

## СИМБИОТИЧЕСКИЕ И ПАТОГЕННЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАСТЕНИЙ И МИКРООРГАНИЗМОВ

УДК 575.24:633.358  
© 1999

### Генетическая роль бобового растения в симбиотической азотфиксации (на примере *Pisum sativum*)

К. К. СИДОРОВА, В. К. ШУМНЫЙ

*Институт цитологии и генетики СО РАН  
630090 Новосибирск, просп. Лаврентьева, 10*

#### АННОТАЦИЯ

Индукционированы и генетически изучены симбиотические мутанты гороха: бесклубеньковые, с неэффективными клубеньками, суперклубеньковые и др. Идентифицированы гены, детерминирующие эти признаки. Для ряда генов установлена хромосомная локализация. Впервые для выявления симбиотических генов использованы изогенные линии гороха, созданные на основе сортов. Изучено функционирование двух генетически контролируемых регуляторных систем нодуляции, детерминированных разными генами – *nod3* и *Nod5*. Полученные результаты могут быть использованы для создания модели генетической системы, контролирующей формирование и функционирование симбиоза со стороны макросимбионта.

В решении проблемы биологического азота важную роль играет симбиотическая азотфиксация, свойственная бобовым растениям и клубеньковым бактериям.

Многолетние бобовые культуры (клевер, люцерна и др.) за вегетационный период способны накапливать азота до 500–600 кг/га, однолетние (вика, горох, соя, фасоль и др.) – до 150–200 кг/га и более [1].

Продолжительное время исследователи изучали у бобовых межвидовой и межсортовой полиморфизм по нодуляции и азотфиксации. Так, в опытах датских исследователей при изучении образования клубеньков и корневой системы у 398 сортов и линий гороха в полевых ус-

ловиях установлено, что сорта с окрашенными цветками имели мощную корневую систему и много клубеньков. Зерновые и овощные сорта в основном отличались меньшим количеством клубеньков и менее развитой корневой системой. Из белоцветковых выделялись шведские сорта с хорошим клубенькообразованием [2].

На межсортовой полиморфизм по симбиотическим признакам – число клубеньков и активность азотфиксации – указывают в своих работах отечественные авторы [3, 4]. В этих статьях есть сведения об отсутствии связи между такими показателями, как число клубеньков и количество молекулярного азота, усвоенного растениями разных сортов. Однако

показатель азотфиксирующей активности имел высокий уровень корреляции ( $r = 0,8 \pm 0,11$ ) с накоплением биологически связанного азота в урожае гороха [3].

В другом опыте при изучении 43 сортов и форм гороха обнаружен значительный меж- и внутривидовой полиморфизм по нитрогеназной активности (показатель азотфиксации) и количеству клубеньков. Увеличение числа клубеньков от 0 до 40–50 на 1 растение сопровождалось повышением активности азотфиксации, но в дальнейшем при увеличении количества клубеньков эта взаимосвязь нарушалась. Также было показано, что массовый отбор растений с контрастной активностью азотфиксации не приводит к сдвигу этого показателя. В то же время даже однократный индивидуальный отбор эффективен [4].

В последнее десятилетие наметилась четкая тенденция перехода от изучения межсортового полиморфизма к выявлению у бобовых симбиотических генов, контролирующих нодуляцию и азотфиксацию.

Сейчас точно установлено, что гены растения-хозяина оказывают воздействие на ключевые события в ходе формирования и функционирования симбиоза. Они определяют способность к образованию клубеньков, их число, внутриклеточную организацию и дифференциацию, а также эффективность связывания азота [5, 6].

Удобным объектом для изучения генетики симбиотических признаков у бобовых растений, особенно у самоопыляющихся видов, являются индуцированные мутанты.

