

А. К. ПАНОСЯН, В. Г. НИКОГОСЯН

К ВОПРОСУ О НАЛИЧИИ АЗОТФИКСАТОРОВ В ЛИШАЙНИКАХ

В данной статье мы хотим дать некоторые сведения о возможности роста и развития азотобактера в лишайниках или о причинах его отсутствия, поскольку по этому вопросу нет единого мнения. Часть ученых [1—4, 6, 8, 16] утверждает, что азотобактер не только развивается в лишайнике, но и является третьим симбионтом этого организма, играя при этом важную роль в регулировании азотного питания лишайника. Другая же часть ученых [5, 7] указывает на отсутствие азотобактера в лишайниках, поскольку многие из них являются антагонистами к азотобактеру. Так, Н. А. Красильников [9], подтверждая отсутствие азотобактера в лишайниках, отмечает, что лишайники населены такими олигонитрофильными бактериями, которые способны ассимилировать азот атмосферы и этим способствовать азотному питанию лишайников. Таким образом, вопрос о наличии или отсутствии азотобактера в лишайниках нуждается в новых подтверждениях. Исходя из этого, мы провели многосторонние исследования для выяснения возможности роста и развития азотобактера в лишайниках. С этой целью изучали различные виды лишайников и характер среды, чтобы выявить значение отдельных факторов среды (температура, влажность, состав субстрата, его реакция и т. д.) на азотобактер.

Для выяснения особенностей развития азотобактера в лишайниках разных видов, распространенных в Армении, мы сочли целесообразным в первую очередь изучить степень распространения лишайников в различных экологических условиях. Были изучены видовой состав и группировки лишайников, растущих как в низменных (равнина), так и в предгорных и горных районах Армении. Результаты этих исследований опубликованы в наших работах [10—13]. Как показали исследования, группировки лишайников, растущих на скалах и породах низменных районов, состоят из ограниченного количества видов, и что важно, они же в основном являются разновидностями определенных лишайников, растущих в предгорных и горных районах, лишь с той разницей, что последние в низменных районах скудны и обладают слабой пигментацией.

Видовое разнообразие в основном более заметно в условиях предгорных и горных районов, особенно у лишайников, растущих на коре деревьев. Видовой состав лишайников, растущих на лесных скалах и породах, менее разнообразен по сравнению с видовым составом лишайников, растущих на коре деревьев в той же местности, но более разно-

образен по сравнению с видовым составом лишайников открытых местностей (при отсутствии леса).

После выяснения видового состава лишайников Армении, мы начали изучать возможности развития азотобактера в лишайниках разных видов. С этой целью мы отбирали цельные образцы многих, хорошо нам известных, лишайников в разное время года и в различных экологических условиях. Образцы собирали в большие стерильные пробирки. Одновременно были взяты образцы из скал и пород, на которых лишайники отсутствовали. Чтобы выяснить возможность случайного попадания азотобактера в лишайники, исследовали микроорганизмы воздуха. Для выявления азотобактера в лишайниках из взятых образцов производили посев на среде Эшби, для чего слоевище каждого лишайника было разделено на три части: верхний коровой слои, сердцевину и нижний ризондальный слой. Кусочки из каждой части были помещены в чашки Петри на агаризованную пластинку, после чего чашки 7—10 дней хранились в термостате при температуре 28—30°C, а затем учитывали характер роста азотобактера, образованного вокруг каждого кусочка (табл. 1).

Таблица 1

Распространение азотобактерии в различных лишайниках, породах и в воздухе

Виды лишайников	В верхнем коровом слое	В среднем слое	В нижнем слое или под ризондами	На породе данной местности без лишайника	В воздухе над данной породой
<i>Lecanora trutulosa</i> . . .	—	—	—	—	—
" <i>muralis</i> . . .	—	—	+	—	—
" <i>rubina</i> . . .	—	—	—	—	—
" <i>melanophthalma</i>	—	—	—	—	—
<i>Lecidea aenea</i> . . .	—	—	+	—	—
<i>Parmelia prolixa</i> . . .	—	—	+	—	—
" <i>moliuscule</i> . . .	—	—	+	—	—
" <i>conspersa</i> . . .	—	—	—	—	—
" <i>capitata</i> . . .	—	—	—	—	—
<i>Ramalina strepsilis</i> . . .	—	—	—	—	—
" <i>polymorpha</i> . . .	—	—	—	—	—
" <i>polinaria</i> . . .	—	—	—	—	—
" <i>scoparia</i> . . .	—	—	—	—	—
<i>Caloplaca elegans</i> . . .	—	—	—	—	—
<i>Cytophora cylindrica</i> . . .	—	—	—	—	—
" <i>vellea</i> . . .	—	—	—	—	—
" <i>cinerascens</i> . . .	—	—	—	—	—
<i>Cornicularia normoerica</i>	—	—	—	—	—
<i>Diploschistes scruposus</i>	—	—	—	—	—
<i>Candelariella vitellina</i> . . .	—	—	+	—	—

Примечание — обозначает отсутствие азотобактера.

