

В.В. Погорелова, З.Т. Бега, И.К. Курдиш

*Институт микробиологии и вирусологии им. Д.К. Заболотного НАН Украины
ул. Академика Заболотного, 154, Киев, ГСП, Д03680, Украина*

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ИНFUЗОРИЙ С АЗОТОБАКТЕРОМ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ

*Исследовано симбиотическое сосуществование инфузорий *Colpoda steinii* с бактериями рода *Azotobacter*. Показано, что при инкубировании в течение 3-х суток инфузорий с клетками *A. vinelandii* ИМВ В-7076, отобранных в логарифмической фазе роста, численность колпод увеличилась в 19 раз, а с *A. chroococcum* 20 – только в 1,8 раз. После 6 суток инкубирования с бактериями, отобранными в фазе стационарного роста, количество инфузорий увеличилось с *A. vinelandii* в 10 раз, с *A. chroococcum* 20 в 9,2 раза. Обработка семян смесью бактерий *A. vinelandii* с *C. steinii* стимулирует их всхожесть, рост корней и ростков на ранних этапах развития растений по сравнению с использованием культуры монобактерий. Очевидно, что инфузории *C. steinii*, как и бактерии рода *Azotobacter*, выделяют биологически активные вещества, которые ускоряют рост и развитие растений.*

Ключевые слова: бактерии рода *Azotobacter*, инфузории *Colpoda steinii*, семена, проростки растений.

Простейшие широко распространены в почвах и являются важными компонентами в наземных экосистемах, обеспечивая связь между бактериями и организмами высшего уровня, такими как нематоды, клещи, черви. Они увеличивают поглощение растениями азота, что стимулирует рост последних [9, 10].

По одной из гипотез, выделение растениями корневых экссудатов приводит к увеличению в ризосфере численности бактерий, которые поглощаются простейшими, освобождая в результате неорганический азот, иммобилизованный в бактериальной биомассе [11-13]. Простейшие питаются селективно, поэтому могут изменять состав бактериального сообщества почвы [14, 15].

О значении почвенных простейших в повышении активности бактерий и влиянии бактерий на растения сообщалось ранее. Было показано, что культуральная жидкость ассоциативных культур простейших (жугитиконосцев, амёб, инфузорий) с азотфиксирующими бактериями *Azotobacter chroococcum* в большинстве случаев оказывала положительное действие на прорастание семян [2, 6]. Нами было установлено, что обработка семян смесью бактерий *Bacillus subtilis* ИМВ В-7023 с инфузориями *Colpoda steinii* стимулирует развитие растений на ранних этапах их развития в различных условиях [4].

В отделе микробиологических процессов на твердых поверхностях был создан бактериальный препарат комплексного действия для растениеводства Комплегран, который включает фосфатмобилизирующие бактерии *Bacillus subtilis* ИМВ В-7023 и азотфиксирующие бактерии рода *Azotobacter*: *Azotobacter vinelandii* ИМВ В-7076 оказывает стимулирующее влияние на прорастание семян растений и формирование проростков за счет выделения биологически активных веществ [7].

Целью работы было исследование взаимоотношения бактерий рода *Azotobacter* в присутствии инфузорий *Colpoda steinii*, а также влияние их совместной культуры на всхожесть семян и развитие проростков некоторых растений.

Материалы и методы. Объектами исследования были бактерии *Azotobacter vinelandii* ИМВ В-7076, выделенные нами из ризосферы сахарной свеклы, выращенной на черноземной почве Житомирской области и *Azotobacter chroococcum* 20, полученные из Украинской коллекции микроорганизмов.

Азотфиксирующие бактерии рода *Azotobacter* выращивали в 100 мл среды Эшби с сахарозой в колбах Эрленмейера объемом 750 мл на качалках (240 об/мин) при 28 °С. Возможность селективного поедания инфузориями клеток азотобактера исследовали, используя культуру бактерий различного физиологического состояния. Для этого их культивировали разное время – 24 ч (фаза логарифмического роста), 48 ч (стационарная фаза развития) и 72 ч (фаза

© В.В. Погорелова, З.Т. Бега, И.К. Курдиш, 2012

отмирания). Полученные таким образом клетки отличались морфологическими признаками, подвижностью и наличием полисахаридной капсулы [3, 5]. Численность бактерий в суспензиях определяли методом посева из десятикратных разведений на агаризованную среду Эшби и подсчетом выросших колоний (КОЕ/мл).

