

Э. К. АФРИКЯН и В. Г. ТУМАНЯН

АНТАГОНИСТИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ НА КУЛЬТУРЫ КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ

Накопление в почве в больших количествах микробов-антагонистов таит в себе опасность вытеснения полезных микробов—азотобактера, клубеньковых бактерий и бактерий-активаторов. В этой связи выяснение характера и специфики антагонистического действия почвенных микроорганизмов по отношению к указанным бактериям представляет большой теоретический и практический интерес.

Изучение этих вопросов имеет прямое отношение к разработке принципов рационального применения нитрагина и других бактериальных удобрений. Известны данные Н. А. Красильникова и Н. Ф. Гаркиной, показавших, что токсичность почв в процессе клевероутомления обусловлена биологическим фактором. В последнее время Н. А. Красильников и его сотрудники получили интересный материал о роли микробов-антагонистов и образуемых ими антибиогиков в развитии токсичности почв.

Ряд авторов отмечал неблагоприятное действие почвенных микроорганизмов на клубеньковые бактерии (Nobbe и. Hiltner [13], П. Б. Калантаров [2], Alicante [11], Konishi, [12]). Однако полученные различными авторами результаты часто противоречивы, так как не соблюдались необходимые требования для подобного рода исследований, не говоря о том, что в опытах применялись различные виды клубеньковых бактерий и почвенных микроорганизмов.

Особенно большое внимание уделялось актиномицетам как наиболее важной группе продуцентов антибиотиков. В опытах А. И. Кореняко [4] культура *A. violaceus* резко угнетала рост микобактерий и неспороносных бактерий, не подавляя различные виды клубеньковых бактерий.

Л. М. Доросинский [1] установил выраженное антагонистическое действие *A. globisporus* по отношению к клубеньковым бактериям люпина, сои, чечевицы и клевера.

В. В. Михалева [7] установила характер антагонистического действия культур актиномицетов в отношении различных видов клубеньковых бактерий и показала наличие антагонизма между актиномицетом и клубеньковыми бактериями в условиях почвы. Загрязнение ни-

трагина микробами-антагонистами может повлечь за собой вымирание в нем клубеньковых бактерий (А. И. Конокотина [3]).

Большая работа в этом направлении проведена и иностранными микробиологами, они обобщены в обзоре Allen a. Allen [15]. К. И. Рудаков и М. Р. Биркель [10] выдвигают новую гипотезу о механизме образования клубеньков на корнях бобовых растений. В основе их представлений лежит действие протопектиназы — фермента, вырабатываемого некоторыми почвенными бактериями. Авторы обнаружили, что клубеньковые бактерии клевера устойчивы к антагонистическому действию *Bac. polymyxa* и *Bac. subtilis-mesentericus*. В качестве питательной среды применялся бобовый экстракт; тест-организмом служила культура клубеньковых бактерий клевера.

А. П. Петросян и А. А. Меграбян [8] изучили взаимодействие почвенных бактерий с большим числом культур различных видов клубеньковых бактерий. Авторы не указывают видовую принадлежность антагонистов к клубеньковым бактериям; среди антагонистов отмечается также штамм *Bac. mycoides*.

В нашей работе мы ставили цель изучить специфику антагонистического действия почвенных микроорганизмов по отношению к различным видам и экотипам клубеньковых бактерий. В опытах применялись 47 культур клубеньковых бактерий, преобладающее большинство которых было выделено в Секторе микробиологии АН Армянской ССР, А. П. Петросян и А. А. Меграбян и любезно представлено нам.

Антагонистическое действие микроорганизмов в отношении клубеньковых бактерий на питательных средах изучалось методом наложения агаровых блоков с культурой продуцента. Культуры актиномицетов засеивались на синтетическую агаризованную среду СР1, предложенную Н. А. Красильниковым, а также на пентонкартофельный агар. В качестве питательной среды для бактерий применялся МПА с добавлением 1% глюкозы. Культуры микробов-антагонистов содержались в термостате при 26–27°C; агаровые блоки накладывались на 8-ой день с культур актиномицетов, у бактерий — на 6-ые сутки. Штаммы клубеньковых бактерий, изученные в качестве тест-организмов, засеивались на агаризованный почвенный экстракт с маннитом или бобовый агар с сахарозой. Учет результатов производился по происшествию нескольких дней при инкубации 26–27°C, в зависимости от интенсивности роста клубеньковых бактерий. Антагонистическое действие отмечалось по появлению зон угнетения роста клубеньковых бактерий вокруг агаровых блоков с культурой продуцента.

