

ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ФОРМУВАННЯ СИМБІОТИЧНОЇ АКТИВНОСТІ ТА ЕФЕКТИВНОСТІ БОБОВИХ РОСЛИН

У статті приведені експериментальні дані генетичного контролю процесу формування кількості бульбочок, їх нітрогеназної активності, маси і висоти рослин ліній і гібридів люцери посівної та штамів бульбочкових бактерій

Центральне місце у формуванні бобово-ризобіального симбіозу займає процес фіксації бульбочковими бактеріями молекулярного азоту, який згодом засвоюється рослиною—господарем. Однак доведено, що ефективність симбіозу, яка визначається як збільшення продуктивності рослин у результаті їх взаємодії з ризобіями, не може розглядатися лише як результат активності бактеріальних ферментів, що здійснюють фіксацію молекулярного азоту.

Природа впливу ризобій, що знаходяться в бульбочках, на розвиток рослини—господаря включає цілий ряд маловивчених регуляторних взаємодій. Для успішного проведення селекції *Glycine max* (L.) Merr. і бактерій на підвищення симбіотичної активності необхідно знати величину їх відносного внеску в контроль параметрів системи, що утворюється [12].

Виникнення симбіозу – складний багатоступінчастий процес, який забезпечується постійною взаємодією генів та молекулярних продуктів, макро- і мікросимбіонтів. Ці взаємодії починають здійснюватися ще до появи перших морфогенетичних подій, що призводять до розвитку бульбочки, шляхом обміну молекулярними сигналами, які контролюються генетично. Процес інокуляції *Pisum sativum* L. ризобіями є початковим етапом формування симбіозу і залежить від властивостей обох партнерів [18]. Генетичні відхилення у рослин або бактерій можуть призвести до повної або часткової втрати здатності утворювати бульбочки, тому нодуляція залежить як від фіто-, так і ризобіосимбіонта – *G. max* (L.) Merr. і *P. sativum* L. Приклади специфічної взаємодії між лініями бульбочкових бактерій і рослинами—господарями свідчать про наявність генів комплементарності цієї взаємодії [26]. Тому бобово-ризобіальний симбіоз, зокрема рівень

азотфіксації, треба розглядати як результат комплементації генотипів макро- і мікросимбіонта, як у *P. sativum* L. [14], та інших бобових [10, 12].

Ефективність бобово-ризобіального комплексу залежить від генетичних особливостей обох партнерів [20]. На стадіях передінфекції, інфекції, формування і функціонування бульбочки проявляються особливості геному кожного із симбіонтів у залежності від зовнішнього середовища та адаптивних здібностей партнерів [14]. Здійснення симбіозу можливе при генетичній сумісності видів, сортів і генотипів бобових рослин із штамами бульбочкових бактерій, як у *P. sativum* L. та інших видів. Штами *Rhizobium spp.* можуть суттєво різнитися за господарською специфічністю до рослин-господарів *G. max* (L.) Merr. та інших видів [9].

У процесі азотфіксації рослини і бактерії забезпечують один одного джерелами живлення і кожний з партнерів активно приймає участь у регуляції та експресії генів іншого партнера, як у *P. sativum* L. [14] та інших [38, 22]. Для експресії нодулінових генів у *Rhizobium meliloti* необхідна наявність відповідних індукторів і білків-активаторів у рослин [39].

Роль генотипу мікросимбіонта в сумарній ефективності симбіотичного зв'язування азоту атмосфери не менш значна, ніж рослини-господаря *G. max* (L.) Merr. та інших [4, 15], що доведено біометричними аналізами. Активність азотфіксації і симбіотична ефективність, яку проявляють *Rhizobium spp.* у присутності мінерального (зв'язаного) азоту, суттєво залежить від генотипів штамів [13, 32]. Різні штами обумовлюють різну ефективність симбіозу з одними й тими самими генотипами і сортами рослин *M. sativa* L., по-різному впливають на висоту рослин, кількість і масу бульбочок *G. max* (L.) Merr. Так, з одним сортом *G. max* (L.) Merr. тільки деякі із штамів мали найбільший врожай зерна і вміст сирого протеїну у ньому.