**Описание основных типов симбиотических мутантов гороха.** Получение симбиотических мутантов – более длительный процесс, чем выделение хлорофильных или морфологичес-

ких типов. Это связано с тем, что каждый мутант следует проверять на наследование при выращивании его на двух фонах минерального питания – с азотом и без азота. Азот, особенно в нитратной форме, оказывает отрицательное влияние на образование клубеньков и азотфиксацию, за исключением устойчивых к нитратам суперклубеньковых форм.

В наших исследованиях, а также в опытах других авторов [7] по изучению частоты и спектра индуцированных мутантов гороха установлено, что чаще всего возникают бесклубеньковые формы. У таких мутантов блокирование процесса образования клубеньков может проходить на многих стадиях. Есть мутанты, которые вообще не реагируют на присутствие клубеньковых бактерий и не имеют даже скручивания корневых волосков. У других мутантов в присутствии клубеньковых бактерий наблюдается вспухание (вздутие) корневых волосков, но нет закручивания и инфекции. У таких мутантов образование клубеньков, очевидно, блокируется на ранних этапах инфекции. Есть мутанты, которые или вообще не образуют клубеньков, или в определенных условиях формируют малочисленные клубеньки. Мутанты с неэффективными клубеньками встречаются реже, чем бесклубеньковые. У таких мутантов нодуляция обычно не хуже, чем у исходного сорта. Но клубеньки белого цвета и азотфиксация отсутствует. Электронно-микроскопические исследования показали, что в ультраструктуре тканей клубеньков, формирующихся на корнях неэффективных мутантов, есть существенные изменения по сравнению с исходным сортом [8, 9].

В наших опытах при выращивании растений гороха сорта Рамонский 77 на среде с азо-

Т а б л и ц а 1

**Количество клубеньков и активность азотфиксации у суперклубеньковых мутантов, исходных сортов и линии Торсдаг**

Мутант, сорт	Число клубеньков на 1 растение	Активность азотфиксации нмоль $C_2H_4$ в ч	
		на 1 растение	на 1 клубенек
Исходный сорт Рамонский 77	113 ± 8,0	371 ± 13,6	3,2 ± 0,3
Суперклубеньковый мутант pod <sub>4</sub>	1293 ± 54,5	2352 ± 95,2	1,8 ± 0,2
Исходный сорт Рондо	171 ± 7,2	483 ± 20,1	2,8 ± 0,4
Суперклубеньковый мутант pod <sub>3</sub>	1787 ± 83,2	3211 ± 112,2	1,8 ± 0,3
Линия Торсдаг Nod <sub>5</sub>	231 ± 10,5	2242 ± 101,2	9,5 ± 3,9

том наблюдали более быстрое старение бактериальной ткани клубеньков по сравнению с вариантом без азота. В клубеньках неэффективного мутанта отсутствуют перибактероидные мембраны при выращивании на среде как с азотом, так и без него [9].

Формирование симбиосом является важнейшим событием в процессе симбиоза. Поэтому растительные мутанты, имеющие нарушения в этом процессе, представляют особый интерес.

Среди всех симбиотических мутантов суперклубеньковые формы – наиболее редкие. В наших опытах количество клубеньков на 1 растение у таких мутантов составляло от 1,3 до 1,8 тыс. (табл. 1). Клубеньки у суперклубеньковых мутантов мелкие и расположены по всей корневой системе, т. е. их много как на главном, так и на боковых корнях (рис. 1). Кроме большого количества клубеньков и высокой азотфиксации такие мутанты характеризуются устойчивостью к нитратам [10–12].

Мутанты бесклубеньковые, с неэффективными клубеньками и суперклубеньковые считаются "яркими" формами. Иными словами, они резко отличаются от исходных сортов и их сравнительно легко выделять. Однако нередко возникают мутанты, у которых количество клубеньков одинаковое с исходным сортом, а активность азотфиксации или достоверно выше, или ниже, чем у исходного сорта. И наоборот, по количеству клубеньков мутант отличается от исходного сорта, а по активности азотфиксации различий нет.

