

УДК 631.461.5

ФИКСАЦИЯ АЗОТА АТМОСФЕРЫ В КОРНЕВОЙ ЗОНЕ У РАЗЛИЧНЫХ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

В. Т. ЕМЦЕВ, Л. К. НИЦЭ, Ф. Т. АХМЕДОВ, М. В. МОТОРИНА, Г. Г. ГУСЕЙНОВ

(Кафедра микробиологии и физиологии растений)

В последние годы возрос интерес к несимбиотической и ассоциативной азот-фиксации в связи с той важной ролью, которую она играет в азотном балансе естественных и агроэкосистем.

В настоящей статье дается характеристика нитрогеназной активности в корневой зоне у различных сортов риса, пшеницы, овса, ячменя, кукурузы и проса. Показано, что уровень нитрогеназной активности в корневой зоне определяется генотипом растения. Математически доказана множественная корреляционная зависимость между интенсивностью фотосинтеза, численностью diaзотрофов, содержанием АТФ и нитрогеназной активностью в корневой зоне растений изучаемых сортов.

Различия в активности нитрогеназного комплекса установлены у многих растений, в том числе у кукурузы [2], пшеницы [8, 9], сорго [7], риса [11, 14], проса [5]. В последние годы в связи с развитием генетики в определенной степени расширилось понимание роли генотипа растений в фиксации азота ризосферными ассоциативными микроорганизмами [10]. Однако в литературе очень мало сведений о наличии связи между нитрогеназной активностью корневой зоны и генотипа растений и их фотосинтетической активностью. Вследствие этого остается нерешенным ряд вопросов, касающихся функционирования и активации энзиматического комплекса — нитрогеназы в конкретных экосистемах. Отсутствуют данные о содержании АТФ в ризосфере и ее связи с уровнем нитрогеназной активности в корневой зоне растений различных генотипов. Исходя из этого целью нашей работы являлось изучение зависимости между интенсивностью фотосинтеза и нитрогеназной активностью, численностью анаэробных бактерий и содержанием АТФ в корневой зоне растений различных генотипов.

Методика

В качестве объектов исследования были выбраны различные генотипы ряда сельскохозяйственных растений (указаны в таблицах). Изучение влияния генотипа растений на продуктивность несимбиотической фиксации азота атмосферы в корневой зоне проводили в вегетационных опытах, заложенных на Опытной станции полеводства и льноводства Тимирязевской академии в 1984—1986 гг.

Нитрогеназную активность почвы, накопительных и чистых культур *Clostridium* определяли ацетиленовым методом [6], актуальную азотфиксацию системы почва—растение в вегетационных опытах и стерильных (гнотобиотических) условиях — по Баландро, Доммергу [4] и Умарову [3].

О количестве АТФ в образцах ризосферной почвы судили по АТФ-зависимой реакции биолюминесценции светляковой люциферазы. Измерения проводили на автоматическом люминометре фирмы "LKB—Wallac", модель 1250 (Turku—Finland).

Интенсивность фотосинтеза различных сортов растений изучали в Лаборатории ис-

кусственного климата ТСХА методом учета количества CO_2 в токе воздуха, прошедшего мимо листа, который заключен в специальную камеру. При этом использовали инфракрасный газоанализатор ГИП-10 МБ2. Интенсивность фотосинтеза определяли у листьев верхнего яруса.

Колонизацию корней растений анаэробными diaзотрофами и их нитрогеназную активность исследовали в условиях гнотобиотических культур. Семена инокулировали 48-часовыми чистыми культурами *Cl. pasteurianum*. Растения выращивали в фитотроне при температуре днем 23—24°, ночью 16—17°С. Продолжительность освещения составляла 13—14 ч в сутки, интенсивность — около 20—25 тыс. л., за исключением риса, у которого интенсивность освещения составляла 45—50 тыс. л. Растения выращивали в течение 30—40 дней.

Статистическую обработку полученных данных (расчет коэффициента корреляции, указывающего на направление и степень сопряженности в изменчивости признаков) проводили на ЭВМ ЕС-1035.

Таблица 1

Актуальная азотная активность
в ризосфере у различных сортов риса
(ммоль $C_2H_4/g \cdot ч$).
Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	28/V	17/VI	10/VII	5/VIII	25/VIII	Среднее
Контроль (почва без растений)	2,3	2,0	1,8	0,7	1,1	1,6
Авангард	9,7	15,5	34,2	30,7	16,7	21,4
Горизонт	7,1	17,7	23,0	24,9	10,3	16,6
Дубовский 129	11,0	39,6	41,0	37,4	22,0	30,2
Жемчужный	18,3	46,5	53,4	42,0	28,6	37,8
Краснодар- ский 424	8,3	28,0	30,8	23,0	17,9	21,6
Кубань 3	10,5	22,3	38,3	34,3	23,6	25,8
Приманыч- ский	16,6	29,6	27,0	25,8	17,7	23,3
Сальский	8,0	12,7	24,9	10,2	20,0	15,2
Спальчик	8,4	17,9	25,3	17,0	9,7	15,7
Старт	10,9	23,4	26,5	35,0	22,7	23,7
Узбекский 5	12,7	18,3	24,4	22,4	18,6	19,3
Узрос 7-13	8,5	22,9	27,7	29,0	19,6	21,5
Узрос 59	15,0	21,8	26,2	19,8	13,8	19,3
Узрос 275	9,4	18,4	29,8	22,2	17,3	19,4
IR-42	5,7	11,3	16,6	18,3	7,6	11,9
IR-58	10,0	12,5	25,6	26,9	15,3	18,1
НССММ	16,7	26,3	34,0	22,4	20,0	23,9

Нитрогеназная активность в ризосфере растений различных видов и сортов

В проведенных нами лабораторных и вегетационных опытах установлено, что уровень нитрогеназной активности в корневой зоне различных сортов риса в течение вегетационного периода в среднем находится в пределах от 37,8 (сорт Жемчужный) до 11,9 (сорт LR-42) ммоль $C_2H_4/g \cdot ч$ (табл. 1).