Как показывают данные табл. 1, антагонистическое действие в отношении клубеньковых бактерий неодинаково выражено у различных видов спороносных и неспороносных бактерий. Наиболее сильный антагонизм отмечается у культур группы *Bac. polymyxa-circulans* и *Bac. subtilis-mesentericus*. Многие штаммы отдельных видов бактерий оказались совершенно неактивными по отношению ко всем испы-

Таблица 1

Антагонистическое действие культур бактерий на различные виды клубеньковых бактерий.
(данные наложений агаровых блоков)

Культуры продуцентов	К. б. люцерны		К. б. вики		К. б. гороха		К. б. эспарцета		К. б. фасоли		К. б. клевера		К. б. конских боб.		К. б. арахиса		К. б. сои		К. б. чечевицы	
	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются
<i>Bac. polymyxa</i>	11	7	6	4	2	0	6	3	7	3	9	5	1	0	2	0	2	0	1	1
<i>Bac. circulans</i> шт. 270	11	10	6	5	2	0	6	2	7	3	9	5	1	1	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. cereus</i> v. <i>anthracoides</i>	11	0	6	0	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. cereus</i> шт. 173	11	0	6	3	2	0	6	1	7	0	9	1	1	1	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. sp.</i> шт. 212	11	0	6	1	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. brevis</i> шт. 273	11	1	6	4	2	1	6	2	7	2	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. megatherium</i> v. <i>roseum</i> шт. 401	11	3	6	4	2	0	6	5	7	3	9	4	1	0	2	0	2	0	1	1
<i>Bac. megatherium</i> шт. 241	11	1	6	1	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. licheniformis</i> шт. 76	11	0	6	1	2	0	6	1	7	0	9	1	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. subtilis</i> шт. ИСХИ	11	0	6	0	2	0	6	0	7	1	9	2	1	1	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. mesentericus vulgatus</i>	11	4	6	1	2	1	6	1	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. mesnefericus fuscus</i>	11	2	6	2	2	0	6	1	7	0	9	1	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. mesentericus niger</i>	11	3	6	1	2	0	6	2	7	0	9	1	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. mesentericus panis viscosi</i>	11	0	6	0	2	2	6	1	7	0	9	2	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. mycoides</i> I	11	0	6	0	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. mycoides</i> d	11	0	6	0	2	2	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Bac. megatherium</i> v. <i>phosph.</i>	11	0	6	0	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Az. chroococcum</i> № 54	11	0	6	0	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Az. vinelandii</i>	11	0	6	0	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0

танним культурам клубеньковых бактерий (*Vac. cereus*, *Vac. mycoides*, *Az. chroococcum*, *Az. vinelandii*). Ряд культур бактерий проявляет антагонистическое действие по отношению лишь некоторых штаммов клубеньковых бактерий (*Vac. brevis*, *Vac. licheniformis*, *Vac. megatherium*).

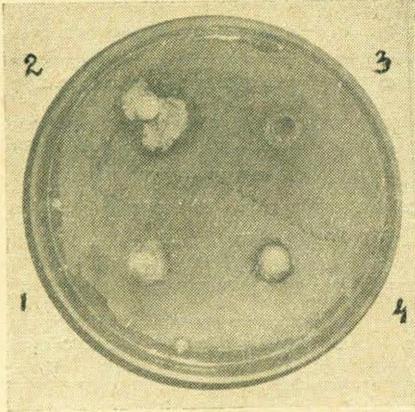


Рис. 1. Антагонистическое действие спороносных бактерий на клубеньковые бактерии люцерны. 1, 2, 3—различные культуры *Vac. mesentericus*, 4—*Vac. circulans*.

Наряду с заключением о приуроченности выраженного антагонистического действия к определенным группам бактерий, из данных табл. 2 можно сделать и другой вывод: различные культуры одного и того же вида клубеньковых бактерий по-разному реагируют на действие отдельного штамма антагониста.

