

633.34

С 70

СОЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «КОЛОС»

# *The Soybean*

**Genetics  
Breeding  
Physiology  
Nutrition  
Management**

**Edited by  
A. G. Norman**



**ACADEMIC PRESS • New York and London  
1963 • 1967**



Перевод с английского  
кандидата биологических наук  
Селивановой К. М.

Под редакцией и с предисловием  
доктора сельскохозяйственных наук  
проф. ЕНКЕНА В. Б.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «КОЛОС» МОСКВА — 1970

## ОТ ИЗДАТЕЛЬСТВА

Соя — растение, семена которого чрезвычайно богаты как белком, так и маслом и имеют самое разнообразное применение. Предлагаемая читателю книга представляет собой монографию, в которой освещаются вопросы генетики и селекции сои, физиология растения сои и его потребности в питательных веществах, а также описываются болезни и вредители. По всем разделам приводится большой теоретический и экспериментальный материал, а также списки рекомендуемой литературы.

Книга рассчитана на широкий круг биологов, работников научно-исследовательских учреждений и опытных станций, агрономов, преподавателей сельскохозяйственных вузов и студентов.

## ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

В дореволюционной России соя не возделывалась, за исключением некоторых районов Грузии. Массовый посев сои в различных зонах Советского Союза начался с 1927 г.

Уже к 1931 году под этой культурой было занято 461 тыс. га. Следует отметить, что в то время в европейской части соя занимала значительно большую площадь, чем на Дальнем Востоке. В дальнейшем картина резко изменилась, и сейчас основные массивы сои (более 800 тыс. га) сосредоточены на Дальнем Востоке, причем наибольшая часть их приходится на Амурскую область.

За последние два-три десятилетия советскими селекционерами выведено большое количество новых сортов сои, приспособленных к многообразным условиям внешней среды. Выполнено много работ по изучению различных биологических особенностей этого растения — от прорастания семян до созревания.

Можно с уверенностью сказать, что теперь в нашей стране имеются необходимые предпосылки для значительного расширения посевов сои как на корм (вместе с кукурузой), так и на зерно в различных эколого-географических зонах. Создание скороспелых сортов позволяет продвинуть ее севернее старого ареала возделывания. Она может быть перспективна для ряда районов Алтайского края, южных районов Башкирии, Татарии, Рязанской, Орловской и Московской областей и некоторых других мест. Хорошие результаты были получены также на орошаемых землях Средней Азии, юго-восточного Казахстана, Киргизии, Поволжья; имеются все основания для расширения или возобновления посевов сои в достаточно влагообеспеченных районах Украины, Молдавии и Северного Кавказа.

В нашей стране было опубликовано большое количество различных статей (Г. Ф. Беликов и другие), посвященных вопросам возделывания и использования сои.

В 1959 г. издана монография автора настоящего предисловия, в которой сделана попытка обобщить большой отечественный и зарубежный опыт. В 1963 г. вышел сборник статей, посвященный преимущественно возможности возделывания сои в различных республиках, краях и областях. О культуре сои на Украине в 1962 г. опубликовала большую работу А. К. Лещенко. Имеется ряд статей и брошюр по Дальнему Востоку, в том числе труды Амурской опытной станции, где обобщаются экспериментальные данные по возделыванию и селекции сои.

В небольшой популярной книжке В. А. Гордиенко и И. И. Либерштейна («Клздовая белка». М., «Колос», 1969) хорошо показаны многообразные возможности использования сои. Однако у нас ни разу не издавались монографии и сборники работ ученых США и Японии, где соя весьма широко используется и служит объектом интенсивного изучения.

Предлагаемая читателям монография, изданная в США в 1963 г. и переизданная (без изменений) в 1967 г., после книги Пайпера и Морза (1923) представляет собой первую капитальную сводку результатов исследований американских ученых по различным вопросам селекции и возделывания сои. Написана она под общей редакцией А. Г. Нормана коллективом авторов — ведущих специалистов по минеральному питанию, физиологии, селекции и генетике сои. Характерно, что авторы очень часто используют еще не опубликованные данные, лично сообщенные им отдельными исследователями.

К особенностям книги в освещении тех или иных вопросов можно отнести краткость изложения, а местами даже излишнюю фрагментарность. Для нашего читателя такая манера изложения, естественно, неудобна, так как не всегда можно достать оригинальную работу, на которую ссылается автор. В книге недостаточно полно описаны вирусные болезни сои. Их вредоносность и распространенность значительно шире, чем это показано автором.

Надо отметить, что американские ученые, по-видимому, не знакомы с обширной советской литературой, посвященной сое, поскольку она почти нигде не упоминается. Лишь в главе «Физиология сои» мы нашли ссылки на наших авторов. Некоторые данные, которые, по мнению американских авторов, были впервые опубликованы зарубежными учеными, одновременно или даже ранее были получены советскими исследователями.

Для описываемых в этой книге обобщающих работ характерна тщательность постановки опыта и достаточно критическое отношение авторов к излагаемым данным.

В главе, посвященной физиологии, приводятся новые сведения о процессах, происходящих в растении сои во время ее вегетации. В частности, глубоко разработаны вопросы, связанные с образованием корневых клубеньков и взаимодействием клубеньковых бактерий с растением сои.

Заслуживает внимания экспериментальный материал по влиянию поливов. Эти данные наряду с наблюдениями стечественных ученых позволяют дать ряд практических рекомендаций по возделыванию сои на поливных землях. Несмотря на то, что по физиологии сои имеется большое количество публикаций, автор этой главы справедливо отмечает, что многие важные вопросы, связанные с дальнейшим повышением продуктивности сои, еще не решены.

В главе об агротехнике сои приведены некоторые приемы возделывания, давно известные советским специалистам, но вместе с тем в нее включены данные по подготовке почвы, удобрению, микроэлементам, гербицидам, стимуляторам роста и дефолиации, которые имеют определенную практическую ценность для наших агротехников. Чтение этой главы дает достаточно ясное представление о применяемых агротехнических приемах, позволяющих на значительных площадях при минимальных затратах труда получать высокие урожаи. Однако следует отметить, что хорошие урожаи в США обуславливаются не только тщательно разработанными методами возделывания и высокой продуктивностью выведенных селекционерами сортов, но и тем, что в этой стране соевый пояс расположен в более благоприятных климатических условиях (главным образом в отношении количества осадков), чем зоны возделывания сои в СССР, где во многих случаях ее можно возделывать только для получения зеленой массы или высевать на зерно очень ранние сорта.

До недавнего времени советские исследователи, как известно, были лишены возможности вести работу в области генетики, хотя в двадцатые годы и в начале тридцатых годов наша страна занимала одно из ведущих мест в мире по развитию этой важнейшей науки; достаточно вспомнить имена Н. И. Вавилова, Ю. А. Филипченко, А. С. Серебровского, Н. К. Кольцова и других. Есте-

ственно, что в течение примерно двадцати пяти лет у нас почти отсутствовали публикации в области частной генетики различных культур. Поэтому даже весьма сжатое изложение генетики сои, предназначенное преимущественно для нужд селекции, представляет несомненный интерес и может быть использовано в практической работе.

Следует отметить, что глава «Генетика и селекция» рассчитана на лиц, владеющих общими знаниями генетики и биологической статистики, и написана местами трудным языком, что сказалось на переводе.

Отметим некоторые положения. Важен ряд фактических данных о группах сцепления генов, обуславливающих те или иные признаки. Автор отмечает, что разорвать группы сцепления у сои трудно в связи с небольшим размером хромосом и предлагает для этого увеличивать число родительских форм, участвующих в скрещивании. Одним из важных условий в успехе селекции любой культуры, в том числе и сои, является знание степени наследуемости различных хозяйственно-важных или вредных свойств. В этом разделе мы находим ряд фактических данных (см. табл. 4, 5 и др.) и положений, показывающих степень наследуемости различных свойств соевого растения, а следовательно, и результативность отбора в гетерозиготных популяциях, полученных различными методами.

Автор сообщает, что существует относительно высокий коэффициент корреляции урожайности с такими признаками, как количество бобов на растении, высота растений и размер семян. Приводятся и другие данные о степени коррелятивной зависимости между различными признаками, в том числе большой фактический материал об отрицательной корреляции между содержанием белка и масла. (Эти наблюдения в общем совпадают с данными советских специалистов.) Отмечено, что раннеспелость часто коррелирует с повышенным содержанием масла. Приводятся сведения об отрицательной зависимости между удельной плотностью семян и содержанием масла и положительной — между плотностью семян и содержанием белка. Интересны данные таблицы 10 об ожидаемых генотипических корреляциях между разными признаками. Можно отметить, что по изучению корреляций у сои с точки зрения ее селекции у нас работал П. П. Бордаков, который опубликовал по этому вопросу соответствующие работы.

Страницы, посвященные селекции, интересны в том отношении, что они дают достаточно ясное представление о методах, с помощью которых американские селекционеры выводят новые сорта для различных зон соевого пояса. Все эти методы естественно базируются на общих и частных положениях генетики. Некоторые из них еще не получили должного распространения в нашей стране, несмотря на свою перспективность. Интересны способы отбора среди гибридных популяций разных поколений по различным признакам. В практической работе по гибридизации отдается предпочтение сочетанию нескольких родителей. Это увеличивает генетическое многообразие гибридной популяции, а следовательно, и возможности отбора желаемых форм.

Следует заметить, что в области индуцированного мутагенеза в нашей стране работы по сое ведутся довольно широко и уже дали положительный результат.

Обращает на себя внимание широкое применение биологической статистики в генетических и селекционных исследованиях.

Характерно, что оценка селекционного материала осуществляется на небольших делянках при выравненном агрофоне. Весь селекционный процесс проходит с учетом себестоимости проводимых работ при высокой их механизации.

Заслуживает большого внимания испытание перспективных форм сои еще в процессе селекционной работы одновременно в 10—30 пунктах. Это позволяет значительно ускорить оценку материала и повысить степень достоверности отбора лучших форм для дальнейшей работы. Желательно и в нашей стране организовать сеть специальных участков на опытных станциях, где бы селекционер смог по единой методике оценивать лучшие формы еще до включения их в конкурсное испытание.

В заключение следует отметить, что по этой книге советские специалисты, работающие по возделыванию сои, могут судить об основных результатах экспериментов американских исследователей. Во многих случаях те или иные фактические данные и общие положения, изложенные в ней, могут быть использованы нашими учеными и практиками.

В. Б. Ен к е н

## ПРЕДИСЛОВИЕ К АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ

Соя является важной сельскохозяйственной культурой как в Китае, где она имеет длительную историю, так и в США, где ее возделывают сравнительно недавно. Только в последние годы эта культура заняла в США значительные площади, и теперь почти 60% мирового производства сои приходится на эту страну, причем происходит постоянное расширение спроса на сою как на внутреннем, так и на внешнем рынке. Соя характеризуется рядом ценных свойств. Это растение с вегетационным периодом различной продолжительности, очень отзывчивое к изменению длины дня, с азотным питанием, свойственным бобовым растениям. Семена сои богаты белком и маслом. Их применяют значительно шире, чем семена большинства зерновых культур. При достаточном водоснабжении и должной агротехнике соя удается на многих типах почв. По мере накопления знаний и опыта возделывания сои неуклонно увеличиваются ее урожаи с единицы площади. Появляются более приспособленные к новым условиям сорта, и поэтому зоны экономически выгодного возделывания сои неуклонно расширяются. В настоящее время имеются веские основания полагать, что существуют еще значительные потенциальные возможности для дальнейшего прогресса в этой области.

В книге собраны авторитетные обзоры всех имеющихся в литературе данных по генетике и селекции сои, физиологии, потребности в минеральных питательных веществах, возделыванию сои, ее болезням и насекомым-вредителям. Эти сведения представляют собой обстоятельное обобщение исследований, посвященных сое как очень важному сельскохозяйственному растению.

А. Дж. Н о р м а н

# ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ СОИ

Г. В. ДЖОНСОН И Р. Л. БЕРНАРД

Министерство сельского хозяйства США, Белтсвилл, Иллинойс;  
Региональная лаборатория по сое, Урбана, Иллинойс

## ВВЕДЕНИЕ

Быстрый рост площадей, занятых соей [*Glycine max.* (L.) Merrill], представляет собой единственное в своем роде явление в истории основных распространенных в США сельскохозяйственных культур. В первые годы выращивания на сою смотрели как на сенокосную культуру, и только в 1940 г. площади под соей, посеянной для получения зерна, сравнялись с площадями, предназначенными для сена (примерно 1,92 млн. га). После 1940 г. посевы сои, убираемой на сено, неуклонно снижаются. Начиная с 1956 г. ежегодно они занимали всего 0,2 млн. га. Наоборот, площади, предназначенные для производства зерна, увеличивались и составили: в 1950 г. 5,6 млн. га, в 1960 г. 9,6, а в 1961 г. 10,8 млн. га. Сою выращивают прежде всего ради масла и белка. Семена разводимых в США сортов содержат в среднем в пересчете на сухой вес около 21% масла и 40% белка. Почти 90% используемого в США соевого масла идет в пищу, в первую очередь для приготовления комбизжира для пищевой промышленности и маргарина; свыше 95% соевого белка используется на корм скоту.

