

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ

СЕРИЯ
БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

НАУЧНО-ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Основан в январе 1966 года

Серия выходит три раза в год

5

сентябрь — октябрь

2007
МОСКВА

УДК 633.318:581.557.24:581.15

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИНОКУЛЯЦИИ ГРИБОМ *Glomus intraradices* И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ЛЮЦЕРНЫ ХМЕЛЕВИДНОЙ ПО ПОКАЗАТЕЛЯМ ПРОДУКТИВНОСТИ И МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ*

А.П. ЮРКОВ, Л.М. ЯКОБИ, Г.В. СТЕПАНОВА, Н.И. ДЗЮБЕНКО,
Н.А. ПРОВОРОВ, А.П. КОЖЕМЯКОВ, А.А. ЗАВАЛИН

Оценивали внутривидовой полиморфизм двух дикорастущих популяций и двух сортопопуляций люцерны хмелевидной (*Medicago lupulina* L.) по показателям продуктивности и интенсивности образования микоризы с грибом *Glomus intraradices*. Отбирали близкородственные генотипы, различающиеся по симбиотическим признакам, в качестве объектов для изучения механизмов формирования эффективного симбиоза при возделывании люцерны на почве с низким содержанием доступного фосфора. Показано, что среди исследованных форм люцерны могут быть выделены растения с высокой эффективностью симбиоза с грибом *G. intraradices*, а дикорастущая популяция Павловская представляет интерес как источник контрастных по этому признаку генотипов.

Ключевые слова: арбускулярная микориза, *Medicago lupulina*, *Glomus intraradices*, генотипическая изменчивость, продуктивность растения, эффективность симбиоза.

Известно, что при низком содержании доступного фосфора (P_d) в почве проблема фосфорного питания у многих растений (включая травы и кустарники) успешно решается посредством образования арбускулярной микоризы (АМ) с грибами порядка *Glomales*. Впервые роль АМ в адаптации растений к дефициту P_d была установлена в 1943 году (1), однако научно обоснованная модель формирования эффективного микоризного симбиоза до сих пор не разработана, несмотря на прогресс в исследовании физиологии АМ. Для решения этой задачи необходимо располагать модельными растениями — контрастными по симбиотической активности близкородственными генотипами. Их источником могут быть дикорастущие популяции в силу того, что в природе почвы характеризуются низким содержанием доступных для питания форм фосфора и растения эволюционировали совместно с микоризообразующими грибами, сохранив симбиотический потенциал. Однако сведения о внутривидовой изменчивости эффективности микоризообразования у дикорастущих форм растений крайне ограничены. Например, показано, что у многих дикорастущих популяций и примитивных сортов гороха посевного формируется высокоэффективный симбиоз с активными штаммами грибов АМ: в вегетационном опыте прирост урожая зерна от инокуляции *Glomus* sp. на фоне заражения ризобийными бактериями составил в среднем по 99 образцам 184 ± 10 % (2).

Коммерческие сорта гороха характеризовались сравнительно низкой отзывчивостью на инокуляцию (цит. по 2), очевидно, вследствие того, что они создавались на фоне высоких доз минеральных удобрений и могли утратить гены, обеспечивающие способность к эффективному симбиозу, а селекция по симбиотическим признакам ранее не проводилась. В то же время эксперименты с яровой пшеницей свидетельствуют о значительном внутривидовом полиморфизме растений по симбиотическим признакам: в производственных посевах встречаемость аборигенной микоризной инфекции в корнях растений варьировала в пределах 21-96 % ($Cv = 29$ %), причем расте-

* Работа поддержана грантом РФФИ-офи № 06-04-08268, грантом CRDF ST-012 и Министерством образования РФ.

ния с высокой и средней жизнеспособностью характеризовались наибольшими показателями микоризообразования и формировали 92 % урожая (3).

Как источник контрастных по симбиотическим признакам генотипов представляет интерес люцерна хмелевидная (*Medicago lupulina* L.): вид широко распространен в разных климатических зонах, характеризуется высокой изменчивостью, самоопылитель, диплоид, удобный объект для получения линейного материала, имеет хозяйственное значение — во Всероссийском НИИ кормов им. В.Р. Вильямса (ВИК) ведется селекционная работа по созданию сортов для использования в луговодстве и в качестве сидерата (4).

