

12. Kropinski A. M., Lewis V., Berry D. Effect of growth temperature on the lipids, outer membrane proteins, and lipopolysaccharides of *Pseudomonas aeruginosa* PAO // J. Bacteriol. – 1987. – V. 69. – P. 1960-1966.
13. Kumar G. S., Jagannadham M. V., Ray M. K. Low-temperature-induced changes in composition and fluidity of lipopolysaccharides in the antarctic psychrotrophic bacterium *Pseudomonas syringae* // J. Bacteriol. – 2002. – V. 184. – P. 6746-6749.
14. Lerouge I., Vanderleyden J. O-antigen structural variation: mechanisms and possible roles in animal/plant-microbe interactions // FEMS Microbiol Rev. – 2002. – V. 26. – P. 17-47.
15. Lowry O., Rosenbrough N., Farr A., Randall R. Protein measurement with the Folin reagent // J. Biol. Chem. – 1951. – V. 193. – P. 265-275.
16. Monsieurs P., De Keersmaecker S., Navarre W.W., Bader M.W., De Smet F., McClelland M., Fang F.C., De Moor B., Vanderleyden J., Marchal K. Comparison of the PhoPQ regulon in *Escherichia coli* and *Salmonella typhimurium* // J Mol Evol. – 2005. – V. 60. – P. 462-474.
17. Titarenko E., López-Solanilla E., García-Olmedo F., Rodríguez-Palenzuela P. Mutants of *Ralstonia* (*Pseudomonas*) solanacearum sensitive to antimicrobial peptides are altered in their lipopolysaccharide structure and are avirulent in tobacco // J Bacteriol. – 1997. – V. 179. – P. 6699-6704.
18. Vidaver A. Synthetic and complex media for the rapid detection of fluorescence of phytopathogenic *Pseudomonads*: Effect of the carbon source // Appl. Microbiol. – 1967. – V. 15. – P. 1523-1524.
19. Vorachek-Warren M.K., Carty S.M., Lin S., Cotter R.J., Raetz C.R. An *Escherichia coli* mutant lacking the cold shock-induced palmitoleoyltransferase of lipid A biosynthesis: absence of unsaturated acyl chains and antibiotic hypersensitivity at 12 degrees C // J Biol Chem. – 2002. – V. 277. – P. 14186-14193.

Отримано 21.09.2010

УДК 631.461.5 + 631.811.98

И.В. Драговоз, Н.О. Леонова, Г.А. Иутинская

*Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины,
ул. Академика Заболотного, 154, Киев, МСП, Д 03680, Украина*

СИНТЕЗ ФИТОГОРМОНОВ ШТАММАМИ *BRADYRHIZOBIUM* *JAPONICUM* РАЗЛИЧНОЙ СИМБИОТИЧЕСКОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ

*Исследована гормонсинтезирующая способность ризобий сои и проведено сравнение этого показателя с симбиотической эффективностью штаммов *Bradyrhizobium japonicum* в условиях вегетационного и полевого опытов.*

*Синтез экзогенных цитокининов высокоэффективными штаммами ризобий сои значительно (в 3–11 раз) превышает их образование у малоэффективного и неэффективного штаммов. Обсуждается возможность использования в качестве характеристики симбиотической эффективности различных штаммов *B. japonicum* их способность продуцировать экзогенные фитогормоны цитокининовой природы.*

*Ключевые слова: *Bradyrhizobium japonicum*, фитогормоны, цитокинины, симбиотическая активность штамма, продуктивность.*

Известно, что биологическая активность штаммов азотфиксирующих микроорганизмов является характеристикой, которая напрямую связана с продуктивностью растений [15]. В связи с этим оценка биологической активности диазотрофных микроорганизмов очень важна на этапе лабораторного скрининга наиболее эффективных штаммов, способствующих повышению продуктивности бобовых культур (сои, гороха, люцерны и т.п.) [1]. Традиционно для характеристики биологической активности штаммов клубеньковых бактерий, в частности, рода *Bradyrhizobium*, используют такие показатели, как вирулентность штамма, его нодуляционная способность, симбиотическая эффективность (количество и масса клубеньков, нарастание надземной массы и корней растения, нитрогеназная активность клубеньков, урожайность и качество зерна) [6]. Однако эти показатели можно исследовать в условиях вегетационного или полевого опытов и, к тому же, они не достаточно объективно отражают активность определенных штаммов. Так, например, нет прямой корреляции между высокой вирулентностью некоторых штаммов рода *Bradyrhizobium* и зерновой продуктивностью бобовых культур [5, 6, 11].

