

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО
ОБРАЗОВАНИЯ
УДМУРТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИНСТИТУТ ЯЗЫКА И ЛИТЕРАТУРЫ**

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

По программе переподготовки

«Переводчик в сфере профессиональной коммуникации»

Специальность (направление): Биология

ТЕМА:

***«Перевод терминов как ключевых единиц текстов по
микробиологии»***

Работа завершена «23» май 2021г.
Полина Владимировна
Работа допущена к защите:
Научный руководитель
к.п.н., доцент кафедры профессионального
иностранного языка для
естественнонаучных специальностей

Черкасова

Сергеевна
«23» май 2021 г.
Директор института языков и литературы
к.ф.н., доцент кафедры теории языка,
межкультурной коммуникации

Требух Ольга

и зарубежной литературы
Владимировна Котова

Надежда

Ижевск 2021

Содержание

Введение.....	3
Глава 1. Термины в текстах микробиологической направленности.....	5
1.1. Термины как особый пласт языка.....	5
1.2. Расхождения в лексическом составе и морфосинтаксической структуре английских и русских терминов и их влияние на эквивалентность перевода.....	7
1.3. Трудности и способы перевода англоязычных микробиологических терминов.....	10
Глава 2. Стратегии перевода переводческих трудностей на примере текста: « <i>Azospirillum</i> - plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances».....	13
2.1. Предпереводческий анализ текста.....	13
2.2. Переводческие трудности, встречающиеся в тексте, и способы их решения.....	16
Заключение.....	22
Список литературы.....	23
Приложения.....	24
Приложение 1.....	24
Приложение 2.....	36

Введение

Термины являются одной из неотъемлемых составляющих научного текста. Необходимость исследования особенностей терминологии заключается во многих факторах, таких как активная популяризация науки в последнее время, а также расширение возможностей для международного сотрудничества и коммуникаций специалистов узкоспециализированных направлений. Не исключение и такое важное ответвление биологии как микробиология, исследования в области которой вызывают интерес не только среди ученых, но и людей, не имеющих никакого отношения к этой науке. Основным условием для осуществления коммуникации является эквивалентность и адекватность перевода текста. Осуществление профессионального ориентированного перевода невозможно без формирования системы понятий между исходным и переводящим языком.

Именно поэтому **объектом** данного исследования стали термины, а **предмет** - процесс их перевода. **Цель исследования** - разобраться с особенностями перевода терминов с английского языка на русский в текстах микробиологической направленности.

Для достижения поставленной цели был сформулирован **ряд задач:**

1. Изучить что из себя представляют термины, как особый пласт языка.
2. Изучить какие бывают расхождения в лексическом составе и морфо-синтаксической структуре

английских и русских терминов, их влияние на эквивалентность перевода.

3. Проанализировать трудности и выделить стратегии перевода англоязычных микробиологических терминов.

Теоретическую основу составили труды исследователей, оказавших значительное влияние на развитие теории терминологии: Комиссарова В. Н., и Рецкера Я. И, а также ряд последних статей и публикаций современных лингвистов.

В данной работе применяются **методы** описательного и сопоставительный способ анализа оригинального текста.

Работа состоит из введения, двух глав, состоящих из подглав, посвященных теории терминологии в первой главе и способам ее перевода во второй в виде таблицы переводческих трудностей, списка литературы, двух приложений, в которых представлен анализируемый оригинальный англоязычный текст (приложение 1) и его перевод на русский язык (приложение 2).

Глава 1. Термины в текстах микробиологической направленности

1.1. Термины как особый пласт языка

Наука не стоит на месте и благодаря ее активному развитию между странами активно происходит обмен информацией о новых достижениях и открытиях, ученые являют миру результаты своих исследований. Научным текстам свойственно изобиловать массой терминов, перевод которых представляет одну из самых основных переводческих трудностей.

Такое понятие как термин в лингвистике возникло к началу 20 века. Несмотря на длительные исследования в современном языкознании проблема определения термина является одним из самых актуальных вопросов. Изучению характеристик термина посвящено огромное количество научных фундаментальных трудов. Тем не менее, в лингвистике до сих пор не выбрано универсального и исчерпывающего определения. [3]

Исследователи прошлого века выделяли термин как особое слово, результат намеренного словосочинительства автора, а терминологию считали обособленной подсистемой в общей системе языка. Именно по этой причине для терминов выдвигались некоторые требования:

- термины должны быть частью конкретной терминологической системы;
- термин имеет лишь одно единственное значение;
- для термина в данной терминосистеме нет синонимов;

- в терминологическом контексте термин стилистически нейтрален.

Термины появляются за счет понятий, лексико-семантических отношений на грамматических, а также словообразовательных уровнях и представляют неотъемлемый пласт языка, тесно связанный и с другими единицами. [3]

В современных исследованиях термин трактуется как слово или словосочетание, которое обозначает понятие какой-либо области знания или деятельности. Однако, существует достаточное количество определений различных авторов. Например, В. А. Татаринov дает определению термину как языковому знаку, – слову или словосочетанию – соотнесенному со специальным понятием, явлением или предметом. А Даниленко В. П. считает, что термин является самостоятельной единицей наименования и имеет характер особого языкового знака вне зависимости от того, представлен термин словом или словосочетанием. Термин – конкретный знак и ему соответствует конкретное понятие. Квитко И. С. считает, что термин в виде слова или же словесного комплекса вступает в особые системные отношения с другими словами и словесными комплексами, образуя тем самым закрытую систему по причине присутствия определенных признаков, а именно: информативности, точности, экспрессивности и однозначности. [4]

Главенствующее свойство термина - тесная связь самого термина с обозначаемым понятием. Значение его только понятийно и выражает понятие, участвует в формировании самих понятий. Среди всех современных определений, самым

емким и наиболее точным считается определение, которое дал Герд А.С.: «Термин – это единица какого-либо конкретного естественного или искусственного языка (чаще слово или словосочетание), существовавшая ранее или специально созданная и обладающая специальным терминологическим значением, которое выражено либо в словесной форме, либо в том или ином формализованном виде и достаточно точно и полно отражает основные, существенные на данном уровне развития науки, признаки существующего научного понятия». [4]

К термину, как особому пласту языка, предъявляются формальные, функциональные и семантические требования, которые важно принимать во внимание в процессе его определения. [1]

К формальным требованиям относят соответствие нормам языка, то есть ликвидацию или замену отклонений от грамматических и фонетических норм, жаргонизмов, возможность отражения в структуре термина связи называемого понятия с другими в данной системе понятий и места этого понятия в данной понятийной системе. [1]

Функциональные, или же по-другому прагматические, требования описываются внедренностью в профессиональную коммуникацию, на что указывает общепринятость и уместность в употреблении для данной среды, интернациональность. [1]

Своеобразие терминов объясняется их строением, семантической организацией. По Д. С. Лотте минимальный значимый компонент термина (терминоэлемент) должен совпадать с наименьшей структурной единицей, которая в свою очередь может быть выражена определенным словом в

составе терминословосочетания или словообразующим аффиксом. Для широкоупотребительных слов нередко наблюдается несовпадение семантической структуры и формальной организации. [8]

Таким образом, если принять во внимание ключевые моменты всех определений, термином можно назвать особую языковую единицу, которая находится в системных отношениях с другими подобными ей языковыми единицами соответствующего особого языка. Эта единица используется для точного наименования какого-либо профессионального или же специального объекта, понятия, может обладать полисемантической и образностью. [1]

1.2. Расхождения в лексическом составе и морфосинтаксической структуре английских и русских терминов и их влияние на эквивалентность перевода

Особенность перевода кроется в том, что он создается в качестве соответствующей замены исходному оригинальному тексту, однако абсолютное соответствие невозможно. Несмотря на это, коммуникация все равно остается осуществимой. Такой термин как эквивалентность был предложен по причине отсутствия соответствия взаимоотношения между исходным подлинным текстом и переводом, под эквивалентностью понимается смысловая схожесть между ними; эквивалентность – это главный признак перевода и основное условие его существования. [2]

Следовательно:

1. Эквивалентность обязательна при выполнении перевода терминов.

2. Мера эквивалентность становится оценочным моментом для определения насколько перевод качественен.

Среди терминов, по формальной структуре, выделяют однокомпонентные и многокомпонентные. [2]

Однокомпонентные термины или термины-слова в соответствии с морфемной структурой подразделяются в свою очередь на: непроизводные, или однокорневые: solve - растворять; производные (образующиеся от однокорневых слов и аффиксов): solvent - растворитель, solvency - растворяющая способность, solvolysis - сольволиз.

Выражаются термины-слова именами прилагательными, именами существительными, наречиями, глаголами, причастиями и деепричастиями.

Многокомпонентные термины являются терминологическими словосочетаниями и образуются по средствам:

примыкания: агент, опустошающий костный мозг — space-creating myeloablative agent;

с помощью предлогов: белок с молекулярным весом 22 kDa— protein of 22 kDa, бластогенез клеток селезенки под действием Con A— spleen cell blastogenesis to Con A

аббревиатуры: vesicular arbuscular mycorrhizal fungi (VAM) - везикулярно-арбускулярные микоризные грибы (ВАМ).