В связи с этим нами были поставлены следующие задачи: у дикорастущих популяций и примитивных сортов (сортопопуляций) люцерны хмелевидной на основании агробиологических показателей индивидуальных растений при низком содержании P_d в почве на фоне инокуляции *G. intraradices* оценить внутривидовой полиморфизм растений по эффективности микоризного симбиоза, выявить взаимосвязь между показателями продуктивности и микоризообразования и отобрать близкородственные генотипы, различающиеся по симбиотическим признакам.

Методика. Объектом исследования служили четыре формы люцерны хмелевидной различного происхождения: три озимые — сортопопуляция Мира (Московская обл.), дикорастущие популяции Павловская и Юнтоловская (Ленинградская обл.) и одна яровая — сортопопуляция ВИК32 (Казахстан). Семена форм озимой люцерны получены из коллекции Всероссийского НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР), яровой — из коллекции ВИК. Для посева были отобраны одинаковые по размеру хорошо выполненные семена, что позволило свести к минимуму влияние массы семян на продуктивность растений. Семена стерилизовали серной кислотой в течение 8 мин, промывали и проращивали на фильтровальной бумаге в чашках Петри в стерильных условиях. Для инокуляции использовали активный штамм *G. intraradices* — изолят СИАМ8 из коллекции Всероссийского НИИ сельскохозяйственной микробиологии. Гриб размножали в горшечной культуре на плектрантусе (*Plectranthus australis* L.). Растения выращивали на стерильном субстрате — смеси почвы с песком в соотношении 2:1 по массе. Почва дерново-подзолистая легкосуглинистая отобрана с участка пашни с низким естественным плодородием (содержание P_2O_5 и K_2O по Кирсанову — соответственно 3,9 и 7,0 мг/100 г почвы, органического вещества — 3 %, pH_{KCl} после известкования — 6,1).

Двухсуточные проростки высаживали по 5 шт. на вегетационный сосуд (2,6 кг субстрата) и инокулировали грибом, внося 100 мг свежих микоризованных (в контроле — немикоризованных) корней плектрантуса под каждое растение (опыт и контроль — соответственно «+АМ» и «-АМ»). Полив осуществляли 1 раз в сутки кипяченой водой (по массе из расчета 60 % ПВ почвы). Растения помещали в бокс, оборудованный люминесцентными лампами белого света и OSRAM Fluora 36W77, которые обеспечивают оптимальные условия для фотосинтеза. Режим смены дня и ночи — 18/6 ч при температуре воздуха соответственно 24/22 °С. Условия опыта исключали спонтанное заражение клубеньковыми бактериями. Всего высадили по 35 растений популяций Павловская и Юнтоловская и по 65 растений сортопопуляций Мира и ВИК32. Учет урожая проводили на 88-е сут после посадки в фазу кушения—начала стеблевания озимых и в фазу плодоношения яровых форм. Для каждого растения определяли высоту куста, кустистость и общую воздушно-сухую биомассу; отбирали пробы корней для учета микоризообразования (в варианте с инокуляцией), а также пробы листьев для определения содержания фосфора (у растений популяции Павлов-

ская). После учета озимые растения пересаживали на хорошо окультуренную почву для получения семян. Отзывчивость форм люцерны на инокуляцию грибом (эффективность АМ) рассчитывали по формуле Ю. Одума:

$$[\text{Эффективность}] = \frac{[X_{+AM}] - [X_{-AM}]}{[X_{-AM}]} \cdot 100 \%,$$

