

ISSN 0131-6397

ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
ИМЕНИ В. И. ЛЕНИНА

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ

9

1987

УДК 631.46.52:575.224

ПОЛУЧЕНИЕ МУТАНТОВ *RHIZOBIUM MELILOTI* С ИЗМЕНЕННЫМИ СИМБИОТИЧЕСКИМИ СВОЙСТВАМИ ПОД ДЕЙСТВИЕМ УФ-ИЗЛУЧЕНИЯ

С. Н. ФЕДОРОВ, Б. В. СИМАРОВ

Определены оптимальные условия получения мутантов по симбиозу у клубеньковых бактерий люцерны под действием УФ-лучей, сопоставлена их активность и эффективность в микро-вегетационных и вегетационных опытах. Обсуждаются перспективы применения УФ-излучения для индукции разных типов мутантов и использования микровегетационных опытов в селекционной работе с клубеньковыми бактериями.

Получение мутантов с измененными симбиотическими свойствами у клубеньковых бактерий необходимо для изучения молекулярно-генетических основ симбиоза *Rhizobium* с бобовыми растениями, а также для решения практических задач — селекции штаммов с повышенной азотфиксирующей активностью и эффективностью. Мутанты по симбиозу были получены у различных видов клубеньковых бактерий. Для их индукции использовали физические и химические факторы (1—4), а также транспозоновый мутагенез (5—8). Данная работа посвящена выделению и анализу симбиотических мутантов клубеньковых бактерий люцерны, полученных наиболее доступным и простым методом УФ-мутагенеза.

Поскольку ранее мы изучали инактивирующее и мутагенное действия УФ-лучей на штамм СХМ1 клубеньковых бактерий люцерны (9) и показали, что возникновение ауксотрофных мутантов происходит с максимальной частотой при низких (60 Дж/м²), а морфологических — при более высоких (240 Дж/м²) дозах облучения, для получения широкого спектра мутантов по симбиотическим признакам мы применили именно эти дозы, различающиеся по мутагенному эффекту.

Методика. Для выделения симбиотических мутантов использовали штамм СХМ1 *Rhizobium meliloti* (9) — стрептомициностойчивый мутант штамма 425а (доза антибиотика 1 мг/мл). Методика обработки бактериальных клеток УФ-лучами изложена нами ранее (9).

Симбиотические свойства клонов, полученных после облучения, определяли в условиях стерильных микровегетационных опытов. Для испытания отбирали только прототрофные клоны, не отличающиеся по морфологии от исходного родительского штамма. Их азотфиксирующую активность оценивали по редукции ацетилена инокулированными 30-суточными растениями люцерны (*Medicago sativa*, сорт Зайкевича), эффективность — по сухой зеленой массе растений (10). Отбор мутантов по симбиотическим признакам проводили в два этапа. На первом этапе симбиотические свойства испытываемых клонов тестировали в опытах с 2-кратной повторностью (контроль без инокуляции и инокуляция исходным штаммом — в 6-кратной повторности). Для дальнейших испытаний отбирали клоны, отличающиеся по азотфиксирующей активности не менее, чем на 30 %, а по эффективности — на 15 % от родительского штамма СХМ1 (в микровегетационных опытах при использовании больших выборок для сравнения именно такие различия оказываются статистически значимыми). На втором этапе отобранные клоны были оценены в опытах с 6-кратной повторностью.

Эффективность полученных мутантов определяли также в вегетационных опытах. Для этого люцерну выращивали в вегетационных домиках в сосудах (13 растений на сосуд) со слабо окультуренной дерново-подзолистой супесчаной почвой (5 кг, содержание гумуса — 3,43 %, общего азота — 0,12 %) со смесью солей по Прянишникову (11) без соединений азота. Повторность опытов 8-кратная. Стерильные семена люцерны инокулировали односуточными культурами мутантов из расчета около 10⁹ клеток на сосуд. Растения в сосудах поливали через день (до 60 % ПВ почвы). Люцерну скашивали в фазу начала цветения. Эффективность симбиоза оценивали по урожаю сухой зеленой массы растений (два укоса за вегетацию) и по содержанию в ней общего азота (12). Эталонном служил штамм 425а.

Получение антисыворотки к родительскому штамму СХМ1 и реакцию преципитации мутантных бактерий осуществляли по методике, разработанной Новиковой и Васильевой (13).

