

АГРОХИМИЯ, ПОЧВОВЕДЕНИЕ

УДК 631.466:581.557.24

Н. М. Лабутова

ВЛИЯНИЕ БАКТЕРИЙ Р. *PSEUDOMONAS* И ЭНДОМИКОРИЗНОГО ГРИБА *GLOMUS INTRARADICES* НА РАСТЕНИЯ СОРГО В ЗАСОЛЕННОЙ ПОЧВЕ

Введение

Засоление почвы является важной проблемой во всем мире, так как оно негативно действует на рост и развитие растений, особенно в аридных и полуаридных зонах [1]. В почвах с низким уровнем влаги засоление ингибирует метаболические процессы, влияет на поступление элементов питания и осмотический баланс, что приводит к ухудшению роста и развития растений [2].

Одним из факторов, смягчающих солевой стресс у растений, является формирование симбиоза с арбускулярными микоризными грибами (АМГ) [3–5]. Предполагается, что положительное действие симбиоза в условиях засоления связано с регуляцией поступления в растения минеральных элементов питания как легко растворимых, так и тех, которые имеют низкую подвижность [2, 5, 6].

Длительная коэволюция растений с АМГ привела к тому, что на формирование и функционирование симбиоза влияет ризосферная микрофлора. Известно, что свободноживущие и эндосимбиотические бактерии могут стимулировать образование эндомикоризы [7–10]. Среди ризосферных бактерий, оказывающих положительное влияние на развитие арбускулярных микоризных грибов, часто высокую активность проявляют представители р. *Pseudomonas*. Например, штамм *P. fluorescens* C7R12 на питательной среде увеличивал в 34 раза уровень прорастания спор и в 12 раз уровень образования гиф *G. mosseae* BEG12 [11]. Помимо стимуляции развития АМГ, псевдомонады могут увеличивать и эффективность эндомикоризного симбиоза. По данным [11] ускорение микоризации *Medicago truncatula* грибом *G. mosseae* BEG12 в присутствии штамма *P. fluorescens* C7R12 привело к улучшению роста растений, которое проявилось в увеличении длины корней. Следует подчеркнуть, что в этих же экспериментах инокуляция *M. truncatula* каждым микроорганизмом в отдельности на рост растений не влияла.

Засоление является фактором, который действует не только на растение, но и на почвенную микрофлору. Следовательно, в засоленных почвах могут изменяться взаимоотношения, как между ризосферными микроорганизмами, так и между растением и почвенной микрофлорой. С этой точки зрения представляет интерес исследование

действия ризосферных бактерий на эффективность арбускулярного микоризного симбиоза в условиях засоления. Данный вопрос имеет не только теоретическое, но и практическое значение, например, при создании биопрепаратов на основе АМГ и ризосферных бактерий для улучшения роста растений на засоленных почвах.

Целью настоящей работы было исследование действия инокуляции различными штаммами бактерий р. *Pseudomonas* и эндомикоризным грибом *Glomus intraradices* на продуктивность растения сорго и поступление элементов в растения в засоленной почве.

Объекты и методы исследования

Оценку влияния бактерий р. *Pseudomonas* на растения сорго в незасоленной и засоленной почвах проводили в условиях лабораторного опыта. Длительность опыта — 20 сут. Действие бактериальных штаммов р. *Pseudomonas* и эндомикоризного гриба *G. intraradices* на сорго изучали в засоленной почве в условиях вегетационного опыта. Длительность опыта — 85 сут.

Штамм ризосферной бактерии *Pseudomonas aureofaciens* BS1393, полученный из коллекции лаборатории плазмид Института биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина, является продуцентом индолил-3-уксусной кислоты и стимулирует развитие разных сортов сорго [12]. Штаммы *P. fluorescens* 331 и *P. fluorescens* 283, стимулирующие рост широкого круга сельскохозяйственных культур, взяты из коллекции Всероссийского института сельскохозяйственной микробиологии (ВНИИСХМ). Для инокуляции семян сорго бактериальные штаммы выращивали двое суток на картофельно-глюкозном агаре.

В экспериментах использовали эндомикоризный гриб *G. intraradices* (коллекция ВНИИСХМ), который был изолирован из дерново-подзолистой почвы под травостоем в Ленинградской области. Гриб способен формировать эффективный симбиоз с различными сортами сорго [13]. Для получения инокулюма *G. intraradices* предварительно выращивали в горшечной культуре с растением-хозяином *Plectranthus austrelis*.

