

УДК 58.084.1:58.071

*С.Б. Оразова, Ф. Кариева, А. Елеубек, Б. Кайрат

НИИ проблем экологии, Казахский национальный университет им. аль-Фараби, г. Алматы, Казахстан

*E-mail: Saltanat.Orazova@kaznu.kz

Влияние инокуляции эндомикоризными грибами и микроводорослями на некоторые физиолого-биохимические параметры пшеницы

В статье исследуется влияние инокуляции эндомикоризными грибами рода *Glomus* (*G. etunicatum* Becker et Gerdemann, *G. intraradices* Schenck et Smith, *G. claroideum* Schenck et Smith.) и микроводорослями (*Chlorococcum sp.*, *Anabaenopsis sp.*, *Anabaena cylindrospora*, *Anabaena laxa*, *Pseudoanabaena sp.*) на рост проростков, сухой вес, содержание белка, активность нитратредуктазы 45-дневных растений пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Богарная 56. Показано, что использование микроводорослей *A. laxa* и *Pseudoanabaena sp.* является перспективным с точки зрения создания альго-микобионтных ассоциаций, т.к. эти виды оказали положительное влияние на физиолого-биохимические параметры пшеницы в лабораторных условиях.

Ключевые слова: пшеница, эндомикоризные грибы, микроводоросли, инокуляция.

S.B. Orazova, F. Karieva, A. Eleubek, B. Kairat

Inoculation effects endomycorrhizal fungi and microalgae on some physiological and biochemical parameters of wheat

In the article was studied the effect of inoculation endomycorrhizal fungi of *Glomus* (*G. etunicatum* Becker et Gerdemann, *G. intraradices* Schenck et Smith, *G. claroideum* Schenck et Smith.) and microalgae (*Chlorococcum sp.*, *Anabaenopsis sp.*, *Anabaena cylindrospora*, *Anabaena laxa*, *Pseudoanabaena sp.*) the growth of seedlings, dry weight, protein content, nitrate reductase activity of 45-day plant wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties of Bogarnaya 56. It is shown that the use of microalgae *A. laxa* and *Pseudoanabaena sp.* is perspective for creating algo-, mycobionts associations, because these species have a positive influence on physiological and biochemical parameters of wheat in the laboratory.

Key words: wheat, endomycorrhizal fungi, microalgae, inoculation.

С.Б. Оразова, Ф. Кариева, А. Елеубек, Б. Кайрат

Эндомикоризалық саңырауқұлақтар және микробалдырлармен инокуляциясының бидайдың физиологиялық және биохимиялық көрсеткіштеріне әсері

Мақалада *Glomus* туысына (*G. etunicatum* Becker et Gerdemann, *G. intraradices* Schenck et Smith, *G. claroideum* Schenck et Smith.) жататын эндомикоризалық саңырауқұлақтар және микробалдырлармен (*Chlorococcum sp.*, *Anabaenopsis sp.*, *Anabaena cylindrospora*, *Anabaena laxa*, *Pseudoanabaena sp.*) инокуляциясының Богарная 56 бидай сортының өскіндерінің өсуіне, 45 күндік өсімдіктердің құрғақ салмағы, жалпы белок мөлшері мен нитратредуктаза белсенділігіне әсері анықталды. *A. laxa* және *Pseudoanabaena sp.* микробалдырлардың пайдалануы болашағы бар екендігі көрсетілді, себебі зертханалық жағдайында бидайдың физиологиялық және биохимиялық көрсеткіштеріне оң әсері белгіленді.

Түйін сөздер: бидай, эндомикоризалық саңырауқұлақтар, микробалдырлар, инокуляция.

По некоторым оценкам более 70% видов покрытосеменных растений вступают в симбиотические отношения с грибами, образуя арбускулярную микоризу [1]. В такой ассоциации грибы способны улучшать обеспеченность растений

водой, микро- и макроэлементами, особенно фосфором и азотом. Микориза защищает растения от фитопатогенов и способствует переживанию стрессовых условий как за счет лучшей обеспеченности ресурсами питания и активации

иммунитета, так и посредством прямого подавления патогенов [2-3].

