J. Mortharpe et al // Austral. J. Agr. Res. — 1989. — Vol. 40, № 4. — P. 753–762.

43. Gibson A. H. Nitrate effect on nodulation of soybean by *Bradyrhizobium japonicum* / A. H. Gibson, J. E. Harper // Crop. Sci. — 1985. — Vol. 25, № 3. — P. 497–502.

44. Звягинцев Д. Г. Почва и микроорганизмы / Д. Г. Звягинцев. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1987. — 256 с.

45. Антипчук А. Ф. Экологические аспекты селекции ризобий и повышение эффективности симбиоза / А. Ф. Антипчук // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1994. — Т. 26, № 4. — С. 315–333.

46. Heatherly L. Vegetative development of soybeans grown on different soil types / L. Heatherly, W. Russeli // Field Crops Res. — 1979. — 2, № 2. — P. 135–143.

47. Натман П. С. Клубеньковые бактерии в почве / П. С. Натман // Почвенная микробиология. — М. : Наука, 1979. — С. 141–167.

48. Стоянова Ю. С. Рост, фиксация азота и транспирация растений сои. 1. Влияние температуры корней / Ю. С. Стоянова // Физиология растений. — 1997. — Т. 44, № 3. — С. 413–419.

49. Бабич А. О. Сучасне виробництво і використання сої / А. О. Бабич. — Київ : Урожай, 1993. — 432 с.

50. Карагуйшиева Дамеш. Аэробные азотфиксирующие бактерии почв Казахстана: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Алма-Ата, 1984. — 48 с.

51. Мильто Н. И. Клубеньковые бактерии и продуктивность бобовых растений / Н. И. Мильто. — Минск : Наука и техника, 1982. — 286 с.

52. Berkun P. van Anaerobic growth and denitrification among different serogroups of soybean rhizobia / P. van Berkun, H. Keyser Harold // Appl. and Environ. Microbiol. — 1985. — Vol. 49, № 4. — P. 772–777.

53. Daniel R. M. Anaerobic growth and denitrification by *R. japonicum* and other rhizobia / R. M. Daniel, I. M. Smith, J.A.D. Phillip et al. // J. Gen. Microbiol. — 1980. — Vol. 120, № 2. — P. 517–521.

54. Cheng R. H. Чэнунауа миного вэйшэнгу юймяньсюэ изфчжи /

R. H. Cheng, L. P. Lin // Chin. J. Microbiol. and Immunol. — 1985. — Vol. 18, № 2. — P. 123–134.

55. Троицкая Г. Н. Роль малых доз нитрата и симбиотически фиксированного азота в азотном питании сои в онтогенезе / Г. Н. Троицкая, А. Г. Гадимов, С. Ф. Измайлов // Физиология растений. — 1993. — Т. 40, № 3. — С. 448–457.

56. Афанасьева Л. М. О целесообразности использования минерального азота при возделывании бобовых / Л. М. Афанасьева, Л. М. Доросинский, А. П. Кожемяков // С.-х. биол. — 1983. — № 4. — С. 6–8.

57. Патыка В. Ф. Эффективность применения ризоторфина и азотных удобрений под сою на орошаемых землях юга Украины / В. Ф. Патыка, Н. З. Толкачев, В. И. Заверюхин, Н. П. Саенко // Агрохимия. — 1987. — № 12. — С. 3–7.

58. Freire J.R.J. Important limiting factors in soil for the Rhizobium-legume symbiosis: Biological nitrogen fixation. Ecology, technology and physiology / J.R.J. Freire. — New York; London, 1984. — P. 51–55.

59. Біологічний азот / [В. П. Пати́ка, С. Я. Коць, В. В. Волкогон, та ін.]. — К. : Світ, 2003. — 424 с.

60. Jardim J. R. Important limiting factors in soil for the Rhizobium-legume symbiosis: Biological nitrogen fixation. Ecology, technology and physiology / J. R. Jardim, J. R. J. Freire. — New York ; London, 1983. — P. 55–75.

61. Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. Биологическая фиксация атмосферного азота. — М. : Наука, 1968. — 631 с.

62. Белима Н. И. Содержание свободных аминокислот в пасоке, корнях и корневых выделениях некоторых растений / Н. И. Белима, А. В. Манорик // Физиолого-биохимические основы питания растений. — Киев : Наук. думка, 1967. — Вып. 2. — С. 63–71.

63. Dacota F. D. Alfalfa (*Medicago sativa* L.) root exudates contain isoflavonoids in the presence of *Rhizobium meliloti* / F. D. Dacota, C. M. Joseph, O. A. Phillips // Plant Physiol. — 1993. — Vol. 101, № 3. — P. 819–824.

64. Dazzo F. B. Alternation of the trifoliin A – binding capsule of *Rhizobium trifolii* 0403 by enzymes released from clover roots / F. B. Dazzo, G. L. Truchet, J. E. Sherwood et al. // Appl. Environ. Microbiol. — 1982. — Vol. 44, № 5. — P. 478–490.

65. Gietl Ch. Lectins in the excretion of intact root / Ch. Gietl, H. Zeigler // Naturwissenschaften. — 1978. — Vol. 66, № 3. — P. 161–162.

66. Lisichkina G. A. Relationship between soybean nodule bacteria and different plants / G. A. Lisichkina, D. G. Zvyagintsev, P. A. Kazhevin // Interrelationship between microorganisms and plant in soil (Libice, CSSR, June 22-27, 1987) : abstr. — Libice, 1987. — P. 5.

67. Яковлева З. М. Влияние окислов металлов на бобово-ризобияльный симбиоз / З. М. Яковлева // Микробиология. — 1984. — Т. 53, № 2. — С. 308–312.

68. Круглов Ю. В. Симбиотические взаимоотношения бобовых растений с клубеньковыми бактериями при внесении пестицидов / Ю. В. Круглов, Л. Н. Пароменская // Докл. ВАСХНИЛ. — 1979. — № 11. — С. 8–10.

69. Лупашку З. А. Оценка токсичности действия гербицидов на *R. japonicum* в чистой культуре / З. А. Лупашку, З. Ф. Бобейко, Г. Н. Болокан // Изв. АН МолдССР. — 1987. — № 1. — С. 74–75.

70. Тихонович И. А. Специфичность взаимодействия бактерий и растений как пример образования интегрированных генетических систем / И. А. Тихонович // Проблемы экспериментальной ботаники. V Купревичские чтения. — Минск : Тэхналогія, 2006. — С. 5–49.

КЛУБЕНЬКОВЫЕ БАКТЕРИИ – ГЕТЕРОТРОФНЫЙ И СИМБИОТРОФНЫЙ СПОСОБЫ ЖИЗНИ

Крутило Д.В.

Институт сельскохозяйственной микробиологии УААН,
г. Чернигов

В статье освещены особенности сапрофитного (ex planta) и симбиотического (in planta) существования клубеньковых бактерий. Приведены данные о формировании разных по численности популяций ризобий. Рассматривается влияние экологических факторов на образование и функционирование бобово-ризобияльной системы.

Ключевые слова: *экологическая ниша, клубеньковые бактерии, бобовые растения, сапрофиты, микросимбионты.*

NODULE BACTERIA – HETEROTROPHIC AND SYMBIOTROPHIC WAYS OF LIFE

Krutylo D.V.

Institute of Agriculture Microbiology UAAS, Chernihiv

The features of saprophytic (ex planta) and symbiotic (in planta) existence of nodule bacteria are covered in this article. It gives the information about forming of rhizobia populations different in a quantity. The influence of ecological factors on formation and functioning of legume-rhizobium system was examined.

Key words: *ecological niche, nodule bacteria, legume plants, saprophytes, microsymbionts.*