В качестве объекта исследований по генетике и селекции соя использовалась мало. Однако специалисты, занимающиеся вопросами улучшения сортов сои для производственного использования, ввели существенный вклад в литературу по этой теме. За последние 25 лет в США и Канаде достигнуты замечательные успехи в селекции сои, сыгравшие большую роль в расширении посевных площадей под этой культурой в обеих странах. Однако прогресс в селекции связан с возрастающими трудностями из-за большого числа новых задач, которые перед ней ставятся, особенно в отношении устойчивости к болезням.

Цель данного обзора объединить и кратко изложить все сведения по генетике и селекции сои, особенно касающиеся улучшения методов селекции. Чтобы сделать обзор возможно более полным, от отдельных авторов

было получено разрешение на использование неопубликованных данных в тех случаях, когда они могли помочь подвести итог имеющимся в литературе сведениям по определенному вопросу или подтверждали бы то или иное положение. Авторы раздела выражают свою искреннюю благодарность всем исследователям, представившим им такую возможность.

## СИСТЕМАТИКА

Соя относится к семейству бобовых, подсемейству мотыльковых и роду *Glycine* L. Ботаническая принадлежность возделываемой сои является спорной, и в отношении ее точного ботанического обозначения существует большая путаница. Однако Рикер и Морзе [108] утверждают, что, согласно международным ботаническим правилам, настоящим названием сои является *Glycine max* (L.) Merrill, причем большинство систематиков разделяет эту точку зрения<sup>1</sup>.

Литература относительно положения этого вида внутри рода *Glycine* в высшей степени противоречива, что осложняет исследования принадлежащих к этому роду видов. Недавно были предприняты активные попытки получить семена видов *Glycine*, которые увенчались определенным успехом. Таксономическое исследование Германна в значительной степени упростило решение вопроса о положении видов внутри рода *Glycine*. Он считает, что, кроме вида *G. max*, этот род включает следующие виды: *G. clandestina* Wendl.; *G. falcata* Benth.; *G. latrobeana* (Meissn.) Benth.; *G. fabacina* (Labill) Benth.; *G. tomentella* Hayata; *G. petitiana* (A. Rich); *G. javanica* L., *G. ussuriensis* Regel and Maack, а также *G. sericea* Benth (а не Willd.). Для последнего в статье Германна предложено новое название. К виду *G. javanica* относится 7 подвигов или разновидностей, а к *G. clandestina* — 1<sup>2</sup>.

Известно, что представители видов *Glycine max* и *Glycine ussuriensis* имеют по 40 хромосом и являются диплоидными. Они фертильны при скрещивании, и их гибриды обычно дают жизнеспособное потомство. По мнению Раманатхана [166], *G. javanica* имеет 20 пар хро-

<sup>1</sup> В СССР соя именуется *G. hispida* (Moench.) — Прим. ред.

<sup>2</sup> Из статьи «A revision of the Genus *Glycine* and Its Immediate Allies» Ф. Дж. Германна (U. S. Dept. Agr. Tech. Bull., 1268, 1962). Для *G. sericea* предложено новое название, *G. canescens*. — Прим. автора.

мосом, в то время как для большинства представителей рода характерны 10 пар хромосом. Уивер (персональное сообщение) у одних образцов *G. javanica* находил 20 пар хромосом, а у других 10. У *G. falcata* он обнаружил также 20 пар. Отдельные попытки скрестить некоторые из вышеперечисленных видов сои (кроме *G. ussuriensis*) с видом *G. max*, предпринятые в США, оказались неудачными. Тип, часто упоминаемый в литературе как *G. gracilis* на основании исследований рода *Glycine*, проведенных Германном, следует относить к виду *G. max*.

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ СОИ

Происхождение культурной формы сои неизвестно. Родиной сои считают Восточную Азию, и это утверждение часто встречается в различных публикациях. Нагата [86] недавно опубликовал обзор литературы, где он обсуждает распространение сои и другие вопросы, посвященные происхождению культурной сои, которое, по его мнению, все еще неясно. Однако полученные им результаты позволяют думать, что ее родиной является Китай, в частности его северная и центральная части. В своих выводах Нагата основывается частично на распространении *G. ussuriensis*, которую он рассматривает как родоначальницу культурной формы. По мнению Морзе [80], почти нет никаких сомнений относительно происхождения *G. max* от *G. ussuriensis*, поскольку ни одно из других найденных диких растений не может являться ее предком. Нагата предполагает, что культурная форма проникла в Японию через Корею. Он представил данные в пользу того, что культурная соя попала в Корею непосредственно из Северного Китая в период от II в. до н. э. до III в. н. э. Хамада [31] описал уцелевшие образцы сои, хранившиеся в сокровищнице Сёсоин примерно с VII в. н. э. наряду с лечебными травами, вывезенными из Китая. Они напоминали формы с коротким вегетационным периодом, выращиваемые и поныне в японских провинциях Кюсю и Лоотёо. По мнению Нагата [86], это может указывать на то, что японские формы сои с коротким вегетационным периодом произошли непосредственно из Центрального Китая. Дополнительные сведения об истории сои можно получить в работе Морзе [80].

Согласно Бенингу [6], первые сведения о сое проникли в западное полушарие с публикациями Энгельберта

Кемпфера в 1712 г. Морзе [80] составил детальный доклад о истории сои и показал, что первое печатное упоминание об этом растении в США появилось в 1804 г. Согласно этому автору, в США до 1898 г., когда появились многочисленные рекомендации Министерства сельского хозяйства, выращивалось не более 8 сортов сои. Интродукция из Маньчжурии, Китая, Кореи и Японии сыграла важнейшую роль в возделывании сои в США. В результате этих интродукций были выведены ранние сорта и собран исходный материал, используемый для селекции сои в США.

## РАЗМНОЖЕНИЕ

### ЦВЕТОК

Длина цветка сои 6—7 мм. Согласно Гуарду [30], он имеет трубчатую чашечку, оканчивающуюся пятью неравными чашелистиками; наибольший из них—передний, следующие по величине — два боковых и самые маленькие — задние наклонные. Чашечка неоппадающая; она сохраняется на спелом бобе, но быстро увядает. Венчик состоит из пяти отдельных лепестков. Самый большой из них (флаг, или парус) считается задним, два следующих по величине (крылья) — боковыми и два лепестка лодочки — передними. У сои лепестки лодочки не сростаются, как у других бобовых. Десять тычинок сначала разделены, но незадолго до цветения нити девяти из них начинают орастаться за счет развития базальной части, и только задняя нить остается свободной.

Микше [79] составил обзор литературы по изучению морфологических особенностей сои и опубликовал результаты интересного исследования по анатомии развития этого растения. Он изучал строение органов и тканей сои, начиная от покоящегося семени и кончая началом цветения. Хотя это находится вне сферы нашего обзора, результаты, полученные Микше, и цитированная им литература представляют интерес для исследователей, работающих с соей.

### ЦВЕТЕНИЕ И ОБРАЗОВАНИЕ СЕМЯН

Время цветения сои в значительной степени зависит от продолжительности темного периода суток. Другие факторы внешней среды, такие как температура, элемен-

ты питания, интенсивность и качество освещения, могут влиять на сроки цветения. Однако в поле обычно важнейшее влияние на начало цветения оказывает продолжительность темной части суток. Растения целого ряда сортов зацветают только при условии, если они получают ежедневно 10 и более часов темноты, причем при наличии ежедневно от 14 до 16 темновых часов растения всех сортов зацветают быстрее, чем при более коротких периодах темноты [8, 97]. Поскольку в естественных условиях длина темного периода зависит от географической широты, то определенные сорта приспособлены к относительно узкому поясу широт, и влияние изменения естественного фотопериода на созревание сои сильнее всего сказывается, если это изменение происходит до цветения. Скорость развития растений на последующих фазах также зависит от фотопериода, но время от завязывания семян (или конца цветения) до созревания примерно одинаково для всех сортов сои, независимо от группы спелости. Изменение естественной длины дня в зависимости от географической широты на поздних фазах развития сои сказывается мало. Если естественный фотопериод изменяют, то легко отметить различия между сортами в их чувствительности к длине дня на фазах развития после начала цветения [56, 88]. В данной книге этот вопрос детально обсуждается в обзоре Картера и Хартвига.

Количество цветков, образуемое растением, обычно намного превышает число бобов, которые доходят до полной спелости. Осыпание 75% и более цветков вовсе не является для сои чем-то из ряда вон выходящим, и даже в наиболее благоприятных условиях может осыпаться значительная часть цветков. Осыпание цветков и молодых бобов нельзя, по-видимому, объяснить недостатком жизнеспособной пыльцы [129] или удобрения [63].

## СКРЕЩИВАНИЕ

### Естественное перекрестное опыление

Соя является самофертильным самоопыляющимся растением, и число естественных гибридов не превышает 0,5% для растений в смежных рядах и 1% для растений, растущих в тесном контакте [136].

В последние годы селекционеры и генетики начинают все больше интересоваться методами повышения количества естественных гибридов сои. Поиски стерильно-муж-

ских и фертильно-женских особей оказались безуспешными.

Касас [13] показал, что химикат, известный в литературе под маркой FW-450, и два других, по-видимому, близких по строению соединения являются избирательными для гаметоцидных клеток. Хотя жизнеспособность пыльцы под действием этих химикатов снижалась, цветки оказывались неспособными полностью раскрываться, и в результате число аутокроссов даже уменьшалось. Аналогичные результаты с FW-450 получил Хэнсон (персональное сообщение). У нормальных растений, помещенных в клетки с медоносными пчелами, Касас наблюдал 5,2% естественных гибридов (аутокроссов), а у контрольных (вне клеток) — всего 0,6%.

Уэбер и Хэнсон [136] получали увеличение числа гибридов у растений, выращенных из семян, облученных различными дозами рентгеновских лучей и тепловых нейтронов. У необработанных контрольных образцов оно составляло всего 1%. В результате теоретических обсуждений вопроса относительно количества гибридов, которое могло бы оказаться практически полезным для самоопыляющихся популяций, авторы делают вывод, что оно должно быть значительно выше тех 4—6%, которые они смогли получить.

Этхау (персональное сообщение) наблюдал у растений сои, пораженных вирусом кольцевой пятнистости табака, 16% гибридных растений.

### Искусственное скрещивание

Скрещивание сои — довольно трудоемкий процесс. Метод кастрирования цветков является стандартным, но время кастрации, сбора пыльцы и опыления сильно варьирует. Эти колебания в большой степени зависят от окружающих условий и в меньшей степени от личных пожеланий или потребностей каждого отдельного работника.

Небольшой размер цветков сои и их хрупкость требуют чрезвычайной осторожности при кастрации. Единственным инструментом при выполнении этой работы является пинцет с гладкой (без зазубрин) внутренней поверхностью, верхний конец которого должен легко сжиматься. В качестве материнских выбирают цветки, которые должны раскрыться в день скрещивания. Обычно этот

выбор производится, когда цветки находятся в фазе бутонизации и имеют легко различимую окраску лепестков. Чашелистики удаляют, выдергивая их поодиночке. Затем под прямым углом к оси пинцетом захватывают венчик и удаляют его осторожным оттягиванием,водя пинцетом из стороны в сторону. Венчик и пыльники можно удалить одним движением, хотя часто лодочка и пыльники сразу не отделяются. Для этого сначала захватывают пинцетом лодочку, а его кончики используют для удаления пыльников. Однако при удалении пыльников таким способом часто повреждаются остальные части цветка, что приводит к плохим результатам при скрещивании. Когда можно будет использовать генетический маркер, для того чтобы отличать гибридные растения  $F_1$  от материнских, упадет необходимость в удалении пыльников с помощью пинцета.

Время дня для сбора пыльцы и скрещивания определяется конкретными условиями среды, в том числе погодой и наличием насекомых. Обычно в центральных и северных частях США цветки, раскрывшиеся в день, когда должно проводиться скрещивание, можно использовать и для сбора с них пыльцы, с успехом проводя скрещивание на протяжении всего этого дня. Вместе с тем в южных штатах из открытых цветков очень трудно отобрать жизнеспособную пыльцу. Поэтому в данном районе цветки для получения пыльцы собирают рано утром, за час или два до того как они обычно раскрываются, и хранят в прохладном сухом месте, используя для этих целей эксикатор. Опыление происходит наиболее успешно в середине дня или позже. В южных штатах процент удачно проведенных скрещиваний до полудня чрезвычайно низок. Обычно пылью с одного цветка можно опылить 3—4 цветка.