У комплексі факторів, які здатні забезпечити максимальну ефективність азотфіксації, треба враховувати і сортову специфічність бульбочкових бактерій. Поряд з агротехнічними міроприємами, важливим шляхом підвищення ефективності симбіозу являється добір штамів бактерій, які найкраще відповідають певним генотипам рослин. Так у генотипів *Vicia spp.* була виявлена специфічність взаємодії із штамами ризобій за масою. Урожай зеленої маси рослин і загальне накопичення азоту у вегетаційному досліді у найбільшому ступені визначався генотипом бактерій [3]. Інколи штам протилежно діяв на питому ацетиленредуктазну активність *G. max* (L.) Merr. в залежності від сорту. Встановлено, що інокуляція насіння різними штамами бульбочкових бактерій не однаково впливає на продуктивність сортів *M. sativa* L. Для будь-якого сорту рослин *Trifolium spp.* найменш симбіотично ефективний і тим самим найменш специфічний штам утворював у певній мірі більше бульбочок, ніж ефективний штам. Тому специфічність бульбочкових бактерій слід визначати не за особли-

востями бульбочкоутворення, а за ефективністю їх симбіозу з різними видами і сортами рослин. Ступінь прояву і параметри мінливості симбіотичних ознак у рослин суттєво залежать від генотипу мікросимбіонта [12]. Так, у дуже поліморфних за симбіотичними ознаками популяції *Trifolium ambiguum* M. Vieb. кількість генотипів Eff⁺, Eff⁻ і Eff⁰, а також рослин, що не сформували бульбочки взагалі, залежить від генотипу *R. leguminosarum* bv. *trifolii* [12].

Тільки при доборі певних штамів, поряд із агротехнічними заходами, можливе підвищення ефективності симбіозу певними генотипами рослин *M. sativa* L. та інших видів. Показано, що у ризосфері *G. max* (L.) Merr., не двлячись на присутність більш сильних конкурентоспроможних штамів, домінував коїкурентнослабий штам, так як його генотип відповідав генотипу рослини-господаря [21].

Довгий час роль бактерій у здійсненні симбіотичних відносин перевищували. Перші дані про активну роль рослин у бобово-ризобіальному симбіозі були отримані у 30-х роках [10]. Тепер доведено, що рослина відіграє не менш важливу роль у формуванні і функціонуванні бобово-ризобіального симбіозу, ніж бактерії [4, 10, 14, 16, 28, 29, 31].

Морфогенез бульбочок [50], рівень фіксації азоту та симбіотична ефективність залежать від взаємодії симбіонтів і контролюються в основному рослиною-господарем, що підтверджується генетикою симбіозу *Lupinus luteus* L., *M. sativa* L. [43, 47], *P. sativum* L. [33, 37], *Melilotus albus* Medik. [17], *T. incarnatum* L. [48], *T. pratense* L. і *T. subterraneum* L. [18, 42] та інших видів [1, 2, 4, 24, 25, 26, 41, 45]. Генотип рослини впливає на ефективність симбіотичної азотфіксації і пов'язані із ним фізіологічні процеси [30, 44, 49] та контролює ці процеси більш "жорстко", ніж бактерії *M. sativa* L., *T. pratense* L., *Trigonella foenum graecum* L. [46].

Симбіотична активність, підвищення рівня ефективності азотфіксації і здатність прискорювати розвиток рослин залежать від видових [40, 34] і сортових особливостей рослин. Впливає їх фізіологічний стан, як у *G. max* (L.) Merr. та інших видів [16, 34, 40], рівень мінливості популяцій, як у *Centrosema pubescens* Benth. Рослина-господар є важливим фактором варіабельності за азотфіксацією і бульбочкоутворенням у *M. sativa* L. та інших видів [4]. Активні форми бульбочкових бактерій не здатні до утворення бульбочок на неефективних із точки зору азотфіксації бобових рослинах.

При інокуляції насіння бобових рослин бульбочковими бактеріями сильно варіює вага окремих рослин, що викликається генотипами рослин. При використанні одного штаму і різних генотипів у *Melilotus albus* Medik. маса рослини і стебла коливалась у широких межах [17], а у *C. pubescens* Benth., варіювала кількість бульбочок на коренях, здатність цих бульбочок

збільшувати розвиток рослин. Рівень нітрогеназної активності неоднаковий у різних екземплярів рослин *Trigonella foenum-graecum* L. [8, 11] і *M. sativa* L. інокульованих одним і тим самим штамом *Rhizobium spp.*, що свідчить про спадкову мінливість і гетерогенність рівня азотфіксації у рослин.

Відомо, що рівень мінливості симбіотичних ознак рослин значною мірою визначає прояв активності штамів ризобій і результативність селекції високоефективних штамів цих бактерій [12]. Рівень нітрогеназної активності ризобій залежить від генотипу [30, 49], сорту *Pisum sativum* L. і виду бобової рослини і більшою мірою контролюється генотипом рослини, як у *G. max* (L.) Merr. [36], а не штамом бактерій. Це доведено вегетаційними і математичними методами. Встановлено, що одні сорти рослин більш чутливі до певних бульбочкових бактерій, інші – менш чутливі.

