

Симбиотическая фиксация атмосферного азота у бобовых растений как генетико-селекционный признак

К.К. Сидорова¹, М.Н. Глянченко¹, Т.М. Мищенко¹, Е.Ю. Власова¹, В.К. Шумный^{1, 2}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия; ² Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский государственный университет», Новосибирск, Россия

Обобщены результаты многолетних исследований по симбиогенетике и селекции зернобобовых культур на примере гороха *Pisum sativum* L. С использованием метода химического и радиационного мутагенеза на разных сортах гороха создана и генетически изучена коллекция симбиотических мутантов. Установлены разные *sym*-гены. Из большой группы симбиотических мутантов для селекционных целей выделено два типа – супер- и гиперклубеньковые. Суперклубеньковые мутанты – рецессивные, а гиперклубеньковые – доминантные. Среди изученных сортов гороха выделены гиперклубеньковые мутанты, в основном среди стародавних сортов. Однако сорта резко различались между собой по степени гипернодуляции. Для разработки селекционных методов на повышение азотфиксации выбраны формы, маркированные рецессивными генами супернодуляции (*nod4*) и доминантными генами гипернодуляции (*Nod5*). Разработан рекуррентный метод использования симбиотических мутантов в селекции гороха на повышение азотфиксации. Лучшие результаты получены при объединении в одном генотипе гороха двух *sym*-генов – доминантного гена гипернодуляции *Nod5* и рецессивного гена супернодуляции *nod4*. Создана серия рекуррентных линий, одновременно маркированных этими двумя генами. В настоящее время эти линии используются в селекции как доноры на повышение азотфиксации при хорошей продуктивности. Кроме того, это хорошие предшественники для последующих культур. После уборки таких форм в почве накапливается большое количество корневой и бактериальной биомассы с повышенным содержанием азота. Причем этот азот пролонгируется на несколько лет, тогда как минеральный – быстро вымывается дождями и снегом. Эндемичные формы гороха, происходящие из разных регионов, можно с успехом использовать в качестве исходного материала в селекции на повышение азотфиксации. Лучшие результаты получены в опытах с формами из Египта и Сирии. Проведена оценка по нодуляции и активности азотфиксации 7 сортов трех перспективных линий гороха селекции СибНИИРС.

Ключевые слова: симбиогенетика, горох *Pisum sativum* L., нодуляция, *sym*-гены, азотфиксация, селекция.

Symbiotic nitrogen fixation in legumes as a genetic and selection trait

K.K. Sidorova¹, M.N. Glyanenko¹, T.M. Mishchenko¹, E.Yu. Vlasova¹, V.K. Shumny^{1, 2}

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia; ² Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

The results of long-term studies on legume symbiogenetics and breeding are summarized by the example of pea *Pisum sativum* L. A collection of symbiotic mutants was developed by chemical and radiational mutagenesis of pea varieties and genetically characterized. Various *sym* genes were recognized. From the large set, supernodulating (proved to be recessive) and dominant hypernodulating types of symbiotic mutants were chosen for breeding programs. Varieties differed dramatically in hypernodulation degree. Aiming at nitrogen fixation intensification, accessions bearing recessive genes for supernodulation (*nod4*) and dominant genes for hypernodulation (*Nod5*) were selected. The recurrent method of symbiotic mutants utilization in pea breeding for nitrogen fixation intensification was developed. The best results were obtained by combining two *sym* genes in one pea genotype: the dominant hypernodulation gene *Nod5* and the recessive supernodulation gene *nod4*. A set of recurrent lines tagged with both these genes was raised to use in breeding programs as donors of intense nitrogen fixation combined with good performance. In addition, they are good preceding crops. After their harvesting, soil accumulates large amounts of nitrogen-rich root and bacterial biomass. The nitrogen is preserved for years, whereas mineral nitrogen is rapidly washed out with precipitation. Endemic pea accessions originated from various regions can be successful starting material in breeding for nitrogen fixation intensification, accessions from Egypt and Syria having provided best results. Nodulation and nitrogen fixation intensities were assessed in seven cultivars derived from three promising pea lines raised at the Siberian Research Institute of Plant Breeding and Selection.

