

А.В. ВІТЕР¹, Б.О. ІВАНИЦЬКА¹, П.М. МАМЕНКО², Н.Г. МІСЬКІВ¹

¹ Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

² Інститут фізіології рослин і генетики НАН України
Україна, 03022 м. Київ, вул. Васильківська, 31/17

ВПЛИВ КЛІНОСТАТУВАННЯ НА СТРУКТУРНІ ПОКАЗНИКИ ЛЮЦЕРНИ ПОСІВНОЇ ЗА УМОВИ ВЗАЄМОДІЇ З SINORHIZOBIUM MELILOTI

Вивчення впливу на рослини люцерни посівної сорту Ярославна кліностакування, спонтанного зараження місцевими расами Sinorhizobium meliloti та індукованої інокуляції штамом 441 цього виду ризобій показало, що імітована мікрогравітація пригнічує ріст кореня, стимулює збільшення площі поверхні листків, але зменшує їхню питому масу. Ріст, органогенез пагона, а також ефекти, спричинені кліностакуванням, підсилюються за умови достатнього забезпечення рослин азотом як результату взаємодії люцерни посівної з ризобіями ефективного штаму 441.

Незважаючи на те, що азотфіксувальні біосистеми в умовах мікрогравітації вивчають вже протягом кількох десятиліть [9, 11–13, 15], комплексних досліджень розвитку бобово-ризобіальних симбіозів бракує. Хімічні добрива є одним з факторів токсичного навантаження на закриті системи життєзабезпечення, тому біологічна азотфіксація могла би стати альтернативою їх застосуванню, зокрема на орбітальних станціях. Відсутність публікацій з описанням тривалої дії дійсної або імітованої мікрогравітації на систему «бобова рослина–бульбочкові бактерії» спонукала нас дослідити вплив кліностакування на структурну організацію люцерни посівної за взаємодії рослин з низькоефективними формами ризобій, які контамінували насіння в період до посіву (далі — місцеві раси), та з висоефективним штамом Sinorhizobium meliloti 441 з музейної колекції Інституту фізіології рослин і генетики (ІФРГ) НАН України.

Матеріали та методи

Об'єктами досліджень були рослини люцерни посівної (*Medicago sativa* L.) сорту

Ярославна (насіння отримано з селекційного розсадника ННЦ «Інститут землеробства» УААН) та мікроорганізми висоефективного штаму 441 *Sinorhizobium meliloti* (музейна колекція ІФРГ НАН України). Частота обертання 3D кліностатів, що забезпечує відтворення низки ефектів мікрогравітації [6], по одній осі становила 0,11 об./хв, по іншій — 0,48 об./хв.

За 2 доби до інокуляції суспензією 7-добової культури штаму 441 *S. meliloti* насіння стерилізували протягом 30 хв у 70 % етанолі, після чого промивали та ставили на пророщування в термостат. Відкаліброване пророщене насіння неінокульоване або інокульоване (залежно від варіантів дослідження) розкладали по 25 шт. у скляні контейнери, заповнені базальтовим волокном Grodan (Нідерланди) на глибину 1 см, після чого встановлювали ще на 2 доби у термостат до появи сходів. Перед закладанням дослідів посуд і субстрати піддавали автоклавуванню, живильний розчин готували в кип'ячій дистильованій воді, а посуд, яким користувалися під час догляду за рослинами, обробляли кип'ячою водою. Проте зазначені заходи знезараження виявилися малоефективними щодо місцевих рас ризо-

бій, і вони спонтанно інфікували корені рослин у ході експерименту.

Досліди включали чотири варіанти: стаціонар (контроль) за умови спонтанного інфікування коренів місцевими расами ризобій (1-й) та за інокуляції штамом 441 (2-й), кліностакування за умови спонтанного інфікування коренів місцевими расами ризобій (3-й) та за інокуляції штамом 441 (4-й). Кожен із дослідів проводили в різні місяці (1-й — у жовтні–листопаді, 2-й — у січні–лютому, 3-й — у квітні–травні, 4-й — у червні–липні), але згідно з єдиним вищенаведеним протоколом. Тривалість фотоперіоду становила 15 год. Люмінесцентні лампи (1230 лм) на кліностаках були закріплені на відстані 23 см від поверхні субстрату, як і в стаціонарі, й оберталися разом з кліностаком. Це давало змогу розмежувати особливості розвитку рослин, спричинені фототропізмом, від гравітропічних. Рівень освітлення становив приблизно 2,5 клк, температура — 22–25 °С. Полив рослин проводили безазотним живильним розчином [10]. Повторність дослідів — 4-разова.