Из испытанных 6 штаммов клубеньковых бактерий вики резистентными оказались 2, а из 6 штаммов клубеньковых бактерий эспарцета 3 культуры явились нечувствительными к действию *Vac. polytruxa* и т. д.

Из испытанных 6 штаммов клубеньковых бактерий вики резистентными оказались 2, а из 6 штаммов клубеньковых бактерий эспарцета 3 культуры явились нечувствительными к действию *Vac. polytruxa* и т. д.

Подобная картина отмечается и при антагонистическом действии актиномицетов на клубеньковые бактерии (табл. 2). Данные табл. 2 показывают, что представители *A. globisporus* и *A. griseus* являются сильными антагонистами в отношении большинства испытанных клубеньковых бактерий. По аналогии со спороносными бактериями, культуры актиномицетов не обладают универсальным антагонистическим действием в отношении всех штаммов одного вида клубеньковых бактерий. Это положение хорошо видно на примере клубеньковых бактерий люцерны; ни одна культура актиномицета не подавляет все 11 неспоронных штаммов. Среди испытанных 5 культур различных видов микобактерий не было отмечено ни одного случая антагонистического действия в отношении всех 47 штаммов клубеньковых бактерий. Нами было испытано действие около 100 культур микобактерий, выделенных из раз-

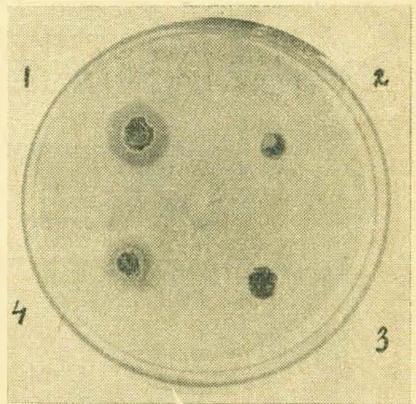


Рис. 2. Антагонистическое действие культур актиномицетов на клубеньковые бактерии люцерны. 1, *A. globisporus streptomycini*, 2—*A. globisporus citreus*, 3, 4—различные штаммы *A. griseus*.

Таблица 2

Антагонистическое действие культур актиномицетов и микобактерий на различные виды клубеньковых бактерий
(данные наложений агаровых блоков)

Культуры продуцентов	К. б. люцерны		К. б. вики		К. б. гороха		К. б. эспарцета		К. б. фасоли		К. б. клевера		К. б. конских боб.		К. б. арахиса		К. б. сон		К. б. чечевицы	
	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются	испытано	угнетаются
<i>A. globisporus strept.</i> ИИМИ	11	5	6	5	2	2	6	5	7	6	9	6	1	1	2	0	2	0	1	1
<i>A. globisporus citreus</i>	11	8	6	6	2	2	6	6	7	6	9	7	1	1	2	2	2	2	1	1
<i>A. griseus</i> шт. 1	11	9	6	6	2	2	6	5	7	6	9	9	1	1	2	2	2	2	1	1
<i>A. griseus</i> шт. 2	11	8	6	4	2	2	6	4	7	4	9	6	1	1	2	1	2	1	1	1
<i>A. griseus</i> шт. 3	11	2	6	5	2	2	6	4	7	6	9	8	1	1	2	1	2	2	1	1
<i>A. violaceus</i>	11	0	6	2	2	0	6	0	7	0	9	4	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>A. coelicolor</i>	11	3	6	4	2	1	6	2	7	3	9	5	1	0	2	2	2	0	1	0
<i>Mycobacterium album</i>	11	0	6	0	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Mycobacterium hyalinum</i>	11	0	6	0	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Mycobacterium sp.</i>	11	0	6	0	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Mycobacterium sp.</i>	11	0	6	0	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0
<i>Mycobacterium sp.</i>	11	0	6	0	2	0	6	0	7	0	9	0	1	0	2	0	2	0	1	0

личных почв, и лишь в двух случаях было установлено угнетение ими культур клубеньковых бактерий.

