

А. Д. Налбандян

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЛУБЕНЬКОВЫХ
БАКТЕРИЙ

Известно, что в период своего сапрофитного существования в почве клубеньковые бактерии приспосабливаются к факторам внешней среды, в которой они обитают. В результате приспособления к конкретным природным условиям в клетках клубеньковых бактерий происходит ряд физиолого-биохимических изменений, которые приводят к формированию отдельных экотипов.

Изучение эколого-географических особенностей клубеньковых бактерий имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение для сельского хозяйства.

Цель настоящей работы — изучить экологические особенности клубеньковых бактерий и адаптацию эффективных штаммов к почвенно-климатическим условиям Армянской ССР.

Экологическая приспособленность *Rhizobium* к различным почвенно-климатическим условиям

Исследованиями многочисленных авторов было показано преимущество местных штаммов клубеньковых бактерий по сравнению со стандартными (Красильников, 1945; Бернард, 1953; Бородулина, 1953; Заремба, 1953; Рубенчик, 1953; Петросян, 1959).

Многие исследователи считают, что эффективность штаммов клубеньковых бактерий обусловлена их приспособляемостью к конкретным почвенно-климатическим условиям (Меграбян, 1955; Петросян, 1959, и др.). На основании многочисленных исследо-

ваний авторы рекомендуют использовать в производстве нитрагина местные штаммы, которые более приспособлены к данным условиям. О преимуществе экотипов клубеньковых бактерий свидетельствуют и работы других отечественных исследователей (Калининш, 1958, 1963; Зименко, Горнак, 1969; Лапинскас, 1971). Из зарубежных авторов Джонс (Jones 1963, цит. по Доросинскому, 1975) установил, что в почвах низинных районов активные штаммы клубеньковых бактерий клевера распространены больше, чем в почвах, расположенных выше. Во Франции Амаргер (Amarger, 1974) испытал на эффективность 46 штаммов *Rh. leguminosarum*. Из них 6 штаммов оказались неэффективными, 31 — эффективным, а 9 — слабо эффективными. Выяснилось, что близкие по эффективности штаммы выделялись из определенных почвенно-климатических условий. Об эффективности местных штаммов клубеньковых бактерий фасоли сообщают и другие зарубежные исследователи (Nabish, Ishag, 1974).

Почвы Армянской ССР по разнообразию рельефа и почвенно-климатических условий являются удобным объектом для изучения экологических особенностей клубеньковых бактерий.

Настоящая работа является продолжением ранее проведенных нами исследований по влиянию внешних факторов на экотипы клубеньковых бактерий (Петросян, Тараян, Налбандян, 1955).

Изучалась эффективность клубеньковых бактерий эспарцета (7 штаммов), гороха (7 штаммов) и фасоли (4 штамма), выделенных из различных почвенно-климатических зон республики. Испытания проводились в полевых условиях на опытном участке Сектора микробиологии АН Арм. ССР (высота 1000 м, бурая культурно-поливная почва, 1950–1951 гг.), в сисианском племсовхозе (высота 2250 м, горный, неполивной чернозем, 1953–54 гг.), на Ленинанканской селекционной станции (высота 1500 м, карбонатный чернозем, 1970–71 гг. и 1976 г.) и на экспериментальной базе ОБН АН Арм. ССР в Арзни (высота 1350 м, бурый суглинок, 1975–77 гг.). Повторность опытов трехкратная, площадь каждой делянки — 20 м². В Сисианском районе опыт закладывался в двухкратной повторности на делянках площадью в 50 м². Для гороха и фасоли учитывался урожай зерна, а для эспарцета — урожай зеленой массы. Данные по урожаю, полученные в 1970–77 гг., обрабатывались статистически.