Генетический контроль бобово-ризобиального симбиоза со стороны растения-хозяина сложен и многообразен. Кроме основных генов, детерминирующих симбиоз, у растения много генов, влияющих на количественную сторону процесса азотфиксации. К таковым, например, относятся гены, контролирующие фотосинтез, длину вегетационного периода, реакцию растения на фотопериод и минеральный азот и др. Поэтому для изучения генетического контроля симбиотических признаков у бобовых в качестве объекта могут быть использованы многие морфологические мутанты.

#### **Феногенетика симбиотических мутантов.**

При изучении симбиотических мутантов в разных условиях выращивания установлено, что для многих из них характерны варьирующая пенетрантность и экспрессивность. На проявление и степень выражения мутантных признаков особенно сильно влияют такие факторы внешней среды, как наличие в субстрате азота, главным образом в нитратной форме, температура и др. [11–13].

Результаты гибридологического анализа разных типов симбиотических мутантов показали, что они в большинстве случаев имеют природу моногенных рецессивных мутаций с плейотропным эффектом [7, 11, 13, 14]. Описан всего один мутант Sim22 с небольшим числом клубеньков, который имеет доминантный тип наследования [14].

Признаки, входящие в плейотропный комплекс у симбиотических мутантов, могут быть разными, но часто плейотропия затрагивает

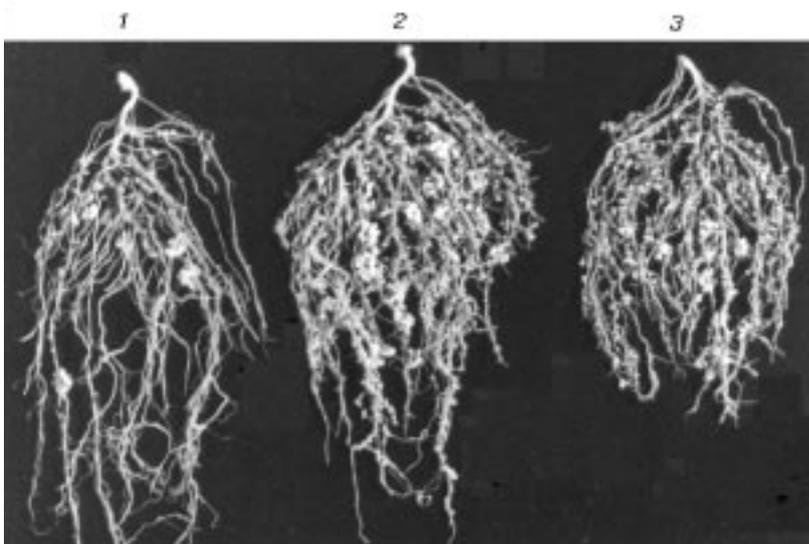


Рис. 1. Корни растений гороха:  
1 – исходный сорт Рондо; 2–3 – суперклубеньковые мутанты.

форму стебля или корня, а иногда и то и другое одновременно. Так, у известных по литературе суперклубеньковых мутантов гороха изменена форма стебля. У одних суперклубеньковых мутантов стебель фасциированный [7, 11], у других – компактный [10]. У форм с компактным стеблем корень укороченный.

Мутанты с неэффективными клубеньками по внешнему виду часто не отличаются от исходных сортов, если их выращивать на азотном питании. На фоне без азота растения таких мутантов вырастают хилыми, с желтой окраской листьев [11].