За 3 года наблюдений самой высокой нитрогеназной активностью среди изучаемых сортов риса отличались сорта Жемчужный, Дубовский 129 и Кубань 3. Как правило, этот показатель повышался к фазе максимального вегетативного роста растения и значительно снижался к концу развития растений. Очевидно, в первый период развития растения активность нитрогеназного комплекса находится в основном под контролем фотосинтетатов, выделяемых в ризосферу в виде экссудатов. К концу вегетации, ког-

да интенсивность фотосинтеза снижается и корневые выделения становятся менее насыщенными органическими веществами, активность нитрогеназы поддерживается, по-видимому, только за счет отмерших корневых волосков и опада.

По уровню актуальной нитрогеназной активности изучаемые сорта риса можно расположить в следующий убывающий ряд: Жемчужный > Дубовский 129 > Кубань 3 > Старт > Краснодарский 424 > НССММ > Приманычский > Узрос 7-13 > Авангард > Узрос 275 > Узрос 59 > Узбекский 5 > Горизонт > IR-58 > Спальчик > Сальский > IR-42.

Таблица 2

Актуальная азотная активность в ризосфере у различных сортов пшеницы
(ммоль $C_2H_4/g \cdot ч$).
Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	30/V	18/VI	11/VII	4/VIII	20/VIII	Среднее
Контроль (почва без растений)	1,2	0,8	0,7	0,9	0,5	0,8
Безенчукская 129	6,4	12,4	10,7	8,3	3,7	8,3
Белорусская 12	10,2	24,4	23,2	29,8	7,2	19,0
Белорусская 80	17,3	18,3	33,2	30,5	7,0	21,3
Дружба	8,8	21,7	26,7	20,4	6,2	16,8
Ершовская 32	7,9	21,0	28,0	20,7	5,4	16,7
Жигулевская	13,4	32,7	26,3	24,5	8,3	21,0
Кутулукская	3,3	14,0	16,4	12,4	6,4	10,5
Ленинградка	6,4	13,7	34,7	32,2	3,3	18,1
Московская 35	8,7	25,4	32,0	29,0	2,7	19,6
Россиянка	7,8	25,4	28,7	21,4	2,4	17,1
Саратовская 42	5,7	10,2	14,2	9,5	7,7	9,5
Саратовская 46	9,3	16,4	23,2	25,8	1,9	15,3
Симбирка	16,4	10,4	26,5	25,0	4,5	16,6
Уралочка	9,6	29,4	31,5	27,0	3,2	20,1

Актуальная нитрогеназная активность в ризосфере у различных сортов овса
(нмоль $C_2H_4/g \cdot ч$).
Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	17/VI	28/VI	9/VII	20/VII	10/VIII	Среднее
Контроль (почва без растений)	0,8	1,2	0,7	0,9	0,5	0,8
Астор	8,8	14,7	18,6	22,8	16,8	16,3
Боррус	9,4	12,8	24,7	25,6	18,8	18,3
Буг	6,3	14,3	16,4	23,3	13,7	14,8
Горизонт	7,7	16,6	21,2	25,5	17,1	17,6
Золотой дождь	10,8	17,2	23,5	26,2	18,2	19,2
Мирный	6,5	8,7	10,3	11,3	7,3	8,8
Нарымская 943	7,4	10,2	19,8	23,2	16,6	15,4
Черкасский 1	7,8	11,3	17,3	29,0	4,0	13,9
Эндспурт	8,7	10,8	15,4	17,3	12,0	12,8

Следует подчеркнуть, что нитрогеназная активность корневой зоны риса выше, чем у C_3 -растений. Видимо, здесь особую роль играет повышенная влажность почвы рисовых полей (затопляемых), при которой не только снижается парциальное давление кислорода в почве, но и достигает максимального уровня каталитическая активность нитрогеназы, что возможно лишь при содержании воды в клетках диазотрофных бактерий выше определенного критического уровня. Следовательно, оптимизация влажности почвы может явиться одним из доступных, относительно простых и в то же время эффективных путей повышения обеспеченности растений биологическим азотом.

Из табл. 2 видно, что уровень нитрогеназной активности в корневой зоне пшеницы в среднем за вегетационный период варьировал в пределах от 8,3 (сорт Безенчукская 129) до 21,3 нмоля $C_2H_4/g \cdot ч$ (сорт Белорусская 80). По интенсивности актуальной нитрогеназной активности изучаемые сорта пшеницы располагаются в следующий ряд: Белорусская 80 > Жигулевская > Уралочка > Московская 35 > Белорусская 12 > Симбирка > Ленинградка > Россиянка > Ершовская 32 > Саратовская 46 > Дружба > Кутулукская > Саратовская 42 > Безенчукская 129.