где X_{+AM} , X_{-AM} — показатели продуктивности соответственно инокулированных и неинокулированных грибом растений (5). Валовое содержание фосфора в растениях оценивали по методу Труог и Мейер после озоления в смеси серной и хлорной кислот по К.Е. Гинсбург и Г.М. Щегловой (6), учет микоризообразования — по методу А. Trouvelot с соавт. (7) с использованием авторской компьютерной программы Mucorhiza 1.0 (А.П. Юрков, 2005) после мацерации и окрашивания корней согласно J.M. Phillips и D.S. Nauman (8). Для каждого растения в варианте с инокуляцией грибом определяли: встречаемость микоризной инфекции в корне (F, %), обилие арбускул и везикул в корне (соответственно А и В, %) и в микоризованной части корня (соответственно а и b, %) (7). Корреляционный и статистический анализы проводили по Доспехову (9). Определяли коэффициенты вариации (C_v , %), асимметрии (A_s , %) и эксцесса (E_x , %) по показателям продуктивности и микоризации. Достоверность различий между средними значениями и между C_v оценивали по t -критерию Стьюдента. Морфотипический анализ озимых растений проводили в фазу цветения—плодоношения. Фенотипы определяли по признакам: сроки цветения (раннее/позднее); вторичное кущение (наличие/отсутствие); третичное кущение (наличие/отсутствие). При анализе влияния микоризации на морфотипическую структуру популяций оценку соответствия между наблюдаемыми и ожидаемыми распределениями проводили с помощью χ^2 -критерия Пирсона.

Результаты. В вегетационном опыте инокуляция растений люцерны хмелевидной грибом *G. intraradices* приводила к образованию микоризы (в контроле микоризацию не наблюдали). Показано, что у всех изученных форм люцерны колонизация кортекса грибом проходит одинаково по так называемому «арум»-типу, то есть с образованием арбускул, в отличие от «парис»-типа, для которого характерно формирование клубков гиф внутри клеток коры корня. Для всех популяций и сортопопуляций люцерны отмечали высокую частоту встречаемости микоризной инфекции в корнях (66-92 %) (табл. 1). При этом выявили некоторые различия в структуре микоризы у яровой люцерны по сравнению с озимой. Так, у растений сортопопуляции ВИК32 обнаружили обилие везикул (b и B) и незначительное количество арбускул (a и A) в микоризе; у растений сортопопуляции Мира, популяций Юнтоловская и Павловская соотношение было обратным. Очевидно, это связано с фазами роста и контролем со стороны растения за развитием микоризы. По структуре микоризы у форм озимой люцерны оказалось, что в популяции Павловская у растений арбускулы развиты слабее, чем в популяции Юнтоловская и сортопопуляции Мира. Единственное растение без микоризы обнаружили в популяции Павловская. Для форм озимой люцерны (популяции Павловская и Юнтоловская, сортопопуляция Мира) получены высокие значения C_v по всем показателям микоризообразования: F — соответственно $35,6 \pm 4,3$; $28,1 \pm 3,4$ и $20,2 \pm 1,0$; А — $58,6 \pm 7,0$; $61,7 \pm 7,4$ и $70,3 \pm 6,3$; а — $43,6 \pm 5,2$; $39,6 \pm 4,7$ и $53,3 \pm 4,7$; В — $95,3 \pm 11,4$; $89,9 \pm 10,7$ и $56,0 \pm 5,0$; b — $72,3 \pm 8,6$; $62,3 \pm 7,4$ и $44,7 \pm 4,0$. Яровая люцерна (сортопопуляция ВИК32) характеризовалась сравнительно низкими значениями C_v по встречаемости микоризы ($10,4 \pm 1,2$) и обилию везикул в микоризе ($14,9 \pm 1,8$), средними — по обилию везикул в корне ($24,9 \pm 2,90$) и высокими — по

обилию арбускул в корне ($84,9 \pm 10,0$) и микоризе ($78,9 \pm 9,3$).

Инокуляция грибом *G. intraradices* приводила к увеличению всех показателей продуктивности — высоты растения, кустистости и накопления сухой биомассы (см. табл. 1). Наибольшую эффективность инокуляции по накоплению сухой биомассы (+2776 %) отмечали у растений яровой люцерны сортопопуляции ВИК32 (см. табл. 1) (в контроле без микоризы проявлялись признаки карликовости: слаборазвитая корневая система, мелкие темно-зеленые листовые пластинки, укороченный тонкий стебель, отсутствие бокового ветвления). Иными словами, эти растения не способны существовать в природе на бедных почвах без микоризы, на основании чего их можно отнести к облигатным симбионтам. Согласно гипотезе М. Tsimilli-Michael с соавт. (10), микоризная инокуляция в условиях низкого содержания P_d в почве действует как стрессор, запускающий механизмы адаптивных перестроек в растении. Яровая люцерна сортопопуляции ВИК32 может служить объектом изучения адаптивных процессов, а также использоваться для получения мутантов с отклонениями в развитии микоризы, которые можно отобрать по признакам карликовости.