 + обозначает присутствие

Данные табл. 1 показывают, что на подавляющем большинстве лишайников азотобактер не обнаружен. Он обнаружен лишь на лишайниках, принадлежащих к видам *Lecanora muralis*, *Lecidea aenea*, *Parmelia prolixa*, *Parmelia moliuscule* и *Candelariella vitellina* и то только на ризондальных частях, т. е. на выветренной биологическим путем материнской скале, или же в новообразующихся «почвенных» частицах,

Интересно отметить, что азотобактер содержит те разновидности вышеупомянутых видов лишайников, которые растут на скалах и породах, распространенных в основном в низменных и, частично, в предгорных районах. Поверхность скал и пород без лишайников, а также воздух окружающей местности не содержат азотобактера даже в том случае, когда в культурной поливной бурой и в карбонатной каштановой почве, а также в известковом черноземе азотобактер широко распространен [14—15]. Вероятно, не во всех видах лишайников создаются соответствующие условия для развития азотобактера. В частности, на поверхности лишайников и даже внутри их слоевища необходимые факторы для роста азотобактера отсутствуют. Все виды лишайников, растущих на коре деревьев, не содержат азотобактера. Развивающийся в ризондальных частях некоторых видов лишайников, азотобактер в основном принадлежит к виду *Azotobacter chroococcum*. Наши исследования в этом направлении показали, что количество антигонистических по отношению к азотобактеру видов лишайников более ограничено, чем количество тех видов, которые безразличны к азотобактеру. Немало даже таких видов лишайников, которые благоприятствуют развитию азотобактера. Для определения антагонистических свойств разных видов лишайников, распространенных в Армении, по отношению к азотобактеру, а также для выявления их способности к стимуляции развития азотобактера, проведены следующие исследования. В одном случае мы брали цельное слоевище лишайника, в другом — мелкие кусочки, полученные в стерильной ступке, в третьем — водную эмульсию, полученную в результате добавления стерильной воды к измельченным кусочкам лишайников. Половина испытанных образцов была оставлена без изменения, а другая часть стерилизовалась в автоклаве при 1 ат, в течение 15 мин. Отдельные кусочки стерильных и нестерильных образцов помещали в чашки Петри на агаризованную пластинку, засеянную азотобактером. Чашки выдерживали 7—10 дней при 27°C в термостате, и затем измеряли диаметр стерильной или стимулирующей зоны роста азотобактера, образованной на агаризованной пластинке (табл. 2).

Как показывают данные табл. 2, из 32 видов лишайников лишь 9 являются антагонистами по отношению к азотобактеру, к тому же у некоторых видов это свойство слабо выражено.

Интересно отметить, что антагонистическое свойство некоторых видов лишайников обнаруживается тогда, когда тело их растерто или же при применении эмульсий.

Некоторые из видов, приведенных в таблице (*Physcia hispida*, *Xanthoria substellaris*, *Aparctichia ciliaris*), наоборот, оказывают стимулирующее действие на развитие азотобактера, а многие другие виды по отношению к азотобактеру не являются антагонистами и не оказывают на них стимулирующего действия. Антагонистические свойства лишайников — *Lecanora melanophthalma*, *Ramalina polymorpha* и *Leptogium saturninum* более сильно выражаются, когда их тело стерилизуется в автоклаве при 1 ат 15 мин. Это явление следует объяснить тем, что во время стерилиза-

Таблица 2

Антагонистическое и стимулирующее действие различных видов лишайников на азотобактер

(диаметр стерильной и стимулирующей зоны роста азотобактера в мм)