У бесклубеньковых мутантов или с единичными клубеньками часто изменен корень и нередко – стебель. Как результат плейотропного эффекта признаки корня и стебля наследуются вместе с главным мутантным признаком – отсутствием клубеньков. Корень у таких мутантов может быть нормальным (как у исходного сорта), сильно разветвленным или с короткими боковыми корнями. Встречаются корни грубые (жесткие) или, наоборот, очень мягкие (нежные). Среди бесклубеньковых мутантов есть

Т а б л и ц а 2

**Характер нодуляции у растений, полученных при реципрокных прививках между исходными формами и мутантами**

Побег/корень	Изучено растений	Тип нодуляции
Сорт Рамонский 77 / сорт Рамонский 77	15	Сорта Рамонский 77
Мутант К301 / мутант К301	18	Мутанта К301
Сорт Рамонский 77 / мутант К301	20	Сорта Рамонский 77
Мутант К301 / сорт Рамонский 77	17	Мутанта К301
Мутант К287 / мутант К287	18	Мутанта К287
Сорт Рамонский 77 / мутант К287	15	Мутанта К287
Мутант К287 / сорт Рамонский 77	16	Сорта Рамонский 77
Мутант К511 / мутант К511	14	Мутанта К511
Мутант К1005М / мутант К1005М*	7	Мутанта К1005М
Мутант К511 / мутант К1005М	12	Мутанта К1005М
Мутант К1005М / мутант К511	11	Мутанта К511

\* Мутант К1005М индуцирован из мутанта К511, а последний индуцирован из сорта Торсдаг.

карлики и низкорослые. В большинстве случаев фенотип мутанта не зависит от штамма *Rhizobium leguminosarum*. Известно только три формы – sum<sub>2</sub>, sum<sub>4</sub> и sum<sub>18</sub> – со штаммоспецифической нодуляцией. Sum<sub>1</sub> отличается температурозависимой нодуляцией.

Опыты с реципрокными прививками симбиотических мутантов и исходных форм свидетельствуют о том, что факторы, контролирующие нодуляцию, могут быть продуцированы или в самих корнях, или в побегах, из которых они транспортируются в корни [15].

В наших исследованиях с реципрокными прививками получены следующие результаты (табл. 2).

У суперклубенькового мутанта с фасциированным стеблем К301(nod<sub>4</sub>), индуцированного из сорта Рамонский 77, нодуляция зависит от метаболитов, образующихся в стеблях растения. У бесклубенькового мутанта К1005М и у мутанта с неэффективными клубеньками К287 метаболиты, влияющие на образование клубеньков, продуцируются в корнях.

В опытах зарубежных исследователей установлено, что у суперклубенькового мутанта nod<sub>3</sub>, индуцированного из сорта Рондо, в отличие от суперклубенькового мутанта nod<sub>4</sub>, нодуляция зависит от метаболитов, образующихся в корнях [15].

**Идентификация и хромосомная локализация симбиотических генов гороха.** В настоящее время с использованием индуцированных мутантов идентифицировано более 30 симбиотических генов [14]. Эти гены контролируют или формирование клубеньков, или их функционирование. Такое количество генов у макросимбионта приближается к числу генов nod и fix, известных для микросимбионта.

Аналогично выявленной закономерности по частоте появления разных типов симбиотических мутантов, больше всего идентифицировано генов, которые детерминируют отсутствие клубеньков или неэффективные клубеньки. Именно такие мутанты возникают чаще других типов. Известно только 2 гена – nod<sub>3</sub> и nod<sub>4</sub>, контролирующих супернодуляцию.

Картирование симбиотических генов показало, что они присутствуют в каждой хромосоме [16]. Гены выглядят как бы случайно распределенными, за исключением IV хромосомы,

Количество клубеньков и активность нитрогеназы у линий и гибридов F<sub>1</sub>

Линия, гибрид	Число клубеньков на одно растение	Активность нитрогеназы, нмоль C <sub>2</sub> H <sub>4</sub> на 1 растение в 1 ч
Линия Торсдаг	168,1 ± 10,4	1495,9 ± 87,1
Линия Рамонский 77	102,6 ± 3,9	389,8 ± 15,2
F <sub>1</sub> Торсдаг × Рамонский 77	183,2 ± 10,6	1532,6 ± 75,2
F <sub>1</sub> Рамонский 77 × Торсдаг	171,3 ± 10,0	1120,0 ± 47,5

где в относительно небольшом d-районе локализованы гены: леггемоглобина, *sym*<sub>1</sub>, *sym*<sub>2</sub>, *sym*<sub>5</sub>, *sym*<sub>19</sub>, контролирующие отсутствие клубеньков, и *nod*<sub>3</sub>, детерминирующий супернодуляцию [17]. Следует отметить, что автор данной работы в заключении выдвинул предположение, что этот кластер симбиотических генов расположен не в IV, а в VI хромосоме. Существование целого кластера функционально родственных генов не имеет параллелей в геномах высших растений.