По содержанию же подразделяются термины на однозначные и многозначные. С точки зрения семантики термины-словосочетания разделяют на - свободные словосочетания и фразеологизмы (устойчивые словосочетания). [9]

В своей работе Гринев-Гриневиц С.В. «Терминоведение» к лингвистической классификации относит деление терминов на полностью мотивированные, полностью немотивированные, частично мотивированные и ложномотивированные. А по источнику возникновения выделяет термины своеязычные, заимствованные, интернациональные и гибридные. По стилистическим признакам терминология делится на нормативные термины, профессионализмы и жаргонизмы. [5]

Если рассматривать термины в текстах, посвященных микробиологии, с точки зрения ономазиологии, в соответствии с концепцией Е.С. Кубряковой, то можно проследить, что состоят термины из: ономазиологического базиса – опорного слова; признака, который как-либо характеризует данный термин, то есть ономазиологический признак; предикат-связки, что как раз-таки объединяет базис и признак, обеспечивающая их соответствие друг другу. [6]

Автор подчеркивала, что базис передает «номинативную деятельность человека, совершающего в акте словообразования подведение обозначаемого под некую категорию». Базис – это понятие, которое обозначает тот или иной предмет. Чаще всего термин состоит из одного базиса и одного признака – сложное слово, слово от которого пошло образование (производное слово), являющееся чаще всего именем существительным. Признак может образовываться благодаря именам прилагательным, которое может быть простым. Например, Petry dish. Производным – natural selection. И сложным – bees-extract agar – мясопептонный агар. Термин agar-agar состоит из 2 базисов, каждый из которых указывает на вещество из которого получают эту

смесь. Также базисом может быть и все слово целиком, например, root hairs - корневые волоски, базис - hairs. Признак может быть и именем существительным - soil activity; причастием - infertilised plot. [10]

Но все же смешанные признаки дают термину наиболее полную характеристику: purple sulphur-oxidising bacteria - цвет и свойство организма.

Таким образом, на примере ономазиологического анализа можно проследить закономерности словообразования биологических терминов.

Главная цель любого перевода заключается в сохранении и полной передаче смысловой информации из оригинального текста в текст преобразованном. Поэтому необходимо учитывать такие черты научного текста как термины, а обилие лингвистических классификаций дает понять о немаловажном значении терминологии для выполнения переводов.

1.3. Трудности и способы перевода англоязычных микробиологических терминов

Сложности перевода терминологической лексики изучали многие именитые ученые: Рецкер Я.И., Ж. Дальберне и Ж.П. Вине, В.Н. Комиссаров.

Я.И. Рецкер предлагал такие виды перевода терминов [6]:

- 1) при помощи эквивалента;
- 2) поиск аналога;
- 3) описательный перевод.

По В.Н. Комиссарову, терминологическая лексика переводится переводческими трансформациями [5]:

1) лексической, а именно транслитерациями, переводческим транскрибированием (Mohr pipette - пипетка Мора), калькированием (negative phototaxis- отрицательный фототаксис);

2) грамматической, то есть замены частей речи;

3) комплексной лексико-грамматической - описательный перевод (nitrogen-fixing bacteria - азотофиксирующие бактерии).

Ж. П. Вине и Ж. Дальберне предлагают два пути для перевода терминов: прямой перевод, или буквальный и косвенный, или непрямой. Прямой перевод подразумевает такие приемы как дословный перевод, заимствование, калькирование. Если данный перевод является неприменим, тогда используется косвенный перевод посредством эквивалентности, транспозиции, адаптации и модуляции. [7]

Существуют разные способы достижения эквивалентности и адекватности. О значении эквивалентности уже упоминалось ранее в данной работе, адекватность же - это по мере возможности оптимальное соответствие перевода условиям, целям и задачам коммуникации. [1]

В любом языке присутствуют свои определенные законы и правила сочетаемости лексики, которые запрещают тем или иным словам сочетаться. Также существуют языковые традиции, они подразумевают конкретные принятые способы выражения для содержания. По мере работы с переводом их необходимо учитывать, потому что функционально-стилистическое соответствие перевода и исходного текста будет сохраняться только при условии, если перевод будет

доступен к восприятию и не будет отличаться языковыми нормами от исходного оригинального варианта текста. [12]

Адекватность для терминов в научных текстах возможно достичь посредством конкретизации и генерализации. [11]

Конкретизация – этот способ для передачи содержания в большей степени соответствует научным описаниям. Например: *plant-growth-promoting bacterium* – бактерии, которые ускоряют рост растений. [13]

Генерализация – в рамках этого приема значение исходной единицы уже значения переводящей единицы. Например: *hematopoiesis* – процесс образования кровяных телец. [3]

Если в специализированных словарях или справочниках присутствует интересующий переводчика термин, то его перевод не будет вызывать затруднений. Несмотря на это, важно помнить, что огромное значение имеет и специфика текста, так как значение термина в разных областях может не совпадать. В таком случае речь идет уже о таком явлении как омонимия, это звуковое совпадение двух или нескольких языковых единиц, значение которых различно. Помимо омонимии, существуют и другие явления, затрудняющие коммуникацию между специалистами: синонимия, полисемия и антонимия. [7]

Полисемия наблюдается в случаях, если у термина в процессе видоизменения и развития изначального значения слова появляется несколько значений. [14]

Синонимией называют процесс, в ходе которого по значению совпадают слова, морфемы и конструкции [3].

Для антонимии словам характерна семантическая противоположность.

Часто при переводе терминов приходится сталкиваться с такой проблемой как отсутствие эквивалента, в таком случае применяются переводческие трансформации [4].

В ходе перевода терминологии важно помнить, что в любой терминосистеме обязательно присутствуют так называемые «ложные друзья переводчика», или межъязыковые омонимы/паронимы. Это такие слова, которые в исходном и переводящем языках похожим друг с другом, но их значения различны. Так слово glands означает не железы конкретно, а железы в широком смысле; potent pathogen — сильный патоген, а не потенциальный. По этой причине крайне важно при переводе удостовериться в значении и коннотации [15].

Кроме того, отличительной сложностью именно для этой категории текстов кроется еще и в том факте, что чаще всего термины представляют собой латинизмами и грецизмы. Многие из них относятся к международной группе терминов, повсеместно применяются в международном языковом фонде научной лексики [3].

Грецизмы – это морфемы, которые имеют греческое происхождение, так корень «био» означает жизнь, «гео» переводится как земля, а «фоно» имеет значение звук. Например, существуют такие термины как: биоценоз, биосфера, фотосинтез. Встречаются также термины, образованные иным способом, к примеру, термин «бактерия». Он берет начало от латинского слова bacterium, которое является производным от греческого βακτηρία, что значит трость или палочка, так как первыми были обнаружены и описаны палочковидные бактерии [3].

К латинизмам относятся слова, которые образованы от слов латинского языка. Латинизмов среди научной терминологии встречается немного меньше, чем грецизмов по причине того, что их начали применять, когда латинский язык уже считался мертвым. Например, термин «лаборатория», образовывается от латинского laboro, что означает работаю; а «эксперимент» - от experimentum, то есть проба, опыт или практика [3].

На основе выполненного анализа можно сделать вывод: терминологика - неотъемлемая часть любого научного текста, так как термины используются для точного наименования какого-либо профессионального или же специального объекта, понятия, может обладать полисемантичностью и образностью. Основные трудности в выполнении перевода терминов научных текстов микробиологической направленности являются такие явления, как: синонимия, полисемия, антонимия и омонимия. По этой причине немаловажно выполнить грамотный перевод.

Необходимо следить за тем, чтобы текст соответствовал той области знаний, в рамках которой был изначальный оригинальный текст. Наиболее часто используемые приемы для перевода терминологии - это описательный прием, подбором лексических соответствий, калькирование, транскрипция и транслитерация. Также часто в естественнонаучных текстах встречаются термины, которые были образованы от латинского либо же греческого языков, в таком случае стоит обратиться к соответствующему словарю терминов.

Глава 2. Стратегии перевода переводческих трудностей на примере текста: «*Azospirillum* - plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances».

2.1. Предпереводческий анализ текста

Текст статьи «Взаимоотношения бактерий рода *Azospirillum* и растений: физиологические, молекулярные, аграрные и экологические достижения» представляет собой отрывок обзора из научного журнала о микробиологии *Canadian Journal of Microbiology*, пятидесятое издание, 2004 год выпуска.

Обзор написан коллективом авторов: Йоав Башан, Джина Хольгин и Лус Э. де-Башан – учеными-исследователями, состоящими в группе экологической микробиологии в мексиканском центре биологических исследований северо-запада (CIB - Center for Biological Research of the Northwest). Информация об авторах расположена в сносках внутри обзора.

Основная тема – многогранное взаимодействие бактерий азоспирилл с растениями.

Подтемы высказывания - из многих свободноживущих микроорганизмов, ассоциированных с растениями, важное место занимают бактерии рода *Azospirillum*. Их относят к бактериям, стимулирующим рост растений. В настоящее время считается, что воздействие азоспирилл и других ростостимулирующих бактерий на рост, развитие и урожайность растений многофакторно, то есть, в ассоциации

азоспирилл и растений реализуется не один, а множество механизмов.

Заголовок текста отражает, что данная тема имеет множество аспектов для рассмотрения. Смысл заглавия в привлечении к прочтению интересующийся круг лиц, а сложность его перевода видится в присутствии слов на латинском языке и графических средств выразительности.

Статья представляет собой обзор масштабных многолетних исследований.

Текст обзора адресован как для ученых исследователей, так и для читателей, интересующихся данной темой. Коллектив авторов создали данный обзор с целью обновления информации обзорах предыдущих лет, дабы информировать о новых открытиях, переосмыслить заново некоторые вопросы. Каналом передачи информации выступает публикация в рецензируемом научном журнале.

Функциональный стиль и тип текста - научный. На принадлежность к данному жанру указывает присутствие в тексте сложносоставных предложений, научных терминов, имен нарицательных, пассивного залога, сокращений, аббревиатур, многозначных слов, ложных друзей переводчика, препозитивных причастий, атрибутивных групп.

Письменному жанр данной статьи характерна интердискурсивность, так как в тексте присутствуют отсылки авторов к своим предыдущим публикациям, а также к публикациям и открытиям других авторов.

Предполагаемой аудиторией текста выступают специалисты, компетентные в данной области, а также лица,

имеющие биологическое и биотехнологическое образование или же интересующиеся новостями этих областей.