Формы озимой люцерны были лучше приспособлены к росту на почве с низким содержанием P_d в отсутствие АМ по сравнению с растениями сортопопуляции ВИК32 и уступали им по показателям эффективности микоризации. Эти формы характеризовались высокой внутривариационной изменчивостью по показателям продуктивности как в варианте с инокуляцией, так и в контроле (табл. 2). По кустистости абсолютные значения C_v в варианте с инокуляцией снизились по сравнению с контролем, что свидетельствует об оптимизирующем действии микоризы на показатель. По высоте стебля значения C_v в вариантах с инокуляцией, наоборот, возросли, что указывает на влияние микоризации на гормональный статус растений. По накоплению биомассы растений увеличение C_v в варианте с инокуляцией грибом АМ по сравнению с контролем (с 53 до 89 %) наблюдалось только у популяции Павловская. У остальных форм озимой люцерны значения C_v в контроле и опыте были высокими, но одинаковыми. Таким образом, по эффективности симбиоза с эндомикоризным грибом популяция Павловская наиболее полиморфна.

У сортопопуляции ВИК32 коэффициенты вариации по всем показателям продуктивности при инокуляции были существенно ниже, чем в контроле. Анализ коэффициентов асимметрии и эксцесса показателей продуктивности также свидетельствует о влиянии АМ на структуру исследуемых популяций (см. табл. 2). При сравнении контрольного (без инокуляции) и опытного (с инокуляцией грибом АМ) вариантов достоверные различия по C_v , A_s и E_x зафиксированы для сортопопуляции Мира и популяции Юнтоловская — в трех случаях, для популяции Павловская и сортопопуляции ВИК32 — соответственно в четырех и шести случаях (см. табл. 2). Существенные различия по этим коэффициентам между опытом и контролем в совокупности с высокими показателями отзывчивости растений на инокуляцию грибом АМ указывают на внутривариационный полиморфизм всех исследованных форм люцерны по эффективности симбиоза с *G. intraradices*.

По результатам морфометрического анализа у форм озимой люцерны выделено четыре фенотипа: два основных (А и В) и два сопутствующих (К и С). Фенотип А: раннее цветение, слабо облиственный куст, стебли (сверху на $\frac{2}{3}$) имеют мелкие сидячие листья. Фенотип В: позднее цветение, стебли хорошо облиственные, интенсивное боковое ветвление, листья с

1. Показатели продуктивности, эффективности симбиоза и микоризации различных форм люцерны хмелевидной, не инокулированных и инокулированных эндомикоризным грибом *Glomus intragadices*

Показатель	Сортопопуляция Мира		Популяция Павловская		Популяция Юнтоловская		Сортопопуляция ВИК32	
	-АМ	+АМ	-АМ	+АМ	-АМ	+АМ	-АМ	+АМ
Средняя высота, см	2,33±0,08	6,17±0,48	2,12±0,16	5,91±0,77	1,77±0,12	4,19±0,46	15,66±0,66	53,44±0,85
Прибавка к контролю, %	+165,5**		+179,3**		+136,1**		+241,4**	
Кустистость, число стеблей	3,79±0,18	8,24±0,22	3,12±0,32	6,31±0,41	2,33±0,22	4,51±0,30	1,43±0,09	3,83±0,07
Прибавка к контролю, %	+117,2**		+102,5**		+93,5**		+167,9**	
Сухая биомасса (стебли + корни), г	0,53±0,03	0,92±0,05	0,57±0,05	0,95±0,14	0,34±0,03	0,48±0,05	0,08±0,01	2,19±0,11
Прибавка к контролю, %	+73,2**		+66,1*		+40,9*		+2776,2**	
Встречаемость микоризной инфекции (F), %	0	78,6±5,2	0	65,6±0	0	66,9±8,0	0	91,9±4,5
Обилие арбускул, %:								
в корне (А)	0	21,3±5,2	0	7,4±4,4	0	21,7±7,0	0	5,5±3,8
в микоризе (а)	0	49,9±6,3	0	33,6±8,0	0	64,0±8,1	0	8,8±4,7
Обилие везикул, %:								
в корне (В)	0	3,8±2,4	0	1,5±2,1	0	2,2±2,5	0	30,1±7,6
в микоризе (b)	0	9,5±3,7	0	6,1±4,0	0	6,8±4,2	0	52,1±1,3

