

УДК 631.811+631.461.5

**ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ  
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАСТЕНИЙ РОДА *AMARANTHUS L.*  
И ДИАЗОТРОФОВ**

*И.А. Чернов, И.А. Дегтярева*

**Аннотация**

В статье представлены результаты исследования эколого-физиологической регуляции взаимодействия в агроценозе растений рода *Amaranthus L.* и diaзотрофов. Изучены пути интенсификации азотфиксации в корневой зоне этих растений.

**Введение**

Внедрение в практику сельского хозяйства интенсивных, высокоурожайных видов и сортов растений требует оптимального удовлетворения их основных физиологических потребностей, в том числе создания в прикорневой зоне высоких концентраций легкодоступных соединений азота. Однако увеличение выпуска и применения азотных удобрений связано с решением сложных проблем, наиболее важными из которых являются энергетическая и экологическая.

Важнейший резерв повышения продуктивности сельскохозяйственных растений – использование ризосферных азотфиксирующих бактерий, функции которых при растительно-микробных взаимодействиях многообразны: это фиксация молекулярного азота, улучшение питания растений за счет повышения коэффициента использования минерального азота, синтеза биологически активных веществ, повышение устойчивости растений к действию патогенов и абиотическим стрессам [1].

В настоящее время наметились два основных подхода к усилению азотфиксации в агроэкосистемах: активизация деятельности спонтанной популяции diaзотрофных микроорганизмов в ризосфере и ризоплане, а также инокуляция растений эффективными штаммами азотфиксаторов [2]. Первый путь заключается в оптимизации факторов среды и подборе видов, линий, сортов растений, наиболее способных к активной азотфиксации. Второй путь предусматривает использование высокоэффективных в отношении азотфиксации микроорганизмов. Не менее перспективным направлением являются подбор и использование специально для этого создаваемых искусственных ассоциаций микроорганизмов, обладающих суммарным положительным эффектом и экологической поливалентностью.

Проблема поиска эффективных азотфиксаторов при всей ее сложности чрезвычайно актуальна. Прикорневая зона растений является наиболее благоприятной средой для размножения diaзотрофов, а растения рода *Amaranthus L.*, обеспечивающие их активное развитие, могут служить «поставщиками» пер-

спективных штаммов или ассоциаций азотфиксирующих бактерий для целого ряда сельскохозяйственных культур [3–5].

В настоящей работе представлены результаты исследования эколого-физиологической регуляции взаимодействия в агроценозе растений рода *Amaranthus L.* и diaзотрофных бактерий и поиск путей усиления азотфиксации в корневой зоне этих растений, обладающих способностью к интенсивному биосинтезу и накоплению высоколизинового, легкоусваиваемого белка.

### Материалы и методы исследований

В экспериментальной работе были использованы 45 образцов растений рода *Amaranthus L.* из коллекции Ботанического сада Казанского государственного университета. Полевой опыт для исследования нитрогеназной активности корневой зоны различных видообразцов амаранта был заложен на дерново-подзолистой почве в 45 вариантах в 3-х кратной повторности. Почва имела следующую агрохимическую характеристику: pH – 6.65; гумус – 1.8%; N щелочно-гидролизуетый – 264.0 мг/кг; P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> – 146.6 мг/кг; K<sub>2</sub>O – 92.6 мг/кг. Растения выращивали на делянках площадью 10.5 м<sup>2</sup>.

Почвенные пробы для агрохимических и микробиологических анализов отбирали по общепринятой методике в течение всего вегетационного сезона. Ризосферную микрофлору определяли в различные фазы онтогенеза: вегетативную, бутонизации, цветения, плодоношения. Контролем служила почва без растений.

В соответствии с поставленной задачей было проведено выделение азотфиксирующих и других ризосферных микроорганизмов [6, 7], определение потенциальной активности азотфиксации ризосферной почвы и нитрогеназной активности у ризосферных diaзотрофов ацетиленовым методом [8], определение витаминов группы B и индолил-3-уксусной кислоты у diaзотрофов [9, с. 139–146].

### Результаты

Исследование динамики численности ризосферных гетеротрофов амаранта показало, что обильное размножение этих микроорганизмов происходит на ранних стадиях развития растений. Так, уже в вегетативной фазе их количество составляет 8.0–12.0 млн/г почвы. Некоторое уменьшение численности гетеротрофов и микромицетов в фазе бутонизации вызывается тем, что в данный период происходит сокращение количества эксудатов за счет усиления оттока пластических веществ к формирующимся репродуктивным органам. Максимальная численность этих микроорганизмов отмечена в фазе цветения (36.5–47.5 млн/г почвы).