© И.В. Драговоз, Н.О. Леонова, Г.А. Иутинская, 2011

Наиболее показательной и используемой характеристикой симбиотической активности штаммов ризобий является их нитрогенная активность в симбиозе [14]. Она дает возможность получить относительно объективный показатель активности клубеньковых бактерий. Однако при этом измеряется ацетилен-восстанавливающая активность, а не прямой показатель активности фермента нитрогеназы и количество усвоенного аммония. Следует также отметить, что разброс значений аналитических повторностей при оценке ацетилен-восстанавливающей активности напрямую зависит от процесса подготовки образцов к анализу.

Известно, что ризобии синтезируют фитогормоны-стимуляторы, которые играют важную роль при формировании и функционировании симбиотических систем [11, 16, 19, 21]. Поэтому способность азотфиксирующих бактерий продуцировать фитогормоны заслуживает серьезного изучения. Однако остается практически не исследованным вопрос о существовании взаимосвязи между синтезом фитогормонов и симбиотической активностью штаммов клубеньковых бактерий.

Цель работы – исследование гормонсинтезирующей способности ризобий сои и сравнение этого показателя с симбиотической эффективностью штаммов в условиях вегетационного и полевого опытов.

Материалы и методы. Объектом исследования служили клубеньковые бактерии сои из коллекции отдела общей и почвенной микробиологии Института микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины: высокоэффективные штаммы *B. japonicum* УКМ В-6018 (ИМВ В-7242), *B. japonicum* УКМ В-6023 (ИМВ В-7205), *B. japonicum* УКМ В-6035 (ИМВ В-7031) и *B. japonicum* УКМ В-6036 (ИМВ В-7167), селекционированные в ИМВ НАНУ, способные формировать на корнях сои активный азотфиксирующий аппарат. Для сравнения исследовали малоэффективный штамм *B. japonicum* 21110, полученный из коллекции Всероссийского научно-исследовательского института сельскохозяйственной микробиологии РАСХН (Санкт-Петербург, Пушкин), и неэффективный штамм *B. japonicum* 604к, любезно предоставленный сотрудниками Южной опытной станции Института сельскохозяйственной микробиологии НААНУ.

Культивирование бактерий проводили в колбах объемом 750 мл на качалке (220 об/мин) при температуре 26–28°C в течение 72–96 ч на жидкой питательной среде Исварана [7]. В качестве посевного материала использовали культуру *B. japonicum* в экспоненциальной фазе роста (92–96 ч), выращенную на вышеуказанной среде. Количество посевного материала составляло 5 % (по объему). Жидкую культуру штаммов *B. japonicum* в экспоненциальной фазе роста центрифугировали 30 мин при 15000 g и температуре +4°C. Супернатант использовали для качественного и количественного анализа фитогормонов. Из супернатанта фитогормоны выделяли путем перераспределения в двух не смешивающихся между собой фазах [4]. Дальнейшее концентрирование и очистку экстрактов проводили методом препаративно-накопительной тонкослойной хроматографии. Качественное и количественное определение ауксинов, цитокининов и абсцизовой кислоты (АБК) проводили методом спектроденситометрической тонкослойной хроматографии [10]. Способность к синтезу экзогенных фитогормонов выражали в мкг синтезированного 1 г абсолютно сухой биомассы (АСБ) продуцента.

В вегетационных и полевых исследованиях использовали растения сои сорта Киевская 27. Растения инокулировали исследуемыми штаммами и определяли симбиотическую эффективность штамма, используя в качестве характеристик нодуляционную способность, азотфиксирующую активность клубеньков [14], накопление фотосинтетических пигментов [9] и продуктивность растений сои.