Если испытать большое число культур бактерий и актиномицетов, то и здесь можно отметить, что антагонистическим действием по отношению к клубеньковым бактериям обладают представители определенных групп микроорганизмов (табл. 3). Из испытанных 12 штаммов *Bac. mycoides*, 9 штаммов *Bac. cereus*, 17 штаммов спороносных бактерий, образующих характерные пленчатые колонии на МПА, ни одна культура не проявила антагонизма в отношении клубеньковых бактерий. Очень редко обнаруживаются антагонистические свойства у *Bac. megatherium* и микробактерий. В то же время *Bac. subtilis-mesentericus*, *Bac. circulans-polymyxa*, *A. griseus*, *A. globisporus* выделяются как наиболее сильные антагонисты в отношении к клубеньковым бактериям. По подверженности к антагонистическому действию выделяются клубеньковые бактерии вики.

В табл. 4 представлены данные испытания действия 205 штаммов микроорганизмов почвы в отношении различных видов клубеньковых бактерий. Культуры почвенных микроорганизмов выделены из бурой почвы опытного участка Института земледелия Министерства сельско-

Таблица 3

Антагонистическое действие культур различных групп микроорганизмов почвы на клубеньковые бактерии

Микроорганизмы (культуры антагонистов)	Всего испытано штаммов	Тест-организмы (число угнетаемых штаммов)			
		кл. б. эспаргета шт. № 10	кл. б. клепера шт. № 18	кл. б. люцерны шт. № 5	кл. б. вики шт. № 8
<i>Bac. subtilis-mesentericus</i>	23	9	9	10	14
<i>Bac. mycoides</i>	12	0	0	0	0
<i>Bac. cereus</i>	9	0	0	0	0
Группа бацилл с характерными пленчатыми колониями	17	0	0	0	0
<i>Bac. circulans-polymyxa</i>	4	2	1	1	4
<i>Bac. megatherium</i>	34	0	0	0	2
Микробактерии	37	0	0	0	2
<i>Pseudomonas</i>	48	4	0	0	2
<i>A. globisporus</i>	44	12	11	10	14
<i>A. griseus</i>	66	13	16	13	8
<i>A. glaucus-viridichromogenes</i>	15	1	3	1	2
<i>A. coelicolor</i>	3	0	0	0	1
<i>A. violaceus</i>	2	0	0	0	1

го хозяйства Армянской ССР (Эчмиадзин), занятого люцерной. Как видно из приведенных данных, по числу антагонистов к клубеньковым бактериям на первом месте находятся актиномицеты. Споронос-

Таблица 4

Число культур антагонистов к клубеньковым бактериям среди различных групп почвенных микроорганизмов (данные наложения агаровых ломтиков)

Микроорганизмы	Количество испытанных штаммов	Культура тест-организмов						
		кл. б. люцерны № 5	кл. б. эспарцета № 16	кл. б. фасоли № 21	кл. б. клевера № 30	кл. б. вики № 11	кл. б. сои № 37	кл. б. чечевицы № 39
Неспороносные бактерии . . .	63	0	0	1	2	0	0	2
Спороносные бактерии	62	0	4	2	4	10	1	3
Актиномицеты	80	8	24	4	28	8	5	10
Всего	205	8	28	7	34	18	6	15

ные бактерии также содержат немалое количество антагонистов к определенным видам клубеньковых бактерий. Что касается неспороносных бактерий, то среди выделенных и испытанных 62 культур антагонизм к клубеньковым бактериям был отмечен лишь у двух культур. Эти культуры рода *Pseudomonas* хорошо росли на безазотистой среде (олигонитрофилы), давали обильные слизевидные колонии на синтетической среде СРГ.

Факт редкого обнаружения среди неспороносных бактерий антагонистов к клубеньковым бактериям, по-видимому, следует считать не случайным, а обусловленным эволюцией клубеньковых бактерий и условиями их существования.

Работами Н. А. Красильникова и его сотрудников [6], подтвержденным рядом иностранных авторов, установлена специфика внутри и межвидовых взаимоотношений микроорганизмов. Антагонизм микробов, проявляющийся через образование антибиотиков, определяет видовую характеристику микроорганизма и может быть использован для выявления качественной неоднородности близко родственных культур. Применение данного объективного принципа позволяет выявить отчетливо качественную неоднородность культур микробов в тех случаях, когда другие методы оказываются безуспешными.