Тип информации текста – денотативная, нейтральная тональность. Плотность информации – выше средней.

Основная задача текста – заинтересовать читателей в прочтении обзора, а коммуникативное задание – продемонстрировать насколько разнообразно задействованы азоспириллы в симбиозе с растениями.

С точки зрения композиции высказывания текст имеет трехчастную структуру: введение, главную часть и заключение. Основная мысль формируется в главной части. Как таковой формальной структуры текста нет, абзацы выполняют роль логических блоков.

Средствами когезии являются лексические (параллельная конструкция, наличие синонимов), морфологические (использование союзов и местоимений).

Средства когерентности представлены в виде последовательности глагольных времен (параллельно идут два процесса – в прошлом и настоящем – которые между собой логически взаимосвязаны)

Основная мысль высказывания содержится в главной части, где говорится о безоговорочном факте благотворного влияния бактерий азоспирилл на растения во многих аспектах.

Способ изложения в данном тексте – описание и определение.

Ключевые слова: *Azospirillum*, plant-bacteria interaction, plant-growth-promoting bacteria, PGPB, rhizosphere bacteria.

Основная информация – азоспириллы являются идеальным решением для более полного использования возможностей растений, так как ускоряют их рост.

Нелингвистическая информация отсутствует.

Автор использует логические операторы: указательные местоимения и определённые артикли для перехода к следующей части высказывания.

В тексте имеется предметная и лингвистическая информация в виде биологических терминов и использования латыни.

Учитывая вышесказанное, можно ожидать следующие трудности для перевода текста: грамматические (пассивные конструкции, герундии), синтаксические (сложносочинённые предложения), лексические (термины, имена собственные, имена нарицательные).

Единицами перевода в большей части текста выступают слова и словосочетания, избегающие двусмысленности и абстрактности, что характерно для научного стиля.

Доминантами перевода выступают биологические термины и названия, поскольку от них зависит вся изложенная автором информация.

Стратегия перевода текста – адекватная передача информации, сохранение стиля и структуры текста, гибкое варьирование методов и техник перевода, соблюдение поэтапности, корректировка и модификация переводческих действий.

2.2. Переводческие трудности, встречающиеся в тексте, и способы их решения

Поскольку стиль анализируемого текста научный, для его перевода характерен ряд сложностей, представленный грамматическими и лексическими трудностями. Стилистические трудности отсутствуют по причине того, что данная черта присуща в основном художественным произведениям.

Грамматические трудности			
Исходный текст	Перевод	Переводческая трудность	Переводческий прием
<i>Azospirillum-plant relationships</i>	Взаимоотношения бактерий рода <i>Azospirillum</i> и растений	Атрибутивная группа	Конкретизация, генерализация
The review	Этот обзор	Переводимый артикль	Добавление
Plant-growth-promoting bacterium	Бактерии, стимулирующие рост растений	Атрибутивная группа	Добавление
Free-living	Свободноживущие	Компаунд	Добавление
Proposed <i>azospirillum</i>	Предложенные азоспириллы	Препозитивное причастие	Дословный перевод
Researched areas	Исследованные области	Препозитивное причастие	Дословный перевод
Leading	Основная	Герундий	Замена части речи
<i>Azospirillum</i> is considered one of the best-studied PGPB	Азоспириллы считаются одними из наиболее изученных РСБ	Пассивный залог	Перенос конструкции
Our last 2 comprehensive reviews of <i>Azospirillum</i> interactions	Два наших последних комплексных обзора об аспектах взаимодействия азоспирилл с	Пассивный залог	Перенос конструкции

В соответствии с таблицей трудностей можно сделать вывод, что наиболее часто встречаемые приемы в тексте данной статьи это калькирование, транскрибирование, транслитерация, добавление и поиск соответствий в русском языке. Присутствие в избытке терминологической лексики, отсутствие какой-либо эмоциональной окраски, часто встречаемый пассивный залог, атрибутивные группы, статистические данные и отсутствие метафор дают понять, что текст научный.

Заключение

В данной работе была рассмотрена такая переводческая трудность как перевод терминологии, встречающейся в научных текстах микробиологической направленности.

В ходе проведения исследования были сформулированы следующие выводы:

1. Термины - это особая языковая единица, которая способна выражать наименование какого-либо профессионального или же специального объекта, понятия, может обладать полисемантичностью и образностью.

2. Различные авторы классифицируют термины многими способами; и с точки зрения ономастологии термин состоит из: ономастологического базиса - опорного слова и предикат-связки, которая объединяет базис и признак, обеспечивая их соответствие друг другу.

3. Чаще всего, при переводе текстов микробиологической направленности, для терминов характерны такие явления как полисинонимия, синонимия, омонимия и антонимия. Часто встречаются латинизмы и грецизмы.

Основная цель данной работы, состоявшая в том, чтобы разобраться с особенностями перевода терминов с английского языка на русский в текстах микробиологической направленности, была достигнута.

Также, в ходе проделанного исследования, удалось сделать обобщение уже имеющейся информации по теории вопроса терминологии и ее перевода. Выяснилось, что в зависимости от конкретного случая, следует прибегать к

описательному переводу, калькированию, транскрипции, трансляции или же подбору лексических соответствий.

Список литературы

1. Брацук А. А., Яншина Э. Р., Иванова Л. А. Проблемы перевода технических терминов // Проблемы науки. 2016. №5 (6). – 12 с.

2. Дудочкина О.Г., Задорожная О. А. Проблема перевода терминов с английского языка на русский в научных текстах // Вестник науки и образования №23(77). Часть 1. 2019. -с. 43-45.

3. Кислухина М. В. Ономаσιологическая структура терминов сельскохозяйственной и почвенной микробиологии (на материале английского, украинского и русского языков) // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Филологические науки. 2016. №1-2. – с. 9 - 13.

4. Попова Е.Е., Семенова М.Ю. Безэквивалентные термины и их передача при переводе специальных текстов // Вестник ПНИПУ. Проблемы языкознания и педагогики. 2016. №2.- с. 37 - 40.

5. Комиссаров В. Н. Теория перевода (лингвистические аспекты). 2001. – с. 70 - 85.

6. Рецкер Я. И. Теория перевода и переводческая практика. 2007. - 20 - 28 с.

7. Топурия В.Ф. Эквивалентность и адекватность перевода научных терминов. Специфика и трудность перевода научных терминов // Язык и культура (Новосибирск). 2015. №18. – 5 с.

8. Авхачева И. А. Атрибутивные субстантивные словосочетания в английском научно-техническом дискурсе: проблема восприятия, понимания перевода // Вестник

Пермского национального исследовательского политехнического университета. Проблемы языкознания и педагогики. 2018. № 1. - с. 20-22.

9. Горохова Н. В., Кубышко И. Н., Сидорова В. И. Перевод профессиональной лексики как лингвистическая проблема // Грамота, 2019. Том 12. Выпуск 4. - 2 с.

10. Пилявских Ю. А., Баскакова Е. С. Особенности перевода атрибутивных групп с английского языка на русский язык // Интерактивная наука. 2016. № 3. - 126 с.

11. Шмелева О. Ю. Современные подходы к определению термина как специальной единицы языка // Вестник ЛГУ им. А.С. Пушкина. 2016. №3. - 19 с.

12. Коняева Л. А. О некоторых трудностях научно-технического перевода // Перевод и сопоставительная лингвистика №11. 2016. - с. 51-52.

13. Н. С. Маркова. Проблемы перевода научно-технической терминологии с русского языка на английский. 2017. - 13 с.

14. Мурдускина О. В., Ведерникова Ю. В. Проблема передачи терминов-неологизмов при переводе специальных текстов // Филологические науки. Вопросы теории и практики. 2017. №10-2 (76). - с. 125 - 126.

15. Ачкасов Андрей Валентинович, Казакова Тамара Анатольевна "перевод терминов" как паллиативное понятие // Филологические науки. Вопросы теории и практики. 2018. №7-1 (85). - 103 с.

***Azospirillum*-plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances (Yoav Bashan, Gina Holguin, and Luz E. de-Bashan).**

Abstract: This review presents a critical and comprehensive documentation and analysis of the developments in agricultural, environmental, molecular, and physiological studies related to *Azospirillum* cells, and to *Azospirillum* interactions with plants, based solely on information published between 1997 and 2003. It was designed as an update of previous reviews (Bashan and Levanony 1990; Bashan and Holguin 1997*a*), with a similar scope of interest. Apart from an update and critical analysis of the current knowledge, this review focuses on the central issues of *Azospirillum* research today, such as, (i) physiological and molecular studies as a general model for rhizosphere bacteria; (ii) co-inoculation with other microorganisms; (iii) hormonal studies and reconsideration of the nitrogen contribution by the bacteria under specific environmental conditions; (iv) proposed *Azospirillum* as a non-specific plant-growth-promoting bacterium; (v) reintroduction of the “Additive Hypothesis,” which suggests involvement of multiple mechanisms employed by the bacteria to affect plant growth; (vi) comment on the less researched areas, such as inoculant and pesticide research; and (vii) proposes possible avenues for the exploitation of this bacterium in environmental areas other than agriculture.