Второй суперклубеньковый мутант индуцирован нами из сорта Рамонский 77 при воздействии на семена нитрозоэтилмочевиной и обозначен символом *nod*<sub>4</sub> [18]. Ген локализован в V хромосоме и расположен в 16,6 ± 5,2 единиц перекреста от маркерного гена *sr*. Расстояние между геном *nod*<sub>4</sub> и вторым маркерным геном *gr* варьировало в разных опытах от 18,0 ± 5,1 до 27,9 ± 6,2 единиц перекреста. Это, вероятно, можно объяснить влиянием разных условий выращивания растений, так как гибриды с тестерными линиями 1132 и 741 изучали в теплице,

а гибриды с линией 1238 – в поле. Расстояние между генами *gr* и *sr* в наших опытах составило 10,4 ± 1,7 единиц перекреста, что хорошо согласуется с имеющимися литературными данными, которые варьируют от 4,6 до 11 единиц перекреста [19].

В наших опытах выделен новый суперклубеньковый мутант из сорта Рондо при воздействии на семена этилметансульфонатом. При проведении теста на аллелизм установлено, что этот мутант аллелен с мутантом *nod*<sub>3</sub>, индуцированным учеными из Нидерландов, т. е. оба мутанта являются мутациями одного и того же гена.

Для выявления симбиотических генов кроме индуцированных мутантов можно использовать почти изогенные линии, созданные на основе сортов. Это подтверждают результаты наших исследований. Проводя скрининг 25 сортов гороха по нодуляции и азотфиксации, мы обнаружили межсортовой полиморфизм по этим показателям. Выделено 2 сорта – Торсдаг и Челябинский 24, характеризующихся сильной нодуляцией и высокой азотфиксацией при выращивании растений с нитратами и без нитратов [20].

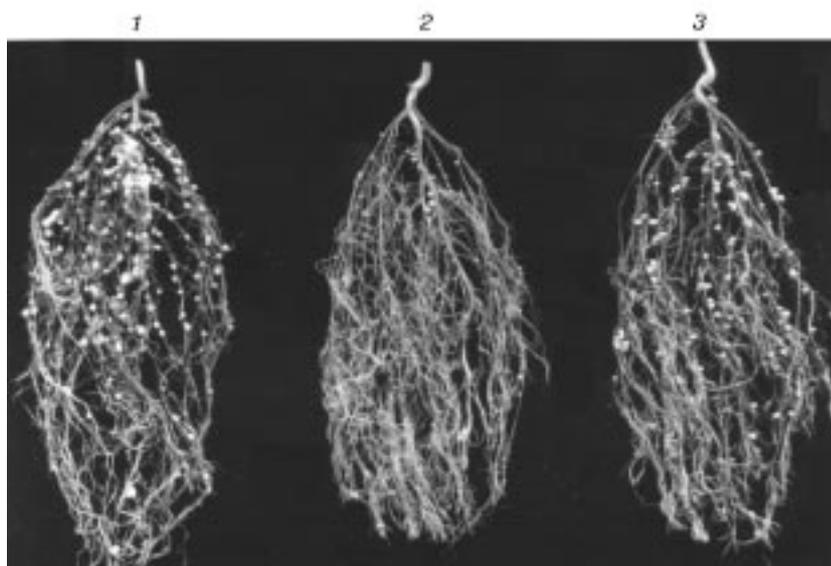


Рис. 2. Корни растений гороха: 1 – линия Торсдаг; 2 – линия Рамонский 77; 3 – гибрид F<sub>1</sub> Торсдаг × Рамонский 77.

