

ВПЛИВ ГЕНОТИПІВ БОБОВИХ РОСЛИН І БУЛЬБОЧКОВИХ БАКТЕРІЙ НА ВИЗНАЧЕННЯ ЕФЕКТИВНОСТІ СИМБІОЗУ

*У роботі наведені оглядові та експериментальні дані щодо відносного внеску генотипів бобових рослин та бульбочкових бактерій у визначенні маси й висоти рослин, зокрема, для *Medicago sativa* та *Rhizobium meliloti**

Постановка проблеми

У визначенні ефективності симбіозу рослин із мікроорганізмами значну роль відіграють неадитивні, специфічні спадкові фактори взаємодії симбіоз-партнерів [14, 53]. Формування симбіотичного апарату [8] та ефективність симбіозу [8, 17, 27, 29, 37, 39] в однаковій мірі визначаються і залежать від генетичних особливостей обох симбіонтів, їхнього стану і активності.

Адитивна неспецифічна дія генотипів рослин і бактерій окремо у середньому приблизно рівні між собою. Кожна з них визначає близько 25 % від загального 100 % варіювання симбіотичної (азотфіксувальної) активності [29]. Бобово-ризобіальний симбіоз [21, 34], його утворення і функціонування [26], симбіотичні відношення [41], ефективність бобово-ризобіального агрофітоценозу [40] залежить від генетичної і фізіологічної комплементарності макро- і мікросимбіонтів. Важлива взаємодія генетичних систем партнерів [28, 44, 47, 52], яка являється специфічною реакцією між симбіонтами [26].

Встановлено, що всі етапи формування бобово-ризобіального симбіозу, а також його ефективність контролюються генами обох партнерів, причому “симбіотичні” гени рослин і бактерій пов'язані між собою тонкою регуляторною взаємодією. Все це дозволяє розглядати сукупність генів партнерів, які вступають в ефективний симбіоз, як єдину генетичну систему [28].

При дослідженні штамів-мутантів і рекомбінантів у симбіозі із *Medicago sativa* L. було показано вагомий роль генотипів партнерів у визначенні симбіотичної ефективності і нітрогеназної активності, яка залежала від дози зв'язаного азоту [32, 30]. Для підвищення стійкості симбіозу до нітрату важливо підбирати оптимальні комбінації генотипів партнерів [32].

Показано, що при інокуляції різних сортів і штамів *R. meliloti* сумарний внесок генотипів партнерів та їх взаємодії у загальне варіювання симбіотичних ознак на 2-й рік вегетації рослин значно вищий, ніж у перший рік, що біохімічні ознаки більш “жорстко” контролюються генотипами

симбіонтів і у більший мірі залежать від специфіки сорто-штамової взаємодії, ніж маса рослин [29]. Це, можливо, пов'язано з тим, що накопичення білка в рослинах являється ознакою, найбільш тісно пов'язаною з інтенсивністю азотфіксації. Тоді як динаміка вегетативного розвитку рослин, яка обумовлює їх врожайність, визначається цілою низкою додаткових факторів, не пов'язаних із симбіозом. Крім того, на 2–3-й рік вирощування рослин запас “зв'язаного” азоту у ґрунті суттєво зменшується, *M. sativa* L. практично повністю переходить на симбіотрофне живлення азотом, що і зменшує вплив неконтрольованих чинників [29, 31, 33].

Ефективність симбіозу залежить від багатьох факторів: відмінностей між штамми бактерій за пристосованістю до звичайних і стресових факторів середовища, від їхньої конкурентної здатності, складу ризосферної мікрофлори, сортових особливостей рослин-господарів. Однак, у першу чергу, симбіотична ефективність залежить від генетичної сумісності макро- і мікросимбіонтів [16], видів і сортів із бульбочковими бактеріями [22].