Статистическую обработку результатов проводили с использованием критерия ф Фишера (14) и дисперсионного анализа (15).

Результаты. В условиях стерильного микровегетационного опыта был проведен анализ азотфиксирующей активности и эффективности 900 клонов, выросших после обработки УФ-лучами суспензии клеток штамма СХМ1. После второго этапа отбора выделили 23 симбиотических мутанта. Среди 200 клонов, выросших при рассеивании необлученной суспензии клеток, ни одного мутанта не обнаружено. Результаты изучения симбиотических свойств полученных мутантов (данные двух независимых микровегетационных опытов) представлены в таблице 1. Из 23 полученных мутантов пять (СХМ1-46, СХМ1-83, СХМ1-63, СХМ1-62, СХМ1-64) не образовывали клубеньков на корнях люцерны. Три мутанта (СХМ1-47, СХМ1-48, СХМ1-61) образовывали приблизительно в 3 раза больше клубеньков, чем штамм СХМ1, но эти клубеньки были мелкими и не фиксировали азот атмосферы.

То, что пять авирулентных штаммов действительно являются мутантами штамма СХМ1, подтверждалось сохранением стрептомицинустойчивости (1 мг/мл) и положительной реакцией преципитации с антителами против родительского штамма. Авирулентные и не фиксирующие азот мутанты были стабильны. Исключение составлял авирулентный мутант СХМ1-83: при инокуляции люцерны этим штаммом в отдельных случаях наблюдали образование клубеньков (приблизительно один клубенек на четыре растения). У ревертантов, выделенных из этих клубеньков, вместе с вирулентностью восстанавливалась способность фиксировать атмосферный

Таблица 1
Симбиотические свойства мутантов штамма *R. meliloti* СХМ1 в микровегетационных опытах

Мутант	Ацетиленредуктазная активность		Масса инокулированных растений люцерны		Характеристика клубенькообразования
	абсолютная	относительная	абсолютная	относительная	
<i>Опыт 1</i>					
Контроль (без инокуляции)	0 (—)	0	7,0 (—)	0,46	Клубеньков нет
Инокуляция СХМ1	1,94	1	15,2	1	Нормальные клубеньки
СХМ1-46	—	—	7,0 (—)	0,46	Клубеньков нет
СХМ1-83	—	—	7,1 (—)	0,47	
СХМ1-47	0 (—)	0	7,1 (—)	0,47	Большое число мелких клубеньков
СХМ1-48	0 (—)	0	7,1 (—)	0,47	
СХМ1-59	1,12 (—)	0,58	14,6	0,96	Нормальные клубеньки
СХМ1-49	3,37 (+)	1,74	15,8	1,04	
СХМ1-55	3,26 (+)	1,68	16,0	1,05	
СХМ1-50	3,20 (+)	1,65	16,7	1,10	
НСР _{0,05}	0,76		1,6		
<i>Опыт 2</i>					
Контроль (без инокуляции)	0 (—)	0	7,4 (—)	0,41	Клубеньков нет
Инокуляция СХМ1	2,32	1	13,1	1	Нормальные клубеньки
СХМ1-63	—	—	7,2 (—)	0,40	Клубеньков нет
СХМ1-62	—	—	7,5 (—)	0,41	
СХМ1-64	—	—	7,6 (—)	0,42	
СХМ1-61	0 (—)	0	7,3 (—)	0,40	Большое число мелких клубеньков
СХМ1-67	1,25 (—)	0,54	12,0 (—)	0,66	
СХМ1-68	1,72	0,74	14,0 (—)	0,77	
СХМ1-65	2,11	0,91	13,8 (—)	0,76	Гроздевидные клубеньки
СХМ1-66	1,55 (—)	0,67	14,7 (—)	0,81	
СХМ1-69	3,76 (+)	1,62	17,4	0,96	Нормальные клубеньки
СХМ1-70	3,74 (+)	1,61	17,9	0,99	
СХМ1-100	3,58 (+)	1,54	18,6	1,03	
СХМ1-71	3,37 (+)	1,45	20,1 (+)	1,11	
СХМ1-76	3,27 (+)	1,41	20,3 (+)	1,12	
СХМ1-97	2,67	1,15	20,3 (+)	1,12	
СХМ1-96	2,81	1,21	20,4 (+)	1,13	
НСР _{0,05}	0,65		2,0		

Примечание. Абсолютная масса инокулированных растений, г; относительная — относительно варианта инокуляции СХМ1. Абсолютную ацетиленредуктазную активность измеряли в мкмоль C_2H_4 на сосуд за 24 ч, относительную — относительно активности родительского штамма СХМ1. Знаками (+) и (—) отмечены показатели, статистически достоверно отличающиеся от показателей штамма СХМ1.