Простейшие культивировали в среде Лозина-Лозинского следующего состава, г/л: NaCl – 0,1; KCl – 0,01; CaCl₂ – 0,01; MgCl₂ – 0,01; NaHCO₃ – 0,02 с добавлением пептона – 0,12; глюкозы – 0,03. Источником питания для размножения колпод служили бактерии *Bacillus subtilis* ИМВ В-7023. Для освобождения инфузорий от бацилл суспензию центрифугировали при 3000 об/мин в течение 15 мин (2 раза), осадок суспендировали в среде Лозина-Лозинского. Остаточное количество бацилл в суспензии колпод составляло 5·10⁴ КОЕ/мл. Численность инфузорий в опытах определяли прямым подсчетом в камере Горяева.

Исследования по выживаемости бактерий рода *Azotobacter* в среде Лозина-Лозинского без колпод и с колподами проводили в пробирках диаметром 2 см и высотой 10 см в стационарных условиях при 26 °С на протяжении 10 суток, периодически определяя в них численность жизнеспособных бактерий и колпод.

Влияние монокультуры бактерий *Azotobacter vinelandii* ИМВ В-7076 и их смешанной суспензии с инфузориями *Colpoda steinii* (1:1) на всхожесть семян, рост и развитие растений проводили на огурцах (*Cucumis sativus*) сорта Феникс и Родничок, озимой пшенице (*Triticum aestivum*) сорта Херсонская и редисе (*Raphanus sativus*) сорта Рубин. Использовали нестерильные семена, которые перед проращиванием бактеризовали. Для этого на 10 г семян наносили 1 мл суспензии бактерий или их смеси с колподами и выдерживали в течение 1 часа. Контролем служили семена, которые обрабатывали стерильной водопроводной водой. Их раскладывали по 30 штук на увлажнённую стерильной водопроводной водой фильтровальную бумагу в чашки Петри. Семена редиса проращивали 6 суток, пшеницы – 8 суток при 20 °С, огурцов – 7 суток при 25 °С в темноте согласно ДСТУ 4138 – 2002.

Влияние чистой культуры *Azotobacter vinelandii* ИМВ В-7076 и её смеси с инфузориями на прорастание стерильных семян огурцов сорта Родничок и колонизацию корней исследовали в полужидком агаре. Для этого семена стерилизовали 40 мин 25 % H₂O₂, после чего трижды промывали стерильной водопроводной водой. Стерильные семена проращивали на картофельном агаре в чашках Петри при 25 °С на протяжении 2 суток. Исследуемые суспензии, которые содержали одни клетки азотобактера или их смесь с инфузориями, вносили в теплый полужидкий агар в соотношении 1:10 и разливали по 15 мл в пробирки диаметром 2 см и длиной 20 см. Контрольной средой служил полужидкий агар. На застывший агар раскладывали проклюнувшиеся семена. Культуры инкубировали при 25–28 °С на площадке с 16 часовым световым днём при искусственном освещении 12000 люкс на протяжении 14 суток. Способность бактерий и колпод колонизировать прикорневое пространство оценивали визуально. После инкубации растения извлекали из пробирки, измеряли длину ростка и корня. Корень просматривали под микроскопом МБИ – 15 (ЛОМО) при увеличении 100 и 400 в проходящем свете для выявления на нём бактерий и колпод.

Результаты обрабатывали, используя методы вариационной статистики [1].

Результаты и их обсуждение. Установлено, что инкубирование *A. vinelandii* ИМВ В-7076 и *A. chroococcum* 20 в среде Лозина – Лозинского в стационарных условиях сопровождалось постепенным снижением численности жизнеспособных клеток. Так, количество в ней бактерий *A. vinelandii* и *A. chroococcum*, внесенных в среду в фазе логарифмического роста, за 10 суток инкубирования уменьшилось в 6,7 и в 19,8 раз от исходного количества, в фазе стационарного роста – в 5,9 и 7,0 раз, а в фазе отмирания – в 7,2 и 8,5 раза, соответственно (табл. 1). Видимо, для их полноценного функционирования в данной среде недостаточно источников питания.