При інокуляції рослин *P. sativum* L. одним штамом відмінності у сухій речовині і нітрогеназній активності корелювали з генотипічними особливостями кожної рослини [19]. У *V. villosa* Roth. кількість бульбочок на коренях у значній мірі визначалася фактором сім'ї. Відзначено зменшення симбіотичної ефективності бульбочкових бактерій при вирощуванні рослин у полі, що розглядається як адаптація під впливом рослини-господаря [4].

На ранніх стадіях бобово-ризобіальної взаємодії чисельність *R. meliloti* і *R. trifolii* у ризосфері бобових зростає на декілька порядків під дією рослини-господаря. Збільшується генетична різноманітність бактеріальних популяцій і у них зростає доля штамів, здатних формувати ефективний симбіоз. Конкурентна здатність штамів генетично детермінована в геномі бактерій [23], але рослина-господар суттєво впливає на конкурентність штамів *Rhizobium spp.* [23, 27, 35]. В залежності від сортових особливостей рослини-господаря відбувається перерозподіл штамів у ґрунті і на коренях [23].

Внаслідок відсутності у поживному середовищі азоту, останній може бути отриманий рослиною тільки шляхом фіксації його з повітря. Різницю в накопиченні біомаси рослинами належить віднести на рахунок відмінності у популяціях рослин при інокуляції одним штамом [18].

Чутливість і специфічність рослин-господарів до бактеризації за ознаками врожаю зеленої маси була неоднакова у всіх генотипів *G. max* (L.) Merr. Виявилось, що значущість окремих показників для рослин *G. max* (L.) Merr. різних сортів неоднакова в залежності від прояву інтенсивності ознаки. Так, кількість бульбочок на коренях рослин була найменш значущою для більшості випробуваних сортів, і, мабуть, нею можливо знехтувати при підведенні підсумків випробувань бульбочкових бактерій у вегетаційних дослідах із *G. max* (L.) Merr.

Інтенсивність симбіотичної азотфіксації, крім генетичного контролю з боку рослини, визначається інтенсивністю притоку продуктів фотосинтезу до коренів і тому залежить більшою мірою від рослини, ніж від мікросимбіонта. Тому вплив рослини-господаря на продуктивність бобових, як інтегральний показник ефективності симбіозу, повинний бути значніший за вплив штаму *Rhizobium*, що підтверджується дослідями.

Матеріали і методи досліджень

Бульбочкові бактерії люцерни посівної – *Rhizobium meliloti*. Штам “425a–34” отримано методом транспозонового мутагенезу ризобій від штаму–стандарту 425a. Штам “ВНИИСХМ М4” отримано методом міжродової кон’югації *Escherichia coli* JC 5466 (pRDI) і *Rhizobium meliloti* при селекції за ознакою “азотфіксувальна активність”.

Рослини двадцяти різних за походженням ліній *Medicago sativa* L. 295–29 (I₃) – Евріка–4, 151–2 (I₆), 152–7 (I₆), 167–4 (I₆) – Евріка–10 – Україна; 270–1 (I₄) – Моріс Кабул, 192–2 (I₆) – Фелу, 177–4 (I₄), 179–3 (I₆), 182–4 (I₆) – Кішварді 16, 171–9 (I₆) – Кішварді 27, 155–9 (I₇), 154–8 (I₆), 158–7 (I₇), 162–9 (I₇) – Кішварді 46 – Угорщина; 276–18 (I₃) – місцева ФРН – Німеччина; 191–2 (I₆), 212–7 (I₄) – Альфа–38, 229–4 (I₅) – Вертус – Швеція; 198–4 (I₄), 298–2 (I₅) – Бореале–47 – Франція. Як контроль використовували рослини сорту Ярославна, який являється національним стандартом з насінневої продуктивності.

