

HENRYK ZIMNY

Brodawkowanie korzeniowe niektórych gatunków roślin motylkowych w zbiorowiskach leśnych i łąkowych Białowieży — Root nodulation of certain species of papilionaceous plants in forest and meadow associations at Białowieża (NE — Poland)

Wpłynęło 5. IV. 1961

WSTĘP

Zapoczątkowane przez Brunchorsta (1885), Beijerincka (1888) Hellriegla i Wilfartha (1888) oraz Prażmowskiego (1889) badania nad symbiotycznym wiązaniem wolnego azotu trwają przeszło 70 lat. Od tego czasu poświęcono im wiele publikacji. Współżycie roślin motylkowych z bakteriami jest ciekawym zjawiskiem biologicznym, dającym w efekcie zdolność do korzystania z wolnego azotu. W wyniku tej symbiozy tworzą się na korzeniach roślin motylkowych brodawki, wypełnione tkanką mięksiszową, którą Prażmowski (1889) określił jako tkankę bakteroidalną, gdyż treść jej komórek wypełniona jest bakteroidami.

Początkowo sądzono, że wszystkie gatunki z rzędu *Leguminosae* mają zdolność do symbiozy z *Rhizobium*. Badania jednak wykazały, że część z nich nie tworzy brodawek korzeniowych. W rodzinie *Papilionaceae* na ogólną ilość 969 zbadanych gatunków, 57 brodawek nie tworzyło. W rodzinie *Mimosaceae* na 130, u 12 gatunków brodawek nie stwierdzono, a na 97 z rodziny *Caesalpiniaceae* aż 64 gatunki nie brodawkowały (Allen i Baldwin 1954).

W naszej florze motylkowe reprezentowane są przez 130 gatunków, grupujących się w 31 rodzajach i jednej rodzinie *Papilionaceae* (Szafer, Kulczyński, Pawłowski 1953). Do najbogatszych rodzajów pod względem ilości gatunków należą: *Trifolium* 21, *Vicia* 18, *Lathyrus* 15, *Astragalus* 11, *Cytisus* 9 gatunków. Rośliny motylkowe uprawne są częstym tematem publikacji, natomiast występujące w warunkach naturalnych zbiorowisk leśnych i łąkowych nie budziły dotychczas większego zainteresowania. Lisiewska (1960) obserwowała brodawkowanie *Lathyrus vernus* w rezerwacie „Dębina“, Gołubiew (1960) u *Trifolium lupinaster*, *Lathyrus niger* i *L. pannonicus*. Buśko (1959) przeprowadziła szczepienie *Lotus corniculatus* i *L. uliginosus* w warunkach doświadczalnych i stwierdziła brodawkowanie tych roślin.

Badania nad rozprzestrzenieniem azotobaktera i *Clostridium* w glebach leśnych wykazują, że mikroorganizmy te występują głównie w środowiskach eutroficznych

(Zimny 1960). Brak ich w glebach oligotroficznym rekompensują prawdopodobnie rośliny motylkowe, które wzbogacają powyższe gleby w azot.

Wyniki dotychczasowych badań wykazują, że brodawkowanie roślin motylkowych w dużym stopniu zależy od typu siedliska (Nowotny-Mieczyska 1950, Wróbel i Gołębiowska 1956). Nowotny-Mieczyska (1950) przeprowadziła badania nad brodawkowaniem grochu i łubinu na kilku typach gleb. Okazało się, że rośliny te najlepiej brodawkowały na piasku, słabiej na lessie i czarnoziemie, najslabiej zaś na madzie, gdzie wytwarzały niewielką ilość brodawek, małych rozmiarów i o bardzo słabej pigmentacji. Wróbel i Gołębiowska (1956) dowodzą, że wpływ gleby jest bardziej istotny niż aktywność wprowadzonego szczepu *Rhizobium*.

Rola czerwonego pigmentu w energii wiązania wolnego azotu przez roślinę + *Rhizobium* jest tematem dyskusyjnym. Pomimo że silną koncentrację tego barwnika spotyka się zawsze w czynnych brodawkach roślin motylkowych (Keilin i Smith 1946, Virtanen i współpracownicy 1947, Nowotny-Mieczyska 1950, Heumann 1952), rolę jego w procesie wiązania wolnego azotu kwestionuje Turczin (1959), przypisując główne znaczenie sokowi komórkowemu. Czerwony pigment występujący w brodawkach roślin motylkowych jest hemoproteidem zbliżonym do hemoglobiny krwi kręgowców. Syntetyzują go tylko rośliny motylkowe i to wówczas, gdy aktywny szczep *Rhizobium* zakazi właściwą sobie roślinę motylkową (Nowotny-Mieczyska 1959).

Wróbel (1956) szukając metod szybkiego określenia aktywności szczepu *Rhizobium* stwierdził, że potencjał oksydo-redukcyjny jest wystarczającym kryterium aktywności szczepu. Według jego badań rośliny zakażone aktywnym szczepem wykazywały większy potencjał niż rośliny szczepione szczepem mało aktywnym.

Badania Allenów (1958), dotyczące anatomii brodawek korzeniowych roślin motylkowych wskazują, że w aktywnych pod względem wiązania wolnego azotu brodawkach można wyróżnić dobrze wykształcone następujące strefy: okrywającą w postaci kilkuwarstwowej kory, twórczą, przewodzącą i silnie rozbudowaną tkankę bakteroidalną. Natomiast w brodawkach nieaktywnych tkanka bakteroidalna nie tworzy się.

Turczin (1959) ogranicza rolę *Rhizobium* do wyłącznego wytwarzania narośli korzeniowych, które już same bez udziału bakterii są zdolne do wiązania wolnego azotu. Brodawki korzeniowe można otrzymać bez udziału bakterii (Allen, Allen i Newman 1953) lub przy pomocy nieswoistych szczepów dla danych gatunków roślin (Bonnier 1958), lecz są one nieczynne w asymilacji wolnego azotu. W pierwszych brak jest zupełnie bakteroidów i tkanki bakteroidalnej, w drugich tkanka bakteroidalna jest słabo zasiedlona bakteroidami. W czynnych brodawkach obserwowano w tkance bakteroidalnej zgrupowanie dużej ilości form bakteroidalnych *Rhizobium* (Bonnier 1958).

Formy bakteroidalne *Rhizobium* można otrzymać przez działanie związków chemicznych na bakterie brodawkowe (Bazarewski 1927, 1929, Sembrat 1934 i inni), są one jednak nieczynne w wiązaniu wolnego azotu, pomimo że morfologicznie nie różnią się od form powstałych w brodawkach roślin motylkowych.

Podobnie i *Rhizobium* w czystych kulturach nie asymiluje wolnego azotu (Allison 1929 i inni). Zdolność tę przejawiają rośliny motylkowe w symbiozie z właściwymi sobie szczepami bakterii w odpowiednich warunkach glebowych.

Badania Nowotny-Mieczyskiej (1950) wykazały, że największe ilości azotu rośliny motylkowe przyswajają w okresie poprzedzającym kwitnienie i w jego początkach. W tym czasie również największa jest koncentracja czerwonego pigmentu w brodawkach korzeniowych. Energia wiązania azotu zmniejsza się z momentem zawiązywania się nasion. Zjawisko to jest zależne jednak od gatunku rośliny. Zmianom w energii wiązania wolnego azotu towarzyszy przechodzenie czerwonego pigmentu w pigment zielony. Brodawki nieczynne charakteryzuje zabarwienie zielone.

CEL I ZAKRES BADAŃ

Celem pracy jest zbadanie brodawkowania korzeniowego niektórych gatunków roślin motylkowych w warunkach zbiorowisk leśnych i łąkowych w Białowieży. Realizując powyższe zamierzenia starano się na podstawie istniejących materiałów florystyczno-fitosocjologicznych ustalić rozmieszczenie roślin motylkowych w zbiorowiskach leśnych i łąkowych. Odnosnie do zbiorowisk leśnych oparto się na tabelach fitosocjologicznych Wł. Matuszkiewicza (1952) i A. Matuszkiewicz (1955). Pod względem ilości gatunków, najbogatszymi w rośliny motylkowe okazały się zespoły *Querceto — Potentilletum albae* (14 gatunków) i *Pineto — Quercetum* (14+2 gatunki). Natomiast jako gatunek o szerokiej skali ekologicznej wybrano *Lathyrus vernus*. W zbiorowiskach łąkowych rośliny motylkowe najliczniej występowały w typie zbliżonym do *Nardetalia* (Zimna 1960).

Opis stanowisk

1. Płat zespołu *Querceto-Potentilletum albae*; Nadleśnictwo Hajnówka, oddz. 417 f, około 1,5 km od przystanku kolejowego Czerlonka. Widny drzewostan dębowy. Zwarcie koron 60%, zwarcie krzewów 10—40%, zwarcie runa 90%. Gleba: piasek słabo gliniasty — słabo próchniczny, pH 5.

2. Płat zespołu *Pineto-Quercetum*: Nadleśnictwo Hajnówka, oddz. 443, w narożu przy torze kolejowym. Drzewostan sosnowy z domieszką dębu. Zwarcie koron 70%, zwarcie krzewów 20—30%, zwarcie runa 80%. Gleba: piasek słabo gliniasty, słabo próchniczny, jasnoszary, pH 4,5—4,7.

3. Płat ciągnący się wzdłuż prawego brzegu Narewki, od wysokości Pałacu Myśliwskiego do Parku Narodowego. Florystycznie zbliżony do *Nardetalia* (prov.). Łąka trawiasta z panującą *Nardus stricta*. Zwarcie roślin 100%. Gleba: piasek luźny, średnio próchniczny, pH w warstwie darniowej 4,0.

Ogółem zbadano 12 gatunków roślin motylkowych; w zbiorowisku *Querceto — Potentilletum albae*: *Genista tinctoria*, *Trifolium alpestre*, *Vicia sepium*, *V. silvatica*, *V. tenuifolia*, *Lathyrus vernus*, *L. laevigatus*, w *Pineto — Quercetum*: *Trifolium lupinaster*, a w łąkowym: *Lotus uliginosus*, *Vicia cracca*, *V. tetrasperma* i *Lathyrus pratensis*. Nádto zbadano *Lathyrus vernus* w następujących zbiorowiskach Parku Narodowego: *Circae — Alnetum*, *Querceto — Carpinetum stachyetosum silvaticae*, *Qu. — C. typicum*, *Qu. — C. caricetosum pilosae* i *Pineto — Quercetum*.

Badania przeprowadzono w dwu sezonach wegetacyjnych 1959 i 1960 roku. W pierwszym roku ograniczono się do zaznajomienia się z systemami korzeniowymi

poszczególnych gatunków oraz wykonano badania nad brodawkowaniem *Lathyrus vernus* w różnych warunkach siedliskowych. Badania powtórzono w maju i czerwcu 1960 r. W niniejszej publikacji zamieszcza się tylko wyniki pozytywne. Gatunki, u których nie stwierdzono brodawek, będą przedmiotem dalszych badań.