Штаммы клубеньковых бактерий эспарцета №№ 46, 47, 49, выделенные из низинных районов (500–900 м), повысили урожай

ность зеленой массы эспарцета в тех же условиях на 6–12%, а в горных районах повышение урожайности в основном было незначительным. Штаммы №№58, 152, выделенные из высокогорных районов (2000 м), в почвах низинных районов оказались неэффективными, в то время как в предгорных и горных – повысили урожайность эспарцета соответственно на 43 и 16,0 – 44,1%. Штамм клубеньковых бактерий эспарцета №811 (ВНИИ с.-х. микробиологии) при испытании в предгорном районе оказался менее эффективным, чем местные штаммы №№ 51 и 152 (табл. 1.).

В табл. 2 приведены данные по эффективности клубеньковых бактерий фасоли в разных почвенно-климатических зонах. Штаммы клубеньковых бактерий фасоли, выделенные из почв Эчмиадзинского и Кафанского районов (высота 900 и 800 м), в полевых испытаниях на Ленинанканской селекционной станции повысили урожай фасоли на 6–20%, а на экспериментальной базе ОБН (Арзни) – на 96–100% (урожай 1976 г.). Штамм №105 клубеньковых бактерий фасоли, выделенный из почв Каджарана (высота 1800 м), при испытании на Ленинанканской селекционной станции повысил урожайность фасоли на 25,7%, а на экспериментальной базе ОБН – на 64–86%. Эти данные показывают, что одни и те же штаммы клубеньковых бактерий фасоли в различных почвенно-климатических условиях отличаются по эффективности.

Аналогичные данные получены и при испытании на эффективность клубеньковых бактерий гороха в тех же районах республики (табл. 3).

Выделенный из почв Горисского района (высота 1400 м) штамм № 58 в полевых опытах на Ленинанканской селекционной станции, оказался неэффективным, а на экспериментальной базе ОБН повысил урожай на 27,6%. Штамм №68 повысил урожайность гороха в указанных районах соответственно на 135,9 и 122,8%.

В полевых испытаниях в течение двух лет на Ленинанканской селекционной станции штаммы №№23, 129 и 144, выделенные из горных районов республики, соответственно дали прибавку урожая гороха на 9,0–14,8; 8,0–14,1 и 22,9%. Производственный штамм № 227^a в этих же условиях урожайность гороха не повысил.

Таким образом, представленные в таблицах данные показывают, что эффективность штаммов клубеньковых бактерий зави-

Таблица 1
Эффективность штаммов клубеньковых бактерий эспарто в различных почвенно-климатических зонах

№№ штаммов	Место высева, высота над ур. моря	Место, высота над ур. моря в год испытания															
		Ереван, 1000м 1950		1951		Сиснан, 2250м 1953		1954		Ленинакан, 1500м 1970		1971		Арзни, 1350 м 1976		1977	
		ш/га	%	ш/га	%	ш/га	%	ш/га	%	ш/га	%	ш/га	%	ш/га	%	ш/га	%
46	Кармир-блур, 800 м	2,3	112,0	2,3	106,3	-	-	-	-	11,0	108,3	0	88,9	-	-	-	-
47	Кармир-блур	3,3	117,1	2,3	106,3	0,5	100,9	14,0	122,6	-	-	-	-	-	-	-	-
49	Мегри, 500 м	3	100,0	4,3	112,5	5,0	106,5	15,5	123,5	-	-	-	-	-	-	-	-
58	Мартуни, 2000м	0	93,0	0	91,2	-	-	-	16,4	113,9	91,0	133,0	-	-	-	-	-
152	Мартуни	-	-	-	-	-	-	-	20,7	116,2	128,0	144,1	217,0	184,1	115,0	143,5	-
51	Горис, 1400 м	0	93,7	0	100,0	-	-	-	-	-	-	-	97,0	137,6	99,0	129,7	-
811	ВНИИ с-х микробиологии	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	56,0	126,3	43,0	119,3
	Контроль	19,2	100	34,5	100	56,0	100	64,5	100	127,3	100	267,3	100	258,0	100	264,0	100

Примечание: в данной и последующих таблицах (-) означает отсутствие данных.