В корневой зоне *A. cruentus* обнаружены микромицеты из родов *Trichoderma*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Rhizopus*, *Mucor*, *Chaetomium*, *Mortierella*, а также фитопатогенные микромицеты из родов *Alternaria* и *Fusarium*. Для дерново-подзолистой почвы характерна следующая особенность: количество микромицетов в ризосфере растений остается практически на одном уровне в онтогенезе и при этом меньше, чем в контроле (почва без растений). Следует

отметить преобладание в грибном сообществе ризосферы окученных и неокученных растений микромицетов рода *Trichoderma* (*Tr. lignorum* и *Tr. harzianum*). Это позитивный факт, так как представители рода *Trichoderma* обладают ростстимулирующим действием на растения, улучшают обмен, ускоряют прорастание семян, увеличивают валовый выход урожая и улучшают качество продукции [10].

Деятельность микроорганизмов в почве тесно связана с процессом аэрации, активизация которого зависит от различных агротехнических мероприятий, повышающих активность diaзотрофов. Рыхление междурядий и окучивание растений способствуют увеличению численности гетеротрофных и, самое главное, азотфиксирующих микроорганизмов.

В серии полевых опытов у растений с площадью питания 70×20 см осуществлена оценка коллекции видов образцов амаранта по способности фиксировать азот в ассоциации с микроорганизмами. Для скрининга было взято 45 образцов, относящихся к 16 видам рода *Amaranthus* L.: *A. cruentus* (2 вида образца), *A. cruentus*, *A. caudatus* (3), *A. caudatus* (2), *A. hypochondriacus* (7), *A. Mantegazzianus* (2), *A. paniculatus* (5), *A. hybridus* (5), *A. viridis*, *A. guitenis*, *A. mangostanos*, *A. crispus*, *A. dubius*, *A. albus*, *A. spinosus*, *A. aureus* и *A. retroflexus* – по 1 виду образцу, *A. sp.* – 10 видов образцов.

В корневой зоне изучаемых видов образцов амаранта наблюдается широкий спектр изменчивости нитрогеназной активности (в мкг N<sub>2</sub>/кг·ч) – в вегетативной фазе от 20.2 до 130.4, в фазе бутонизации от 39.3 до 278.0, в фазе цветения от 91.1 до 742.1, в фазе плодоношения от 77.7 до 637.8, тогда как активность азотфиксации в образцах почвы без растений крайне низка (7.7–32.9). Для большинства образцов амаранта характерна общая тенденция: в вегетативной фазе наблюдается минимальная нитрогеназная активность, она возрастает в период бутонизации, достигает максимальной величины в фазе цветения и незначительно снижается в фазе плодоношения. Исключение составляют 4 вида образца: *A. hypochondriacus* v. «Azteca», *A. hypochondriacus* v. «Nepal», *A. hypochondriacus* v. «Mercado» и *A. paniculatus* – 1, у которых максимальная активность азотфиксации отмечается в фазе бутонизации.

Таким образом, максимальная активность ацетиленредукции корневой зоны большинства исследованных видов образцов амаранта приурочена к фазе цветения, что дает основание для сравнения ризосферных комплексов различных видов растений в этот период.

Прослеживается вариабельность ризосферной азотфиксации в одних и тех же экологических условиях у растений рода *Amaranthus* L., однозначно свидетельствующая о более широких ее пределах на уровне образцов разной видовой принадлежности. Полученные данные свидетельствуют о том, что величины азотфиксирующей активности исследованных образцов больше различаются во время цветения и плодоношения.

Среди изученных образцов выделяются 2 модальных класса – с нитрогеназной активностью в фазе цветения 200–750 (23 образца) и 82–200 мкг N<sub>2</sub>/кг·ч (22 образца). В первый модальный класс входят *A. crispus*, *A. aureus*, *A. dubius*, по 2 вида образца *A. cruentus*, *A. caudatus*, *A. cruentus*-*A. caudatus*, *A. Mantegazzianus*, 3 вида образца *A. hybridus* и *A. hypochondriacus*, 4 вида образ-

ца *A. paniculatus*, а также *A. sp.* (К 432) и *A. sp.* (К 40). Эти образцы после более глубокого изучения по признаку *nis* могут быть рекомендованы как исходный материал для селекции на улучшение азотфиксирующей способности.