METODA BADAŃ

Badania przeprowadzono w okresie poprzedzającym kwitnienie oraz w jego początkach. Próby pobierano w ilości 10 roślin dla każdego gatunku, w przypadku *Lathyrus vernus* po 10 z każdego siedliska. Rośliny wykopywano wraz z glebą i przemywano wodą do momentu całkowitego usunięcia gleby z ich części podziemnych. Następnie delikatnie wypreparowywano korzenie innych gatunków roślin. W trakcie prac terenowych czyniono obserwacje nad sposobem korzenienia się poszczególnych roślin oraz nad rozmieszczeniem brodawek korzeniowych na systemach korzeniowych. Bezpośrednio w terenie określano również koncentrację czerwonego pigmentu w brodawkach. Zebrany materiał (systemy korzeniowe) umieszczano w słojach z doszlifowanym korkiem i przewożono do Pracowni Stacji Terenowej I. B. PAN w Białowieży, gdzie niezwłocznie wykonywano badania anatomiczne brodawek, izolowano szczepy, sprawdzano obecność bakteroidów oraz szkicowano morfologię systemów korzeniowych i brodawek. Pozostałą część materiału konserwowano w alkoholu. Z bakteroidów sporządzono trwałe preparaty barwione fuksyną. Przed wykonaniem preparatów brodawki obmywano kilkakrotnie wodą destylowaną, następnie alkoholem i opalano nad palnikiem spirytusowym. W podobny sposób przygotowywano brodawki do izolacji szczepów *Rhizobium*. Izolacji szczepów dokonywano przez szczepienie sokiem z brodawek korzeniowych na skosy agarowe z wodą drożdżową i mannitem. Rysunki mikroskopowe wykonywano bezpośrednio z preparatów, za pomocą aparatu rysunkowego. Pomiarów biometrycznych brodawek u *Lathyrus vernus* dokonywano na papierze milimetrowym.

Całość materiału dokumentacyjnego znajduje się w Katedrze Ekologii S. G. G. W w Warszawie, ul. Rakowiecka 8.

WYNIKI BADAŃ

a. Rozmieszczenie części podziemnych w glebie

Większość zbadanych gatunków są to rośliny wieloletnie — 10 bylin, 1 krzewinka — *Genista tinctoria* i 1 roślina jednoroczna — *Vicia tetrasperma*. Wśród bylin przeważają gatunki rozprzestrzeniające się za pomocą rozłogów: *Lathyrus pratensis*, *Vicia tenuifolia*, *V. cracca*, *V. sepium*, *V. silvatica*, *Lotus uliginosus*, *Trifolium alpestre* i *T. lupinaster*. Rośliny te korzenia się głównie w warstwie próchnicznej gleby w poziomie A_1 na głębokości 2—15 cm. Ich rozłogi przerastają poziomo lub ukośnie glebę, niekiedy tuż pod powierzchnią. Od rozłogów odchodzą cienkie lub grubsze

korzenie przerastające w różnych kierunkach glebę. Większość części podziemnych roślin, na których tworzą się brodawki, grupuje się tuż pod powierzchnią. Niektóre gatunki oprócz rozłogów wytwarzają typowe korzenie palowe: *Trifolium lupinaster*, *T. alpestre* i *Vicia silvatica*. Korzenie te zwłaszcza u *Trifolium alpestre* i *Vicia silvatica* są dobrze rozwinięte, przerastają poziom próchniczny i zagłębiają się w głębsze warstwy gleby i podglebia na głębokość 60—120 cm. Brodawki jednak obserwowano wyłącznie na korzeniach odżywiających w poziomie A₁.

Lathyrus laevigatus i *L. vernus* wytwarzają grube, krótkie i poskręcane kłącza, które znajdują się na głębokości 10—15 cm. Od kłącza odchodzą korzenie, które przerastają glebę poziomo lub ukośnie. Nieliczne (2—4) zagłębiają się w niższe warstwy gleby. Brodawki obserwowano jednak wyłącznie na korzeniach odżywiających.

Genista tinctoria posiada korzeń zdrewniały. Większa część organów podziemnych występuje na głębokości 5—20 cm.

Vicia tetrasperma korzeni się w warstwie darniowej na głębokości 3—10 cm.

b. Morfologia organów podziemnych

Morfologię części podziemnych przedstawiają ryciny 1—12.

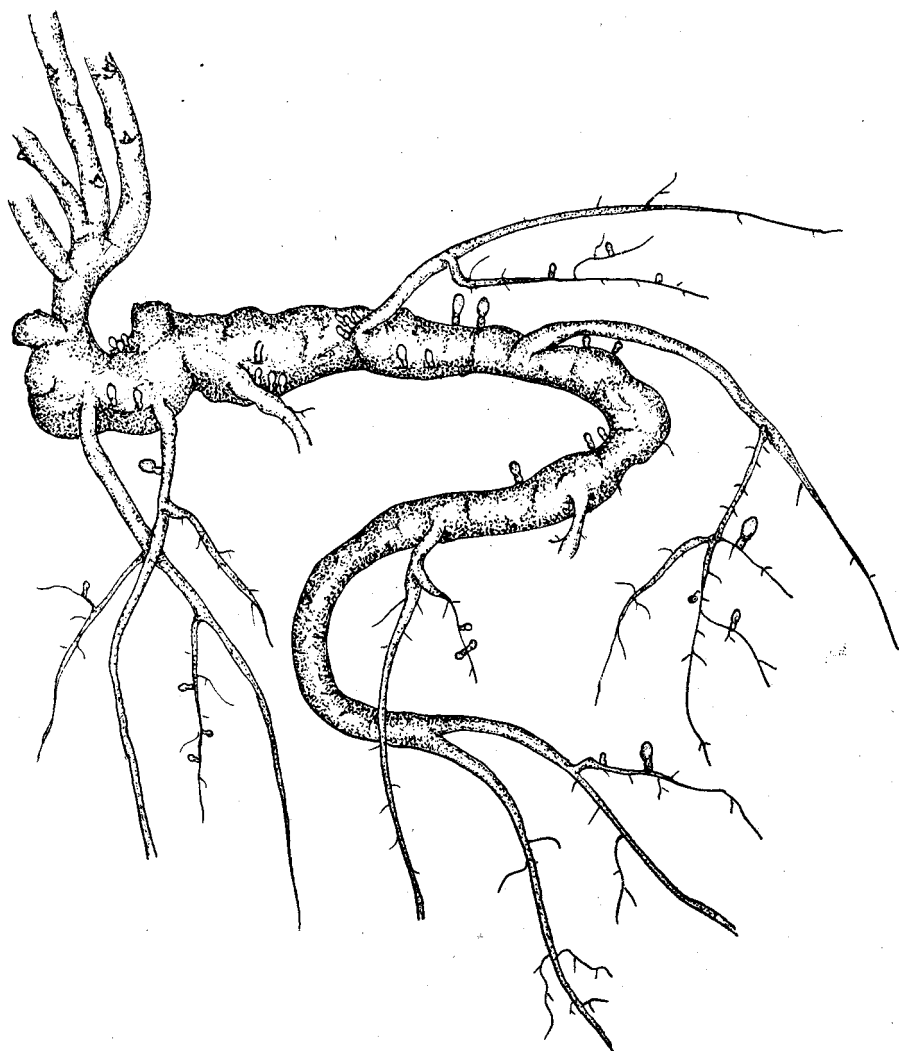
1. *Genista tinctoria* L. tworzy grube zdrewniałe korzenie, z wyraźnym zróżnicowaniem na korzeń główny i rozgałęzienia dalszych rzędów. Korzeń główny jest dobrze rozwinięty, powyginany, pokryty korkiem, barwy rdzawobrunatnej. Brodawki występują zarówno na korzeniu głównym, jak i na bocznych dość licznie (ryc. 1)

2. *Trifolium alpestre* L. posiada typowo wykształcony korzeń palowy, silnie zgrubiały w pobliżu szyjki korzeniowej, następnie stopniowo zwężający się ku dołowi. U roślin kilkuletnich łodygi nie wyrastają bezpośrednio z korzenia głównego, lecz z rozłogów, które tworzą się w miejscu szyjki korzeniowej. Brodawki bardzo licznie tworzą się na korzeniach przybyszowych, rzadziej na rozgałęzieniach bocznych korzenia głównego (ryc. 2).

3. *Trifolium lupinaster* L. wytwarza zróżnicowany system korzeniowy. Rośliny jednoroczne charakteryzuje krótki zgrubiały w górnej części korzeń palowy, który w części dolnej tworzy rozgałęzienia boczne. U roślin kilkuletnich spotykamy od kilku do kilkunastu zgrubiałych korzeni spichrzowych, niekiedy zrosniętych lub połączonych dłuższymi lub krótszymi rozłogami. Brodawki tworzą się na korzeniach bocznych, rzadziej na bulwiastych zgrubieniach (rys. 3).

4. *Lotus uliginosus* Schk. cechują podziemne rozłogi z wyraźnym zróżnicowaniem na węzły i międzywęzła. Z węzłów wyrastają łodygi nadziemne oraz korzenie przybyszowe. Korzenie są zwykle krótkie, od kilku do kilkunastu centymetrów. Gatunek ten korzeni się zarówno w glebie, jak i w kępach torfowców. Brodawki stwierdzono głównie na korzeniach przybyszowych (ryc. 4).

5. *Vicia tetrasperma* (L.) Schreb jest rośliną jednoroczną. Nie tworzy rozłogów, lecz silnie rozgałęziony, delikatny system korzeniowy. Brak w nim, zwłaszcza