Вегетаційні досліді. Одну частину одержаних рослин тестували в вегетаційних дослідях, іншу вирощували в ґрунті для одержання наступного покоління ліній і F₂. Варіанти дослідів склалися з 6-ти повторностей по 3–16 рослин у кожній. Посудини – пластикові ємкості висотою 10 см; об’ємом 440 мл. Субстрат – промитий річковий пісок (0,620 кг). Поживна суміш – розчин Прянішнікова з повною нормою азоту. Скарифіковане насіння рослин стерилізували 2,5 хв 3,3 % розчином перекису водню, промивали проточною водопровідною водою та інокулювали. Бактеризацію проводили суспензією *Rhizobium meliloti* штамів 425a, 34 і М4 об’ємом 3 мл, концентрація 10⁸ клітин/мл. Інокуляцію проводили в пробірках. У посудини висаджували по 5 рослин. Вегетація рослин проходила в умовах теплиці. Строк вегетації 43 доби. Для аналізу азотфіксувальної і бульбочкоутворювальної активностей, маси і висоти рослини корені відмивали від піску, кореневу систему відділяли від пагонів на рівні кореневої шийки. Для аналізу нітрогеназної активності корені (по одному) розміщували у пеніцилінові флакони, об’ємом 15 мл і герметично закривали металевими стоперами. У флакони вводили 1,5 мл ацетилену (10 % від об’єму флакону). Після інкубації коренів з ацетиленом аналізували кількість бульбочок, вимірювали масу і висоту рослин. Для вирощування рослин на ґрунті використовували посудини Вагнера на 11 кг ґрунту (опідзолений чорнозем), в який додавали поживний розчин

Прянішнікова з повною нормою азоту. Нескарифіковане насіння ліній і гібридів F_1 бактеризували штамом М4. Залишали по 8 рослин на посудину. Перед початком цвітіння з метою уникнення неконтрольованого запилення на китиці люцерни одягали двошарові марлеві ізолятори. Проводили штучне примусове самозапилення ліній і F_2 . Плоди з насінням знімали при повному їх досягнанні разом з ізоляторами.

Статистичні методи. Отримані експериментальні дані оброблялись методами біометрії, статистичної та біометричної генетики (Рокицкий П.Ф., 1978, Доспехов Б.А., 1985, Лакин Г.Ф., 1973, 1990, Мазер К., Джинк Дж., 1985, Плохинский Н.А., 1964, Боме Н.А., 1987, Голодрыга П.Я., Трошин Л.П., 1978, Гужов Ю.Л., Фукс А., Валичек П., 1991, Мартынов С.П., Добротворская Т.В., 1996). В загальних статистичних і біометрико-генетичних аналізах використовувалися власні і широкорозповсюджені біометричні програми для EOM (Diana, Reanal, Tstat, Nsr, Korrel, Quattro 4.00, SPSS 9.0).

Результати досліджень

Двофакторними нерівнокомплексними дисперсійними аналізами одночасно вивчали силу впливу на інтенсивність азотфіксації адитивних факторів генотипів ліній і гібридів та їхню неадитивну специфічну взаємодію (табл. 1). Сила дії факторів симбіонтів варіює від досліда до досліду, що показує роль середовища у визначенні активності азотфіксації. Внески рослин ліній і гібридів у цілому для досліджених штамів неоднакові, тобто симбіотична активність рослин змінюється під впливом інбридинга. Дія рослини-господаря, як правило, була більш вагомим, ніж ризобій. Найбільший відносний внесок лінійних рослин у симбіотичну азотфіксацію виявлено для симбіозу люцерни із штамом 425а. Незначне варіювання симбіотичних властивостей досліджених штамів обумовлене, імовірно, відсутністю значної генетичної відмінності між штамми. Дія ризобій дещо збільшується з підвищенням покоління самозапилення. Достовірно вплив штамів проявляється в комплементарності із фітосимбіонтами.

Фенотипічна варіанса азотфіксації покоління, що розщеплюється – F_2 не більше ніж у комплексах генерацій, що нерозщеплюються – лінії і F_1 . Тобто мінливість між лініями і F_1 не більша, ніж у F_2 , і спостерігається справжнє розщеплення по генах азотфіксації, які гібриди отримали від лінійних рослин.

Найбільшу силу впливу на азотфіксацію виявив фактор генотипічної взаємодії симбіонтів, який часто мав найбільші значення. Отже, у визначенні інтенсивності нітрогеназної активності велике значення має специфічна комплементарна взаємодія рослин-господарів і ризобій – неадитивні, некумулятивні фактори.

Найбільший вплив генотипів партнерів на симбіотичні ознаки можливо отримати в певній комплементарній парі “рослини–штам”. Високоспецифічну за внесками комплементарну пару можливо отримати шляхом підбору високоваріабельних за ознаками симбіозу груп рослин і штамів – синтез популяцій [6, 7].