За рахунок поліпшення сумісності партнерів за симбіозом можливе практичне використання біологічного азоту. Інокуляція спонтанними бульбочковими бактеріями, які знаходяться у ґрунті, характеризуються в більшості випадків слабкою азотфіксувальною активністю [4].

При узагальненні даних, отриманих на різних видах бобових, найбільш мінливим виявився внесок специфічного фактора взаємодії партнерів у визначенні симбіотичної активності, який коливається від 0 до 73,8 % [29]. Внесок партнерів при взаємодії залежить від генотипів симбіонтів в експерименті [29]. Вплив неадитивних факторів взаємодії на продуктивність *M. sativa* L. збільшується з роками [19, 3].

Реакція генотипів на інокуляцію, кількість і маса бульбочок, нітрогеназна і симбіотична активність у польових і лабораторних умовах у значній мірі чутливі до багатьох факторів. Реакція залежить від коливання зовнішнього середовища [2], погодних умов [35] і року вирощування [36], окультуреності ґрунтів під *Vicia spp.* [14]. Дія адитивних і неадитивних факторів симбіонтів на азотфіксувальну ефективність суттєво варіює від досліду до досліду [29].

“Неконтрольовані” фактори оточуючого середовища значно впливають на бобово-ризобіальний симбіоз *M. sativa* L. [27]. Найбільш великий внесок “неконтрольованої” мінливості у загальне варіювання симбіотичних ознак притаманний *M. sativa* L. – надзвичайно варіабельний за здатністю до симбіозу перехреснозапильній культурі [29]. “Неконтрольоване” варіювання часто впливає на симбіотичну ефективність більше, ніж генотипи рослин і бактерій [29]. При взаємодії різних сортів *M. sativa* L. і штамів *R. meliloti* із використанням у якості повторності індивідуальної рослини “неконтрольовані” фактори часто обумовлюють більше половини

загального варіювання симбіотичної активності. Одним із джерел такого варіювання є внутрішньосортова мінливість *M. sativa* L. за ознаками симбіозу [27, 29, 45, 51]. Значно меншими величинами характеризується внесок “неконтрольованих” чинників у визначенні ефективності симбіозу у здатних до самозапилення культур – *Pisum sativum* L., *Trifolium spp.*, *Faba bona* Medik. та інших видів [29].

Співвідношення симбіо- і автотрофного живлення азотом у бобових залежить від умов середовища, тому селекцію бобових на підвищення симбіотичної активності необхідно проводити в умовах, найбільш сприятливих для симбіотичної азотфіксації, на фоні того чи іншого типу азотного живлення [32].

Величина врожаю або іншої міряної ознаки в кожному конкретному випадку визначається особливостями росту і розвитку, які відображають результат взаємодії генотипу і середовища в онтогенезі. Завданням селекціонера є відібрати з генетично різноманітного матеріалу за спадково обумовленою амплітудою можливих змін у реакції певні генотипи, тобто при певній нормі реакції, форми з вигідними реакціями на конкретні поєднання факторів. Кожна з ознак відображає процеси росту і розвитку на певному етапі онтогенезу [15].

Ефективність симбіозу бульбочкових бактерій з *Glycine max* (L.) Merr. визначається взаємодією їх геномів і тому необхідна паралельна селекція макро- і мікросимбіонтів у конкретних кліматичних умовах [8]. Найвища ефективність взаємодії може бути досягнута лише при проведенні паралельної, координованої селекції [40]. Ефективність симбіозу *Vicia villosa* Roth. з бульбочковими бактеріями може бути підвищена шляхом як добору активних штамів *R. leguminosarum*, так і селекцією рослин-господарів [13]. Підвищення ефективності функціонування бульбочкових бактерій неможливе без селекції бобових рослин [10].

