

УДК 581.557:633.31:631.461.5

О. А. Пазюк

к. б. н.

Державний агроекологічний університет (м. Житомир)

МІНЛИВІСТЬ БОБОВИХ РОСЛИН ЗА АЗОТФІКСУВАЛЬНОЮ АКТИВНІСТЮ ТА БУЛЬБОЧКОУТВОРЕННЯМ

Наведено сучасні відомості про мінливість бобових рослин за симбіотичними показниками – азотфіксувальною активністю і бульбочкоутворенням.

Підвищення ефективності симбіозу між бульбочковими бактеріями і бобовими рослинами полягає у спрямованому конструюванні симбіотичних азотфіксувальних систем. Покращення симбіотичних власти-

востей симбіопартнерів неможливе без вивчення генетики їх взаємодії і є необхідною умовою для проведення селекції рослин на підвищення здатності засвоювати і використовувати у процесі розвитку молекулярний азот, який фіксують бактерії. Дані про спадкові фактори бобових, які контролюють рівень бульбочкоутворення і нітрогеназної активності обмежені, що пов'язано із складністю генетичного аналізу цих якісно-кількісних ознак. Одним із підходів до вивчення генетики симбіотичних ознак у бобових рослин є аналіз закономірностей їхньої спадкової мінливості [20].

До теперішнього часу основна увага приділялася дослідженню міжвидового і міжсортового поліморфізму ознак кількості утворюваних бульбочок та їх азотфіксації [26]. Не дивлячись на це, знання генетичного потенціалу мінливості і аналіз варіабельності *Medicago sativa* L. недостатній [18, 16]. Тому селекція *M. sativa* L. на підвищення симбіотичної активності не увійшла поки що у практику рослинництва [16]. Спроби створити високоефективні сорти *M. sativa* L. за ознаками симбіозу поки що не призвели до успіху [18, 38]. У порівнянні з бактеріями, генетичні фактори симбіозу рослин, наприклад, *Pisum sativum* L., вивчено гірше [26]. Вивчення популяційного поліморфізму бобових культур дозволить розробити реальні селекційні програми, які будуть використовувати внутрішньовидові резерви генетичної різноманітності за рівнем симбіотичної азотфіксації [30]. Висока генетична мінливість за симбіотичними властивостями характерна для багатьох бобових культур та штамів бактерій і являється цінним матеріалом, який необхідно використовувати для селекції рослин на підвищення ефективності симбіозу [20, 3, 19, 35, 36]. Показано, що суттєвий потенціал мінливості за симбіотичними ознаками зосереджений у центрах походження бобових [20]. В якості вихідного матеріалу можливо використовувати дикі форми, які зберегли високий симбіотичний потенціал [22]. Значною кількістю праць показана значна внутрішньовидова і внутрішньосортова мінливість за симбіотичною активністю. Як відомо, коефіцієнт варіації *C_v* у гомогенних популяціях не перевищує 5–10 % [24]. Для більшості бобових культур, зокрема *M. sativa* L., характерний високий рівень внутрішньо- і міжвидової мінливості [38]. Висока внутрішньо- і міжсортова мінливість за ознаками симбіозу характерна для *Melilotus albus* Medik. [29] та інших культур [20], і перевищує 30 %. Варіабельність симбіотичних показників *M. sativa* L. значно нижча без інокуляції, ніж при інокуляції [21], що свідчить про генетичну роль ризобій у симбіопартнерстві. *C_v* ознак симбіозу *M. sativa* L. у польовому досліді суттєво вищий, ніж у мікровегетаційному, і це свідчить про вплив зовнішнього середовища [18]. На інтенсивність азотфіксації *M. sativa* L. впливає вміст у ґрунті мінерального азоту [32], на *Vicia spp.* окультуреність ґрунту [8], на *Glycine max* (L.) Merr. – зрошуваність ґрунту [1] тощо.