Key words: symbiogenetics, pea *Pisum sativum* L., nodulation, *sym* genes, nitrogen fixation, breeding.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Сидорова К.К., Глянченко М.Н., Мищенко Т.М., Власова Е.Ю., Шумный В.К. Симбиотическая фиксация атмосферного азота у бобовых растений как генетико-селекционный признак. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(1):50-57. DOI 10.18699/VJ15.005

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Sidorova K.K., Glyanenko M.N., Mishchenko T.M., Vlasova E.Yu., Shumny V.K. Symbiotic nitrogen fixation in legumes as a novel genetic and selection trait. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(1):50-57. DOI 10.18699/VJ15.005

DOI 10.18699/VJ15.005

УДК 633.358:631.527:581.557.2

Поступила в редакцию 04.12.2014 г.

Принята к публикации 06.02.2015 г.

© АВТОРЫ, 2015



Для обеспечения эффективного развития сельского хозяйства и сохранения окружающей среды необходимо проведение исследований, целью которых является повышение фиксации экологически чистого и экономически дешевого азота из атмосферы за счет бобово-ризобияльного симбиоза. Долгое время генетика и селекция гороха и других бобовых культур были ориентированы только на надземные признаки: стебель, листья, цветки, бобы, семена, вегетационный период и др. Генетика симбиотических признаков макросимбионта стала приоритетным научным направлением только с 1980-х гг. (Jacobsen, Nijdam, 1983; Kneen, La Rue, 1988; Duc, 1989; Gresshoff, 1993). С этого же времени активные исследования по генетике азотфиксации ведутся в Институте цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск) (Сидорова и др., 1987, 2001), а также в Институте сельскохозяйственной микробиологии РАСХН (г. Санкт-Петербург) (Тихонович и др., 1987). Следует отметить, что направления исследований по симбиотической азотфиксации у бобовых культур в ИЦиГ СО РАН и в Институте сельскохозяйственной микробиологии РАСХН существенно различаются. В ИЦиГ СО РАН основное внимание уделено изучению симбиотических индуцированных мутантов гороха *Pisum sativum* L. и выявлению генов, контролирующих нодуляцию и азотфиксацию у гороха. В Институте сельскохозяйственной микробиологии РАСХН ведутся глубокие исследования по эндосимбиотическим системам – бобово-ризобияльный симбиоз + арбускулярная микориза. Микоризация ведет к улучшению роста растений, однако широкое использование этого симбиоза ограничено сложностью приготовления препаратов микоризных грибов (Штарк и др., 2006; Борисов и др., 2011; Тихонович, Проворов, 2011).

Первым этапом работы в ИЦиГ СО РАН было создание коллекции индуцированных симбиотических мутантов гороха с использованием метода химического мутагенеза. Для выявления симбиотических генов проведен генетический анализ путем скрещивания мутантов с их исходными сортами, фенотипически сходные мутанты проверяли на аллелизм (Сидорова, Шумный, 1999, 2003).

Выделены следующие группы симбиотических мутантов: 1 – бесклубеньковые (*nod*⁻); 2 – клубеньков нет или они малочисленные (*nod*^{-/+}); 3 – неэффективные клубеньки (*nod*⁺ *fix*⁻); 4 – слабоэффективные клубеньки; 5 – число клубеньков и активность азотфиксации сильно варьируют; 6 – повышенное количество крупных клубеньков, гипернодуляция и повышенная азотфиксация (*Nod*⁺ *fix*⁺⁺); 7 – суперклубеньковые, огромное количество мелких клубеньков, активная азотфиксация (*nod*⁺⁺ *fix*⁺⁺).

Для селекционных целей несомненный интерес представляют супер- и гиперклубеньковые мутанты. С использованием суперклубенькового мутанта К301, индуцированного из сорта Рамонский 77, был иденти-

фицирован и локализован на хромосомной карте гороха новый ген *Nod4-nod4*, рецессивный аллель которого контролирует супернодуляцию (Сидорова, Ужинцева, 1994).

При скрещивании трех суперклубеньковых мутантов, индуцированных из сорта Рондо (К10, К11 и К12), установлено, что все они аллельны по мутантному гену, определяющему супернодуляцию. Все три мутанта оказались аллельными с суперклубеньковым мутантом *nod3* из иностранной коллекции. Следует отметить, что наши суперклубеньковые мутанты К10, К11 и К12 были индуцированы на 4 года раньше, чем мы получили мутант *nod3* иностранного происхождения.

Два других мутанта (К21 и К22) аллельны между собой, но неаллельны с мутантами *nod3* и *nod4*. Мутация обозначена символом *nod6* (Сидорова et al., 2003).