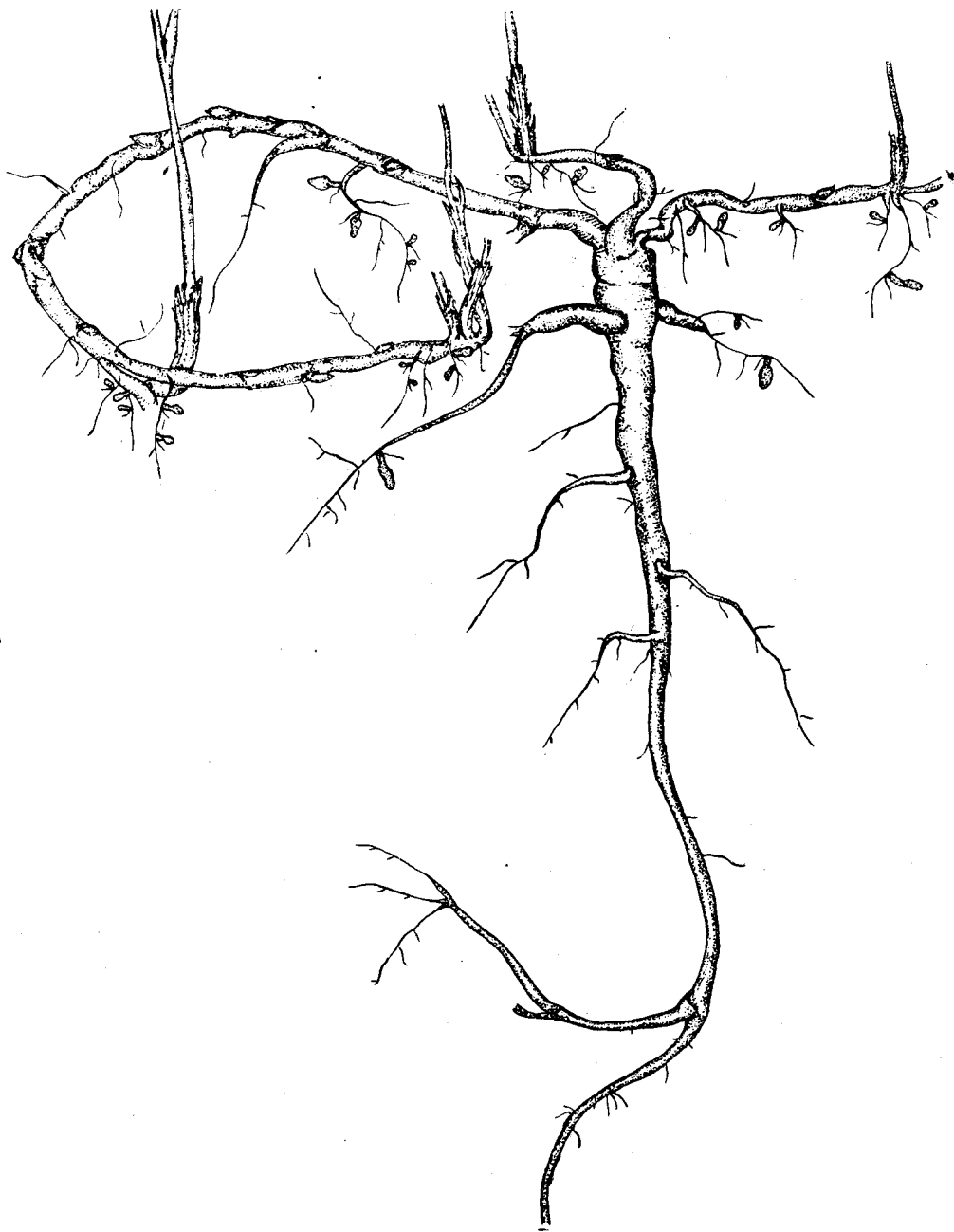


Ryc. 1. System korzeniowy *Genista tinctoria*

Fig. 1. *Genista tinctoria* — root system

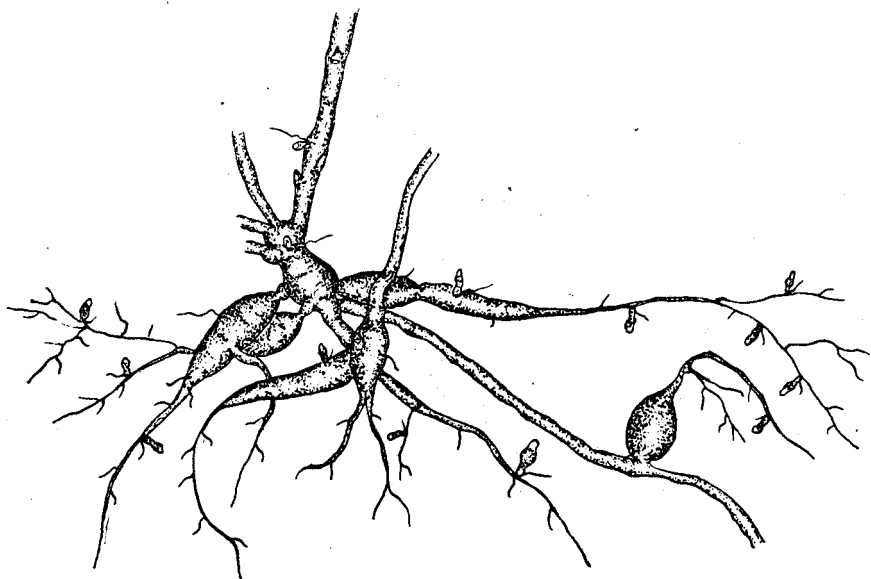
w niższych partiach, wyraźnego zróżnicowania na korzeń główny, gdyż wszystkie rozgałęzienia są mniej więcej tej samej długości i średnicy. Brodawkuje obficie (ryc. 5).

6. *Vicia silvatica* L. wytwarza szarobrunatny, dość gruby i poskręcany korzeń główny, od którego odchodzą korzenie boczne. W górnej części korzeń główny zakończony jest zgrubieniem, z którego wyrastają rozłogi. Brodawkuje obficie. Brodawki tworzą się głównie na cienkich i delikatnych rozgałęzieniach bocznych, rzadziej natomiast na korzeniu głównym (ryc. 6).



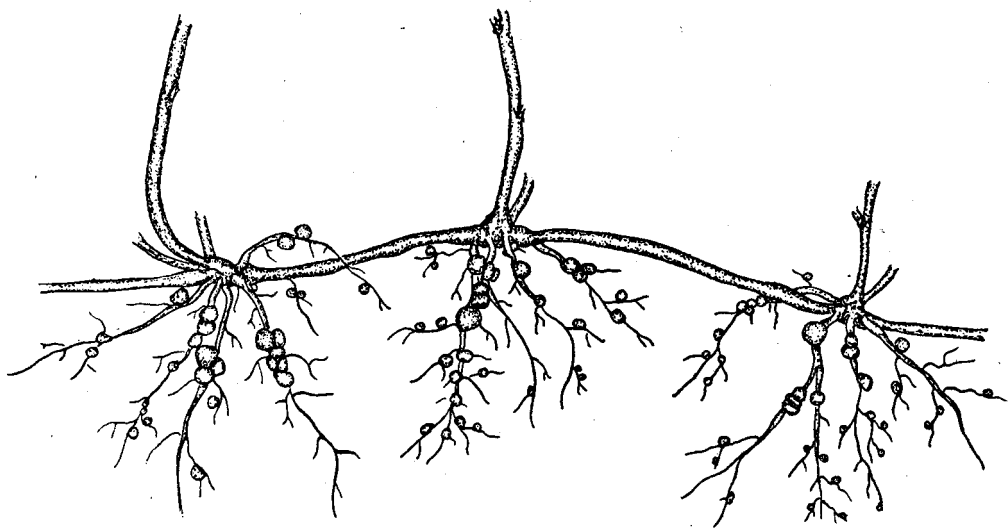
Ryc. 2. System korzeniowy *Trifolium alpestre*

Fig. 2. *Trifolium alpestre* — root system



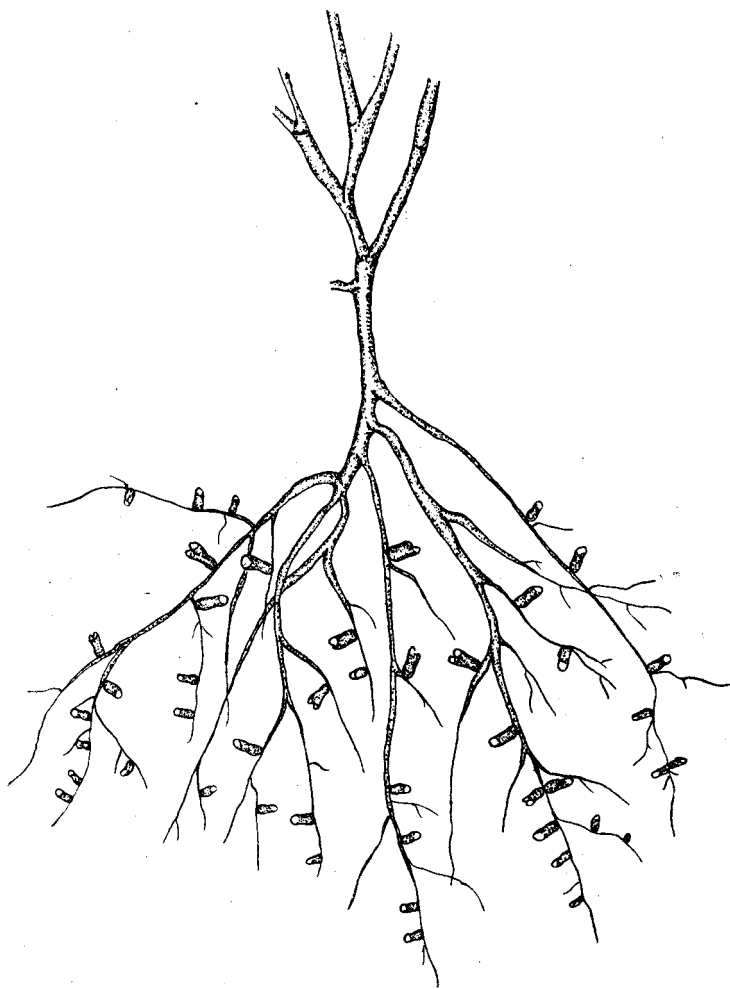
Ryc. 3. System korzeniowy *Trifolium lupinaster*

Fig. 3. *Trifolium lupinaster* — root system



Ryc. 4. System korzeniowy *Lotus uliginosus*

Fig. 4. *Lotus uliginosus* — root system



Ryc. 5. System korzeniowy *Vicia tetrasperma*

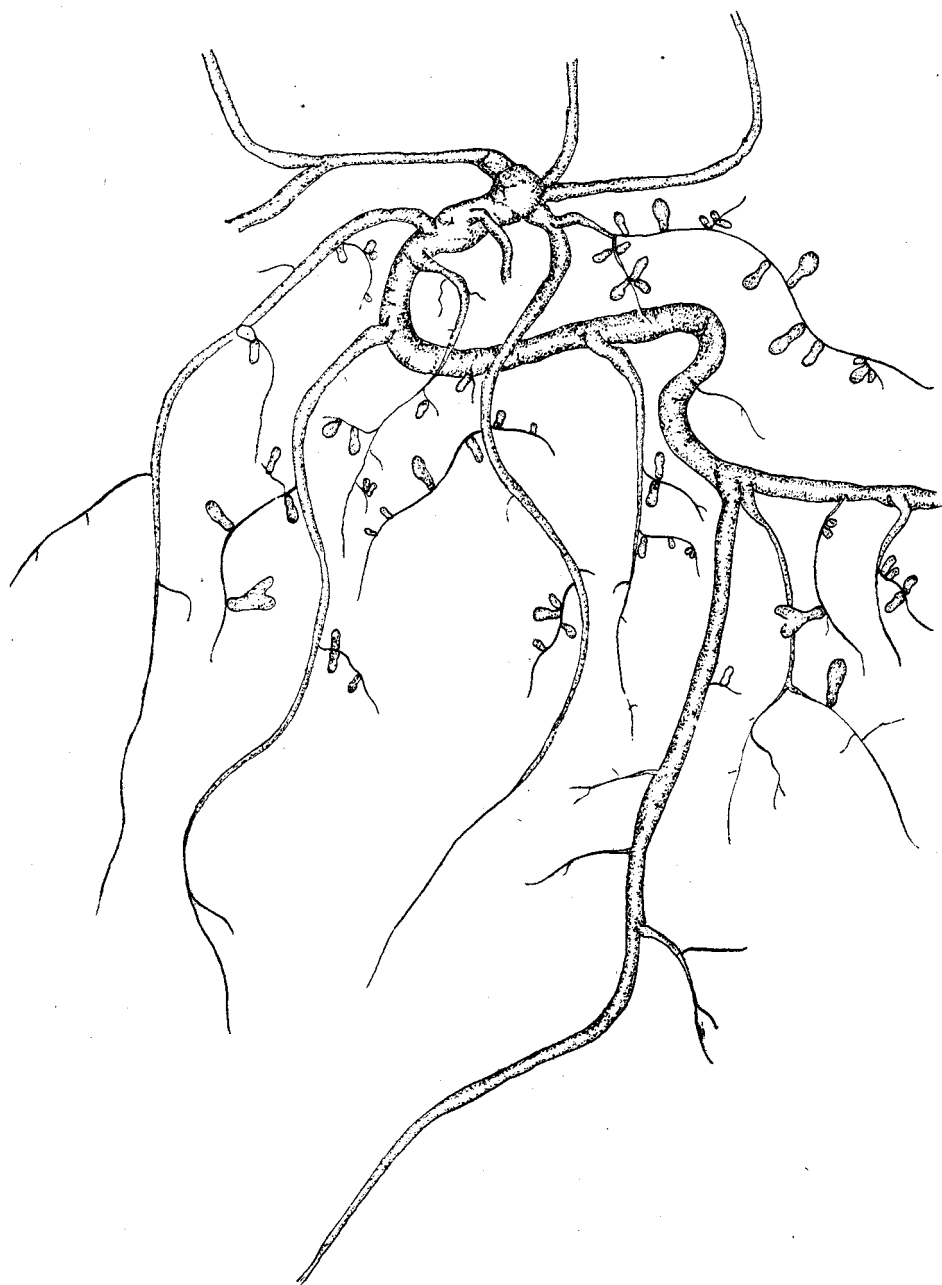
Fig. 5. *Vicia tetrasperma* — root system

7. *Vicia cracca* L. tworzy długie i cienkie rozłogi, średnicy kilku milimetrów, często z licznymi rozgałęzieniami. Od rozłogów odchodzą korzenie przybyszowe. Brodawki tworzą się zarówno na korzeniach, jak i rozłogach (ryc. 7).