Частота возникновения мутантов по активности и эффективности азотфиксации у штамма *R. meliloti* СХМ1 в зависимости от дозы УФ-облучения

Доза облучения, Дж/м ²	Проанализировано клонов	Получено мутантов										Частота возникновения мутантов, %		
		<i>Nod</i> ⁻	<i>Fix</i> ⁻	<i>Fix</i> [±]	<i>Fix</i> ⁺⁺	<i>Eff</i> [±]	<i>Eff</i> ⁺⁺	<i>Fix</i> [±] <i>Eff</i> [±]	<i>Fix</i> ⁺⁺ <i>Eff</i> ⁺⁺	Σ	<i>Nod</i> ⁻ и <i>Fix</i> ⁻	ос- таль- ных	сум- мар- ная	
0	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
60	400	1	0	1	2	2	2	2	2	1	11	0,3	2,5	2,8
240	500	4	3	0	5	0	0	0	0	1	12	1,4	1,0	2,4
Σ	1100	5	3	1	7	2	2	2	1	23	0,9	1,7	2,6	

Примечание. *Nod*⁻ — отсутствие клубеньков, *Fix*⁻ — отсутствие азотфиксирующей активности, *Fix*[±] — пониженная азотфиксирующая активность, *Fix*⁺⁺ — повышенная азотфиксирующая активность, *Eff*⁻ — неэффективный симбиоз, *Eff*[±] — пониженная эффективность, *Eff*⁺⁺ — повышенная эффективность.

азот, причем по нитрогеназной активности и эффективности они были неотличимы от штамма СХМ1.

Один мутант (СХМ1-59) имел пониженную азотфиксирующую активность, два (СХМ1-68, СХМ1-65) — пониженную эффективность и два (СХМ1-67, СХМ1-66) — пониженную азотфиксирующую активность и эффективность одновременно. Мутанты СХМ1-65 и СХМ1-66 формировали гроздевидные клубеньки.

Следует отметить, что мутанты, образующие на корнях люцерны клубеньки с измененной морфологией (мелкие или гроздевидные), обладали пониженной азотфиксирующей активностью или эффективностью. Кроме того, сам факт выделения мутантов, формирующих такие измененные клубеньки, свидетельствует о том, что их морфогенез контролируется не только растением-хозяином (16), но и бактериями.

Наконец, среди полученных мутантов имелось семь штаммов (СХМ1-49, СХМ1-55, СХМ1-50, СХМ1-69, СХМ1-70, СХМ1-100, СХМ1-71) с повышенной азотфиксирующей активностью, два штамма (СХМ1-97, СХМ1-96) с повышенной эффективностью и один штамм (СХМ1-76) с повышенной азотфиксирующей активностью и эффективностью одновременно.

Мутанты, представленные в таблице 1, ранжированы в соответствии с возрастом их эффективности. Анализ азотфиксирующей активности и эффективности штаммов в условиях стерильного микровегетационного опыта (табл. 1) показывает, что способность мутантов статистически достоверно увеличивать сухую зеленую массу люцерны по сравнению со штаммом СХМ1 сопровождается незначительным увеличением их азотфиксирующей активности (как правило, не более 25 %). При инокуляции мутантами, имеющими более высокую ацетиленредуктазную активность (превосходящими штамм СХМ1 на 45—75 %), урожай сухой зеленой массы не отличался от варианта с инокуляцией родительским штаммом.

Использование для облучения бактерий двух доз УФ-лучей (60 и 240 Дж/м²) позволило сравнить их эффективность в индукции различных типов симбиотических мутантов. Результаты этого сравнения представлены в таблице 2. Можно видеть, что невирулентные (*Nod*⁻) и не фиксирующие азот (*Fix*⁻) мутанты возникали статистически достоверно чаще ($F_{\text{экс}} > F_{\text{ст}}, 0,01$) при действии высокой дозы УФ-излучения, а мутанты с измененной азотфиксирующей активностью и эффективностью — при действии низкой дозы ($F_{\text{экс}} > F_{\text{ст}}, 0,05$). Это подтверждает полученные нами ранее данные о том, что у штамма СХМ1 применяемые дозы УФ-лучей вызывают различающиеся по спектру наследственные изменения (9).