Примечание. -АМ и +АМ — соответственно без инокуляции и при инокуляции грибом *G. intragadices*.

* P < 0,05, ** P < 0,01.

2. Параметры изменчивости изученных показателей продуктивности у форм люцерны хмелевидной, не инокулированных и инокулированных грибом *Glomus intraradices*

Параметр	Средняя высота		Кустистость		Сухая биомасса	
	-AM	+AM	-AM	+AM	-AM	+AM
Сортопопуляция Мира						
Cv	28.7+2.6**	61.1+5.4**	37.6+3.4**	21.4+1.9**	39.1+3.5**	39.4+3.5**
As	2,60**	1,49**	-0,77**	-0,26	-0,03	0,95**
Ex	10,32**	4,44**	-0,23	-0,25	-0,53	0,23
Популяция Павловская						
Cv	42.7+5.2**	77.5+9.3**	60.5+7.3**	38.6+4.6**	53.1+6.4**	89.0+10.6**
As	1,26**	1,72**	0,51	-0,30	0,73*	1,55**
Ex	1,59**	2,03**	-0,77	-0,68	-0,33	1,42**
Популяция Юнтоловская						
Cv	38.7+4.8**	65.5+7.8**	53.2+6.6**	38.9+4.6**	58.2+7.2**	56.7+6.8**
As	0,42	1,37**	0,44	0,21	0,36	1,41**
Ex	-0,99**	1,68**	-1,10**	-0,70	-0,85**	1,81**
Сортопопуляция В И К 3 2						
Cv	32.1+3.0**	9.5+1.1	47.4+4.4**	11.7+1.4*	59.9+5.5**	29.2+3.4**
As	0,48	0,01	1,61**	-0,76*	1,85**	-0,04
Ex	0,56	-0,64	2,46**	0,86*	5,70**	-0,61

Примечание. -AM и +AM — соответственно без инокуляции и при инокуляции грибом *G. intraradices*. Подчеркиванием выделены значения, по которым зафиксирован полиморфизм по отзывчивости растений на инокуляцию *G. intraradices*. Cv, As, Ex — соответственно коэффициенты вариации, асимметрии и эксцесса.

** , * и без звездочки — Cv имеет соответственно высокое, среднее и низкое значение, As (Ex) значим соответственно при $P < 0,01$, $P < 0,05$ и $P < 0,10$ (по *t*-критерию Стьюдента).

черешком до $\frac{2}{3}$ высоты стебля, выше — сидячие. Фенотип К («вторичное кущение»): стебли высотой 20-40 см, хорошо облиственные, лист с черешком. Фенотип С («третичное кущение»): стебли высотой до 15 см, хорошо облиственные, лист с черешком. На основании указанных показателей были выделены следующие морфотипы: А, АС, АК, АКС, ВС, ВКС (рис. 1).

3. Коэффициенты корреляции (*r*) по изученным показателям у растений люцерны хмелевидной популяции Павловская при инокуляции грибом *Glomus intraradices*

Показатель \ Показатель	Средняя высота	Кустистость	Сухая биомасса	Содержание фосфора в листьях (+AM)
Встречаемость микоризной инфекции (F)	-0,10	+0,17	+0,11	+0,02
Обилие арбускул:				
в корне (А)	+0,14	+0,25	+0,39*	+0,06
в микоризе (а)	+0,23	+0,36*	+0,35*	-0,15
Обилие везикул:				
в корне (В)	+0,33*	+0,21	+0,37*	+0,06
в микоризе (b)	+0,42**	+0,26	+0,38*	-0,08
Содержание фосфора в листьях:				
без микоризы (-AM)	+0,63**	+0,30	+0,38*	
с микоризой (+AM)	+0,12	+0,09	+0,19	

* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ по *t*-критерию Стьюдента.