Вегетационные опыты проводили в сосудах Вагнера объемом 8 кг на оподзоленном черноземе. В почву вносили основные макроэлементы из расчета $N_{30}P_{90}K_{90}$ в форме растворов солей. Для инокуляции семян сои использовали бактериальные суспензии описанных выше штаммов *B. japonicum*, которые культивировали на стандартных питательных средах для медленнорастущих ризобий. Плотность суспензии ризобий для инокуляции семян составляла 10^9 кл/мл. Предпосевную обработку семян проводили из расчета инокуляционной нагрузки $2,5\text{--}3,5 \cdot 10^6$ клеток на 1 зерно. Посевной материал контрольного варианта замачивали в стерильной водопроводной воде.

Полевые опыты проводили в Киево-Святошинском районе Киевской области на темносерой оподзоленной легкосуглинистой почве на лессовидных суглинках, площадь опытных участков составляла 12,5 м², повторность опыта – 4-кратная. Бактеризацию семян проводили, как описано выше. Азотные удобрения не использовали, фосфорные и калийные удобрения вносили из расчета 60 кг действующего вещества на гектар. Анализ растительного материала проводили в фазе бутонизации-начала цветения и в фазе зрелости бобов. В фазе бутонизации-начала цветения определяли нодуляционную и азотфиксирующую активность корневых клубеньков. В фазе созревания бобов определяли продуктивность растений сои.

Экспериментальные результаты обрабатывали статистически методом дисперсионного анализа с использованием пакетов специальных программ *Microsoft Excel* '03.

Результаты и их обсуждение. Исследуемые штаммы ризобий синтезировали экзогенные фитогормоны как стимулирующего действия (ауксины и цитокинины), так и ингибирующего, регулирующие, в частности, широкий спектр защитных реакций у растений (АБК) (табл. 1). Следует отметить, что у всех исследуемых штаммов ризобий синтез экзогенных фитогормонов стимулирующего действия (цитокинины и ауксины) был значительно выше (в 20–430 раз), чем синтез АБК – фитогормона ингибирующего действия. В составе синтезированных ауксинов преобладала индолил-3-уксусная кислота (ИУК), причем наибольшее количество ее было обнаружено в культуральной жидкости высокоэффективного штамма *B. japonicum* УKM В-6035 – более 773 мкг/г АСБ. Малоэффективный штамм *B. japonicum* 21110 и высокоэффективный штамм *B. japonicum* УKM В-6018 по уровню синтеза ИУК незначительно отличались между собой.

Спектр цитокининов, синтезируемых ризобиями сои, отличался как качественным, так и количественным составом. Так, высокоэффективный симбионт УKM В-6018 синтезировал наибольшее количество цитокининов (~ 1555 мкг/г АСБ), среди которых преобладал зеатин-рибозид. Штамм также был способен синтезировать значительное количество других цитокининов, в частности, зеатина и изопентенил-аденозина рибозилированного.

Таблица 1

Синтез экзогенных ауксинов, цитокининов и АБК клубеньковыми бактериями *B. japonicum*

Фитогормоны		Синтез фитогормонов, мкг/г АСБ		
		УKM В-6018	УKM В-6035	21110
Ауксины	ИУК	8,88	772,76	3,84
	Индол-3-карбоксилловая кислота	4,60	следы	следы
Цитокинины	Зеатин-рибозид	855,01	672,55	135,91
	Изопентенил-аденозин рибозилированный	352,44	следы	8,03
	Зеатин	345,00	60,29	22,02
	Изопентенил-аденин	1,71	4,94	следы
Абсцизовая кислота		3,65	71,88	2,33

Другой высокоэффективный штамм УKM В-6035 синтезировал меньше экзогенных цитокининов (~ 740 мкг/г АСБ), при этом преобладал синтез зеатин-рибозида (более 670 мкг/г АСБ), а соотношение форм цитокининов несколько отличалось от штамма УKM В-6018: обнаружены следовые количества изопентенил-аденозина рибозилированного.