Таблиця 1. Вклад генотипів симбіопartnerів ліній I_n та гібридів F_1 і F_2 *Medicago sativa* L. в симбіозі із *Rhizobium meliloti* у визначенні нітрогеназної активності (%). Двофакторний дисперсійний аналіз

Вклад ризобій	Вклад рослин	Вклад фактору взаємодії симбіонтів	Неконтрольовані фактори	Вклад ризобій	Вклад рослин	Вклад фактору взаємодії симбіонтів	Неконтрольовані фактори
Рослини ліній				Рослини F_1			
Дослід А							
0	10,6	1,3	88,1	1,0	18,5**	21,5**	59,0
Рослини ліній				Рослини F_2			
Дослід В							
0,7	4,2	31,4**	63,7	3,0**	4,9**	33,1**	59,0

* - величина, або різниця достовірна при $P < 0,05$; ** - величина, або різниця достовірна при $P < 0,01$; *** - величина, або різниця достовірна при $P < 0,001$

Аналіз відносних внесків симбіонтів у формування кількості бульбочок (табл. 2.) виявив достовірний внесок факторів фіто-, ризобіопartnerів, а також їх взаємодії між собою. Найбільші значення відносних внесків виявлено для комплементарної специфічної взаємодії *R. meliloti* і *M. sativa* L. для депресованих ліній, що виявляє значення для них симбіотичного азоту. Можливо контролювати кількість утворюваних бульбочок шляхом підбору генотипів рослин і бактерій.

Таблиця 2. Вклад генотипів симбіопartnerів ліній I_n та гібридів F_1 і F_2 *Medicago sativa* L. в симбіозі із *Rhizobium meliloti* у визначенні кількості бульбочок (%). Двофакторний дисперсійний аналіз

Вклад ризобій	Вклад рослин	Вклад фактору взаємодії симбіонтів	Неконтрольовані фактори	Вклад ризобій	Вклад рослин	Вклад фактору взаємодії симбіонтів	Неконтрольовані фактори
Рослини ліній				Рослини F_1			
3,0	12,2**	13,5	71,3	0	16,1**	31,4**	52,5
Рослини ліній				Рослини F_2			
Дослід В							
18,7***	7,3**	50,7***	23,3	0	7,7**	37,3***	55,0
Дослід С							
11,6*	5,2	16,4*	72,0	3,3*	5,1*	5,7**	85,9

* - величина, або різниця достовірна при $P < 0,05$; ** - величина, або різниця достовірна при $P < 0,01$; *** - величина, або різниця достовірна при $P < 0,001$

Одні і ті самі генотипи ліній і гібридів по-різному впливають на симбіотичну нодуляцію в залежності від симбіозу з тим чи іншим штамом, тобто адитивна дія генотипів рослин залежить від природи ризобій. Внески рослин ліній і гібридів за нодуляцією для досліджених штамів неоднакові, тобто симбіотична активність рослин змінюється під впливом інбридинга і варіювання. Достовірно вплив штамів проявляється в комплементарності із фітосимбіонтами.

Неконтрольовані фактори, які діяли на нодуляцію F_2 , як правило, дещо вищі, ніж у групах ліній і F_1 . Отже, показники нодуляції у F_2 варіюють більше, що доводить розщеплення за генами бульбочкоутворювальної здатності. Найбільшу силу впливу на нодуляцію виявив фактор генотипічної взаємодії симбіонтів. Отже, у визначенні інтенсивності нодуляційної активності велике значення має специфічна комплементарна взаємодія рослин-господарів і ризобій – неадитивні (некумулятивні) фактори [6,7].

Одночасно вивчали силу впливу на інтенсивність накопичення сирої біомаси адитивних факторів генотипів фіто- і ризобіопартнерів та їх неадитивну специфічну взаємодію у ліній і гібридів (табл. 3.). Рослини ліній і ризобії приблизно однаково контролювали масу *Medicago sativa* L., що добре узгоджується із літературними даними. Величина впливу однакових генотипів рослин змінюється від генотипу бульбочкових бактерій, тобто сила впливу симбіонтів на активність бобово-ризобіального симбіозу залежить від їх генетичної природи та їх специфічної комплементарної взаємодії. Сила дії факторів симбіонтів сильно варіює від досліду до досліду, що показує роль середовища (довжина світлової частини дня, температура) у визначенні маси рослин. Внески рослин ліній і гібридів за масою для досліджених штамів неоднакові, тобто дані ознаки змінюються під впливом інбридингу. Інцухтовані рослини більш жорстко контролюють масу, ніж гібридні. Роль штаму є вагомішою для інбредних, ніж для гібридних рослин.

Найбільший вплив симбіонтів можливий для визначених комплементарних пар. Фенотипічні варіанси маси рослин покоління, що розщеплюються – F_2 більші, ніж у комплексах генерацій, що не розщеплюються – ліній і F_1 , що цілком зрозуміло.