8. *Vicia tenuifolia* Roth. charakteryzują, podobnie jak *V. cracca*, długie, cienkie rozłogi. Brodawkuje głównie na rozłogach (ryc. 8).

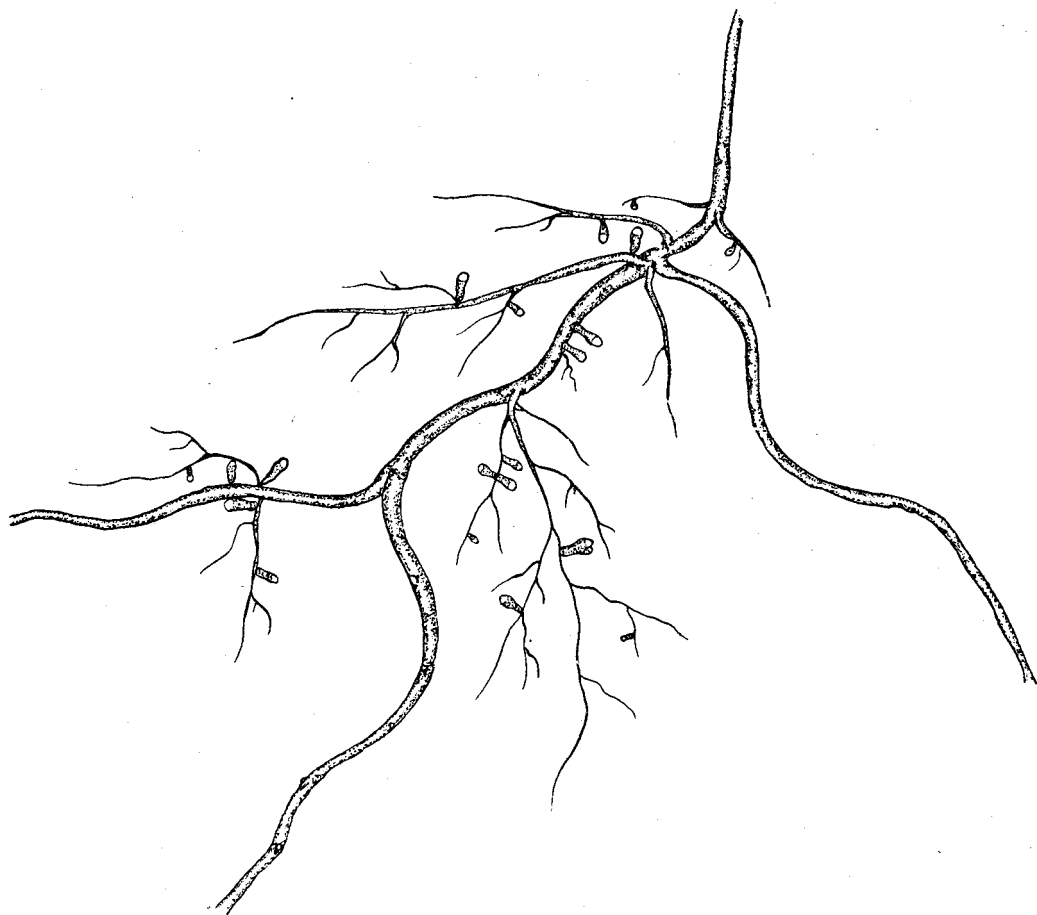
9. *Vicia sepium* L. wytwarza delikatne rozłogi, których młode części są barwy mlecznobiałej, starsze szare z odcieniem brunatnym. Z rozłogów wyrastają korzenie z licznymi rozgałęzieniami. Brodawkuje głównie na korzeniach (ryc. 9).

10. *Lathyrus pratensis* L. tworzy długie, cienkie rozłogi, od których odchodzą liczne korzenie przybyszowe różnej długości. Brodawkuje najczęściej na korzeniach, rzadziej na rozłogach (ryc. 10).



Ryc. 6. System korzeniowy *Vicia silvatica*

Fig. 6. *Vicia silvatica* — root system



Ryc. 7. System korzeniowy *Vicia cracca*

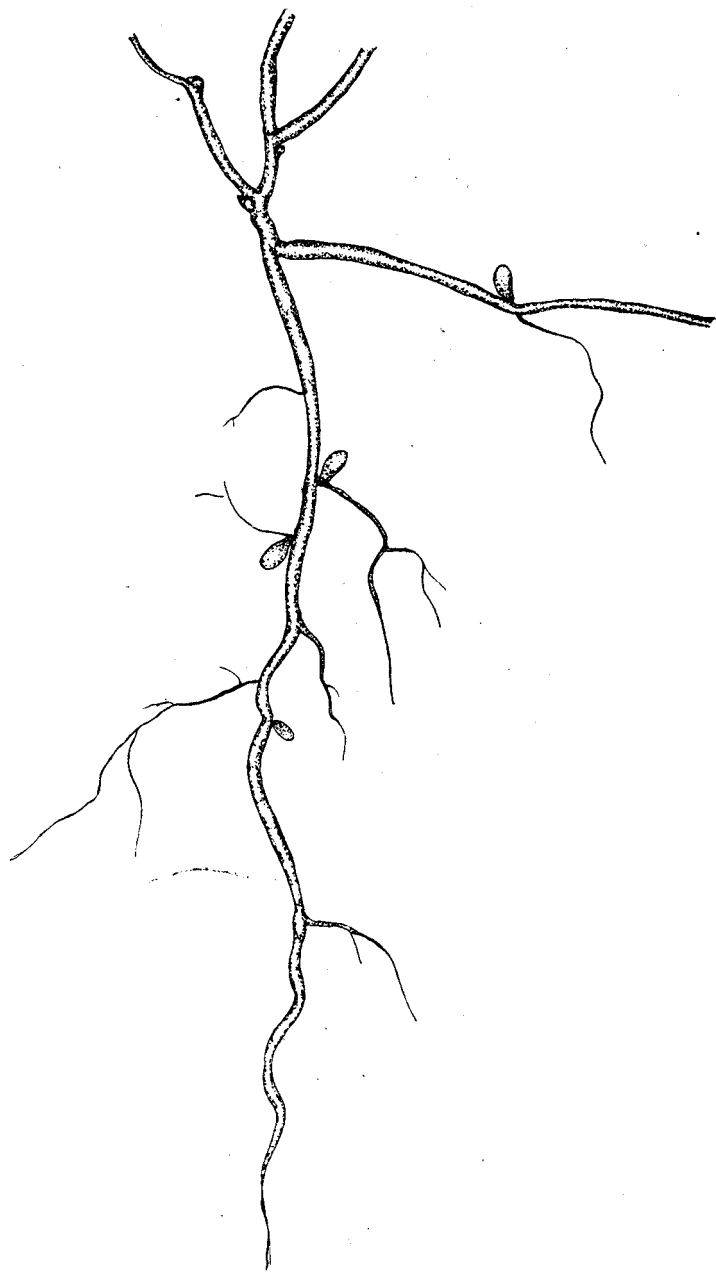
Fig. 7. *Vicia cracca* — root system

11. *Lathyrus laevigatus* (W. K.) Fritsch. posiada zgrubiałe pokręcone kłącza, różnej długości, barwy rdzawobrunatnej lub czarnej. Z kłącza wyrastają sznurowate korzenie boczne z licznymi rozgałęzieniami w częściach dolnych. Brodawkuje głównie na korzeniach bocznych i ich rozgałęzieniach (ryc. 11).

12. *Lathyrus vernus* (L.) Bernth. charakteryzuje krótkie i zgrubiałe kłącze, podobnej budowy jak *L. laevigatus*. Od kłącza odchodzą sznurowate korzenie. Brodawkuje głównie na korzeniach, rzadziej na kłączu (ryc. 12).