Показано, что при совместном инкубировании бактерий *A. vinelandii*, взятых из логарифмической фазы роста, с колподами в течение 3 суток численность *C. steinii* увеличилось почти в 19 раз. Количество клеток азотобактера при этом также возросло в 2,65 раз. Численность этих бактерий, отобранных со стационарной фазы и в фазе отмирания, увеличилась незначительно по сравнению с исходной. В то же время количество *C. steinii* возросло в 8 и 16 раз, соответственно (рис. 1). После 6 суток совместного инкубирования наблюдалось уменьшение

числа колпод. При этом увеличилось количество клеток *A. vinelandii*, взятых в логарифмической фазе роста, в 3 раза по сравнению с исходным, а после 10 суток численность колпод и азотобактера уменьшалась (рис. 1).

Таблица 1

Численность бактерий рода *Azotobacter* в среде Лозина - Лозинского в зависимости от времени инкубирования

Вид бактерий	Численность жизнеспособных бактерий, КОЕ/мл
0 суток	
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, I*	$(1.46 \pm 0.24) \cdot 10^7$
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, II	$(2.11 \pm 0.36) \cdot 10^7$
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, III	$(2.91 \pm 0.22) \cdot 10^7$
<i>A. chroococcum</i> 20, I	$(3.63 \pm 0.21) \cdot 10^6$
<i>A. chroococcum</i> 20, II	$(1.48 \pm 0.12) \cdot 10^6$
<i>A. chroococcum</i> 20, III	$(2.10 \pm 0.25) \cdot 10^6$
3 суток	
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, I	$(4.12 \pm 0.38) \cdot 10^6$
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, II	$(1.13 \pm 0.20) \cdot 10^7$
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, III	$(2.03 \pm 0.17) \cdot 10^7$
<i>A. chroococcum</i> 20, I	$(3.36 \pm 0.10) \cdot 10^5$
<i>A. chroococcum</i> 20, II	$(4.80 \pm 0.18) \cdot 10^5$
<i>A. chroococcum</i> 20, III	$(5.86 \pm 0.10) \cdot 10^5$
6 суток	
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, I	$(3.43 \pm 0.24) \cdot 10^6$
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, II	$(4.46 \pm 0.20) \cdot 10^6$
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, III	$(4.90 \pm 0.12) \cdot 10^6$
<i>A. chroococcum</i> 20, I	$(3.30 \pm 0.07) \cdot 10^5$
<i>A. chroococcum</i> 20, II	$(4.30 \pm 0.07) \cdot 10^5$
<i>A. chroococcum</i> 20, III	$(4.63 \pm 0.10) \cdot 10^5$
10 суток	
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, I	$(2.18 \pm 0.32) \cdot 10^6$
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, II	$(3.56 \pm 0.14) \cdot 10^6$
<i>A. vinelandii</i> ИМВ В-7076, III	$(4.06 \pm 0.17) \cdot 10^6$
<i>A. chroococcum</i> 20, I	$(1.83 \pm 0.12) \cdot 10^5$
<i>A. chroococcum</i> 20, II	$(2.10 \pm 0.09) \cdot 10^5$
<i>A. chroococcum</i> 20, III	$(2.48 \pm 0.15) \cdot 10^5$

Примечание: * использовали инокулымы азотобактера, полученные в процессе культивирования бактерий в течение: I – 24; II – 48; III – 72 часов

Иная закономерность наблюдалась в смеси инфузорий с *A. chroococcum*. В этом случае после 3 суток инкубирования численность азотобактера, внесенного в среду в логарифмической фазе роста, увеличилась в 8,4 раза, и в 2,7-2,8 раза – отобранных на более поздних стадиях развития популяции (стационарная фаза и фаза отмирания). Количество колпод существенно возрастало в суспензии бактерий, внесенных в фазе отмирания – в 4,6 раза. После 6 суток инкубации максимальное количество *C. steinii* наблюдалось с *A. chroococcum*, отобранным в фазе стационарного роста. При этом прирост колпод был ниже при использовании в качестве инокулыма клеток азотобактера в фазе отмирания. На 10 сутки культивирования количество колпод в суспензии с *A. chroococcum* было выше при использовании бактерий, отобранных в стационарной фазе роста, чем клеток в других фазах развития (рис. 2).