У визначенні маси рослин велике значення має генотип рослин (адитивний фактор) і специфічна комплементарна взаємодія рослин-господарів і ризобій – неадитивний фактор (табл. 4.). Найбільший відносний внесок рослин в симбіотичну ефективність виявлено для симбіозу люцерни із штамми 34 і M4 [5, 7].

Виявлено достовірний вплив на висоту рослин чинника генотипу гібридів F_1 . Достовірний вплив на висоту рослин виявлено для генотипів рослин та їх взаємодії з мікросимбіонтом. Величина неадитивної компле-

ментарної взаємодії симбіопартнерів була більшою, ніж окремих вплив рослин [5,7].

Таблиця 3. Вклад генотипів симбіопартнерів ліній I_n та гібридів F_1 і F_2 *Medicago sativa* L. в симбіозі із *Rhizobium meliloti* у визначенні маси рослин (%). Двофакторний дисперсійний аналіз

Вклад ризобій	Вклад рослин	Вклад фактору взаємодії симбіонтів	Неконтрольовані фактори	Вклад ризобій	Вклад рослин	Вклад фактору взаємодії симбіонтів	Неконтрольовані фактори
Рослини ліній				Рослини F_1			
0	0	4,3	95,7	0,7	27,8**	2,0	69,5
Рослини ліній				Рослини F_2			
Дослід В							
2,9	0	51,1***	48,9	0,6	1,5	14,8**	85,2
Дослід С							
6,4*	24,8***	24,3**	44,5	0	17,2***	14,1**	68,7

* – величина, або різниця достовірна при $P < 0,05$; ** – величина, або різниця достовірна при $P < 0,01$; *** – величина, або різниця достовірна при $P < 0,001$

Таблиця 4. Вклад генотипів симбіопартнерів ліній I_n та гібридів F_1 і F_2 *Medicago sativa* L. в симбіозі із *Rhizobium meliloti* у визначенні висоти рослин (%). Двофакторний дисперсійний аналіз

Вклад ризобій	Вклад рослин	Вклад фактору взаємодії симбіонтів	Неконтрольовані фактори	Вклад ризобій	Вклад рослин	Вклад фактору взаємодії симбіонтів	Неконтрольовані фактори
Рослини ліній				Рослини F_1			
0	3,2	4,53	100,0	0	18,4**	0	81,6
Рослини ліній				Рослини F_2			
Дослід В							
1,2	4,5*	61,7***	33,8	0,6	3,7*	18,2**	78,1
Дослід С							
15,5***	26,4***	39,8***	18,3	2,5*	25,6***	17,6**	54,3

* – величина, або різниця достовірна при $P < 0,05$; ** – величина, або різниця достовірна при $P < 0,01$; *** – величина, або різниця достовірна при $P < 0,001$

Одержані дані вказують на те, що шляхом підбору пар симбіонтів із певними генотипами можна впливати на процеси симбіотичної активності та ефективності, що і повинно бути використано у селекції люцерни за цими ознаками. Фактори впливу генотипів рослин та взаємодії рослин і бактерій у формуванні ефективності симбіозу були найсильніші.

Література

1. Берестецкий О.А., Тихонович И.А. Повышение эффективности биологической фиксации азота за счет селекции бобовых растений по признакам симбиоза // Докл. ВАСХНИЛ. – 1985. – № 6. – С. 9–11.
2. Жизневская Г.Я. Взаимодействие бобового растения и клубеньковых бактерий // Прикл. биохимия и микробиология. – 1983. – Т. 19, № 3. – С. 314–329.
3. Курчак О.Н., Проворов Н.А., Лисова Н.Е. и др. Отзывчивость видов и сортов вики на инокуляцию высокоэффективными штаммами *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* // Физиология и биохимия культ. растений. – 1995. – Т. 27, № 5–6. – С. 351–359.
4. Натман П.С. Генетика взаимодействия бобовых растений и клубеньковых бактерий // С.-х. биология. – 1970. – Т. 5, № 3. – С. 462–469.
5. Пазюк О.А. Відносний внесок генотипів *Medicago sativa* і *Rhizobium meliloti* у визначенні маси і висоти рослин // Физиология и биохимия культурных растений. – 2001. – Т. 33, № 5. – С. 428–431.
6. Пазюк О.А. Роль люцерни посівної і *Rhizobium meliloti* у визначенні активності і успадковуваності азотфіксації і бульбочкоутворення // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. Київ: Логос, 2001. – Т. 3. – С. 260–263.
7. Пазюк О.А. Генетичний контроль симбіотичної азотфіксації у бобових рослин // Вісн. Держ. агрокол. ун-ту. – 2002. – № 2. – С. 201–211.
8. Проворов Н.А., Ситаров Б.И. Взаимодействие растений пажитника греческого (*Trigonella faenum graecum* L.) с клубеньковыми бактериями люцерны // С.-х. биология. – 1984. – № 6. – С. 75–77.
9. Проворов Н.А., Ситаров Б.В. Специфичность взаимодействия клубеньковых бактерий с разными видами растений-хозяев // С.-х. биология. – 1984. – № 7. – С. 70–74.
10. Проворов Н.А. Специфичность взаимодействия клубеньковых бактерий и бобовых растений и эволюция бобово-ризобияльного симбиоза // С.-х. биология. – 1985. – № 3. – С. 34–46.
11. Проворов Н.А., Ситаров Б.В. Эффективность симбиоза, образуемого пажитником греческим с различными штаммами *R. meliloti* // С.-х. биология. – 1986. – № 6. – С. 105–107.
12. Проворов Н.А., Ситаров Б.В. Генетический полиморфизм бобовых культур по способности к симбиозу с клубеньковыми бактериями // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 6. – С. 5–14.
13. Проворов Н.А., Кругова Е.Д., Белозерова О.И. и др. Проявление симбиотической активности в присутствии минерального азота у высокоэффективных штаммов *Rhizobium meliloti*, полученных с