Корневая зона овса характеризуется невысокой нитрогеназной активностью (табл. 3). Так, в 1986 г. у девяти сортов азотфиксации в среднем за период вегетации колебалась в пределах от 8,8 (сорт Мирный) до 19,2 нмоля $C_2H_4/g \cdot ч$ (сорт Золотой дождь). Наиболее высокой нитрогеназной активностью в течение двух лет наблюдений отличался

Таблица 4

Актуальная нитрогеназная активность в ризосфере у различных сортов ячменя
(нмоль $C_2H_4/g \cdot ч$).
Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	17/VI	28/VI	9/VII	20/VII	10/VIII	Среднее
Контроль (почва без растений)	0,8	1,2	0,7	0,9	0,5	0,8
Варде	7,6	10,7	24,2	18,4	10,8	14,3
Донецкий 4	8,3	14,7	19,6	13,5	9,6	13,1
Донецкий 8	9,3	15,7	23,5	19,2	13,7	16,3
Зерноградский 73	12,2	27,3	29,6	18,3	16,3	20,7
Каскад	6,7	19,5	24,3	26,3	9,7	17,3
Надя	8,3	20,7	28,5	19,7	12,8	18,0
Одесский 70	6,6	20,8	25,3	18,5	10,3	16,3
Отра	4,4	10,3	15,4	17,2	11,3	11,7
Первенец	3,5	10,5	15,2	17,1	5,3	10,3
Темп	9,8	14,6	24,0	20,7	13,3	16,5
Харьковский 67	3,3	7,3	15,2	17,0	8,0	10,2

Актуальная нитрогеназная активность в ризосфере различных сортов кукурузы
(нмоль $C_2H_4/g \cdot ч$). Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	2/VII	23/VII	11/VIII	26/VIII	6/IX	Среднее
Контроль (почва без растений)	0,8	1,2	0,7	0,9	0,5	0,8
Днепроvский 247	18,4	24,2	61,5	30,4	39,6	34,8
Краснодарский 303 ВЛ	9,2	18,4	34,2	15,2	25,3	20,5
Краснодарский 334 ТВ	12,2	19,5	44,6	20,0	28,0	24,8

сорт Золотой дождь. По интенсивности актуальной нитрогеназной активности изучаемые сорта овса располагаются в следующий ряд: Золотой дождь > Боррус > Горизонт > Астор > Нарымский 943 > Буг > Черкасский 1 > Эндспурт > Мирный.

Нитрогеназная активность в корневой зоне ячменя изменялась по фазам развития растений (табл. 4) и колебалась в среднем за вегетационный период от 10,2 (Харьковский 67) до 20,7 нмоля $C_2H_4/(g \cdot ч)$ (Зерноградский 73). По данному показателю изучаемые сорта ячменя образуют следующий ряд: Зерноградский 73 > Надя > Каскад < Донецкий 8 > Одесский 70 > Темп > Варде > Донецкий 4 > Отра > Харьковский 67 > Первенец.

Уровень азотфиксации в корневой зоне C_4 -растений (кукуруза, просо) был значительно выше, чем у C_3 -растений (табл. 5, 6). Максимальная нитрогеназная активность отмечена у сортов Днепроvский 247 (кукуруза) и Орловский карлик (просо). При этом следует отметить, что пик азотфиксации совпадал с серединой вегетации, т. е. с периодом, когда растения имеют наиболее развитую вегетативную массу. Сорта кукурузы в зависимости от актуальной нитрогеназной активности в среднем за вегетационный период располагаются в следующий ряд: Днепроvский 247 > Краснодарский 334 ТВ > Краснодарский 303 ВЛ, а сорта проса — в следующем порядке. Орловский карлик > Саратовское 6 > Веселоподолянское 375 > Казанское 176 > Саратовское 3.

Нитрогеназная активность в корневой зоне растений и интенсивность фотосинтеза

Результаты математической обработки экспериментальных данных подтверждают наличие тесной связи между нитрогеназной активностью корневой зоны и фотосинтетической активностью растений различных видов и сортов ($R_{yx_1} > 0,7$).

Так, сорта риса Жемчужный, Авангард, Дубовский 129, Приманьковский и др., характеризующиеся более высокой фотосинтетической активностью, отличались и более высокой нитрогеназной активностью корневой зоны (табл. 7), а у сортов IR-42, Горизонт IR-58 и др. низкий уровень фотосинтеза сочетался со слабой нитрогеназной активностью (рис. 1).

Таблица 6

Актуальная нитрогеназная активность в ризосфере различных сортов проса
(нмоль $C_2H_4/g \cdot ч$). Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	17/VI	28/VI	9/VII	20/VII	10/VIII	Среднее
Контроль (почва без растений)	0,8	1,2	0,7	0,9	0,5	0,8
Веселоподолянское 375	15,7	29,6	65,4	48,4	25,5	37,0
Казанское 176	18,7	26,7	42,2	31,2	30,0	29,8
Орловский карлик	17,2	47,5	72,4	62,0	34,0	46,6
Саратовское 3	17,4	20,3	37,5	40,0	20,0	27,0
Саратовское 6	24,3	52,0	68,5	34,3	30,2	41,9