У суперклубеньковых мутантов выявлена важная физиологическая особенность. У сорта Рамонский 77 в фазу 7–8-й узел стебля содержание ауксина в корнях было 117 ± 37 нг/г сырой массы; у суперклубенькового мутанта – 257 ± 11 . В фазу цветения, соответственно, у сорта – 15 ± 2 нг/г; у мутанта – 154 ± 35 нг/г (Холодарь и др., 2001).

Для селекционной цели особую ценность представляет идентифицированный нами ген гипернодуляции *Nod5-nod5*. В отличие от суперклубеньковых форм с мелкими клубеньками этот ген в доминантном состоянии контролирует более крупные клубеньки, высокую азотфиксацию и, что особенно важно, не вызывает снижение продуктивности растения (рис. 1) (Сидорова, Шумный, 1997; Сидорова и др., 1999). Отметим, что доминантный аллель гена *Nod5-nod5* обнаружен нами у некоторых стародавних российских и иностранных сортов гороха.

Разработка метода использования симбиотических мутантов в селекции гороха на повышение азотфиксации

В качестве источника высокой азотфиксации были использованы супер- и гиперклубеньковые мутанты, а также сорта, маркированные геном гипернодуляции *Nod5*. Различия нодуляции у этих типов видно на рис. 1.

Была поставлена задача – выяснить, можно ли снизить отрицательное влияние супернодуляции на продуктивность растения при переносе гена супернодуляции в другую генотипическую среду. Установлено, что растения с супернодуляцией, выращенные в гибридных популяциях F_2 , были более продуктивны по сравнению с исходным суперклубеньковым мутантом, но по продуктивности в большинстве случаев уступали сортам.

При более тщательном анализе гибридов было установлено, что все-таки есть возможность получить формы с супернодуляцией и хорошей продуктивностью при скрещивании рецессивных суперклубеньковых мутантов с сортами гороха, несущими доминантный ген *Nod5* (Сидорова и др., 2010а, 2012; Сидорова, 2011).



Рис. 1. Корневая система симбиотических мутантов гороха. 1 – супернодуляция; 2 – гипернодуляция (Sidorova, 2011).

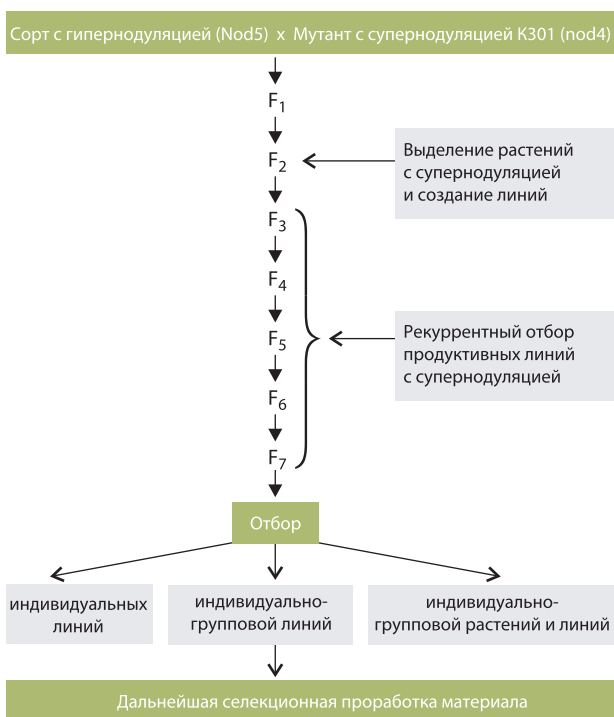


Рис. 2. Схема селекционного процесса на повышение азотфиксации у гороха *Pisum sativum* L.

Проведен опыт, целью которого было повышение нодуляции и азотфиксации у двух возделываемых сортов кормового гороха – Дружная и Новосибирская 1. В исследовании участвовали сотрудники ИЦиГ СО РАН и СибНИИРС РАСХН.

В генотипе обоих сортов есть доминантный ген *Nod5*. Сорта скрещивали с суперклубеньковым мутантом K301 (*nod4*), индуцированным из сорта Рамонский 77. В F₂ были выделены растения с супернодуляцией. На основе каждого растения с супернодуляцией создана индивидуальная линия. Линии изучали до седьмого поколения, применяя рекуррентный отбор линий по продуктивности и симбиотическим показателям. На рис. 2 представлена схема рекуррентной селекции на повышение нодуляции, азотфиксации и урожайности.