В цветочной кисти одного междоузлия может находиться в состоянии, пригодном для скрещивания, от одного до трех цветков, поэтому все остальные цветки и бутоны необходимо удалить. На цветки или узел вешают этикетки с соответствующими записями. Спустя неделю после скрещивания, цветки осматривают, удаляя все вновь образовавшиеся бутоны, так как после скрещивания на растении могут образоваться новые цветки и при уборке иногда трудно определить, образовался ли боб из кастрированного цветка или из цветка, который появился позже. Правда, бобы, образовавшиеся в результате скре-

щивания, когда они еще маленькие, можно легко различить по отсутствию чашелистиков у основания, причем это различие сохраняется и у созревших бобов.

В некоторых работах указывается на необходимость кастрировать цветки в один день, а опылять на следующий, а для предохранения кастрированного цветка накрывать его бумажным колпачком. Большинство агрономов в США ничем не закрывают искусственно опыленные цветки. Они чаще всего и кастрируют и опыляют цветки сразу.

Даже в тех случаях, когда экспериментаторы применяют лучшие из известных методов, процент успешных скрещиваний сильно колеблется. Установлено, что слишком высокая или слишком низкая влажность, низкие ночные температуры, насекомые, изменения фотопериода и различные другие факторы влияют на успех скрещивания. Идеальные для скрещивания сои условия не известны, но результаты скрещивания часто можно заметно улучшить своевременным применением какого-либо инсектицида или дополнительного орошения.

Хотя в последние годы для выполнения некоторых крупных исследований использовали стандартный способ скрещивания, оно еще остается довольно сложным и трудоемким делом.

Куэл [66] недавно получил сведения, имеющие важное значение для проведения скрещивания сои: 1) прорастание пыльцы в 30%-ном растворе сахарозы, содержащем борную кислоту в концентрации 120 мг/л, оказалось хорошим показателем жизнеспособности или эффективности пыльцы при скрещивании; 2) пыльца успешно сохраняется примерно в течение месяца в эксикаторе над хлористым кальцием при 3,3°C. Хранение при -20°C было менее успешным. Хранившиеся цветы были сухими и ломкими, но выдерживание их в течение 30 минут над водой в закрытом сосуде восстанавливало влажность тканей и вызывало растрескивание пыльников; 3) пыльца становится жизнеспособной за 10 часов до нормального созревания пыльников; 4) рыльце кастрированного цветка наиболее восприимчиво к пыльце накануне того дня, когда он нормально зацветает, и остается таким в течение двух дней после начала цветения.

В своем сообщении, посвященном детальному исследованию времени, необходимому для прохождения различных фаз развития сои от дифференциации цветочной

почки на растении до дифференциации зародыша в семени, Като и др. [62] привели фотографии, показывающие оплодотворение в день цветения. Поскольку цветки обычно раскрываются утром, а точное время сбора цветков не указано, можно предполагать на основании приведенных данных, что оплодотворение происходит спустя примерно 10 часов после естественного опыления. Если такая же временная последовательность существует и в цветках, взятых для скрещивания за 15—20 часов до нормального созревания пыльников, то при использовании жизнеспособной пыльцы вероятность самоопыления даже в некастрированных цветках должна быть небольшой, поскольку собственная пыльца этих цветков станет жизнеспособной лишь спустя 5—10 часов после того, как было произведено скрещивание [66].

## ГЕНЕТИКА КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Хотя соя никогда не была объектом интенсивных генетических исследований, способ наследования признаков по простому менделевскому типу время от времени изучается специалистами, интересующимися соей как сельскохозяйственной культурой. Обзоры, включающие результаты многих из этих работ, были опубликованы Оуэном [97], Вудвортом [155, 156], Мацуурой [77], Морзе и Картером [81], Вайсом [141], Уильямсом [150] и Джонсоном [55].

В таблице 1 перечислены найденные у сои гены и определяемые ими признаки. Этот перечень включает в себя все известные гены, кроме тех, относительно которых существуют лишь экспериментальные предположения; сюда не входят также те гены, существование которых ошибочно предполагалось на основе фенотипического проявления ранее описанных пар генов. В этом обзоре  $de_1$  [117] считаются тождественными  $t$ ;  $de_2$  [158] —  $p_2$ ;  $f$  [120] —  $na$ ;  $h$  [125] —  $t$ ;  $lo$  [16] —  $o$  (овальные листочки);  $r^0$  [115] —  $o$  (красновато-бурая семенная оболочка) и  $y_2$  [81] —  $g$ . В таблице 1 представлены обозначения генов (причем указаны двойные символы, присвоенные одному и тому же гену), используемые в новейших обзорах, даны краткое описание противоположных признаков и основная ссылка на литературный источник, в котором пары генов идентифицированы и соответствующим образом обозначены. Для каждого из редких признаков указана

## Гены, обнаруженные у сои

| Символ гена                                              | Фенотип                                          | Литературный источник      |
|----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|----------------------------|
| <i>A</i>                                                 | Прижатое опушение                                | [61, 81]                   |
| <i>a</i>                                                 | Прямое опушение                                  |                            |
| <i>Ab</i>                                                | Опадание листьев при созревании                  | [102]                      |
| <i>ab</i>                                                | Замедленное опадание листьев (T206)*             |                            |
| <i>B<sub>1</sub> B<sub>2</sub> B<sub>3</sub></i>         | Пушок на семенной коже (T4)                      | [155, 156]                 |
| <i>b<sub>1</sub> или b<sub>2</sub> или b<sub>3</sub></i> | Опушения нет                                     |                            |
| <i>Bl</i>                                                | Опушение заостренное                             | [135]                      |
| <i>bl</i>                                                | Опушение притупленное                            |                            |
| <i>C<sub>1</sub> C<sub>2</sub></i>                       | Треснувшая семенная кожа (T217)                  | [77, 84]                   |
| <i>c<sub>1</sub> или c<sub>2</sub></i>                   | Цельная семенная кожа                            |                            |
| <i>Cs</i>                                                | Устойчивость к кольцевой пятнистости листьев     | [4]                        |
| <i>cs</i>                                                | Восприимчивость к кольцевой пятнистости листьев  |                            |
| <i>D<sub>1</sub> или D<sub>2</sub></i>                   | Желтые семядоли семян                            | [91, 131, 153]             |
| <i>d<sub>1</sub> d<sub>2</sub></i>                       | Зеленые семядоли (T38)                           |                            |
| <i>Df</i>                                                | Нормальное растение                              | [114, 155, 156]            |
| <i>df</i>                                                | Карликовое растение                              |                            |
| <i>Dt</i>                                                | Неясно выраженный стебель (T10)                  | [155, 156]                 |
| <i>dt</i>                                                | Хорошо выраженный стебель (T6)                   |                            |
| <i>E</i>                                                 | Раннее созревание                                | [92]                       |
| <i>e</i>                                                 | Позднее созревание                               |                            |
| <i>F</i>                                                 | Нормальный стебель                               | [84, 119, 155, 156]        |
| <i>f</i>                                                 | Фасцинированный стебель (T173)                   |                            |
| <i>Fe</i>                                                | Нормальное использование железа                  | [140]                      |
| <i>fe</i>                                                | Недостаточное использование железа (T203)        |                            |
| <i>Fl</i>                                                | Бурые пятна на черной семенной коже (T85)        | [81]                       |
| <i>fl</i>                                                | Чисто черная семенная кожа                       |                            |
| <i>G</i>                                                 | Зеленая семенная кожа (T164)                     | [83, 121, 123, 153]        |
| <i>g</i>                                                 | Желтая семенная кожа                             |                            |
| <i>I</i>                                                 | Светлая окраска семенного рубчика                | [76, 83, 85, 94, 155, 156] |
| <i>il</i>                                                | Темная окраска семенного рубчика                 |                            |
| <i>ik</i>                                                | Темный рисунок около рубчика (T19)               |                            |
| <i>l</i>                                                 | Сплошной черный цвет семенной кожи (T152)        |                            |
| <i>K</i>                                                 | Темная окраска одного семенного рубчика          | [85, 119]                  |
| <i>k</i>                                                 | Темный рисунок около рубчика (T153)              |                            |
| <i>L</i>                                                 | Темный боб                                       | [154]                      |
| <i>l</i>                                                 | Светло-коричневый боб                            |                            |
| <i>M</i>                                                 | Черные полосы на коричневой семенной коже (T125) | [85]                       |

| Символ гена                                              | Фенотип                                                                                | Литературный источник        |
|----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|
| <i>m</i>                                                 | Сплошной коричневый цвет семенной кожуры                                               |                              |
| <i>Mi<sub>1</sub>, Mi<sub>2</sub>, MiR</i>               | Устойчивость к некоторым расам ложномучнистой росы                                     | [26]                         |
| <i>mi<sub>1</sub>, mi<sub>2</sub>, miR</i>               | Восприимчивость к некоторым расам ложномучнистой росы                                  |                              |
| <i>N</i>                                                 | Нормальное отсоединение семенного рубчика от боба                                      | [94]                         |
| <i>n</i>                                                 | Неотсоединение рубчика (T25)                                                           |                              |
| <i>Na</i>                                                | Широкий листочек                                                                       | [16, 84, 120, 121, 155, 156] |
| <i>na</i>                                                | Узкий листочек, большое число семян в бобе (T41)                                       |                              |
| <i>No</i>                                                | Растение, образующее клубеньки                                                         | [152]                        |
| <i>no</i>                                                | Растение, не способное к образованию клубеньков (T201)                                 |                              |
| <i>O</i>                                                 | Коричневая семенная кожура (T25)                                                       | [83]                         |
| <i>o</i>                                                 | Красновато-коричневая семенная кожура (T27)                                            |                              |
| <i>O</i>                                                 | Овальный листочек                                                                      | [16]                         |
| <i>o</i>                                                 | Овальный листочек, небольшое количество семян в бобе (T122)                            |                              |
| <i>P<sub>1</sub></i>                                     | Голое (неопушенное) растение (T43)                                                     | [85, 116]                    |
| <i>p<sub>1</sub></i>                                     | Опушенное растение                                                                     |                              |
| <i>P<sub>2</sub></i>                                     | Нормальная опушенность                                                                 | [116]                        |
| <i>p<sub>2</sub></i>                                     | Редкая (незначительная) опушенность (T31)                                              |                              |
| <i>Pm</i>                                                | Нормальное растение                                                                    | [102]                        |
| <i>pm</i>                                                | Ложно-мозаичная форма (кирликовое растение со сморщенными листьями, стерильное) (T211) |                              |
| <i>Ps</i>                                                | Устойчивость к фитофторе                                                               | [7]                          |
| <i>ps</i>                                                | Восприимчивость                                                                        |                              |
| <i>R</i>                                                 | Черное семя                                                                            | [83, 115, 151, 153]          |
| <i>r</i>                                                 | Коричневое семя                                                                        |                              |
| <i>Rhg<sub>1</sub></i> или <i>Rhg<sub>2</sub></i>        | Восприимчивость к кистозным нематодам                                                  |                              |
| или <i>Rhg<sub>3</sub></i>                               |                                                                                        |                              |
| <i>rhg<sub>1</sub>, rhg<sub>2</sub>, rhg<sub>3</sub></i> | Устойчивость к кистозным нематодам (T6)                                                | [12]                         |
| <i>S</i>                                                 | Высокорослое, поздно созревающее растение                                              | [154]                        |
| <i>s</i>                                                 | Низкорослое, рано созревающее растение                                                 |                              |
| <i>Se</i>                                                | Многоцветковое соцветие (T208)                                                         | [128]                        |
| <i>se</i>                                                | Малоцветковое соцветие (T109)                                                          |                              |
| <i>Sh<sub>1</sub></i>                                    | Неосыпающиеся бобы                                                                     | [81]                         |
| <i>sh<sub>1</sub></i>                                    | Осыпающиеся бобы                                                                       |                              |
| <i>Sh<sub>2</sub></i>                                    | Осыпающиеся бобы                                                                       | [81, 84]                     |