Расщепление в F<sub>2</sub> по количеству клубеньков и нитрогеназной активности

Гибрид	Расщепление (1 : 2 : 1)		$\chi^2$	P
	фактическое	теоретическое		
Торсдаг × Рамонский 77	31:61:33	31,25:62,5:31,25	0,09	0,95 ... 0,97
Рамонский 77 × Торсдаг	51:96:50	49,25:98,5:49,25	0,14	0,90 ... 0,95

У сорта Рамонский 77, наоборот, отмечены слабая нодуляция, низкая азотфиксация и чувствительность к нитратам. На основе каждого из трех сортов созданы почти изогенные линии, которые скрещивали между собой для определения характера наследования симбиотических признаков. В F<sub>1</sub> растения имели показатели симбиотических признаков ближе к таковым у линии Торсдаг (табл. 3, рис. 2).

В F<sub>2</sub> наблюдали расщепление по симбиотическим признакам по типу неполного доминирования (табл. 4).

У гибридов F<sub>2</sub> анализировали каждое растение по клубенькообразованию и нитрогеназной активности. Среднее количество клубеньков у растений типа Торсдаг  $172,5 \pm 8,3$ , активность нитрогеназы –  $1523 \pm 67,5$  нмоль C<sub>2</sub>H<sub>4</sub> на 1 растение в час; у растений типа Рамонского 77 – соответственно  $105,6 \pm 4,3$  и  $227,7 \pm 13,6$  нмоль C<sub>2</sub>H<sub>4</sub> на 1 растение в час; у гетерозигот клубеньков  $139,1 \pm 7,6$  на 1 растение, нитрогеназная активность составила  $1220 \pm 41,8$  нмоль C<sub>2</sub>H<sub>4</sub> на 1 растение в час.

Линии Торсдаг и Челябинский 24 скрещивали на аллелизм по признакам: количество клубеньков и активность нитрогеназы. Они оказались аллельными. Сорт Челябинский 24 создан путем сложных скрещиваний, в которых наряду с другими сортами использован Торсдаг.

Результаты проведенных исследований позволили сделать вывод о наличии у гороха гена Nod<sub>5</sub>-nod<sub>5</sub>, контролирующего клубенькообразование и активность нитрогеназы. Nod<sub>5</sub> – клубенькообразование сильное, активность нитрогеназы высокая (линии Торсдаг, Челябинский 24), nod<sub>5</sub> – клубенькообразование слабое, активность нитрогеназы низкая (линия Рамонский 77).

Проведено два опыта по хромосомной локализации гена Nod<sub>5</sub>. В первом опыте линию Торсдаг скрещивали с тесторной линией 1238, во втором – с линией Slow. Получены аналогичные результаты, свидетельствующие о том, что

ген Nod<sub>5</sub> локализован в IVB хромосоме на расстоянии  $26,2 \pm 5,5$  единиц перекреста от маркерного гена le по данным первого опыта и  $21,9 \pm 4,5$  единиц перекреста во втором опыте.

Согласно современным представлениям, нодуляция у бобовых растений контролируется сигналом к образованию клубеньков и ответным механизмом со стороны растения, который подавляет появление клубеньков в молодых частях корневой системы, как только критическое количество клубеньков сформируется. Это явление известно как саморегулирующий или "feed back" контроль, который впервые изучен у сои с использованием суперклубенькового мутанта [21]. В дальнейшем это подтверждено в опытах на другой симбиотической системе – горох – клубеньковые бактерии [22]. Авторы этих исследований сделали заключение, что у суперклубеньковых мутантов система саморегулирующего контроля клубенькообразования работает на низком уровне.

Это объясняет тот факт, что у суперклубеньковых мутантов клубеньки очень мелкие и формируются равномерно по всей корневой системе, т. е. их много как на главном, так и на боковых корнях. Пока растет корень – до тех пор и образуются клубеньки (см. рис. 1).