По каждому сорту выделено по 7 лучших линий по этим показателям. На рис. 3 дана характеристика по продуктивности рекуррентных линий. У всех рекуррентных линий нодуляция была более сильной, чем у суперклубенькового мутанта (рис. 4). Азотфиксация, измеряемая по активности нитрогеназы, у всех рекуррентных линий была выше, чем у сортов (табл. 1).

Бобовые культуры – хорошие предшественники для последующих культур. В наших опытах у всех рекуррентных линий отмечено сильное разрастание корневой системы и бактериальной биомассы с высоким содержанием в ней азота (рис. 5). Внедрение таких культур в производство будет способствовать улучшению плодородия почв и сокращению использования минеральных удобрений, что является важным с точки зрения экологии и энергосбережения.

Различия по активности азотфиксации у сортов и местных эндемичных сортов гороха

В настоящее время важной задачей является расширение биоразнообразия бобовых культур. Одним из источников может быть привлечение к возделыванию местных эндемичных (малокультурных) и стародавних сортов и форм. Кроме того, целесообразно использовать коллекции индуцированных мутантов, которые были созданы в период активных исследований по экспериментальному мутагенезу.

До сих пор селекция бобовых ведется без учета симбиотических признаков. Это привело к обеднению генофонда бобовых генетическими факторами, контролирующими симбиотрофное питание. Тем не менее, как показали результаты исследований на горохе, сортовые различия по нодуляции и азотфиксации могут проявляться при выращивании растений в одинаковых условиях. Нами выделены сорта: Фаленский 6321, Торсдаг, Челябинский 24, Омский 7, которые проявили высокую азотфиксацию по сравнению с другими сортами отечественного и иностранного происхождения (Биологическая фиксация азота, 1991).

