

文章编号: 1003-8701(2001)-0020-06

# 豆科植物结瘤及其结瘤的分子基础

王逸群<sup>1</sup>, 赵仁贵<sup>2</sup>, 王玉兰<sup>2</sup>, 孙珊珊<sup>1</sup>

(1. 福建师范大学生物工程学院, 福建 福州 350007; 2. 吉林农业大学农学院, 吉林 长春 130118)

**摘要:** 阐述了豆科植物与根瘤菌相互作用形成固氮根瘤, 讨论了结瘤基因的组成、性质和功能及其翻译表达产物结瘤因子。

**关键词:** 豆科植物; 结瘤; 结瘤基因; 结瘤因子

**中图分类号:** Q945.13

**文献标识码:** A

## 1 根瘤菌与豆科植物相互作用形成固氮根瘤

根瘤菌(*Rhizobium*)是一类土壤微生物,能够侵入豆科植物,使豆科植物形成具有固氮能力的根瘤。固氮根瘤是根瘤菌与豆科植物之间相互作用的结果。一种根瘤菌只能侵染一定范围的豆科植物,产生有效根瘤,称根瘤菌专一性。根据根瘤菌的专一性,构成了“互接种族”。根瘤菌有4个属,它们是 *Rhizobium*、*Bradyrhizobium*、*Sinorhizobium* 和 *Azorhizobium*。

豆科植物有1500多种,分3个亚科: *Caesalpinioideae*、*Mimosoideae* 和 *Papilionoideae*。其生态、形态习性多样,可以从北极的草本到热带的乔木,大部分可以被根瘤菌感染而结瘤。迄今只发现一种非豆科植物——榆科(*Ulmaceae*)的 *Parasponia* 种可被根瘤菌感染,形成固氮根瘤。

根瘤菌与豆科植物形成固氮根瘤是一个复杂的过程。首先,根瘤菌识别和吸附到宿主根毛细胞上,引起根毛卷曲,卷曲的根毛将根瘤菌包裹,根瘤菌侵入根毛细胞中,同时,宿主植物分泌新的细胞壁物质,包围侵入的根瘤菌,逐渐形成一条管状的侵入线。根瘤菌在侵入线内不断繁殖,侵入线不断伸长,到达根皮层细胞,并产生分枝,然后根瘤菌从中释放到根皮层细胞,使其不断分裂,形成根瘤组织。根瘤菌在根瘤内分化成类菌体,并被宿主细胞质来源的周膜包围。类菌体具有将  $N_2$  还原成  $NH_3$  的功能,为植物生长发育提供氮源。

关于根瘤菌与豆科植物相互识别的机理研究取得了进展。首先,豆科植物识别根瘤菌的问题,Hamblin 和 Kent 最早提出了凝激素的作用,而近年来的研究得到了证明。通过识别使根瘤菌与宿主植物根毛发生特异性的吸附。最早的吸附可能是非特异性的,在非共生伙伴之间也可以发生所谓松散结合。特异性的吸附只在共生伙伴之间发生,吸附的初期可被凝激素半抗原洗脱,而在后期不能被洗脱,二者之间产生了一种更牢固的结合。在该过程中,信号得到识别和交换,导致根瘤菌和宿主植物发生特定的生理反应,如植物分泌细胞壁

**收稿日期:** 2000-12-11

**作者简介:** 王逸群(1965-),男,福建师范大学生物工程学院讲师,从事作物数量遗传和植物基因工程研究。

对中国科学院植物研究所荆玉祥研究员对本文的详细审阅和修改,表示感谢。

降解酶,修饰根瘤菌表面多糖,被修饰的表面多糖引起植物对侵染的根瘤菌作出反应等等。

关于根瘤菌识别宿主豆科植物的研究,证明与根瘤菌表面多糖有关。根瘤菌的表面多糖有胞外多糖(EPS)和荚膜多糖(CPS)等。长期以来对根瘤菌表面多糖的作用研究很多,有关的基因也很多。究竟哪个基因表达产物与识别宿主有关呢?一直难于确定。最近证明多糖中的琥珀酸聚糖(succinoglycan)是根瘤菌识别宿主的因子。根瘤菌 nod 基因也与根毛卷曲有关。

## 2 根瘤菌的结瘤基因

根瘤菌的结瘤基因(nod)约有 20 多个,其表达产物共同合成了一个小分子化合物,称结瘤因子(其化学名为脂几丁寡糖,Lipo-chitooligosaccharide, LCOs),才能使豆科植物结瘤。快生型 nod 基因位于根瘤菌的质粒,而慢生型根瘤菌的 nod 基因位于染色体上。在众多的 nod 基因中,有共同 nod 基因, nodD 调节基因和宿主专一 nod 基因(hsn)。