Рослини і кореневі бульбочки аналізували через 30 діб після посіву *Medicago sativa* (за появи перших відмінностей між інокульованими й неінокульованими варіантами) і через 50 діб — у граничноможливий строк вирощування рослин цього виду в умовах нашої лабораторії. У ці строки рослини виймали із субстрату, пагони гербаризували, кореневі бульбочки фіксували в 70 %-му етанолі для подальших мікроскопічних досліджень, а корені висушували. Наведені в публікації дані є результатами аналізу генеральної сукупності досліджуваного матеріалу. Визначення лінійних і гравіметричних показників проводили на висушеному рослинному матеріалі; для бульбочок визначали тільки розміри. Дані про площу листової поверхні були отримані шляхом фотографування гербаризованих зразків і обробки зображень за допомогою програмного додатка (ПД) Adobe Photoshop CS2, а параметри бульбочок —

за допомогою світло-оптичного мікроскопа Axios Zeiss Primo Star (Німеччина) з одночасним фотографуванням, зображення обробляли за допомогою ПД UTSCSA Image Tool 3.00. Об'єм бульбочки розраховували за її довжиною і найбільшою шириною за формулою для еліпсоїда. Для математичної обробки результатів застосовано ПД Microsoft Excel 2003.

Результати та обговорення

Перші видимі неозброєним оком відмінності між рослинами на кліностаці й у стаціонарі спостерігали у третю декаду вегетації: у стаціонарі стебла рослин за формою були більш висхідними, а за дослідних умов — прямостоячими. Спонтанно інфіковані рослини мали менш інтенсивне зелене забарвлення, були нижчими й менш облиствленими. До кінця дослідів (на 50-ту добу) зазначені відмінності між варіантами ставали більш вираженими.

У більшості випадків кліностаковані 30-добові рослини мали гірше розвинені корені, ніж рослини в стаціонарі. У віці 50 діб ця тенденція зберігалася. Чітких тенденцій щодо різниці у масі коренів залежно від способу зараження рослин не виявлено.

Розташування основної частини коренів зумовлювалося розподілом живильного розчину по об'єму контейнерів. У стаціонарі корені швидко пронизували верхні шари субстрату та формували добре розвинену мичкувату систему в нижній частині контейнера. Внаслідок кліностакування галузження коренів було дещо слабшим, але коренева система рівномірно розподілялась по об'єму контейнера (обертання запобігало накопиченню живильного розчину на дні контейнера). Кореневі бульбочки утворювалися в місцях найбільшого скупчення вологи, розміщувалися як на добре розвинених, так і на молодих коренях.

На 50-ту добу в умовах кліностакування довжина стебла в неінокульованих рослин збільшилася на 35,7 %, а в інокульованих в одному з дослідів зменшилася на 6,8 %, а в

іншому — збільшилася на 20,7 %. Інокуляція рослин музейним штамом ризобій стимулювала видовження стебла: на 30-ту добу в стаціонарі на — 87,4 %, у кліностації істотних змін не відзначено; на 50-ту добу в стаціонарі — в 6,4 разу, за дії кліностакування — в 4,3 разу (таблиця).

Імітація умов мікрогравітації дещо затримує листоутворення в рослин віком до 30 діб, надалі кліностакування не перешкоджає цьому процесу. Зі збільшенням віку рослин *Medicago sativa* від 30 до 50 діб симбіоз з високоефективним штамом ризобій сприяє появі нових листків, особливо в умовах стаціонару. На відміну від неінокульованих рослин за умови інокуляції на 50-ту добу було відзначено появу бічних гілок на стеблі: в стаціонарі — на 35 % рослин, за дії кліностакування — на 9 %, що свідчить про необхідність належного азотного забезпечення не лише для збільшення фітомаси, а й для органогенезу *Medicago sativa*, що узгоджується з даними літератури [6].