доля класса АС в 2,5 раза и исчезал класс А. Эти изменения относительно контроля свидетельствуют об ускорении роста растений и более полной реализации потенциального кущения за счет образования микоризы.

Наиболее часто применяемый показатель F (встречаемость микоризы) не имел достоверных прямолинейных или криволинейных связей с показателями продуктивности растений. При анализе популяции Павловская была выявлена достоверная ($P < 0,05$) положительная взаимосвязь между обилием арбускул и накоплением сухой биомассы, обилием везикул и на-

Озимые популяции в целом имели аналогичную морфотипическую структуру. Только для популяции Павловская влияние инокуляции растений грибом AM на структуру популяции было достоверным ($P < 0,05$). При микоризации (см. рис. 1) появлялся морфотипический класс ВС, снижалась доля класса ВКС в 3,5 раза, увеличивалась

коплением сухой биомассы, обилием везикул и высотой растения, обилием

арбускул в микоризе и кустистостью (табл. 3).

Несмотря на то, что при инокуляции грибом в растениях люцерны значительно увеличилось содержание фосфора (в среднем в 1,8 раза — с 4,90 мг P_2O_5 на 1 г массы в контроле до 8,65 мг в опыте), не выявлено корреляционной связи между этим показателем и интенсивно-

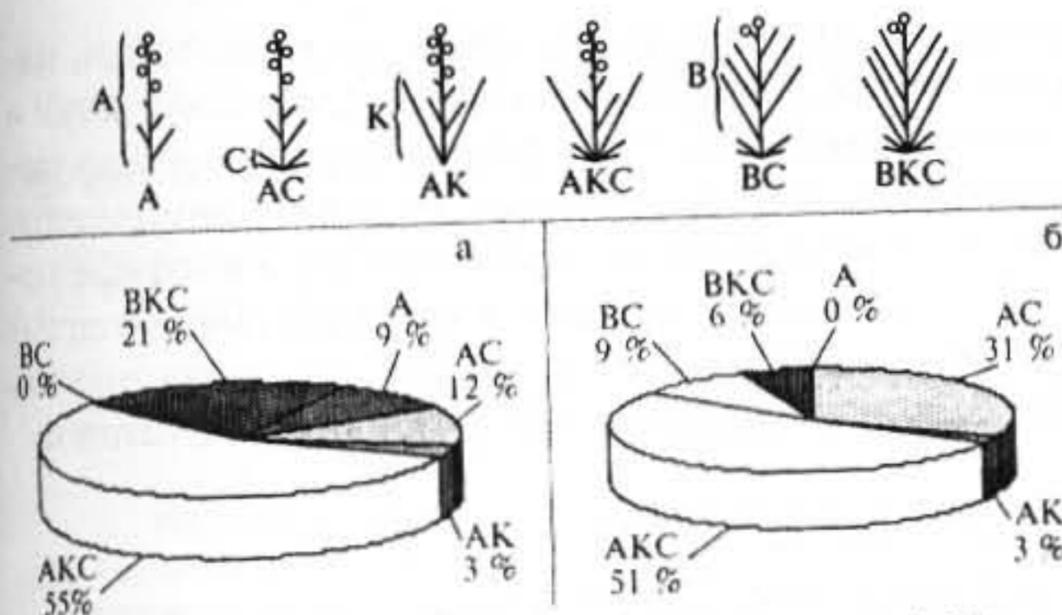


Рис. 1. Структура популяции люцерны хмелевидной Павловская по морфотипам А, АС, АК, АКС, ВС, ВКС: а и б — соответственно растения при микоризации *Glomus intraradices* и без микоризы.