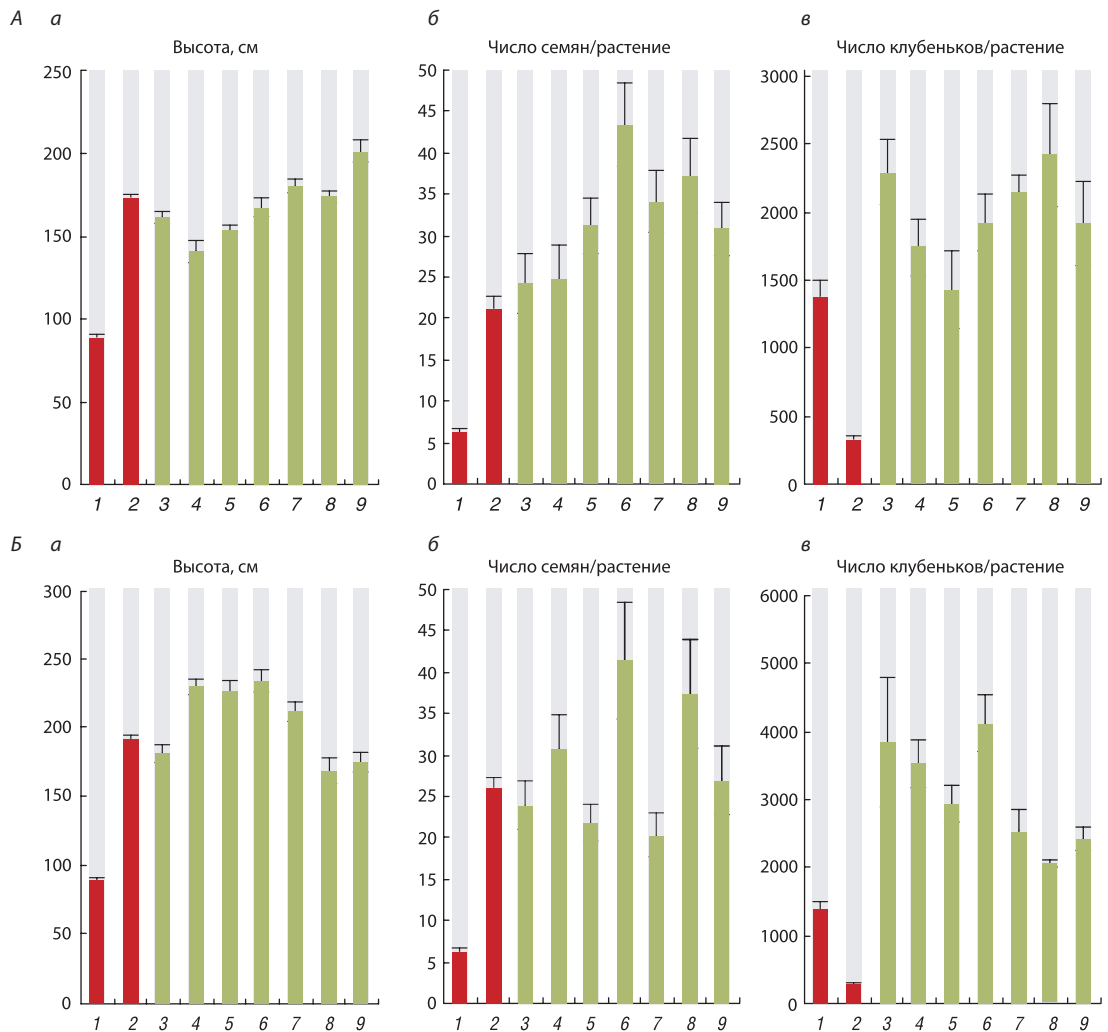


Рис. 3. Характеристика рекуррентных линий, полученных при скрещивании сортов Дружная (А) и Новосибирская 1 (Б) с суперклубеньковым мутантом К301. Высота растений (а), число семян (б) и число клубеньков (в). 1 — мутант К301, 2 — сорта Дружная (А), Новосибирская 1 (Б), 3–9 — рекуррентные линии, полученные от скрещивания мутанта и соответствующего сорта.

Специальный опыт был проведен с сортами гороха коллекции СибНИИСХ (Омск). Были изучены симбиотические признаки — количество клубеньков и активность нитрогеназы у 6 сортов и 2 перспективных линий на фоне разных доз минерального азота (Омельянюк и др., 2013). Выявлены существенные сортовые различия по активности азотфиксации (табл. 2).

При выращивании растений в сосудах, где доза азота была низкой в течение длительного периода роста растений (до фазы «начало цветения»), получены следующие результаты (табл. 3).

При выращивании растений в условиях низкой дозы азота в субстрате (керамзит) у всех сортов активность азотфиксации была значительно выше, чем на фоне полной нормы азота (табл. 2).

Для выявления возможностей использования в исследованиях по генетике и селекции местных, энде-

мичных форм гороха проведен опыт, в который были включены эндемичные формы из коллекции ВИР: из Египта — К3429, Сирии — К7006, Афганистана — К1881 и Палестины — К320 (Сидорова, Шумный 2014; Сидорова и др., 2014).

При скрещивании эндемичных форм гороха, происходящих из Сирии и Египта, с суперклубеньковым мутантом К301(*nod4*) у всех рекуррентных линий F5 поколения показатели по нодуляции и азотфиксации были высокими. Однако продуктивность семян у всех линий была низкой. Положительный результат был получен, когда при скрещивании заменили материнскую форму и вместо мутанта К301 (*nod4*) скрещивали с рекуррентной линией F7 поколения, **маркированной тем же геном супернодуляции (*nod4*)**. Линия была получена при скрещивании кормового гороха сорта Дружная с суперклубеньковым мутантом К301 (*nod4*) (табл. 4).



Рис. 4. Корневая система гороха. 1 – сорт Новосибирская-1 (*Nod5*); 2 – суперклубеньковый мутант K301a (*nod4*); 3 – рекуррентная линия K730a ультрасупер (*nod4 Nod5*) (Сидорова и др., 2010б).