Розвиненість листкового апарату рослин *Medicago sativa* оцінювали за площею листкової поверхні однієї рослини (S_p) (див. таблицю). На 30-ту добу експерименту найгірші показники були у спонтанно інфікованих рослин, а найкращими — в інокульованих рослин стаціонару. Зафіксовано збільшення S_p унаслідок кліностакування на 12–27 % (тут і далі амплітуда значень вказує на те, що вираженість ефектів в різних дослідах була неоднаковою). У 50-добових спонтанно заражених кліностакованих рослин розміри листкового апарату залишалися незмінними порівняно з 30-добовими, тоді як у стаціонарі без інокуляції з 30-ї по 50-ту добу S_p збільшувалася на 94 %. На 50-ту добу серед інокульованих варіантів кращій листковий апарат мали рослини контролю, гірший — кліностаковані. Вплив інокуляції був більш помітним у кліностакованих рослин. Між 30-ю і 50-ю добою S_p збільшилася в неінокульованих рослин у стаціонарі в 1,9 разу, а під впливом інокуляції в стаціонарі — у

2,7 разу, за дії кліностакування — у 3,2 разу. Отже, на збільшення листкової поверхні позитивно впливають два фактори: інокуляція штамом 441 *Sinorhizobium meliloti* і кліностакування.

Цікава закономірність: 30-добові рослини, інокульовані штамом 441, мали важчі листки (питому масу ($\text{мг}/\text{см}^2$) ми розглядали як показник зрілості листків) порівняно зі спонтанно зараженими (у стаціонарі — на 30 %, за умов кліностакування — на 59 %). У віці 50 діб листки інокульованих рослин, навпаки, були легшими, ніж спонтанно заражених (у стаціонарі — на 30 %, за умов кліностакування — на 31 %). Це можна пояснити тим, що між 30-ю та 50-ю добою у варіантах зі спонтанним інфікуванням нових листків утворилося мало порівняно з інокульованими рослинами, в яких за 4-ту і 5-ту декади вегетації виникло багато нових листків. На 50-ту добу найважчими були листки в рослин як без інокуляції, так і з нею в умовах стаціонару, найлегшими — за умов кліностакування. Це також свідчить про позитивний вплив кліностакування на появу нових листків.

Для спонтанно заражених рослин у стаціонарі відзначено відносно сталі співвідношення між масами сухих пагона та кореня на 30-ту добу (3,0–3,6) і виражена тенденція до зростання його величини в умовах кліностакування — в 1,7–4,3 разу; в інокульованих рослин спостерігалася тенденція як до зменшення (на 45 %), так і до збільшення цього показника (на 81 %). На 50-ту добу в усіх варіантах зазначений показник виявився дуже варіабельним, проте відзначено його відмінність у дослідних варіантах порівняно зі стаціонаром. У більшості варіантів відбувалося зменшення величини співвідношення між масами пагона і кореня у період з 30-ї до 50-ї доби, причому найбільшим це зменшення було в спонтанно заражених кліностакованих рослин (на 39–84 %).

Дія кліностакування зазвичай вважається стресором [4], тоді як спричинена

мікросимбіонтами азотфіксація, навпаки, фактором стимуляції росту і розвитку рослинного організму [6], але в наших дослідках ці два фактори діяли в одному напрямі. Це може свідчити про те, що, по-перше, умови імітованої мікрогравітації пригнічують розвиток кореня, по-друге, клінонстатування певною мірою нівелює дію гравітації на пагін, тому останній розвивається інтенсивніше, по-третє, внаслідок симбіозу *Medicago sativa* з ризобіями посилюється ріст надземних органів і водночас гальмується посилене розростання кореня. На нашу думку, нестача азоту зумовлювала посилене розростання коренів для пошуку зазначених мінеральних ресурсів; якщо ж корені забезпечувалися азотними сполуками за допомогою бульбочок, то необхідність у такому пошуку, а отже, й у розростанні коренів зникала.

В інокульованих рослин порівняно з інфікованими спонтанно бульбочки мали характерну пігментацію: від світло-рожевої до бурої (таке забарвлення свідчить про насиченість гем-білковими комплексами — одним з факторів фіксації азоту). У цих рослин відзначено високу активність нітрогенази (див. таблицю).