Применение спецификации взаимоотношений для целей систематики

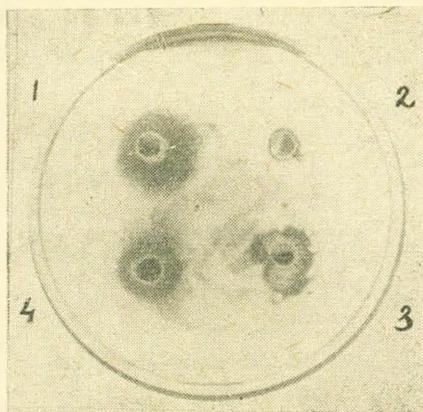


Рис. 3. Антагонистическое действие культур актиномицетов на клубеньковые бактерии фасоли. 1—*A. globisporus streptomycini*, 2—*A. globisporus citreus*, 3, 4—различные штаммы *A. griseus*.

клубеньковых бактерий затрудняется тем, что у них редко обнаруживаются антагонистические свойства как между собой, так и по отношению к другим бактериям [8]. Это обстоятельство вынуждает использовать лишь характер подверженности клубеньковых бактерий к действию культур-антагонистов, поскольку специфика антагонистического действия и подверженности к нему носит характер общей систематической реакции.

Коллекция культур клубеньковых бактерий, которой мы располагали, включала ряд экотипов обстоятельно изученных А. П. Петросян [9].

В табл. 5 представлены данные антагонистического действия *Vas. circulans* и культур актиномицетов на различные экотипы клу-

Таблица 5

Действие культур-антагонистов на различные экотипы клубеньковых бактерий эспарцета и люцерны [1(+); 1—наличие, (—)—отсутствие антагонистического действия]

Культуры продуцентов	Клубеньковые бактерии культуры га зона													
	Клубеньковые бактерии эспарцета						Клубеньковые бактерии люцерны							
	15	16	17	18	19	20	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Vas. circulans</i> , шт. 270	+	+	—	—	+	—	+	+	—	+	+	+	+	+
<i>A. globisporus streptomycini</i> (ИНМИ)	+	+	—	+	+	—	+	—	+	—	+	—	+	+
<i>A. globisporus streptomycini</i> , шт. 148	+	+	—	+	+	—	+	—	+	—	+	—	+	+
<i>A. globisporus citreus</i> , шт. 141	+	+	—	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>A. griseus</i> , шт. 1	+	+	—	+	+	+	+	+	+	—	+	—	—	+
<i>A. griseus</i> , шт. 2	+	+	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+

беньковых бактерий эспарцета и люцерны. Эти данные показывают что различные экотипы клубеньковых бактерий характеризуются неодинаковой степенью подверженности к действию культур антагонистов. Так, штаммы 15, 16 и 19 клубеньковых бактерий эспарцета, выделенные из бурых почв низменных районов АрмССР, отличаются одинаковым характером подверженности к действию антагонистов, неодинаковой со штаммами 17, 18 и 20. Последние штаммы выделены из горных районов и, по данным А. П. Петросян, своими биологическими особенностями достаточно четко отличаются от штаммов низменных районов. Подобная закономерность отмечается и у клубеньковых бактерий люцерны: близко родственные по биологическим особенностям штаммы одинаково подвержены антагонистическому действию определенных культур антагонистов (штаммы 1, 3 и 8; 4 и 6).

Таким образом, данные специфики антагонистического действия согласуются с результатами морфо-физиологических исследований.

выявляют качественную неоднородность культур клубеньковых бактерий, объединяемых в один вид и могут быть успешно использованы для целей группирования экологических рас.

В ы в о д ы

1. Различные виды споросных бактерий и актиномицетов характеризуются неодинаковой степенью антагонистического действия по отношению к клубеньковым бактериям. Наиболее сильный антагонизм отмечается у культур *Bac. subtilis-mesentericus* *Bac. circulans* — *polymyxa*, *A. griseus* и *A. globisporus*.

2. По числу антагонистов к клубеньковым бактериям на первом месте находятся актиномицеты, затем споросные бактерии. В группе неспоросных бактерий и особенно микобактерий антагонистические свойства обнаруживаются весьма редко.

3. Культуры различных видов клубеньковых бактерий характеризуются неодинаковой степенью подверженности к действию одних и тех же культур продуцентов антибиотиков. Различия в специфике подверженности клубеньковых бактерий к действию культур антагонистов согласуются с данными их морфо-физиологических исследований и могут быть использованы для целей систематики экологических рас клубеньковых бактерий.