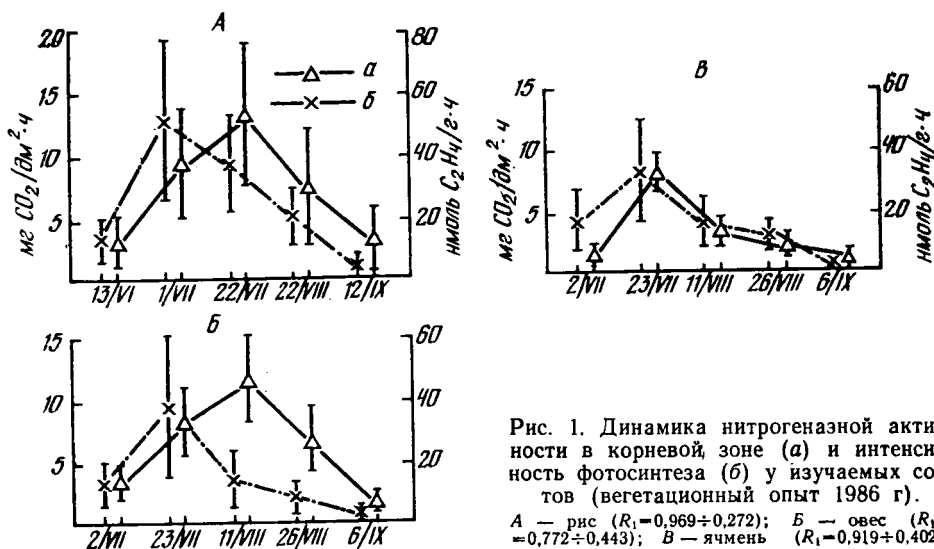


Рис. 1. Динамика нитрогеназной активности в корневой зоне (а) и интенсивность фотосинтеза (б) у изучаемых сортов (вегетационный опыт 1986 г). А — рис ($R_1=0,969 \pm 0,272$); Б — овес ($R_1=0,772 \pm 0,443$); В — ячмень ($R_1=0,919 \pm 0,402$).

Аналогичные результаты были получены и для сортов пшеницы, овса и ячменя (табл. 8—9, рис. 1). У всех перечисленных культур установлены очень высокие коэффициенты корреляции между рассматриваемыми показателями.

В исследованиях были использованы растения, различающиеся не только по интенсивности фотосинтеза, но и по анатомическому строению, фотодоыханию, активности карбоксилазы. C_4 -растения вследствие способности «концентрировать» CO_2 в клетках обкладок, тесно прилегающих к окончаниям проводящих пучков, имеют более высокую интенсивность фотосинтеза, чем C_3 -растения. Особенно ярко это проявляется в условиях повышенных температур.

Летом 1986 г. при температуре воздуха до $30^\circ C$ и солнечной освещенности до 45 тыс. лк у изучаемых сортов кукурузы и проса была отмечена высокая активность фотосинтеза (табл. 10, 11).

У кукурузы в начале вегетации наблюдались низкая активность фотосинтеза и соответственно низкая нитрогеназная активность в корневой зоне (рис. 2), что, по-видимому, вызвано недостатком тепла в период наблюдений (конец мая — начало июня). У сорта Днепровский 247 поглощение CO_2 в расчете на 1 дм^2 фотосинтезирующей по-

Таблица 7

Интенсивность фотосинтеза у различных сортов риса (мг $CO_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$).
Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	13/VI	1/VII	22/VII	22/VIII	12/IX
Авангард	3,27	10,37	12,84	5,19	0,41
Горизонт	2,22	6,39	8,90	2,59	0,30
Дубовский 129	4,25	16,10	12,84	6,90	—
Жемчужный	4,54	18,54	12,84	7,13	0,62
Краснодарский 424	3,36	12,96	9,39	4,93	0,81
Кубань 3	4,45	16,80	12,10	7,10	0,42
Приманьчский	2,82	8,65	9,94	4,45	0,50
Сальский	2,50	9,90	6,39	4,26	—
Спальчик	2,82	10,41	9,63	4,45	0,21
Старт	3,34	13,34	10,70	5,40	—
Узбекский 5	2,30	9,88	5,28	3,46	0,37
Узрос 7-13	3,24	12,58	8,89	4,60	0,71
Узрос 59	3,24	12,32	7,46	4,54	0,60
Узрос 275	4,26	14,57	12,35	5,90	0,50
IR-42	1,21	6,13	7,46	2,47	—
IR-58	2,30	9,23	5,68	3,89	0,41
НССММ	3,95	16,33	10,87	5,90	0,22

Интенсивность фотосинтеза у разных сортов пшеницы (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$).
Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	30/V	18/VI	11/VII	4/VIII	20/VIII
Безенчукская 129	2,56	9,60	11,26	10,90	0,50
Белорусская 12	5,77	7,84	17,00	11,29	0,81
Белорусская 80	5,60	12,40	20,74	16,30	0,90
Дружба	6,32	11,71	16,83	15,67	—
Ершовская 32	5,75	9,80	17,33	11,64	—
Жигулевская	3,20	6,42	15,32	11,26	0,72
Кутулукская	2,80	8,82	14,20	7,72	—
Ленинградка	6,67	9,31	21,60	19,90	—
Московская 35	4,20	17,60	20,00	12,30	0,60
Россиянка	4,26	6,78	14,85	13,70	—
Саратовская 42	1,56	8,97	11,00	10,60	0,43
Саратовская 46	3,56	5,40	13,82	12,65	0,70
Симбирка	3,00	13,24	14,30	6,70	0,81
Уралочка	6,64	18,87	15,40	10,30	1,00

верхности составляет 8,21 мг за 1 ч (табл. 10), а у проса сорта Веселоподолянское 375 — 16,3 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ (табл. 11, рис. 2), т. е. почти в 2 раза больше. Вероятно, просо лучше адаптировано к низким температурам.