У 19 образцов из второго модального класса нитрогеназная активность изменяется в интервале 100–200 мкг N<sub>2</sub>/кг·ч. И лишь у 3 образцов (*A. hybridus* v. «Negro», *A. paniculatus* – 1 и *A. retroflexus*) активность ацетиленредукции составляет 82.8–91.1 мкг N<sub>2</sub>/кг·ч. Видообразцы амаранта с очень низкой (до 100) и очень высокой (свыше 500 мкг N<sub>2</sub>/кг·ч) активностью в фазе цветения встречаются редко. Анализ распределения видообразцов амаранта по показателю ацетиленредукции показывает, что у 51% из 45 изученных наблюдается высокая активность азотфиксации, у 49% этот показатель значительно ниже. Диапазон разброса величин нитрогеназной активности объясняется, видимо, генетической неоднородностью видообразцов. В почве без растений азотфиксирующая активность значительно ниже (7.7–32.9 мкг N<sub>2</sub>/кг·ч).

Растения рода *Amaranthus L.* обладают высоким потенциалом нитрогеназной активности в прикорневой зоне. Учитывая экологическую пластичность, для дальнейших исследований отобрано 5 видообразцов амаранта: *A. cruentus L.* – 1, *A. caudatus L.* – 1, *A. hypochondriacus* v. «Azteca», *A. Mantegazzianus Passerini* и *A. paniculatus L.* – 3.

В динамике численности ризосферных diaзотрофов амаранта выявлены определенные закономерности. Обильное размножение этих микроорганизмов происходит на ранних стадиях развития растения. Так, уже в вегетативной фазе количество этих микроорганизмов составляет в ризосфере амаранта 0.9–1.5 млн./г почвы в зависимости от видообразца. Максимальная численность азотфиксаторов отмечена во время цветения растений. Вне зависимости от сроков отбора, корневая зона характеризуется более высокой численностью diaзотрофных микроорганизмов по сравнению с почвой, не занятой растительностью.

Установлены азотфиксаторы, занимающие ведущее положение в функционировании микробного сообщества. Величина *R/S* составляет для суммарного количества diaзотрофов на среде Доберейнер 3.0–108.3, для азотобактера 0.7–30.3, а для азоспирилл – 0.6–26.0 в зависимости от стадии онтогенеза. Количество азотобактера и азоспирилл в ризосферной зоне исследуемых образцов амаранта на протяжении всего вегетационного периода остается высоким и составляет от общей численности diaзотрофов в зависимости от фазы развития 20–35% для азотобактера и 15–32% для азоспирилл.

У выделенных штаммов diaзотрофов определена азотфиксирующая активность. Все исследуемые штаммы характеризуются различной степенью активности нитрогеназы (10.1–189.6 нМ N<sub>2</sub>/мл·ч). Наибольшей активностью азотфиксации обладают штаммы *Azotobacter chroococcum* Ш25, В35, Ц2 и Ц5 (189.6; 168.1; 164.6 и 142.9 нМ N<sub>2</sub>/мл·ч, соответственно), а также *Azospirillum spp.* А1 и А22 (122.0 и 120.0 нМ N<sub>2</sub>/мл·ч, соответственно), выделенные в полевых опытах из ризосферной зоны *A. cruentus*, *A. caudatus* и *A. paniculatus*.

Таким образом, diaзотрофные микроорганизмы являются активной частью биоценоза растений рода *Amaranthus L.* У видообразцов *A. cruentus*, *A. caudatus*

и *A. Mantegazzianus* отмечены наибольшие численность и активность этих микроорганизмов.

При изучении способности штаммов азотфиксаторов продуцировать физиологически активные вещества – витамины группы В и индолил-3-уксусную кислоту – на 2, 4, 7 сутки установлено, что наибольшая способность продуцировать эти соединения наступает для всех исследуемых штаммов на 4 сутки.

Как показывают результаты исследований (табл. 1), оба штамма азотобактера способны синтезировать и выделять в среду витамины группы В: биотин (В<sub>7</sub>), пиридоксин (В<sub>6</sub>), тиамин (В<sub>1</sub>) и пантотеновую кислоту (В<sub>3</sub>).