Таблица 2

Эффективность штаммов клубеньковых бактерий
фасоли в различных почвенно-климатических зонах

№№ штам- мов	Место выделе- ния, высо- та над ур. морья	Место, высота над ур. моря, год испытаний					
		Ленинакан, 1500 м		Арзни, 1350 м			
		1974		1975		1976	
		Прибавка урожая к контролю					
		ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%
28	Эчмиадзин, 900 м	1,05	120,0	0,28	106,8	5,3	200,4
75	Кафан, 800 м	0,35	106,6	0	84,0	1,5	129,4
85	Кафан	0,85	116,2	1,3	131,9	4,9	196,0
105	Каджаран, 1800 м	1,35	125,7	2,63	164,6	4,4	186,4
	Контроль	5,25	100	4,07	100	5,1	100

Таблица 3

Эффективность штаммов клубеньковых бактерий
гороха в различных почвенно-климатических зонах

№№ штам- мов	Место вы- деления, вы- сота над ур. морья	Место, высота над ур. моря и год испытаний							
		Ленинакан, 1500 м				Арзни, 1350 м			
		1970		1971		1976		1976	
		Прибавка урожая к контролю							
		ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%
23	Раздан, 1700 м	1,5	109,0	1,9	114,8	-	-	-	-
57	Горис, 1400 м	-	-	-	-	1,0	109,7	0	92,5
58	Горис	-	-	-	-	0	98,0	2,9	127,6
68	Калинино, 1500 м	-	-	-	-	3,7	135,9	2,4	122,8
129	Варденис, 2000 м	1,8	114,1	1,1	108,0	-	-	-	-
144	Варденис	3,7	122,9	0	80,9	-	-	-	-
227 а	ВНИИ с/х микробио- логии	0	100	0	93,0	-	-	-	-
	Контроль	16,3	100	12,8	100	10,3	100	10,5	100

сит от конкретных почвенно-климатических условий, куда они вносятся. В то же время в природе встречаются штаммы, которые высокоэффективны одновременно в различных почвенно-климатических условиях (Лазарева, 1953; Завертайло, 1967; Доросинский, 1975; Hartzen, 1965; Loos, Loom, 1964, и др.). Так, из испытанных нами культур штамм клубеньковых бактерий гороха №68 (инвентарный №2366 по ВНИИ с/х микробиологии), выделенный из почв Калинино (высота 1500 м), оказался одинаково эффективным как в почвах Ленинанканской селекционной станции, так и в почвах Арзни. Этот штамм был эффективным и при испытаниях в Географической сети опытов по нитрагину (ВНИИ с.-х. микробиологии).

Применение местных штаммов клубеньковых бактерий для изготовления нитрагина может дать положительные результаты в конкретных почвенно-климатических условиях. Однако в природе изредка встречаются и штаммы, которые могут быть использованы одновременно в различных почвенно-климатических зонах.

Влияние pH, влажности и температуры на клубеньковые бактерии

Одним из важных факторов, действующим на рост, вирулентность и эффективность клубеньковых бактерий, является pH почвы. Предельное значение pH для развития штаммов различных видов клубеньковых бактерий следующее: люцерны - 4,8-8,5; эспарцета - 4,35-8,5; клевера - 4,8-8,0; фасоли - 5-8; вики - 4,8-7,9 (Петросян, 1959).

Низкие значения pH, как и высокие, отрицательно действуют на развитие клубеньковых бактерий.

Мишустин (1964) изучал эффективность нитрагина в кислых почвах и показал, что он оказывает не существенный эффект, так как клубеньковые бактерии кислых почв в основном неэффективны.

В кислых почвах для нормального роста клубеньковых бактерий и повышения эффективности нитрагина немаловажное значение имеет известкование почвы (Калниньш, 1958; Лазарева, 1961; Мульдер и др., 1966; Мишустин, Шильникова, 1968; Доросинский 1970; Obaton, Blachere, 1963).

Высокая кислотность почвы отрицательно действует не только на выживаемость клубеньковых бактерий, но и нарушает нормальный рост корней бобовых растений. В кислых почвах корни растений утолщаются, изменяется структура корневых волосков, что отрицательно действует на инокуляционный процесс (Нестерова, 1970; Шильникова, 1970).