Виды лишайника	Местность развития лишайника	В естественном виде						В стерильном виде					
		цельный лишайник		растертый лишайник		водная эмульсия лишайника		цельный лишайник		растертый лишайник		водная эмульсия лишайника	
		стерильная зона	зона стимуляции	стерильная зона	зона стимуляции	стерильная зона	зона стимуляции	стерильная зона	зона стимуляции	стерильная зона	зона стимуляции	стерильная зона	зона стимуляции
<i>Lecanora frustulosa</i>	скала	4	—	4	—	4	—	—	—	—	—	—	—
<i>muralis</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>rubina</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>melanophthalma</i>		—	—	—	—	—	—	12	—	2	—	—	—
<i>Lecidea aenea</i>		4	—	4	—	4	—	—	—	—	—	2	—
<i>Parmelia prolixa</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>molluscula</i>		4	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—
<i>conspersa</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>caperata</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ramalina strepsilis</i>		—	—	6	—	6	—	12	—	—	—	—	—
<i>polymorpha</i>		—	—	—	—	—	—	30	—	4	—	—	—
<i>polinaria</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>scoparia</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Caloplaca elegans</i>		6	—	6	—	8	—	2	—	—	—	—	—
<i>Gyrophora cylindrica</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>vellea</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>ctnerascens</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cornicularia normoerica</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Diploschistes scruposus</i>		6	—	6	—	8	—	4	—	2	—	4	—
<i>Candelariella vitellina</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Parmelia caperata</i>	дерево	—	—	4	—	4	—	—	—	—	—	—	—
<i>olivacea</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>sulcata</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>physodes</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Physcia alpicola</i>		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>hispida</i>		—	8	—	8	—	10	—	8	—	—	—	4
<i>grisea</i>		4	—	2	—	8	—	8	—	—	—	—	—
<i>Xanthoria substellaris</i>		—	—	—	8	—	6	—	10	—	—	—	4
<i>ulophylodes</i>		2	—	8	—	16	—	—	—	—	—	—	—
<i>Evernia prunastri</i> L.		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anaptychia ciliaris</i>		—	—	—	6	—	—	—	14	—	—	—	—
<i>Leptogium saturninum</i>		—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—

нии при температуре более 100°C, часть сложных органических веществ лишайников превращается в такие соединения, которые оказывают подавляющее воздействие на развитие азотобактера.

Если антагонистическое свойство к азотобактеру вида лишайника *Ramalina strepsilis* усиливается после стерилизации, то при подобных же условиях антагонистическое свойство *Caloplaca elegans* и *Diploschistes scruposus* несколько ослабевает. Вероятно, у последних видов лишайников вещества, проявляющие антагонистические свойства по отношению

* азотобактеру, под влиянием высокой температуры либо разрушаются, либо превращаются в другого рода соединения, которые больше не оказывают подавляющего действия на развитие азотобактера.

Как видно, антагонистические и стимулирующие свойства различных видов лишайников по отношению к азотобактеру зависят от многих факторов, которые часто меняются. Именно поэтому антагонистические свойства лишайников можно считать условными и не изменяемыми постоянного характера. Следовательно, приписывать причину отсутствия азотобактера в лишайниках антагонистическим свойствам последних не вполне обосновано. Нам кажется, что отсутствие или наличие азотобактера в лишайниках обуславливается характером строения слоевища отдельного вида лишайника. Слоевища разных видов лишайников имеют различный химический состав. В этой связи нам бы хотелось привести маленький пример из наших исследований (табл. 3). Из табл. 3 видно, что растворимые сахара, т. е. необходимые для развития азотобактера энергические вещества, в теле лишайников находятся в очень малом количестве.

Таблица 3
Содержание растворимых сахаров и фосфора в различных лишайниках

Виды лишайника	pH	Растворимые	
		P ₂ O ₅	сахара п ‰
<i>Parmelia proluxa</i>	5,95	0,024	0,013
<i>olivacea</i>	6,30	0,021	0,001
<i>conspersa</i>	5,55	0,020	0,039
<i>Catoplaea elegans</i>	6,55	0,026	0,004
<i>Ramalina polymorpha</i> . .	6,10	0,024	0,015
<i>polymorpha</i>	6,40	0,040	0,016
<i>Lecanora rubina</i>	6,45	0,021	0,019
<i>Physcia alpolla</i>	6,40	0,032	0,021