Однако способность к синтезу витаминов у изучаемых штаммов отличается в несколько раз. Для *Azospirillum spp.* способность к синтезу биотина не установлена.

К более активным продуцентам пиридоксина среди чистых культур относятся *Az. chroococcum* Ш25, тиамина – *Az. chroococcum* В35. Биотин синтезируется всеми штаммами азотобактера примерно на одном уровне (0.07–0.09 мг/л). Смешанные культуры азотфиксаторов продуцируют витамины (за исключением биотина) в большем количестве, чем чистые культуры.

При исследовании способности азотобактера и азоспирилл образовывать индолил-3-уксусную кислоту (гетероауксин) показано, что азотфиксирующие микроорганизмы и их комплексы продуцируют ИУК, максимальное накопление которой также происходит на 4 сутки (32.5–75.4 мг/л).

Сравнительная характеристика исследуемых культур показывает, что наиболее активными продуцентами индолил-3-уксусной кислоты являются штамм *Az. chroococcum* Ш25 (68.0 мг/л), а также комплекс штаммов азотобактера и комплекс штаммов азотобактера и азоспирилл (67.7–75.4 мг/л, соответственно).

### Заключение

Проведенные исследования показывают, что растения амаранта влияют не только на активность ризосферных микроорганизмов, но и на их количественный и качественный состав. Выявлен ризосферный эффект для диазотрофов, гетеротрофных бактерий и микромицетов в корневой зоне амаранта и отмечено достоверное увеличение исследуемых групп микроорганизмов по сравнению с контрольной почвой.

Коэффициент продуктивности у амаранта изменяется в процессе онтогенеза растений, достигая максимальных значений в фазе цветения (11.5–14.0). Торможение ростовых процессов, а иногда и некоторое уменьшение массы корневой системы происходят в те периоды онтогенеза, когда снижается интенсивность фотосинтеза. Учет роли корневой системы в снабжении питательными веществами растения имеет важное значение для обоснования рационального размещения растений в агрофитоценозе, оптимальная конструкция которого дает возможность максимально использовать энергию и ресурсы на формирование урожая.

В ризосфере растений рода *Amaranthus L.* численность азотфиксаторов высока, и это сопоставимо с данными исследователей для других небобовых культур [11]. Наблюдаемое нами активное развитие корневых диазотрофов

Табл. 1  
Сравнительная характеристика нитрогеназной активности, концентрации витаминов группы В и гетероауксина у чистых культур и ассоциаций ризосферных diaзотрофов амаранта

Вид микроорганизмов	Шифр штамма	Нитрогеназная активность, нМ N <sub>2</sub> /мл·ч	Концентрация витаминов, мг/л (4 сутки)				Концентрация ИУК, мг/л (4 сутки)
			биотин	пиридоксин	тиамин	пантотен. к-та	
<i>Azotobacter chroococcum</i>	B35	168.1±5.2	0.08±0.005	0.59±0.005	1.90±0.14	0.15±0.01	65.0±2.1
<i>Azotobacter chroococcum</i>	Ш25	189.6±4.6	0.09±0.003	1.50±0.11	0.90±0.05	0.25±0.02	68.0±2.2
<i>Azospirillum spp.</i>	A1	122.0±2.3	–	0.55±0.04	0.50±0.04	0.12±0.01	22.5±1.5
<i>Azospirillum spp.</i>	A22	120.0±4.0	–	0.70±0.05	0.50±0.03	0.15±0.01	19.3±1.1
Комплекс штаммов <i>Azotobacter</i>	B35+Ш25	307.0±11.2	0.09±0.003	1.65±0.12	1.95±0.15	2.25±0.2	67.7±1.9
Комплекс штаммов <i>Azospirillum</i>	A1+A22	211.0±5.5	0	1.1±0.09	0.9±0.06	0.2±0.01	32.5±0.7
Комплекс штаммов <i>Azotobacter</i> и <i>Azospirillum</i>	B35+Ш25+ A1+A22	385.5±10.8	0.09±0.004	1.9±0.017	2.15±0.19	2.4±0.21	75.4±2.6

можно объяснить трофическими связями, обменом витаминами, разного рода стимуляторами.