Introduction

Azospirillum is a free-living, plant-growth-promoting bacterium (PGPB), capable of affecting growth and yield numerous plant species, many of agronomic and ecological significance. The leading theory concerning its growth promotion capacity lies in its ability to produce various phytohormones that improve root growth, adsorption of water and minerals that eventually yield larger, and in many cases, more productive plants (Dobbelaere et al. 2001). Yet, its mode of action is still under discussion, as recent information regarding contributions of N₂-fixation and effects on membranes accumulate. Since its rediscovery in the mid-1970s, by the late J. Döbereiner, it has consistently proven to be a very promising plant-growth-promoting bacterium (PGPB). It is not surprising that, in several developing and developed countries, *Azospirillum* is used as the bacterial inoculant of choice, alone or together with other PGPB and vesicular arbuscular mycorrhizal (VAM) fungi, for many crops. It also serves as a potential agent to solve environmental problems. Substantial advances in exploring the genetic basis of the beneficial effects of *Azospirillum* and other PGPBs on plants have been made (Bloemberg and Lugtenberg 2001). From the extensive genetic, biochemical, and applied studies, *Azospirillum* is considered one of the best-studied PGPB (Vande Broek et al. 2000).

Our last 2 comprehensive reviews of the agricultural, environmental, and physiological aspects of *Azospirillum* interactions with plants were published in 1990 (Bashan and Levanony 1990) and 1997 (Bashan and Holguin 1997a), and will serve as general references for this update. Commercial field applications, critical analysis of particular subfields, and genetic aspects of *Azospirillum* with plants, were the subjects of a few

recent reviews (Holguin et al. 1999; Dobbelaere et al. 2001, 2003; James 2000; Kennedy and Islam 2001), and therefore, these issues will be discussed in less detail. This review concentrates on reports published since 1997; earlier studies are cited only for the purpose of enhancing clarity of the current review, or providing a better perspective.

Root colonization.

Expected, significant root colonization should happen first. Inappropriate root colonization usually resulted in marginal or no effects on plant growth (Hecht-Buchholz 1998; Benizri et al. 2001). Early studies with *Azospirillum* revealed a small cluster type of colonization when the bacteria were located on small roots, and in particular, in the root hair zone, and bacteria were anchored to the root surface with numerous fibrillar materials and the partially digested mucigel layer (for reviews: Bashan and Levanyony 1990; Bashan and Holguin 1997a).

Some strains of *A. lipoferum* and *A. brasilense*, but not others, are capable of colonizing the interior of wheat roots. This strain affinity is not present during the initial stages of root colonization (anchoring stage), since isolates from the root interior or an isolate with a proven ability to colonize the interior of wheat roots showed no greater ability to anchor to the roots than other *Azospirillum* strains isolated from the wheat rhizosphere or from the rhizosphere of other grasses. Thus, previous studies of this type of colonization were confirmed. Cell aggregates and single bacteria were visible on the surface of young roots (root hairs and lateral roots). Large cellular clumps were observed at the emergence points of lateral roots or at intercellular spaces of root epidermal cells (Ramos et al. 2002). Sometimes, the majority of the colonizing bacteria resided on the

root surface and only a minority appeared in the root interior (Liu et al. 2003). In the root hair zone, bacteria were more numerous, but principally located in depressions between epidermal cells. In all root zones, mucilage was present, and near the tip it appeared to have been partially digested, forming “halos” around the bacteria and revealing fibril-like strands attached to the bacteria (Pinheiro et al. 2002). *A. brasilense* Cd grown under standard conditions was distributed over the entire wheat root system, except the elongation zone, as is well-known. However, bacteria under saline stress were mainly localized at the root tips and lateral roots (Fischer et al. 2000). Similarly, inoculation of black mangrove seedlings in seawater with either *A. halopraeferens* or *A. brasilense* produced high density colonization of the root surface. The colonization pattern was different for the 2 species. *A. halopraeferens* yielded mainly single cells embedded in a thick sheath, whereas *A. brasilense* produced primarily micro-aggregates. *A. brasilense* cells were anchored to the root surfaces and to themselves by a network of fibrillar material. *A. halopraeferens* was a better root surface colonizer, whereas the *A. brasilense* population was greater in the entire root (Puente et al. 1999). Differential wheat root colonization among different strains of *A. brasilense* (Sp7, Sp245, and Wa5) was evaluated. All strains colonized the root tip in large numbers. *A. brasilense* Sp245 showed the highest colonizing potential, and could be found in other parts of the root, including the inner root tissue, forming micro-colonies in intercellular spaces. The other 2 strains formed micro-colonies exclusively on the root surface. Following colonization, from cotyledon to flowering stage, Schloter and Hartmann (1998) demonstrated that, while colonization of the total root by *A.*

brasilense Sp7 and Wa5 dropped continuously, inside the roots, Sp245 remained constant during these growth stages. Competition among *Azospirillum* strains for root colonization was demonstrated. Co-inoculation of all 3 *A. brasilense* strains resulted in similar colonization patterns, but the population of strain Wa5 decreased on the roots. Assmus et al. (1997) found that following co-inoculation of strains Sp7 and Wa3, Sp7 performed better than Wa3 for colonization niches. Competition with naturally occurring endophytic PGPB (*Corynebacterium flavesces* and *Bacillus pumillus*) on rice excluded root colonization with inoculated *A. brasilense* (Bacilio-Jiménez et al. 2001).

As reported earlier, wheat, maize, and rice can develop tumors (para-nodules) along primary and secondary roots when treated with low concentrations of various auxins, the most well-known is the herbicide 2,4-dichlor-phenoxy-acetic-acid (2,4-D). As a consequence, they can develop an endophytic diazotrophic “symbiosis”. Histologically, auxin-induced tumors appear as cancerous root meristems. Auxin-affected root meristems do not recover and further develop into large nodule-like structures. Introduced diazotrophs (*Azospirillum* spp., *Azorhizobium caulinodans*, *Rhizobium* spp.) potentially inhabit para-nodules as a major colonization niche. Colonizing bacteria follow a “crack entry” at sites where developing tumors have emerged through the root cortex and epidermis, and therein establish high cell density inside intercellular spaces of cortical and meristematic tissues. Infection of tumor cells occurs with bacteria found inside cell-cytoplasm surrounded by membrane-like structures. Once they inhabit para-nodules, inoculated diazotrophs colonize endophytically with high cell numbers (Christiansen-Weniger

1997, 1998). Not all diazotrophs are capable of effectively colonizing para-nodules. In wheat, only *Herbaspirillum seropedicae*, *Azorhizobium caulinodans*, and the mutant *A. brasilense* Sp7S strain displayed significant endophytic colonization of para-nodules, while *Acetobacter diazotrophicus*, *Azotobacter vinelandii*, *Derxia gummosa*, and other *Azospirillum* strains colonized the rhizoplane and not the interior of the para-nodules (Kennedy et al. 1997, 1998). The effect of saline stress on the colonization of wheat para-nodules by *A. brasilense* Cd established that para-nodules acted as bacterium-protected niches supporting higher bacterial populations than in plants without para-nodules. In para-nodules, most of the bacteria were present around the basal surface of the modified lateral root structures (Fischer et al. 2000).

No major breakthrough has occurred in the study of the attachment process and subsequent root colonization. Only refinements of previous studies have been reported. Perhaps a better understanding of the plant genes involved in the interaction will shed additional light on these crucial steps.

Cell aggregation as a factor of root colonization

Aggregation is one of the most basic phenomena of *Azospirillum* colonization of roots. In vitro aggregation/flocculation phenomena have been extensively studied (for reviews: Bashan and Levanony 1990; Bashan and Holguin 1997), and some factors were recently summarized (Burdman et al. 2000b). The objective was to produce a superior inoculant for plants, based on this typical characteristic of *Azospirillum*. Growth of *A. brasilense* Cd in a high C:N medium, with fructose and ammonium chloride as C and N sources, induced visible flocculation after 24 h. Suspending aggregates in urea disrupted

the aggregates. No cell aggregates were formed after 72 h when grown in low C:N medium. Aggregating cells, but not cells grown in a low C:N medium, accumulated large amounts of poly- β -hydroxybutyrate, and the cell envelope contained a well-defined electron-dense layer outside the outer membrane. The concentration of EPS produced by 4 different strains of *A. brasilense*, differing in their capacity to aggregate, was strongly correlated with the extent of aggregation (Burdman et al. 1998). For cells grown in aggregate-induced medium, outer-membrane protein fractions exhibited high aggregation-specific activities that were strongly correlated with protein content. This suggests that this protein is also involved in the aggregation process of *A. brasilense* cells (Burdman et al. 1999). The EPS and capsular polysaccharide of *A. brasilense* showed a positive correlation between aggregation and the relative quantity of arabinose. Arabinose was not detected in polysaccharides from mutant strains that were aggregation-impaired or in bacteria grown in non-aggregation-inducing medium. The only monosaccharides able to significantly inhibit aggregation at low sugar concentrations were arabinose and, to a lesser extent, galactose. It is possible that residues of arabinose present in the EPS are involved in aggregation of *A. brasilense* (Burdman et al. 2000a). Mutants that lack part of the surface polysaccharide, characteristic of wild-type cells, are impaired in flocculating activity (Blaha and Schrank 2003). Some evidence that lectins are involved in cell aggregation was presented. A mutant strain of *A. brasilense* Sp7 with impaired lectin activity exhibited poorer cell aggregation than its parent strain. Pretreatment of bacterial cells with haptens (L-fucose and D-galactose) of a lectin located at the cell surface of the mutant inhibited aggregation of

azospirilla. Interaction of lectins of several *Azospirillum* strains (*A. brasilense* 75, *A. brasilense* Sp7, and *A. lipoferum* 59b) with polysaccharide-containing complexes isolated from these strains was not specific, and no interstrain cross-interaction between the EPS and lectins of azospirilla was found (Nikitina et al. 2001).

These interactions show that the aggregation phenomenon is mediated by proteins and polysaccharides, but how this works is not clear. As aggregation can be manipulated easily, this may provide an opportunity to construct better *Azospirillum* inoculants.