Популяция микроводорослей является важной составляющей почвенного биоценоза и представлена 4 классами: цианофита, хлорофита, ксантофита, бацилариофита, наиболее распространенными являются классы синезеленые и зеленые микроводоросли [4]. Фотосинтезирующие микроводоросли играют ключевую роль в биотрансформации почвы. Продукты метаболизма микроводорослей могут оказывать стимулирующее действие на рост и развитие спор микоризных грибов и растений.

Целью работы являлось изучение действий микроводорослей, показавших себя перспективными с точки зрения создания альго-микобионтных ассоциаций, на физиолого-биохимические параметры пшеницы в лабораторных условиях.

Материалы и методы

В качестве растения-хозяина использовалась пшеница (*Triticum aestivum* L.) сорта Богарная 56, микокомпонента – эндомикоризные грибы рода *Glomus*: *G. etunicatum* Becker et Gerdemann, *G. intraradices* Schenck et Smith, *G. claroideum* Schenck et Smith., альгокомпонента – 5 штаммов микроводорослей: *Chlorococcum* sp., *Anabaenopsis* sp., *Anabaena cylindrospora*, *Anabaena laxa*, *Pseudoanabaena* sp. Инокуляция спорами грибов и микроводорослями проводилась в начале эксперимента в объеме по 5 мл. В эксперименте использовались следующие варианты: 1) растения, выращенные без добавления микроводорослей и микоризных грибов (контроль), 2) растения, выращенные с добавлением микоризных грибов (контроль + микориза), 3) растения, выращенные с добавлением микроводорослей, 4) растения, выращенные с добавлением микроводорослей и микоризных грибов.

Растения выращивались на смеси предварительно стерилизованного песка, вермикулита, почвогрунта «Фаско» (г. Химки, Россия) (1:1:3, по объему) в 0,8 л горшках при температуре 20-

25°C, освещенности 2000 Лк, фотопериоде 11 ч / сутки в течение 45 дней. Биологическая повторяемость эксперимента трехкратная.

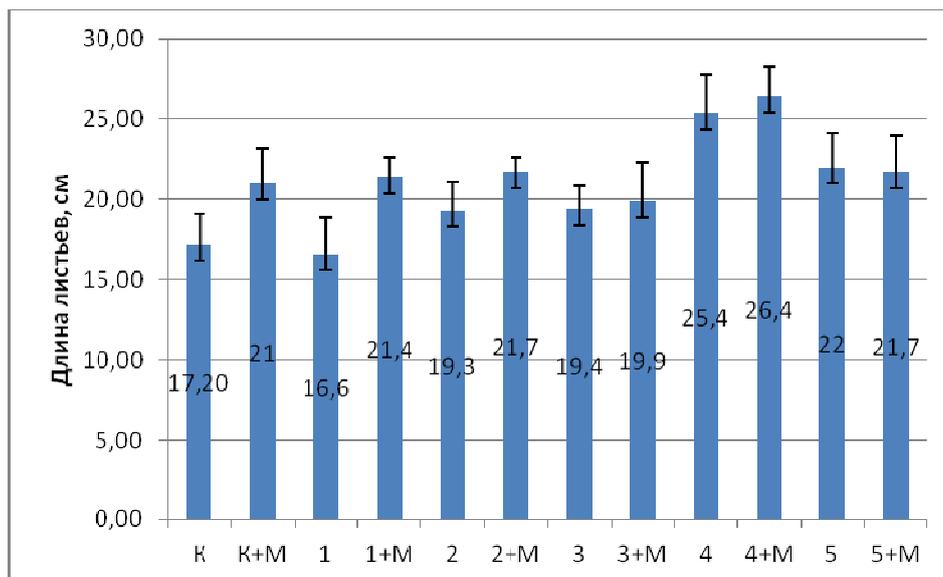
Для определения сухого остатка растений брались срединные части корней и побегов длиной 5 см и сушились до постоянного веса при 105°C. Определение белка проводилось по методу Лоури после часовой экстракции 10% раствором гидроксида натрия [5, с. 275]. Активность нитратредуктазы определялась по методу [5, с. 61] и выражается в мкг нитрит-ионов, образовавшихся за 30 мин при 37°C на 100 мг белка.