| Символ гена                | Фенотип                                                                                      | Литературный источник      |
|----------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|
| $sh_2$<br>$Sp$             | Неосыпающиеся бобы<br>Длинные, расходящиеся в стороны ветки                                  | [77, 84]                   |
| $sp$<br>$St$               | Короткие прямые ветки<br>Нормальное образование семян                                        | [95, 155, 156]             |
| $st$<br>$T$                | Стерильность<br>Рыжевато-опушение, черная или коричневая семенная кожура                     | [83, 153]                  |
| $t$                        | Серое опушение, тускло-желтая или частично черная семенная кожура                            |                            |
| $V_1$                      | Обычное распределение хлорофилла в листе                                                     | [155, 156]                 |
| $v_1$                      | Пятнистое распределение хлорофилла в листе (T93)                                             |                            |
| $W_1$<br>$w_1$             | Фиолетовый цветок<br>Белый цветок                                                            |                            |
| $W_2$<br>$w_2$             | Бледно-фиолетовый цветок с $W_1$<br>Фиолетово-красный цветок с $W_1$                         | [77, 121]                  |
| $W_3$ $W_4$<br>$w_3$ $w_4$ | Темно-фиолетовый цветок с $W_1$<br>Бледно-фиолетовый цветок с $W_1$                          | [44]                       |
| $w_3$ $W_4$<br>$w_4$ $w_4$ | Фиолетовый цветок с $W_1$<br>Очень слабо окрашенный в фиолетовый цвет или почти белый цветок |                            |
| $X$                        | Пять листочков в листе (T143)                                                                | [84, 121, 155, 156]        |
| $x$<br>$Y_1$               | Три листочка в листе<br>Нормальное зеленое растение                                          | [81, 84]                   |
| $y_1$                      | Зеленовато-желтое, слабое растение                                                           |                            |
| $Y_3$                      | Нормальное зеленое растение                                                                  | [81, 84, 119, 124]         |
| $y_3$                      | Зеленые, затем желтеющие всходы (с $g$ ) (T139)                                              |                            |
| $Y_4$<br>$y_4$             | Нормальное зеленое растение<br>Ослабленное растение с зеленовато-желтыми листьями (T102)     | [81, 158]<br>(как $y_6$ )  |
| $Y_5$<br>$y_5$             | Нормальное зеленое растение<br>Желтовато-зеленые листья, низкая всхожесть (T116)             | [81, 158]<br>(как $y_4$ )  |
| $Y_6$<br>$y_6$             | Нормальное зеленое растение<br>Бледно-зеленое растение (T136)                                | [81, 158]                  |
| $Y_7$ или $Y_8$            | Нормальное зеленое растение                                                                  | [81] (как $y_8$ )<br>[150] |
| $y_7$ , $y_8$              | У молодого растения желтовато-зеленые, позднее становящиеся зелеными листья (T138)           |                            |
| $Y_9$<br>$y_9$             | Нормальное зеленое растение<br>Зеленовато-желтые листья (T135)                               | [102]                      |

| Символ гена          | Фенотип                                                                                                                    | Литературный источник |
|----------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------|
| $Y_{10}$<br>$y_{10}$ | Нормальное зеленое растение<br>Всходы желтовато-зеленые, постепенно зеленеющие (T161)                                      | [102]                 |
| $Y_{11}$<br>$y_{11}$ | Нормальное зеленое растение<br>Нежизнеспособное желтое растение, вариант $Y_{11}$ $y_{11}$ желтовато-зеленого цвета (T219) | [139]                 |
| —                    | Восприимчивость к бактериальной пузырчатости                                                                               | [20, 45]              |
| —                    | Устойчивость (рецессивный признак)                                                                                         |                       |
| —                    | Нормальное растение (доминантный признак)                                                                                  | [99]                  |
| —                    | Карликовое растение (мутация в результате обработки проростков колхицином (T210)                                           |                       |
| —                    | Желтые семядоли семян (цитоплазматически наследуемый признак)                                                              | [91, 123, 131]        |
| —                    | Зеленые семядоли семян (цитоплазматически наследуемый признак) (T44)                                                       |                       |

\* Цифра, стоящая после T, обозначает линию сои, содержащую один или несколько специфических генов. Эти линии поддерживаются Региональной лабораторией по сое США в Урбане (Иллинойс) и предоставляются по запросам исследователей.

линия сои, несущая соответствующий ген (или гены). Одни гены, такие как *df*, *st* и *y<sub>1</sub>*, можно считать утраченными, в то время как другие, например *A*, *Bl*, *E*, *e*, *L*, *l*, *S*, *s*, *sh*, *sr* и *w<sub>2</sub>*, вероятно, имеются в генотипе, но еще не были идентифицированы.

## ПИГМЕНТЫ

Вариации между сортами сои по пигментации различных частей растения, особенно семян, являлись объектом многих генетических исследований. После значительного расхождения во мнениях между ранними исследователями в настоящее время точно определена генетическая природа большинства распространенных окрашенных форм сои. Однако происхождение многих менее редко встречающихся типов окраски еще требует генетического

изучения. Помимо этого, остается неизученным взаимодействие между многими из представленных в таблице 1 генами.

### Окраска цветка

Окраска цветка у большинства сортов сои белая или фиолетовая. Такахаши и Фукуяма [120] и Вудворт [154] показали, что это различие обусловлено одной парой генов, в которой ген фиолетовой окраски ( $W_1$ ) доминирует над геном, определяющим белый цвет ( $w_1$ ). Плейотропное действие этой пары генов на окраску семян описано ниже (см. раздел «Окраска семян»). Антоциановый пигмент, обусловленный аллеломорфом  $W_1$ , появляется и в других частях растения, особенно в подсемядольном колене, часто в пыльце и во время созревания — в створках боба, черешке и стебле при экспозиции на ярком солнечном свете. Степень фенотипического проявления гена сильно варьирует, но фиолетовый пигмент всегда отсутствует в растениях генотипа  $w_1$  (с белыми цветками). Между сортами часто наблюдаются небольшие вариации в интенсивности и оттенке фиолетового цвета (генетической основе этих вариаций посвящено два сообщения). Такахаши и Фукуяма [121] получили следующее соотношение варьирующих по окраске особей: девять фиолетовых, три фиолетово-голубых и четыре белых. Обуславливающей этот эффект паре генов Мацуура [77] дал наименование  $W_2w_2$ . Аналогичное соотношение получил Наган [84]. В настоящее время невозможно сравнить эти оттенки фиолетового цвета с окраской каких-либо известных сортов, так что в новейших генетических исследованиях по изучению окраски цветков эти различия не учитываются.

Цветки со смешанной окраской встречаются у немногих сортов, таких как Ларедо и Теннер. У этих цветков фиолетовый оттенок локализован у основания паруса, а вся остальная часть венчика белого цвета. Хартвиг и Хэнсон [44] считают, что наследственность этого ослабленного типа обусловлена двумя локусами ( $W_3w_3$  и  $W_4w_4$ ), взаимодействие которых и определяет интенсивность фиолетового цвета. По-видимому, превалирующим является генотип  $w_3W_4$ , который и обуславливает типичную для сои фиолетовую окраску цветков. У растений с генотипом  $W_3W_4$  цветки темно-фиолетовые,  $W_3w_4$  — бледно-фиолетовые и  $w_3w_4$  — белые или почти белые.

У особей с генотипом  $w_1$  цветки всегда белые, а влияние факторов  $W_3w_3$  и  $W_4w_4$  можно наблюдать только у растений с генотипом  $W_1$ . Поскольку происхождение  $W_2w_2$  неизвестно, связь этих генов с другими модифицирующими генами нельзя проверить.

### Цвет опушения

Листья, стебли и бобы обычно опушены. Цвет опушения придает растению характерный вид. За исключением иногда встречающихся промежуточных форм опушение кажется или рыжеватым (красно-бурым) при наличии в большинстве волосков бурого пигмента, или беловатым (серым). У проростков бурый пигмент отсутствует, но со временем, когда на растении образуется несколько тройчатых листьев, становится заметным.

В США выращивают сорта обоих типов окраски. Как установлено Вудвортом [153], различие в окраске опушения обусловлено одной парой генов, причем красно-бурый цвет опушения ( $T$ ) доминирует над серым ( $t$ ). Вопрос о влиянии этой пары генов на цвет семян обсуждается в данной главе (см. раздел «Окраска семян»).

Немногие сорта, такие как Грант, несут  $T$ -аллель, но имеют промежуточную или светлую красно-бурую окраску опушения, а другие, например Кингва, несмотря на наличие  $T$ -аллеля, характеризуются совершенно серой окраской опушения. При использовании для скрещивания эти сорта дают нетипичные (аномальные) соотношения в окраске опушения и создают трудности при классификации полученного гибридного материала. Пробст [102] составил обзор сообщений о необычных расщеплениях по окраске опушения и привел дополнительные данные, показавшие, что цвет опушения определяется не одной, а несколькими парами генов. Возможно, что гены другого локуса модифицируют или подавляют влияние  $T$ -фактора на окраску опушения, но никакой общепринятой генетической гипотезы по этому вопросу нет.

### Окраска боба

Для сои характерны три основных цвета боба — черный, коричневый и соломенно-желтый. Цвет опушения на бобах влияет на их общий вид, но не мешает проявлению настоящего цвета створок боба. Такахаши и Фукуяма

[121], работавшие, по-видимому, с двумя контрастными окрасками створок бобов, коричневым и серым, показали, что различия объясняются наличием единственной пары генов, причем темный цвет является доминантным признаком. Вудворт [154] также показал доминирование темного цвета створок бобов над светлым и обозначил соответствующие гены как *L* и *l*. Бобы, которые Вудворт называл темно-коричневыми, вероятно, следует отнести к категории черных. Большинство производственных сортов сои в США имеет коричневатые бобы, и лишь немногие сорта, такие как Адамс, Вебеш, Дормен и Ли, имеют светлые бобы. Ни один из выращиваемых в настоящее время сортов не имеет черных бобов.

### Окраска семян

Семена сои отличаются большим разнообразием окраски и рисунка. Обычными цветами кожуры семени являются желтый, зеленый (по-видимому, за счет хлорофилла), черный (за счет большого количества антоцианов) и несколько оттенков коричневого (бурого). На желтой или зеленой семенной кожуре могут встречаться различные черные или коричневые рисунки.

Различия между сортами по черной и коричневой окраске семян можно объяснить наличием двух локусов, *Tt* и *Rr*, с модификацией некоторых комбинаций пар генов, *Oo* и *W<sub>1</sub>w<sub>1</sub>*. Различия в рисунке или в степени образования пигментов контролируются серией аллелей *I*, *i<sup>1</sup>*, *i<sup>k</sup>*, *i*, перечисленных в порядке их доминирования. Окраска семян, вызываемая комбинацией этих генов, приведена в таблице 2, составленной на основе данных Нагаи [83], Вудворта [153], Нагаи и Саито [85], Оуэна [94], Стюарта [115], Уильямса [151] и Махмуда и Пробста [76].

В случае генотипов *I* или *i<sup>1</sup>* семенная кожура еще может иметь значительную черную или коричневую пигментацию. Это явление называют мозаичностью, или пятнистостью, которая проявляется обычно в неравномерном рисунке, сильно варьирующем у разных семян одного и того же сорта. Окраска этого рисунка определяется теми же генами, которые контролируют цвет семени, как это ясно из верхней части таблицы 2. Мозаичность исследовали Вудворт и Коул [157], а также Оуэн [92]. Они нашли, что при определенных условиях у одних сортов мозаичность проявляется сильнее, чем у других, однако ка-

## Генетическая природа темной окраски семян сои

| Генотип                                                   | Фенотип                                                                                                                                                                              |
|-----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| О к р а с к а с е м я н                                   |                                                                                                                                                                                      |
| <i>TR</i>                                                 | Черная (с рыжеватым опушением)                                                                                                                                                       |
| <i>TrO</i>                                                | Коричневая (с рыжеватым опушением)                                                                                                                                                   |
| <i>Tro</i>                                                | Красновато-коричневая (с рыжеватым опушением)                                                                                                                                        |
| <i>tRW<sub>1</sub></i>                                    | Не совсем черная (с серым опушением)                                                                                                                                                 |
| <i>tRw<sub>1</sub></i>                                    | Тускло-желтая (с серым опушением)                                                                                                                                                    |
| <i>tr</i>                                                 | Тускло-желтая (с серым опушением)                                                                                                                                                    |
| Ц в е т   р и с у н к а   н а   к о ж у р е   с е м е н и |                                                                                                                                                                                      |
| <i>I</i>                                                  | Светлый рубчик (интенсивность темного пигмента снижена) или рубчик серого цвета (кожура черного генотипа) или он вообще не выражен (кожура коричневого или грязно-желтого генотипов) |
| <i>i<sup>l</sup></i>                                      | Темный семенной рубчик (темный цвет присутствует лишь в рубчике)                                                                                                                     |
| <i>i<sup>k</sup></i>                                      | Темный цвет сосредоточен кожуры около рубчика, распространяясь примерно на половину семенной кожуры.                                                                                 |
| <i>i</i>                                                  | Вся семенная кожура окрашена в темный цвет                                                                                                                                           |

ковы именно эти условия среды и генетические факторы, вызывающие возникновение мозаичности, выяснить не удалось.