При этом в почве под амарантом преобладают микроорганизмы из родов *Azotobacter* и *Azospirillum*. Количество этих бактерий в корневой зоне исследуемых образцов амаранта на протяжении всего вегетационного периода остается высоким и составляет от общей численности diaзотрофов в зависимости от стадии онтогенеза 20–35% для азотобактера и 15–32% для азоспирилл. Естественным объяснением повышенного содержания микроорганизмов в почве под амарантом является выделение корнями этого растения в окружающую среду различных аминокислот и карбоновых кислот (феномен эккрисодинамии), которые являются источником питания и энергии для почвенных микроорганизмов.

Растения с C<sub>4</sub>-типом фотосинтеза (амарант, кукуруза, сорго и другие), обладая мощным фотосинтетическим аппаратом, обеспечивают более активное развитие ризосферных азотфиксаторов, чем растения с C<sub>3</sub>-типом [12, 13]. Наибольшая численность diaзотрофных микроорганизмов наблюдается в фазы бутонизации и цветения растений, что согласуется с данными литературы [14].

Полученные данные свидетельствуют о том, что в корневой зоне амаранта создаются благоприятные условия для микроорганизмов, определяющих плодородие почвы. В зависимости от стадии онтогенеза амарантовые в значительной мере определяют состав ризосферных азотфиксаторов.

Чистые культуры diaзотрофов в наших экспериментах проявляют более низкую (в 1.9–3.2 раза) азотфиксирующую активность по сравнению с комплексом штаммов, что подтверждают данные многих авторов [15–17].

Бактерии родов *Azotobacter* и *Azospirillum* обладают не только высокой нитрогеназной активностью, но и способностью выделять витамины группы В (биотин, тиамин, пиридоксин, пантотеновая кислота), гетероауксины (ИУК). Способность к синтезу витаминов у изучаемых штаммов различна – 0.02–1.9 мг/л (табл. 1). Следует отметить разницу в количестве продуцируемых витаминов, которая у отдельных штаммов отличается в несколько раз.

Масштабы синтеза ИУК изучаемых diaзотрофов на 2, 4 и 7 сутки (19.3–75.4 мг/л) сопоставимы с таковыми для артробактера [18], азотобактера [19]. Действие микроорганизмов на растения двоякое: прямое (как азотфиксаторов и продуцентов биологически активных веществ) и косвенное (путем усиления общей активности микрофлоры ризосферы). Таким образом, влияние азотфиксирующих бактерий на растения носит полифункциональный характер, и все они могут быть использованы для бактеризации не только амаранта, но и других сельскохозяйственных культур. В исследуемой системе макроорганизм – микроорганизм не только растения оказывают влияние на микроорганизмы, но и сами микроорганизмы влияют на растения.

Процесс азотфиксации протекает неодинаково по фазам развития растений, так как подвержен влиянию комплекса различных факторов, вследствие чего нитрогеназная способность почв сильно колеблется в течение вегетационного периода [20]. Поэтому оценку ассоциативной азотфиксирующей продуктивности агробиоценоза необходимо проводить в полевых условиях по фазам вегетации. Проведенные нами исследования показывают, что по интенсивности

ассоциативной азотфиксации изученные видообразцы амаранта различаются в 0.26–3.13 раз в зависимости от стадии онтогенеза. В почве без растений нитрогеназная активность значительно ниже. Это подтверждают имеющиеся в литературе данные о том, что присутствие растений является одним из факторов увеличения активности несимбиотической азотфиксации в почве [21].

Количественная оценка видообразцов амаранта позволяет обнаружить не только меж-, но и внутривидовые различия. Это помогает выявить образцы амаранта, перспективные с точки зрения направленного отбора линий с повышенной активностью diaзотрофов, обитающих в ассоциации с его корневой системой. Достаточно широкий диапазон варьирования нитрогеназной активности свидетельствует, что азотфиксацию у растений рода *Amaranthus L.* можно увеличить путем простого отбора лучших особей в процессе семеноводства.

Принимая во внимание недостаточную изученность механизмов взаимодействия растений с C<sub>4</sub>-типом фотосинтеза (*Amaranthus L.*) и ассоциативных азотфиксирующих микроорганизмов (представители родов *Azotobacter*, *Azospirillum*), впервые проведено исследование взаимного влияния в образуемой ими агроэкосистеме. Установлено, что в создании фитомассы с высоким содержанием полноценного белка (семена 15–18%, стебель 8–12%, листья 30–50%) огромная роль принадлежит положительной связи между фотосинтетическим усвоением углерода по аспартатному варианту C<sub>4</sub>-пути у амаранта и фиксации азота клетками diaзотрофов [22, с. 26–29].