Весной в условиях низких температур между сортами растений C_4 -типа не наблюдается различий ни по уровню фотосинтеза, ни по нитрогеназной активности. По мере развития растений в жаркие дни (июль) появляются четкие различия по этим показателям между сортами в рамках каждого вида, например у кукурузы и проса. В июле максимальный уровень фотосинтетической активности отмечен у кукурузы сорта Днепровский 247 (50,8 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$) и у проса сорта Орловский карлик (34,2 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$). В это время у данных сортов наблюдалась и повышенная актуальная нитрогеназная активность корневой зоны.

Более низкие температуры летом 1985 г. обусловили снижение нитрогеназной активности. Наблюдения показали, что диапазон различий между сортами по активности фотосинтеза и азотфиксации

Таблица 9

Интенсивность фотосинтеза у различных сортов овса (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$).
Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	2/VII	23/VII	11/VIII	26/VIII	6/IX
Астор	1,1	3,8	1,4	0,8	—
Боррус	4,1	7,2	5,1	2,5	0,2
Буг	3,0	5,9	2,6	1,4	—
Горизонт	4,5	10,8	4,2	2,7	0,6
Золотой дождь	4,9	14,4	5,3	3,2	0,3
Мирный	3,6	5,3	4,0	2,0	0,5
Нарымский 943	2,1	4,2	3,1	2,0	—
Черкасский	3,8	6,8	3,2	1,1	—
Эндспурт	4,2	5,3	4,6	2,3	0,7

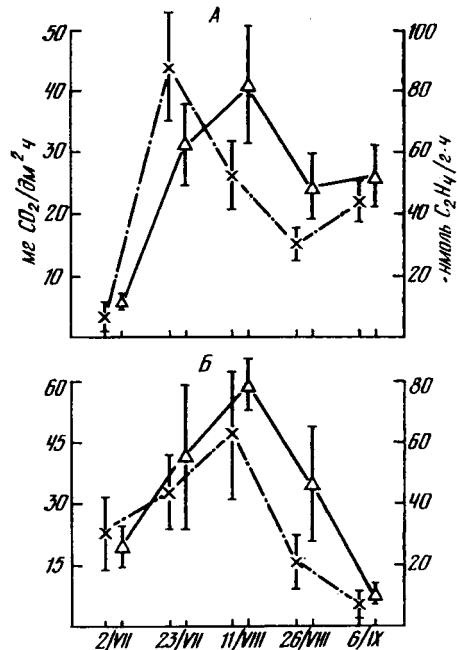


Рис. 2. Динамика нитрогеназной активности в корневой зоне (а) и интенсивность фотосинтеза (б) у изучаемых сортов (вегетационный опыт 1985 г.).

А — кукуруза ($R_1=0,849+0,686$); Б — просо ($R_1=0,956+0,885$). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Интенсивность фотосинтеза у различных сортов кукурузы (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$).
 Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	30/V	18/VI	11/VII	4/VIII	20/VIII
Днепровский 247	8,21	25,63	50,80	16,71	27,32
Краснодарский 303 ВЛ	6,40	13,93	30,17	9,66	21,75
Краснодарский 334 ТВ	5,76	14,82	38,26	17,41	19,86

Таблица 11

Интенсивность фотосинтеза у различных сортов проса (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$).
 Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	17/VI	28/VI	9/VII	20/VII	10/VIII
Веселоподолянское 375	16,3	18,5	28,6	13,6	2,0
Казанское 176	15,7	19,6	23,6	17,4	1,6
Орловский карлик	16,2	21,9	34,2	19,2	1,3
Саратовское 3	14,3	22,3	17,6	14,3	1,2
Саратовское 6	16,8	25,2	30,0	7,7	1,4

особенно широк в фазу максимального вегетативного роста растений.

Итак, установлено, что изменение активности нитрогеназы в корневой зоне растений во многом сходно с изменением фотосинтеза растений. Вместе с тем к концу июля интенсивность фотосинтеза снижается более заметно, чем нитрогеназная активность в корневой зоне. Это объясняется, по-видимому, тем, что, кроме углеродсодержащих соединений корневых выделений, свободноживущие азотфиксаторы могут использовать в качестве источника энергии отмершие клетки корневого эпидермиса, которые в этот период находятся в ризосфере в значительно больших количествах, чем в первые (начальные) фазы развития растений. Таким образом, у C_3 - и C_4 -растений наблюдается параллелизм между фотосинтетической интенсивностью растения и нитрогеназной активностью, о чем свидетельствуют высокие коэффициенты корреляции.

Таблица 12

Содержание АТФ в ризосфере
 различных сортов риса
 (10^{-6} г/г абсолютно сухой почвы),
 Вегетационный опыт 1986 г.

Нитрогеназная активность и содержание АТФ в ризосфере

Известно, что АТФ играет чрезвычайно важную роль в биологических системах. Но вместе с тем слабо изучено ее значение в системе почва — растение — микроорганизмы. Нами исследовалась динамика АТФ в ризосфере растений различных сортов в связи с их фотосинтетической активностью и несимбиотической фиксацией азота в корневой зоне.