Вначале мы предполагали, что причиной отсутствия азотобактера в лишайниках является недостаточное содержание железа, кальция, натрия, фосфора, магния и соответствующих соединений других необходимых элементов в них. Для того, чтобы убедиться в этом, из слоевищ различных видов лишайников были приготовлены водные вытяжки различных концентраций, к которым добавлялись соответствующие соединения перечисленных элементов в количестве, принятом при приготовлении искусственной питательной среды для азотобактера. В ходе этих исследований выяснилось, что слоевище лишайника содержит все необходимые для роста азотобактера минеральные элементы. Единственное вещество, которое отсутствует в теле лишайников и которое имеет существенное значение для жизнедеятельности азотобактера,— это растворимое в воде безазотистое углеродное соединение. Для выявления значения растворимых сахаров в развитии азотобактера в теле лишайников, мы приготовили водные вытяжки лишайников различных концентраций [1, 2, 5, 7, 10%]. Для этого мы брали 1 г слоевища лишайника, опускали в 100 см³ воды и кипятили в колбах в течение 20—30 мин., после чего

фильтровали К полученному фильтрату было добавлено 1% сахарозы и от 2 до 3% агар-агара, затем фильтрат был стерилизован в автоклаве. Эти питательные среды впоследствии были использованы для изучения интенсивности развития азотобактера (табл. 4)

Таблица 4
Влияние 1% сахарозы с водными вытяжками различных видов лишайников на рост азотобактера

Виды лишайников	Процент водной вытяжки лишайника									
	1		3		5		7		10	
	без сахарозы	с сахарозой	без сахарозы	с сахарозой	без сахарозы	с сахарозой	без сахарозы	с сахарозой	без сахарозы	с сахарозой
<i>Parmelia conspersa</i>	1	3	1	5	1	4	2	5	1	5
<i>Lecanora rubina</i>	0	4	0	4	2	5	1	4	0	4
<i>Ramalina pollinaria</i>	1	4	1	5	1	4	0	4	0	4
<i>Parmelia olivacea</i>	1	4	1	5	1	4	0	4	0	3
<i>Ramalina polymorpha</i>	1	4	1	5	1	4	0	4	0	2
<i>Parmelia molluscula</i>	1	4	1	4	2	4	1	5	0	5
<i>Physcia atpolla</i>	1	3	2	3	1	5	1	5	1	5
<i>Caloplaca elegans</i>	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Parmelia prolixa</i>	2	3	1	4	1	4	1	4	1	4
<i>Gyrophora cylindrica</i>	1	3	0	3	1	3	0	4	0	3
<i>Ramalina strepsilis</i>	1	4	1	4	1	4	1	3	1	4

Примечание: 0 — отсутствие роста азотобактера.

1 — очень слабый рост,

2 — слабый рост,

3 — удовлетворительный рост,

4 — хороший рост,

5 — очень хороший рост.

Из данных табл. 4 нетрудно убедиться, что отсутствие азотобактера в различных видах лишайников есть результат отсутствия в них растворимых сахаров. Однако такая закономерность относится не ко всем видам. Несмотря на добавление сахарозы *Caloplaca elegans* действительно остается антагонистом по отношению к азотобактеру.

Для выяснения влияния микроорганизмов лишайников на азотобактер, из различных видов лишайников мы выделяли бактерии, принадлежащие к разным физиологическим группам.

Для выявления антагонистических свойств использовались как музейные культуры гнилостных бактерий, так и культуры, выделенные из различных видов лишайников Армении.

Как видно из табл. 5, у некоторых гнилостных бактерий антагонистическое свойство выражено более сильно, чем у других видов. Кроме того, их антагонистическое воздействие на различные виды азотобактера и даже на различные штаммы одного вида проявляется с различной интенсивностью. Более сильное антагонистическое воздействие почти на все виды азотобактера оказывает штамм *Bac. cereus* № 10.

Помимо гнилостных бактерий, из лишайников были выделены бактерии, хорошо растущие на питательной среде Эшби. Как известно, эти

Таблица 5

Антагонистическое влияние различных видов гнилостных бактерий, выделенных из лишайников, на различные виды и штаммы азотобактера (стерильная зона в мм)