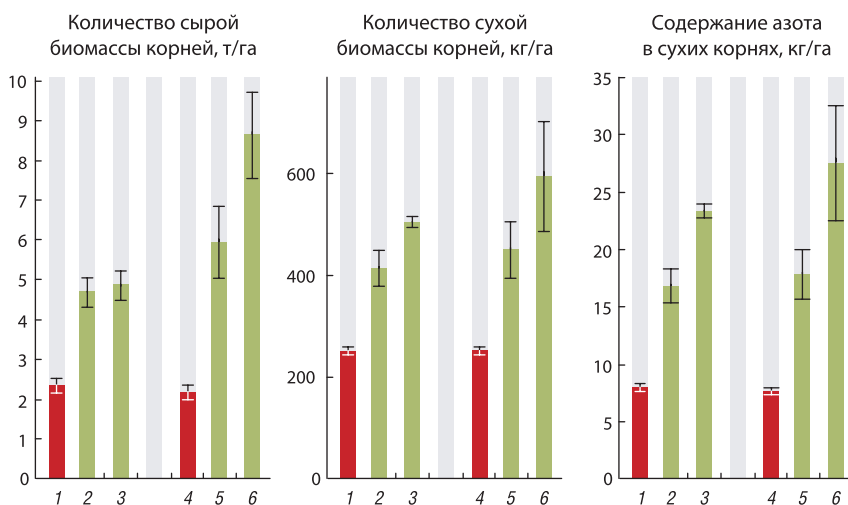


Рис. 5. Накопление сырой и сухой биомассы корней, а также содержание в них азота у растений *Pisum sativum* L. 1 – сорт Дружная; 2, 3 – рекуррентные линии, полученные от сорта Дружная; 4 – сорт Новосибирская 1; 5, 6 – рекуррентные линии, полученные от сорта Новосибирская 1. (Расчеты выполнены по общепринятой методике: 1,8 млн растений/га). Растения выращивали в ИЦиГ СО РАН, азот определяли в СибНИИРС в 2009 г.

Результаты проведенных нами исследований позволяют утверждать, что суперклубеньковые симбиотические мутанты можно с успехом использовать в селекции на повышение активности азотфиксации. Лучшие результаты получаются при сочетании в генотипе разных аллелей двух разных генов: *nod4* (супернодуляция) и *Nod5* (гипернодуляция).

Эндемичные формы, происходящие из разных регионов, можно с успехом использовать в качестве исходного материала в селекции гороха. Это позволит существенно расширить биоразнообразие одной из основных зернобобовых культур нашей страны. Не менее важно учитывать способность бобовых накапливать в почве большое количество бактериальной биомассы, что повышает плодородие почвы.

Результаты многолетних исследований по симбиогенетике гороха *Pisum sativum* L. свидетельствуют о том, что включение в селекционный процесс бобовых нового признака – симбиотической фиксации азота из атмосферы практически возможно. На примере гороха *Pisum sativum* L. показано, что в его генотипе есть достаточно много генов, контролируемых симбиотические признаки. Для селекции особенно важны гены супер- и гипернодуляции.

Впервые разработан метод рекуррентной селекции на повышение активности азотфиксации. Наилучшие результаты получены при сочетании в одном генотипе двух разных генов – рецессивного аллеля гена супернодуляции (*nod3* или *nod4*) и доминантного аллеля гена гипернодуляции (*Nod5*). Такое сочетание генов обеспечивает высокую нодуляцию и азотфиксацию и, что особенно важно, – высокую продуктивность. Кроме того, растения с такими генами имеют сильное разрастание корневой системы и бактериальной биомассы с высоким содержанием в ней азота. Внедрение в производство таких сортов будет способствовать улучшению плодородия почв.

Таблица 1. Активность азотфиксации у сортов и рекуррентных линий

Мутант, сорт	Активность нитрогеназы, нмоль C ₂ H ₄ / растение/ч	Рекуррентные линии	Активность нитрогеназы, нмоль C ₂ H ₄ / растение/ч
Суперклубеньковый мутант К301	1242	К301 × Дружная	1123–1226
		Дружная × К301	2312–2380
Сорт Дружная	424	К301 × Новосибирская 1	1235–2107
Сорт Новосибирская 1	463	Новосибирская 1 × К301	2399–2702

Таблица 2. Симбиотические признаки и продуктивность у сортов и линий гороха при выращивании растений в стеллажах

Сорт, линия	Высота, фаза начала цветения, см	Корневые клубеньки, шт./растение	Активность нитрогеназы, нмоль C ₂ H ₄ /растение/ч	Высота, фаза полного созревания, см	Семена, шт./растение
Омский 9, стандарт	152,2	511,4	127,0	194,2	20,2
Омский 7	152,6	335,0	66,1	267,5	89,6
Демос	65,0	211,4	1210,7	70,7	7,5
Благовест	96,0	188,8	654,2	166,1	18,0
Бонус	76,4	294,0	361,4	88,9	11,1
Сибур	144,8	333,2	46,8	244,8	40,5
Зауральский 3	117,4	251,6	522,5	155,3	26,1
Л 37/03	121,0	288,8	307,5	190,6	27,3
Л 32/05	137,4	207,2	277,5	253,1	19,5
Л 38/05	67,6	271,2	1028,7	80,9	7,0
НСР ₀₅	11,5	112,1	384,7	21,9	12,2

Таблица 3. Симбиотические признаки – нодуляция и активность азотфиксации у сортов и линий гороха – при выращивании растений в сосудах