Результаты ряда опытов, проведенных в вегетационных и лабораторных условиях, показали определенную зависимость

Сорт	28/V	17/VI	10/VII	5/VIII	25/VIII
Контроль (почва без растений)	0,8	0,4	0,1	0,1	0,2
Авангард	1,2	3,2	16,3	30,4	20,1
Горизонт	1,4	6,8	9,2	29,2	19,0
Дубовский 129	0,9	7,2	19,7	30,6	22,3
Жемчужный	1,4	12,0	16,8	32,2	28,2
Краснодарский 124	1,3	4,7	13,7	30,3	24,1
Кубань 3	1,4	10,0	14,2	29,7	26,7
Приманьчский	1,2	5,1	9,8	27,0	22,3
Сальский	1,2	8,4	14,2	19,0	21,1
Спальчик	1,1	4,2	11,8	28,3	20,4
Старт	1,4	4,0	11,5	23,0	20,7
Узбекский 5	1,0	7,0	16,5	22,7	26,4
Узрос 7-13	1,0	7,7	13,2	21,6	19,1
Узрос 59	1,2	11,0	14,3	28,2	17,4
Узрос 275	1,0	6,4	10,2	22,5	22,2
IR-42	0,9	5,4	7,71	19,5	10,1
IR-58	1,2	3,1	18,9	30,0	28,8
НССММ	1,3	9,7	13,3	28,9	16,0

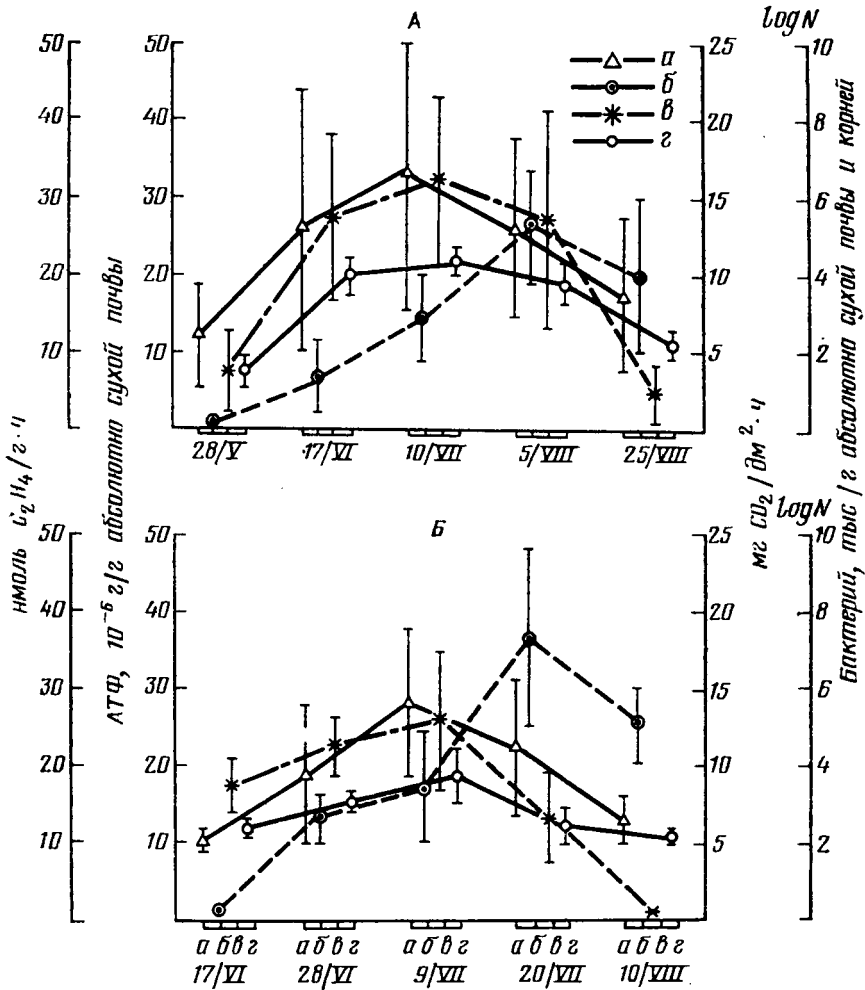


Рис. 3. Динамика нитрогеназной активности (а), содержания АТФ в корневой зоне (б), интенсивность фотосинтеза (в) у изучаемых сортов и количество сахаролитических диазотрофов рода *Clostridium* (г). Вегетационный опыт 1986 г.

А — рис ($R=0,988 \pm 0,879$; $R_1=0,757 \pm 0,032$; $R_2=0,960 \pm 0,456$; $R_3=0,980 \pm 0,271$); Б — просо ($R=0,988 \pm 0,986$; $R_1=0,591 \pm 0,029$; $R_2=0,703 \pm 0,214$; $R_3=0,974 \pm 0,479$).

между фотосинтетической способностью растения, содержанием АТФ и нитрогеназной активностью в ризосфере (рис. 3). Средние и экстремальные значения содержания АТФ в ризосфере по сортам существенно различаются (табл. 12, 13).

Таблица 13

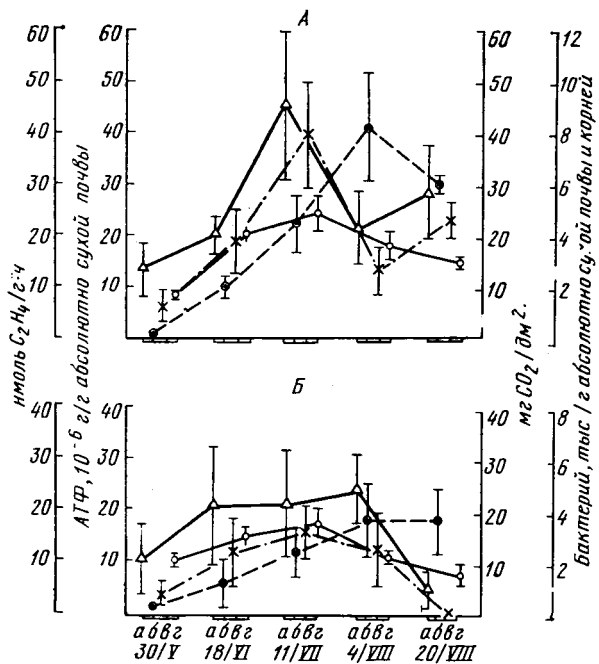
Содержание АТФ в ризосфере различных сортов кукурузы (10^{-6} г/г абсолютно сухой почвы). Вегетационный опыт 1986 г.