У більшості варіантів на коренях виявлено як поодинокі бульбочки, так і їхні скупчення гроно- та намистоподібної форми.

Значна частина досліджень розвитку симбіозів з участю ризобій спрямована на вивчення особливостей розташування [7], будови [2, 8, 14] та біохімічного статусу [1–3] бульбочок на коренях бобових рослин, тому ми вивчали вплив клінонстатування на структуру цих органів.

З'ясувалося, що дані про кількість бульбочок (у загальній виборці з контейнера, в перерахунку на рослину або на одиницю сухої маси кореня) є недостатньо інформативними: бульбочки на різних рослинах навіть в умовах одного варіанта відрізнялися за розмірами (не менше ніж на порядок). Більш інформативними виявилися дані

про лінійні розміри цих симбіотичних органів (див. таблицю). На нашу думку, розрахований об'єм бульбочок певною мірою може замінити їхню масу, оцінку якої не проводили через відсутність у нашому розпорядженні відповідних приладів.

Очевидно, що розтягнутий у часі процес закладання бульбочок не залежав від дії досліджуваних факторів, а тому в усіх варіантах відзначено великий діапазон варіювання величини об'єму однієї бульбочки. Від 30-ї до 50-ї доби експерименту середній об'єм бульбочки на коренях нерухомих рослин без інокуляції, тобто за спонтанного інфікування, зростав на 13–190 %, у клінонстатованих рослин — на 20–1340 %, у варіанті з індукованою інокуляцією штамом 441 *S. meliloti* у клінонстаті в одному досліді середній об'єм бульбочки збільшувався на 268 %, а в іншому — знижувався на 19 % (за рахунок новоутворених органів азотфіксації, адже кількість бульбочок зростала). Це свідчить про більшу мінливість інтенсивності розвитку азотфіксувальних органів у *Medicago sativa* під впливом клінонстатування, ніж за нерухомих умов.

На 50-ту добу в стаціонарі з інокуляцією загальний об'єм бульбочок однієї рослини був значно нижчим, ніж в умовах спонтанного зараження ризобіями. Зважаючи на дані про активність нітрогенази, це дає підстави вважати, що штам 441 *S. meliloti* є ефективнішим щодо відновлення сполук азоту, тоді як місцеві раси ризобій використовують ресурси *Medicago sativa* винятково для збільшення розмірів бульбочок. Тому можна рекомендувати використання саме вискоєфективних штамів ризобій як у дослідженнях в умовах імітованої та дійсної мікрогравітації, так і з метою промислового вирощування бобових культур у закритих екосистемах. За спонтанного зараження на 50-ту добу після посіву не виявили закономірностей щодо змін об'єму бульбочок у перерахунку на одну рослину під впливом клінонстатування, тоді як за індукованою інокуляцією

Структурні показники рослин *Medicago sativa* L. під впливом обробки *Sinorhizobium meliloti* та імітованої мікрогравітації