Все эксперименты проводили с сорго-суданковым гибридом сорта Изумрудный.

В лабораторном и вегетационном опытах использовали стерильную дерново-подзолистую среднеокультуренную почву. Для создания искусственного засоления в почву вносили NaCl из расчета 1,5 г/кг почвы. Емкость сосудов в лабораторном опыте — 0,4 кг, в вегетационном — 1,5 кг. Повторность в обоих экспериментах составила 4 сосуда на вариант.

Перед инокуляцией бактериальными штаммами семена сорго поверхностно стерилизовали спиртом, затем заливали суспензией бактерий (10^8 кл/мл) из расчета 2 мл суспензии на 10 г семян и выдерживали 1 ч. В вегетационном опыте для заражения сорго *G. intraradices* в качестве инокулюма использовали смесь измельченных микоризованных корней плектрантуса и почвы, в которой выращивали эти растения. Инокулюм эндомикоризного гриба помещали слоем на поверхность почвы в сосуде из расчета 8 г/кг почвы, поверх инокулюма раскладывали стерилизованные семена сорго и присыпали почвой. При совместном заражении поверх микоризного инокулюма помещали предварительно зараженные бактериальными штаммами семена.

В лабораторном и вегетационном опытах в течение всего эксперимента влажность почвы поддерживали на уровне 60% от полной влагоемкости, освещенность была естественной, температура колебалась от 25 до 30 °С.

Оценку влияния исследуемых бактериальных штаммов и эндомикоризного гриба на развитие сорго, а также на поступление натрия, хлора и элементов питания в растения проводили в лабораторном опыте через 20 сут. вегетации растений, в вегетационном — через 85 сут. О характере действия изучаемых микроорганизмов на развитие сорго судили по изменению массы инокулированных растений в сравнении с контрольными без заражения. Определение содержания натрия, хлора, общего азота, аммиака, нитратов и общего фосфора проводили по общепринятым методикам [14, 15]. На основании полученных данных рассчитывали поступление этих веществ в растение по формуле $P = M \cdot K / 100$, где P — поступление (мг/растение); M — средняя масса одного растения (мг), K — концентрация вещества в тканях растения (%).

Результаты исследования и их обсуждение

В условиях лабораторного опыта созданный уровень засоления почвы не влиял на развитие растений сорго без инокуляции: масса растений была одинаковой в незасоленной и засоленной почвах (табл. 1). Инокуляция сорго бактериальными штаммами в незасоленной почве увеличила массу растений по сравнению с контролем. Прибавка массы была одинаковой вне зависимости от штамма бактерии. В засоленной почве обработка семян бактериями привела к уменьшению массы растений (см. табл. 1). Величина снижения массы зависела от штамма: в вариантах с *P. aureofaciens* BS1393 и *P. fluorescens* 331 показатели были существенно ниже, чем в варианте с *P. fluorescens* 283.

Таблица 1. Влияние бактерий р. *Pseudomonas* на массу растений сорго через 20 сут. вегетации

Варианты	Масса растений, г	
	Незасоленная почва	Засоленная почва
Контроль без инокуляции	1,6 ± 0,10	1,5 ± 0,15
<i>P. aureofaciens</i> BS1393	2,0 ± 0,07	0,9 ± 0,23
<i>P. fluorescens</i> 331	1,9 ± 0,09	0,9 ± 0,20
<i>P. fluorescens</i> 283	1,9 ± 0,15	1,2 ± 0,09

Известно, что в засоленных почвах существенно повышается содержание хлора и натрия в прорастающих семенах и проростках. Накопление ионов хлора в клетках нарушает осморегуляцию, тормозит синтез аминокислот и белков [16]. За счет избыточного поступления натрия изменяется соотношение K^+ / Na^+ , в результате чего снижается содержание калия в корнях [17]. Эти негативные процессы являются основной причиной резкого торможения или полной остановки роста растений в начале вегетации. Предполагаем, что наиболее вероятной причиной снижения массы инокулированных растений в засоленной почве является действие псевдомонад на поступление натрия и хлора в ткани сорго. Действительно, нами было установлено, что в условиях засоления инокуляция бактериальными штаммами привела к значительному увеличению поступления хлора в растения (табл. 2). Соответственно, концентрация этого элемента в тканях сорго возросла в 2,3–3,0 раза по сравнению с контролем без заражения (табл. 3). Концентрация ионов Na^+ увеличилась в 1,3–1,4 раза, однако поступление

этого элемента осталось таким же, как и в контроле (см. табл. 2, 3). В незасоленной почве исследуемые штаммы снижали поступление и концентрацию хлора и не влияли на ассимиляцию натрия.