стью микоризации (см. табл. 3). На первый взгляд, это не соответствует современным представлениям о роли арбускулы в обмене продуктами метаболизма и фосфором между растением-хозяином и микосимбионтом (11). Возможное непротиворечивое объяснение подобного факта — накопление ре-

зервного запаса фосфора у микоризованных растений в результате адаптивных перестроек. Такой же вывод следует из сравнения коэффициентов корреляции между показателями продуктивности и содержанием фосфора у микоризованных и немикоризованных растений: в первом случае не выявлено корреляционных связей между этими показателями, во втором — получена достоверная положительная корреляция (см. табл. 3). Соотношение Cv по содержанию фосфора в растениях популяции Павловская в контроле и опыте (соответственно 26,9 и 6,6 %) также свидетельствует об оптимизации содержания фосфора микоризой.

Для популяции Юнтоловская, сортопопуляций Мира и ВИК32 не выявили достоверных линейных взаимосвязей между показателями продуктивности и микоризации, однако обнаружили достоверную ($P < 0,01$) кри-

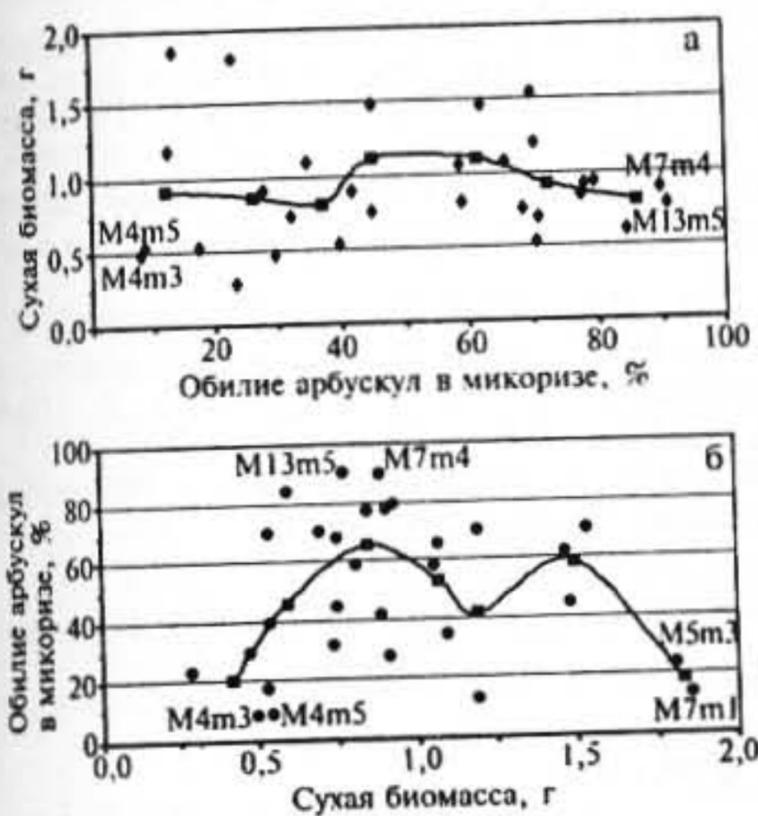


Рис. 2. Изменение сухой биомассы в зависимости от обилия арбускул (а, $\eta = 0,27 \pm 0,18$, $P > 0,05$) и обилия арбускул в зависимости от сухой биомассы (б, $\eta = 0,62 \pm 0,15$, $P < 0,01$) у растений люцерны хмелевидной морфотипа АКС сортопопуляции Мира при микоризации *Glomus intraradices*. М4м3, М4м5, М5м3, М7м1, М7м4, М13м5 — линии с различной продуктивностью.

волинейную зависимость между обилием арбускул и сухой биомассой растений: $\eta = 0,62 \pm 0,11$ (сортопопуляция Мира); $\eta = 0,64 \pm 0,13$ (популяция Юнтоловская); $\eta = 0,60 \pm 0,14$ (сортопопуляция ВИК32) (криволинейность подтвердили по F -критерию Фишера, $P < 0,05$). По этим показателям у растений наиболее многочисленной морфотипической группы АКС сортопопуляции Мира ($n = 30$; в остальных популяциях, где $n_{AKC} < 30$, такой анализ не проводили) установили тот же характер корреляций, что для всей выборки (рис. 2), и отобрали три группы линий с различной продуктивно-

стью (М4м3 и М4м5; М7м4 и М13м5; М5м3 и М7м1) с целью последующего изучения эффективности симбиоза.