Показник	№ досліду	Через 30 діб після посіву				Через 50 діб після посіву			
		спонтанне інфікування		інокуляція штамом 441 <i>S. meliloti</i>		спонтанне інфікування		інокуляція штамом 441 <i>S. meliloti</i>	
		стаціонар (контроль)	кліноста-тування	стаціонар (контроль)	кліноста-тування	стаціонар (контроль)	кліноста-тування	стаціонар (контроль)	кліноста-тування
1. Довжина стебла, см	2	2,78±0,67	2,69±0,50	5,21±0,71	2,47±0,32	1,54±0,36	2,09±0,55	9,80±1,29	9,13±1,14
2. Кількість справжніх листків на рослині, шт.	2	3,29±0,44	2,79±0,27	4,07±0,35	3,29±0,24	3,42±0,24	3,74±0,29	8,57±0,85	7,99±0,71
3. Площа листової поверхні однієї рослини, см ²	2	0,96±0,30	0,78±0,26	2,40±0,19	1,22±0,28	1,12±0,28	0,78±0,26	5,15±0,50	4,69±0,58
4. Питома маса сухого листка, мг/см ²	2	1,05±0,08	1,05±0,06	1,37±0,02	1,67±0,02	2,42±0,19	1,66±0,05	1,70±0,07	1,14±0,08
5. Маса сухого пагона рослини, мг	1	19,79±6,75	12,30±4,04	17,71±5,89	12,72±4,19
	2	3,69±0,97	3,07±0,01	7,36±1,00	4,43±1,42	5,28±1,73	5,67±1,85	29,22±2,69	30,40±4,02
	3	11,68±4,33	8,63±1,41	17,31±5,80	11,81±1,48	11,20±3,58	14,90±4,97	36,65±12,20	28,48±9,50
	4	4,32±1,24	4,69±1,23	5,15±1,00	4,66±0,45
6. Маса сухих коренів рослини, мг	1	7,44±2,46	3,71±1,24	6,75±2,18	2,81±0,87
	2	1,42±0,49	0,66±0,09	0,92±0,28	1,04±0,25	2,47±0,76	2,33±0,79	6,22±0,34	4,96±1,57
	3	3,23±0,62	1,50±0,50	1,54±0,35	1,05±0,31	7,86±2,68	5,39±1,80	5,83±1,96	10,42±3,39
	4	6,56±2,11	2,91±0,97	5,14±1,68	3,26±0,71
7. Співвідношення між масами сухих пагонів і коренів рослин	1	2,3±0,7	3,6±0,7	2,6±0,3	5,3±1,8
	2	3,0±1,0	5,0±0,1	8,2±1,5	4,5±1,6	2,1±0,5	2,5±0,4	4,7±0,6	5,5±1,3
	3	3,6±1,3	6,6±2,2	11,2±3,7	11,6±2,1	2,0±0,7	4,0±1,3	6,9±2,3	5,4±1,8
	4	3,0±0,8	12,9±3,1	4,8±1,6	8,7±2,7	0,9±0,3	2,1±0,7	1,7±0,6	1,5±0,4
8. Ацетиленвідновлювальна активність, нмоль/(рослинагод)		0	0,01	1,23±0,27	0,37±0,14	0	0,01	1,23±0,13	1,77±0,16
9. Об'єм бульбочки, мм ³	3	0,24±0,08 / 4,6·10 ⁻⁴ ...3,6	0,04±0,005 / 0,02...0,07	0,20±0,05 / 3,3·10 ⁻⁴ ...1,4	0,11±0,02 / 2,2·10 ⁻³ ...0,4	0,69±0,15 / 4,6·10 ⁻⁴ ...6,8	0,63±0,15 / 1,9·10 ⁻³ ...8,0	0,46±0,09 / 0,01...2,4	0,39±0,09 / 4,4·10 ⁻³ ...5,3
	4	0,48±0,10 / 6,6·10 ⁻³ ...4,4	0,47±0,09 / 7,8·10 ⁻³ ...5,4	0,30±0,04 / 3,8·10 ⁻³ ...3,1	0,31±0,04 / 0,03...1,8	0,62±0,13 / 4,4·10 ⁻³ ...9,1	0,56±0,12 / 8,5·10 ⁻³ ...3,5	0,31±0,07 / 2,4·10 ⁻³ ...3,0	0,25±0,05 / 2,0·10 ⁻³ ...9,1
10. Сумарний об'єм бульбочок однієї рослини, мм ³	3	0,51±0,11	0,002	0,59±0,12	0,18±0,02	1,75±0,39	1,44±0,35	0,65±0,12	1,52±0,35
11. Об'єм бульбочок на 1 мг маси сухого кореня, мм ³	3	0,16±0,05	0,001	0,42±0,10	0,17±0,06	0,31±0,07	0,39±0,10	0,12±0,02	0,29±0,07
	4	0,33±0,07	1,25±0,25	0,75±0,10	0,88±0,11	0,78±0,19	1,07±0,26	0,38±0,09	0,55±0,12
12. Маса сухого пагона/об'єм бульбочок, мг/мм ³	2	23,0±7,3	4465,6	23,6±5,6	64,6±18,6	6,4±1,5	10,3±3,3	56,0±15,5	18,7±6,1
	3	8,9±0,5	13,5±2,8	12,1±1,6	12,8±1,7	0,9±0,2	1,4±0,3	2,5±0,6	2,6±0,5

Примітка: «...» — спостереження не проводилися; для 9-го показника в знаменнику наведено інтервал варіювання.