Розкрито суттєвий внутрішньопопуляційний поліморфізм *M. sativa* L. за комплексом господарсько-важливих ознак, які пов'язані з рівнем азотфіксації [28]. Величина популяційного поліморфізму бобових за симбіотичними ознаками дуже значна. З одного боку, висока індивідуальна мінливість за цими ознаками у сортах бобових сильно ускладнює добір штамів рослин, які утворюють із цими сортами ефективний симбіоз. Це знижує можливість їх використання як джерела біологічного азоту [22, 45]. З іншого боку - це основа для добору і подальшої селекції з метою покращення сортів бобових культур. У перехреснозапильних бобових культур із складною генетичною структурою сортових популяцій, в яких часто переважають рослини, не здатні до повноцінного розвитку за рахунок симбіотичної азотфіксації, внутрішньосортовий поліморфізм може бути основою для проведення селекції на підвищення цієї ознаки. При використанні широкого спектру селекційних методів на основі мінливості популяцій за симбіотичними ознаками було досягнуто підвищення симбіотичної активності у багатьох бобових культур: *Medicago spp.*, *Trifolium spp.*, *Pisum spp.*, *Phaseolus spp.*, *Glycine max* (L.) Merr. [22], тощо. Припускається, що селекція бульбочкових бактерій, ефективних у симбіозі із гетерогенними сортами бобових культур, може бути значно полегшена при зменшенні мінливості рослин за їх симбіотичною активністю. Для рослин із великою мінливістю симбіотичних ознак зниження гетерогенності популяції мабуть є необхідною умовою успішного застосування препаратів бульбочкових бактерій. Так, відбір штамів *R. meliloti*, ефективних у симбіозі із *Trigonella foenum-graecum* L., легше провести для генетично гомогенної сортової, ніж для гетерогенної природної популяції. У *T. foenum-graecum* зменшення мінливості симбіотичної активності супроводжується збільшенням різниці в ефективності штамів *R. meliloti* [15].

Дослідження азотфіксувальної активності у польових, лабораторних і фітотронних умовах показало достатньо високий рівень її між- і внутрішньовидової мінливості у *Trifolium pratense* L. [43], інших бобових [30, 5], *Melilotus albus* Medik. [31], *Pisum sativum* L. [33]. Виявлено значний резерв мінливості активності нітрогенази [37], значну між- і внутрішньопопуляційну, внутрішньосортову мінливість, поліморфізм і гетерогенність у *M. sativa* L. [23, 46, 39, 32], *T. pratense* L. [43, 45], *T. foenum-graecum* L. [14, 17], *P. sativum* L. [9, 26, 33, 25], *Vicia faba* L. [40], *V. villosa* Roth. [4, 7], *G. max* (L.) Merr. [27]. В популяціях одночасно присутні генотипи рослин із високою та низькою нітрогеназною активністю у *M. sativa* L. [39, 44, 32, 28, 48], *M. albus* Medik. [29], *T. foenum-graecum* L. [15, 14]. Показані дуже значні відмінності за азотфіксувальною активністю між окремими рослинами крайніх варіантів у *M. sativa* L. [46, 39] і *T. incarnatum* L. [47]. Рівень азотфіксації залежить від сортових особливостей *M. sativa* L. [16, 23]. Різниця між сортами *M. sativa* L. за

активністю нітрогенази часто є достовірною [32]. Варіабельність деяких видів бобових за нітрогеназною активністю дуже значна (табл. 1).

Таблиця 1. Коефіцієнт варіації азотфіксувальної активності бобових рослин у симбіозі із *Rhizobium spp*

Вид рослин	Примітки	С _v , %	Посилання
<i>Medicago sativa</i> L.	сорт Зайкевича	31,1	[16]
Те ж	5 сортів	49,6–114,6	[32]
-//-	6 сортів + 5 штамів	27,3–41,0	[16]
-//-	60 сортів	22,2	[18]
-//-	1 сорт + 36 штамів	30,0	[18, 45, 20]
-//-	99 сортів + 1 штам	22,0	[18, 45, 20]
-//-	Штам 17а	97,0	[30]
-//-	Штам 3	115,0	[30]
<i>M. varia</i> T. Martyn.	27 сортів	24,0	[18]
<i>M. falcata</i> L.	2 сорти	18,0	[18]
<i>Vicia villosa</i> Roth.	30 штамів + сорт Ставчанка	19,4–23,5	[13]
<i>Melilotus albus</i> Medik.	1 сорт + 36 штамів	28,0	[45, 20]
Те ж	8 сортів + 1 штам	24,0	[45, 20]
<i>Trigonella foenum-graecum</i> L.		49,6	[15]
<i>Pisum sativum</i> L.	Неокультурений ґрунт	40,0–45,0	[8]
Те ж	Окультурений ґрунт	33,0–36,0	[8]
-//-		56,4–80,5	[33]
-//-		102,0–113,0	[30]
<i>P. fulvum</i>		66,7	[33]
<i>Glycine max</i> (L.) Merr.		77,0–85,0	[8]
<i>Lupinus luteus</i> L.		60,0–70,0	[8]