Сорт, линия	Высота, фаза начала цветения, см	Корневые клубеньки, шт./растение	Активность нитрогеназы, нмоль C ₂ H ₄ /растение/ч
Омский 9, стандарт	96,9	311,3	7618
Омский 7	113,0	317,4	3388
Демос	41,5	193,6	6536
Благовест	81,6	130,8	2843
Бонус	47,5	246,3	4836
Сибур	103,3	222,5	7506
Л 32/05	111,5	137,8	6286
Л 38/05	49,9	195,3	2527
НСР ₀₅	6,2	90,1	1210

Для расширения биоразнообразия в селекционный процесс целесообразно включать местные эндемичные формы гороха, а также стародавние сорта, которые, как показали исследования, нередко имеют ген *Nod5*. Впервые проведена оценка по нодуляции и активности азотфиксации у сортов и перспективных линий гороха селекции СибНИИСХ, ведущего центра по селекции зернобобовых культур (горох, соя) в Сибири. Из изучен-

ных местных эндемичных форм гороха по активности азотфиксации лучшие результаты показали формы из Египта и Сирии.

Благодарности

Работа поддержана бюджетным проектом № VI.53.1.1.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Таблица 4. Симбиотические показатели и продуктивность у эндемичных форм из Египта, Сирии и рекуррентных линий поколения F₅, полученных при скрещивании по схеме: рекуррентная линия F₇ поколения, маркированная геном супернодуляции (*nod4*), полученная при скрещивании сорта Дружная с суперклубеньковым мутантом K301(*nod4*) × эндемичная форма

Вариант	Показатели на одно растение			
	число клубеньков	активность нитрогеназы, нмоль C ₂ H ₄ /ч	высота, см	число семян
Эндемичная форма из Египта	196 ± 32	71 ± 27	192,2 ± 3,1	36,5 ± 7,1
Рекуррентные линии**				
к6ед	3224 ± 389*	4492 ± 684*	218,7 ± 12,9	65,7 ± 13,1*
к7ед	2308 ± 100*	3836 ± 671*	214,1 ± 10,4	40,5 ± 5,8
к12ед	2561 ± 343*	3734 ± 202*	254,6 ± 5,3*	113,0 ± 12,1*
к26ед	2001 ± 289*	8912 ± 1155*	194,8 ± 9,0	48,2 ± 5,8
Эндемичная форма из Сирии	133 ± 16	1097 ± 113	160,7 ± 4,5	43,8 ± 4,6
Рекуррентные линии**				
к2сд	2485 ± 223*	5803 ± 845*	205,6 ± 14,6*	89,1 ± 14,9*
к11сд	1368 ± 131*	9468 ± 1540*	190,0 ± 5,5*	54,2 ± 3,8

* Разница с родительской эндемичной формой достоверна ($p < 0,05$); ** номер у рекуррентных линий указан по каталогу ИЦИГ СО РАН.