У линии Торсдаг, наоборот, клубеньков меньше, но они крупные и расположены главным образом в верхней части корневой системы. Высокая активность азотфиксации у линии Торсдаг обусловлена высоким показателем азотфиксации в расчете на 1 клубенок (см. табл. 1).

Можно считать, что у линии Торсдаг система саморегулирующего контроля клубенькообразования функционирует более эффективно, чем у суперклубеньковых мутантов.

Таким образом, на примере суперклубеньковых мутантов и линии Торсдаг видно, как

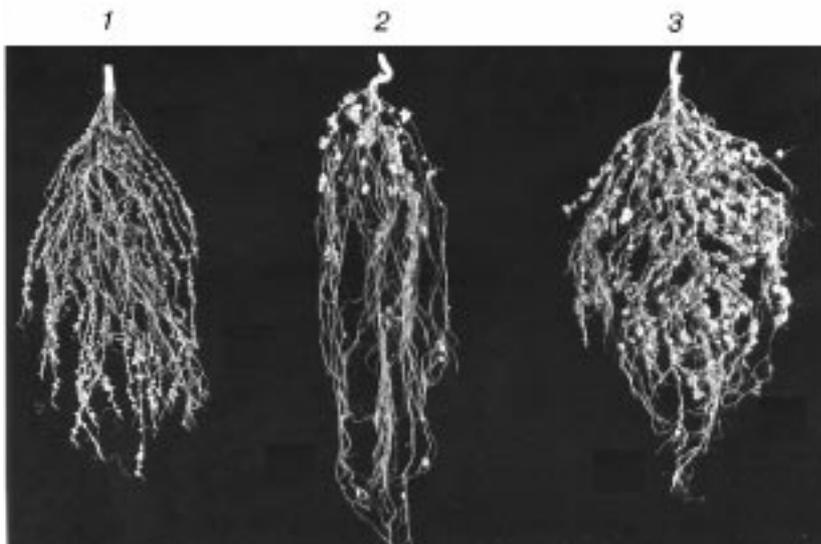


Рис. 3. Корни растений гороха:  
1 – суперклубеньковый мутант pod<sub>4</sub>;  
2 – линия Торсдаг; 3 – растение выделено в F<sub>2</sub> из гибрида мутант pod<sub>4</sub> × Торсдаг.

функционируют две разные генетические системы, контролируемые нодуляцию и азотфиксацию. В специально проведенных опытах нами впервые показано, что в одном организме эти генетические системы функционируют независимо одна от другой. Для этого суперклубеньковые мутанты pod<sub>3</sub> и pod<sub>4</sub> скрестили с линией Торсдаг Nod<sub>5</sub>. При анализе расщепления в гибридах F<sub>2</sub> были выделены растения, у которых на корнях образовались клубеньки двух типов – очень мелкие, равномерно расположенные по всей корневой системе, как у мутантов, и более крупные, как у линии Торсдаг (рис. 3). На основе индивидуальных растений созданы константные линии.

Важным вопросом в исследованиях по генетике симбиотической азотфиксации является выделение доноров для селекции на улучшение у бобовых симбиотических свойств. Как показали наши исследования, в качестве доноров у гороха могут быть использованы сорта Торсдаг, Челябинский 24 и Фаленский 6321, которые характеризуются обильной нодуляцией и высокой азотфиксацией. Кроме того, эти сорта высокоурожайные по зерну. Донорские свойства сорта Торсдаг уже подтверждены в практической селекции. Сорта Челябинский 24 и Фаленский 6321 созданы при использовании в скрещиваниях сорта Торсдаг. Все три сорта имеют один и тот же ген Nod<sub>5</sub>, который детер-

минирует обильную нодуляцию и высокую азотфиксацию.