Сорт	30/V	18/VI	11/VII	4/VIII	20/VIII
Контроль (почва без растений)	0,1	0,2	0,4	0,5	0,2
Днепроvский 247	0,3	12,0	29,2	33,6	56,2
Краснодарский 303 ВЛ	0,5	9,5	17,3	30,4	31,8
Краснодарский 334 ТВ	0,5	7,6	19,4	32,7	47,3

Динамика содержания АТФ в ризосфере соответствует изменению фотосинтетической активности растения и динамике размножения диазотрофов в корневой зоне. Несоответствие содержанию АТФ фотосинтетической активности и плотности (численности) микроорганизмов во времени вполне объяснимо, если учитывать, что необходимо время для размножения микроорганизмов, осуществляемого за счет продуктов фотосинтеза и корневого опада. АТФ, находящаяся только в живой клетке, в конечном счете от-

Рис. 4. Биологическая активность корневой зоны и интенсивность фотосинтеза у изучаемых сортов кукурузы (А) и пшеницы (Б). Вегетационный опыт 1986 г.

Условные обозначения те же, что на рис. 3. Для А: $R_1=0,988 \pm 0,982$; $R_2=0,470 \pm 0,350$; $R_3=0,984 \pm 0,932$; $R_4=0,888 \pm 0,771$; для Б: $R_1=0,988 \pm 0,982$; $R_2=0,723 \pm 0,060$; $R_3=0,982 \pm 0,294$; $R_4=0,877 \pm 0,007$.



ражает объем живой биомассы, в том числе и свободноживущих диазотрофов. Более того, данные о содержании АТФ в почве могут дать информацию о запасе (состоянии) С, N, P и S, находящегося в лабильном (неустойчивом) резервуаре, состоящем из микробной биомассы [13]. Величина живой биомассы почвы в основном зависит от обеспеченности микроорганизмов доступными источниками энергии. В корневой зоне растений такую функцию выполняют фотосинтетаты в виде экссудатов или опада корней, количество и качество которых, по-видимому, находится под контролем генома растений. Отсюда и разница в содержании АТФ в ризосфере разных сортов растений.

Анализы показали, что в ризосфере генотипов риса, обладающих повышенной фотосинтетической активностью (Жемчужный, Кубань 3), содержится и наибольшее количество АТФ (табл. 12); значительно меньше содержание АТФ в ризосфере у сортов с низкой фотосинтетической активностью (IR-42, Спальчик). Между содержанием АТФ и нитрогеназной активностью в ризосфере наблюдается определенный параллелизм, особенно в первые фазы вегетации растений (рис. 6). Математический анализ экспериментальных данных подтверждает высокую корреляционную зависимость между содержанием АТФ и нитрогеназной активностью в ризосфере, а также множественную корреляцию между интенсивностью фотосинтеза, численностью сахаролитических диазотрофов рода *Clostridium*, содержанием АТФ и нитрогеназной активностью в корневой зоне различных сортов растений ($R_{yx} > 0,9$).

Невысокое содержание АТФ в ризосфере изученных сортов пшеницы сочетается с невысокой нитрогеназной активностью (рис. 3). Более высокое оно у C_4 -растений — кукурузы и проса, что коррелирует с более высокой нитрогеназной активностью (см. рис. 3, 4).

На основании полученных данных можно считать, что содержание АТФ в ризосфере растений является показателем, характеризующим условия для осуществления продуктивного процесса несимбиотической фиксации азота атмосферы.

Нитрогеназная активность в корневой зоне различных сортов растений в условиях гнобиотических культур

С целью выяснения вопроса о способности анаэробных диазотрофов *Clostridium* колонизовать корневую систему и фиксировать азот

**Нитрогеназная активность в ризосфере растений
в условиях гнотобиотических культур (вмоль C_2H_4 /ч на сосуд)**

Сорт	Штамм	Возраст растений, сут		
		10	20	30
Рис:				
Жемчужный	2ЖР/8	0,25	1,94	2,76
Кубань	7КР/13	0,10	1,43	1,88
Сальский	3СР/21	—	0,74	0,92
IR-42	3IP/14	—	0,16	0,43
Пшеница:				
Белорусская 80	ПБ-17а	0,55	2,06	3,66
Кутулукская	ПК-10/4	—	0,62	1,10

Примечания. 1. Сорта риса Жемчужный, Кубань и пшеницы белорусская 80 характеризуются высокой фотосинтетической активностью, а сорта риса Сальский, IR-42 и пшеницы Кутулукская — низкой.

2. У растений в возрасте 5 сут нитрогеназная активность не обнаружена.

за счет корневого экссудата и корневого опада растений была изучена нитрогеназная активность корневой зоны в условиях гнотобиотических культур. Инокуляцию стерильных растений (4 сортов риса и 2 сортов пшеницы) проводили чистыми культурами *Cl. pasteurianum*, выделенными из корневой зоны (ризосферы и ризопланы) растений.