Коефіцієнт варіації нітрогеназної активності різних бобових дуже значний і часто перевищує 100 %, наприклад у *M. sativa* L. [32, 30]. Це є наслідком значної мінливості симбіосистем і асиметричності розподілу рослин за азотфіксацією. Значні величини коефіцієнтів варіації притаманні не тільки перехреснозапилним видам, але й видам-самозапилювачам. Однією з причин великої мінливості нітрогеназної та бульбочкоутворювальної активності є сильний вплив на них неконтрольованих чинників оточуючого середовища.

В популяціях *M. sativa* L. [39, 44, 28] і *M. albus* Medik. виявлено рослини з максимальним, середнім і нульовим рівнем фіксації азоту. Вважається, що перехреснозапилні види характеризуються більшим

поліморфізмом за азотфіксувальною активністю, ніж самозапильні види [30].

Часто сильне міжсортове і міжвидове варіювання призводить до того, що досліджувані популяції статистично не відрізняються між собою, хоча за груповими середніми сильно різняться. Досліджені види *M. sativa* L., *M. varia* T. Martyn. і *M. falcata* L., інокульовані штамом СХМ1 [6], суттєво не відрізнялися між собою за нітрогеназною активністю [18]. Результати тестування форм *P. sativum* L. свідчать, що активність нітрогенази може змінюватися в широких межах. Це говорить про значний резерв для підвищення ефективності симбіотичної азотфіксації [9, 34]. Виявлений рівень мінливості бобових за азотфіксацією дозволяє сподіватися на ефективність селекції на підвищення нітрогеназної активності [46].

Варіабельність азотфіксації та її інтенсивність змінюється за фазами вегетації бобових рослин [5]. Найвища азотфіксувальна активність у мікровегетаційному досліді у сорту Зайкевича спостерігалася на 30-у добу, а потім вона знижувалася, оскільки накопичені продукти асиміляції азоту інгібували нітрогеназну активність; на 40-у добу нітрогеназна активність була вища у рослин *M. sativa* L. з низькою азотфіксацією [34]. Сорти *Glycine max* (L.) Merr. характеризуються різнонаправленою мінливістю, обумовленою часом добору рослин для аналізу, тобто у ряді форм найвища нітрогеназна активність відмічається в різні дні після сходів. Різностямована динаміка азотфіксувальної активності у різних сортів є передумовою для створення форм із високим рівнем симбіотичної азотфіксації протягом усього періоду функціональної активності симбіотичної системи. Добір на активність азотфіксації у *G. max* (L.) Merr. краще проводити у фазу цвітіння [10]. Дослідження безхлорофільних мутантів *P. sativum* L. показало, що найбільша нітрогеназна активність наявна на стадії бутонізації [2].

Між- і внутрішньопопуляційна мінливість та поліморфізм бульбочкоутворення (кількість бульбочок, їхня маса) виявлено в умовах польових, лабораторних і фітотронних дослідів у *M. albus* Medik [29], *P. sativum* L. [26, 25], *V. villosa* Roth. [4], *T. foenum-graecum* L. [17] *G. max* (L.) Merr. [27] та інших [30].

Так, 34 сорти і форми *P. sativum* L. чітко відрізнялися між собою за нодуляцією [41]. Великою варіабельністю за кількістю і масою бульбочок на рослину характеризувалися і колекційні зразки рослин *G. max* (L.) Merr. [11], *V. faba* L. [40] та інші культури [42]. За інтенсивністю бульбочкоутворення відрізнялися між собою міжпідвидові гібриди *T. foenum-graecum* L. За кількістю бульбочок гібриди були більш мінливі, ніж вихідні підвиди, що є наслідком рекомбінації генів. Значна мінливість і розмах варіації за кількістю бульбочок свідчать про рекомбінацію полімерних генів [17]. Значний рівень мінливості кількості бульбочок у

V. villosa Roth. дозволяє розраховувати на успішну селекцію на підвищення симбіотичної ефективності через добір за нодуляцією [4].