Авторы выражают благодарность сотрудникам М.Н.Гляненко, М. Н. Зиминной, Т. М. Мищенко и Е. Ю. Власовой за участие в проведении экспериментальных исследований.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Б. В.Симаров, А.А. Аронштам, *С.-х. биология*, 1987, 22, 104–110.
2. F. H. Jensen, *The Pisum Newsletter*, 1986, 18, 30–31.
3. А. И. Чундерова, *С.-х. биология*, 1981, 16, 476–477.
4. Р. Х. Макашева, С. М. Алисова, Е. Г. Алексеева и др., Сб. научн. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции ВНИИ растениеводства., Л., 1985, 91, 7–14.
5. D. P. S.Verma, *The Molecular Biology of Plant Development*, Oxford, Blackwell Sci. Publ., 1982, 437–466.
6. D. P. S.Verma, S. Long, *Intern. Rev. Cytol. Suppl.* 14, L, NY, Acad. Press, 1983, 211–245.
7. M. Sagan, T. Huguot, G. Duc, *Plant Sci.*, 1994, 100, 59–70.
8. Е. В. Моржина, А. Ю. Борисов, О. А. Куликова, В. К. Лебский, *Цитология*, 1991, 33, 3–6.
9. К. К. Сидорова, Н. Я. Гордиенко, Т. И. Новикова, Там же, 1995, 37, 849–852.
10. E. Jacobcen, H. A. Nijdam, *Pisum Newsletter*, 1983, 15, 31–32
11. К. К. Сидорова, Л. П. Ужинцева, *Генетика*, 1992, 28, 144–151.
12. M. Takahashi, M. Kokubum, S. Akao, *Nitrogen Fixation: Fundamentals and Applications. Proceedings of the 10th International Congress on Nitrogen Fixation*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 1995, 485
13. P. M. Gresshoff, D. A. Day, A. C. Delves *et. al.*, *Nitrogen Fixation Research Progress*, Eds. H. I. Evans, P. I. Bottomley, W. E. Newton, Dordrecht, Martinus Nijhoff Publ., 1985, 19–25.

14. T. A. LaRue, N. F. Weeden, *Pisum Genetics*, 1992, 24, 5–12.
15. J. G. Postma, E. Jacobsen, W. J. Feenstra, *J. Plant. Physiol.*, 1988, 132, 424–430.
16. N. F. Weeden, W. K. Swiecicki, G. M. Timmerman-Vaughan et al., *Pisum Genetics*, 1996, 28, 1–4.
17. С. В. Темных, Картирование генов, контролирующих процесс симбиотической азотфиксации у гороха. Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, ИЦИГ, 1994.
18. К. К. Сидорова, Л. П. Ужинцева, *ДАИ*, 1994, 336, 847–849.
19. W. K. Swiecicki, *Pisum Newsletter*, 1987, 19, 74–75.
20. К. К. Сидорова, Г. А. Симаков, С. Н. Столярова, *Сиб. вестн. с.-х. наук*, 1990, 2(116), 28–34.
21. P. M. Gresshoff, *Plant Breed. Rev.*, 1993, 11, 275–318.
22. M. Sagan, P. M. Gresshoff, Abstracts volume 10th International Congress on Nitrogen Fixation. S-Petersburg, Russia, 289.

### **The Genetic Role of a Legume Plant in Symbiotic Nitrogen Fixation (with *Pisum sativum* as an example)**

К. К. SIDOROVA, V. K. SHUMNY

Symbiotic mutations of pea (non-nodulation, non-effective nodules, supernodulation etc.) have been induced and studied. The genes controlling these traits have been identified. Chromosomal localisation of some of the genes has been carried out. It is for the first time that theisogenic lines of pea used for revealing symbiotic genes were developed from cultivars. The functioning of two genetically controlled nodulation-regulating systems, determined by the *nod<sub>3</sub>* and *Nod<sub>5</sub>* genes, has been studied.

The results obtained could be used in developing a model of a genetic system that controls the formation and functioning of symbiosis from the macrosymbiont's part.