Physiology of the bacterium and possible mechanisms by which *Azospirillum* affects plant growth

Despite intensive studies on physiology and molecular biology of these bacteria, the exact mode of action of the bacteria on plants is not much clearer than it was a decade ago. There are several facts that are beyond dispute; the bacteria fix nitrogen and produce several phytohormones in culture and in association with the plant, but the transfer of these products is limited and not always detected. Yet, the growth response is evident. The bacteria affect several plant metabolic pathways, including cell membrane activity. The most apparent outcome of inoculation are changes in the morphology of the root system (both positive and negative). Inoculated plants absorbed minerals and water better.

Several possible mechanisms were suggested to explain these phenomena, some with more experimental data than others. Yet, there is no definite agreement on exactly how the bacteria affect plant growth, what the major mechanisms are, or if there is one major mechanism responsible for the observed effects on plant growth, and in particular, on plant yield. These

questions are the driving force in the *Azospirillum* research field. The Additive Hypothesis suggested 13 y ago is apparently still valid. The hypothesis con-siders multiple mechanisms rather than 1 mechanism participating in the association. These mechanisms operate simultaneously or in succession, the contribution of an individual mechanism being less significant when evaluated separately. The sum of their activities, when induced under appropriate environmental conditions, results in the observed changes in plant growth (Bashan and Levanony 1990). Today, the most common explanation for the effect of the bacteria on plants is the production of phytohormones that alter the metabolism and morphology of the plant, yielding better mineral and water absorption. The contribution of N₂-fixation is more controversial (see below). Finally, direct effects of the bacteria on plant cell membranes also have been proposed.

Production of phytohormones

Azospirillum spp. are known mainly for their ability to produce plant hormones as well as polyamines and amino acids in culture (Thuler et al. 2003). Among these hormones, indoles, mainly indole acetic acid (IAA), and gibberellins may play a major role.

IAA

Confirmatory studies on IAA production by several strains of *Azospirillum* showed that production depended on the type of culture media and availability of tryptophan as a precursor. *A. brasilense* Cd produced the highest level of IAA among the strains tested (approx. 380 µ mol/L) (El-Khawas and Adachi 1999; Radwan et al. 2002). The pH has a significant effect on the amount of IAA produced (Ona et al. 2003). Assessment by chemical methods and with HPLC of possible precursors (indole,

anthranilic acid, and tryptophan) for IAA formation in *A. brasilense* Sp245 revealed a high motive force for tryptophan synthesis from chorismic acid and for IAA synthesis from tryptophan, and this makes it unlikely that anthranilic acid and indole act as the precursors to IAA in a tryptophan-independent pathway (Zakharova et al. 1999). Vitamins may also play a role in the regulation of IAA synthesis in *A. brasilense*. Very low levels of the B vitamins, especially pyridoxine and nicotinic acid, increased production of IAA in *A. brasilense* (Zakharova et al. 2000).

Auxin production by *Azospirillum* sp. is believed to play a major role in plant growth promotion, although little new evidence with plants has been published in recent years. *A. brasilense* produced high quantities of extracellular IAA and tryptophol in culture medium supplemented with tryptophan, a precursor of IAA. Addition of filter-sterilized culture supernatants to rice roots grown in hydroponic tanks increased root elongation, root surface area, root dry matter, and development of lateral roots and root hairs, compared with untreated roots. Higher concentrations of the supernatant strongly inhibited root elongation, lateral root development, and caused nodule-like tumors on the roots (El-Khawas and Adachi 1999). Similarly, a cell-free supernatant of *A. brasilense* Cd applied to soybean plants induced the highest number of roots and increased root length (Molla et al. 2001b). Inoculation of wheat with *A. brasilense* Sp245 and Sp7 wild strains led to a strong decrease in root length and increase in root hair formation, as is common for such inoculations. The effect on root morphology was further enhanced by adding tryptophan, and this could be mimicked by replacing *Azospirillum* cells with IAA (Dobbelaere et al. 1999). A

mutant of *A. brasilense* with low production of phytohormones, but with high nitrogenase activity did not enhance root growth over uninoculated controls. In contrast, a mutant with increased phytohormone production significantly affected root morphology. In general, increased plant biomass and N₂-fixation were recorded in strains having increased production of indole compounds (Kundu et al. 1997).

Induction of para-nodules in rice roots by the auxins 2,4-D, naphthalene acetic acid (NAA), and IAA enhanced polygalacturonase activity in rice roots during formation of the para-nodules and endophytic colonization by *Azospirillum*. While inoculation with *Azospirillum* could augment polygalacturonase activity of rice roots to a small extent without any visible effect on root morphogenesis; auxin application, together with *Azospirillum* inoculation, enhanced polygalacturonase activity of rice roots to a high level, thus, yielding root change into para-nodules that later were colonized by *A. brasilense* (Sekar et al. 1999).

One effect of *Azospirillum* inoculation on the metabolism of maize and common bean seedlings was increased respiration rates. In vitro inoculation of detached root segments reduced kinetic values (K_m and V_{max}) of β -glucosidase, an enzyme that may be involved in phytohormone release from conjugates, and yielded lower total activity of β -glucosidase, but higher affinity to the substrate of specific β -glucosidases (Vedder-Weiss et al. 1999).

Gibberellins

A beneficial effect of *Azospirillum* spp. on plants has been suggested to be partially caused by the production of

gibberellins. Application of gibberellins had effects similar to *Azospirillum* inoculation in increasing root hair density.

When *A. lipoferum* USA 5b, a gibberellin-producing strain, was cultured in the presence of glucosyl ester or glucoside of gibberellin A₂₀, both conjugates were hydrolyzed. These in vitro results support the hypothesis that growth promotion in plants induced by *Azospirillum* inoculation results from a combination of both gibberellin production and gibberellin-glucoside/glucosyl ester deconjugation by the bacterium (Piccoli et al. 1997). The effect of water potential or O₂ concentration on growth and gibberellin A₃ (the main gibberellin identified from *Azospirillum*) production in *A. lipoferum* showed that gibberellin A₃ produced by each culture was reduced severely at high water potentials or low O₂ concentrations. At the highest water potential concentration, gibberellin A₃ was reduced by only 50%, despite a 90% reduction in cell numbers. This indicates an increase in the amount of gibberellin A₃ produced per cell with increasing water potential (Piccoli et al. 1999). The involvement of gibberellin A₃ produced by *Azospirillum* spp. in promoting maize growth was also suggested (Lucangeli and Bottini 1997).

A. brasilense Cd and *A. lipoferum* USA 5b promoted elongation of root sheaths with 2 single genes in GA-deficient dwarf rice mutants, dy and dx, when the inoculated seedlings were supplied with [17, 17-²H₂] gibberellin A₂₀-glucosyl ester. This growth resulted from gibberellin metabolism by the bacteria in the dx mutant, and by both the rice plant and microorganism in the dy mutant. In the dy mutant, inoculation by both bacterial strains reversed dwarfism in seedlings incubated with [17, 17-²H₂] gibberellin A₂₀, forming [17, 17-²H₂] gibberellin A₁. It was possible that the bacterial enzyme responsible for these

phenomena is 2-oxoglutarate-dependent dioxygenase, similar to those of plants (Cassan et al. 2001*a, b*).

Ethylene

During most phases of plant growth, ethylene production is minimal. Ethylene plays a major role in germination by breaking the dormancy of seeds, however, a high level of ethylene concentration inhibits subsequent root elongation. High levels of ethylene may be synthesized as a response to biological or environmental stresses, causing wilting and senescence (Glick et al. 1999). Controlling ethylene levels, often by lowering them, prevents significant economic losses in agriculture. One of the precursors of ethylene synthesis is 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC). ACC deaminase is a key enzyme, commonly found in many soil microorganisms and PGPBs, capable of degrading ACC. Thus, lowering ethylene levels in plants can be considered as having potential for promoting growth (Glick et al. 1999). Wild *Azospirillum* spp. do not have ACC deaminase, but some strains can produce ethylene, nevertheless.

Modulation of ethylene by PGPB can occur through degradation of the ethylene precursor ACC via ACC deaminase, yielding ammonia and α -ketobutyrate as by-products.

The ACC deaminase structural gene (*acdS*) of the PGPB *Enterobacter cloacae* UW4 was cloned in the broad host range plasmid pRK415 under control of the *lac* promoter, and then transferred into *A. brasilense* Cd and Sp245. Roots of canola and tomato seedlings, plants sensitive to ethylene, were significantly longer in plants inoculated with the *A. brasilense* transformants than plants inoculated with nontransformed strains of the same bacterium (Holguin and Glick 2001).

Speculating that a construct with the ACC deaminase gene under control of a constitutive promoter weaker than the *lac* promoter, might impose less metabolic load on *Azospirillum*, the *acdS* gene was cloned under the control of a tetracycline resistance gene promoter: *A. brasilense* Cd transformants holding *acdS* fused to the Tet^r gene promoter showed lower ACC deaminase activity than transformants with *acdS* controlled by *lac* promoter. However, *acdS* controlled by the Tet^r gene promoter exerted less metabolic load on *A. brasilense* Cd transformants than *acdS* controlled by *lac*, resulting in increased IAA synthesis, growth rate, survival on tomato leaf surfaces, and ability to promote growth of seedlings (Holguin and Glick 2003).

Effect on plant growth and yield

Contrary to greenhouse studies on the effect of *Azospirillum* spp. on plant growth and yield that dominated older literature (Bashan and Holguin 1997a), most contemporary reports involved field studies as indicators of maturity of the field and its transformation to commercialization. Three notable phenomena reported are (i) inoculation of plant species other than cereals. There are a significant number of those, demonstrating that over 100 species are capable of inoculation by this bacteria. Although *Azospirillum* was isolated initially from cereals and most of the initial inoculation has been done on the main cereal crops (Bashan and Levanony 1990), there are more non-cereal species successfully inoculated with *Azospirillum* than cereals (Bashan and Holguin 1997a; Tables A1 and B1). That review proposed that *Azospirillum* should be considered a general plant-growth-promoting bacterium and not a cereal growth promoter. (ii) Apparently, in numerous cases, inoculation reduced the use of chemical fertilizers, especially nitrogen by 20%–50%, and

provided superior results when organic fertilizers were incorporated. (iii) In many developing countries, inoculation increased the cost-benefit ratio. Brief highlights of recent studies, and their respective references, are given in Table A1.