В популяціях бобових спостерігається, як правило, мала кількість рослин, які не утворюють бульбочок. Так, в популяції *Trifolium spp.* таких рослин було 0,01 % [12]. У зрощуваних польових умовах у *G. max* (L.) Мегг. бульбочки на корінцях не утворюються тільки при відсутності інокуляції [1]. Показники мінливості популяцій бобових за активністю бульбочкоутворення вказують на значну варіабельність (табл. 2).

Таблиця 2. Коефіцієнти варіації кількості бульбочок бобових рослин у симбіозі із *Rhizobium spp.*

Вид рослин	Примітки	Сv, %	Посилання
<i>Medicago sativa</i> L.	Штами 17a і 3	66,0	[30]
Те ж		64,0–74,0	[30]
<i>Melilotus albus</i> Medik.		73,0	[29, 30]
<i>Pisum sativum</i> L.		51,0–59,0	[30]

Відмічено дещо менший рівень варіації кількості бульбочок у порівнянні із варіюванням активності азотфіксації [20].

Встановлено, що рослини, які вступають у симбіоз із малим числом штамів ризобій, являються, як правило, суворими самоzapильниками, а рослини, які утворюють бульбочки з великим числом штамів, часто схильні до перехресного запилення. Знайдена кореляція між перехресною інокуляцією і перехресним запиленням – самоzapильні види утворюють бульбочки під дією меншого числа штамів бактерій, ніж перехресноzapильні культури [12], котрі у порівнянні із самоzapильниками більш гетерозиготні за генами, які контролюють здатність до симбіозу.

Кореляція між мікровегетаційними і польовими дослідими за кількістю бульбочок у *T. foenum-graecum* L. дорівнює +0,60 при $P < 0,01$ [17].

Таким чином, мінливість симбіотичних ознак різних видів бобових культур вказує на можливість успішної селекції рослин з метою підвищення активності та ефективності симбіотичної азотфіксації і перспективним напрямком дослідження генетики симбіозу і конструювання нових сортів бобових культур.

Література

1. Агакишев А.Г., Шафиева М.Р., Поладова Ф.М., Дуньямалиев С.А. Сравнительная эффективность препаратов клубеньковых бактерий на сое // Биол. фиксация молекуляр. азота и азот. метаболизм боб. раст.: Респ. конф. (Тернополь, окт., 1991 г.): Тез. докл. – К., 1991. – С. 3.
2. Алисова С.М., Тихонович И.А. Использование хлорофильных мутантов гороха в качестве модели для изучения взаимосвязи между фотосинтезом и азотфиксацией // Генетика. – 1983. – 19. – С. 1512–1517.