Имеются сведения о наличии трех других генов, влияющих на черную и бурую пигментацию семян. Ген *k* [85, 119] вызывает тусклую окраску аналогично гену *i<sup>k</sup>*. Ген *M* [85] определяет черные полосы на коричневой семенной оболочке. Ген *Fl* [81] обуславливает бурые пятна на черной семенной оболочке.

У всех товарных сортов сои, за исключением немногих, предназначенных для скашивания на сено и имеющих черные или коричневые (бурые) семена, темная пигментация ограничена семенным рубчиком или совершенно отсутствует, причем эти сорта были отобраны из-за низкой способности к образованию мозаичных пигментированных семян. В товарных сортах сои, выращиваемых в США, представлены почти все цвета семенного рубчика, перечисленные в таблице 2. Из наиболее рас-

пространенных сортов Чиппева, Кларк, Шелби, Форд и Ли имеют черный семенной рубчик ( $i^iTR$ ), Хилл — коричневый ( $i^iTr$ ), Огден и Хокай — не совсем черный ( $i^i tRW_1$ ), Адамс и Блэкхок — тускло-желтый ( $i^i tRw_1$ ), а Линдерин, хотя тоже имеет семенной рубчик тускло-желтого цвета, относится к другому генотипу,  $i^i tr$ . Среди сортов со светлым семенным рубчиком Ричленд (с серым рубчиком) относится к генотипу  $ItRW_1$ , Эрлиана (с желтым) — к  $ITr$ , а Мандарин и Харосой (с желтым) — к генотипу  $Itr$ . В случае, если черная или коричневая окраска отсутствует на всей семенной кожуре или на ее части, семена имеют светло-желтую или светло-зеленую окраску в зависимости от пары генов Gg. Терао [123] первым показал, что зеленая окраска семенной кожуры ( $G$ ) доминирует над желтой ( $g$ ) и является моногенной, т. е. этот признак определяется одним геном. Большинство сортов сои, выращиваемых для получения зерна, имеет желтые семена, и лишь немногие, такие как Огден, обладают светло-зеленой семенной кожурой, обусловленной геном  $G$ . Этот тип является нежелательным для ряда производств, связанных с переработкой семян. До наступления спелости семядоли сои имеют зеленый цвет, но при созревании растения у большинства сортов они желтеют. Однако у небольшого числа форм семядоли остаются зелеными и у зрелых семян. У них семенная кожура, листья, стебли и бобы не желтеют при созревании, как это обычно происходит у большинства сортов сои. Работы Терао [123], Вудворта [133] и Оуэна [91] показали, что существует два типа зеленых семядолей. Один из них связан с комплементарным действием двух рецессивных генов ( $d_1d_2$ ), другой контролируется цитоплазматическими факторами. Зеленая окраска семядолей придает некоторым продуктам, изготовляемым из сои, нежелательный вид, в связи с чем такие сорта в США на семена не выращиваются.

## ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЯ

### Тип опушения

Между сортами сои существуют значительные различия в интенсивности, густоте и расположении опушения, что позволяет провести генетический анализ. Большинство сортов, культивируемых в США, имеет прямостоя-

чее (или торчащее) опушение, и лишь для небольшого числа сортов, выращиваемых в южных штатах, [28] и для большого числа азиатских сортов, особенно из Японии, характерно прижатое опушение. У растений этого типа волоски в различной степени прижаты почти к самой поверхности листа, за исключением небольшого числа прямостоячих волосков, расположенных на главных жилках. На всей остальной поверхности растения волоски прижаты менее, чем на листьях. Как показал Карасава [61], работавший с одной дикой формой, отличавшейся прижатым опушением, и Тинг [125], изучавший культурный сорт сои с прижатым опушением, такой тип опушения обуславливается единственным доминантным геном ( $A$ ).

Некоторые сорта в Японии вообще лишены опушения. Нагаи и Санто [85], работавшие с явно выраженной мутантной формой такого типа, установили, что ее наследственность контролируется одной парой генов ( $P_1p_1$ ), причем отсутствие опушения является доминантным признаком. Такой тип наследственности был установлен также Стюартом и Вентцем [116], использовавшими в своей работе неопушенный японский сорт. Помимо этого, Стюарт и Вентц обнаружили рецессивный мутант ( $p_2$ ), продуцирующий неопушенные растения. Однако этот тип лучше характеризовать как малоопушенный из-за наличия у принадлежащих к нему форм большого числа коротких и толстых волосков. Имеются данные [150], что неопушенные формы этого типа устойчивы к повреждению жучком-точильщиком (*Laspeyresia glycinivorella*). Неопушенные сорта в промышленном масштабе никогда не выращивались в США. Они очень сильно поражаются картофельной цикадкой (*Empoasca fabae*).

У растений другого характерного типа опушение прижатое, изогнутое и завитое, опадающее при созревании растений. Уильямс [150] установил, что процесс наследования у принадлежащих к этому типу форм (с прижатым опушением) является моногенным, а гетерозигота по виду — промежуточной. Этот тип опушения встречается у некоторых сортов из Японии и Кореи. В США такие сорта сильно страдают от картофельной цикадки.

Тинг [125] установил, что наследование того или иного типа окончания волосков также является моногенным, причем фактор, обуславливающий заостренное опушение ( $Bl$ ), явно доминирует над фактором, ответственным

за притупленную форму (*bl*). По сообщению Грабе [28], для большинства сортов США характерно опушение с притупленным окончанием, но немногие сорта, такие как Кингва, Ларедо и Мидвест, имеют заостренные концы волосков.

### Форма листа

У немногих сортов японского происхождения лист состоит из пяти листочков, причем дополнительные листочки находятся у основания боковых листочков<sup>1</sup>. По данным Такахаши и Фукуямы [121], появление таких листьев обусловлено одним доминантным геном (*X*). У некоторых сортов из Азии количество узких и длинных листочков превышает количество нормальных. Во втором поколении от скрещивания ( $F_2$ ) эти исследователи нашли следующее соотношение для листочков: 1 широкий : 2 промежуточных : 1 узкий, а Вудворт [155, 156] дал название соответствующему гену *Na na*. Повышенное число семян в бобе, по-видимому, коррелирует с признаком узкого листочка, и часто большое число четырехсеменных бобов находят на растении с узкими листочками. Такахаши [123] предположил, что изменения формы листа и количества семян в бобе связаны с различными генами, и представил доказательства тесной связи последних. Он, однако, не пытался доказать существование двух пар генов и предположил, что корреляция между повышенным числом семян в бобе и узкой формой листочка является скорее плейотропным эффектом одного и того же гена.

Обнаружен один тип сои с овальными листочками. По мнению Доминго [16], этот признак обусловлен одним рецессивным геном, обозначенным *o* (этот ген не тождествен гену *o*, который контролирует красновато-коричневую окраску семенной кожуры). В этом случае характерная форма листа также связана с количеством семян в бобе, но уже с низким их числом. Доминго показал тесную связь между особенностями листа и боба, однако оставил нерешенным вопрос относительно того, определяются ли эти признаки одним и тем же геном или разными. По-видимому, до тех пор пока не будет доказано

---

<sup>1</sup> И в Японии такие формы встречаются очень редко, они не характерны для вида культурной сои. — *Прим. ред.*

существование двух отдельных пар генов, взаимозависимость этих признаков нужно рассматривать как результат плеiotропного действия одной пары генов.

### Тип стебля и созревание

Сорта с четко выраженным окончанием главного стебля чаще всего встречаются в южных штатах США (таковы, например, Хилл, Худ, Ли и Огден) и в Японии. В то же время многие сорта из Маньчжурии и из северных штатов США обычно имеют неясно выраженный, суживающийся к верхушке главный стебель. Вудворт [155, 156] сообщил, что это различие при скрещивании между собой сорта Пекин с ясно выраженным окончанием главного стебля и сорта Иллини, характеризующегося суживающимся вверху главным стеблем, контролируется одной парой генов (*Dt dt*), причем доминирующим является тонкий или суживающийся вверху стебель.

Другой признак, проявляющийся у многих сортов, выращиваемых в южных штатах, заключается в характерном расположении цветов. В то время как соцветия у сортов из южных штатов располагаются в многоцветковой кисти, у большинства северных сортов бобы сидячие или почти сидячие, т. е. кисти малоцветковые. Ван-Схайк и Пробст [128] считают, что многоцветковость контролируется геном *Se*, доминирующим над геном *se*, который определяет сидячие малоцветковые кисти. Они полагают также, что на длину цветочной кисти значительное влияние оказывают модифицирующие гены и условия среды.

Нагаи [84] сообщает, что различия в типе ветвления, будет ли оно расходящимся в стороны (широким) или сжатым и прямым, определяются одним геном, причем доминирует первый тип ветвления. Мацуура [77] обозначил этот ген символами *Sp, sp*.

Время от времени в Японии обнаруживают аномальные формы сои с фасцированными стеблями. Нагаи [84] и Такаги [119] считают, что фасциация обусловливается одним рецессивным геном, позднее названным Вудвортом [155, 156] геном *f*. Вудворт [154] обнаружил популяцию сои, расщепляющуюся на два совершенно различных типа. Как оказалось, высокий, пышный и поздно созревающий тип контролировался доминантным геном (*S*), а низкорослый компактный и раннеспелый тип — рецессивным аллелем (*s*).

Оуэн [92] установил, что время созревания обнаруживает определенную корреляцию с цветом опушения и этому фактору созревания присвоил символы *Ee*. Вполне возможно, что это те же факторы (*Ss*), которые описал Вудворт. Изучая процесс созревания расщепляющегося потомства от нескольких гибридов, Синг и Андерсон [111] доказали существование немногих основных и нескольких побочных генов. Они сообщают о доминировании у одних гибридов раннеспелости, у других позднеспелости и о полном отсутствии всякого доминирования у третьих.

### Другие особенности растений и семян

Лишь у немногих сортов сои листья на растении сохраняются в течение более длительного периода, чем обычно; при этом перед опадением листья отмирают и высыхают. Замедленное опадение считается положительным признаком у сортов, предназначенных для скашивания на сено, поскольку в этом случае снижаются потери вегетативной массы. Такой особенностью обладают кормовые сорта Кингва и Висконсинская черная. Согласно Пробсту [102], более позднее опадение листьев обусловлено одним рецессивным геном *ab*.

Сорта сои заметно различаются также по склонности их бобов к растрескиванию створок и к осыпанию семян. Большинство ныне широко возделываемых сортов было отобрано по принципу высокой устойчивости к растрескиванию зрелых бобов. Установлено, что большое влияние на растрескивание бобов оказывают две пары факторов. По мнению Нагаи [84], факторы, ответственные за растрескивание бобов (*Sh*<sub>2</sub>) дикой сои, по-видимому, доминируют над факторами (*sh*<sub>2</sub>), обуславливающими устойчивость японского сорта Курадаицу. Морзе и Картер [81] показали, что факторы *Sh*<sub>1</sub>, обуславливающие устойчивость к растрескиванию створок бобов у сорта Р. I. 22876, доминируют над факторами *sh*<sub>1</sub>, вызывающими растрескивание у сорта Медум грин.

Как сообщает Оуэн [94], один рецессивный ген (*n*) вызывает недоразвитие у семенного рубчика разделительного слоя. Таким образом, у растений этого типа часть плодоножек остается соединенной с семенем, когда семена уже отделились от створок боба. Семена с таким признаком часто встречаются у сортов, полученных из Европы,

а у других наблюдаются редко. Дикая соя и немногие черно- или бурсеменные сенокосные (кормовые) сорта имеют на семенной коже толстый слой пушка. Согласно Вудворту [155, 156], развитие этого признака обусловлено тремя доминантными генами ( $B_1B_2B_3$ ). Некоторые черно- и бурсеменные сорта сои имеют на боках семени характерный рисунок в виде борозд или трещин на поверхности семенной кожуры. Это растрескивание совершенно отлично от спорадически наблюдающегося при неблагоприятных условиях нарушения целостности кожуры и от растрескивания, которое почти постоянно встречается на однородно окрашенной тускло-желтой или не совсем черной семенной коже. Согласно Нагаи [84], оно обусловлено двумя комплементарными генами— $C_1$  и  $C_2$ . По-видимому, это те же самые гены, которые Лиу [72] обозначил как  $de_3de_4$ . Подобная обратная картина доминирования может быть обусловлена иной классификацией стандартов или различными условиями выращивания.

### УСТОЙЧИВОСТЬ К БОЛЕЗНЯМ

Известно, что между сортами сои существуют различия в устойчивости к ряду болезней. Однако генетическая основа устойчивости и восприимчивости установлена только в отношении пяти заболеваний. Гиземан [26] изучил чувствительность расщепляющихся популяций сои к трем расам, вызывающим ложномучнистую росу (*Peronospora manshurica*), и для объяснения довольно сложных результатов, которые он получил, предположил существование системы из трех пар генов ( $Mi_1mi_1$   $Mi_2mi_2$  и  $Mi_R mi_R$ ).