### 2.1 根瘤菌的共同 nod 基因

共同的结瘤基因有 nodABC 和 nodIJ。这些基因在 4 个属的根瘤菌中都得到分离和克隆,其特点是结构上保守,功能上可以互换而不改变宿主范围。大多数根瘤菌中 nodABC 都是一个操纵子的一部分,转录方向相同。但在 *R. phaseoli* 生物型 I 中, nodA 与 nodB、nodC 相隔 20 kb。如果 nodABC 基因失活,根瘤菌便失去在植株上诱导共生反应的能力,包括根毛卷曲、侵入线形成、皮层细胞分裂和根瘤形成,而且这种诱导能力的丧失与宿主、侵入方式、根瘤发育类型及根瘤发生部位无关。nodIJ 基因出现在 *R. leguminosarum* bv. *viciae* 和 *R. leguminosarum* bv. *trifolii*、*B. japonicum*、*R. etli* 和 *A. caulinodans* 等种中。NodIJ 位于 nodC 下游, nodIJ 基因突变后会引起根瘤菌 *R. leguminosarum* 和 *A. caulinodans* 结瘤推迟,但 *B. japonicum* 对 nodIJ 基因突变没有表现效应。NodI 和 NodJ 蛋白属于根瘤菌的内膜小分子转运系统。

### 2.2 根瘤菌的 nodD 调节基因

nodD 是组成型表达的正调节基因,其产物 NodD 控制其它 nod 基因的转录表达。NodD 产生后,又必需要宿主植物根产生的黄酮或类黄酮,或其它酚类物质的信号分子激活,才能结合在 nod 操纵子上游启动子区的保守序列 nod 盒上,启动 nod 基因表达。从这一点上说典型地体现了根瘤菌与豆科植物的相互作用。

4 个属的根瘤菌 nodD 基因有同源性,而且高度保守,在结瘤中起关键作用。不同的根瘤菌 nodD 的拷贝数不同。*R. leguminosarum*·*biovar*·*viciae* 有一个 nodD 基因,其失去就无结瘤能力。*Rhizobium meliloti* 的 nodD 则有 3 个拷贝,即 nodD1、nodD2 和 nodD3,其产物都能激活 nod 基因的转录表达,但激活功能对于类黄酮物质的依赖性不同。实验证明, nodD1 的产物需类黄酮化合物——毛地黄黄酮活化,而 nodD2 的产物则需要另一种植物信号分子的活化, nodD3 由两个距离较远的启动子控制,在第一个启动子下游有两个较小的阅读(ORF1, ORF2),然后是 nodD3 编码序列,由此形成一个转录单位。由第一个启动子 P1 控制的 nodD3 产物能直接激活 nod 基因的转录而不需要植物信号分子的协同,但它的表达受 SyrM 的调节。第二个启动子 P2 位于 nodD3 编码序列上游,构成第二个转录单位,推测它的表达很可能受 ntr 系统的调节。*B. japonicum* USDA110 的 nodD 基因有两个拷贝数。nodD1 的产物需要异类黄酮活化后,才能使 nodABC/SUIJ 转录表达。目前还没有发现 nodD2 产物的功能。

### 2.3 宿主专一性 nod 基因及其功能

宿主专一性 nod 基因 hsn,表明这些基因的结构和功能没有共同性。一种根瘤菌 hsn 基

因突变,另一种相应的 *hsn* 基因不能对其互补,并导致宿主范围变化。*hsn* 基因突变并不破坏结瘤能力,只是引起结瘤推迟,或根瘤数量降低,或宿主范围的变化。如豌豆根瘤菌,其宿主专一基因 *nodF*, *E*, *L*, *M*, *N*, *O*, *T* 的个别之处突变,并未阻断结瘤。

*hsn* 基因对于某一特定宿主植物的结瘤是必需的。有些 *hsn* 基因对所有的根瘤菌来说都是相同的,例如 *nodEF*、*nodL* 和 *nodM*。另外一些 *hsn* 基因则仅出现在某些特殊的根瘤菌中或生物变型中,例如, *R. l. bv. viciae* 的 *nodO*, *R. meliloti* 的 *nodH* 和 *nodPQ*, 以及 *B. japonicum* 的 *nodZ*。*hsn* 基因的生化功能是在根瘤菌合成的脂几丁寡糖骨架上合成各种额外基团,或添加基团起作用。