Таблица 2. Влияние бактерий р. *Pseudomonas* на поступление хлора и натрия в растения сорго (20 сут. вегетации)

Варианты	Незасоленная почва		Засоленная почва	
	Cl ⁻ , мг/растение	Na ⁺ , мг/растение	Cl ⁻ , мг/растение	Na ⁺ , мг/растение
Контроль без инокуляции	11,7 ± 1,15	3,0 ± 0,68	13,5 ± 1,77	11,7 ± 1,53
<i>P. aureofaciens</i> BS1393	4,5 ± 1,76	3,4 ± 1,26	38,4 ± 1,14	9,3 ± 2,74
<i>P. fluorescens</i> 331	6,0 ± 0,96	2,9 ± 0,51	50,5 ± 4,03	10,3 ± 3,76
<i>P. fluorescens</i> 283	9,7 ± 1,36	3,2 ± 0,64	61,3 ± 1,75	13,1 ± 2,79

Таблица 3. Влияние бактерий р. *Pseudomonas* на концентрацию хлора и натрия в растениях сорго (20 сут. вегетации)

Варианты	Незасоленная почва		Засоленная почва	
	Cl ⁻ , мг/г	Na ⁺ , мг/г	Cl ⁻ , мг/г	Na ⁺ , мг/г
Контроль без инокуляции	7,3 ± 0,71	1,9 ± 0,32	9,0 ± 0,89	7,8 ± 0,99
<i>P. aureofaciens</i> BS1393	2,3 ± 0,55	1,7 ± 0,21	42,7 ± 1,33	10,3 ± 1,10
<i>P. fluorescens</i> 331	3,1 ± 0,75	1,5 ± 0,25	56,1 ± 1,40	11,5 ± 0,50
<i>P. fluorescens</i> 283	5,1 ± 0,83	1,7 ± 0,32	51,1 ± 1,35	10,9 ± 0,40

Таким образом, в засоленной почве изменилось действие штаммов р. *Pseudomonas* на развитие проростков сорго, а также на поступление хлора в растения и/или концентрацию натрия и хлора в растительных тканях по сравнению с незасоленной почвой. Если в незасоленной почве эти бактерии снижали поступление в растения хлора и стимулировали рост сорго, то в засоленной — наоборот, увеличивали поступление данного элемента, приводя к угнетению развития проростков. На ассимиляцию натрия исследуемые штаммы бактерий не влияли, вне зависимости от засоления.

Действие бактериальных штаммов р. *Pseudomonas* на состояние растений сорго в конце вегетации исследовали только на засоленной почве в условиях вегетационного опыта. Через 85 сут. вегетации проявились те же закономерности, что и в начальный период развития растений: инокуляция бактериальными штаммами существенно снизила массу растений по сравнению с контролем без заражения. Так же как в предыдущем эксперименте, масса сорго, инокулированного штаммом *P. fluorescens* 283 была больше, чем масса растений, зараженных штаммами *P. fluorescens* 331 и *P. aureofaciens* BS1393 в 1,6–1,7 раза (табл. 4).

По имеющимся в литературе сведениям, ингибирование роста растений в условиях засоления во второй половине вегетации почти не связано с поступлением хлора и натрия, так как концентрация этих элементов в тканях снижается [16].

Проведенные нами анализы показали, что в этот период исследуемые бактериальные штаммы снижали поступление хлора и натрия в растения в сравнении с показателем в контроле (табл. 5). Концентрация же этих элементов в тканях сорго не отличалась от таковой у неинокулированных растений (табл. 6).

Таблица 4. Влияние бактерий р. *Pseudomonas* и гриба *G. intraradices* на массу растений сорго в засоленной почве через 85 сут. вегетации

Варианты	Масса растений, г
Контроль без инокуляции	30,5 ± 2,56
<i>P. aureofaciens</i> BS1393	15,3 ± 3,23
<i>P. fluorescens</i> 331	15,5 ± 2,39
<i>P. fluorescens</i> 283	24,6 ± 2,93
<i>G. intraradices</i>	19,9 ± 2,45
<i>P. aureofaciens</i> BS1393 + <i>G. intraradices</i>	25,0 ± 3,34
<i>P. fluorescens</i> 331 + <i>G. intraradices</i>	22,7 ± 2,27
<i>P. fluorescens</i> 283 + <i>G. intraradices</i>	31,4 ± 2,93