При визначенні маси зелених рослин *M. sativa* L. найбільший вплив мав адитивний фактор генотипів сортів, що є наслідком високої генетичної різноманітності вибірки взятих у дослід рослин [31]. Аналіз варіанс комбінаційних здатностей ліній *M. sativa* L. виявив суттєві відмінності у структурі генетичної мінливості. У продуктивності гібридів з участю ліній більш важливу роль відіграє адитивний ефект генів [48]. У випадку малої кількості сортів *M. sativa* L. і великої кількості досліджуваних штамів неадитивні сорто-штамові взаємодії мали найбільшу силу впливу [31].

Сумарні дані за відносними внесками партнерів симбіозу у величину симбіотичної продуктивності і висоти рослин свідчать про сильніший вплив рослин і взаємодії симбіонтів, порівняно з бактеріями (табл. 1).

Сумарний внесок різних сортів *M. sativa* L. і *R. meliloti* у загальне варіювання симбіотичних ознак на 2-й рік вегетації рослин значно вищий, ніж у 1-й рік [33, 31, 38]. На загальну сезонну врожайність зеленої маси,

середній відсоток сухої речовини і сезонну врожайність сухої маси *Trifolium alexandrinum* L. суттєво впливали погодні умови [43].

У *Glycine max* (L.) Merr. внески сорту, штаму та їх взаємодії виявилися достовірними при формуванні врожаю. Більше значення має генотип рослин, на долю штаму припадає 20 % загального варіювання. Аналіз дослідів за вісім років показав, що 25 % коливання врожаю викликані погодними умовами, причому вирішальну роль відіграє вологість ґрунту. За градаціями Cv [5] штам *R. japonicum* викликає незначну мінливість, сорт сої – середню, а вологість ґрунту – значну [18].

Неадитивна взаємодія генотипів партнерів за симбіозом може обумовлювати більше 70 % варіювання ефективності бобово-ризобіального симбіозу [28]. Неконтрольовані фактори викликали понад 50 % варіювання маси рослин *M. sativa* L. [45] і часто перевищували цю величину [51]. Причина високої долі неконтрольованих факторів у визначенні маси рослин – у високій мінливості за цією ознакою [51].

Показано, що ефективність симбіозу *Pisum sativum* L. у значній мірі визначалась сортовими особливостями бобових рослин, як відповідь на інокуляцію бульбочковими бактеріями [12]. В накопиченні загальної надземної маси поряд із генотипом рослини-господаря має значення також сумарна взаємодія макро- і мікросимбіонтів. Висока ефективність ризобіального симбіозу, збільшення азотфіксувальної активності і біомаси можна досягти шляхом правильного підбору рослини-господаря і комплементарного йому штаму бульбочкових бактерій [12].

Таблиця 1. Відносний вплив адитивних і неадитивних факторів на формування маси і висоти рослин

Вид рослин	Внесок бактерій, %	Внесок рослин, %	Внесок фактору взаємодії, %	Внесок фактору року, %	Примітки	Посилання
1	2	3	4	5	6	7
<i>Medicago sativa</i> L.	16,1	23,2	7,9	52,8	Маса рослин	[45]
Те ж	0,2-4,4	37,8-54,8	18,7-27,5		Зелена маса	[31]
-/-	7,2	14,2	19,1		Маса рослин	[27]
-/-	16,1	23,2	7,9		-/-	[45]
-/-	16,1	39,8	10,7		-/-	[46]
-/-	21,0	4,8	6,0		-/-	[51]
-/-	7,2	14,2	19,1		-/-	[27]
<i>M. varia</i> T. Martyn.	12,6-27,8	1,8-3,1	12,8-42,9		Зелена маса	[31]