В наших исследованиях изучалось влияние трех типов почв (горно-лесная, карбонатный чернозем и целинная бурая) с различным значением pH на рост клубеньковых бактерий гороха, люцерны, эспарцета и сои. Исходное количество клеток в стерильной почве составляло 1 млн/г. Наиболее чувствительными к низкому pH почвы (горно-лесная) оказались клубеньковые бактерии люцерны и сои, наименее – клубеньковые бактерии эспарцета и гороха (табл. 4). Чувствительность клубеньковых бактерий люцерны к низким значениям pH отмечалась и Дорошинским (1975). В карбонатном черноземе с pH – 7,2 хорошо развиваются клубеньковые бактерии эспарцета (30,6 млн/г). Количество клубеньковых бактерий гороха составляло 2,04 млн/г почвы, люцерны – 1,8, а клубеньковых бактерий сои – 3,05 (штамм №89) и 2,97 (штамм №648). В целинных (бурых) почвах интенсивнее росли клубеньковые бактерии люцерны, хуже клубеньковые бактерии гороха и сои.

Таблица 4

Влияние pH и типа почв на рост клубеньковых бактерий
(кол-во клеток, млн/г)

Типы почвы	pH	Клубеньковые бактерии				
		гороха, люцерны,		эспарцета, сои,		
		штамм 68	штамм 132	штамм 51	штамм 89	штамм 648
Горно-лесная	5,2	1,46	0,08	4,4	0,97	1,02
Карбонатный чернозем	7,2	2,04	1,8	30,6	3,05	2,97
Целинная (бурая)	7,4	1,53	13,2	–	1,97	1,73

Полученные данные показывают, что различные виды клубеньковых бактерий неодинаково реагируют на кислотность почвы. Следовательно, pH почвы, как один из экологических

факторов, может оказать существенное влияние на распространённость отдельных видов клубеньковых бактерий в определённых почвенно-климатических условиях.

Другим важным фактором, влияющим на распространённость клубеньковых бактерий и их взаимоотношения с бобовыми растениями, является влажность почвы. Несмотря на то, что клубеньковые бактерии могут существовать и даже размножаться при 15–16% влажности почвы, лучшие условия для их размножения и жизнедеятельности создаются при более высокой влажности (Доросинский, 1975).

Интересен факт, приведенный в работе Свэби и Нунан (Swaby, Noonan, 1946, цит. по Доросинскому, 1975) относительно фасоли, являющейся новой культурой для условий Австралии, в почвах которой клубеньковые бактерии фасоли отсутствовали. Инокуляция семян фасоли клубеньковыми бактериями в течение двух лет не давала никаких результатов, клубеньки на растениях не образовывались. При установлении причин этого явления выяснилось, что неудача нитрагинизации объяснялась засушливыми климатическими условиями этих лет.

Влияние влажности почвы на жизнедеятельность различных видов клубеньковых бактерий и урожайность бобовых растений изучалось многими исследователями (Тимурджи, 1939; Федоров, Подъямпольская, 1951; Кишиневский, 1969, и др.).

Исследования Петросян (1959), проведенные с различными экотипами клубеньковых бактерий, показали, что минимальная влажность для развития люцерны и ее клубеньковых бактерий находится в пределах 20%, от полной влагоемкости, а оптимальная – 60–80%, для клубеньковых бактерий эспарцета 40–80%, несмотря на то, что при 10% влажности у эспарцета наблюдается клубенькообразование.

Нами изучалось влияние влажности (30 и 60% влажности от полной влагоемкости почвы) на рост клубеньковых бактерий гороха, люцерны и сои в трех типах почв: горно-песной, карбонатном черноземе и бурой (целина). Исходное количество внесенных клеток составляло 1 млн на 1 г почвы.