Сектор микробиологии Академии наук
Армянской ССР

Поступило 12 XI 1956.

Ե. Կ. ԱՅԻԿՅԱՆ, Վ. Կ. ԹՈՒՄԱՆՅԱՆ

ՀՈԳԻ ՄԻԿՐՈՐԳԱՆԵՉՄԱՆԵՐԻ ԱՆՏԱԳՈՆԻՍՏԱԿԱՆ ԱԶԿՅՅՈՒԹՅՈՒՆԸ ՊԱՍՏՈՒԹՅԱՆՆԵՐԻ ԿՈՒՆՏՐՈՒԿՆԵՐԻ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ու մ

Տվյալ հետազոտության նյութ են ծառայել պայարարակտերիաների 47 կուլտուրաներ, որոնք հիմնականում մեկուսացված են Հայկական ՍՍՌ տարրեր հողակլիմաական պայմաններից: Փորձերում օգտագործվել են հողի միկրոօրգանիզմների տարրեր տեսակի սպորավոր բակտերիաների և ճառագայթմանների բազմաթիվ կուլտուրաներ:

Կատարված հետազոտությունների հիման վրա կարելի է անել հետևյալ եզրակացությունները:

1. Սպորավոր բակտերիաների և ճառագայթմանների տարրեր տեսակներ պարարակտերիաների վրա անտագոնիստական ազդեցություն ցուցաբերելու ունակությամբ միանման չեն: Անտագոնիստական ազդեցությունն ավելի ուժեղ է արտահայտված *Bac. subtilis-mesentericus*, *Bac. circulans-polymyxa*, *A. griseus* և *A. globisporus* կուլտուրաների մոտ:

2. Պալարարակտերիանների վրա իրենց անտադոնիստական ազդեցությունը անալիզի ենթարկում են ճառագայթաանկերը, ապա սպորավոր բակտերիաները: Ոչ սպորավոր բակտերիանների խմբի մոտ, հատկապես միկոբակտերիանների, անտադոնիստական ազդեցությունը հստակաբերվում է շատ հազվադեպ:

3. Անտադոնիստ միկրոօրգանիզմների միևնույն կուլտուրան տարբեր ազդեցություն է ցուցաբերում պալարարակտերիանների միևնույն տեսակի տարբեր շտամների վրա: Անտադոնիստական ազդեցության սպեցիֆիկան համընկնում է պալարարակտերիանների բիոլոգիական առանձնահատկությունների հետ և կարող է օգտագործվել նրանց էկոաիպերի դասակարգման գործում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Доросинский Л. М. Тр. Всес. и-сслед. Ин-та с/х микробиологии, в. 1, 1949.
2. Калантаров П. Б. Вести. бактериолого-агрономической станции, 21, 21, 1914.
3. Конокогина А. Г. Сб. Пути повышения активности клубеньковых бактерий, стр. 108, сельхозгиз, 1948.
4. Кореняко А. И. Доклады АН СССР, новая серия, т. 23, 2, 186, 1939.
5. Красильников Н. А. и Гаркина Н. Ф. Микробиология, 15, в. 2, 109, 1946.
6. Красильников Н. А., Кореняко А. И., Никитина Н. И. и Скрябин Г. К. Изв. АН СССР, сер. биол. 4, 65, 1951.
7. Михалева В. В. Доклады ВАСХНИЛта, в. 11, 23, 1951.
8. Петросян А. П. и Меграбян А. А. Вопр. с.-х. и промышл. микробиологии (Ереван), 79, 1955.
9. Петросян А. П. Экологические особенности клубеньковых бактерий в АрмССР (докт. диссерт.), Ереван, 1956.
10. Рудаков К. И. и Биркель М. П. Тр. Ин-та микробиологии, т. 111, 125, 1954.
11. Allen E. K. a. Allen O. N., Bact. rev., 14, № 4, 273, 1950.
12. Alicante M. M. Soil Sci., 21, 27 and 93., 1926.
13. Konishi K. Kyoto Imp. Univ. Col. agr. Mem., 16, (Chemical series 10), 17, 1931.
14. Nobbe F. und Hillner L. Land. Vers. Sta., 51, 447, 1899.
15. Virtanen A. J. a. Linkola H. Suomen Kemistifehti, B. 21, p. 12, 1948.