Закінчення таблиці 1

1	2	3	4	5	6	7
<i>Vicia sativa</i> L.	-	33,1	41,0	19,0	Маса зелених рослин	[1]
Те ж	31,1	-	9,1		Зелена маса	[14]
-/-		9,5	22,0	20,2	Висота рослин	[1]
<i>V. villosa</i> Roth.	56,1		15,7		Зелена маса	[14]
Те ж	15,9	20,2			-/-	[14]
<i>Vicia faba</i> L.	11,9	8,9	73,8		Маса рослин	[49]
<i>Trifolium repens</i> L.	5,0	33,5	23,0		-/-	[48]
<i>T. incarnatum</i> L.	86,2	11,7	1,7		-/-	[54]
<i>Pisum sativum</i> L.	11,6	49,8	14,2		-/-	[55]

Ростова (урожай зеленої маси) продуктивність дуже чутлива до впливу різних факторів, у тому числі таких, як сортова і видова специфіка симбіонту [11].

У період між фазами стеблуння – початку цвітіння відбувається швидка зміна маси рослин люцерни, при цьому чітко проявляються відмінності за впливом штаму на абсолютну швидкість росту і відносний ріст *M. sativa* L. [25]. Зовнішні умови впливали на висоту *Trifolium alexandrinum* L. слабкіше, ніж на масу рослин [43].

Для багатьох бобових культур характерна низька чутливість до внесення препаратів бульбочкових бактерій, тому необхідна селекція обох симбіонтів із метою поліпшення взаємодії між партнерами [6, 7, 9]. За рахунок поліпшення сумісності партнерів за симбіозом можливе практичне використання біологічного азоту [20, 42, 50] і підвищення ефективності симбіозу інших бобових [22].

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*

JS 5466 (pRDI) і *Rhizobium meliloti* при селекції за ознакою “азотфіксувальна активність”.

Рослини двадцяти різних за походженням ліній *Medicago sativa* L. 295-29 (I₅) – 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 дослід. Одну частину одержаних рослин тестували в вегетаційних дослідках, іншу вирощували в ґрунті для одержання наступного покоління ліній і F₂.

Варіанти дослідів склалися з 6 повторностей. 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 %-вим розчином перекису водню, промивали проточною водопровідною водою та інокулювали. Бактеризацію проводили суспензією *Rhizobium meliloti* штамів 425a, 34 і M4 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 (Гродзінський, 1964). Нескарифіковане насіння ліній і гібридів F₁ бактеризували штамом M4. 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 F₂. Плоди з насінням знімали при повному їх досяганні 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., Джинкс 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). У загальних статистичних і біометрико-генетичних аналізах використовувалися власні і широко розповсюджені біометричні програми для EOM (Diana, Reanal, Tstat, Nsr, Korrel, Quattro 4.00, SPSS 9.0).

Результати досліджень

Генотипи *Medicago sativa* L. і *Rhizobium meliloti* впливають на показники маси й висоти рослин ліній і гібридів. За однофакторним дисперсійним аналізом найбільший внесок у формуванні симбіотичних ознак належить генотипу рослин, за двофакторним аналізом – комплементарній взаємодії обох симбіонтів (табл. 2).

Таблиця 2. Відносні внески генотипів симбіонтів у маси й висоти рослин ліній і гібридів *Medicago sativa* L. в симбіозі з *Rhizobium meliloti* за одно- і двофакторним дисперсійним аналізом, %

Ознака	Однофакторний аналіз		Двофакторний аналіз		
	Бактерії	Рослини	Бактерії	Рослини	Взаємодія симбіонтів
Маса рослин	13,4-15,5	16,8-75,8	6,4	17,2-24,8	5,7-51,1
Висота рослин	8,7-26,4	14,0-88,4	2,5-15,5	3,7-26,4	17,6-61,7

Незначна сила впливу штамів на формування ознак може бути пояснена подібністю досліджених штамів за симбіотичними властивостями. Неконтрольовані чинники часто перевищували 50,0 %, що є наслідком значного варіювання симбіонтів за дослідженими ознаками і сильного впливу на симбіотичні ознаки модифікаційних факторів середовища.