Вероятно, при низких дозах облучения в генах, контролирующих симбиотические признаки, чаще, чем при высоких дозах, возникают точечные мутации, приводящие как к повышению, так и к понижению азотфиксирующей активности и эффективности. Высокие дозы чаще индуцируют делеции и крупные перестройки ДНК, полностью выключающие функции генов, ответственных за симбиоз. Именно поэтому при использовании высоких доз УФ-лучей чаще возникают мутанты, не способные образовывать клубеньки и фиксировать азот атмосферы. В среднем частота возникновения мутантов по симбиозу под действием УФ-излучения была достаточно высокой и составляла 2,6 %.

Наряду с микровегетационными опытами для оценки симбиотических свойств мутантов клубеньковых бактерий проводили вегетационные опыты (два укоса за

вегетацию). Результаты анализа урожая люцерны, инокулированной полученными мутантами, и содержания в нем общего азота представлены в таблице 3, где мутанты ранжированы в соответствии с увеличением сухой зеленой массы инокулированных ими растений. Содержание азота в урожае выращенной люцерны было определено для мутантов, показавших повышенную азотфиксирующую активность или эффективность в микровегетационных опытах, а также для мутанта СХМ1-67 с пониженной азотфиксирующей активностью и эффективностью и мутанта СХМ1-48, образующего не фиксирующие азот клубеньки.

Анализируя результаты вегетационного опыта, следует иметь в виду, что в варианте без инокуляции клубеньковыми бактериями растения люцерны нормально развивались и по массе статистически достоверно не отличалась от растений, инфицированных штаммом 425а. Это свидетельствует о том, что в почве, предназначенной для выращивания растений, имелись клубеньковые бактерии, вступающие с люцерной в достаточно эффективный симбиоз. В вегетационном опыте преимущество штамма 425а над спонтанной микрофлорой проявилось только в том, что инокулированные им растения накапливали на 20,1 % азота больше, чем неинокулированные.

Полученные нами результаты (табл. 3) свидетельствуют, что из 10 мутантов, обладающих повышенной азотфиксирующей активностью или эффективностью в микровегетационных опытах, шесть статистически достоверно повышали урожай зеленой массы люцерны или накопление в ней азота в вегетационном опыте по сравнению со штаммом 425а. Среди семи мутантов, имеющих повышенную азотфиксирующую активность в микровегетационных опытах, один (СХМ1-71) повышал в вегетационном опыте урожай люцерны, один (СХМ1-70) — содержание в ней азота и один (СХМ1-49) — как урожай так и накопление азота.

Среди мутантов с повышенной эффективностью в условиях микровегетационных опытов (СХМ1-97, СХМ1-96), первый обладал повышенной способностью увеличивать в вегетационном опыте урожай растений, второй — увеличивать и урожай, и накопление азота. И, наконец, мутант СХМ1-76 с повышенной азотфиксирующей активностью и эффективностью в микровегетационных опытах увеличивал урожай в вегетационном опыте.

Наличие мутантов, обладающих повышенной азотфиксирующей активностью в микровегетационных опытах, но не увеличивающих урожай люцерны или содержание в ней азота в вегетационном опыте, можно объяснить многими причинами: различиями в условиях вегетации, тем, что ацетиленовый метод позволяет оценить скорость промежуточной реакции, осуществляемой нитрогеназой, а не образование конечного продукта, и при его применении не учитывается эффективность использования растениями связанного азота, конкурентоспособностью исследуемых мутантов и т. д.