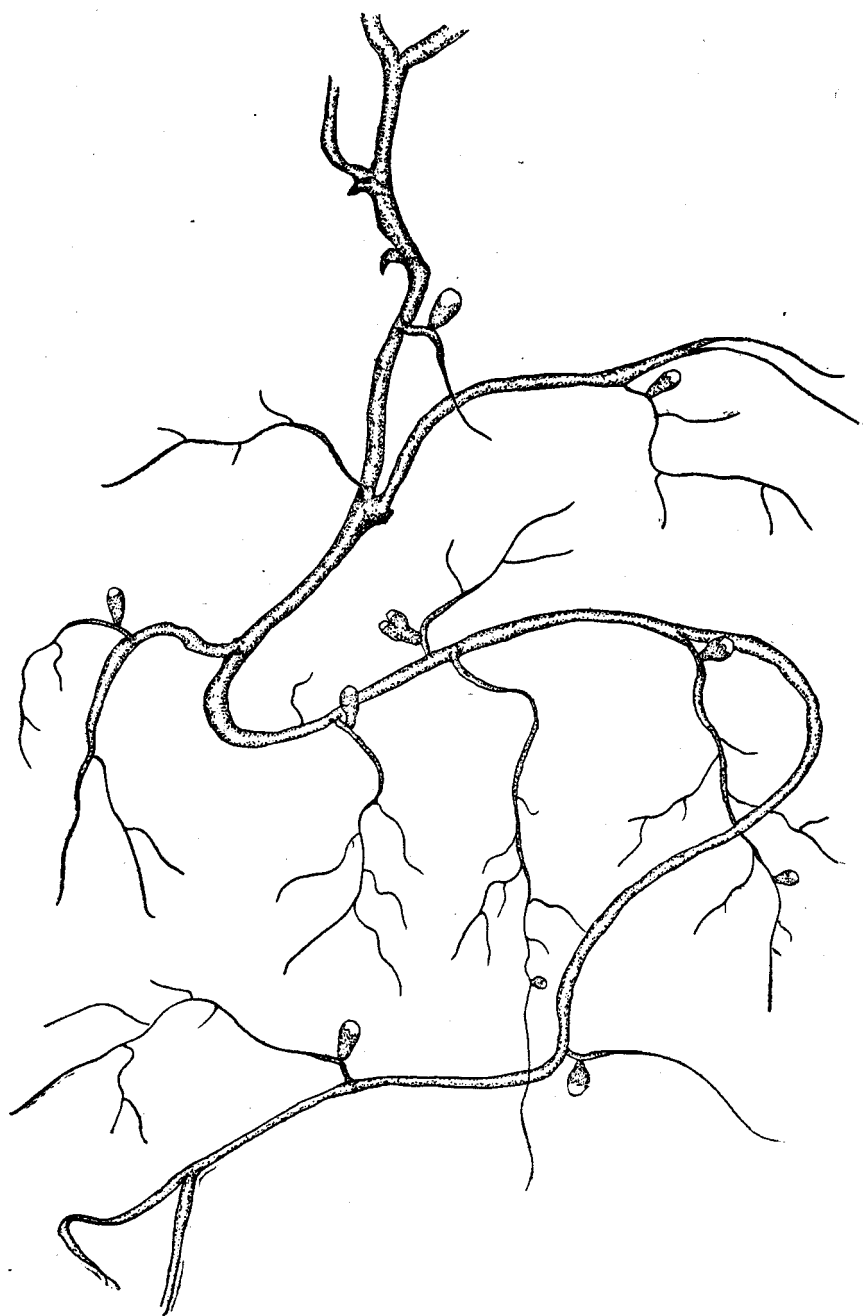
c. Morfologia brodawek korzeniowych

Morfologię brodawek korzeniowych 12 gatunków roślin motylkowych przedstawia ryc. 13. U większości gatunków stwierdzono formy wydłużone gruszkowate (11 gatunków), natomiast u *Lotus uliginosus* bulwkowate.



Ryc. 8. System korzeniowy *Vicia tenuifolia*

Fig. 8. *Vicia tenuifolia* — root system



Ryc. 9. System korzeniowy *Vicia sepium*

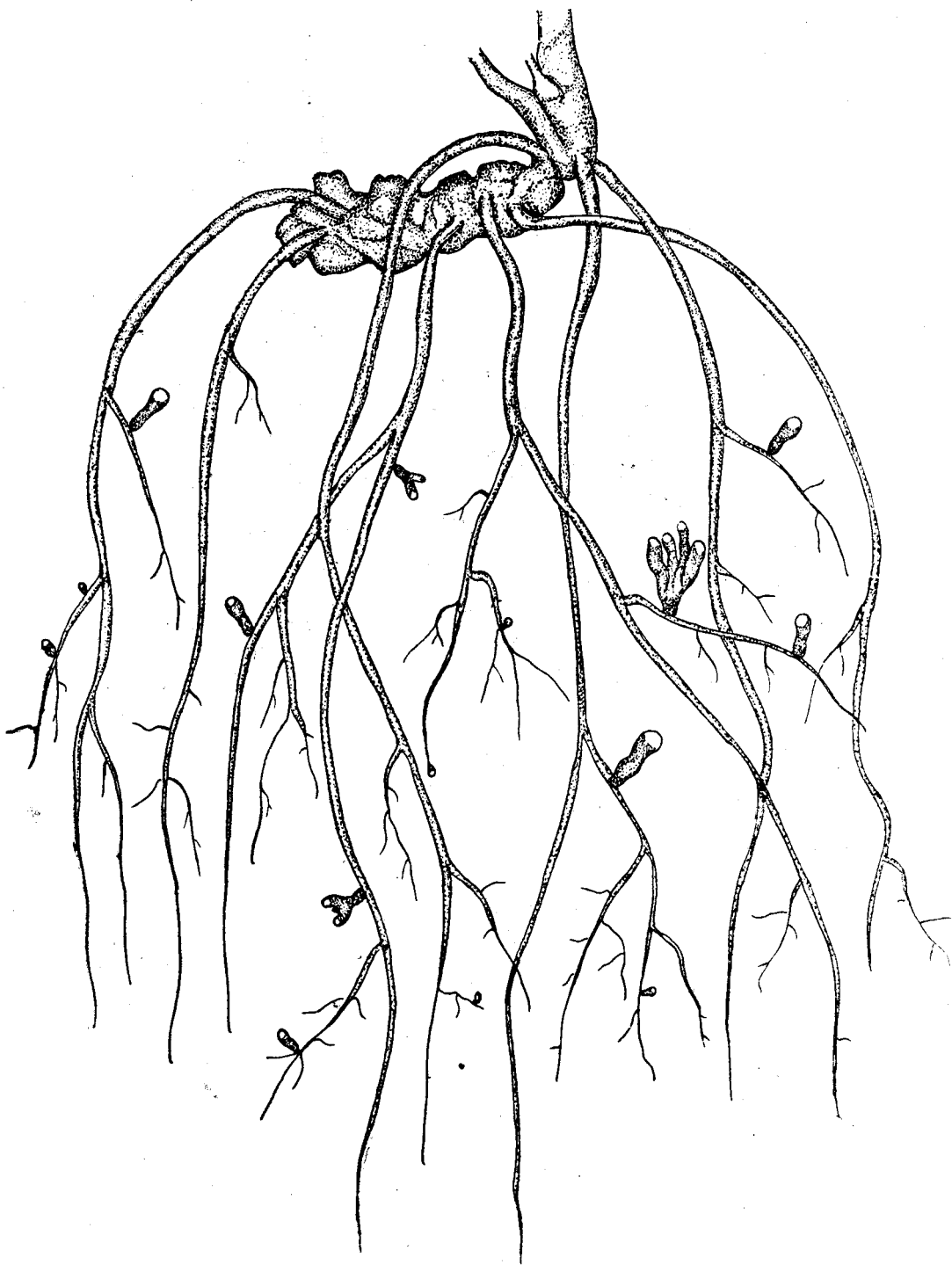
Fig. 9. *Vicia sepium* — root system



Ryc. 10. System korzeniowy *Lathyrus pratensis*

Fig. 10. *Lathyrus pratensis* — root system

Brodawki wydłużone bywają pojedyncze lub złożone. Formy pojedyncze mogą być zwrócone częścią zgrubiałą ku górze i tworzyć gruszkę odwróconą jak u *Vicia tetrasperma*, *V. sepium*, *V. tenuifolia*, *V. silvatica*, *V. cracca*, *Lathyrus laevigatus*, *L. vernus*. U *Trifolium alpestre*, *T. lupinaster* i *Genista tinctoria* brodawki w nasadzie zwężają się równomiernie tworząc rodzaj nóżki. Formy złożone charakteryzuje rozwidlenie na dwie lub więcej brodawek, wyrastających ze wspólnej podstawy.



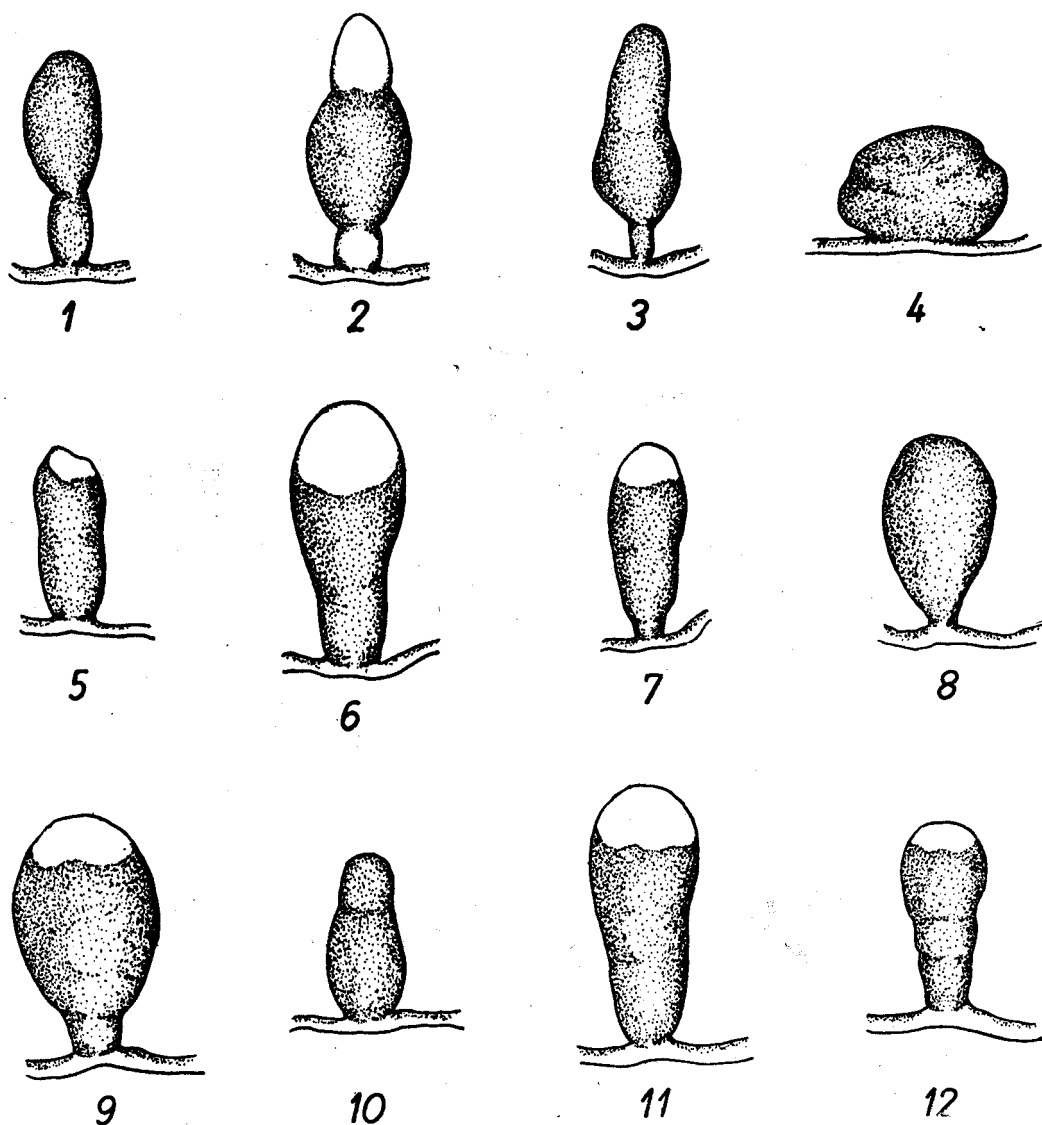
Ryc. 11. System korzeniowy *Lathyrus laevigatus*