3. 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.
4. Галан М.С., Лисова Н.Ю. Вплив добору на численність бульбочок на коренях вики волохатої (*Vicia villosa* Roth.) // Биол. фиксация молекуляр. азота и азот. метаболизм боб. раст.: Респ. конф. (Тернополь, окт., 1991 г.): Тез. докл. – К., 1991. – С. 18.
5. Жизневская Г.Я., Ильясова В.Б., Троицкая и др. Сравнительное изучение симбиотической азотфиксации у клубеньков разных видов бобовых растений // Физиология растений, – 1979. – 26, № 1. – С. 93–102.
6. Зарецкая А.Н. Метод трансформации как способ повышения активности клубеньковых бактерий люцерны // Микробиология. – 1976. – 46, № 4. – С. 737–740.
7. Курчак О.Н., Проворов Н.А., Лисова Н.Е. Получение штаммов *Rhizobium leguminosarum*, вступающих в эффективный симбиоз с вики мохнатой (*Vicia villosa*) // Биол. фиксация молекуляр. азота и азот. метаболизм боб. раст.: Респ. конф. (Тернополь, окт., 1991 г.): Тез. докл. – К., 1991. – С. 40.
8. Курчак О.Н., Проворов Н.А., Лисова Н.Е. и др. Отзывчивость видов и сортов вики на инокуляцию высокоэффективными штаммами *Rhizobium leguminosarum* bv. *viceae* // Физиология и биохимия культ. растений. – 1995. – 27, № 5–6. – С. 351–359.
9. Макашева Р.Х., Алисова С.М., Алексеева Е.Г. и др. Оценка симбиотических свойств гороха // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. ВНИИ растениеводства. – 1985. – 91. – С. 7–14.
10. Марьюшкин В.Ф., Даценко В.К., Курочкина Л.Л. и др. Изменчивость симбиотической азотфиксации у различных генотипов сои // Физиология и биохимия культ. растений. – 1990. – 22, № 2. – С. 132–136.
11. Михайлов В.Г., Дубовенко Е.К., Чечельницкая Л.Н. Эффективность отбора на повышение азотфиксирующей способности у сои // Селекция и семеноводство. Респ. межвед. темат. сб. – 1988. – Вып. 65. – С. 63–68.
12. Натман П.С. Генетика взаимодействия бобовых растений и клубеньковых бактерий // С. -х. биология. – 1970. – 5, № 3. – С. 462–469.
13. Петерсон Н.В., Черномырдина Т.А., Курьяк Е.К. и др. Влияние инокулирующих штаммов на рост органов люцерны // Биол. фиксация молекуляр. азота и азот. метаболизм боб. раст.: Респ. конф. (Тернополь, окт., 1991 г.): Тез. докл. – К., 1991. – С. 60.
14. Проворов Н.А., Симаров Б.И. Взаимодействие растений пажитника греческого (*Trigonella faenum graecum* L.) с клубеньковыми бактериями люцерны // С. -х. биология. – 1984. – № 6. – С. 75–77.

15. Проворов Н.А., Симаров Б.В. Эффективность симбиоза, образуемого пажитником греческим с различными штаммами *R. meliloti* // С. -х. биология. – 1986. – № 6. – С. 105–107.

16. Проворов Н.А., Симаров Б.В. Внутрисортная изменчивость люцерны по активности симбиоза с *Rhizobium meliloti* // С. -х. биология. – 1986. – № 12. – С. 37–41.

17. Проворов Н.А., Морозова Т.Т., Байрамов С.С. и др. Различия между индийским и средиземноморским подвидами пажитника греческого по способности к симбиозу с *Rhizobium meliloti* // Бюл. ВНИИСХМ. – 1987. – № 48. – С. 33–36.

18. Проворов Н.А., Симаров Б.В., Зарецкая А.Н. и др. Изменчивость культурных видов люцерны по способности к симбиотической азотфиксации // С. -х. биология. – 1987. – № 6. – С. 29–32.

19. Проворов Н.А. Происхождение и эволюция бобово-ризобияльного симбиоза // Изв. АН СССР. Сер. Биол. – 1991. – № 1. – С. 77–87.

20. Проворов Н.А., Симаров Б.В. Генетический полиморфизм бобовых культур по способности к симбиозу с клубеньковыми бактериями // Генетика. – 1992. – 28, № 6. – С. 5–14.

21. Проворов Н.А., Киринос М.М., Грушин А.А., Симаров Б.В. Действие инокуляции *Rhizobium meliloti* на урожайность и биохимические показатели люцерны // Физиология и биохимия культ. растений. – 1994. – 26, № 3. – С. 281–288.

22. Проворов Н.А. Соотношение симбиотрофного и автотрофного питания азотом у бобовых растений: генетико-селекционные аспекты // Физиология растений. – 1996. – 43, № 1. – С. 127–135.

23. Рангелова В.Н., Антипчук А.Ф., Танцюренко Е.В. Эффективность симбиоза некоторых штаммов *Rhizobium meliloti* с различными сортами люцерны // Микробиол. журн. – 1982. – 44, № 5. – С. 41–43.

24. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. – Минск: Вышэйшая школа, 1978. – 448 с.

25. Сидорова К.К., Столярова С.Н., Катышева В.Б. Азотфиксирующая активность у мутантов гороха // Генетика. – 1987. – 23, № 7. – С. 1218–1221.