- помощью генетических методов // Физиология и биохимия культ. растений. – 1994. – Т. 26, № 3. – С. 268–274.
14. Сидорова К.К. Генетические аспекты бобово-ризобияльного симбиоза (на примере *P. sativum* L.) // С.-х. биология. – 1989. – № 3. – С. 35–40.
 15. Симаров Б.В., Аронштам А.А., Новикова Н.И. и др. Генетические основы селекции клубеньковых бактерий. – Л.: Агропромиздат, 1990. – 192 с.
 16. Сичкарь В.И., Князев А.В., Толкачев Н.З., Патыка В.Ф. Повышение эффективности симбиотической азотфиксации путем селекции сои // Масличные культуры. – 1986 – № 6. – С. 26–27.
 17. Сметанин Н.И., Железнов А.В., Шумный В.К. Изучение полиморфизма донника белого по уровню азотфиксирующей способности // Вестн. с.-х. науки. – 1983. – № 3. – С. 109–111.
 18. Сметанин Н.И., Родынюк И.С., Шумный В.К. Популяционный полиморфизм бобовых по уровню симбиотической азотфиксации // Изв. СО АН СССР. Сер. Биол. Наук. – 1985. – Вып. 3, № 18. – С. 38–41.
 19. Сметанин Н.И., Родынюк И.С., Соколов В.А., Шумный В.К. Полиморфизм видов гороха по азотфиксирующей активности // С.-х. биология. – 1987. – № 9. – С. 40–43.
 20. Старченков Е.П. О состоянии и перспективах исследований азотфиксации бобово-ризобияльными системами // Физиология и биохимия культ. растений. – 1987. – Т. 19, № 1. – С. 3–19.
 21. Тихонович И.А. Использование генетических факторов макросимбионта для повышения эффективности биологической азотфиксации // Биологический азот в сельском хозяйстве СССР. – М.: Наука, 1989. – С. 166–181.
 22. Тихонович И.А., Проворов Н.А. Пути использования адаптивного потенциала систем “растение – микроорганизм” для конструирования высокопродуктивных агрофитоценозов // С.-х. биология. – 1993. – № 5. – С. 36–46.
 23. Чундерова А.И. О взаимоотношениях клубеньковых бактерий с растением-хозяином и перспективы повышения эффективности симбиоза // Тр. ВНИИСХМ. – 1980. – Т. 50. – С. 7–29.
 24. Чундерова А.И. О генетике бобово-ризобияльного симбиоза // С.-х. биология. – 1981. – Т. 16, № 3. – С. 402–406.
 25. Чундерова А.И. Оценка сортов бобовых растений по эффективности симбиоза с клубеньковыми бактериями методом ацетиленовой пробы // С.-х. биология. – 1981. – Т. 16, № 3. – С. 476–477.
 26. Щербаков В.К. Генетика симбиоза // Сельское хозяйство за рубежом. – 1974. – № 6. – С. 44–46.