Horvath 等(1986)从 *R. meliloti* 上鉴定出 4 个决定宿主专一性的基因,即 *hsnABC* 和 *hsnD* (以前定为 *nodFEG* 和 *nodH*),分别编码 9.7kDa、41.7kDa、26.7kDa 和 28.6kDa 的蛋白,并组成两个转录单元。如果 *hsnABC* 发生突变,便会不同程度地削弱 *R. meliloti* 在其天然宿主紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 和白花草木樨 (*Melilotus albus*) 上的结瘤能力。而 *hsnD* 发生突变则会引起宿主范围的改变。由 *R. meliloti* 的 *hsn* 引起的 Nod-突变体不能被其它根瘤菌如 *R. leguminosarum* 来补偿。进一步的研究发现,*hsnD* 基因对于宿主专一性的根毛卷曲和根瘤形成是必需的。*hsnABC* 基因则控制侵入线在根毛中的生长。

根瘤菌的 *hsn* 基因突变,使多数突变菌株改变了宿主范围。如 *R. meliloti nodH* 基因的突变菌株,只能感染豌豆并使其结瘤,而不能使原来的宿主苜蓿结瘤。但 *R. meliloti nodQ* 基因突变菌株确能在苜蓿和豌豆上结瘤。Schultze 等(1995)认为, *R. meliloti* 的结瘤因子的硫酸基团对于其在宿主植物苜蓿上表现出的活性是必需的,缺少该基团的结瘤因子可在豌豆上表现结瘤活性。由此可见,该取代基团是一个主要的宿主专一性决定因子。

研究 *R. meliloti* 的 *nodP*、*Q* 和 *H* 的作用机理表明, *NodP*、*Q* 蛋白能催化活性硫酸基团的产生。*NodP* 蛋白是 ATP 硫酸化酶, *NodQ* 是 APS (腺嘌呤-5-磷酸硫酸) 激酶, *NodH* 同源与硫酸转移酶。因此,这些酶直接参与了 *R. meliloti* 结瘤因子的硫酸化过程。ATP 和硫酸盐在 ATP 硫酸化酶作用下生成 APS, APS 在 APS 激酶的作用下转化为 PAPS。在硫酸转移酶的作用下将 PAPS 转移到 LCOs 的还原糖端。*R. meliloti* 结瘤因子的硫酸基团对苜蓿根毛变形起重要作用,脱硫酸化作用,对于苜蓿根系的活性降低 1 000 倍,但却获得了使非宿主植物——豌豆根毛变形的能力。

根瘤菌的 *hsn* 基因还有 *nodL*、*nodE* 和 *nodF* 等基因。*nodL* 产物是一种乙酰转移酶,将 O-乙酰基团添加到非还原末端糖。*R. l. bv. viciae* 的 *NodF* 和 *NodE* 分别是酰基载体蛋白和  $\beta$ -酮脂酰合成酶。酰基载体蛋白和  $\beta$ -酮脂酰合成酶在脂肪酸生物合成中起到重要作用。

### 3 根瘤菌的结瘤因子

#### 3.1 结瘤因子的化学结构

结瘤因子是一种脂几丁寡糖小分子化合物,含有 3~5 个  $\beta$ -1,4 糖苷键连接的 N-乙酰葡萄糖胺骨架和非还原性末端糖的 N-脂酰基。不同根瘤菌的结瘤因子在侧链上羟基的取代基团和脂酰链的长度及不饱和程度方面有较大差异。这些结构上的差异是与根瘤菌的宿主范围紧密相关的。

研究表明 *R. l. bv. viciae* 产生的结瘤因子在非还原末端糖的脂肪链有多不饱和脂酰基团, *B. japonicum* 结瘤因子的还原末端糖为甲基墨角藻糖, *R. meliloti* 结瘤因子上的硫酸基团等分别是其相应宿主植物识别的关键结构。广谱根瘤菌 NGR234 的结瘤因子在还原端糖存

在甲基墨角藻糖,而且在这个糖分子上还可发生硫酸化或乙酰化修饰。根据侧链基团的不同,NGR234 产生的结瘤因子多达 18 种,而其它根瘤菌只产生一种或少数几种结瘤因子。这就在一定程度上解释了 NGR234 具有广谱宿主范围的原因。