Внески лінійних рослин у формування досліджених ознак перевищують внески гібридів F_1 та F_2 , проявляється дія штаму, що виявляє більшу залежність лінійних рослин від симбіотрофного азоту. Інбридинг збільшує величину внеску рослин і ризобій у формуванні симбіотичних ознак.

Зі збільшенням рівня мінливості за рахунок варіювання трьох штамів внески рослин у досліджених ознаках зменшувалися в 1,5–2 рази. Внутрішньогрупова мінливість у F_2 дорівнює міжгруповій мінливості ліній і F_1 , що є наслідком розщеплення, яке зменшує внески симбіопартнерів.

Найбільші й достовірні внески у формуванні всіх ознак отримано для “плюс” ліній за кількістю утворюваних бульбочок та їх азотфіксацією – 152–7, 154–8, 198–4, 212–7, 229–4, 298–2. На формування маси й висоти рослин найсильніше впливає штам М4 [23, 24].

Величини відносних внесків симбіонтів у формуванні симбіотичних ознак вказують на можливість контролю рівня симбіотичної активності й

ефективності шляхом добору генотипів рослин-господарів і бульбочкових бактерій.

Література

1. *Аралов В. И.* Фенотипическая изменчивость и корреляция признаков у вики посевной // Селекция и семеноводство. – 1986. – Вып. 60. – С. 39–41.
2. *Волкова Т. Н., Енкина О. В., Мякушко Ю. П.* и др. Соотношение роли растительного и микробного компонентов в эффективности бобово-ризобияльного симбиоза // Микробиология. – 1985. – Т. 54, № 5. – С. 857–859.
3. *Гродзинский Д. М.* Биологическое узнавание в физиологических процессах растений // Физиология и биохимия культ. растений. – 1985. – Т. 17, № 3. – С. 211–219.
4. *Доросинский Л. М.* Конкурентная способность клубеньковых бактерий // Биологический азот в сельском хозяйстве СССР. – М.: Наука, 1989. – 207 с.
5. *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
6. *Еспанов А. М.* Семенная продуктивность частично автофертильных синтетических популяций люцерны // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. – 1989. – № 188. – С. 35–36.
7. *Квитко Г. П., Бойко Н. П.* Взаимосвязь симбиотрофного и минерального азотного питания зернобобовых культур // Бюл. ВНИИСХМ. – 1981. – № 35. – С. 37–39.
8. *Князев А. В., Толкачев Н. З., Патыка В. Ф., Сичкарь В. И.* Отзывчивость новых сортов сои селекции ВСГИ на инокуляцию клубеньковыми бактериями // Биол. фиксация молекуляр. азота и азот. метаболизм боб. раст.: Тез. докл. респ. конф. – К., 1991. – С. 33.
9. *Кожеляков А.П., Доросинский Л.М.* Эффективность применения нитрагина в СССР // Бюл. ВНИИСХМ. – 1981. – № 34. – С. 3–6.
10. *Кордюм В.А.* Биологическая азотфиксация. Проблемы и перспективы // Молекуляр. биология. – 1982. – Вып. 30. – С. 45–57.
11. *Крикунец В.М.* Отзывчивость сои на малые дозы азота удобрения в связи с эффективностью ее симбиоза с клубеньковыми бактериями // Физиология и биохимия культ. растений. – 1990. – Т. 22, № 3. – С. 118–126.
12. *Кругова Е. Д., Остапенко Д. Д., Мандровская Н. М.* Сортоспецифичность у гороха при инокуляции разными штаммами клубеньковых растений // Физиология и биохимия культур. растений. – 1994. – Т. 26, № 3. – С. 245–252.
13. *Курчак О. Н., Проворов Н. А., Лисова Н. Е.* Получение штаммов *Rhizobium leguminosarum*, вступающих в эффективный симбиоз с вилой мохнатой (*Vicia villosa*) // Биол. фиксация молекуляр. азота и