Fig. 11. *Lathyrus laevigatus* — root system



Ryc. 12. System korzeniowy *Lathyrus vernus*

Fig. 12. *Lathyrus vernus* — root system

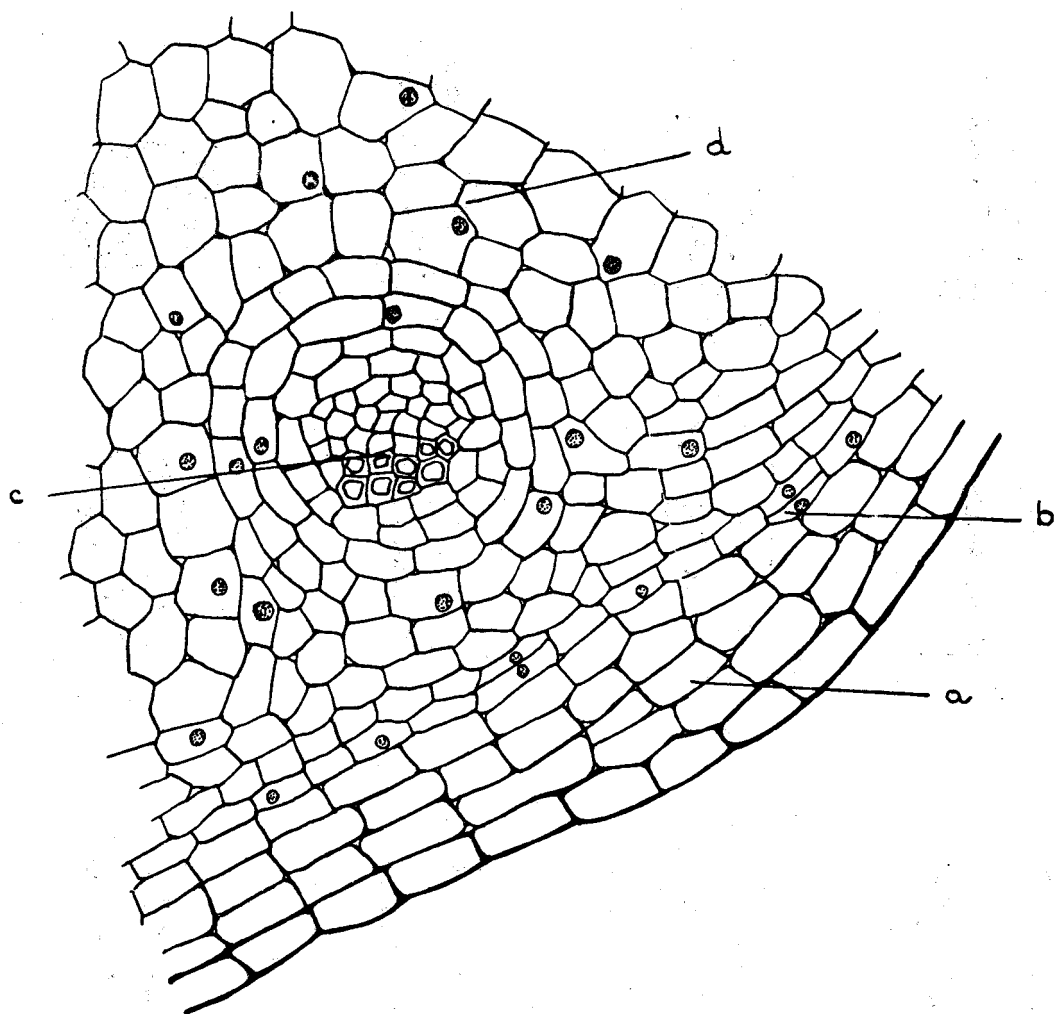


Ryc. 13. Morfologia brodawek korzeniowych: 1 — *Genista tinctoria*, 2 — *Trifolium lupinaster*, 3 — *T. alpestre*, 4 — *Lotus uliginosus*, 5 — *Vicia tetrasperma*, 6 — *V. silvatica*, 7 — *V. cracca*, 8 — *V. tenuifolia*, 9 — *V. sepium*, 10 — *Lathyrus pratensis*, 11 — *L. laevigatus*, 12 — *L. vernus*

Fig. 13. Morphology of root nodules

Lotus uliginosus wytwarza brodawki w postaci spłaszczonych i pofalowanych bulwek.

Wielkość brodawek jest różna. Większość form wydłużonych osiąga w okresie kwitnienia około 15–20 mm długości i 3–4 mm średnicy. Brodawki bulwiaste mają 4–5 mm średnicy.



Ryc. 14. Przekrój poprzeczny przez brodawkę *Lathyrus vernus*: a — kora, b — tkanka twórcza, c — tkanka przewodząca, d — tkanka bakteroidalna

Fig. 14. *Lathyrus vernus* — nodule in transverse section: a — nodule cortex, b — meristematic zone, c — vascular system, d — bacteroidal zone

d. Anatomia brodawek

W budowie anatomicznej brodawek nie stwierdzono zasadniczych różnic, pomimo że pochodziły one od różnych gatunków roślin motylkowych (rys. 15). Szczegółową budowę anatomiczną przedstawia ryc. 14 na przykładzie *Lathyrus vernus*.

Część zewnętrzną brodawki tworzy kilkuwarstwowa kora. Komórki kory są owalne, z licznymi przestworami międzykomórkowymi, błony ich są cienkie, celu-

lozowe. W brodawkach starszych zewnętrzna warstwa kory może mieć błony nieco skorkowaciałe. Między korą od strony zewnętrznej a miękiszem od wewnątrz znajduje się tkanka twórcza, zwykle jednowarstwowa, o cienkich błonach komórkowych. Tkanka przewodząca występuje w postaci wiązek łykodrzewnych, ułożonych pierścieniowo na obwodzie brodawki. Część centralną brodawki wypełnia tkanka bakteroidalna, zbudowana z dużych parenchymatycznych komórek, obfitujących w bakteroidy. Tkanka bakteroidalna zajmuje 2/3 do 3/4 przekroju brodawki. Różnice, jakie dadzą się zauważyć w budowie poszczególnych brodawek, ograniczają się do ilości wiązek przewodzących oraz wielkości i kształtu komórek parenchymatycznych w tkance bakteroidalnej. Liczba wiązek waha się od kilku do kilkunastu. Wiązki najczęściej zwrócone są drewnem na zewnątrz, a łykiem do wewnątrz brodawki.

e. Pigmentacja brodawek

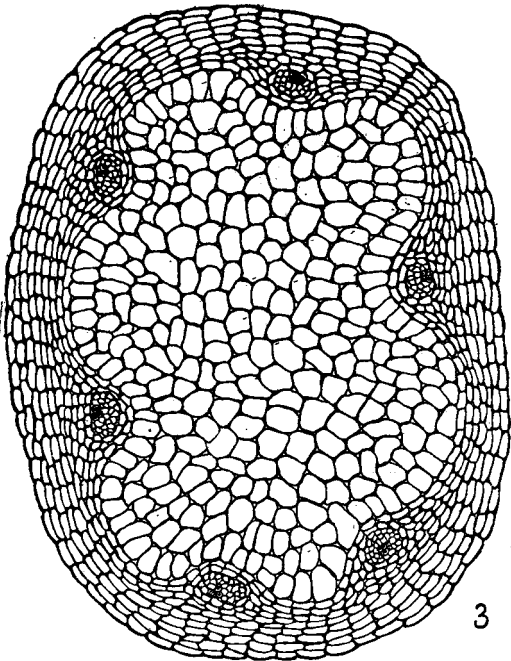
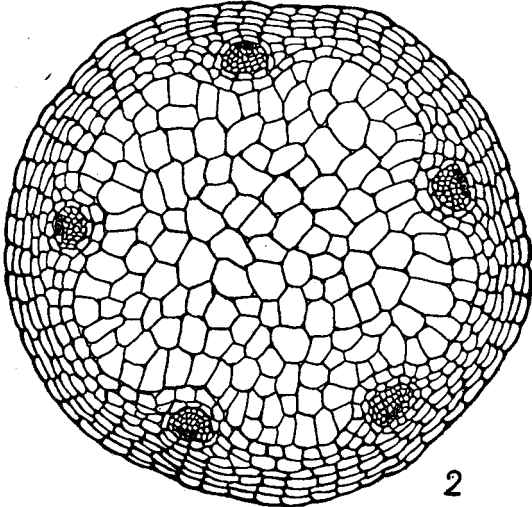
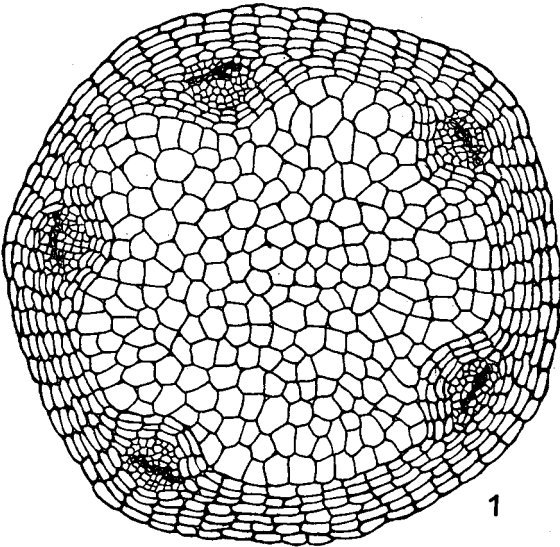
Zbadane brodawki wykazywały stosunkowo silną koncentrację czerwonego pigmentu w tkance bakteroidalnej. Młode brodawki charakteryzowało mniej więcej równomierne zabarwienie, a pigment przeświecał przez warstwę kory, dając zabarwienie silnie różowe. Starsze brodawki o błonach skorkowaciałych posiadały większą koncentrację czerwonego barwnika w części środkowej i szczytowej. W nasadzie tych brodawek obserwowano pigment zielony. Nie stwierdzono istotnych różnic w pigmentacji brodawek u poszczególnych roślin. Różnice w pigmentacji wystąpiły jednak w zależności od typu siedliska (tab. 1).