Список литературы

- Биологическая фиксация азота (Отв. ред. В.К. Шумный, К.К. Сидорова). Новосибирск: Наука. Сиб. отд.-ние СССР, 1991.
- Борисов А.Ю., Штарк О.Ю., Жуков В.А., Неманкин Т.А., Наумкина Т.С., Пинаев А.Г., Ахтемова Г.А., Ворошилова В.А., Овчинникова Е.С., Рычагова Т.С., Цыганов В.Е., Жернаков А.И., Кузнецова Е.В., Гришина О.А., Сулима А.С., Федорина Я.В., Чеботарь В.К., Бисселлинг Т., Лемансо Ф., Джианинази-Пирсон В., Ратэ П., Санхуан Х., Стоугард Й., Берг Г., Макфи К., Эллис Н., Тихонович И.А. Взаимодействие бобовых с полезными почвенными микроорганизмами: от генов растений к сортам. С.-х. биология. 2011;3:41-47.
- Омельянюк Л.В., Сидорова К.К., Шумный В.К. Изучение симбиотических признаков – нодуляции и азотфиксации – у районированных сортов и перспективных линий гороха (*Pisum sativum* L.) при выращивании растений на двух фонах питания азотом. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013;17(3):202-207.
- Сидорова К.К., Гончарова А.В., Гончаров П.Л., Шумный В.К. Селекция кормового гороха (*Pisum sativum* L.) на повышение азотфиксации с использованием симбиотических мутантов. С.-х. биология. 2012;1:105-109.
- Сидорова К.К., Назарюк В.М., Шумный В.К., Кленова М.И. Новая модель для определения эффективности бобово-ризобильного симбиоза. Докл. АН. 2001;380(2):283-285.
- Сидорова К.К., Столярова С.Н., Кагышева В.Б. Азотфиксирующая активность у мутантов гороха. Генетика. 1987;23(7):1218-1221.
- Сидорова К.К., Ужинцева Л.П. Локализация мутантного гена *nod4*, контролирующего супернодуляцию у гороха. Докл. АН. 1994;336(6):847-849.
- Сидорова К.К., Шумный В.К. Новый ген гороха (*Pisum sativum* L.) *Nod5-nod5*, контролирующей нодуляцию. Докл. АН. 1997;353(5):703-704.
- Сидорова К.К., Шумный В.К. Генетика симбиотической азотфиксации и основы селекции для самоопыляющихся бобовых культур (на примере *Pisum sativum* L.). Генетика. 1999;35(11):1550-1557.
- Сидорова К.К., Шумный В.К., Мищенко Т.М. Хромосомная локализация гена *Nod5*, контролирующего нодуляцию у гороха. Докл. АН. 1999;367(6):851-852.
- Сидорова К.К., Шумный В.К. Создание и генетическое изучение коллекции симбиотических мутантов гороха (*Pisum sativum* L.). Генетика. 2003;39(4):501-509.
- Сидорова К.К., Шумный В.К. Симбиотические мутанты гороха (*Pisum sativum* L.) – важный генетический источник для селекции на повышение азотфиксации. Докл. АН. 2014;454(5):612-614.
- Сидорова К.К., Шумный В.К., Власова Е.Ю., Гляненко М.Н., Мищенко Т.М., Майстренко Г.Г. Симбиогенетика и селекция макросимбионта на повышение азотфиксации на примере гороха (*Pisum sativum* L.). Информационный вестник ВОГиС. 2010;14(2):357-374.
- Сидорова К.К., Шумный В.К., Гляненко М.Н., Власова Е.Ю., Мищенко Т.М. Генетический потенциал местных эндемичных форм гороха *Pisum sativum* L. по признакам азотфиксации и продуктивности. Генетика. 2014;50(1):35-43.
- Сидорова К.К., Шумный В.К., Гончарова А.В., Гончаров П.Л. Использование симбиотических мутантов гороха для повышения нодуляции и азотфиксации. Докл. АН. 2010а;434(3):427-429.
- Тихонович И.А., Алисова С.М., Четкова С.А., Берестецкий О.А. Повышение эффективности азотфиксации путем отбора линий гороха по активности нитрогеназы. С.-х. биология. 1987;2:29-34.
- Тихонович И.А., Проворов Н.А. Сельскохозяйственная микробиология как основа экологически устойчивого агропроизводства: фундаментальные и прикладные аспекты. С.-х. биология. 2011;3:3-9.
- Холодарь А.В., Сидорова К.К., Шумный В.К. Уровень индол-3-уксусной кислоты и гиббереллинов в корнях симбиотических мутантов гороха (*Pisum sativum* L.). Генетика. 2001;37(11):1517-1521.
- Штарк О.Ю., Данилова Т.Н., Наумкина Т.С., Васильчиков А.Г., Чеботарь В.К., Казаков А.Е., Жернаков А.И., Неманкин Т.А., Прилепская Н.А., Борисов А.Ю., Тихонович И.А. Анализ ис-

- ходного материала гороха посевного (*Pisum sativum* L.) для селекции сортов с высоким симбиотическим потенциалом и выбор параметров его оценки. Экол. генетика. 2006;4(2):22-28.
- Duc G., Messenger A. Mutagenesis of pea (*Pisum sativum* L.) and the isolation of mutants for nodulation and nitrogen fixation. Plant Sci. 1989;60:207-213.
- Gresshoff P.M. Molecular genetic analyses of nodulation genes in soybean. Plant Breed. Rev. 1993;11:275-318.
- Jacobsen E., Nijdam H.A. A mutant showing efficient nodulation in the presence of nitrate. Pisum Newslett. 1983;15:31-32.
- Kneen B.E., LaRue T.A. Induced symbiosis mutants of pea (*Pisum sativum*) and sweet clover (*Melilotus alba annual*). Plant Sci. 1988;58:177-182.
- Sidorova K.K. Use of supernodulating mutants in pea breeding. Pisum Genetics. 2011;43:17-19.
- Sidorova K.K., Shumny V.K., Mischenko T.M., Vlasova E.Yu. A new gene for supernodulation in pea: nod6. Pisum Genet. 2003;35: 28-29.