- азот. метаболизм боб. раст.: Тез. докл. респ. конф. (Тернополь, окт., 1991 г.). – К., 1991. – С. 40.
14. 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. – Т. 27, № 5–6. – С. 351–359.
 15. Литун П. П., Лич Нзок Уинь. Оценка пластичности селекционного материала по количественным признакам // Селекция и семеноводство. Респ. межвед. тематич. науч. сб. – 1984. – Вып. 57. – С. 16–20.
 16. 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. – Т. 91. – С. 7–14.
 17. Мандровская Н. М., Охрименко С. М. Влияние минерального азота на жизнедеятельность клубеньковых бактерий гороха в чистой культуре // Биол. фиксация молекуляр. азота и азот. Метаболизм боб. раст.: Тез. докл. респ. конф. (Тернополь, окт., 1991 г.). – К., 1991. – С. 44.
 18. Марьюшкин В. Ф., Даценко В. К., Старченков Е. П. и др. Эффективность различных симбиотических систем сои и ризобий // Физиология и биохимия культ. растений. – 1994. – Т. 26, № 3. – С. 257–264.
 19. Мейрманов Г. Т. Влияние уровня самоопыления исходных форм на общую комбинационную способность у люцерны // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 5. – С. 81–90.
 20. Методические рекомендации по интенсивной технологии выращивания гороха в Лесостепи УССР / Под ред. В. В. Моргуна. – Киев, 1990. – 12 с.
 21. Мильто Н. И. Клубеньковые бактерии и продуктивность бобовых растений. – Минск: Наука и техника, 1982. – 296 с.
 22. Натман П. С. Генетика взаимодействия бобовых растений и клубеньковых бактерий // С.-х. биология. – 1970. – Т. 5, № 3. – С. 462–469.
 23. Пазюк О. А. Влияние симбиоза линий и гибридов люцерны с разными штаммами *Rhizobium meliloti* на высоту растений // Цитология и генетика. – 1998. – Т. 32, № 5. – С. 47–53.
 24. Пазюк О. А. Изменчивость высоты растений линий и гибридов люцерны в симбиозе с разными штаммами *Rhizobium meliloti* // Цитология и генетика. – 1999. – Т. 33, № 3. – С. 65–72.
 25. Петерсон Н. В., Ничик М. М., Коць С. Я. Влияние инокулирующих штаммов ризобий на рост органов люцерны // Физиология и биохимия культ. растений. – 1993. – Т. 25, № 1. – С. 29–35.
 26. Проворов Н. А. Специфичность взаимодействия клубеньковых бактерий и бобовых растений и эволюция бобово-ризобияльного симбиоза // С.-х. биология. – 1985. – № 3. – С. 34–46.

27. Проворов Н. А., Симаров Б. В. Внутрисортная изменчивость люцерны по активности симбиоза с *Rhizobium meliloti* // С.-х. биология. – 1986. – № 12. – С. 37–41.
28. Проворов Н. А. Происхождение и эволюция бобово-ризобийного симбиоза // Изв. АН СССР. Сер. Биол. – 1991. – № 1. – С. 77–87.
29. Проворов Н. А., Симаров Б. В. Генетический полиморфизм бобовых культур по способности к симбиозу с клубеньковыми бактериями // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 6. – С. 5–14.
30. 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.
31. Проворов Н. А., Курносоев М. М., Грушин А. А., Симаров Б. В. Действие инокуляции *Rhizobium meliloti* на урожайность и биохимические показатели люцерны // Физиология и биохимия культ. растений. – 1994. – Т. 26, № 3. – С. 281–288.
32. Проворов Н. А. Соотношение симбиотрофного и автотрофного питания азотом у бобовых растений: генетико-селекционные аспекты // Физиология растений. – 1996. – Т. 43, № 1. – С. 127–135.
33. Саимназаров Ю. Б. Специфичность взаимодействия штаммов *Rhizobium meliloti*, полученных генетическими методами, с сортами люцерны среднеазиатского генцентра: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Л.: ВНИИСХМ, 1991. – 17 с.
34. Сидорова К. К. Генетические аспекты бобово-ризобийного симбиоза (на примере *P. sativum* L.) // С.-х. биология. – 1989. – № 3. – С. 35–40.
35. 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.
36. 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.: Тез. докл. респ. конф. (Тернополь, окт., 1991 г.). – К., 1991. – С. 65.
37. 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.
38. Танривердиев Т. А. Селекционная ценность и эффективность симбиоза с *Rhizobium meliloti* у сортов люцерны в условиях Северного Зауралья: Автореф. дис. канд. с.-х. наук. СПб., – 1992. – 21 с.
39. Тихонович И. А. Использование генетических факторов макро-симбионта для повышения эффективности биологической азотфикса-