Измерения нитрогеназной активности начали спустя 4 сут после инокуляции растений и проводили регулярно в течение 30 сут. Одновременно вели топографические исследования корней с помощью сканирующего электронного микроскопа В-300 «Tesla» (ЧССР).

На 5-е сутки опыта нитрогеназная активность корневой зоны растений в условиях гнотобиотических культур отсутствовала во всех вариантах (табл. 14). На 10-е сутки она была обнаружена только у сортов, характеризующихся высокой фотосинтетической активностью, а на 20-е и 30-е сутки — и у сортов с невысокой интенсивностью фотосинтеза. Наблюдались довольно существенные колебания активности нитрогеназы в корневой зоне по сортам обеих культур.

Электронно-микроскопические исследования показали, что сорта, характеризующиеся высокой фотосинтетической активностью (рис сортов Жемчужный, Кубань, пшеница Белорусская 80), обладают способностью к интенсивной колонизации корней бактериями и, наоборот, сорта растений с низким фотосинтезом (Сальский, IR-42) характеризуются слабой колонизацией корней. По-видимому, эти различия определяют неодинаковые уровни нитрогеназной активности в корневой зоне у данных сортов. Таким образом, можно предположить, что генотип растения обуславливает характер процесса колонизации. Если это так, то имеет место взаимодействие, которое должно быть генетически запрограммировано и может приводить к доминированию определенного штамма микроорганизма в ризоплане растения.

Выявленная связь между степенью колонизации корней растений азотфиксаторами и нитрогеназной активностью корневой системы имеет важное значение при подборе штаммов микроорганизмов для производства эффективных бактериальных препаратов.

Выводы

1. Сравнительная характеристика нитрогеназной активности в корневой зоне различных сортов риса, пшеницы, овса, ячменя, кукурузы и проса показала, что уровень нитрогеназной активности в корневой зоне того или иного сорта определяется генотипом данного растения.

2. Установлена прямая зависимость между интенсивностью фотосинтеза и нитрогеназной активностью в корневой зоне растений. Дан-

ная зависимость проявляется в течение всего периода роста, но особенно заметно — в фазу максимального вегетативного роста.

3. Выявлен определенный параллелизм между накоплением АТФ и нитрогеназной активностью в ризосфере, наиболее ярко выражен он в начальные фазы вегетации растений.

4. В условиях гнотобиотических культур при инокуляции растений анаэробными бактериями (*C. pasteurianum*) показана корреляция между степенью колонизации этими бактериями корней и уровнем нитрогеназной активности в корневой зоне.

5. Выявленная зависимость нитрогеназной активности корневой зоны от интенсивности фотосинтеза указывает на целесообразность отбора сортов небобовых растений с высокой фотосинтетической активностью, способных обеспечить более высокий уровень несимбиотической азотфиксации в почве.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гузев В. С., Шоба С. А., Селецкий Г. И. и др. Применение растровой электронной микроскопии в почвоведении, мелiorации и сельском хозяйстве / Метод. указания. Москва; Новочеркасск, 1972. — 2. Емцев В. Т., Ницэ Л. К., Годова Г. В. и др. Эффективность фотосинтеза и активность фиксации азота в корневой зоне сельскохозяйственных растений. Минеральный и биологический азот в земледелии СССР. — М.: Наука, 1985, с. 152—260. — 3. Умаров М. М. Ацетиленовый метод изучения азотфиксации в почвенно-микробиологических исследованиях. — Почвоведение. 1976, № 11, с. 92—95. — 4. Balandrean J., Dommergues Y. — Bull. Ecol. Roc. Comm. (Stockholm), 1973, vol. 17, p. 247—254. — 5. Bouton J. H., Zuberer D. A. — Plant. Soil., 1979, vol. 52, p. 585—590. — 6. Hardy R. W. F., Holsten R. D., Jakson E. K. a. o. — Plant Physiol. 1968, vol. 43, N 10, p. 1185—1207. — 7. Klucas R. V., Pedersen W. — In: Newton W. E., Arme-Johnson W. H. (ets) — Nitrogen fixation, vol. 11. Univ-Park Press, Baltimore. 1980, p. 243—255. — 8. Neal J. L., Larsen R. L. — Soil. Biol. Biochem., 1976, vol. 8, p. 151—155. — 9. Rennie R. J., Larson R. J. — Can. J. Bot., 1979, vol. 57, p. 2772—2775. — 10. Rennie R. J. — Canada Agriculture. 1983, vol. 29, N 134, p. 4—9. — 11. Rinado G., Ganthier D., Dommergues Y. — Associative N₂-fixation, CRC Press, Boca Ration, Fl. 1981, p. 67—69. — 12. Von Büblow J. E. W., Dobereiner J. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1975, vol. 72, p. 2389—2393. — 13. Waid J. S. — Biological and biochemical analysis of soils. — Plant a. Soil. 1984, 76(1—3), p. 127—137. — 14. Watanabe J., Cabrera D. R. — Appl. Env. Microbiol. 1979, vol. 37, p. 373—378.

Статья поступила 21 сентября 1988 г.

SUMMARY

Characteristic of nitrogenase activity in the root zone in different varieties of rice, wheat, oats, barley, corn, and millet is given. It is shown that the level of nitrogenase activity in the root zone depends on plant genotype. Plural correlative relationship between intensiveness of photosynthesis, number of diazotrophs, ATF content and nitrogenase activity in the root zone of plant varieties studied has been proved mathematically.