Результаты и их обсуждение

На рисунке 1 представлены данные по влиянию предобработки семян суспензией 5 видов микроводорослей на рост проростков пшеницы сорта Богарная 56 на 7 сутки выращивания. Среднее значение контрольных растений составляло 17,2±2,5 см. В опытных вариантах выявлено достоверное стимулирование роста проростков на 48% к контролю при предобработке семян суспензией *Pseudoanabaena* sp. В трех вариантах (*Chlorococcum* sp., *A. cylindrospora* и *A. laxa*) длина проростков пшеницы была выше контрольного значения на 12, 13 и 28%, соответственно.

Таким образом, в течение первых 7 дней выращивания можно отметить стимулирующее действие суспензии микроводорослей на рост проростков пшеницы, которое увеличивает прирост надземной биомассы в среднем на 25%.

Наилучшим партнером для таких ассоциированных инокулянтов по результатам предварительного опыта являются синезеленые водоросли, которые поддерживают других партнеров симбиотического консорциума в силу своих специфических особенностей. Большим функциональным преимуществом синезеленых водорослей по сравнению с представителями других отделов является их способность к азотфиксации и экскреции различных биологически активных соединений.



1 – *Anabaenopsis sp.*, 1+M – *Anabaenopsis sp.* + микориза,
 2 – *Chlorococcum sp.*, 2+M – *Chlorococcum sp.* + микориза,
 3 – *A.cylindrospora*, 3+M – *A.cylindrospora* + микориза,
 4 – *Pseudoanabaena sp.*, 4+M – *Pseudoanabaena sp.* + микориза
 5 – *A. laxa*, 5+M – *A. laxa* + микориза

Рисунок 1 – Влияние предобработки семян пшеницы суспензией микроводорослей на длину листьев 7-дневных проростков

Сухое вещество растений на 90-95% представлено органическими соединениями – белками и другими азотистыми веществами, углеводами (сахарами, крахмалом, клетчаткой, пектиновыми веществами), жирами [6]. Проведенные нами

исследования по изучению влияния ассоциатов микроводорослей и эндомикоризных грибов на ростовые параметры пшеницы показали, что внесение ассоциатов приводило к повышению исследованных ростовых параметров (рисунок 2).



1 2 3 4 5 6 3 4
 1 – *Pseudoanabaena sp.*, 2 – *Pseudoanabaena sp.* + микориза, 3 – Контроль,
 4 – Контроль + микориза, 5 – *Anabaena laxa*, 6 – *Anabaena laxa* + микориза

Рисунок 2 – Влияние инокуляции микроводорослями и спорами микоризных грибов на рост 45-дневных растений пшеницы

На рисунке 3 представлены данные по изучению влияния инокуляции ассоциацией микоризных грибов рода *Glomales* и 5 культур микроводорослей на сухой вес надземной и подземной части растений пшеницы после 45 дней вегетационного опыта. Анализ полученных результатов показал, что инокуляция пшеницы ассоциатами микоризных грибов рода *Glomales* и цианобактерий *A. laxa* и *Pseudoanabaena sp.* стимулирует рост растений на 55,7 и 20% по сравнению с контрольными микоризными образцами. Стиму-

лирующим действием обладает и предобработка семян пшеницы суспензиями этих водорослей, т.к. сухая масса растений в процентах по отношению к контролю оказалась выше на 24,5 и 38,8%. Остальные исследованные ассоциаты обладали ингибирующим действием. К примеру, самые низкие значения отмечены при использовании цианобактерии *A. cylindrospora* и зеленой протокковой микроводоросли *Chlorococcum sp.*, где сухой вес составил всего 48,6%, что практически в 2 раза ниже контрольных значений (таблица 1).