Таблица 3

Эффективность симбиоза мутантов штамма *R. meliloti* СХМ1 в вегетационном опыте

Мутант	Масса растений люцерны		Содержание общего азота	
	абсолютная, г	прибавка, %	абсолютное, г	прибавка, %
Инокуляция 425а	18,4	0	716	0
Контроль (без инокуляции)	17,8	-2,9	572 (-)	-20,1
СХМ1-48	9,6 (-)	-47,8	218 (-)	-69,6
СХМ1-67	17,7	-3,6	571 (-)	-20,3
СХМ1-66	17,7	-3,6	—	—
СХМ1-59	17,7	-3,6	—	—
СХМ1-68	18,2	-1,0	—	—
СХМ1-65	18,2	-0,9	—	—
СХМ1-69	18,4	0,1	610 (-)	-14,8
СХМ1-55	18,9	2,7	637 (-)	-11,0
СХМ1-70	19,4	5,3	786 (+)	9,8
СХМ1-50	19,5	6,1	753	5,2
СХМ1-100	19,7	7,2	619 (-)	-13,5
СХМ1-97	21,1 (+)	14,8	717	0,1
СХМ1-71	21,2 (+)	15,4	753	5,2
СХМ1-76	21,6 (+)	17,3	700	-2,2
СХМ1-96	21,6 (+)	17,6	831 (+)	16,1
СХМ1-49	22,0 (+)	19,9	782 (+)	9,3
НСР _{0,05}	1,9		63	

Примечание. Обозначения см. таблицу 1.

Все шесть мутантов со сниженной азотфиксирующей активностью или эффективностью в микроvegetационных опытах имели тенденцию к снижению массы инокулированных ими растений по сравнению со штаммом 425а и в вегетационном опыте. Недостаточно существенное снижение массы инокулированных растений является следствием наличия в почве высокоэффективной спонтанной микрофлоры. Тем не менее мутант СХМ1-67, обладающий пониженной азотфиксирующей активностью и эффективностью в микроvegetационном опыте, снижал на 20,2 % (по сравнению со штаммом 425а) накопление общего азота растениями в вегетационном опыте, а мутант СХМ1-48, образующий не фиксирующие азот клубеньки, — и массу растений, и накопление азота.

Результаты изучения симбиотических свойств мутантов позволили нам вычислить коэффициенты корреляции между редукцией ацетилена и массой растений в микроvegetационном опыте, с одной стороны, и массой растений и накоплением в них общего азота в вегетационном опыте — с другой. Оказалось, что имеется существенная корреляция между показателями симбиотической активности штаммов в микроvegetационных и вегетационных опытах. Так, коэффициенты корреляции между показателями редукции ацетилена (микроvegetационный опыт), массой растений и накоплением азота растением (вегетационный опыт) составили соответственно 0,75 ($n=16$), 0,77 ($n=12$), а коэффициенты корреляции между массой растений (микроvegetационный опыт) и теми же показателями в вегетационном опыте — соответственно 0,87 ($n=16$) и 0,88 ($n=12$). Это свидетельствует о возможности использования микроvegetационных опытов для первичной массовой оценки азотфиксирующей активности и эффективности штаммов клубеньковых бактерий люцерны.

Итак, под действием УФ-лучей получено 23 мутанта клубеньковых бактерий люцерны с измененными симбиотическими свойствами; три не фиксирующих азот, пять не образующих клубеньки на корнях люцерны, два формирующих гроздевидные клубеньки, а также мутанты с пониженной и повышенной азотфиксирующей активностью и эффективностью (13). Показано, что мутанты, отличающиеся от родительского штамма по активности азотфиксации, по эффективности и по морфологии клубеньков, чаще возникают под действием низкой дозы УФ-лучей (60 Дж/м^2), в то время как *Nod*⁻ и *Fix*⁻ мутанты — преимущественно при действии более высокой дозы (240 Дж/м^2). Сопоставление показателей симбиотической активности мутантов в микроvegetационных и вегетационных опытах выявило существенную корреляцию ($r=0,75-0,88$), что позволяет рекомендовать микроvegetационные опыты для первичной массовой оценки штаммов при селекционной работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Williams P. M. The isolation of effective and ineffective mutants of cowpea *Rhizobium*. *Plant Soil*, 1981, 60: 349—356.
2. Stacey G., Paau A. S., Noel K. D. e. a. Mutants of *Rhizobium japonicum* defective in nodulation. *Arch. Microbiol.*, 1982, 132: 219—224.
3. Noel K. D., Stacey G., Tandon S. R. e. a. *Rhizobium japonicum* mutants defective in symbiotic nitrogen fixation. *J. Bacteriol.*, 1982, 152: 485—494.
4. Misplon J. A., Bishop P. E. Isolation and partial characterization of *Fix*⁻ mutants from *Rhizobium* strain 32H1. *Plant Soil*, 1983, 74: 395—406.
5. Plazinski J. Tn5-inherited mutant strain of *Rhizobium meliloti* with a highly increased ability to fix nitrogen for lucerne. *Microbios Lett.*, 1981, 18: 137—142.
6. Ma Q.-S., Johnston A. W. B., Hombrecher G. e. a. Molecular genetics of mutant of *Rhizobium leguminosarum* which fail to fix nitrogen. *Mol. Gen. Genet.*, 1982, 187: 166—171.
7. Ruvkun G. B., Sundaresan V., Ausubel F. M. Directed transposon TN5 mutagenesis and complementation analysis of *Rhizobium meliloti* symbiotic nitrogen fixation genes. *Cell.*, 1982, 29: 551—559.
8. Новикова Н. И., Шарыпова Л. А., Симаров Б. В. Транспозоновый мутагенез у штамма СХМ1-105 *Rhizobium meliloti*. Молекул. генетика, микробиология, вирусология, 1986, 8: 32—35.
9. Федоров С. Н., Бутвина О. Ю., Симаров Б. В. Мутагенное действие УФ-излучения на клубеньковые бактерии люцерны и анализ симбиотических свойств полученных ауксотрофных мутантов. Генетика, 1983, 19: 727—736.
10. Федоров С. Н., Фокина И. Г., Симаров Б. В. Оценка симбиотических свойств клубеньковых бактерий люцерны (*Rhizobium meliloti*) в лабораторных условиях. С.-х. биол., 1986, 1: 112—118.
11. Прянишников Д. Н. Избр. соч., М., 1952, т. 1: 658.
12. Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений. Киев, 1976: 72.
13. Новикова А. Т., Васильева Н. Д. Конкурентная способность клубеньковых бактерий и методы ее изучения. Бюл. ВНИИ с.-х. микробиологии, 1974, 17: 5—11.
14. Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. М., 1967: 26.