Заслуживает внимания тот факт, что общее количество цитокининов, синтезируемых высокоэффективными штаммами было в 4,4–9,4 раза выше по сравнению с таковым аналогичных фитогормонов малоэффективным штаммом *B. japonicum* 21110. В связи с этим, мы высказали предположение о прямой взаимосвязи между способностью к синтезу цитокининов штаммами ризобий сои и их симбиотической эффективностью. Для подтверждения этого предположения нами была изучена способность к синтезу экзогенных цитокининов ризобиями сои различной эффективности: неактивным штаммом *B. japonicum* 604к, малоэффективным *B. japonicum* 21110 и четырьмя высокоэффективными: *B. japonicum* УKM В-6018, УKM В-6023, УKM В-6035, УKM В-6036 (рис. 1).

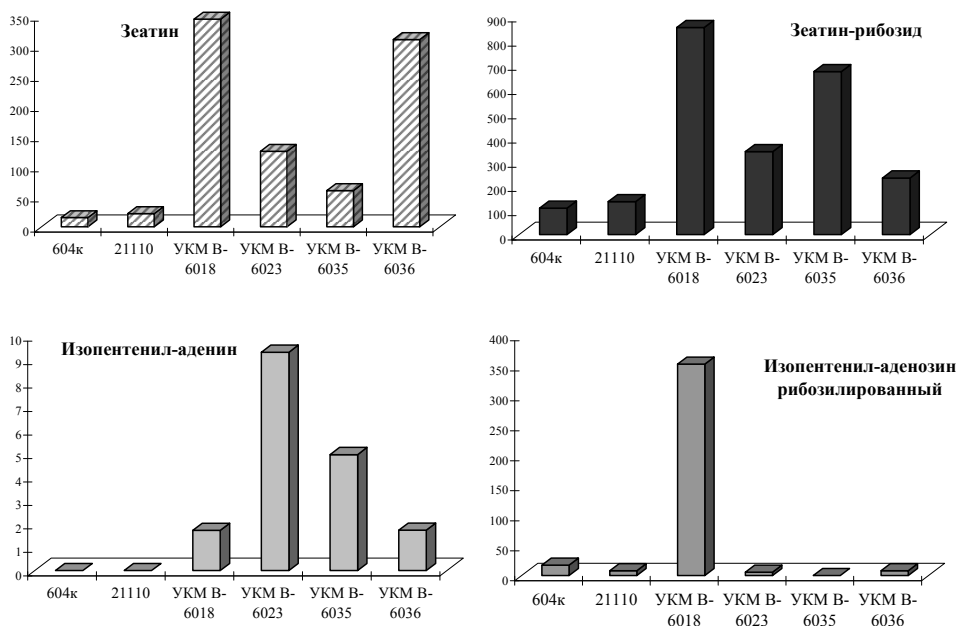


Рис. 1. Синтез цитокининов (мкг/г АСБ) ризобиями сои различной симбиотической активности

Полученные результаты свидетельствуют о том, что штаммы клубеньковых бактерий, отличающиеся симбиотической эффективностью, синтезировали различные количества экзогенных цитокининов. В спектре полученных фитогормонов цитокининового ряда преобладал зеатин-рибозид, наибольшее количество которого обнаружено в супернатанте *B. japonicum* UKM B-6018. Заслуживает внимания и то, что количество зеатин-рибозида, синтезированного высокоэффективными штаммами клубеньковых бактерий сои, было в 1,7–7,9 раз выше, чем у малоэффективного и неактивного штаммов. Аналогичная закономерность более активного синтеза цитокининов эффективными штаммами наблюдалась и в отношении зеатина (превышение в 2,7–22,4 раза) и изопентенил-аденина (синтез этого цитокинина у *B. japonicum* 21110 и 604к практически отсутствовал). Что касается синтеза изопентенил-аденозина рибозилированного, то полученная закономерность выявлена не для всех штаммов. Суммарное продуцирование экзогенных цитокининов каждым высокоэффективным штаммом превышало аналогичные показатели у малоэффективного в 3,3–9,4 раза и у неэффективного – в 3,9–11,0 раз.

Также представляло интерес сравнить результаты по уровню синтеза цитокининов с некоторыми широко используемыми характеристиками эффективности функционирования симбиоза, сформированного этими штаммами с растениями сои (табл. 2).