Таблица 5. Влияние бактерий р. *Pseudomonas* и эндомикоризного гриба *G. intraradices* на поступление элементов в растения сорго (засоленная почва, 85 сут. вегетации)

Варианты	Cl ⁻ , мг/растение	Na ⁺ , мг/растение	N общий, мг/растение	P общий, мг/растение	N-NO ₃ , мг/растение
Контроль без инокуляции	1281 ± 143,7	189 ± 21,1	656 ± 84,1	43 ± 6,1	1,1 ± 0,15
<i>P. aureofaciens</i> BS1393	624 ± 95,0	84 ± 12,8	402 ± 32,5	29 ± 3,3	0,5 ± 0,08
<i>P. fluorescens</i> 331	596 ± 41,1	110 ± 7,6	433 ± 26,1	32 ± 2,9	0,8 ± 0,03
<i>P. fluorescens</i> 283	984 ± 125,8	145 ± 18,6	637 ± 54,8	44 ± 5,4	1,2 ± 0,21
<i>G. intraradices</i>	714 ± 105,7	93 ± 12,2	560 ± 18,9	28 ± 4,2	0,6 ± 0,06
<i>P. aureofaciens</i> BS1393 + <i>G. intraradices</i>	670 ± 105,0	125 ± 19,6	623 ± 46,3	37 ± 5,1	1,1 ± 0,21
<i>P. fluorescens</i> 331 + <i>G. intraradices</i>	767 ± 111,6	177 ± 25,7	567 ± 42,4	32 ± 3,9	1,8 ± 0,19
<i>P. fluorescens</i> 283 + <i>G. intraradices</i>	1061 ± 127,6	216 ± 26,9	744,5 ± 67,4	41 ± 4,8	2,3 ± 0,13

Таблица 6. Влияние бактерий р. *Pseudomonas* и эндомикоризного гриба *G. intraradices* на концентрацию элементов в растениях сорго (засоленная почва, 85 сут. вегетации)

Варианты	Cl ⁻ , мг/г	Na ⁺ , мг/г	N-NH ₄ , мг/г
Контроль без инокуляции	42,0 ± 1,75	6,2 ± 0,10	1,9 ± 0,070
<i>P. aureofaciens</i> BS1393	40,8 ± 0,98	5,5 ± 0,25	2,2 ± 0,068
<i>P. fluorescens</i> 331	38,5 ± 1,75	7,1 ± 0,32	2,0 ± 0,039
<i>P. fluorescens</i> 283	40,0 ± 1,33	5,9 ± 0,10	1,9 ± 0,071
<i>G. intraradices</i>	35,9 ± 0,90	4,7 ± 0,11	1,4 ± 0,068
<i>P. aureofaciens</i> BS1393 + <i>G. intraradices</i>	26,8 ± 1,04	5,0 ± 0,3	1,4 ± 0,039
<i>P. fluorescens</i> 331 + <i>G. intraradices</i>	33,8 ± 1,17	7,8 ± 0,29	0,72 ± 0,068
<i>P. fluorescens</i> 283 + <i>G. intraradices</i>	32,7 ± 1,08	6,9 ± 0,60	0,86 ± 0,0390

Согласно литературным данным, в засоленных почвах рост растений во второй половине вегетации ингибируется за счет торможения поглощения различных соединений, в том числе азота и фосфора. Под действием хлоридов особенно сильно подавляется поступление нитратов. Эти процессы сопровождаются нарушением ассимиляции азота, в результате чего в клетках накапливаются промежуточные продукты азотного обмена, в особенности амины, диамины и аммиак, которые токсичны для растения [16, 18–20]. Наши исследования показали, что 2 штамма исследуемых бактерий усилили негативные процессы, характерные для развития растений в засоленных почвах.

Так, при инокуляции сорго *P. aureofaciens* BS1393 и *P. fluorescens* 331 снижалось поступление общего азота, нитратов и фосфора по сравнению с контролем без заражения (см. табл. 5). В то же время в этих вариантах возрастала концентрация аммония в тканях растений (см. табл. 6.). Инокуляция сорго *P. fluorescens* 283 не привела к уменьшению поступления элементов питания, а концентрация аммония в тканях растения была такой же, как в контроле (см. табл. 5, 6). Полученные данные хорошо согласуются с показателями массы сорго: в вариантах с *P. aureofaciens* BS1393 и *P. fluorescens* 331 наблюдалось сильное угнетение роста растений. В варианте со штаммом *P. fluorescens* 283 масса растений была значительно больше, чем при инокуляции другими бактериальными штаммами. Однако по сравнению с контролем, заражение сорго *P. fluorescens* 283 все же привело к уменьшению массы. Можно предположить, что это связано с высокой концентрацией хлора и натрия в растениях в начальный период их роста.