Наследование устойчивости к бактериальной пузырчатости листьев (*Xanthomonas phaseoli* var *sojensis*), обнаруженное у сорта CNS, по мнению Хартвига и Лемана [45], а также Фистера [20], обусловлено одним рецессивным геном. Признак устойчивости, обусловленный этим геном, широко используется в селекции, и в настоящее время он присутствует в большинстве товарных сортов, выращиваемых в южной части США. Это приносит большую экономическую пользу, предотвращая снижение урожая от бактериальной пузырчатости.

Этхау и Пробст [4, 104] показали, что устойчивость к кольцевой пятнистости (*Cercospora soja*) контролируется одним доминантным геном  $Cs$ .

Довольно широко распространены сорта, обладающие высокой устойчивостью к фитофторозной гнили (*Phytophthora megasperma* var. *sojae*). К ним, в частности, относятся Блэкхок, Мукден, Иллини и Арксой. Большинство же товарных сортов восприимчиво к этому заболеванию, причем в полевых условиях наблюдается постепенная градация сортов от высоковосприимчивых до высокоустойчивых. Бернард с сотр. [7], а также Смит и Шмитхеннер [113] считают, что высокий уровень устойчивости обусловлен одним основным доминантным геном (*Ps*). Устойчивость к соевой кистозной нематодe (*Heterodera glycines*) сорта Пекин, согласно Колдуэллу с сотр. [12], обусловлена комплементарным действием трех рецессивных генов (*rhg<sub>1</sub>rhg<sub>2</sub>rhg<sub>3</sub>*).

### ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Уильямс и Линч [152] нашли мутант сои, устойчивый к заражению клубеньковой бактерией (*Rhizobium japonicum*). По их мнению, неспособность к образованию корневых клубеньков наследуется как простой рецессивный признак, который контролируется фактором *no*.

Вайс [140] нашел линию сои, которая обнаруживает резкие симптомы хлороза при небольшом снижении уровня усвояемого железа. Этот признак обусловлен одним рецессивным геном, которому Вайс дал название *fe*.

### НАРУШЕНИЯ

#### Хлорофильная недостаточность

Предполагается наличие серии из 11 различных локусов, влияющих на образование хлорофилла, которым соответственно присвоены наименования от *y<sub>1</sub>* до *y<sub>11</sub>*. Гены *y<sub>1</sub>*, *y<sub>4</sub>*, *y<sub>5</sub>*, *y<sub>6</sub>*, *y<sub>9</sub>* и *y<sub>10</sub>* относятся к типу рецессивных, возможно, мутантных и на разных стадиях жизненного цикла растения вызывают недостаточное (в различной степени и форме) образование хлорофилла. Эта недостаточность в той или иной степени снижает жизнеспособность растения, но ни один из этих генов не вызывает гибели или стерильности растения. Недостаточность хлорофилла, описанная Нагаи [84], Такаги [119] и Терао и Накатоми [124], в расщепляющихся популяциях, проявляющаяся примерно у одной шестнадцатой части растений, представляет, по-видимому, явление того же порядка. Проро-

стки вначале имеют нормальный вид, но по мере роста постепенно желтеют. Морзе и Картер [81] присвоили этому типу факторов символы  $y_2y_3$ . Однако Терао и Накатоми [124] показали, что один из двух генов, обуславливающих этот признак, является геном  $g$ , поэтому в таблице 1 вместо символа  $y_2$  используется символ  $g$ . По-видимому,  $y_3$  является довольно обычным геном для сортов с зелеными семенами, поскольку о нем часто появляются сообщения.

О другом примере хлорофильной недостаточности, обусловленной двумя комплементарными генами ( $y_7y_8$ ), сообщил Уильямс [150]. В этом случае у проростков хлорофилл образовывался в недостаточном количестве, но уже на ранних стадиях развития растения становились зелеными. Происхождение этого типа недостаточности неизвестно. Мутантный ген  $y_{11}$ , согласно данным Уэбера и Вайса [139], в гомозиготном состоянии является летальным, а из гетерозиготы развивается желто-зеленое растение. Таким образом, при одном локусе образовывались проростки трех различных фенотипов в отношении 1 : 2 : 1. Жизнеспособные типы  $Y_{11}Y_{11}$  и  $Y_{11}y_{11}$  заметно выделяются вплоть до созревания растений.

Как сообщает Вудворт [155, 156], мутантный ген  $v_1$  вызывает очень различную окраску листьев в пределах одного растения — обычную зеленую и очень светлую. Такая пестрота особенно заметна на стадии тройчатого листа, а затем ее интенсивность ослабевает.

### Карликовость и стерильность

Согласно сообщениям, к этой категории признаков имеют отношение три рецессивные генные мутации. Ген  $dj$ , о котором сообщает Стьюарт [114], вызывает образование очень маленьких светло-зеленых растений с небольшим количеством бобов, а ген  $st$  [95] обуславливает формирование стерильных, но нормально развитых растений. Ген  $pt$ , о котором сообщает Пробст [102], вызывает образование очень маленьких стерильных растений со сморщенными листьями.

### СЦЕПЛЕНИЕ ГЕНОВ

Случаи сцепления генов, найденные у сои, перечислены в таблице 3, где приводятся также литературные источники. К четвертой группе сцепления Вудворт и

Уильямс [158] отнесли кажущееся сцепление между генами, ответственными за слабую опушенность ( $p_2$ ), и генами, определяющими дефективность семенной кожуры. Более поздние данные (Уильямс, персональное сообщение) указывают скорее на существование одного гена с плейотропным действием. Вудворт и Уильямс [158] указывают на сцепление между генами  $Tt$  и  $D_2d_2$ , а также  $Mm$  и  $Oo$ , но дополнительные данные свидетельствуют о том, что в обоих случаях имеются независимые гены.

Т а б л и ц а 3

Сцепление генов у сои

| Группа сцепления, № | Сцепленные гены | Кроссинговер, % | Литературный источник |
|---------------------|-----------------|-----------------|-----------------------|
| 1                   | $Tt$ и $Ee$     | 6               | [92]                  |
| 2                   | $P_1p_1$ и $Mm$ | 18              | [85]                  |
| 2                   | $P_1p_1$ и $Rr$ | 12              | [92]                  |
| 3                   | $D_1d_1$ и $Gg$ | 13              | [153]                 |
| 3                   | $D_1d_1$ и $Gg$ | 13              | [91]                  |
| 3                   | $D_1d_1$ и $Gg$ | 13              | [158]                 |
| 5                   | $Dtdt$ и $Ll$   | 36              | [125]                 |

## ГЕНЕТИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Понимание генетической изменчивости важных признаков какого-либо вида необходимо для правильного выбора и эффективного использования методов селекции. Последние работы, проведенные на сое, были направлены в сторону качественной и количественной оценки генетической изменчивости важных признаков.

### СЦЕПЛЕНИЕ ГЕНОВ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИХ КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ

Мало или ничего не известно о распределении в хромосомах сои генов, обусловливающих количественные признаки. Если, однако, предположить, что гены, обусловливающие тот или иной признак, распределены случайно между 20 парами хромосом, то естественно поставить вопрос: будет ли возникающая в результате внутрихромосомной рекомбинации изменчивость заметно влиять на общую генетическую изменчивость? Ограничения в

рекомбинации генов в данной хромосоме, обусловленные сцеплением, не вызывают сомнения, однако возникает вопрос: а не будет ли большое число генов, определяющих данный признак и распределение этих генов среди ряда хромосом, указывать на то, что внутрихромосомные рекомбинации можно не принимать в расчет? Как показал недавно Хэнсон (персональное сообщение), средняя частота рекомбинаций на всю длину хромосомной карты у таких видов, как соя, по существу обратно пропорциональна числу хромосом. В связи с этим он считает, что у сои влияние сцепления на величину генетической дисперсии ничтожно, но оно может быть значительным для видов с небольшим количеством хромосом. Надо отметить, однако, что этот вывод необязателен для некоторых специфических комбинаций. Оценки генотипической вариации основаны на средних данных, и даже при незначительном искажении в результате сцепления генов они могут свидетельствовать о том, что образование желаемой или необходимой специфической рекомбинации в некоторых случаях очень затрудняется наличием групп сцепления.

Как показал Хэнсон [82], ненарушенные группы сцепления генов, возникающие в результате мейотического деления, имеют значительный размер. Он указал, что эти группы особенно велики в случае скрещивания двух сортов с целью рекомбинации желаемых генов каждого из них. В селекции большинство скрещиваний проводится для того, чтобы получить рекомбинации родительских генов, причем сцепление несомненно препятствует полной рекомбинации. Обычные скрещивания двух форм самоопыляющихся видов, таких как соя, и отбор гибридов в разных поколениях способствуют тому, что ограничения генетической рекомбинации, обусловленные сцеплением, будут максимальными.

При теоретическом рассмотрении вопроса о влиянии искусственного скрещивания на разрыв групп сцепления Хэнсон [33] показал, что основные разрывы можно ожидать после первых 4—5 повторных скрещиваний.

Хэнсон рассматривает также вопрос о влиянии повторных скрещиваний (имеются в виду повторные скрещивания между отобранными растениями  $F_2$ ,  $F_3$  и  $F_4$ . — *Ред.*) на нарушение родительских групп сцепления и показал, что степень сцепления уменьшается по мере увеличения количества повторных скрещиваний внутри поколения.

Поэтому исследователь считает, что в схему селекционного процесса сои и других самоопыляющихся видов необходимо включить по крайней мере одно повторное скрещивание гибридов (с нужными признаками. — *Ред.*), а еще лучше три или четыре, причем необходимо использовать хотя бы четыре родителя для того, чтобы создать сложную популяцию. Работы Хэнсона [32, 33, 34, 35] с очевидностью показали, что методы, рекомендованные в руководствах по количественной генетике и в исследованиях по селекции сои, мало пригодны для разрыва родительских групп сцепления у сои.

Гейтс и сотр. [25] использовали варианты и ковариансы в потомстве от второго до седьмого поколения гибрида от скрещивания сортов сои Адамс и Хокай, чтобы определить группы сцепления генов, затрагивающих восемь количественных признаков. На основании полученных результатов авторы делают вывод, что сцепление оказывает значительное влияние на время цветения, высоту растений и урожайность, но не сказывается на фазе созревания, продолжительности периода от начала цветения до созревания, весе семян, содержании масла и полеглости. Сцепление, оцениваемое между аддитивными компонентами генетических вариантов, было обнаружено по всем трем признакам, в то время как сцепление вариантов доминирования было установлено только в отношении высоты растений. Однако не исключено, что выводы авторов основывались на данных, являющихся результатом влияния специфических для этого опыта условий выращивания, что затушевывало влияние наследственных факторов и года.

Данные, касающиеся ограничений нужных комбинаций признаков, вызываемых сцеплением, довольно противоречивы, но они могут быть полезны при выборе родительских форм. Независимо от того, является ли сцепление наследуемых признаков полным или ограниченным, скрещивание более двух исходных родительских форм, по мнению Хэнсона [35], является положительным фактом. По-видимому, такой метод может дать большой эффект. Использование более двух родительских форм в скрещивании явно увеличивает наследственное разнообразие гибридов в потомстве, а повторная гибридизация в одном или более поколениях до выделения гомозиготных линий расширяет возможности хромосомных рекомбинаций и нарушения родительских групп сцепления. Независимо

от того, является ли такое нарушение необходимой частью метода или нет, можно довольно уверенно сказать, что этот процесс следует рассматривать как положительный. Для такой системы скрещиваний совершенно очевидна важность тщательного выбора и оценки больших гибридных популяций и рационализации методов этих оценок.

## ТИПЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

### Свойства первого поколения

Сравнение гибридов  $F_1$  с их родителями является удобным методом получения сведений о действии гена при изучении свойств гибридной популяции. Аддитивное действие генов настолько определено, что предполагаемое в  $F_1$  доминирование одного из родителей должно быть обусловлено каким-то иным типом действия гена, чем аддитивное. Принимая во внимание сложные взаимосвязи между признаками у сои и особенно между созреванием и какими-либо другими, такое представление об аддитивном действии генов можно считать до некоторой степени упрощенным. И все же превосходство растений первого поколения над лучшим родителем обычно расценивают как указание на существование какого-то иного типа действия гена в дополнение к аддитивному.