Таблица 1 – Влияние инокуляции микроводорослями и спорами микоризных грибов на сухую массу 45-дневных растений пшеницы

Вариант опыта	Сухая масса растений в процентах к контролю, %
Контроль	100
Контроль + микориза	100
<i>Anabaenopsis sp.</i>	89,8
<i>Anabaenopsis sp.</i> + микориза	84,3
<i>Chlorococcum sp.</i>	98,0
<i>Chlorococcum sp.</i> + микориза	48,6
<i>A. cylindrospora</i>	89,8
<i>A. cylindrospora</i> + микориза	48,6
<i>Pseudoanabaena sp.</i>	138,8
<i>Pseudoanabaena sp.</i> + микориза	140,0
<i>A. laxa</i>	124,5
<i>A. laxa</i> + микориза	155,7

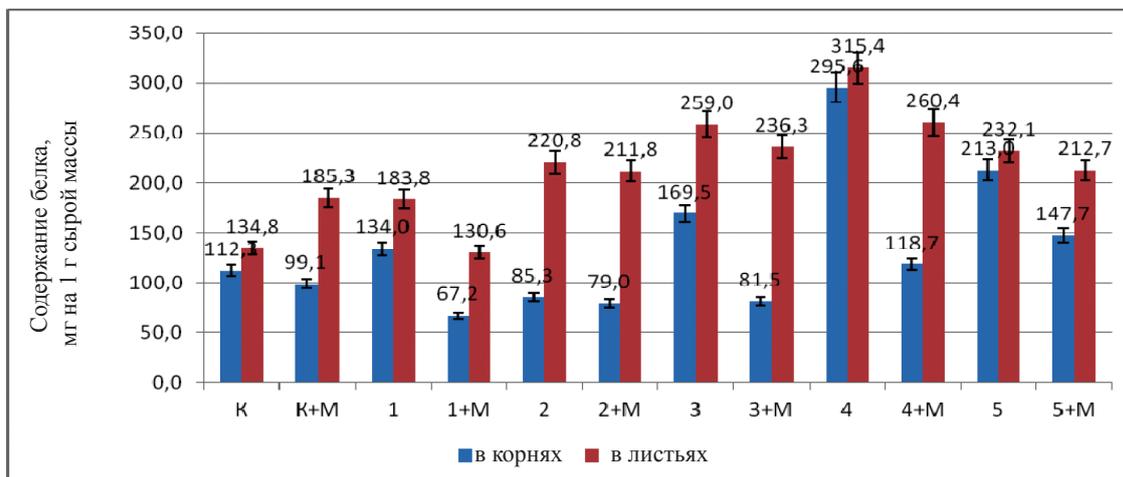
Таким образом, установлено, что инокуляция микоризными грибами рода *Glomales* и цианобактериями *A. laxa* и *Pseudoanabaena sp.* стимулирует рост растений пшеницы, увеличивая сухой вес опытных растений по сравнению с контролем.

Белки играют решающую роль во всех процессах обмена веществ и выполняют структурные и каталитические функции, кроме того, являются также одним из основных запасных веществ растений. Содержание белков в вегетативных органах растений обычно составляет 5-30% их массы. В составе белков находится подавляющая доля азота вегетативных органов большинства растений (75-90%) [6].