кліностагування сприяло збільшенню зазначеного показника в 2,3 разу. У спонтанно інфікованих кліностагованих рослин цей показник був більшим порівняно з тими, які інокулювались індуковано. Некліностаговані 50-добові рослини відзначалися меншим об'ємом бульбочок у перерахунку на одиницю маси сухих коренів, аніж кліностаговані. На нашу думку, збільшення величини відношення об'єму бульбочок до маси коренів свідчить про те, що, незважаючи на пригнічення розвитку кореневої системи *Medicago sativa*, спричинене кліностагуванням, умови імітованої мікрогравітації не позначаються на формуванні та розвитку кореневих бульбочок. Таким чином, можна припустити, що азотфіксувальні бульбочки сприймають силу тяжіння відносно незалежно від впливу на рослинний організм.

На нашу думку, сприятливий вплив бульбочок на пагін (джерело органічних сполук для системи рослина—ризобії) асоціюється з більш високими значеннями параметра «маса сухого пагона/об'єм бульбочок». Незначні коливання цього параметра в умовах одного варіанта, зафіксовані для 50-добових рослин порівняно з 30-добовими, свідчать про те, що на макросимбіонтах старшого віку розвиток азотфіксувальних утворень на коренях урівноважується з розвитком всієї рослини, зокрема її надземної частини. Саме тому у рослин віком 50 діб цей параметр в інокульованих ефективним ризобіальним штамом рослин значно перевищує такий у рослин, які були спонтанно заражені ризобіями. Стійких тенденцій щодо зміни величини відношення «маса сухого пагона/об'єм бульбочок» залежно від способу гравістимуляції *Medicago sativa* як для 30-добових, так і для 50-добових рослин не виявлено. Цей факт може слугувати ще одним аргументом на користь незалежності кореневих бульбочок щодо сприйняття гравітації відносно рослинного організму.

Висновки

Результати свідчать про те, що отримання достовірної картини щодо впливу імітованої мікрогравітації на бобово-ризобіальну симбіотичну систему можливе завдяки тривалому вирощуванню *Medicago sativa*, інокульованої ефективним штамом *S. meliloti*, таким як 441, адже більшість ефектів виявляються саме на 50-добових рослинах, коли симбіотична система повністю сформована та здатна ефективно відновлювати молекулярний азот. Належне забезпечення азотом сприяє росту й органогенезу пагона, а також підсилює вираженість деяких ефектів імітованої мікрогравітації на рослини. Кліностагування значною мірою перешкоджає росту коренів, але нівелює стримувальну дію гравітації на надземну частину *Medicago sativa*. Кореневі бульбочки менше реагують на вплив імітованої мікрогравітації. На підставі цього ми можемо розглядати їх як частину симбіотичної системи, яка є відносно незалежною від власне рослинного організму щодо сприйняття сили тяжіння. Однак, слід мати на увазі, що кліностати дають змогу створювати лише моделі, умови в яких наближаються до умов невагомості. Більш точне з'ясування ролі гравітації в розвитку азотфіксувальних симбіозів вимагає проведення ґрунтовних досліджень в умовах тривалих космічних польотів.

1. Андреев И.М., Андреева И.Н., Дуброво П.Н. и др. Кальциевый статус симбиосом люпина желтого как потенциальный регулятор их нитрогеназной активности: роль перибактероидной мембраны // Физиология растений. — 2001. — 48, № 3. — С. 364–374.

2. Андреева И.Н., Кожаринова Г.М., Измайлов С.Ф. Старение клубеньков бобовых // Там же. — 1998. — 45, № 1. — С. 117–130.

3. Измайлов С.Ф. Физиология симбиотических взаимоотношений в клубеньках бобовых: биогенез и роль перибактероидной мембраны // Там же. — 1996. — 43, № 5. — С. 773–791.

4. Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. — К.: Сталь, 2003. — 192 с.

5. Кордюм Е.Л. Условия микрогравитации — экспериментальная основа для познания роли гравитации в онтогенезе растений // Экология та ноосферология. — 2009. — 20, № 1–2. — С. 20–23.