Данные по поведению первого поколения гибридов и их родителей для сои ограничены. Вентц и Стюарт [144], Фитч [130] и Вудворт [156] в первом поколении отмечали значительное усиление (гетерозис) в сравнении с лучшим родителем таких признаков, как урожайность и рост растений. Однако в отношении размера семян гетерозис наблюдался очень редко. Из 15 особей первого поколения, исследованных Фитчем, 11 зацвели в то же время, когда зацвевал более поздний из родителей, или даже позже. Вайс и др. [142] провели оценку 17 гибридов в вегетационном домике и в поле. Среди растений первого поколения лишь у девяти особей в полевых условиях и десяти — в вегетационном домике урожай семян оказался значительно выше урожая самого высокоурожайного родителя. Вместе с тем наблюдались заметные различия в поведении гибридов первого поколения при указанных условиях выращивания. Урожай в первом поколении в вегетационном домике превышал в среднем на 32, а в

поле на 14% урожай более продуктивного родителя. Созревание растений первого поколения оказывалось промежуточным между созреванием обоих родителей. Калтон [60] провел сравнение четырех комбинаций первого поколения с их родителями в течение двух лет, причем в одном году наблюдал гетерозис у гибридов всех четырех комбинаций, а в другом — только у двух. Формы первого поколения варьировали и по времени созревания и по высоте от промежуточных до более поздних и более высоких, чем самый поздний и самый высокий родитель. Уэбер (персональное сообщение) провел оценку многочисленного потомства первого поколения гибридов в сравнении с их родительскими формами. Только урожай семян обнаруживал гетерозис; в среднем продуктивность гибридов была на 14% выше лучшего родителя и колебалась в пределах от величины на 39% меньшей, чем урожай продуктивного родителя, до уровня, превышающего его на 90%.

Леффель и Вайс [70] исследовали все 45 комбинаций диаллельных скрещиваний десяти сортов и изучили сочетание родительских признаков у гибридов первого поколения с помощью общепринятого анализа вариантов и анализов комбинационной способности у диаллельных гибридов. По данным этих авторов, все три анализа дают сходные результаты при выявлении форм с новым сочетанием признаков в первом поколении. В своих опытах они часто наблюдали переход от полной доминантности к сверхдоминированию в отношении урожая и высоты растений, слабую частичную доминантность по содержанию масла и размеру семян и отсутствие или очень слабое доминирование в отношении времени начала цветения, времени созревания, продолжительности периода от начала цветения до созревания, содержания белка и качества семян. Вместе с тем Леффель и Вайс обращают внимание на то, что ни один из анализов, использованных для разграничения аллельных и неаллельных взаимодействий, нельзя было считать вполне достоверным.

Урожайность и высота растений были единственными признаками, которые обнаруживали в этих опытах значительный гетерозис или превосходство первого поколения над более продуктивным родителем. Линии, обозначенные как 1, 2 и 3, оказались самыми ранними, низкорослыми и низкоурожайными. Из десяти исходных родительских линий, линии 1, 2 и 3 были включены в 14 ком-

бинаций  $F_1$  и в 13 обнаружили значительный гетерозис по урожайности, а в 7 (из 10) комбинациях — гетерозис по высоте растений. Наиболее высокоурожайная линия не включалась ни в одну из комбинаций  $F_1$ , обнаруживающих значительный гетерозис по урожайности, а наиболее рослая линия включалась только в одну комбинацию  $F_1$ , гетерозисную по высоте растений. Оценки общей комбинационной способности были низкими для трех наиболее низкоурожайных линий, а оценки специфической комбинационной способности — высокими. Наоборот, для двух наиболее высокоурожайных линий оценки общей комбинационной способности оказались высокими, а специфической комбинационной способности — низкими. Хотя созревание у всех растений первого поколения было в общем промежуточным по срокам между обоими родителями, его, по-видимому, следует включить в характеристику гетерозиса в отношении урожайности и высоты, так как все три признака положительно коррелировали друг с другом. Однако толкование опытов по генетике и селекции особенно затруднительно вследствие изменчивости времени созревания в зависимости от внешней среды при проведении опытов в естественных условиях, которые благоприятствуют проявлению у расщепляющегося потомства признаков раннего или позднего созревания. Условия среды могут способствовать проявлению промежуточного признака у растений  $F_1$ , полученных от скрещивания раннеспелого и позднеспелого родителей, особенно если разница в сроках их созревания довольно ощутима.

Семена первого поколения получить нелегко, и все исследования, касающиеся  $F_1$ , были проведены на разреженных посевах в одних и тех же условиях. Брим и Кокерхэм [9] недавно провели единственный в своем роде эксперимент по выявлению признаков у популяций первого поколения. В течение двух лет они высевали в двух различных местах потомство двух комбинаций. Среднее проявление признаков у растений первого поколения обеих комбинаций было значительно выше, чем у двух родителей. Гибриды  $F_1$  одной популяции показывали значительное увеличение в урожайности, высоте и весе необмолоченного растения по сравнению с более продуктивным из родителей; гибриды другой популяции превосходили его только по урожайности. Интересно отметить, что по сравнению с родителями у гибридов наблюдалось значи-

тельное изменение в сроках созревания, которое в одной комбинации сохранялось включительно до пятого поколения, а в другой — до четвертого. Степень проявления признаков в первом поколении отклонялась с достаточным постоянством как от среднего между двумя родителями, так и от данных родителя, у которого изучаемые признаки были выражены сильнее. Особенно это относилось к высоте растений и урожайности, что позволяет предполагать, помимо чисто аддитивного, наличие какого-то еще иного действия генов. Так, известно, что помимо возможного действия времени созревания растения, на длину стебля оказывают влияние еще три гена, *Ss*, *Dt dt* и *Se se*. Ген *Ss*, по-видимому, действует на высоту опосредованно, влияя прежде всего на созревание. Известно, что эти три гена каким-то образом взаимодействуют друг с другом. Остальные видимые взаимодействия генетически не были обоснованы. С другой стороны, обычное отсутствие гетерозиса у тех признаков, на которые время созревания влияет сравнительно мало (размер семени, содержание масла и содержание белка), служит дополнительным свидетельством того, что созревание может являться существенным фактором при оценке гетерозиса по высоте и урожайности растений.

### Расщепление признаков в потомстве гибридов

Чтобы выяснить взаимоотношения компонентов фенотипической вариации и ковариации с генотипическими вариантами и ковариантами, Хорнер и Уэбер [49] использовали данные по созреванию нескольких поколений (от  $F_2$  до  $F_7$ ), полученных от скрещивания сортов сои Адамс и Хокай. Они нашли, что обычная аддитивная модель объясняет 96% изменчивости среди компонентов генотипических вариации и ковариации. Гейтс с сотр. [25] анализировали аддитивную генетическую вариацию для семи кумулятивных признаков (время цветения, период от цветения до созревания, высота, полегаетость, урожай семян, вес семени и содержание масла) на том же самом генетическом материале и установили у сои преобладание аддитивной генетической вариации для количественно наследуемых признаков.

Упомянутые Леффелем и Вайсом [70] 45 диаллельных скрещиваний были изучены Леффелем и Хэнсоном [69] в

$F_2$  и  $F_3$ . Оба поколения целиком подвергались оценке в двух или трех местах произрастания в течение двух лет, а  $F_3$  далее исследовалось путем оценки признаков потомства от 80 выбранных случайно растений поколения  $F_2$  (семьи  $F_3$ ). Семьи  $F_3$  изучались в двух местах произрастания в течение двух лет, причем в каждом месте выращивания и году оценке подвергался дополнительный образец, состоящий из 20 скрещиваний от каждой семьи  $F_3$ . Общее влияние родителей особенно заметно оказывалось на урожай семян гибридов, размере семян и времени созревания, а специфическое воздействие было сравнительно большим только в отношении срока созревания и высоты растений. При анализе диаллельных скрещиваний установлена значительная доминантность в отношении урожая семян, их размера и качества, созревания растений, их высоты и полегаемости, причем оценки для доминантного компонента варианты часто превосходили оценку аддитивного компонента. В отношении процентного содержания масла и белка были установлены значительные неаллельные взаимодействия. Авторы предполагают, что неравномерное проявление тех или иных признаков у отдельных особей гетерогенной популяции или субъективный подход к оценке спелости, высоты и полегаемости может привести к переоценке доминантности.

Необходимо отметить две особенности данных, полученных Леффелем и Хэнсоном [69]. Во-первых, специфическое влияние исходных форм на созревание и высоту прослеживалось в семьях  $F_3$  и не было установлено с помощью анализа данных первого поколения [70]. Во-вторых, время созревания довольно тесно коррелировало с высотой растений и с урожаем во всех поколениях, за исключением  $F_1$ . Брим и Кокерхэм [9] провели двухлетний опыт в двух различных местах по оценке признаков поколений с  $F_1$  по  $F_5$  от двух гибридов сои и потомства, полученного от скрещивания случайно выбранных пар из семей  $F_3$  от каждой комбинации. Они получили по десяти оценок компонентов варианты и ковариансы для каждого из девяти количественных признаков — период плодоношения, созревание, высота, устойчивость к полеганию, вес до обмолота, средний вес семени, измеряемый весом 200 семян в граммах, урожай, процентное содержание масла и белка — и использовали эти значения для шести различных генетических моделей, демонстрирующих (в отдельности или в сочетаниях) аддитивный, доминантный

и эпистатический эффект (эффект от взаимодействия двух генов с аддитивным действием). Они получили такие результаты, которые могли бы иметь место при отсутствии доминантности или вариантов, выражающих эффект эпистаза; в связи с этим исследователи делают заключение, что аддитивная вариация является важнейшим компонентом вариации для этих девяти признаков. Они подчеркивают далее, что так как генотипическая вариация совершенно аддитивна, средняя оценка измерения признака у популяции должна быть одной и той же в различных поколениях при инбридинге. Однако в действительности средняя величина некоторых признаков варьирует по поколениям, причем в одних случаях она усиливается с увеличением числа поколений, а в других ослабляется. Эти изменения не были сколько-нибудь значительными или стойкими, но они служат определенным свидетельством неаддитивного действия генов.

Хэнсон и Уэбер [38] указывают на целый ряд трудностей, встречающихся при классификации наследственной изменчивости самоопыляющихся видов, и в общих чертах намечают метод анализа, основанный на проявлении признаков у гомозиготных линий. Используя тот же самый исходный материал, с которым работали Хорнер и Уэбер [49] и Гейтс с сотр. [25], они получили оценки существенных аддитивных компонентов (факторов), ответственных за созревание, высоту растений, вес семени, процентное содержание масла (уровень существенности 0,10) и полегаемость, то есть занимались изучением тех признаков, которые по сравнению с урожайностью считаются более отзывчивыми на отбор. Исследователями была получена значимая оценка компонента, контролирующего процентное содержание масла и полученного от комбинации генов с кумулятивным (аддитивным) действием, а также доказательства того, что эпистатическая изменчивость может оказывать важное влияние на урожай. В своей работе Хэнсон и Уэбер приводят четыре серьезных довода в пользу предложенного ими анализа гомозиготных линий: 1) такой подход расширяет представление об общей генотипической изменчивости при ее анализе у самоопыляющегося потомства и позволяет расширить представление о роли генотипической изменчивости, не ограничивая ее частотой гена, равной 0,5; 2) генетические параметры отражают особенности наследственной изменчивости самоопыляющихся видов; 3) описана

роль локуса в свете влияния замены гомозиготной пары аллелей в популяции, что позволяет оценить генотипическую вариансу и дать ее биологическую интерпретацию; 4) такое детальное изучение генотипической изменчивости требует использования хорошо развитого потомства от одного растения, которое не испытывает конкуренции, часто затемняющей толкование генетической изменчивости большинства количественных признаков у самоопыляющихся видов.

Приведенные в литературе оценки генотипической изменчивости сои часто плохо согласуются друг с другом. Эти расхождения могут быть результатом различий использованных аналитических методов, генетического материала, условий среды, способа отбора проб и комбинаций этих и других факторов. Это положение дел правильно подытожено Хэнсоном и Уэбером [38], которые указывают, что «только тогда, когда было накоплено достаточно данных относительно генотипической изменчивости признаков у сои, можно было сделать окончательные выводы относительно роли генотипической изменчивости». Однако сейчас важность аддитивной генотипической вариансы для сои, по-видимому, можно считать достаточно установленной, и главным нерешенным вопросом является выяснение роли неаддитивного действия.

Для того чтобы сделать окончательные выводы, необходима дальнейшая работа по уточнению типа действия генов у сои. Данные, касающиеся аддитивного действия генов, указывают, что по крайней мере одно повторное скрещивание гибридов между собой вполне может заметить интенсивный отбор среди потомства первичного скрещивания. Такие рекомбинации обычно увеличивают шансы накопления генов с кумулятивным действием в заданном направлении. Использование более широкой наследственной основы в гибридах также диктуется предположением о важности эпистатической вариансы в некоторых случаях и потребностью использования большего генотипического разнообразия даже в том случае, когда гены обладают в основном аддитивным действием. Частое проявление гетерозиса в первом поколении и некоторые определения доминантной вариансы позволяют предполагать, что в ряде случаев доминирование может усложнять оценку признаков у особей в ранних поколениях расщепляющейся популяции.