На рисунке 3 представлены результаты исследований по изучению влияния инокуляции ассоциацией микоризных грибов рода *Glomales* и 5 культур микроводорослей на содержание общего белка в надземной и подземной части растений пшеницы после 45 дней вегетационного опыта. Установлено, что инокуляция ассоциатами микоризных грибов и цианобактерий *A. laxa* и *Pseudoanabaena sp.* повышает содержание белковых веществ и в листьях и в корнях 45-дневных растений пшеницы (212,7 и 147,7 мг/г сырой массы; 260,4 и 118,7 мг/г сырой массы, соответственно) по сравнению с контролем. Необходимо отметить, что содержание белка в листьях оказалось выше, чем в корнях, что можно объяснить

высокой каталитической активностью по сравнению с корнем. Так, при предобработке семян суспензией *Chlorococcum sp.* содержание белка оказалось выше в 2,6 раза в листьях, чем в корнях. При использовании суспензии *Pseudoanabaena sp.* эта разница оказалась незначительной, содер-

жание белка составило 295,6 и 315,4 мг/г сырого веса. Отсутствие эффекта влияния ассоциатов микоризных грибов и трех оставшихся микроводорослей (*Anabaenopsis sp.*, *Chlorococcum sp.*, *A.cylindrospora*) можно объяснить недостаточностью использованных концентраций.



1 – *Anabaenopsis sp.*, 1+ М – *Anabaenopsis sp.* + микориза, 2 – *Chlorococcum sp.*, 2+М – *Chlorococcum sp.* + микориза, 3 – *A.cylindrospora*, 3+М – *A.cylindrospora* + микориза, 4 – *Pseudoanabaena sp.*, 4+М – *Pseudoanabaena sp.* + микориза, 5 – *A. laxa*, 5+М – *A. laxa* + микориза

Рисунок 3 – Влияние инокуляции микроводорослями и спорами микоризных грибов на содержание белка в листьях и корнях пшеницы

Таким образом, инокуляция микоризными грибами рода *Glomales* и цианобактериями *A. laxa* и *Pseudoanabaena sp.* повысила содержание общего белка в листьях и корнях 45-дневных растений пшеницы по сравнению с контролем в среднем в 1,3 раза.

Растения способны усваивать азот в виде нитратов, аммония, мочевины, аминокислот и молекулярного. Преобладание формы азота в питании растения зависит от его вида, типа почв, погодных условий, системы земледелия и антропогенного воздействия на окружающую среду. В большинстве окультуренных почв NO_3 является преобладающей формой минерального азота, тогда как NH_4 доминирует в условиях, когда нитрификация подавлена, например, при затоплении почв или снижении температуры [7].

Ассимиляция нитратов и транспортировка их в тканях растений – физиологический процесс, обусловленный видовыми и биологиче-

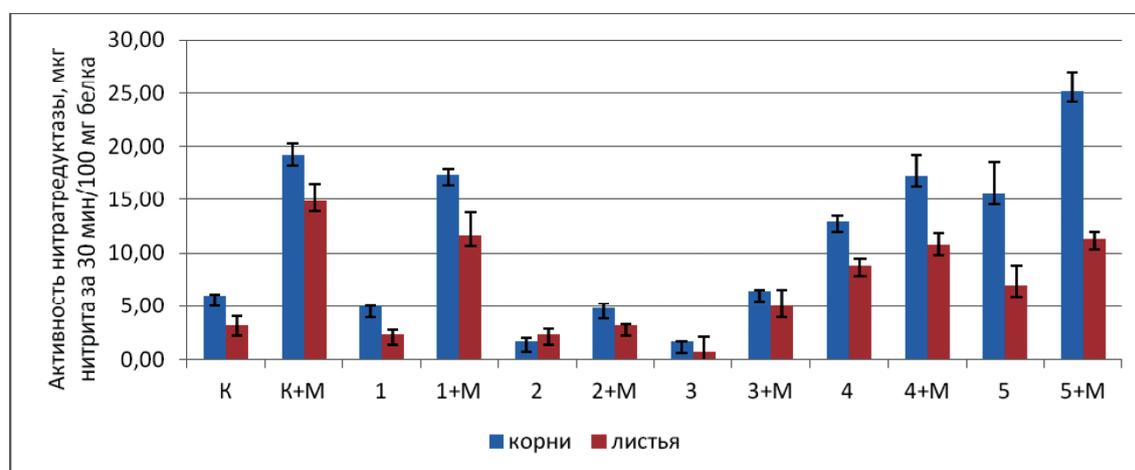
скими особенностями растений. Первым ферментом на пути восстановления нитратов до аммиака является нитратредуктаза. Именно активность этого фермента определяет накопление азота в растениях [7,8]. Вклад органов в восстановление нитратов в растении и относительная доля их в этом процессе сильно варьирует [9]. Большинство растений способны редуцировать нитраты как в корнях, так и в органах надземной части [10]. В связи с вышеизложенным, в следующей серии экспериментов нами исследована активность нитратредуктазы в листьях и корнях 45-дневных растений пшеницы после инокулирования микоризными грибами рода *Glomales* и 6 видами микроводорослей. Результаты представлены на рисунке 4.