### 3.2 结瘤因子的生物学功能

纯化的 *R. meliloti* 的结瘤因子在  $10^{-10} \sim 10^{-12}$  mol/L 极低浓度就可使苜蓿根毛变形。在  $10^{-9}$  mol/L 可使皮层细胞分裂,形成根瘤。用浓度为  $10^{-11}$  M 的硫酸化的 NGR234 的结瘤因子处理苜蓿,其根毛有反应,它比用非硫酸化的 NGR234 因子处理苜蓿的反应活性高 1 万倍。与之相反,用非硫酸化的 NGR234 因子处理普通豌豆,其反应活性比用硫酸化 NodNGR 因子处理相同材料要高。所以 NGR234 因子在根毛变形反应方面具有广宿主范围。有趣的是 NGR234 因子与 *R. meliloti* 结瘤因子的硫酸基团位置不相同,前者在还原性葡萄糖胺残基的 C-6 位上,后者在甲基岩藻糖上,但硫酸化的 NGR234 因子在苜蓿根毛上有反应活性。

为了对结瘤因子进行结构与功能的研究,可用化学和遗传方法对其进行修饰,如去除 O-乙酰基团导致结瘤能力降低;去除硫酸基团,减少末端糖和使 N-酰基链上双键发生氢化作用,则大大降低结瘤的能力。

结瘤因子被认为是一种新型的植物生长调节物,具有广泛的生物学活性。它能诱导豆科植物增加根系分泌类黄酮的种类和浓度,使根毛变形、弯曲,抑制根的伸长,形成粗短根,诱导前侵入线的形成,促进根部内皮层细胞的分裂,形成根瘤原基,诱导中柱鞘中早期结瘤素基因的表达,如 Enod5、Enod12 和 Enod50 等。由此可见,结瘤因子的生物学功能涉及到根瘤菌结瘤早期的各个方面。除了对完整的植株有活性外,结瘤因子对体外培养物也有一定的生物学活性。用  $10^{-9} \sim 10^{-12}$  M 浓度的苜蓿结瘤因子处理苜蓿愈伤组织,能促进与细胞周期有关基因的表达,参与细胞周期的调控,诱导细胞分裂。

### 参考文献:

- [1] 荆玉祥·植物分子生物学成就与前景[M]·北京:科学出版社,1995.
- [2] Bassam B J, et al. Identification of a nodD-dependent locus in the *Rhizobium* strain NGR234 activated by phenolic factors secreted by soybeans and other legumes. MPMI, 1988, 1: 161—168.
- [3] Bec-Ferte M P, et al. Nod factors from *Rhizobium fredii* USDA257. In: New Horizons in Nitrogen Fixation. eds. R Palacios, J Mora and W E Newton. Kluwer Academic publishers. Dordrecht, 1993. 157—158.
- [4] Bergersen F J. formation and function of bacteroid. In: The biology of nitrogen fixation. Qui-spel A., ed. North Holland Publishing Co., Amsterdam, Oxford, 1974, 474—498.
- [5] Carlson R W, et al. The structure and biological activities of the lipo-ligosaccharide nodulation signals produced by type I and type II strains of *Bradyrhizobium japonicum*. J. Biol. Chem., 1993, 268: 18372—18381.
- [6] Chen A P T, Phillips D A. Attachment of *Rhizobium* to legume roots as the basis for specific interactions. Physiol. Plant, 1976, 38: 83—88.
- [7] Cheng H-P, et al. Sccinoglycan is required for initiation and elongation of infection threads during nodulation of alfalfa by *Rhizobium meliloti*. J. Bacteriology, 1998, 180: 5183—5191.
- [8] Dazzo F B, et al. Adsorption of bacteria to roots as related to host specificity in the *Rhizobium*-clover symbiosis. App. Environ. Microbiol., 1976, 32: 166—177.
- [9] Dazzo F B, et al. Control of root hair infection. In: Nitrogen fixation, vol 2, *Rhizobium*, Broughton W. J. ed. Clarendon Press. Oxford, 1982, 274—310.
- [10] Dazzo F B, et al. Specific enhancement of clover root hair infections by trifoliin A-binding lipopolysaccharide from *Rhizobium trifolii*. In: Advances in nitrogen fixation research, Veeger C., Newton W. E. eds. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers. The Hague.