15. Доспехов Б. А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных. М., 1972: 98.
16. Verma D. P. S., Nadler K. Legume-Rhizobium symbiosis: host's point of view. In: Genes involved microbe — plant interaction. N. Y., 1984: 57—93.

Всесоюзный НИИ
сельскохозяйственной микробиологии,
Ленинград — Пушкин

Поступила в редакцию
29 октября 1987 года

PRODUCTION OF *R. MELILOTI* MUTANTS FOR SYMBIOTIC PROPERTIES UNDER THE ACTION OF UV-LIGHT

S. N. Fedorov, B. V. Simarov

Summary

Exposure of *R. meliloti* strain CXMI gave 23 mutants for symbiotic properties. Among them are: those without nitrogen fixation (3), without root nodule formation on alfalfa (5), with cluster-shaped nodule formation (2) and also with a decreased or increased nitrogen fixing activity of efficiency (13). It is shown that mutants for nitrogen fixing activity, efficiency and nodule morphology frequently arise from low doses (60 Dj/m²), whereas Nod⁻ and Fix⁻ mutants predominantly arise from high doses (240 Dj/m²). A significant correlation was established between the indices of symbiotic activity of mutants in microvegetational and pot experiments ($r=0.75-0.88$), and consequently microvegetational experiments may be recommended for use in initial mass evaluation of strains for practical breeding.

НОВЫЕ КНИГИ

Селекция зерновых культур на стабильность урожайности, иммунитет и качество зерна в Нечерноземной зоне. Сб. научн. тр., М.: 1986, 233 с.

В статьях сборника обобщены экспериментальные данные, полученные в НИИСХ Центральных районов Нечерноземной зоны. Показано влияние таких селекционных методов и приемов, как отдаленная гибридизация, экспериментальный мутагенез, полиплоидия, внутривидовая гибридизация и отбор в условиях жесткого инфекционного фона, на стабильность урожайности, иммунитет зерновых культур к грибным болезням и качество зерна. Представлен оригинальный материал по генетике количественных признаков зерновых культур. Освещены результаты иммунологической характеристики сортообразцов озимых

тритикале по устойчивости прорастания зерна в колосе. Рассматриваются резервы повышения уровня и стабильности урожайности ярового ячменя, озимой пшеницы и ржи.

Физиологические основы продуктивности плодовых и ягодных культур. Сб. науч. тр., вып. 46. Мичуринск: 1986, — 98 с.

В сборнике представлены результаты исследований, проведенных во ВНИИ садоводства им. М. В. Мичурина. Рассматриваются биологические особенности, фотосинтетическая продуктивность и урожайность плодовых и ягодных культур. Показана зависимость продуктивности культур от схемы их размещения, формы кроны, орошения, системы содержания почвы и других факторов.