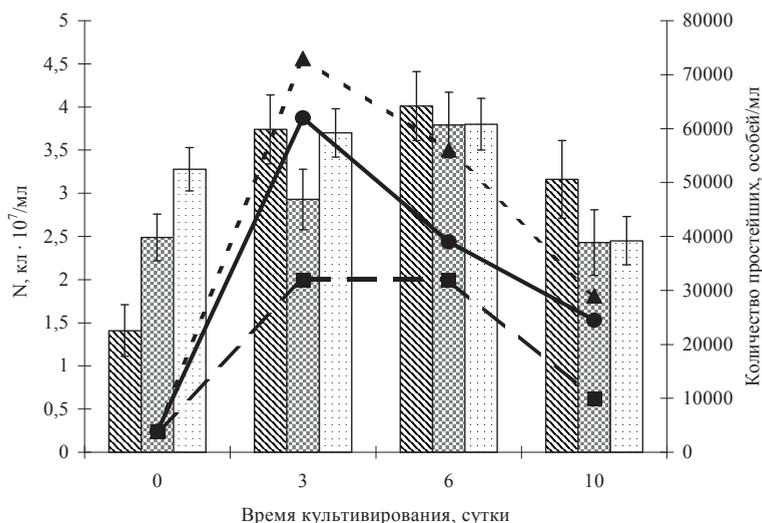


Рис. 1. Численность бактерий (N) *Azotobacter vinelandii* ИМВ В-7076 в смешанной культуре:

- ▨ - *A. vinelandii*, отобранный после 24 ч культивирования
- ▣ - *A. vinelandii*, отобранный после 48 ч культивирования
- ▤ - *A. vinelandii*, отобранный после 72 ч культивирования

Численность *Colpoda steinii* в совместной культуре с:

- ▴ - *A. vinelandii*, (24 ч)
- ● - *A. vinelandii*, (48 ч)
- ■ - *A. vinelandii*, (72 ч)

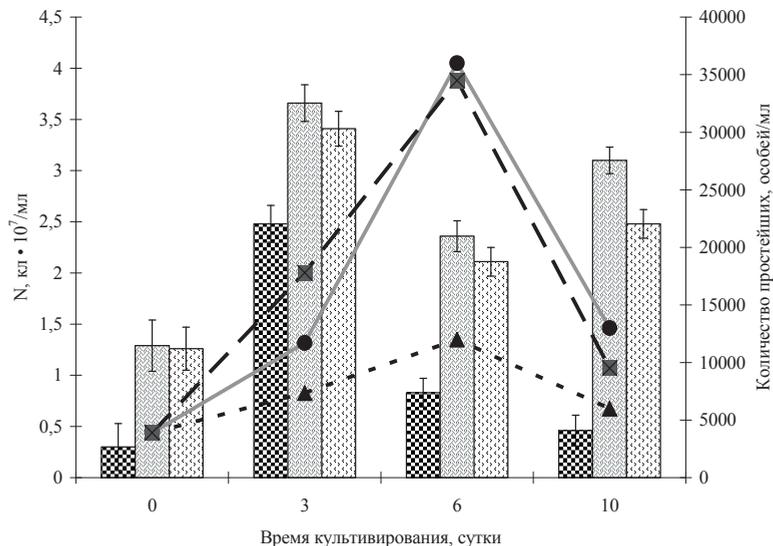


Рис. 2. Численность бактерий (N) *Azotobacter chroococcum* 20 в смешанной культуре:

- ▣ - *A. chroococcum* 20, отобранный после 24 ч культивирования
- ▨ - *A. chroococcum* 20, отобранный после 48 ч культивирования
- ▤ - *A. chroococcum* 20, отобранный после 72 ч культивирования

Численность *Colpoda steinii* в совместной культуре с:

- ▴ - *A. chroococcum* 20, (24 ч)
- ● - *A. chroococcum* 20, (48 ч)
- ■ - *A. chroococcum* 20, (72 ч)

Установлено, что после обработки семян редиса сорта Рубин смешанной культурой *A. vinelandii* ($2,76 \cdot 10^7$ КОЕ/мл) и колпод (4500 особей/мл) наблюдали увеличение длины корней на 122,1 %, ростков – на 10,4 % по сравнению с контролем (табл. 2). Обработка семян огурцов сорта Феникс смешанной культурой бактерий и колпод также приводило к увеличению длины корней на 24,1 %, ростков – на 6,0 % и общей массы растений на 9,0 %. У пшеницы сорта Херсонская после подобной обработки семян их всхожесть была на 5 %, а длина корней – на 27,0 % выше от контрольных и почти на 14,0 % выше, чем при обработке культурой монобактерий. Длина ростков при этом увеличилась на 12,0 %, соответственно (табл. 2).

Таблица 2

Влияние бактерий *Azotobacter vinelandii* ИМВ В-7076 и их смеси с *Colpoda steinii* на всхожесть семян и биометрические показатели растений

Варианты	Численность <i>A. vinelandii</i> , кл / мл, колпод, особей / мл	Всхожесть, шт / %	Длина, мм / %	
			корней	ростков
Редис сорта Рубин				
Контроль	0	$23,8 \pm 0,80$ 100,0	$37,1 \pm 3,01$ 100,0	$37,3 \pm 3,14$ 100,0
<i>A. vinelandii</i>	$(2,76 \pm 0,42) \cdot 10^7$	$29,3 \pm 0,41$ 103,5	$39,8 \pm 6,49$ 107,2	$39,2 \pm 1,00$ 106,2
<i>A. vinelandii</i> + <i>C. steinii</i>	$(2,76 \pm 0,42) \cdot 10^7$ 4500	$29,0 \pm 1,23$ 102,5	$82,0 \pm 4,15$ 221,0	$41,2 \pm 4,11$ 110,4
Огурцы сорта Феникс				
Контроль	0	$27,4 \pm 0,84$ 100,0	$74,6 \pm 3,05$ 100,0	$55,8 \pm 2,81$ 100,0
<i>A. vinelandii</i>	$(2,20 \pm 0,35) \cdot 10^7$	$27,0 \pm 1,7$ 98,5	$87,5 \pm 5,43$ 117,3	$55,8 \pm 5,84$ 100,0
<i>A. vinelandii</i> + <i>C. steinii</i>	$(2,15 \pm 0,24) \cdot 10^7$ 5100	$27,6 \pm 0,83$ 100,0	$92,6 \pm 3,93$ 124,1	$59,2 \pm 2,42$ 106,0
Пшеница сорта Херсонская				
Контроль	0	$27,3 \pm 0,72$ 100,0	$122,3 \pm 17,43$ 100,0	$93,6 \pm 5,25$ 100,0
<i>A. vinelandii</i>	$(1,70 \pm 0,22) \cdot 10^7$	$27,8 \pm 0,45$ 101,8	$138,4 \pm 4,35$ 113,1	$96,5 \pm 2,84$ 103,1
<i>A. vinelandii</i> + <i>C. steinii</i>	$(1,61 \pm 0,17) \cdot 10^7$ 5300	$28,7 \pm 0,50$ 105,0	$155,1 \pm 3,61$ 127,0	$104,5 \pm 5,80$ 112,0

Проращивание стерильных семян огурцов сорта Родничок в полужидком агаре, содержащем $2,73 \cdot 10^7$ КОЕ/мл *A. vinelandii*, приводило к уменьшению длины корней на 22,0 %. Однако длина ростков при этом возрастала на 5,2 % по сравнению с контролем. Возможно, это обусловлено синтезом данными бактериями цитокининов, которые, в соответствии с имеющимися данными, могут приводить к уменьшению длины корней [8]. Добавление в полужидкий агар смеси бактерий с колподами в количестве 5100 особей/мл способствовало удлинению корней на 8,2 % и ростков – на 13,6 %, соответственно (табл. 3).