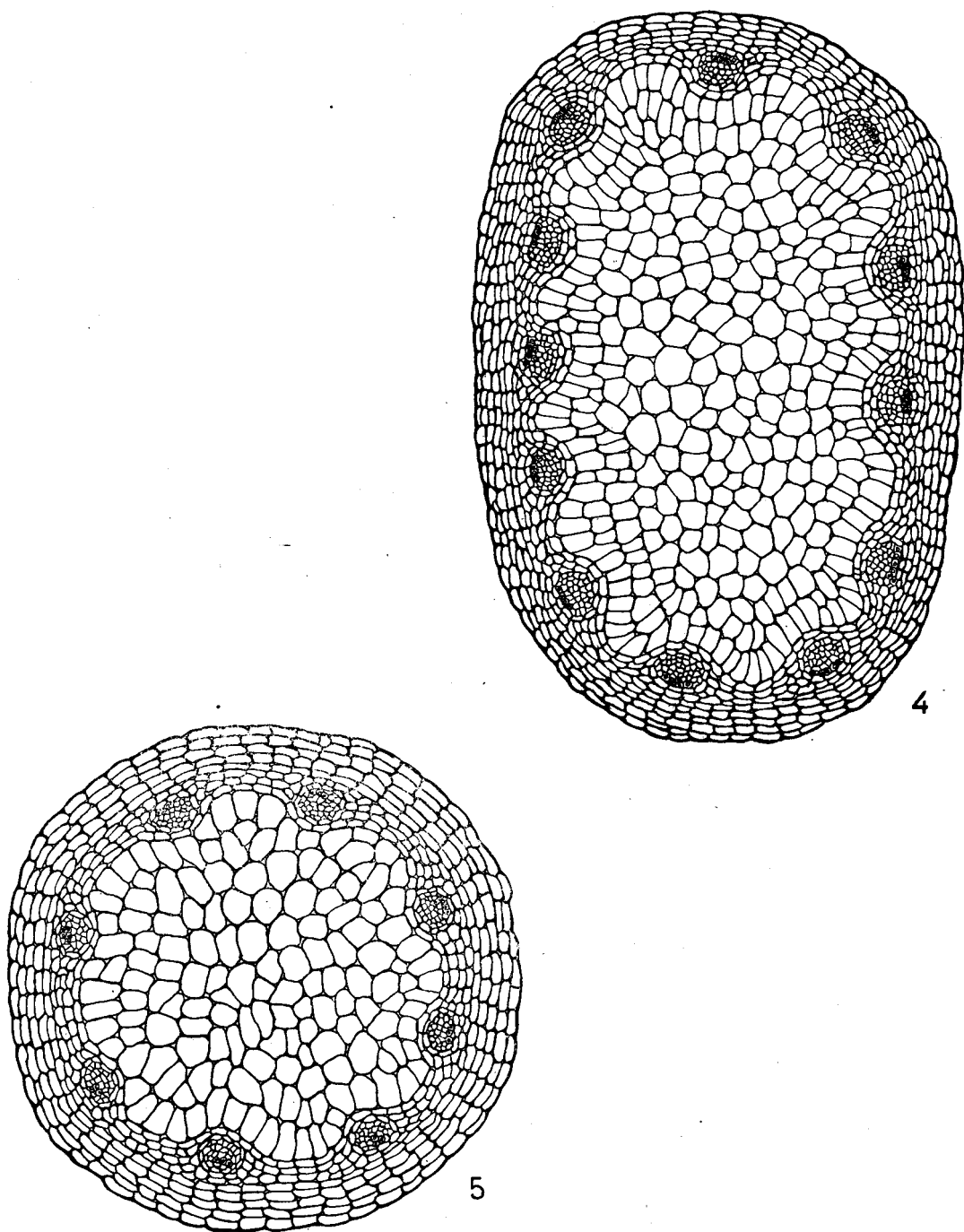
Brodawki *Lathyrus vernus* w zbiorowisku typu *Circae* — *Alnetum* wykazywały najslabszą pigmentację. W miarę przechodzenia z siedlisk eutroficznych do oligotroficznych zwiększała się koncentracja czerwonego barwnika, który w zbiorowiskach *Querceto* — *Carpinetum caricetosum pilosae*, *Querceto* — *Potentilletum albae* i *Pineto* — *Quercetum* osiągał silne krwiste zabarwienie.

f. Morfologia bakteroidów

Tkanka bakteroidalna brodawek zbadanych roślin wypełniona była dużą ilością bakteroidów. Bakteroidy znalezione w brodawkach rodzajów *Vicia* i *Lathyrus* należą do grupy *Rhizobium leguminosarum*. Charakteryzują je formy wydłużone z jednym biegunem rozwidlonym w kształcie litery Y (ryc. 16). Bakteroidy *Rhizobium trifolii* wykazywały pewne zróżnicowanie w obrębie gatunków. W brodawkach *Trifolium lupinaster* posiadały postać pałeczek o zgrubiałym jednym biegunie (formy gruszkowate). Bakteroidy brodawek *Trifolium alpestre* były znacznie większe od poprzednich i kształtem przypominały gruszkę lub literę T.

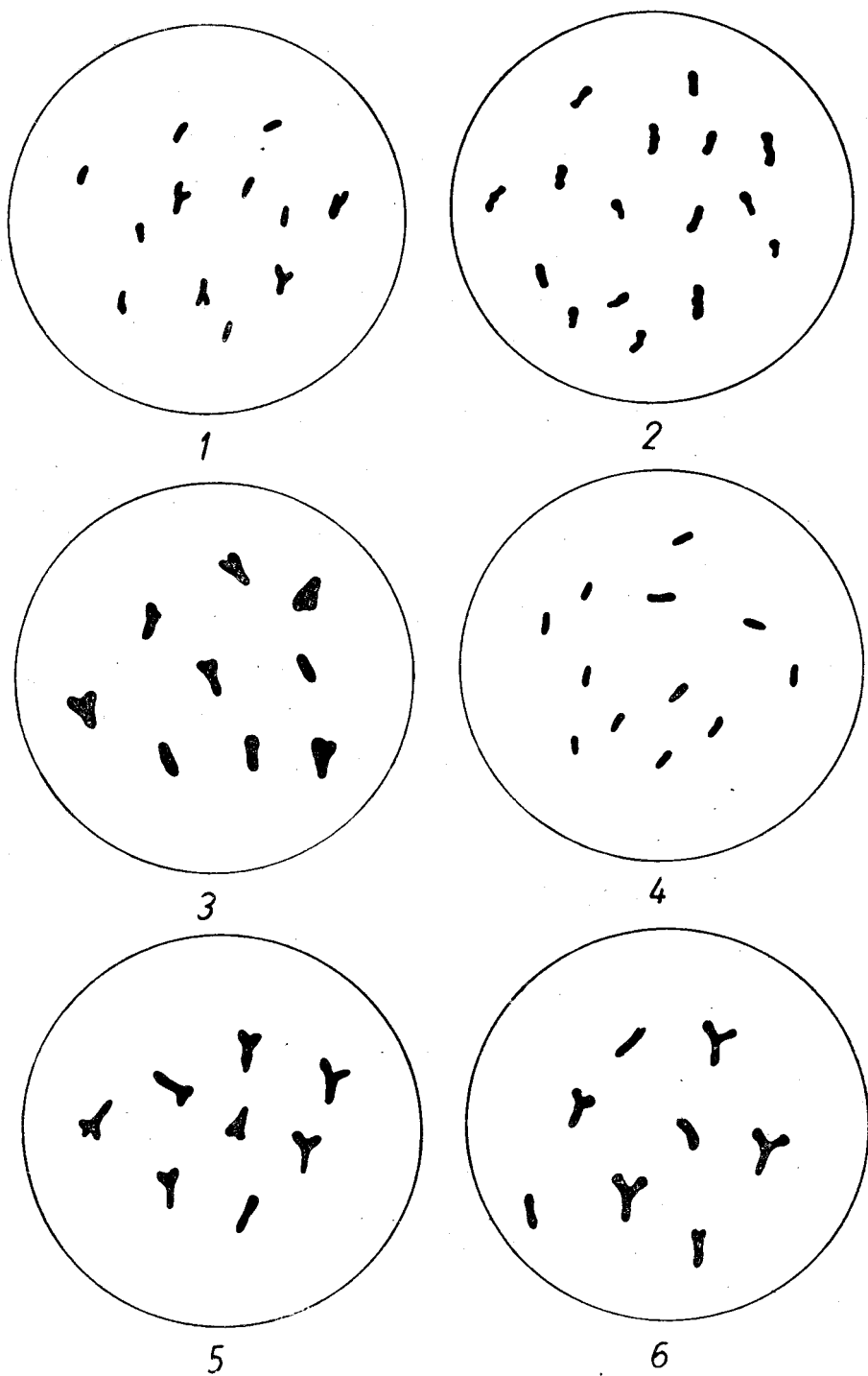
W brodawkach *Genista tinctoria* znaleziono drobne pałeczki o delikatnie zakrzywionych końcach lub rozwidleniu na jednym z biegunów. U *Lotus uliginosus* występowały drobne pałeczki bez wyraźnej modyfikacji (ryc. 16).





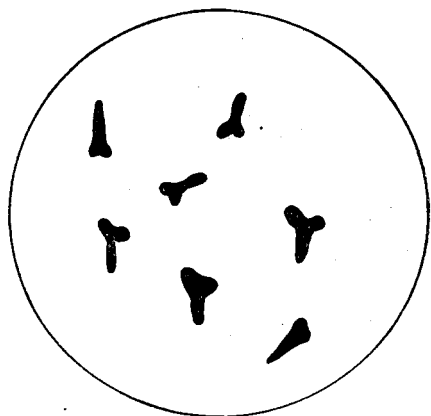
Ryc. 15. Budowa anatomiczna brodawek korzeniowych: 1 — *Genista tinctoria*, 2 — *Trifolium alpestre*,
3 — *Lotus uliginosus*, 4 — *Vicia sepium*, 5 — *Lathyrus pratensis*

Fig. 15. Structure of root nodules

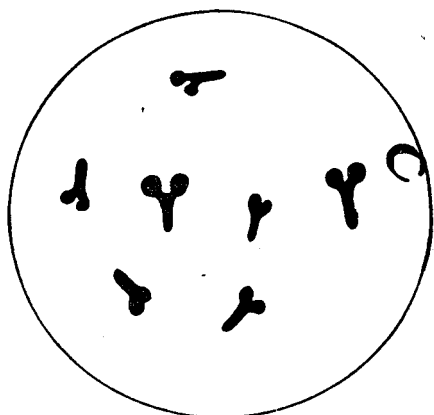


Ryc. 16. Morfologia bakteroidów: 1 — *Genista tinctoria*, 2 — *Trifolium lupinaster*, 3 — *T. alpestre*,
 4 — *T. pratense*, 5 — *Lathyrus pratensis*, 6 — *L. pratensis*.

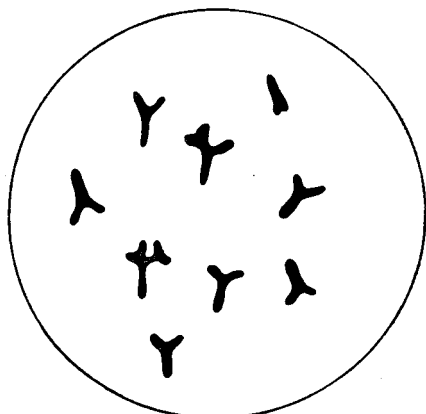
Fig. 16. Morphology



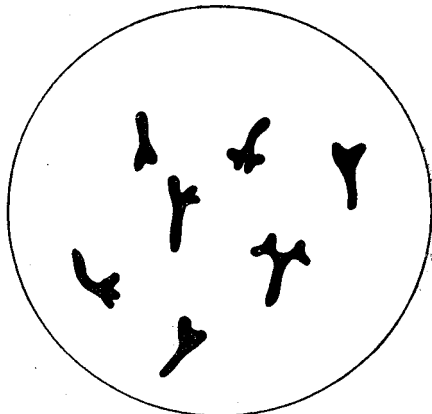
7



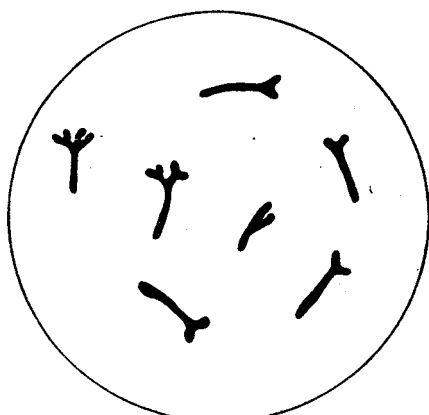
8



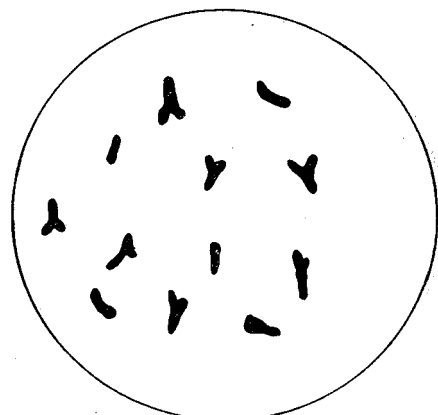
9



10



11



12

4 — *Lotus uliginosus*, 5 — *Vicia tetrasperma*, 6 — *V. silvatica*, 7 — *V. cracca*, 8 — *V. tenuifolia*, 9 — *V. se-*
11 — *L. laevigatus*, 12 — *L. vernus*

of bacteroides

Brodawkowanie korzeniowe *Lathyrus vernus* w różnych zbiorowiskach Puszczy Białowieskiej
 The root nodulation of *Lathyrus vernus* in several associations in the Białowieża Forest