- ции // Биологический азот в сельском хозяйстве СССР. – М.: Наука, 1989. – С. 166–181.
40. 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.
41. Щербаков В. К. Генетика симбиоза // Сельское хозяйство за рубежом. – 1974. – № 6. – С. 44–46.
42. 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.
43. Bakheit B. R. Genetic variability, genotypic and phenotypic correlations and path-coefficient analysis in Egyptian clover (*Trifolium alexandrinum* L.) // Z. Acker-und Pflanzenbau. – 1986. – 157, № 1. – P. 58–66.
44. 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.
45. Erdman L. W., Means U. M. Strain variation of *Rhizobium meliloti* on three varieties of *Medicago sativa* // Agron. J. – 1953. – V. 45, № 12. – P. 625–629.
46. Gibson A. H. Genetic variation in the effectiveness of nodulation of lucerne varieties // Austral. J. Res. – 1962. – V. 13, № 3. – P. 388–399.
47. Hoying Y. B., Behm S. M., Lang-Unnasch N. Cloning and characterization of *Rhizobium meliloti* lici required for symbiotic root nodule invasion // Mol. Plant - Microb. Interact. – 1990. – V. 3, № 1. – P. 18–27.
48. Mytton L. R. Plant genotype and *Rhizobium* strain intractions in white clover // Annu. Appl. Biol. – 1975. – V. 80, № 1. – P. 103–107.
49. Mytton L. R., El-Sherbeeney M. H., Lawes D. A. Symbiotic variability in *Vicia faba*. 3. Genetic effect of host plant *Rhizobium* strain and of host × strain intraction // Euphytica. – 1977. – V. 26, № 4. – P. 785–790.
50. Khurana A. Z., Sharma P. K., Dudeiya S. S. Influenze of host, moisture and native rhizobial population on nodule occupancy in chick pea (*Cicer arictum*) // Microbiology. – 1991. – V. 146, № 2. – P. 137–141.
51. Mytton L. R., Brockwell J., Gibson A. H. The potential for breeding an improved lucerne-*Rhizobium* symbiosis. 1. Assessment of genetic variation // Euphytica. – 1984. – 33, № 2. – P. 401–410.
52. Robertson J. G., Wells B., Brewin N. J. et al. The legume *Rhizobium* symbiosis a cell surface interaction // J. Cell Sci. – 1985. – Suppl. 2. – P. 317–337.
53. Sherwood M. T., Masterson C. L. Inportance of using the correct test host in assessing the effectiveness of indigenous populations of *Rhizobium trifolii* // Irish J. Agr. Res. – 1974. – V. 13, № 1. – P. 101–108.

54. Smith G. R., Knight W. E., Peterson H. L., Hagedorn C. The effect of *Rhizobium trifolii* strains and crimson clover genotypes on N₂ fixation // Crop Sci. – 1982. – V. 22, № 5. – P. 970–973.
55. Skot L. Cultivar and *Rhizobium* strain effects on the symbiotic performance of pea (*Pisum sativum*) // Plant Physiol. – 1983. – V. 59, № 4. – P. 585–592.