Помимо псевдомонад, в засоленной почве исследовали действие на развитие сорго эндомикоризного гриба *G. intraradices*, а также совместной инокуляции этим грибом и штаммами р. *Pseudomonas*. Инокуляция только *G. intraradices* в условиях проведения опыта вызвала снижение массы растений по сравнению с контролем (см. табл. 4). По-видимому, причиной уменьшения массы сорго под действием гриба явилось торможение поступления в растения элементов питания. Так, поступление фосфора и нитратов в этом варианте было даже ниже, чем при заражении сорго бактериальными штаммами *P. aureofaciens* BS1393 и *P. fluorescens* 331 (см. табл. 5). Наряду с этим *G. intraradices* оказал и положительное действие: уменьшились концентрации аммиака, хлора и натрия в тканях сорго как по сравнению с контролем, так и с показателями в вариантах инокуляции бактериальными штаммами (см. табл. 6).

При совместной инокуляции сорго штаммами р. *Pseudomonas* и *G. intraradices* масса растений была больше, чем при заражении только данными бактериями или только эндомикоризным грибом, а в варианте с *P. fluorescens* 283 + *G. intraradices* масса сорго была такой же, как в контроле без инокуляции (см. табл. 4). Улучшение роста растений, по-видимому, связано с нормализацией их минерального питания, а также снижением концентрации аммиака и хлора в тканях. Так, во всех вариантах совместной инокуляции увеличилось поступление азота в растения по сравнению с показателями при инокуляции сорго только бактериальными штаммами (см. табл. 5). Особенно возросло поступление нитратов: при заражении сорго *P. aureofaciens* BS1393 + *G. intraradices* оно достигло показателя в контроле, а в вариантах с *P. fluorescens* 283 + *G. intraradices* и с *P. fluorescens* 331 + *G. intraradices* превзошло контрольное значение в 1,6–2,1 раза. Фосфорное питание сорго улучшилось только в присутствии *P. aureofaciens* BS1393 + *G. intraradices* (см. табл. 5). В то же время концентрации аммиака и хлора в тканях растений снизились не только по сравнению со значениями при инокуляции одними бактериальными штаммами, но и с показателем в контроле без заражения (см. табл. 6).

Сравнение результатов настоящей работы с данными, полученными ранее в незасоленной почве [21], выявило ряд изменений во взаимоотношениях микроорганизмов с растениями сорго под действием засоления. В незасоленной почве все исследованные штаммы бактерий повышали продуктивность сорго, тогда как при засолении происходило ингибирование роста инокулированных растений. Как было показано нами, бактериальные штаммы усугубили негативные изменения в поступлении и ассимиляции веществ, которые наблюдаются у растений на засоленных почвах. Ранее проведенные исследования показали, что инокуляция сорго эндомикоризным грибом *G. intraradices* на незасоленных почвах приводила к существенному увеличению продуктивности растений, и во многих случаях к возрастанию поступления элементов питания [13]. В экспериментах, проведенных нами на засоленной почве, вопреки многочисленным данным о положительной роли микоризы в условиях солевого стресса, эндомикоризный гриб тормозил поступление азота и фосфора в растения и ингибировал рост сорго. В то же время под действием *G. intraradices* снижалось содержание аммония и хлора в растениях. Результат совместной инокуляции сорго эндомикоризным грибом и штаммами р. *Pseudomonas* оказался одинаковым в незасоленной и засоленной почвах — продуктивность растений была больше, чем при заражении только *G. intraradices* или бактериальным штаммом. Но если в незасоленной почве масса сорго при совместной инокуляции, как правило, была выше, чем у незараженных растений, то при засолении только в 1-й композиции из трех испытанных, масса сорго сравнивалась с таковой в контроле. Положительное действие совместной инокуляции на развитие сорго в засоленной почве, по-видимому, связано с улучшением минерального питания растений и снижением содержания аммония и хлора в их тканях.