Effects of co-inoculation with other microorganisms on plant growth and yield

The most notable phenomenon in *Azospirillum* inoculation, as in the early 1990s (Bashan and Holguin 1997*a, b*), is that inoculation is more successful and more profitable when other microorganisms are co-inoculated with *Azospirillum*. Inoculation consortia apparently work better when phosphate-solubilizing bacteria, *Azotobacter*, rhizobia, bacilli, and VAM fungi are incorporated, perhaps aiding the growth of each other by synergistically providing nutrients, removing inhibitory products, and in the process, enhancing plants' ability to grow better. Although most mechanisms by which co-inoculation affects plant growth are as yet unknown, apparently co-inoculation allows plants to achieve a more balanced nutrition and (or) absorption of nutrients is improved. The most notable phenomena reported are increased mineral uptake, reduction in the use of N and P fertilizers by 25%–50%, increases in available NPK from soil, enhanced quality characteristics of the yield, higher net re-turn, and better cost-benefit ratio. Highlights of the recent studies, and their respective references, are given in Table B1. In many inoculation tests, especially in developing countries, it appeared that co-inoculation was the method of choice in the last decade. With better characterization of the strains and better inoculant carriers (see below), it might be the preferred future mode of application for *Azospirillum* at the field level.

Взаимоотношения бактерий рода *Azospirillum* и растений: физиологические, молекулярные, аграрные и экологические достижения. (Йоав Башан, Джина Хольгин и Лус Э. де-Башан).

Аннотация: настоящий обзор базируется исключительно на информации, опубликованной в период между 1997 и 2003 годами. В нем представлен обширный материал, критический анализ развития исследований, связанных с клетками *Azospirillum* (азоспирилл) в аграрной, экологической, молекулярной и физиологической областях, а также их взаимоотношения с растениями. Настоящее издание разработано в качестве обновлений предыдущих обзоров (Башан и Леванони 1990г.; Башан и Хольгин 1997а.) со схожим охватом сфер влияния. Помимо обновления и критического анализа современных знаний, этот обзор сфокусирован на центральных проблемах исследований азоспирилл сегодняшнего дня, таких как: (I) физиологические и молекулярные исследования как основная модель ризосферных бактерий; (II) совместная инокуляция с другими микроорганизмами; (III) гормональные исследования и переоценка поставки азота бактериями в конкретных условиях среды; (IV) рассмотрение азоспирилл в качестве неспецифичных бактерий, стимулирующих рост растений; (V) повторное рассмотрение аддитивной гипотезы, которая предполагает участие множества механизмов, используемых бактериями для воздействия на рост растений; (VI) обсуждение менее изученных областей, таких как исследования инокулянтов и пестицидов; (VII)

предположение возможных путей использования этих бактерий в других экологических областях, помимо аграрной.

Введение.

Азоспириллы – это свободноживущие, ускоряющие рост растений бактерии, способные влиять на рост и урожайность многочисленных видов растений, многие из которых имеют агрономическое и экологическое значение. Основная теория относительно способности бактерий к ускорению роста заключается в их способности синтезировать различные фитогормоны, которые, в свою очередь, улучшают рост корней, адсорбцию воды и минеральных веществ, что в конечном итоге дает более крупные и, в большинстве случаев, более продуктивные растения (Добберлер и другие, 2001). Тем не менее, эта версия всё ещё обсуждается, так как продолжают накапливаться новые данные о фиксации азота и воздействии на мембраны. С момента повторного открытия в середине 1970-х ныне покойным И. Дёберейнером, было последовательно доказано, что азоспириллы являются весьма многообещающими ростостимулирующими бактериями (РСБ). Неудивительно, что в некоторых развивающихся и развитых странах для многих культур азоспириллы предпочтительно используются в качестве бактериологического инокулянта отдельно, либо совместно с другими РСБ или везикулярно-арбускулярными микоризными грибами (ВАМ). Так же они служат агентами, способными к решению экологических проблем. Достигнуты значительные успехи в изучении генетической основы благотворного воздействия азоспирилл и других РСБ на растения (Блоенберг и Лоутенберг 2001.). Согласно обширным генетическим, биохимическим и прикладным

исследованиям, азоспириллы считаются одними из наиболее изученных РСБ (Ванда Брук и другие 2000.).

Два наших последних комплексных обзора аграрных, экологических и физиологических аспектов взаимодействия азоспирилл с растениями были опубликованы в 1990 (Башан и Леванони, 1990) и 1997 годах (Башан и Хольгин, 1997а). Они послужат основными источниками для данного издания. В настоящем обзоре основное внимание сконцентрировано на докладах, опубликованных с 1997 года; более ранние исследования цитируются только с целью повышения ясности текущего обзора или обеспечения лучшей перспективы.

Колонизация корней.

Предполагается, в первую очередь должна произойти колонизация корней, что очень важно. Недостаточная колонизация обычно приводила к минимальному росту растений или во все к его отсутствию (Хехт-Буххольц 1998; Бенизри и другие 2001.) Ранние исследования азоспирилл выявили небольшое скопление - прототип колонизации, бактерии располагались на маленьких корешках, в частности, в зоне корневых волосков, и были прикреплены к поверхности корня большим количеством фибриллярного материала, а также частично переваренным слоем муцигеля (обзоры: Башан и Леванони 1990г.; Башан и Холгин 1997а.).

Некоторые штаммы *A. lipoferum* и *A. Brasilense*, но не все, способны колонизировать внутреннюю часть корней пшеницы. Данное свойство не проявляется на начальной стадии колонизации (стадия закрепления), так как изоляты из внутренней части и изоляты с доказанной способностью к колонизации корней пшеницы не проявили бóльшую способность прикрепляться к корням, чем другие штаммы

Azospirillum, выделенные из ризосферы пшеницы или других трав. Таким образом, предыдущие исследования этого типа колонизации были подтверждены. Клеточные скопления и одиночные бактерии были видны на поверхности молодых корней (на корневых волосках и боковых корнях). Крупные группы клеток наблюдались в местах появления боковых корней и в межклеточном пространстве клеток эпидермиса корней (Рамос и другие, 2002.). Иногда большая часть колонизирующих бактерий обитает на поверхности корня, внутри корня меньше (Лью и другие, 2003.). В зоне корневых волосков бактерий наблюдалось больше, но преимущественно они располагались в углублениях между эпидермальными клетками. На корневых волосках имеется слизь, но на кончиках она казалась как будто частично переваренной, вокруг бактерий сформировались «ореолы», были обнаружены похожие на фибриллы нити, прикрепленные к бактериям (Пинейро и другие, 2002.). Хорошо известно, что *A. brasilense Cd*, выращенные в стандартных условиях, распределяются по всей корневой системе пшеницы, за исключением зоны роста. Однако бактерии, подвергшиеся физиологическому стрессу, вызванному изменением солевого состава, в основном локализуются на кончиках корней и боковых корнях (Фишер и другие, 2000.). Точно так же инокуляция саженцев черных мангровых деревьев в морской воде *A. halopraeferens*, либо *A. brasilense* приводила к высокой плотности колонизации поверхности корней. Колонизация происходила по двум варианта пути протекания. *A. halopraeferens* в основном давали одиночные клетки, заключенные в толстую оболочку, тогда как *A. brasilense* производят в основном микроскопления. Клетки *A. brasilense*

были скреплены с поверхностью корней и между собой сетью фибрилл. *A. halopraeferens* оказались лучшими колонизаторами поверхности корней, в то время как *A. brasilense* были успешнее в колонизации всего корня (Пуэнте и другие, 1999.). Были проанализированы различные сорта пшеницы, корни которых колонизировали бактерии *A. brasilense* (штаммы *Sp7*, *Sp245* и *Wa5*). Все из них обильно колонизировали кончики корней. *A. brasilense Sp245* показал самый высокий колонизационный потенциал даже и может быть обнаружен в других частях корня, включая внутреннюю корневую ткань, образуя микроколонии в межклеточном пространстве. Два других штамма образовывали колонии исключительно на поверхности корней. Далее, после этапа колонизации, от семядоли до стадии цветения, Шлотер и Хартман (1998) продемонстрировали, что, в то время как показатели колонизации всего корня *A. brasilense Sp7* и *Wa5* непрерывно падали, внутри корней *Sp245* оставались постоянными во время этих стадий роста. Среди штаммов азоспирилл была продемонстрирована конкуренция - совместная инокуляция всех 3 штаммов *A. brasilense* привела к сходным закономерностям колонизации, но популяция штамма *Wa5* на корнях сократилась. В 1997 году Асмус с сотрудниками обнаружил, что после совместной инокуляции штаммов *Sp7*, *Wa3* и *Sp7* показала лучшие результаты, чем только *Wa3*, для колонизационных ниш. Конкуренция с естественным эндофитным РСБ на рисе исключала колонизацию корней инокулированных *A. brasilense* (Басилио-Хименес и другие, 2001.).