Исследования показали, что при увлажнении почвы на 60% клубеньковые бактерии интенсивно развиваются. В почвах, увлажненных на 30%, внесенные клубеньковые бактерии частично или полностью погибают (табл. 5). В горно-лесных почвах (рН–5,2) при 60% влажности клубеньковые бактерии эспарцета хорошо развиваются, а клубеньковые бактерии гороха, лю-

перны и сои частично погибают или развиваются слабо. Возможно, что на гибель клеток в горно-лесных почвах отрицательное влияние оказывает низкий pH почвы.

В карбонатных черноземах, при наличии в почве 60% влаги, клубеньковые бактерии эспарцета интенсивно размножаются (30,6 млн/г почвы). Количество клеток клубеньковых бактерий гороха, люцерны и сои, по сравнению с клубеньковыми бактериями эспарцета, значительно меньше – 1,73–2,04 млн/г почвы.

В целинных почвах при 30% влажности у клубеньковых бактерий эспарцета и люцерны сохранилось небольшое количество клеток, а клетки клубеньковых бактерий гороха погибли. В целинной почве, увлажненной до 60%, наибольшее количество клеток обнаружено у клубеньковых бактерий люцерны, а наименьшее – у гороха.

Таблица 5

Влияние влажности на рост клубеньковых бактерий в различных почвах (кол-во клеток, млн/г)

Типы почв	Влажность почвы, %	Клубеньковые бактерии				
		гороха, штамм	люцерны, штамм	эспарцета, штамм	соя, штамм	соя, штамм
		68	132	51	89	648
Горно-лесная	30	0	0	–	–	–
	60	1,46	0,08	4,4	0,97	1,02
Карбонатный чер-нозем	30	0,4	0,1	1,2	0,02	0,03
	60	2,04	1,8	30,6	1,97	1,73
Целинная (бурая)	30	0	0,04	0,24	–	–
	60	1,53	13,2	–	–	–

Из полученных нами данных видно, что наименее чувствительными к влажности почвы оказались клубеньковые бактерии эспарцета, наиболее – гороха, сои и люцерны. Из литературных данных известно, что растения эспарцета также приспособлены к засушливым климатическим условиям (Матевосян, 1950).

Немаловажное значение для развития клубеньковых бактерий имеет также режим температуры.

Известно, что клубеньковые бактерии довольно устойчивы к низким температурам (Доросинский, Ламповщиков, 1948; Квасников, 1951; Лопатина, Лазарева, 1957; Наплекова, 1959; Боро-

дулина, 1961).

Ряд авторов отмечает отрицательное действие высокой температуры на клубеньковые бактерии (Красильников, Коренько, 1946; Петросян и др., 1949).

Петросян (Петросян, Арутюнян, 1955; Петросян, 1959) в своих исследованиях указывает на экологическую приспособленность клубеньковых бактерий к низким и высоким температурам. Так, максимальная температура для штаммов клубеньковых бактерий люцерны, клевера и фасоли, выделенных из низинных почв, на $5-10^{\circ}$ выше, чем у штаммов, выделенных из почв горных районов.

По данным Вартивары (Vartiavaara, 1937), отношение клубеньковых бактерий к температуре зависит от климатических условий их местообитания. Однако Мишустин (Мишустин и др., 1971) не обнаружил существенной разницы в образовании клубеньков и росте растений, инокулированных южными и северными штаммами клубеньковых бактерий гороха и фасоли.

Ряд авторов указывает, что клубеньковые бактерии хорошо сохраняются в почвенном нитрагине и на агаровой и жидкой питательных средах при их хранении в условиях низкой температуры (Доросинский, Ламповщиков, 1948; Лопатина, Лазарева, 1957).

Нами изучалась выживаемость клубеньковых бактерий гороха и люцерны в смеси бентонита и диатомита (наполнители для нитрагина) при их хранении в различных температурных условиях в течение 120 дней. Как видно из данных табл. 6, низкие температуры ($3-5^{\circ}$) в основном более благоприятны для сохранения клеток клубеньковых бактерий, чем высокие ($18-20^{\circ}$). Так, титр клеток клубеньковых бактерий гороха (штамм 144) и люцерны (штамм 132) при $3-5^{\circ}$ в 2-3 раза больше, чем при $18-20^{\circ}$. Однако выживаемость клеток клубеньковых бактерий при определенных температурах зависит также от свойств отдельных штаммов.