Таблица 3

Влияние бактерий *Azotobacter vinelandii* ИМВ В-7076 и их смеси с *Colpoda steinii* на длину корней и ростков огурцов сорта Родничок в полужидком агаре

Варианты	Численность <i>A. vinelandii</i> , кл / мл, колпод, особей / мл	Длина корней, мм / %	Длина ростков, мм / %
Контроль	0	$110,9 \pm 13,04$ 100,0	$41,8 \pm 4,41$ 100,0
<i>A. vinelandii</i>	$(2,73 \pm 0,54) \cdot 10^7$	$86,7 \pm 17,43$ 78,0	$44,0 \pm 2,45$ 105,2
<i>A. vinelandii</i> + <i>C. steinii</i>	$(1,74 \pm 0,32) \cdot 10^7$ 5100	$120,0 \pm 10,3$ 108,2	$47,5 \pm 2,04$ 113,6

Показано, что в полужидкой среде при наличии как монокультуры бактерий, так и смеси бактерий с колподами, вдоль корней образуется помутнение, которого нет в контрольном варианте. При микроскопии в ризосфере корней, вынутых из агара, выявлены колонии бактерий и подвижные особи инфузорий.

Таким образом, проведенные исследования показали, что инфузории *C. steinii* избирательно потребляют бактерии рода *Azotobacter*. Более предпочтительной пищей для них являются клетки *A. vinelandii* ИМВ В-7076 в фазе логарифмического роста или *A. chroococcum* 20, отобранные в фазе стационарного роста или в фазе отмирания. В смешанной культуре с *A. vinelandii* ИМВ В-7076, отобранными в логарифмической фазе роста, максимальное количество колпод наблюдалось на 3 сутки, а с *A. chroococcum* 20 (со стационарной фазой роста и фазой отмирания) – на 6 сутки.

Обработка семян смешанной культурой бактерий *A. vinelandii* и инфузورий *C. steinii* увеличивает их всхожесть, длину корней и ростков на ранних этапах их развития по сравнению с использованием монокультуры бактерий. Очевидно, что инфузории *C. steinii*, как и бактерии рода *Azotobacter*, выделяют биологически активные вещества, которые ускоряют рост и развитие растений.

В.В. Погорелова, З.Т. Бега, І.К. Курдиш

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

ВЗАЄМОВІДНОСИНИ ІНФУЗОРІЙ З АЗОТОБАКТЕРОМ ТА ЇХ ВПЛИВ НА РОСЛИНИ

Резюме

Досліджено симбіотичне співіснування інфузорій *Colpoda steinii* з бактеріями рода *Azotobacter*. Показано, що при інкубуванні протягом 3 діб інфузорій з клітинами *A. vinelandii* ИМВ В-7076, відібраними в логарифмічній фазі росту, чисельність колпод збільшувалась в 19 разів, а з *A. chroococcum* 20 – тільки в 1,8 разів. Після 6 діб інкубування з бактеріями відібраними в фазі стаціонарного росту кількість інфузорій збільшилась з *A. vinelandii* в 10 разів, а з *A. chroococcum* 20 в 9,2 рази. Обробка насіння сумішшю бактерій *A. vinelandii* з *C. steinii* стимулює їх схожість, ріст коріння та проростків на ранніх стадіях розвитку рослин у порівнянні з використанням культури монобактерій. Явно, що інфузорії *Colpoda steinii*, так як і бактерії рода *Azotobacter*, виділяють біологічно активні речовини, які прискорюють ріст та розвиток рослин.

Ключові слова: бактерії рода *Azotobacter*, інфузорії *Colpoda steinii*, насіння, проростки рослин.

V.V. Pogorelova, Z.T. Bega, I.K. Kurdish

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

INTERRELATIONS OF INFUSORIA WITH AZOTOBACTER AND THEIR INFLUENCE ON PLANTS

Summary

Symbiotic coexistence of infusoria *Colpoda steinii* with bacteria of *Azotobacter* genus has been investigated. It is shown that when infusoria are incubated during 3 days with the cells of *A. vinelandii* IMV D-7076 selected in the logarithmic phase of growth, the number of colpods increased 19 times, and with *A. chroococcum* 20 – only 1.8 times. After 6 days of incubation with bacteria selected in the phase of stationary growth the number of infusoria increased with *A. vinelandii* 10 times, and with *A. chroococcum* 20 – 9.2 times. Treatment of seeds by the bacterial mix of *A. vinelandii* and *C. steinii* stimulates their germination, growth of roots and sprouts at early stages of plants development as compared with the use of cultures of monobacteria. It is evident that infusoria *Colpoda steinii* as well as the bacteria of *Azotobacter* genus secrete biologically active substances which accelerate growth and development of plants.