Как сообщалось ранее, у пшеницы, кукурузы и риса могут развиваться опухоли (параclubеньки) на первичных и

вторичных корнях при обработке низкими концентрациями ауксинов, наиболее известным из которых является гербицид 2,4-дихлорфенокси-уксусная кислота (2,4-Д). Как следствие, между ними может развиваться эндофитный diaзотрофный “симбиоз”. Гистологически ауксин-индуцированные опухоли проявляются в виде злокачественных корневых меристем. Из-за воздействия ауксина корневые меристемы не восстанавливаются и в дальнейшем развиваются в крупные клубеньковидные структуры. Теоретически, привнесенные diaзотрофы (*Azospirillum spp.*, *Azorhizobium caulinodans*, *Rhizobium spp.*) населяют параклубеньки в качестве основной колонизационной ниши. Колонизирующие бактерии проникают через “входную трещину” в места, в которых развивающиеся опухоли появились через ритидом корня и эпидермис, формируют высокую плотность клеток внутри межклеточных пространств кортикальных и других тканей. Происходит инфицирование опухолевых клеток бактериями, находящимися внутри клеточной цитоплазмы, которая окружает мембраноподобные структуры. Как только они заселяют параклубеньки, инокулированные diaзотрофы эндофитно колонизируют большим числом клеток (Кристенсен-Венигер 1997, 1998.). Не все diaзотрофы способны эффективно колонизировать параклубеньки. В пшенице только *Herbaspirillum seropedicae*, *Azorhizobium caulinodans* и мутантный штамм *A. brasilense Sp7S* показали значительную эндофитную колонизацию параклубеньков, в то время как *Acetobacter diazotrophicus*, *Azotobacter vinelandii*, *Derxia gummosa* и другие штаммы *Azospirillum* колонизировали ризоплану, а не внутреннюю часть параклубеньков (Кеннеди и другие 1997, 1998.). Влияние

солевого стресса на колонизацию параклубеньков пшеницы бактериями *A. brasilense Cd* установило, что параклубеньки ведут себя как защищенные бактериями ниши, поддерживающие более высокие бактериальные популяции, чем у растений без параклубеньков. В параклубеньках большинство бактерий присутствовало вокруг базальной поверхности модифицированных боковых корневых структур (Фишер и другие, 2000.). Никакого серьезного прорыва в изучении процесса прикрепления и последующей колонизации корней не произошло. Сообщалось лишь об уточнениях предыдущих исследований. Возможно, лучшее понимание генов растений, участвующих во взаимодействии, прольет дополнительный свет на эти ключевые моменты.

Клеточная агрегация как фактор колонизации корней

Агрегация является одним из самых основных явлений, характерных для азоспирилл при колонизации корней. Агрегация в лабораторных условиях/ флокуляции были широко изучены (Башан, Леванони, 1990.; Башан и Хольгин, 1997.), а некоторые факторы были недавно обобщены (Бурдман и другие, 2000б.). Задача заключалась в том, чтобы разработать улучшенный инокулянт для растений, основанный на типичной характеристике *Azospirillum*. Рост *A. brasilense Cd* в среде с высоким содержанием С и N, с фруктозой и хлоридом аммония в качестве источников С и N, индуцировал видимую флокуляцию через 24 часа. Погружение агрегатов в мочевины приводило к их разрушению. При выращивании в среде с низким содержанием С:N через 72 ч клеточные агрегаты не образовывались. Агрегирующие клетки, кроме клеток,

выращенных в среде с низким содержанием С и N, накапливали огромное количество поли-β-гидроксibuтирата, а клеточная оболочка содержала четко определенный плотный электронный слой вне внешней мембраны. Концентрация ЭПС, продуцируемых 4 различными штаммами *A. brasilense*, различающимися по своей способности к агрегации, сильно коррелировала со степенью агрегации (Бурдман и другие, 1998.). Для клеток, выращенных в агрегат-индуцированной среде, белковые фракции наружной мембраны проявляли высокую агрегат специфическую активность, которая сильно коррелировала с содержанием белка. Это говорит о том, что этот белок также участвует в процессе агрегации клеток *A. brasilense* (Бурман и другие, 1999.). ЭПС и капсульный полисахарид *A. brasilense* показали положительную корреляцию между агрегацией и относительным количеством арабинозы. Арабиноза не была обнаружена в полисахаридах мутантных штаммов, у которых была нарушена агрегация или у бактерий, выращенных в среде, не индуцирующей агрегацию. Единственными моносахаридами, способными значительно ингибировать агрегацию при низких концентрациях сахара, были арабиноза и, в меньшей степени, галактоза. Возможно, что остатки арабинозы, присутствующие в ЭПС, участвуют в агрегации *A. brasilense* (Бурдман и другие, 2000а.). Мутанты, у которых отсутствует часть поверхностного полисахарида, характерного для клеток дикого типа, нарушают флокулирующую активность (Блаха и Шранк, 2003.). Были представлены некоторые доказательства того, что лектины участвуют в агрегации клеток. Мутантный штамм *A. brasilense Sp7* с нарушенной лектиновой активностью

проявлял куда меньшую агрегацию клеток, чем его родительский штамм. Предварительная обработка бактериальных клеток гаптенами (L-фукозой и D-галактозой) лектина, расположенного на клеточной поверхности мутанта, ингибировала агрегацию азоспирилл. Взаимодействие лектинов нескольких штаммов *Azospirillum* (*A. brasilense* 75, *A. brasilense* Sp7 и *A. lipoferum* 59b) с полисахаридсодержащими комплексами, выделенными из этих штаммов, не было специфичным, и не было обнаружено межстрессового перекрестного взаимодействия между ЭПС и лектинами азоспирилл (Никитина и др., 2001.).

Данные взаимодействия показывают, что явление агрегации опосредуется белками и полисахаридами, но сам механизм действия пока не ясен. Поскольку агрегацией можно легко манипулировать, это может дать возможность создать лучшие инокулянты азоспирилл.

Физиология бактерии и возможные механизмы, с помощью которых *Azospirillum* воздействует на рост растений.

Несмотря на активные исследования физиологии и молекулярной биологии этих бактерий, их точный механизм воздействия на растения сегодня ненамного яснее, чем и десять лет назад. Существует несколько неоспоримых фактов: бактерии фиксируют азот и продуцируют фитогормоны как в культуре, так и при ассоциации с растением, но перенос этих продуктов ограничен и не всегда обнаруживается. Тем не менее, реакция роста очевидна. Бактерии влияют на метаболические пути растений, включая активность клеточных мембран. Наиболее очевидным результатом инокуляции является изменение морфологии

корневой системы (как положительные, так и отрицательные). Инокулированные растения лучше усваивают минералы и воду.

Для объяснения этих явлений было предложено несколько возможных механизмов, некоторые из которых имели больше экспериментальных данных, чем другие. Тем не менее, нет однозначного согласия относительно того, как именно бактерии влияют на рост растений, каковы основные механизмы или существует ли один основной механизм, ответственный за наблюдаемые эффекты на рост растений и, в частности, на урожайность растений. Эти вопросы являются движущей силой в области исследований азоспирилл. Аддитивная гипотеза, предложенная 13 лет назад, по-видимому, все еще верна. Гипотеза рассматривает несколько механизмов, вместо одного, участвующего в ассоциации. Эти механизмы действуют одновременно или последовательно, причем вклад отдельного механизма менее значим, если оценивать его отдельно. Сумма их активности, индуцированная при соответствующих условиях окружающей среды, приводит к наблюдаемым изменениям в росте растений (Башан и Леванони, 1990.). Сегодня наиболее распространенным объяснением воздействия этих бактерий на растения является выработка фитогормонов, которые изменяют метаболизм и морфологию растения, улучшая усвоение минеральных веществ и воды. Вклад азотфиксации более спорный (см. ниже). Наконец, было выдвинута идея непосредственного воздействия бактерий на мембраны растительных клеток.

Продуцирование фитогормонов.

Azospirillum spp. известны главным образом своей способностью продуцировать растительные гормоны, а также полиамины и аминокислоты в культуре (Туле и другие, 2003.). Среди этих гормонов большую роль могут играть индолы, главным образом 3-индолилуксусная кислота (ИУК) и гиббереллины.

ИУК

Подтверждающие исследования продуцирования ИУК несколькими штаммами *Azospirillum* показали, что синтез зависит от типа питательной среды и наличия триптофана в качестве предшественника. *A. brasilense Cd* синтезировал самый высокий уровень ИУК среди тестируемых штаммов (около 380 мкмоль/л) (Эль-Хавас и Адати, 1999; Радварт и другие, 2002.). рН оказывает значительное влияние на количество вырабатываемого ИУК (Она и другие, 2003.). Оценка химическими методами и ВЭЖХ возможных предшественников (индола, антраниловой кислоты и триптофана) образования ИУК в *A. brasilense Sp245* выявила высокую продуктивность для синтеза триптофана из хорисминовой кислоты и синтеза ИУК из триптофана, из-за чего становится маловероятным выступление в качестве предшественника ИУК по триптофан-независимому пути антраниловую кислоту и индол (Захарова и другие, 1999.). Витамины также могут играть определенную роль в регуляции синтеза ИУК у *A. brasilense*. Очень низкие уровни витаминов группы В, особенно пиридоксина и никотиновой кислоты, увеличивали выработку ИУК у *A. brasilense* (Захарова и другие, 2000.).

Считается, что продуцирование ауксинов азоспириллами играет основную роль в стимулировании роста растений, хотя

в последнее время было мало публикаций о растениях. *A. brasilense* продуцировали большое количество внеклеточной ИУК и триптофола в питательную среду обогащенную триптофаном, предшественником ИУК. Добавление отфильтрованной надосадочной жидкости культуры к корням риса, выращенных в гидропонных резервуарах, по сравнению с необработанными корнями привело к удлинению корней, увеличению площади поверхности и сухого вещества корней, развитию боковых корней и корневых волосков. Более высокие концентрации надосадочной жидкости сильно ингибировали удлинение корней, развитие боковых корней и вызывали узелковидные опухоли на корнях (Эль-Хавас и Адати, 1999.). Аналогично, внеклеточная надосадочная жидкость *A. brasilense Cd*, примененная к растениям сои, индуцировала наибольшее количество корней и увеличивала их длину (Молла и другие, 2001 б.). Инокуляция пшеницы дикими штаммами *A. brasilense Sp245* и *Sp7* приводила к сильному уменьшению длины корней и увеличению образования корневых волос, что характерно для таких инокуляций. Влияние на морфологию корней было дополнительно усилено добавлением триптофана, это можно было имитировать, заменив клетки *Azospirillum* на ИУК (Доббеларе и другие, 1999.). Мутантные *A. brasilense* с низкой продукцией фитогормонов, но с высокой нитрогеназной активностью не усиливали рост корней по сравнению с неинкулированной контрольной группой. Напротив, мутанты с повышенной продукцией фитогормонов существенно влияли на морфологию корней. В целом, увеличение биомассы растений и N₂-фиксации было замечено у штаммов, имеющих

повышенную продукцию индольных соединений (Кунду и другие, 1997.).