6. Коць С.Я., Михалків Л.М. Фізіологія симбіозу та азотне живлення люцерни. — К. : Логос, 2005. — 300 с.

7. Кругова О.Д., Мандровська Н.М. Нодуляційна конкурентна здатність *tn5*-мутантів *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* // С.-г. мікробіол. — 2007. — Вип. 6. — С. 18–28.

8. Крылова В.В., Дуброво П.Н., Измайлов С.Ф. Транспорт метаболитов через перибактероидную мембрану в онтогенезе бобов // Физиология растений. — 2007. — 54, № 2. — С. 209–216.

9. Шенелев Э.Я., Нгуэн Х.Т., Кордюм В.А. и др. Влияние невесомости на цератоптерис *Azolla* // Космическая биология и авиакосмическая медицина. — 1982. — 16, № 6. — С. 66–68.

10. Шильникова В.К., Нестерова Н.М. Влияние кислотности среды на процесс инфицирования клевера клубеньковыми бактериями // Известия АН СССР. Сер. биол. — 1969. — № 3. — С. 445–448.

11. Guikema J.A., DeBell L., Paulsen A. et al. Clover development during spaceflight: a model system // Advance in Space Researches, 1994. — 14, N 8. — P. 173–176.

12. Henry R.L., Green P.D., Wong P.P., Guikema J.A. Binding of isolated plant lectin by rhizobia during episodes of reduced gravity obtained by parabolic flight // Plant Physiol. — 1990. — 92. — P. 262–264.

13. Kordyum V.A., Man'ko V.G., Popova A.F. et al. Changes in symbiotic and associative interrelations in a higher plant-bacterial system during space flight // Advances in space research. — 1983. — 3, N 9. — P. 265–268.

14. Monahan-Giovanelli H., Pinedo C.A., Gage D.J. Architecture of infection thread networks in developing root nodules induced by the symbiotic bacterium *Sinorhizobium meliloti* on *Medicago truncatula* // Plant Physiol. — 2006. — 140. — P. 661–670.

15. Urban J.E., Gerren R., Zoelle J. Effect of microgravity on the binding of acetylsalicylic acid by *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* // Acta Astronautica. — 1995. — 36, N 2. — P. 129–133.

Рекомендував до друку П.А. Мороз

А.В. Вітер¹, Б.А. Іваницька¹, П.Н. Маменко², Н.Г. Міськів¹

¹ Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины, Украина, г. Киев

² Институт физиологии растений и генетики НАН Украины, Украина, г. Киев

ВЛИЯНИЕ КЛИНОСТАТИРОВАНИЯ НА СТРУКТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЛЮЦЕРНЫ ПОСЕВНОЙ В УСЛОВИЯХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С *SINORHIZOBIUM MELILOTI*

Изучение влияния на растения люцерны посевной сорта Ярославна клиностаტიрования, спонтанного заражения местными расами *Sinorhizobium meliloti* и индуцированной инокуляции штаммом 441 этого вида ризобий показало, что имитированная микрогравитация угнетает рост корня, стимулирует увеличение площади поверхности листьев, но уменьшает их удельную массу. Рост, органогенез побега, а также эффекты, вызванные клиностаტიрованием, усиливаются в условиях достаточного обеспечения растений азотом как результата взаимодействия люцерны посевной с ризобиями эффективного штамма.

A.V. Viter¹, B.O. Ivanytska¹, P.M. Mamenko², N.H. Miskiv¹

¹ M.M. Gryshko National Botanical Gardens, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

² Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

CLINOROTATION IMPACT ON STRUCTURAL PARAMETERS OF ALFALFA INTERACTING WITH *SINORHIZOBIUM MELILOTI*

Investigation of clinorotation, spontaneous infection of alfalfa cv. Yaroslavna with *Sinorhizobium meliloti* and its induced inoculation with *S. meliloti* str. 441 are shown simulated microgravity to depress root growth, stimulate leaf area increasing and decrease leaf mass per unit of area. Proper nitrogen nutrition (resulted by interaction of alfalfa with effective rhizobial strain) facilitates shoot growth and organogenesis as well as manifestation of effects caused by clinorotation.