- Boston·Lancaster, 1984, 413.
- [11] Debelle F, Sharma S B. Nucleotide sequence of *Rhizobium meliloti* RCR<sup>2011</sup> genes involved in host specificity of nodulation. *Nucleic Acids Res.*, 1986, 14; 7453—7472.
- [12] Demont N, et al. *Rhizobium* Nodulation Factors: Variations on a theme. In: *Advances in Molecular Genetics of Plant-Microbe Interactions*. E. W. Nester and D. P. S. Verma (eds). Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands, 1993, 2; 131—141.
- [13] Diaz C L, et al. Sugar-binding activity of pea lectin expressed in white clover hairy roots. *Plant Physiology*, 1995, 109; 1167—1177.
- [14] Diaz C L, et al. Genomic requirements of *Rhizobium* for nodulation of white hairy roots transformed with the peak lectin gene. *MPMI.*, 1995, 8; 348—356.
- [15] Dilworth M J, Glenn A. How does a legume nodule work? *TIBS.*, 1984, 9; 519—523.
- [16] Downie J A, et al. Cloned nodulation genes of *Rhizobium leguminosarum* determine host-range specificity. *Mol. Gen. Genet.*, 1983, 190; 359—365.
- [17] Faucher C, et al. The nodH and nodQ host range genes of *Rhizobium meliloti* behave as avirulence genes in *R. leguminosarum* bv. *viciae* and determine changes in the production of plant specific extracellular signals. *MPMI.*, 1989, 2; 291—300.
- [18] Fimlin J L, et al. Flavonoid activation of nodulation genes in *Rhizobium* reversed by other compounds present in plants. *Nature*, 1986, 324; 90—92.
- [19] Goodchild D J, Bergerson F J. Electron microscopy of the infection and subsequent development of soybean nodule cells. *J. Bacteriol.*, 1966, 92; 204—213.
- [20] Göttfert M, et al. Structural and functional analysis of two different nodD genes in *Bradyrhizobium japonicum* USDA<sup>110</sup>. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 1992, 5; 257—265.
- [21] Guan C H, et al. In: *Nitrogen fixation. Fundamental and Application*. eds. Tikhonovich I A, et al. Kluwer Academic Publishers, 1995, 49—59.
- [22] Hamblin J, Kent S P. Possible role of phytohemagglutinin in *Phaseolus vulgaris* L. *Nature New Biol.*, 1973, 245; 28—30.
- [23] Heidstra R, et al. Root hair deformation activity of Nod factors and their fate on *Vicia sativa*. *Plant Physiol.*, 1994, 105; 787—797.
- [24] Honma M A, et al. *Rhizobium meliloti* has three functional copies of the nodD symbiotic regulatory gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 1987, 84; 8558—8562.
- [25] Horvath B, et al. Organization structure and symbiotic function of *Rhizobium meliloti* nodulation genes determining host specificity for alfalfa. *Cell*, 1986, 46; 335—343.
- [26] Innes R W, et al. Plant factors induce expression of nodulation and host range genes in *R. trifolii*. *Mol. Gen. Genet.*, 1985, 201; 426—432.
- [27] Jorge L, et al. Characterization of *Rhizobium tropici* CIAT<sup>899</sup> nodulation factors: The role of nodH and nodPQ genes in their sulfation. *MPMI.*, 1996, 9(3); 151—163.
- [28] Journet E P, et al. *Rhizobium meliloti* Nod factors elicit cell specific transcription of the ENOD<sup>12</sup> gene in transgenic alfalfa. *Plant J.*, 1994, 6; 241—249.
- [29] Kondorosi E, et al. Physical and genetic analysis of a symbiotic region of *Rhizobium meliloti*; identification of nodulation genes. *Mol. Genet.*, 1984, 193; 445—452.
- [30] Lewin A, et al. nodSU, two new nod genes of the broad host-range *Rhizobium strain* NGR<sup>234</sup> encode host-specific nodulation of the tropical tree *Leucaena Leucocephala*. *MPMI.*, 1990, 3; 317—326.
- [31] Li D, et al. Infection thread formation as basis of nodulation specificity in *Rhizobium trifolii* Trifolium fragiferum association. *Can. J. Microbiol.*, 1969, 15; 1133—1136.
- [32] Martinez E, et al. Chemical signaling of *Rhizobium* nodulation bean. In: *New Horizons in Nitrogen Fixation*. eds. R Palacios, J Mora and W E Newton. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, 1993, 171—175.
- [33] Napoic C A, et al. Ultrastructure of *Rhizobium*-induced infection threads in clover root hairs. *Appl. Environ Microbiol.*, 1975, 30; 1003—1009.
- [34] Peters N K, et al. A plant flavone, luteolin, induces expression of *Rhizobium meliloti* nodulation genes. *Science*, 1986, 233; 977—980.
- [35] Phillips D A, et al. Trigonelline and stachydrine from alfalfa seeds activate NodD<sup>2</sup> protein in *Rhizobium meliloti*. *Plant Physiol.*, 1992, 99; 1526—1531.