Виды азотобактера	№ штаммов	Место выделения	Виды гнилостных бактерий								
			Vac. subtilis 1	Vac. sp. 36	Vac. albus 63	Pseudomonas fluorescens (2) 10	Vac. cereus 10	Vac. sp. 85	Pseudomonas fluorescens 99	Vac. sp. 79	Vac. sp. 84
Azotobacter chroococcum	15	Эчмиадзин	1	4	3	1	11	4	5	6	10
	29	Элар	2	2	2	3	7	1	2	4	6
	53	Музейный	6	6	—	3	12	1	3	5	4
	21	Эчмиадзин	8	3	1	4	10	2	7	5	3
	7	.	3	1	1	3	7	1	3	3	1
	13	.	2	2	2	3	12	2	1	4	4
	51	.	2	2	2	5	9	2	4	5	7
61	.	3	3	—	6	8	3	3	7	7	
24	.	2	2	2	1	13	2	2	1	6	
Azotobacter nigricans	7	Арташат	1	3	—	—	2	5	2	5	7
	27	.	2	—	1	—	8	7	2	7	6
	30	.	—	1	3	4	13	6	3	5	8
Azotobacter vinelandi	—	Музейный	1	—	—	1	12	—	—	6	6
	22	—	—	2	—	—	10	—	—	5	2
Azotobacter agilis	3M	Музейный	—	—	—	—	10	—	—	5	3
	111	Арташат	3	—	4	5	15	8	2	15	10
	124	.	2	6	2	10	17	7	3	6	9
.	.	.	3	5	4	3	18	7	—	12	11

Таблица 6

Азотфиксирующая способность олигонитрофилов, выделенных из лишайников Армении (при окислении 1 г сахара, азот в мг)

Районы	Виды лишайника	Виды олигонитрофильных бактерий	10-ти	20-ти
			дневные культуры	
Дилижанский	<i>P. olivacea</i>	<i>Pseud. fluorescens</i> № 157	2,1	2,5
	<i>X. substellaris</i>	sp. № 152	1,6	1,8
Степанаванский	<i>G. cinerascens</i>	rubra № 187	1,4	1,7
	<i>X. ulophyllodes</i>	<i>desmolyticum</i> № 185	1,6	2,0
Абовянский	<i>P. molluscata</i>	sp. № 125	2,1	2,1
	<i>L. rubina</i>	<i>chrysea</i> № 128	1,3	1,1
Апаранский	<i>L. melanophthalma</i>	<i>desmolyticum</i> № 231	1,7	1,9
Абовянский	<i>C. elegans</i>	sp. № 214	1,8	2,3
Апаранский	<i>R. polymorpha</i>	№ 229	2,6	3,0
Степанаванский	<i>Corn. normoerica</i>	rubra № 189	1,4	1,7

группы бактерий способны фиксировать азот атмосферы. Целью исследований было выяснение роли олигонитрофильных бактерий в азотном питании лишайников, тем более, что относительно способности этих бактерий фиксировать азот атмосферы есть определенные данные [10]. Как было показано, этими микроорганизмами лишайники довольно богаты. Интенсивность ассимиляции азота некоторых видов олигонитрофильных бактерий, выделенных нами из лишайников Армении, приведена в табл. 6. Как видно из данных табл. 6, в течение своего развития при

использовании 1 г сахара, эти бактерии связывают в среднем 1.5—3 мг азота. Следовательно, они принимают активное участие в азотном питании лишайников.

Резюмируя наши данные, можно сделать следующие выводы:

1. Во многих видах лишайников, распространенных в Армении, *Azotobacter chroococcum* отсутствует.

2. *Azotobacter chroococcum* имеется только в *Lecanora muralis*, *Lecidea aenea*, *Parmelia prolixa*, *Parmelia molluscula* и *Candelariella vitellina* видах лишайников, причем только в их ризондальном слое, который находится в непосредственном соприкосновении с выветривающимися частицами материнской породы.

3. Распространенные в Армении виды лишайников в большинстве являются антагонистами азотобактеров, а виды *Physcia hispida*, *Xanthopha substellaris*, *Anartichia ciliaris*, наоборот, оказывают стимулирующее действие на рост азотобактеров.

4. Основной причиной отсутствия азотобактеров в лишайниках является не антагонизм лишайников, а недостаточное содержание в них растворимых сахаров, необходимых для роста и развития азотобактеров.

5. В развивающихся в различных экологических условиях Армении лишайниках постоянно находятся гнилостные бактерии — антагонисты азотобактеров, в особенности разновидности *Bac. cereus*-а

6. В лишайниках в значительном количестве находятся олигонитрофильные бактерии, которые, развиваясь в их теле, фиксируют азот атмосферы, тем самым регулируют азотное питание лишайников.

Таким образом, нам кажется, что третьим симбионтом лишайников является не азотобактер, а группа олигонитрофильных бактерий.

Институт микробиологии
АН АрмССР

Получено 22.IV 1965 г.