Таблица 2
Формирование и функционирование нодуляционного аппарата у растений сои сорта Киевская 27 при обработке разными штаммами *B. japonicum*

Вариант обработки семян	Среднее кол-во клубеньков на растение, шт.	Масса клубеньков на растение, мг	Азотфиксирующая активность, мкмоль C_2H_4 на растение за час
Контроль (обработка стерильной водой)	0	–	–
<i>B. japonicum</i> 604к*	564	880,0	0,009±0,001
<i>B. japonicum</i> 21110	16	97,5	10,7±0,32
<i>B. japonicum</i> UKM B-6018	35	804,0	7,93±0,17
<i>B. japonicum</i> UKM B-6035	25	130,8	17,5±0,87

Примечание. * Приведены данные согласно работы [12].

Так, в условиях вегетационного опыта количество клубеньков, образованных на корнях сои малоэффективным штаммом 21110 составляло 16, а при симбиозе с эффективными штаммами – в 1,6-2,2 раза больше. Соответственно, масса клубеньков и их нитрогеназная активность были выше в симбиозе с *B. japonicum* УКМ В-6018 и УКМ В-6035.

В условиях полевого опыта показано более активное (на 5,5–32,8 %) накопление фотосинтетических пигментов у растений сои, инокулированных высокоэффективными штаммами по сравнению с малоэффективным (табл. 3). Полученные результаты подтверждают тот факт, что предпосевная бактериализация семян ризобиями положительно влияет на содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов) [13].

Таблица 3

Содержание хлорофиллов в листьях сои сорта Киевская 27 при обработке разными штаммами *B. japonicum* (фаза бутонизации-начала цветения)

Вариант обработки семян	Содержание хлорофиллов <i>a+b</i>	
	мг/г сухой массы	% к контролю
Контроль (обработка стерильной водой)	1,10 ± 0,02	100
<i>B. japonicum</i> 21110	1,14 ± 0,03	103,6
<i>B. japonicum</i> УКМ В-6018	1,50 ± 0,06	136,4
<i>B. japonicum</i> УКМ В-6035	1,20 ± 0,05	109,1
<i>B. japonicum</i> УКМ В-6036	1,32 ± 0,03	120,6

Общепризнанным является мнение исследователей о том, что результирующим показателем эффективности симбиоза является полученный урожай и его качество [8]. Данные по урожайности сои в опытах с инокуляцией ризобиями разной эффективности свидетельствуют о том, что прибавка урожая при использовании высокоэффективных штаммов составляет 10–38 %, в то время как малоэффективного – лишь 6,8 % (табл. 4).

Таблица 4

Урожай сои сорта Киевская 27 при обработке разными штаммами клубеньковых бактерий

Вариант обработки семян	Урожай зерна, ц/га	% к контролю
Контроль (обработка стерильной водой)	13,8	100,0
<i>B. japonicum</i> 21110	14,7	106,8
<i>B. japonicum</i> УКМ В-6018	17,9	129,7
<i>B. japonicum</i> УКМ В-6023	19,4	137,6
<i>B. japonicum</i> УКМ В-6035	16,2	110,1
<i>B. japonicum</i> УКМ В-6036	20,6	134,0
НСР _{0,05}	1,3	–

Примечание. НСР_{0,05} – наименьшая существенная разница при 95 % уровне значимости показателей.

Способность ризобий синтезировать фитогормоны стимулирующего действия была исследована достаточно давно [18, 20]. Еще в 60-70-е годы прошлого столетия на растительных тестах в опытах с проростками гороха было показано стимулирующее действие клубеньковых бактерий на прорастание семян [17]. Однако в большинстве случаев синтез фитогормонов оценивался на уровне качественных показателей, что затрудняло использование этой характеристики для оценки симбиотической эффективности штаммов. В последнее время, в связи с развитием физико-химических методов количественного определения фитогормонов, значительно возрос интерес к исследованию синтеза ризобиями этих физиологически активных соединений. В частности, при изучении фитогормонов стимулирующего и ингибирующего действия, мы обратили внимание на различия в уровне экзогенного синтеза этих соединений ризобиями сои с различной активностью симбиоза [2]. Так, ранее было показано, что высокоактивные штаммы и Tn5-мутанты *B. japonicum* обладают повышенной способностью к синтезу ИУК в чистой культуре, а биосинтез АБК не коррелирует с эффективностью штаммов [3].