26. Сидорова К.К. Генетические аспекты бобово-ризобияльного симбиоза (на примере *P. sativum* L.) // С. -х. биология. – 1989. – № 3. – С. 35–40.

27. Сичкарь В.И., Патыка В.Ф., Толкачев Н.З., Князев А.В. Эффективность отбора по нитрогеназной активности и параметрам клубенькообразования в гибридных популяциях сои // Биол. фиксация молекуляр. азота и азот. метаболизм боб. раст.: Респ. конф. (Тернополь, окт., 1991 г.): Тез. докл. – К., 1991. – С. 65.

28. Сметанин Н.И., Шумный В.К. Структура популяции люцерны (*Medicago sativa* L.) по уровню азотфиксации // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 1982. – 6, № 72. – С. 38–43.
29. 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.
30. 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.
31. Сметанин Н.И., Дейнеко Е.В., Шумный В.К. Видовая изменчивость симбиотической азотфиксации у донника // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 1987. – № 6. – С. 52–55.
32. Сметанин Н.И., Родынюк И.С., Шумный В.К. Сортовой полиморфизм люцерны по азотфиксирующей способности // С.-х. биология. – 1987. – № 6. – С. 25–28.
33. 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.
34. Федоров С.Н., Фокина И.Г., Симаров Б.В. Оценка симбиотических свойств клубеньковых бактерий люцерны (*Rhizobium meliloti*) в лабораторных условиях // С.-х. биология. – 1986. – № 1. – С. 112–118.
35. Черемисов Б.М., Мерзляков Н.М., Цыбулько Е.В. Принципы, методы и первые результаты отбора местных штаммов клубеньковых бактерий гороха // Бюл. ВНИИСХМ. – 1981. – № 34. – С. 10–13.
36. Чундерова А.И. О взаимоотношениях клубеньковых бактерий с растением-хозяином и перспективы повышения эффективности симбиоза // Тр. ВНИИСХМ. – 1980. – 50. – С. 7–29.
37. Чундерова А.И. О генетике бобово-ризобияльного симбиоза // С.-х. биология. – 1981. – 16, № 3. – С. 402–406.
38. Barnes D.K., Heichel G.H., Vance C.P., Ellis W.R. A multipletrait breeding program for improving the symbiosis for N₂ fixation between *Medicago sativa* L. and *Rhizobium meliloti* // Plant and Soil. – 1984. – 82, № 3. – P. 303–314.
39. Duhigg P., Melton B., Baltensperger A. Selection for acetylene reduction rates in “Mesilla” alfalfa // Crop Sci. – 1978. – 18, № 5. – P. 813–816.
40. El-Sherbeeny M.H., Lawes D.A., Mytton L.R. Symbiotic variability in *Vicia faba*. 2. Genetic variation in *Vicia faba* // Euphytica. – 1977. – 26, № 2. – P. 491–495.
41. Gelen O.N., Blixt S. Root nodulation in peas // Agr. Hort. Genet. – 1964. – № 22. – P. 149–159.

42. *Mareckova H.* Podil genetických faktorů hostitelských rostlin na symbiotické fixaci // Rostl. výroba. – 1972. – 18, № 12. – P.1318–1322.

43. *Nutman P.S.* Symbiotic effectiveness in nodulated red clover. III. Further studies of inheritance of ineffectiveness in the host // Heredity – 1957. – 11, № 2. – P. 157–172.

44. *Peterson M.A., Barnes D.K.* Inheritance of ineffective nodulation and non-nodulation trait in alfalfa // Crop Sci. – 1981. – 21, № 4. – P. 611–616.

45. *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. – 105, № 2. – P. 300–310.

46. *Seetin M.W., Barnes D.K.* Variation among alfalfa genotypes for rate of acetylene reduction // Crop Sci. – 1977. – 17, № 5. – P. 783–787.

47. *Smith G.R., Knight W.E., Peterson H.L.* The inheritance of N₂ fixation efficiency in crimson clover // Crop Sci. – 1982. – 22, № 6. – P. 1091–1094.

48. *Tan G.Y.* Genetics variation for acetylene nodulation rate and thier characters in alfalfa // Crop. Sci. – 1981. – 21, № 4. – P. 485–488.