Հ. Կ. ՓԱՆՈՅԱՆ, Վ. Գ. ՆԻԿՈԳՅԱՆ

ՔՐՈԿՈՑՈՑԵՐՈՒՄ ԱԶՈՏՈՐՔՈՎՏԻՐԻ ԱՌԿԱՅՈՒԹՅԱՆ ՀԱՐՑԻ ՇՈՒՐՁԸ

Ա. մ. փ. ո. փ. ո. Վ

Հայաստանի քարաքոսներում ազոտորակտերի գոյության վերաբերյալ մեր ուսումնասիրությունները պարզեցին, որ՝

1. Հայաստանում տարածված շատ տեսակի քարաքոսներում *Azotobacter chroococcum*-ը բացակայում է:

2. *Azotobacter chroococcum* են պարունակում միայն *Lecanora muralis*, *Lecidea aenea*, *Parmelia prolixa*, *Candelariella vitellina* տեսակի քարաքոսները, այն էլ յայտատապես նրանց որդինային մասերի ցածի շերտում, որն անմիջականորեն շփման մեջ է գտնվում ժայռի կամ մայր ապարի հողմահարված մասնիկների հետ:

3. Հալաստանում տարածված քարաքոսների մեծ մասը ազոտաթափոնների նկատմամբ անտազոնիստներ չեն: Ազոտաթափոնների նկատմամբ թույլ անտազոնիստական հատկություն ունեն *Parmelia caperata*, *P. molluscula*, *Aurptlechia ciliaris* և այլ տեսակի քարաքոսները:

4. Հալաստանում տարածված *Physcia hispida*, *Xanthoria substellatis* քարաքոսները ազոտաթափոնների պարզացման վրա խիժանիչ ազդեցություն են ցուցնում:

5. Քարաքոսներում ազոտաթափոնների բացակայության հիմնական պատճառը ոչ թե նրանց անտազոնիստական հատկանիշն է, այլ քարաքոսների մարմնում ազոտաթափոններին շատ անհրաժեշտ անազոտ ածխածնային միացությունների բացակայությունը: Բավական է քարաքոսներին սվեդլացնել շաբար, որպեսզի ազոտաթափոններն սկսեն ինտենսիվ զարգանալ:

6. Տարբեր էկոլոգիական պայմաններում զարգացող քարաքոսներում միշտ կարելի է հանդիպել ազոտաթափոններին անտազոնիստ նեխման բուկտերիաներին, հատկապես *Vac. cereus*-ի այլատեսակներին:

7. Քարաքոսներում քիչ չեն նաև օլիգոնիտրոֆիլները, որոնք մշտապես զարգանալով նրանց վրա, իրենց կենսագործունեությամբ կարողանում են օդից դազային ազոտ յուրացնել և դրանով իսկ մեծապես նպաստել քարաքոսների ազոտային սննդաուղթյան պրոցեսին:

Այսպիսով քարաքոսների երրորդ սիմբիոնտը կարելի է համարել ոչ թե ազոտաթափոններին, այլ օլիգոնիտրոֆիլներին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Генкель П. А. и Южакова Л. А. Изв. Пермского биол. научно-исслед. ин-та, т. X, к 9-10, 1936.
2. Генкель П. А. Бюллетень М. Об-ва исп. природы. Отд. биологии, т. XLVII (1), 1938.
3. Генкель П. А. Бюллетень М. Об-ва исп. природы. Отд. биологии, т. LI (6), 1946.
4. Захарова Н. Д. Изв. Пермского биол. науч. исслед. ин-та, т. XI, к 5-6, 1936.
5. Имшенецкая Ю. А. Микробиология, т. XIX, в. 2, 1950.
6. Некина Р. В. Изв. Пермского биол. науч. исслед. ин-та, т. XI.
7. Красильников Н. А. Микробиология, т. XVIII, в. 1, 1949.
8. Куреанов Т. И. и Комарницкий Н. А. Куре питших растений, М., 1945.
9. Красильников Н. А. Успехи сов. биологии, т. XLI, в. 2, 1956.
10. Никогосян В. Г. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XVI, № 10, 1963.
11. Никогосян В. Г. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XVII, № 4, 1964.
12. Никогосян В. Г. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XVII, 11, 1964.
13. Никогосян В. Г. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XVIII, 5, 1965.
14. Панисян А. К. Изв. АН АрмССР (биол. науки), т. XVI, 7, 1963.
15. Панисян А. К., Арутюнян Р. Ш., Аветисян Н. А. ДАН АрмССР, т. XXXIII, 3, 1961.
16. Sambro O. M. Att. soc. sel. Nat. Ital. An. 64, 1925.