Температура оказывает влияние и на клубенькообразование бобовых растений. Натман (Nutman 1969, цит. по Доросинскому, 1975) изучил влияние различных температур на образование клубеньков у клевера. При температуре 19° корневые волоски инфицировались у трехдневных проростков в то время как при 7° инокуляция затягивалась вплоть до 13 суток, а затем этот процесс протекал очень медленно. Автором было установлено, что температура влияет на количество клубеньков,

скорость их образования и распределения на корнях.

Нами также изучалось влияние температуры на клубенькообразование у растений клевера и нута, инокулированных клубеньковыми бактериями, выделенными из различных зон. Исследования проводились в условиях вегетационного опыта в г. Абояне (высота 1300 м над ур. моря). При температуре 8-10° клубенькообразование клевера начинается через 25-30 дней

Таблица 6

Влияние температуры на выживаемость клубеньковых бактерий

Виды и штаммы клубеньковых бактерий	Наполнители	Количество клеток, млрд/г	
		3-5°	18-20°
гороха 23	биомасса+бентонит	7,7	7,2
	биомасса+диатомит	2,1	1,8
144	биомасса+бентонит	8,8	4,5
	биомасса+диатомит	2,2	6,0
люцерны 21	биомасса+бентонит	5,7	4,2
	биомасса+диатомит	1,0	0,43
132	биомасса+бентонит	15,0	3,1
	биомасса+диатомит	6,8	6,3

после появления всходов, а у нута - через 40-45 дней, тогда как при 30-35° эти растения образуют клубеньки через 15-20 дней после появления всходов.

Количество образовавшихся клубеньков зависит от штамма клубеньковых бактерий. Штаммы, выделенные из горных районов, образовали меньше клубеньков, чем штаммы, выделенные из низинных районов.

Приведенные данные показывают значение температуры для жизнеспособности клубеньковых бактерий и клубенькообразования у растений.

Выводы

1. Выявлена связь между эффективностью клубеньковых бак-

терий и экологической приспособленностью их к условиям местобитания.

2. Факторы внешней среды оказывают значительное влияние на жизнедеятельность клубеньковых бактерий и эффективность симбиоза, что необходимо учесть при подборе штаммов для изготовления нитрагина.

Ա. Զ. Նախընթաց

ՊԱՍՏՈՐԱԿՏԵՐԻԱՆԵՐԻ ԷԿՈԼՈԳԻԱԿԱՆ
ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Հողմածուժ տրված է հայրենական և արտասահմանյան մի շարք հեղինակների, ինչպես նաև մեր ուսումնասիրությունների արդյունքները պալարաբակտերիաների վրա էկոլոգիական տարրեր ֆակտորների (հողի թթվության, խոնավության և ջերմաստիճանի) ազդեցության վերաբերյալ:

Ցույց է տրված, որ տարրեր էկոլոգիական վայրերից մեկուսացված պալարաբակտերիաները ավելի արդյունավետ են տվյալ էկոլոգիական պայմաններում: Միջավայրի թթվությունը, խոնավությունը և ջերմաստիճանը յուրահատուկ ազդեցություն են թողնում պալարաբակտերիաների զարգացման և բույսերի պալարագոյացման վրա:

Л И Т Е Р А Т У Р А

Бернард В. В. 1953. Тр. ВНИИ с.-х. микробиол. 13.

Бородулина Ю. С. 1953. Микробиология, 4, 4.

Бородулина Ю. С. 1961. Тр. Ин-та микробиологии АН СССР, в. 11.

Доросинский Л. М., Ламповшиков П. К. 1948. В сб: Пути повышения активности клубеньковых бактерий. М., Сельхозгиз.

Доросинский Л. М. 1970. Клубеньковые бактерии и нитрагин, Л., изд. "Колос".

Доросинский Л. М. 1975. Успехи микробиологии, в. 10.