Asocjacja Association	Typ gleby Type of soil	pH	Ilość brodawek na 1 roślinie No. of nodules in 1 specimen			Wymiary brodawek w mm Measurements of the nodules in mm						Pigmentacja Pigmentation
						długość — length			szerokość — breadth			
			Średnia Average	Maksy- malna Maximal	Mini- malna Minimal	Średnia Average	Maksy- malna Maximal	Mini- malna Minimal	Średnia Average	Maksy- malna Maximal	Mini- malna Minimal	
<i>Circaeo-Alnetum</i>	mada alluvial soil	6,8	2	3	0	2,0	4,0	1,0	1,3	2,0	0,5	bardzo słaba very weak
<i>Querceto-Carpinetum stachyetosum silvaticae</i>		6,2	15	32	4	3,7	10,0	1,0	1,6	2,0	1,0	średnia average
<i>Querceto-Carpinetum typicum</i>	piasek mocno gliniasty highly clayey sand	5,8	15	40	6	4,5	12,0	1,5	1,3	2,0	1,0	średnia average
<i>Querceto-Carpinetum caricetosum pilosae</i>		5,4	25	50	10	4,8	10,0	2,0	1,4	2,0	1,0	silna strong
<i>Querceto-Potentilletum albae</i>	piasek słabo gliniasty slightly clayey sand	5,0	18	41	9	3,7	6,0	2,0	1,6	2,0	1,0	silna strong
<i>Pineto-Quercetum</i>	piasek luźny loose sand	4,7	14	40	7	4,5	8,0	2,0	1,0	2,0	1,0	silna strong

g. Brodawkowanie *Lathyrus vernus* w różnych siedliskach

Wyniki badań nad brodawkowaniem *Lathyrus vernus* w różnych siedliskach przedstawia tabela 1. Gatunek ten brodawkował najslabiej na madzie organicznej w zbiorowisku *Circaeo — Alnetum*. Wytwarzał mało brodawek o niewielkich rozmiarach. W zbiorowiskach *Querceto — Carpinetum stachyetosum silvaticae* i *Qu. — C. typicum* brodawkuje dobrze, a najlepiej w *Querceto — Carpinetum caricetosum pilosae*, na piasku mocno gliniastym.

STRESZCZENIE

W maju 1959 roku i w maju i czerwcu 1960 przeprowadzono badania nad brodawkowaniem niektórych gatunków roślin motylkowych w zbiorowiskach leśnych i łąkowych Białowieży. Badaniami objęto następujące gatunki: *Genista tinctoria*, *Trifolium alpestre*, *T. lupinaster*, *Lotus uliginosus*, *Vicia tetrasperma*, *V. silvatica*, *V. cracca*, *V. tenuifolia*, *V. sepium*, *Lathyrus pratensis*, *L. laevigatus*, *L. vernus*. W badaniach tych uwzględniono: sposoby korzenienia się, morfologię systemów korzeniowych, brodawek oraz bakteroidów, anatomię brodawek korzeniowych i ich pigmentację. Wyniki zebrano w 1 tabelę i 16 rycin.

Uzyskane wyniki pozwalają wnioskować, że:

1. Rośliny motylkowe tworzą brodawki korzeniowe wyłącznie na organach podziemnych zgrupowanych w warstwie próchnicznej gleb.

2. Brodawkowanie zależne jest od warunków siedliskowych. Najlepsze jest na glebach lekkich i średnio żyznych, a słabnie w miarę przechodzenia od zbiorowisk oligotroficzných do eutroficzných.

3. Zbadane gatunki brodawkowały dobrze w odpowiednich dla siebie siedliskach, tworząc dużą ilość brodawek o silnej krwistej pigmentacji.

4. W budowie morfologicznej brodawek korzeniowych zachodzi korelacja z grupą *Rhizobium*, zakażającą roślinę. Najbardziej zbliżoną budowę morfologiczną obserwowano u *Vicia* i *Lathyrus*. Brodawki *Trifolium*, *Genista* i *Lotus* różniły się między sobą oraz od brodawek *Vicia* i *Lathyrus*.

5. Nie stwierdzono istotnych różnic w budowie anatomicznej brodawek poszczególnych gatunków roślin.

Katedra Ekologii S. G. G. W., Warszawa, Rakowiecka 8

LITERATURA

1. Allen E. K., Allen O. N. 1958. Biological aspects of symbiotic nitrogen fixation. Handbuch der Pflanzenphysiologie 8: 95. Berlin, Springer Verlag.
2. Allen E. K., Allen O. N., Newman A. S. 1953. Pseudonodulation of leguminous plants induced by 2-bromo-3,5-dichlorobenzoic acid. Am. J. Botan. 40: 429.
3. Allen O. N., Baldwin J. 1954. Rhizobia — Legume relationships. Soil Sci. 78: 6.

4. Allison F. E. 1929. Can nodule bacteria of leguminous plants fix atmospheric nitrogen in the absence of the host. J. Agric. Research 39: 893.
5. Bazarewski St. 1927. Badania nad bakteroidami. Roczn. Nauk Roln. i Leśn. 17: 1.
6. Bazarewski St. 1929. Wpływ kofeiny na wiązanie wolnego azotu przez bakterie brodawkowe. Roczn. Nauk Roln. i Leśn. 21: 473.
7. Beijerinck M. W. 1888. Die Bakterien der Papilionaceen-Knöllchen. Botan. Ztg. 46: 726.
8. Bonnier Ch. 1958. La spécificité dans la symbiose *Rhizobium* — Légumineuses. Faits expérimentaux, concernant la genèse de la nodulation. J. Microbiol. Serol. A. v. Leeuwenhoek 24: 1.
9. Brunchorst I. 1885. Über die Knöllchen an den Wurzeln von *Alnus* und *Elaeagnaceen*. Bot. Cbl. 24: 222.
10. Buśko J. 1959. Uzdolnienia symbiotyczne i niektóre cechy fizjologiczne bakterii brodawkowych, współżyjących z komoniką i przelotem. Acta Microbiol. Polon. 8: 303.
11. Gołubiew W. N. 1960. K morfologo-gienietycznej charakteristice klubniewych rastienij. Biull. Moskow. Obszcz. Ispytat. Prirody, odd. biolog. 5: 81.
12. Hellriegel H., Wilfarth H. 1888. Untersuchungen über die Stickstoffnahrung der Gramineen und Leguminosen. Ztschr. Ver. Rübenzucker-Industrie Deutsch. Reichs 38: 234.
13. Heumann W. 1952. Über das Wesen und Bedeutung der Bakteroide in den Wurzelknöllchen der Erbse. Naturwissenschaften 39: 66.
14. Keiln E., Smith J. D. 1946. Hemoglobin and Nitrogen content in the root-nodules of Leguminous plants. Nature 159: 692.
15. Lisiewska M. 1960. Systemy korzeniowe roślin grądowych a podłoże. Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Prace Kom. Biol. 23: 1.
16. Matuszkiewicz A. 1955. Stanowisko systematyczne i tendencje rozwojowe dąbrów białowieskich. Acta Soc. Botan. Polon. 24: 459.
17. Matuszkiewicz W. 1952. Zespoły leśne Białowieskiego Parku Narodowego. Ann. UMCS, Suppl., sec. C, 6: 1.
18. Nowotny-Mieczńska A. 1950. Studia nad brodawkami korzeniowymi roślin motylkowych. Cz. I. Pigmentacja brodawek. Prace Rol.-Leśn. 50: 1.
19. Nowotny-Mieczńska A. 1959. Niektóre problemy mechanizmu wiązania wolnego azotu. Acta Microbiol. Polon. 8: 271.
20. Prazmowski A. 1889. Das Wesen und die biologische Bedeutung der Wurzelknöllchen der Erbse. Bot. Centr. 39: 362.
21. Sembrat Z. 1934. Wpływ kofeiny na bakterie brodawkowe. Acta Soc. Botan. Polon. 11: 333.
22. Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B. 1953. Rośliny polskie. Str. 1020. Warszawa, PWN.
23. Turczin W. F. 1959. Nowyje danyje o mechanizmie fiksacji atmosfierznego azota w klubienkach bobowych rastienij. Poczwowiedienie 10: 14.
24. Virtanen A. I., Erkman J., Lincola H. 1947. On the relation between nitrogen fixation and leg-hemoglobin content of leguminous root nodules. Acta Chim. Scand. 1: 90.
25. Wróbel T. 1956. Search of a rapid method for determining the activity of strains of the root nodule bacteria. Acta Microbiol. Pol. 5: 117.
26. Wróbel T., Gołębiowska J. 1956. Inokulacja bobowych rastienij klubienkowymi bakteriami na różnych poczwach. Acta Microbiol. Pol. 5: 122.
27. Zimna J. 1960 (msk.). Zespoły łąkowe doliny Narewki.
28. Zimny H. 1960. Badania nad występowaniem *Clostridium* w glebach leśnych. Ekologia Polska, S. B, 6: 311.

SUMMARY

Investigations were made on the nodulation of certain papilionaceous plants in the forest and meadow associations at Białowieża in May 1959 and May and June 1960. The following species were studied: *Genista tinctoria*, *Trifolium*

alpestre, *T. lupinaster*, *Lotus uliginosus*, *Vicia tetrasperma*, *V. silvatica*, *Vicia cracca*, *V. tenuifolia*, *V. sepium*, *Lathyrus pratensis*, *L. laevigatus*, *L. vernus*.

Examination was made of the way in which roots were formed, the morphology of root systems, of nodules and bacteroides, the anatomy of root nodules and their pigmentation.

Results are set out in table 1 and in 16 figures.

The results obtained led to the following conclusions:

1. Papilionaceous plants form root nodules only on those organs below the soil surface which are grouped in the humus layer of the soils.
2. Nodulation depends on habitat conditions, the most favourable being light and moderately fertile soils, and becomes increasingly weak with the transition from oligotrophic to eutrophic plant associations.
3. The species examined formed nodules well in habitats which suited them, the nodules being very numerous with a deep blood-red pigmentation.
4. The morphology of root nodules is correlated with the group of *Rhizobium* infecting plants. The most similar morphological structure was observed in nodules on *Vicia* and *Lathyrus*. The nodules of *Trifolium*, *Genista* and *Lotus* differed from each other, and also from *Vicia* and *Lathyrus*.
5. No significant differences were found in the anatomical structure of nodules on different species of plants.

Dept. of Ecology, S. G. G. W. (Higher School of Rural Economics), Warszawa, Rakowiecka 8