The paper is presented in Russian.

Key words: bacteria of *Azotobacter* genus, infusoria *Colpoda steinii*, seeds, plant sprouts.

The author's address: Pogorelova V.V., Zabolotny Institute of Microbiology and Virology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv; 154 Acad. Zabolotny St., Kyiv, MST,D 03680, Ukraine.

1. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
2. Николок В.Ф., Мавлянова М.И., Насырова З.А. Биологически активные вещества почвенных простейших и растения // Почвенные простейшие. – Ленинград: Наука, 1980. – С.52–55.
3. Патент 72856 України, Штам бактерій *Azotobacter vinelandii* 7 – кв для одержання бактеріального добрива для рослинництва / Курдиш І.К., Бега З.Т. Опубл. 15.04.2005. Бюл. №4
4. Позорелова В.В., Бега З.Т., Курдиш І.К. Взаимоотношение бактерий рода *Bacillus* с инфузориями *Colpoda steinii* и их влияние на прорастание семян растений // Мікробіол. журн. – 2012. – 74, №2. – С. 48 – 54.
5. Рубенчик Л.И. Азотобактер и его применение в сельском хозяйстве. Киев: Изд-во АН УССР, 1960. – 327 с.
6. Сухарева Н.Н. Простейшие – новые объекты биотехнологии. – Л.: Наука, 1989. – 148с.
7. Церковняк Л.С., Бега З.Т., Остапчук А.Н., Кузьмин В.Е., Курдиш І.К. Образование биологически активных соединений индольной природы бактериями рода *Azotobacter* // Укр. біохім. журн. – 2009. – 81, №3. – С. 122–128
8. Arkhipova T.N., Veselov S.U., Melentiev A.I., Martynenko E.V., Kudoyarova G.R. Ability of bacterium *Bacillus subtilis* to produce cytokinins and to influence the growth and endogenous hormone content of lettuce plants // Plant and Soil. – 2005. – 272. – P. 201–209.
9. Bonkowski M. Protozoa and plant growth : the microbial loop in soil revisited // New Phytologist. – 2004. – 162. – P.617–631.
10. Ekelund F., Roon R. Notes on protozoa in agricultural soil, with emphasis on heterotrophic flagellates and naked amoebae and their ecology // FEMS Microbiology Reviews. – 1994. – 15. – P. 321–353
11. Griffiths B.S. Mineralization of nitrogen and phosphorus by mixed cultures of the ciliate protozoan *Colpoda steinii*, the nematode *Rnabditis* sp. and the bacterium *Pseudomonas fluorescend* // Soil Biology & Biochemistry. – 1986. – 18. – P. 637–641
12. Kuikman P.J., van Elsas J.D., Jansen A.G., Burgers S.L.G.E., van Veen J.A. Population dynamics and activity of bacteria and protozoa in relation to their spatial distribution in in soil // Soil Biology & Biochemistry. – 1990. – 22. – P. 1063–1073
13. Robinson D., Griffiths B., Ritz K., Wheatley R. Root-induced nitrogen mineralization – a theoretical analysis // Plant and Soil. – 1989. – 117. – P. 185–193.
14. Ronn R., Ekelund F., Grunert J. Protozoan response to addition of the bacteria *Mycobacterium chlorophenolicus* and *Pseudomonas chlororaphis* to soil microcosms // Biology and Fertility of Soils. – 2001. – 33. – P. 126–131.
15. Ronn R., McCaig A.E., Griffiths B.S., Prosser J.I. Impact of protozoan grazing on bacterial community structure in soil microcosms // Applied and Environmental Microbiology. – 2002. – 68. – P. 6094–6105.

Отримано 18.05.2011