Необходимо отметить, что практически во всех вариантах опыта активность фермента в корнях оказалась выше, чем в листьях. Так, в растениях, выращенных под действием мико-

ризных грибов и цианобактерии *A. laxa* различие составило 13,85 мкг нитрита за 30 мин / 100 мг белка (25,15 и 11,3, соответственно). Кроме этого, в микоризных растениях активность нитратредуктазы оказалась выше, чем не микоризных. К примеру, в контрольном варианте средняя активность микоризных растений составило 12,2, а в не микоризных – 4,59 мкг нитрита за 30 мин / 100 мг белка.

Инокуляция спорами микоризных грибов и цианобактериями *Pseudoanabaena sp.* и *A. laxa* стимулировала активность исследованного фер-

мента по сравнению с контролем и другими видами микроводорослей. К примеру, активность нитратредуктазы в корнях опытных растений, выращенных с применением *Pseudoanabaena sp.*, выросла с 5,99 в контроле до 12,98 мкг нитрита за 30 мин / 100 мг белка. Инфицирование растений микоризными грибами также привело к повышению активности фермента и в листьях, и корнях при использовании *A. laxa*, к примеру, в корнях активность увеличилась в 1,7 раза по сравнению с контрольными микоризными растениями.



1 – *Anabaenopsis sp.*, 1+M – *Anabaenopsis sp.* + микориза, 2 – *Chlorococcum sp.*, 2+M – *Chlorococcum sp.* + микориза, 3 – *A.cylindrospora*, 3+M – *A.cylindrospora* + микориза, 4 – *Pseudoanabaena sp.*, 4+M – *Pseudoanabaena sp.* + микориза, 5 – *A. laxa*, 5+M – *A. laxa* + микориза

Рисунок 4 – Влияние инокуляции микроводорослями и спорами микоризных грибов на активность нитратредуктазы в листьях и корнях пшеницы

Усвоение нитратов растениями – сложный процесс, подверженный значительному влиянию внешних факторов среды. Среди них особое место занимают условия питания растений, освещённость, pH почвенной среды, температура, концентрация солей в питательной среде. Реакция различных видов растений на изменение этих факторов имеет как общие, так и специфические особенности. Это связано как с видовыми особенностями растений, так и с фазой их развития. При этом происходит не только изменение общей нитрат-восстанавливающей способности, но и меняется вклад органов растений в этот процесс.

Таким образом, инокуляция микоризными

грибами рода *Glomales* и цианобактериями *A. laxa* и *Pseudoanabaena sp.* повысила активность нитратредуктазы в листьях и корнях 45-дневных растений пшеницы по сравнению с контролем в среднем на 34%.