27. *Balatti P.F., Pieooke S.G.* Cultivar specific interactions of soybean with *Rhizobium fredii* are regulated by genotype of the root // *Plant Physiol.* – 1990. – V. 94, № 4. – P. 1907–1909.
28. *Caetano-Anolles G., Gresshoff P.M.* Plant genetic control of nodulation // *Annu. Rev. Microbiol.* – 1991. – № 45. – P. 345–382.
29. *Dazzo F.B., Gardiol A.F.* Host-specificity in *Rhizobium-legume* interactions // *Genes involved microbe-plant interact.* – New York: Acad. press, 1984. – P. 3–131.
30. *Eisbrenner G., Evans H.J.* Aspects of hydrogen metabolism in nitrogen-fixing legumes and other plant-microbe associations // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1983. – V. 34. – P. 105–136.
31. *Halverson L.J., Stacey G.* Host-recognition in the *Rhizobium-soybean* symbiosis. Evidence for the involvement of lectin in nodulation // *Plant Physiol.* – 1985. – V. 77, № 3. – P. 621–625.
32. *Hardarson G.* Methods for enhancing symbiotic nitrogen fixation // *Plant and Soil.* – 1993. – V. 152, № 1. – P. 1–6.
33. *Hobbs S.L., Mahon J.D.* Variability and *Pisum sativum* L. - *Rhizobium leguminosarum symbiosis* // *Can. J. Plant Sci.* – 1983. – V. 63, № 3. – P. 591–595.
34. *Holl F.B.* Plant genetics: manipulation of the host // *Canad. J. Microbiol.* – 1983. – V. 29, № 8. – P. 945–953.
35. *Hynes M.F., O'Connell M.P.* Host-plant effect on competition among strains of *Rhizobium leguminosarum* // *Can. J. Microbiol.* – 1990. – V. 36, № 12. – P. 864–869.
36. *Gibson A.H., Harper J.E.* Nitrate effect on nodulation of soybean by *Bradyrhizobium japonicum* // *Crop Sci.* – 1985. – V. 25, № 3. – P. 497–501.
37. *Kneen B.E., La Rue T.A.* Nodulation resistant mutant of *Pisum sativum* L. // *Heredity.* – 1984. – V. 75, № 3. – P. 328–340.
38. *Marx J.L.* How rhizobia and legumes get it together // *Science.* – 1985. – V. 230, № 4722. – P. 157–158.
39. *Mulligan John T., Long Sharon R.* A family of activator genes regulates expression of *Rhizobium meliloti* nodulation genes // *Genetics.* – 1989. – V. 122, № 1. – P. 7–18.
40. *Nutman P.S.* The influence of the legume in root-nodule symbiosis // *Biol. Rev.* – 1956. – V. 31, № 2. – P. 109–151.
41. *Nutman P.S.* Genetics of symbiosis and nitrogen fixation in legumes // *Proc. Roy. Soc. L., ser. B.* – 1969. – V. 172, № 1029. – P. 417–437.
42. *Nutman P.S.* Improving nitrogen fixation in legumes by plant breeding; the relevance of host selection experiments in red clover (*T. pratense* L.) and subterranean clover (*T. subterraneum* L.) // *Plant and Soil.* – 1984. – V. 82, № 3. – P. 285–301.

43. *Peterson M.A., Barnes D.K.* Inheritance of ineffective nodulation and non-nodulation trait in alfalfa // *Crop Sci.* – 1981. – V. 21, № 4. – P. 611–616.
44. *Phillips D.A.* Efficiency of symbiotic nitrogen fixation legumes // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 1980. – V. 31. – P. 29–49.
45. *Phillips D.A., Teuber L.R.* Plant genetics of symbiotic nitrogen fixation // *Biological nitrogen fixation* / Eds G. Stacey, R. H. Burrism H. J. Evans. – New York; London: Chapman and holl., 1992. – P. 625–647.
46. *Provorov N.A., Simarov B.V.* Genetic variation in alfalfa, sweet clover and fenugreek for the activity of symbiosis with *Rhizobium meliloti* // *Plant Breeding.* – 1990. – V. 105, № 2. – P. 300–310.
47. *Seetin M.W., Barnes D.K.* Variation among alfalfa genotypes for rate of acetylene reduction // *Crop Sci.* – 1977. – V. 17, № 5. – P. 783–787.
48. *Smith G.R., Knight W.E., Peterson H.L.* The inheritance of N₂ fixation efficiency in crimson clover // *Crop Sci.* – 1982. – V. 22. № 6. – P. 1091–1094.
49. *Van Kessel C., Burris R.H.* Effect of H₂ evolution on ¹⁵N₂ fixation, C₂H₂ reduction and relative efficiency of leguminous symbionts // *Physiol. Plant.* – 1983. – V. 59. – P. 332–334.
50. *Verma D.P.S., Nadler K.* Legume-Rhizobium symbiosis: host's point of view // *Genes involved microbe-plant interaction.* N. Y. – 1984. – P. 57–93.