- [36] Puepke S G. Adsorption of slow and fast growing *Rhizobia* to soybean and cowpea roots. *Plant Physiol.*, 1984, 75, 924—928.
- [37] Robertson J G, Lyttleton P. Coated and smooth vesicles in the biogenesis of cell walls, plasma membranes in root hairs and nodules of white clover. *J. Cell Sci.*, 1982, 58, 63—78.
- [38] Robertson J G, et al. The legume-*Rhizobium* symbiosis: A cell surface interaction. *J. Cell Sci.*, 1985, 2, 317—331.
- [39] Roche P, et al. Molecular basis of symbiotic host specificity in *Rhizobium meliloti*; nodH and nodPQ genes encode the sulfation of lipooligosaccharide signals. *Cell*, 1991, 67, 1131—1143.
- [40] Rossen L, et al. The NodD gene of *Rhizobium leguminosarum* is autoregulatory and in the presence of plant exudates induces the nodABC genes. *EMBO J.*, 1985, 4, 3369—3373.
- [41] Savoure A, et al. Activation of the cell cycle machinery and the isoflavonoid biosynthesis pathway by active *Rhizobium meliloti* Nod signal molecules in *Medicago microcallus* suspensions. *EMBO J.*, 1994, 13, 1093—1102.
- [42] Schultze M, et al. In-vitro sulfotransferase activity of *Rhizobium meliloti* nodH protein-lipo-chitooligosaccharide nodulation signals are sulfated after synthesis of the core structure. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1995, 95, 2706—2709.
- [43] Spaink H P, et al. Rhizobial lipooligosaccharides: answers and questions. *Plant Mol. Biol.*, 1992, 20, 977—986.
- [44] Spaink H P, et al. Rhizobia lipooligosaccharide signals; Their biosynthesis and their role in the plant. In: *Advances in Molecular Genetics of Plant-Microbe Interactions*. E. W. Nester and D. P. S. Verma (eds). Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands. 1993, 2, 151—162.
- [45] Stacey G, et al. Host recognition in the *Rhizobium*-soybean symbiosis. *Plant Physiol.*, 1980, 66, 609—614.
- [46] Stacey G, et al. nodZ, a unique host-specific nodulation gene, is involved in the fucosylation of the lipooligosaccharide signal of *Bradyrhizobium japonicum*. *J. Bacteriol.*, 1994, 176, 629—633.
- [47] Thomas C D, et al. Nola represses nod gene expression in *Bradyrhizobium japonicum*. *MPMI.*, 1994, 7(5), 596—602.
- [48] Turgeon B G. Early events in the infection of soybean by *Rhizobium japonicum*. Time course and cytology of the initial infection process. *Can. J. Bot.*, 1982, 60, 152—161.
- [49] van Brussal A A N, et al. Induction of pre-infection thread structures in the leguminous host plant by mitogenic lipooligosaccharides of *Rhizobium*. *Science*, 1992, 257, 70—71.
- [50] van Rhijn P, et al. Lotus corniculatus nodulation specificity is changed by the presence of a soybean lectin gene. *The Plant Cell*, 1998, 10, 1233—1249.

## Molecular Basis Between Rhizobia and Legumes

WANG Yi-qun, et al.

(College of Biological Engineering, Fujian Normal University, Fuzhou 35007, China)

**Abstract:** This paper reviews the interaction between legumes and rhizobia, the formation of nitrogen-fixation nodules. The composition, properties, functions, and translative products, i.e. nod factor are explained.

**Key words:** Legume; Nodulation; Nod gene; Nod factor

## 《山东蔬菜》杂志 2002 年征订启事

《山东蔬菜》是山东省农业科学院蔬菜研究所主办的蔬菜专业技术期刊。主要报道蔬菜科技新成果、新技术、新方法、新经验,蔬菜基础理论知识,以及国内外蔬菜科技发展动态等。读者对象主要是蔬菜产区的管理干部、科技人员和广大菜农。本刊为季刊,16开本,48页码,彩色封面,每期定价3.00元,全年4期共12.00元(含邮资)。欲订者请将款汇至:济南市工业北路202号、山东省农科院蔬菜所《山东蔬菜》编辑部,邮政编码250100,电话:(0531)8965551—2858。请在汇款单上写明姓名、详细地址、邮政编码。