Микоризная инфекция – сложное биологическое явление, в результате которого два разнородных организма (растение и гриб) образуют определенные микосимбиотические структуры и взаимно влияют друг на друга в процессе питания. Изучение динамики микоризообразования показало, что первичное заражение корней грибами начинается с фазы 3 – 4-х настоящих листьев, когда формируются боковые корни второго порядка. В корень гифы гриба могут прони-

кать через эпидермальные клетки, реже – через корневые волоски. В начальные стадии развития микоризный гриб в коре корня встречается в виде гиф и небольшого количества арбускул. В последующие фазы количество гриба в тканях возрастает: значительно увеличивается число арбускул, появляются везикулы. Арбускулы являются местом обмена фосфатов и углеводов между растением-хозяином и эндифитом. Обычная функция везикул запасочная. В период зрелости везикул в них скапливается много липидов и минеральных элементов, а при формировании эндифитного мицелия его содержание уменьшается [1, 2].

При микроскопировании во всех изученных образцах пшеницы, выращенных с добавлением спор эндомикоризных грибов, были обнаружены структуры, характерные для арбускулярной микоризной инфекции: несептированные гифы, везикулы, арбускулы и клетки с «зернистой массой» – продуктами переваривания гриба растением-хозяином. Несептированные гифы гриба-микоризообразователя характеризовались как

линейным залеганием (характерным для межклеточной локализации), так и не линейным: образовывали изгибы, петли, клубки гиф. Выявленные везикулы характеризовались округлой, овальной формой, вместе с тем были выявлены везикулы неправильной формы, некоторые имели выросты. Очевидно, что некоторые случаи изменения формы везикул могут быть объяснены местом их залегания и близостью клеточных стенок растения-хозяина, что и вызывает их деформацию.

Изучение интенсивности микоризной инфекции образцов корневых систем пшеницы показало, что добавление суспензии микроводорослей приводило к увеличению данного показателя во всех вариантах опыта. Данные представлены в таблице 2, при этом наибольшая интенсивность микоризной инфекции отмечается при добавлении суспензий *Pseudoanabaena sp.* и *A. laxa*. Так, по отношению к контролю интенсивность повысилась на 83% при использовании суспензии *A. laxa*, а в случае с *Pseudoanabaena sp.* – на 75%.

Таблица 2 – Интенсивность микоризной инфекции в корнях 45-дневных растений пшеницы после инокуляции микроводорослями и спорами микоризных грибов

Вариант опыта	Интенсивность микоризной инфекции, баллы
Бакылау	1,10±0,01
<i>Anabaenopsis sp.</i>	1,44±0,06
<i>Chlorococcum sp.</i>	1,20±0,08
<i>A. cylindrospora</i>	1,79±0,01
<i>Pseudoanabaena sp.</i>	1,92±0,03
<i>A. laxa</i>	2,01±0,07

Микроскопирование образцов корневых систем растений пшеницы, выращенных в условиях лабораторного эксперимента, выявило в коре корня структуры эндомикоризных грибов во всех вариантах эксперимента с внесением инокулята грибов-микоризообразователей. Это указывает на то, что заражение корней растений, проведенное в лабораторных условиях, прошло успешно, и все корни растений были заражены грибами, образующими арбускулярную микоризу. Изучение влияния суспензий микроводорос-

лей на интенсивность микоризации показало, что все исследованные виды повысили степень микоризации в среднем в 1,5 раза.

Таким образом, нами показано, что использование микроводорослей *A. laxa* и *Pseudoanabaena sp.* является перспективным с точки зрения создания альго-микобионтных ассоциаций, т.к. эти виды оказали положительное влияние на физиолого-биохимические параметры пшеницы сорта Богарная 56 в лабораторных условиях.