Как показали наши исследования, в качестве характеристики симбиотической активности штаммов можно использовать их способность синтезировать экзогенные фитогормоны цитокининовой природы. Полученные данные совпадают с ранее опубликованными работами о том, что высоковирулентные штаммы клубеньковых бактерий обладают повышенной способностью синтезировать цитокинины [18, 19]. По мнению авторов, именно цитокинины играют важную роль в формировании клубеньков, поскольку они стимулируют процессы пролиферации растительной ткани.

Таким образом, предложенный нами показатель обеспечивает достаточно надежное определение симбиотической активности штаммов клубеньковых бактерий рода *Bradyrhizobium* с помощью такого биохимического критерия как синтез экзогенного зеатина и/ или зеатинрибозида и/ или изопентенил-аденина при выращивании этих штаммов в лабораторных условиях. Это дает возможность достаточно быстро оценить активность штаммов и отобрать их для проведения дальнейших опытов по изучению эффективности симбиоза в вегетационных и полевых условиях. Последние, в свою очередь, связаны с довольно длительным периодом выращивания растений и определенными техническими условиями проведения подобных опытов. Предложенный биохимический показатель обеспечивает относительно быстрое и надежное определение целесообразности использования штамма как инокулянта для предпосевной обработки семян сои.

I.V. Dragovoz, N.O. Leonova, G.O. Iutynska

Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України, Київ

СИНТЕЗ ФІТОГОРМОНІВ ШТАМАМИ *BRADYRHIZOBIUM JAPONICUM* РІЗНОЇ СИМБІОТИЧНОЇ ЕФЕКТИВНОСТІ

Резюме

Досліджена гормонсинтезувальна здатність ризобій сої і проведено порівняння цього показника з симбіотичною ефективністю штамів *Bradyrhizobium japonicum* в умовах вегетаційного та польового дослідів. Синтез екзогенних цитокинінів високоефективними штаммами ризобій сої значно (у 3–11 разів) перевищував їх утворення малоефективним та неефективним штаммами. Обговорюється можливість використання здатності штамів *B. japonicum* синтезувати екзогенні фітогормони цитокинінової природи для характеристики їх симбіотичної ефективності.

Ключові слова: *Bradyrhizobium japonicum*, фітогормони, цитокиніни, симбіотична активність штаму, продуктивність.

I.V. Dragovoz, N.O. Leonova, G.A. Iutynska

Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

PHYTOHORMONES SYNTHESIS BY *BRADYRHIZOBIUM JAPONICUM* STRAINS WITH DIFFERENT SYMBIOTIC EFFECTIVENESS

S u m m a r y

Phytohormone's synthesis activity of soybean rhizobia has been researched and comparison of this parameter with the effectiveness of *Bradyrhizobium japonicum* symbiotic strains in the greenhouse and field experiments has been carried out. It has been shown that the total production of exogenous cytokinins of the highly effective rhizobia strains of soybean was more significantly (3-11 times) higher than the similar characteristic in inefficient and ineffective strains. The ability to produce exogenous phytohormones of cytokinin's nature as the possibility to use for estimation of symbiotic effectiveness *B. japonicum*'s strain has been discussed.

The paper is presented in Russian.

K e y w o r d s: *Bradyrhizobium japonicum*, phytohormones, cytokinins, symbiotic activity of strain, productivity.