Воздействие на параклубеньки корней риса ауксинами 2,4-Д, нафталинуксусной кислотой (НУК) и ИУК усиливало полигалактуроназную активность в корнях при образовании параклубеньков и эндофитной колонизации азоспириллами. При инокуляции азоспириллами может возрасти в небольшой степени полигалактуроназная активность рисовых корней без какого-либо видимого влияния на корневой морфогенез; применение ауксинов, совместно с инокуляцией *Azospirillum*, повышало активности полигалактуозную активность риса корней до высокого уровня, таким образом, продуктивность корней менялась внутри параузелков, которые позже были колонизированы *A. brasilense* (Секар и другие, 1999.).

Одним из эффектов инокуляции *Azospirillum* на метаболизм проростков кукурузы и обыкновенной фасоли было увеличение интенсивности дыхания. Инокуляция отделенных сегментов корня в лабораторных условиях снижала кинетические значения (K_m и V_{max}) β -глюкозидазы, фермента, который может участвовать в высвобождении фитогормонов из конъюгатов, и приводила к снижению общей активности β -глюкозидазы, но более высокому сродству к субстрату специфических β -глюкозидаз (Веддер-Веисс и другие, 1999.).

Гиббереллины.

Было высказано предположение, что благоприятное воздействие *Azospirillum spp.* на растения частично обусловлено выработкой гиббереллинов. Применение гиббереллинов оказывает влияние, аналогичное инокуляции *Azospirillum* – увеличению густоты корневых волосков. При

культивировании штамма *A. lipoferum* USA 5b, продуцирующего гиббереллин, в присутствии глюкозилового эфира или гликозида гиббереллина A20, оба конъюгата подвергались гидролизу. Эти результаты, полученные в лабораторных условиях, подтверждают гипотезу о том, что стимуляция роста растений, вызванная инокуляцией *Azospirillum*, является результатом комбинации как продукции гиббереллина, так и деконъюгации гиббереллин-глюкозид/глюкозилового эфира бактерией (Пикколи и другие, 1997). Влияние водного потенциала или концентрации O₂ на рост и продукцию гиббереллина A₃ (основного гиббереллина, выявленного у *Azospirillum*) у *A. lipoferum* показало, что гиббереллин A₃, продуцируемый каждой культурой, сильно снижается при высоких потенциалах воды или низких концентрациях O₂. При наивысшей концентрации водного потенциала, гиббереллин A₃ был снижен только на 50%, несмотря на 90% снижение числа клеток. Это указывает на увеличение количества гиббереллина A₃, продуцируемого на клетку с увеличением водного потенциала (Пикколи и другие, 1999). Было также высказано предположение об причастности гиббереллина A₃, продуцируемого *Azospirillum* spp., к стимулированию роста кукурузы (Лукангели и Боттини, 1997).

A. brasilense Cd и *A. lipoferum* USA 5b способствовали удлинению корневых оболочек с помощью 2 одиночных генов у гиббереллин-дефицитных карликовых мутантов риса (dy и dx), когда инокулированные проростки снабжались [17, 17-2H₂] гиббереллином A₂₀-глюкозиловым эфиром. Такой рост является результатом метаболизма гиббереллина бактериями в мутантных организмах по генам dx и dy. У мутанта dy

инокуляция обоими штаммами бактерий обратила карликовость в проростках, инкубированных с [17, 17-2H₂] гиббереллином A₂₀, образуя [17, 17-2H₂] гиббереллин A₁. Возможно, что бактериальный фермент, ответственный за данное явление, является 2-оксоглутарат-зависимой диоксигеназой, аналогичной для растений (Кассан и другие, 2001а, б.).

Этилен

В течение большинства фаз роста растений, дозировка продуцируемого этилена минимальна. Этилен играет важную роль в прорастании семян, пробуждая их из покоящегося состояния, однако высокий уровень концентрации этилена ингибирует последующее удлинение корней. Высокий уровень этилена может синтезироваться в ответ на биологические или экологические стрессы, вызывая увядание и старение (Глик и другие, 1999). Контроль уровня этилена, часто путем его снижения, предотвращает значительные экономические потери в сельском хозяйстве. Одним из предшественников синтеза этилена является 1-аминоциклопропан-1-карбоновая кислота (АКК). АКК-дезаминаза-ключевой фермент, обычно встречающийся во многих почвенных микроорганизмах и РСБ, способный разрушать АКК. Таким образом, снижение уровня этилена в растениях можно рассматривать, как имеющий потенциал способ стимулирования роста растений (Глик и другие, 1999). У диких штаммов *Azospirillum spp.* отсутствует АКК-дезаминаза, но тем не менее, некоторые штаммы способны продуцировать этилен.

Модуляция этилена воздействием РСБ может происходить путем деградации предшественника этилена

АКК с помощью АКК-дезаминазы с получением аммиака и α -кетобутирата в качестве побочных продуктов.

Структурный ген АКК-дезаминазы (*acdS*) РСБ *Enterobacter cloacae* UW4 клонировали в плазмиде широкого спектра хозяев pRK415 под контролем *lac*-промотора, а затем переносили в *A. brasilense* Cd и Sp245. Корни проростков рапса и томатов, чувствительных к этилену, были значительно длиннее у растений, привитых трансформантами *A. brasilense*, чем у растений, привитых нетрансформированными штаммами той же бактерии (Хольгин и Глик, 2001г.).

Предположив, что конструкция с геном АКК-дезаминазы под контролем конститутивного промотора, более слабого, чем *lac*-промотор, может оказывать меньшую метаболическую нагрузку на азоспирилл, ген *acdS* был клонирован под контролем промотора гена устойчивости к тетрациклину: трансформанты *A. brasilense* Cd, удерживающие *acdS*, слитые с промотором гена Tet^r, показали более низкую активность АКК-дезаминазы, чем трансформанты с *acdS*, контролируемые *lac*-промотором. Однако, *acdS*, контролируемые промотором гена Tet^r, оказывали меньшую метаболическую нагрузку на Cd-трансформанты *A. brasilense*, чем *acdS*, контролируемые *lac*, что приводило к увеличению синтеза ИУК, скорости роста, выживаемости на поверхности листьев томата и способности стимулировать рост проростков (Хольгин и Глик, 2003).

Влияние на рост растений и урожайность.

В отличие от тепличных исследований влияния *Azospirillum spp.* на рост и урожайность растений, которые доминировали в предшествующей литературе (Башан и

Хольгин, 1997а г.), большинство современных докладов включали исследования в естественных условиях как готовность их перехода к коммерциализации. Сообщается о 3х выдающихся явлениях, таких как: 1) инокуляция видов растений, отличных от злаков. Существует внушительное количество примеров, демонстрирующих способность к инокуляции этой бактерией более чем у сотни видов незлаковых растений. Несмотря на то, что, Азоспириллум был первоначально выделен из зерновых культур, и большая часть первоначальной инокуляции была сделана также на зерновых культурах (Башан и Леванони, 1990г.), видов, не являющихся злаками и успешно инокулированных азоспириллумом, существует больше, чем злаков (Башан и Хольгин, 1997а г.; таблицы А1 и В1). В этом обзоре предлагалось рассматривать Азоспириллум в целом как бактерию, способствующую росту растений, а не как стимулятор роста злаковых. 2) По-видимому, во многих случаях инокуляция сокращала использование химических удобрений, особенно азота, на 20-50% и давала лучшие результаты при внесении органических удобрений. 3) Во многих развивающихся странах инокуляция увеличивает соотношение вложений и прибыли.

Влияние совместной инокуляции с другими микроорганизмами на рост растений и урожайность.

Наиболее заметным явлением при инокуляции азоспирилл, как и в начале 1990-х годов (Башан и Хольгин ,1997а, б), является то, что инокуляция более успешна и выгодна, когда другие микроорганизмы совместно инокулируются с азоспириллами. Инокулированные консорциумы, по-видимому, работают лучше, когда

объединяются фосфатсолюбилизирующие бактерии, азотобактерии, ризобии, бациллы и ВАМ грибы, возможно, помогая росту друг друга за счет синергического обеспечения питательными веществами, удалению ингибирующих продуктов и, в процессе, повышению способности растений расти лучше. Хотя большинство механизмов, с помощью которых совместная инокуляция влияет на рост растений, пока неизвестны, по-видимому, совместная инокуляция позволяет растениям достичь более сбалансированного питания и (или) улучшить усвоение питательных веществ. В особенности увеличение поглощения минеральных удобрений, сокращение использования азотных и фосфорных удобрений на 25-50%, увеличение доступного NPK из почвы, улучшение качественных характеристик урожая, более высокий чистый оборот и лучшее соотношение затрат и выгод. Оказалось, что во многих тестах на инокуляцию, особенно в развивающихся странах, в последнее десятилетие выбиралась именно совместная инокуляция. Штаммы с лучшими характеристиками и лучшими носителями инокулянта будут предпочтительны для будущего способа применения *Azospirillum* в естественных условиях.