Результаты экспериментов, проведенных на дерново-подзолистой почве, свидетельствуют о том, что эксудация ассимилятов клетками корневой системы растений рода *Amaranthus L.* стимулирует жизнедеятельность клеток азотфиксаторов, в свою очередь, увеличивающих образование веществ, ускоряющих рост растений и накопление фитомассы, и, в итоге, к значительному повышению продуктивности. Значительная часть этих фотоассимилятов легко выводится по флоэме в клетки корня с другими компонентами эксудата, а далее в ризосферу, где становится доступной для клеток diaзотрофов.

Активная фотосинтетическая деятельность растений амаранта вызывает активизацию сообщества ризосферных азотфиксаторов, обеспечивая их комплексом веществ, необходимых для оптимального осуществления процессов их жизнедеятельности. В свою очередь, стимуляция diaзотрофов усиливает поток минерального азота из почвы в клетки корня и далее к листьям, где и осуществляется исключительно интенсивный биосинтез белка, являющийся первопричиной быстрого роста амаранта и его высокой продуктивности. Таким образом, diaзотрофы, стимулируемые эксудатами амаранта, способствуют эффективной ассимиляции азота амарантом до уровня, соответствующего его генетически детерминированному уровню усвоения углерода.

Координация двух важнейших процессов метаболизма растений и лежит в основе тех продукционных процессов, которые ведут к быстрому образованию большого количества фитомассы, обладающей исключительно ценными свойствами, благодаря которым амарант нашел широкое признание как пищевое, кормовое и лекарственное растение. Кроме того, расширение практического использования ассоциативной азотфиксации в растениеводстве делает возмож-



ным масштабное получение экологически безопасной сельскохозяйственной продукции.

Результаты проведенных исследований позволяют дать достаточно точную оценку тому, в какой степени положительное взаимодействие растений рода *Amaranthus L.* и клеток азотфиксаторов зависит от влияния экологических факторов и регулируется агротехническими средствами.

Таким образом, представлен анализ возможных путей взаимосвязи углеродного и азотного метаболизма в растениях амаранта при участии клеток ассоциативных азотфиксаторов и ее зависимости от экологических факторов. Показана возможность регуляции ризосферных диазотрофов при возделывании амаранта и использования наиболее активных штаммов азотобактера и азоспирилл. Отмечен экологический аспект практического использования ассоциативной азотфиксации в растениеводстве, расширение масштабов которой позволит существенно снизить отрицательное влияние использования высоких доз минеральных азотных удобрений на почву, воду, растения и человека.

### Summary

*I.A. Tchernov, I.A. Degtereva.* Hysiolog-biochemical regulation of interaction between the plants of genius *Amaranthus* and dyazotrophs.

The results of studies of ecology-physiological regulation of interaction between the plants of genius *Amaranthus* and dyazotrophs were shown in this article. It was researched the way of intensification of nitrogen-fixation in root system of this plant.

### Литература

1. *Тихонович И.А.* Значение биологической фиксации азота для современной биологии и практики сельскохозяйственного производства // *Аграрная наука.* – 1993. – № 3. – С. 29–31.
2. *Патыка В.Ф.* Микроорганизмы и биологическое земледелие // *Микробиологический журнал.* – 1993. – Т. 55, № 3. – С. 95–102.
3. *Oziganova G., Degtereva I., Tchernov I.* Utilizacion de la microflora fijadora de nitrogeno asociada, para el incremento del rendimiento de los Amarantos // *Amarantos. Novedades e Informaciones (Argentina).* – 1993. – No 13. – P. 2–3.
4. *Чернов И.А., Ожиганова Г.У., Дегтярева И.А.* Феномен ассоциативной азотфиксации у растений рода *Amaranthus L.* // Тез. докл. I Всеукраинск. науч.-практ. конф. по проблемам выращивания, переработки и возделывания амаранта на кормовые, пищевые и другие цели. – Винница, 1995. – С. 36.
5. *Дегтярева И.А., Чернов И.А., Яппаров А.Х.* Разработка биологических методов повышения урожайности овощных и зеленных культур в условиях защищенного грунта // Состояние и проблемы научного обеспечения овощеводства защищенного грунта: Материалы межд. науч. конф. – М., 2003. – С. 33–35.
6. *Калининская Т.А., Редькина Т.В., Белов Ю.М. и др.* Применение ацетиленового метода для количественного учета разных групп азотфиксаторов методом предельных разведений // *Микробиология.* – 1981. – Т. 50, Вып. 5. – С. 924–927.
7. *Федорова Л.С., Позднякова Л.И., Каневская С.В.* Выделение азоспирилл из культурных и дикорастущих злаков Саратовской области // *Микробиология.* – 1985. – Т. 54, Вып. 4. – С. 684–685.