Завертайло Л. С. 1967. Повышение урожайности люцерны при ее нитрагинизации на орошаемой почве Алма-Атинской области. Автореф. канд. дисс., Одесса.

Заремба В. П. 1953. В сб.: Вопросы применения бактериальных удобрений. Изд. АН УССР.

Зименко Т. Г., Горнак Н. М. 1969. В сб.: Роль микроорганизмов в питании растений и плодородии почвы. Минск, изд. "Наука и техника".

Калниньш А. Д. 1958. Ин-та микробиол. АН Латв. ССР, 7.

Калниньш А. Д. 1963. Тр. Ин-та микробиол. АН Латв. ССР, 18, 3.

Квасников В. В. 1951. Агробиология, №3.

Кишиневский Б. А. 1966. Клубеньковые бактерии и их влияние на продуктивность бобовых культур в условиях Кустанайской области. Автореф. канд. дисс. Л.

Красильников Н. А. 1945. Микробиологические основы бактериальных удобрений. Изд. АН СССР.

Лазарева Н. М. 1953 Тр. ВНИИ с.-х. микробиол., 13.

Лазарева Н. М. 1961. Бактериальные удобрения. Л.-М., Сельхозгиз.

Лалинскас Э. Б. 1971. Микробиология, 40.

Лопатина Г. В., Лазарева Н. М. 1957. Бюлл. н.т. инф. по с.-х. микробиол., №3.

Матевосян А. А. 1950. Эспарцеты Армении. Изд. АН Арм. ССР.

Меграбян А. А. 1955. В сб.: Вопр. с.-х. и промышл. микробиол. Изд.-во АН Арм. ССР, в. II (УШ)

Мишустин Е. Н. 1964. Биол. азот в земледелии и перспективы использования азотфикс. синезеленых водорослей. М.

Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. 1968. Биологическая фиксация атмосферного азота. М., "Наука".

Мишустин Е. Н., Смирнова Г. А., Гассельблат Т. О. 1971. В сб.: Микробиологические основы повышения плодородия почв. Тр. ВНИИ с.-х. микробиол.

Мульдер Э. Дж., Лай Т. А., Дилз К., Хауэрс А. 1966. IX Междунар. конгресс по микробиол. (симпозиумы). М.

Наплекова Н. Н. 1959. Изв. СО АН СССР, сер. биол. и мед. наук, №11.

Нестерова Н. М. 1970. Влияние кислотности среды на клубеньковые бактерии клевера в условиях чистой культуры

и симбиоза. Автореф. канд. дисс. М.

Петросян А. П., Тараян Ш. С., Налбандян А. Д.
1955. В сб.: Вопр. с.-х и промысл. микробиол. Изд. АН Арм.
ССР, в П(УШ)

Петросян А. П., Арутюнян Р. Ш. 1955. В сб.: Вопр.
с.-х. и промысл. микробиол. Изд-во АН Арм. ССР, в П(УШ).

Петросян А. П. 1959. Экологические особенности клубень-
ковых бактерий в Армянской ССР. Изд. МСХ Арм. ССР, Ере-
ван.

Рубенчик Л. И. 1953. В сб.: Вопросы применения бакте-
риальных удобрений. Изд. АН УССР.

Федоров М. В., Подъямпольская В. П. 1951. ДАН
СССР, 77, 121.

Тимирджи Г. К. 1939. Сб.: Научно-исслед. работ Азово-
Черноморского ин-та, 2.

Шильникова Р. К. 1970. Анатомия и закономерности
развития клубеньковых бактерий в симбиозе с растением и в
условиях искусственной питательной среды. Автореф. докт.
дисс. М.

Amarger N. 1974. C. r. acad. agr. France, 60, 2.

Harmsen G. W. 1965. Landbouwkund, Tijds-Christ, 77, 811.

Loos M. A., Louw H. A. 1964. S. Afrik. Tydskr. Landbouwentenk, 7, 35.

Vartiovaara U. 1937. J. Agric. Sci., 27, 626.