Таким образом, в условиях низкого содержания доступного для питания растений фосфора в почве все изученные дикорастущие популяции и сортопопуляции люцерны хмелевидной образуют эффективную арбускулярную микоризу с *Glomus intraradices*, характеризуются высоким внутривидовым полиморфизмом по показателям продуктивности и интенсивности микоризообразования и представляют интерес как исходный материал для селекции эффективных симбиотических систем, а дикорастущая популяция Павловская — как источник контрастных по этому признаку генотипов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Koide R.T., Mosse V. A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza*, 2004, 14: 145-163.
2. Якоби Л.М., Кукалев А.С., Ушаков К.В. и др. Полиморфизм форм гороха посевного по эффективности симбиоза с эндомикоризным грибом *Glomus* sp. в условиях инокуляции ризобиями. *С.-х. биол.*, 2000, 3: 94-102.
3. Ширинкина Л.Г. Интенсивность микоризной инфекции у здоровых и пораженных пыльной головней растений пшеницы. *Микориза растений*, 1975, 142: 143-149.
4. Степанова Г.В. Хозяйственное использование люцерны хмелевидной. *Сел. и сем.*, 1998, 3: 18-20.
5. Одум Ю. Основы экологии /Под ред. Н.П. Наумова. Пер. с англ. М., 1975.
6. Агрохимические методы исследования почв /Под ред. А.В. Соколова. М., 1975.
7. Trouvelot A., Kough J.L., Gianinazzi-Pearson V. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un systeme racinaire. Recherche de methodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. In: *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae* /V. Gianinazzi-Pearson, S. Gianinazzi (eds.). Paris, 1986: 217-221.
8. Phillips J.M., Nauman D.S. Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transact. British Mycor. Soc.*, 1970, 55: 158-161.
9. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1973.
10. Tsimilli-Michael M., Strasser R.J. Mycorrhization as a stress adaptation procedure. In: *Mycorrhizal technology in agriculture. From genes to bioproducts* /S. Gianinazzi, H. Schüepp, J.M. Barea e.a. (eds.). Basel, 2002: 199-210.
11. Jakobsen I. Transport of phosphorus and carbon in arbuscular mycorrhiza. In: *Mycorrhiza: structure, function, molecular biology and biotechnology*. Berlin, 1999: 305-332.

ГНУ Всероссийский НИИ сельскохозяйственной
микробиологии,

196608 г. СПб—Пушкин, ш. Подбельского, д. 3,
e-mail: yurkovandrey@yandex.ru;

ГНУ Всероссийский НИИ кормов им. В.Р. Вильямса,
141055 Московская обл., г. Лобня, Научный городок;

ГНЦ РФ Всероссийский НИИ растениеводства
им. Н.И. Вавилова,

190000 г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42;

ГНУ Всероссийский НИИ агрохимии

им. Д.Н. Прянишникова,

127550 г. Москва, ул. Прянишникова, 31а

Поступила в редакцию
5 марта 2007 года

INOCULATION EFFICIENCY OF *Glomus intraradices* AND INTRAPOPULATION VARIABILITY IN PLANTS OF *Medicago lupulina* L. ON PRODUCTIVITY AND FORMING OF MYCORRHIZAL

A.P. Yurkov, L.M. Yakobi, G.V. Stepanova, N.I. Dzyubenko,
N.A. Provorov, A.P. Kozhemyakov, A.A. Zavalin

S u m m a r y

On the background of low content of available phosphorus in soil the authors estimate the intrapopulation polymorphism of two wild population and two varietal populations of *Medicago lupulina* on productivity and activity of mycorrhizal forming. It was shown that among studied alfalfa forms the individual plants have high-efficient symbiosis with *Glomus intraradices*, and the Pavlovskaya wild population is of interest as a source of genotypes contrasting on this characteristic.