8. Гарусов А.В., Алимова Ф.К., Захарова Н.Г. Газохроматографический метод анализа в биомониторинге почвы. Метод. пособие. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1998. – 28 с.
9. Колешко О.И. Экология микроорганизмов почвы. Лаб. практикум. – Минск: Высш. шк., 1981. – 175 с.
10. Алимова Ф.К., Мако Гулам А., Захарова Н.Г., Дегтярева И.А. Опыт применения триходермина в Республике Татарстан на основе местных видов микромицетов рода *Trichoderma* // Нива Татарстана. – 2000. – № 2. – С. 22.
11. Берестецкий О.А., Васюк Л.Ф., Элисаивили Т.А., Плющ А.В. Азотфиксирующая активность и эффективность спирилл, обитающих на корнях растений // Микробиология. – 1985. – Т. 54, Вып. 6. – С. 1002–1007.
12. Tran V.V., Berge O., Heulin T. New method for isolation of *Azospirillum* associated with the rhizosphere of rice // 6-th Int. Symp. Microb. Ecol. (ISME-6), Barcelona, 1992. – P. 109.
13. Pacovsky R.S. Diazotroph establishment and maintenance in the Sorghum-Giomas-*Azospirillum* association // Can. J. Microbiol. – 1989. – V. 35, No 11. – P. 977–981.
14. Degtereva I.A., Tchernov I.A., Mikheev P.V. The role of edaphic factors and associative nitrogen fixation in improving efficiency of non-legumes cultures // Environmental Radioecology and Applied Ecology. – 2001. – V. 7, No 4. – P. 9–17.
15. Глаголева О.Б., Умаров М.М., Злотников А.К. Нитрогеназная активность ризосферных diaзотрофных бактерий в чистых и смешанных культурах // Микробиология. – 1994. – Т. 63, № 2. – С. 221–227.
16. Злотников А.К., Глаголева О.Б., Умаров М.М. Взаимосвязь нитрогеназной активности, устойчивости и относительного содержания компонентов смешанных культур diaзотрофных бактерий // Микробиология. – 1997. – Т. 66, № 6. – С. 807–812.
17. Дегтярева И.А. Нитрогеназная активность и физиологически активные вещества diaзотрофов амаранта // Ферменты микроорганизмов. Материалы XII юбилейной конф. – Казань, 2001. – С. 137–138.
18. Белимов А.А. Эффективность инокуляции ячменя смешанными культурами diaзотрофов // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ленинград, 1990. – 19 с.
19. Zimmer W., Roeben K., Bothe H. An alternative explanation for plant growth promotion by bacteria of the genus *Azospirillum* // Planta. – 1989. – V. 176, No 3. – P. 333–342.
20. Косинова Л.Ю., Родынюк И.С. Влияние минерального азота на несимбиотическую и ассоциативную азотфиксацию в выщелоченном черноземе // Микробиоценозы почв при антропогенном воздействии. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 103–111.
21. Умаров М.М., Куракова Н.Г., Садыков Б.Ф. Азотфиксация в ассоциациях микроорганизмов с растениями // Минеральный и биологический азот в земледелии СССР. – М.: Наука, 1985. – С. 205–213.
22. Чернов И.А. Амарант – физиолого-биохимические основы интродукции. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1992. – 89 с.

Поступила в редакцию  
11.05.05

---

**Чернов Игорь Анатольевич** – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Ботанического сада Казанского государственного университета.

**Дегтярева Ирина Александровна** – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией агроэкологии и микробиологии ГУ «Татарский НИИ агрохимии и почвоведения РАСХН».

E-mail: [niiexp@rambler.ru](mailto:niiexp@rambler.ru)