Литература

1. Triantafylis J., Odeh I. O. A., McBratney A. B. Five geostatistical models to predict soil salinity from electromagnetic induction data across irrigated cotton // Soil Sci. Soc. Am. J. 2001. P. 65. P. 869–878.
2. Al-Karaki G. N., Hammad R., Rusan M. Response of two tomato cultivars differing in salt tolerance to inoculation with mycorrhizal fungi under salt stress // Mycorrhiza. 2001. N 11. P. 43–47.
3. Jiang X. Y., Huang Y. Mechanism of contribution of mycorrhizal fungi to plant saline-alkali tolerance // Ecol. Environ. 2003. N 12. P. 353–356.
4. Ghazi N., Al-Karaki G. N. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress // Mycorrhiza. 2000. N 10. P. 51–54.
5. Porras-Soriano A., Soriano-Martin M. L., Porras-Piedra A., Azcón R. Arbuscular mycorrhizal fungi increased growth, nutrient uptake and tolerance to salinity in olive trees under nursery conditions // J. Plant Physiol. 2009. N 166. P. 1350–1359.
6. Al-Karaki G. N. Growth and mineral acquisition by mycorrhizal tomato grown under salt stress // Mycorrhiza. 2000. N 10. P. 51–54.
7. Garbaye J. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis // New Phytol. 1994. N 128. P. 197–210.
8. Medicago species affect the community composition of arbuscular mycorrhizal fungi associated with roots / Pivato B., Mazurier S., Lemanceau P., Siblot S., Berta G., Mougél C., van Tuinen D. // New Phytol. 2007. N 176. P. 197–210.
9. Microdiversity of *Burkholderiales* associated with mycorrhizal and non-mycorrhizal roots of *Medicago truncatula* / Offre P., Pivato B., Mazurier S., Siblot S., Berta G., Lemanceau P., Mougél P. // FEMS Microbiol. Ecol. 2008. N 65. P. 180–192.

10. Frey-Klett P., Garbaye J., Tarkka M. The mycorrhizal helper bacteria revisited // *New Phytol.* 2007. N 176. P. 22–36.
11. Bacterial effects on arbuscular mycorrhizal fungi and mycorrhiza development as influenced by the bacteria, fungi, and host plant / Pivato B., Offre P., Marchelli S., Barbonaglia B., Mougel C., Lemanceau P., Graziella B. // *Mycorrhiza*. 2009. N 19(2). P. 81–90.
12. Genetically modified *Pseudomonas* spp. and their arsenic-phytoremediation potential / Sizova O.I., Kochetkov V.V., Validov Sh.Z., Boronin A.M., Kosterin P.V., Lyubun Ye.V. // *J. Soil & Sediments*. 2002. N 2(1). P. 19–23.
13. Лабутова Н. М., Малиновский Б. Н., Пойда В. Б. Изменение фитомассы и сахаристости сорго под влиянием инокуляции эндомикоризным грибом *Glomus intraradices* // Докл. Рос. акад. сельскохоз. наук. 2001. № 1. С. 11–13.
14. Банкина Т. А., Земесзиркс Н. Э. Методические указания по анализу элементного состава растений. СПб., 1992. 21 с.
15. Банкина Т. А., Земесзиркс Н. Э. Методические указания по биохимическому анализу культурных растений. СПб., 1994. 21 с.
16. Удовенко Г. В. Солеустойчивость культурных растений. Л., 1977. 215 с.
17. Mozafar A., Goodin J.R., Oertli J.J. Na and K interaction in increasing the salt-tolerance of *Atriplex halimus*. L I. Yield characteristics and osmotic potential // *Agr. J.* 1970. Vol. 62. N 4. P. 478–481.
18. Удовенко Г. В. Влияние калия и хлора на рост, поглощающую способность и синтезирующую деятельность корневых систем // *Физиол. раст.* 1966. Т. 13. Вып. 5. С. 814–818.
19. Жуковская Н. В. Поглощение и накопление фосфата растениями в условиях засоления почвы // *Физиол. раст.* 1973. Т. 20. Вып. 1. С. 71–78.
20. Hasson-Porath E., Poljakoff-Mayber A. The effect of salinity on glucose absorption and incorporation by pea roots // *Plant and Cell Physiol.* 1973. Vol. 14, N 2. P. 361–368.
21. Взаимоотношения бактерий рода *Pseudomonas* и эндомикоризного гриба *Glomus intraradices* в ризосфере сорго / Лабутова Н. М., Дудик О. А., Кочетков В. В., Белоусов В. С., Боронины А. М. // *Микология и фитопатология*. 2006. Т. 40. Вып. 1. С. 66–73.

Статья поступила в редакцию 15 марта 2012 г.