T h e a u t h o r ' s a d d r e s s: *I.V. Dragovoz, Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Science of Ukraine; 154 Acad. Zabolotny St., Kyiv, MSP, D03680, Ukraine.*

1. *Генетика симбиотической азотфиксации с основами селекции* / Под ред. И.А. Тихоновича, Н.А. Проворова. – СПб.: Наука, 1998. – 208 с.
2. Драгозов І.В., Леонова Н.О., Білявська Л.О., Яворська В.К., Іутинська Г.О. Продуктування фітогормонів деякими вільноіснуючими та симбіотичними ґрунтовими мікроорганізмами // Доповіді НАН України. – 2010, № 12. – С. 154–159.
3. Коць С.Я., Волкогон Н.В., Грищук Е.А. Способность штаммов и Tn5-мутантов *Bradyrhizobium japonicum* к синтезу ИУК и АБК *in vitro* // Физиол. и биохим. культ. раст. – 2010. – 42, № 6. – С. 491–496.
4. *Методические рекомендации по определению фитогормонов*. – Киев: Ин-т ботаники АН УССР, 1988. – 78 с.
5. Мильто Н.И. Клубеньковые бактерии и продуктивность бобовых растений. – Минск: Наука и техника, 1982. – 296 с.
6. Мишустин Е.Н., Шильникова В.К. Клубеньковые бактерии и инокуляционный процесс. – М.: Наука, 1973. – 240 с.
7. Пат. 3324 UA, МКІ С1 С05 F 11/08, С 12 N 1/20. Штам бактерій *Bradyrhizobium japonicum* для одержання добрив під сою / Н.М. Скочинська, А.Ф. Антипчук, В.М. Рангелова, Р.М. Канцелярук, О.В. Танцюренко // Бюл. – 1994. – № 6-1.
8. Патица В.П., Коць С.Я., Волкогон В.В. та ін. Біологічний азот. – К.: Світ, 2003. – 424 с.
9. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений – К.: Наукова думка, – 1976. – 334 с.
10. Савинский С.В., Кофман И.Ш., Кофанов В.И., Стасевская И.Л. Методические подходы к определению фитогормонов с помощью спектроденситометрической тонкослойной хроматографии // Физиол. и биохим. культ. раст. – 1987. – 19, № 2. – С. 210–215.
11. Спайнк Г., Кондородиш А., Хукс П. *Rhizobiaceae*. Молекулярная биология бактерий, взаимодействующих с растениями / Под ред. И.А. Тихоновича, Н.А. Проворова. – Санкт-Петербург: ИПК «Бионт», 2002. – 568 с.
12. Сытников Д.М., Коць С.Я. Симбиотические свойства неактивного штамма клубеньковых бактерий сои 604к // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку: у 2 т./ Голов. ред. В.В. Моргун. – Київ: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 466–470.
13. Тутова Л.В., Леонова Н.О., Верхотурова И.С., Антипчук А.Ф., Мандровская Н.М., Маменко П.В., Іутинська Г.А. Использование микробных ассоциаций как основы композиционных биопрепаратов для повышения продуктивности сои // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку: у 2 т./ Голов. ред. В.В. Моргун. – Київ: Логос, 2009. – Т. 1. – С. 437–445.
14. Умаров М.М. Ацетиленовый метод изучения азотфиксации в почвенно-микробиологических исследованиях // Почвоведение. – 1976, № 12. – С. 92–95.
15. Умаров М.М., Кураков А.В., Степанов А. А. Микробиологическая трансформация азота в почве. – М.: ГЕОС, 2007. – 138 с.
16. Цавкелова Е.А., Климова С.Ю., Чердынцева Т.А., Нетрусов А.И. Микроорганизмы – продуценты стимуляторов роста растений и их практическое применение // Прикладная биохимия и микробиология. – 2006. – 42, № 2 – С.133–143.
17. Phillips D.A. A cotyledonary inhibitor of root nodulation in *Pisum sativum* // *Physiol. Plantarum*. – 1971. – 25, N 3. – P. 482–487.
18. Phillips D.A., Torrey J.G. Studies on cytokinin production by *Rhizobium* // *Plant Physiol.* – 1972. – 49, N 1. – P. 11–15.
19. *Phytohormones in soils: microbial production and function* / Ed. Frankenberger W. T., Arshad M. – New York: Dekker. – 1995. – 503 p.
20. Tanner J.W., Anderson I.C. External effect of combined nitrogen on nodulation // *Plant Physiol.* – 1964. – 39, N 6. – P. 1039–1043.
21. *The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface*. 2nd ed. // Ed. R. Pinton, Z. Varanini, P. Nannipieri. – Boca Raton, FL: CRC Press. – 2007. – 472 p.

Отримано 12.10.2010