Литература

- 1 Brundrett M.C. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis // *Plant and Soil*. – 2009. – V. 320. – P. 37-77.
- 2 Pozo M.J., Azcon-Aguilar C. Unraveling mycorrhizainduced resistance // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2007. – V. 10. – P. 393-398.
- 3 Sikes B.A., Cottenie K., Klironomos J.N. Plant and fungal identity determines pathogen protection of plant roots by arbuscular mycorrhizas // *J. Ecol.* – 2009. – V. 97. – P. 1274-1280.
- 4 Блинов В.А., Буршина С.Н., Шапулина Е.А. Биологическое действие эффективных микроорганизмов (обзорная статья) // Биологические препараты. Сельское хозяйство. Экология: практика применения / сост.: Т.А. Костенко, В.К. Костенко; под ред. П.А. Кожевина – Москва: ЭМ-Кооперация, 2008. – 347 с.
- 5 Ермаков А.И., Арасимович В.В., Смирнова-Иконникова М.И., Ярош Н.П., Луковникова Г.А. Методы биохимического исследования растений. – Л.: Колос, 1972.- 456 с.
- 6 Агрохимия /под ред. Смирнов П.М., Муравин Э.А. – М.: Наука, 1986. – 387 с.
- 7 Campbell W.H. Structure and function of eukaryotic NAD(P)H:nitrate reductase // *CMLS, Cell. Mol. Life Sci.*, 2001. – V. 58. – P. 194-204.
- 8 Yamasaki H., Sakihama Y. Simultaneous production of nitric oxide and peroxynitrite by plant nitrate reductase: in vitro evidence for the NR-dependent formation of active nitrogen species // *FEBS Letters*. – 2000. – V. 468. – P. 89-92.
- 9 Kaiser W.M, Huber S.C. Post-translational regulation of nitrate reductase: mechanism, physiological relevance and environmental triggers // *J. Exp. Bot.* – 2001. – V. 52. – P. 1981-1989.
- 10 Kaiser W.M., Weiner H., Huber S.C. Nitrate reductase in higher plants: A case study for transduction of environmental stimuli into control of catalytic activity // *Physiologia Plantarum*.- 1999. – V. 105. – P. 385-390.

References

- 1 Brundrett M.S. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis // *Plant and Soil*. – 2009. – V. 320. – P. 37-77.
- 2 Pozo M.J., Azcon-Aguilar C. Unraveling mycorrhizainduced resistance // *Curr. Opin. Plant Biol.* – 2007. – V. 10. – R. 393-398.
- 3 Sikes B.A., Cottenie K., Klironomos J.N. Plant and fungal identity determines pathogen protection of plant roots by arbuscular mycorrhizas // *J. Ecol.* – 2009. – V. 97. – P. 1274-1280.
- 4 Blinov V.A., Burshina S.N., Shapulina E.A. Biologicheskoe dejstvie jeffektivnyh mikroorganizmov (obzornaja stat'ja) // Biologicheskie preparaty. Sel'skoe hozjajstvo. Jekologija: praktika primenenija / sost.: T.A. Kostenko, V.K. Kostenko; pod red. P.A. Kozhevina – Moskva: JeM-Kooperacija, 2008. – 347 p.
- 5 Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Smirnova-Ikonnikova M.I., Jarosh N.P., Lukovnikova G.A. Metody biokhimicheskogo issledovanija rastenij. – L.: Kolos, 1972.- 456 p.
- 6 Agrohimiya / Smirnov P.M., Muravin Je.A. – M.: Nauka, 1986. – 387 p.
- 7 Campbell W.H. Structure and function of eukaryotic NAD(P)H:nitrate reductase // *CMLS, Cell. Mol. Life Sci.*, 2001. – V. 58. – P. 194-204.
- 8 Yamasaki H., Sakihama Y. Simultaneous production of nitric oxide and peroxynitrite by plant nitrate reductase: in vitro evidence for the NR-dependent formation of active nitrogen species // *FEBS Letters*. – 2000. – V. 468. – P. 89-92.
- 9 Kaiser W.M, Huber S.C. Post-translational regulation of nitrate reductase: mechanism, physiological relevance and environmental triggers // *J. Exp. Bot.* – 2001. – V. 52. – P. 1981-1989.
- 10 Kaiser W.M., Weiner H., Huber S.C. Nitrate reductase in higher plants: A case study for transduction of environmental stimuli into control of catalytic activity // *Physiologia Plantarum*.- 1999. – V. 105. – P. 385-390.