## НАСЛЕДУЕМОСТЬ ПРИЗНАКОВ

Наследуемость определяется по-разному, но статистики считают, что наследуемость у сои рассчитывается как отношение оценок генотипической и фенотипической вариации или на основе регрессии родители — потомки. Такие оценки были получены из данных по разным поколениям расщепляющихся популяций и в разных условиях внешней среды. Поэтому при осмысленном сравнении опубликованных оценок необходимо обращать внимание на изучаемый материал и на использованные методы.

Хэнсон [39] недавно подверг детальному анализу различные аспекты наследуемости и рассмотрел трудности, вытекающие из различий в способе размножения и выборе единицы объекта отбора. Во втором случае трудности возникают в связи с использованием применительно к растениям положений наследуемости, первоначально разработанных на животных. Были представлены серьезные основания в пользу необходимости нового определения наследуемости, сформулированного так: наследуемость определяется как часть фенотипической изменчивости, условно принятой за единицу, которая может быть передана потомству (или сеянцам), или, с точки зрения селекции, это часть селекционного дифференциала, которая может быть достигнута, когда отбор (селекция) осуществляется на основе какой-либо определенной условной единицы. Чтобы понять наследуемость, исходя из этого определения, необходимо иметь характеристику материала и единицы отбора, к которым относятся те или иные оценки.

Все эти требования не создают особых затруднений для селекционеров, работающих с какой-либо определенной культурой. Например, большинство специалистов по селекции сои в качестве стандартного основания для отбора при работе с соей обычно берут две повторности в пределах двух мест выращивания.

Некоторые из опубликованных в печати оценок наследуемости признаков у сои приведены в таблице 4. В ней указаны единицы отбора, методы анализа и источник сведений, а краткое описание различных методов, относящихся к указанному вопросу, дается в тексте.

Определение наследуемости характерных признаков у растений второго поколения заключается в приравнива-

Оценки наследуемости, %

[illegible]

[illegible]

| Единица отбора и метод анализа                                  | Признак     |        |            |                               |                |           |              |                  |                  | Литературный источник |
|-----------------------------------------------------------------|-------------|--------|------------|-------------------------------|----------------|-----------|--------------|------------------|------------------|-----------------------|
|                                                                 | Урожайность | Высота | Созревание | Дни от цветения до созревания | Время цветения | Вес семян | Полегаемость | Содержание масла | Содержание белка |                       |
| <i>Средний показатель для делянки</i>                           |             |        |            |                               |                |           |              |                  |                  | [75]                  |
| Регрессия $F_4$ по $F_3$                                        | 77          | 91     | 101        | —                             | —              | —         | —            | —                | —                | [5]                   |
| Гибрид 4                                                        | 48          | 64     | 62         | —                             | —              | —         | 17           | —                | —                | [5]                   |
| Гибрид 5                                                        | 53          | 55     | 104        | —                             | —              | —         | 38           | —                | —                | [5]                   |
| Гибрид 6                                                        | 33          | 68     | 111        | —                             | —              | —         | 75           | —                | —                | [5]                   |
| Варианса, семейства                                             | 76          | 89     | 93         | —                             | —              | —         | —            | —                | —                | [75]                  |
| Варианса, линии $F_4$                                           | 67          | 74     | 92         | —                             | —              | —         | —            | —                | —                | [75]                  |
| Варианса, линии $F_3$                                           |             |        |            |                               |                |           |              |                  |                  | [57]                  |
| Гибрид 7                                                        | 25          | 61     | 71         | 77                            | 84             | 68        | 73           | 68               | 39               |                       |
| Гибрид 8                                                        | 40          | 81     | 71         | 43                            | 89             | 92        | 34           | 78               | 83               |                       |
| Варианса, гибрид 1                                              |             |        |            |                               |                |           |              |                  |                  | [39]                  |
| Линии $F_3$                                                     | 40          | 73     | 79         | 60                            | 80             | 46        | 45           | 63               | —                |                       |
| Линии $F_4$                                                     | 53          | 82     | 86         | 71                            | 87             | 58        | 57           | 74               | —                |                       |
| <i>Определения, сделанные на основе действительной прибавки</i> |             |        |            |                               |                |           |              |                  |                  | [39]                  |
| Растения $F_2$                                                  | 12          | 35     | 32         | —                             | —              | 35        | —            | 34               | —                |                       |
| Линии $F_3$                                                     | 22          | 59     | 59         | —                             | —              | 46        | —            | 61               | —                |                       |
| Линии $F_4$                                                     | 40          | 71     | 77         | —                             | —              | 56        | —            | 62               | —                |                       |

нии варианс для растений первого поколения и (или) родителей паратипической вариансе и вычитании их из вариансы растений второго поколения для получения генотипической вариансы. Наследуемость определяется как отношение генотипической вариансы к вариансе второго поколения. При определении наследуемости характерных признаков растений второго поколения с помощью метода регрессии на линии третьего поколения оценки получают в повторных испытаниях, проводимых в том же месте в следующем году.

Методы определения наследуемости отличительных признаков в среднем на делянку очень разнообразны. Определения регрессии в исследованиях Махмуда и Крамера [75] заключались в оценке третьего и четвертого поколений в однолетнем опыте, заложенном в трех повторениях на одном участке. Пытаясь избежать генотипического сдвига, авторы отбирали равные количества семян от каждого из семи растений третьего поколения для получения четвертого поколения. На основании данных этого опыта они пришли к заключению, что при условии контроля за генетическим сдвигом и воздействием факторов внешней среды, по-видимому, нет существенных генетических оснований сомневаться в том, что семьи  $F_3$  могут дать надежную оценку возможного среднего урожая у своего расцепляющегося потомства. Бартли и Уэбер [5] провели изучение  $F_3$  и  $F_4$  в многолетнем опыте, заложенном в двух повторностях в одной местности, как это обычно делается при осуществлении программы отбора. Оценки, полученные этими исследователями, оказались значительно ниже, чем оценки Махмуда и Крамера.

Исследование опытного материала в опытах Бартли и Уэбера сводилось к определению наследуемости разных признаков в виде средних показателей для каждой делянки с помощью дисперсионного анализа. Отличие метода Махмуда и Крамера [75] заключалось в том, что оценку своего материала они проводили только в одном месте и в течении одного года. В то же время Джонсон с сотр. [57] проводили свои испытания в течение нескольких лет и на ряде участков. Хэнсон и Уэбер [39] изучали взаимодействие генотипа со средой путем анализа признаков в поколениях на протяжении ряда лет. Их оценки, основанные на реальном усилении признака, были получены как часть селекционного дифференциала в  $F_5$ ,  $F_6$  и  $F_7$ .

Анализ данных таблицы 4 указывает на трудности, связанные с применением общих концепций наследуемости к растениям. Например, что значит средняя наследуемость различных признаков растений  $F_2$  по сравнению со средней наследуемостью различных признаков поколения  $F_3$ ? Совершенно очевидно, что нельзя просто сравнивать эти различные оценки. Тем не менее из этих данных можно почерпнуть важнейшие сведения. Так, они показывают, что наследуемость признаков, определяющих урожай, менее значительна и менее стойка, чем наследуемость других важных признаков, учитываемых при селекции сои. Оценки таких важных признаков, как высота растений, сроки созревания, содержание масла и белка во всех образцах, являются более стойкими и заметными по величине, чем оценки признаков, определяющих урожай.

Т а б л и ц а 5

*Наследуемость различных признаков*

| Признак                              | Гибрид 7 [57] | Гибрид 8 [57] | 10 гибридов [160] |        | 6 гибридов [128] |        |
|--------------------------------------|---------------|---------------|-------------------|--------|------------------|--------|
|                                      |               |               | среднее           | предел | среднее          | предел |
| Количество веток                     | 38            | 73            | 67                | 33—83  | —                | —      |
| Количество узлов                     | 69            | 64            | 86                | 78—93  | —                | —      |
| Количество узлов с бобами            | 52            | 19            | —                 | —      | —                | —      |
| Длина междоузлий                     | 74            | 72            | —                 | —      | —                | —      |
| Количество бобов на растении         | 22            | 50            | 55                | 36—83  | —                | —      |
| Односеменные бобы, %                 | 35            | 53            | —                 | —      | —                | —      |
| Двусеменные бобы, %                  | 38            | 65            | —                 | —      | —                | —      |
| Трехсеменные бобы, %                 | 69            | 69            | —                 | —      | —                | —      |
| Среднее число семян в бобе           | 60            | 59            | —                 | —      | —                | —      |
| Неразвившиеся семяпочки, %           | 40            | 40            | —                 | —      | —                | —      |
| Число семян на растение              | 19            | 55            | —                 | —      | —                | —      |
| Число семян на 1 узел                | 49            | 64            | —                 | —      | —                | —      |
| Число семяпочек на 1 растение        | 21            | 56            | —                 | —      | —                | —      |
| Количество дней до образования бобов | —             | —             | 74                | 60—86  | —                | —      |
| Удельная плотность семени            | —             | —             | 47                | —7—97  | —                | —      |
| Длина черешка                        | —             | —             | —                 | —      | 72               | 10—98  |
| Число цветков на 1 узел              | —             | —             | —                 | —      | 76               | 29—93  |
| Опадание цветков, %                  | —             | —             | —                 | —      | 59               | 21—80  |

Несмотря на большие трудности, эти различия между определяющими урожай и другими важными признаками постоянно приходится учитывать при селекции. Имеющиеся в литературе данные по наследуемости смешанных признаков приведены в таблице 5.

Данные ван-Схайка и Пробста [128] и Йошино и сотр. [160] относятся к варьированию признаков растений  $F_2$ , определенному с помощью метода дисперсионного анализа, а данные Джонсона и др. [57] касаются признаков семей  $F_3$ .

Показатели наследуемости с генетической точки зрения полезны для оценки тех результатов, которые может дать отбор. Однако лишь немногие из них были использованы именно таким образом. Джонсон и сотр. [57] и Хэнсон и Уэбер [39] оценивали возможную эффективность

Т а б л и ц а 6

*Ожидаемый генетический эффект от отбора лучших 5% линий в образце и средние данные для различных признаков, полученные в двух повторностях в двух различных условиях*

| Признак                              | Гибрид 1 [39]    |       |                                  | Гибрид 7 [57]            |         | Гибрид 8 [57]            |         |
|--------------------------------------|------------------|-------|----------------------------------|--------------------------|---------|--------------------------|---------|
|                                      | ожидаемый эффект |       | прибли-<br>зительная<br>средняя* | ожидае-<br>мый<br>эффект | средняя | ожидае-<br>мый<br>эффект | средняя |
|                                      | $F_3$            | $F_4$ |                                  |                          |         |                          |         |
| Урожайность, ц/га                    | 1,8              | 2,7   | 33,0                             | 0,9                      | 10,1    | 1,4                      | 18,8    |
| Высота растения, см                  | 10,8             | 14,8  | 104,0                            | 10,8                     | 113,3   | 14,0                     | 100,2   |
| Созревание, число дней от 1 сентября | 5,5              | 7,4   | 24,7                             | 3,2                      | 59,7    | 3,9                      | 61,8    |
| Число дней от цветения до созревания | 3,5              | 4,9   | 76,8                             | 5,9                      | 85,3    | 2,4                      | 83,4    |
| Число дней до цветения               | 5,4              | 7,3   | 39,9**                           | 6,4                      | 69,7    | 4,5                      | 67,1    |
| Вес 100 семян, г                     | 0,7              | 1,1   | 17,4                             | 1,2                      | 14,0    | 4,0                      | 20,2    |
| Полегание (оценки от 1 до 5)         | 0,3              | 0,4   | 2,0                              | 1,1                      | 3,2     | 0,3                      | 2,7     |
| Содержание масла, %                  | 0,6              | 0,8   | 21,4                             | 0,7                      | 19,7    | 1,0                      | 19,5    |
| Содержание белка, %                  | —                | —     | —                                | 0,6                      | 42,2    | 1,9                      | 43,7    |

\* Средние для поколений  $F_3$ — $F_7$ .

\*\* Данные, по-видимому, сообщаются в днях после 31 мая, а не от времени посева.

отбора по анализу пяти процентов линий в каждом образце. Их результаты представлены в таблице 6.

Одним из важнейших аспектов наследуемости является прежде всего тщательное количественное определение степени, с которой тот или иной признак при разных условиях закрепляется отбором. Большинство селекционеров-растениеводов хорошо знают о высокой эффективности отбора при селекции растений на какой-то определенный признак, независимо от полученных оценок наследуемости. Так, практический опыт быстро показал бесполезность отбора на урожайность среди растений сои в  $F_2$ , хотя имеются сообщения о некоторых положительных результатах.

На оценки наследуемости различных признаков у растений второго поколения влияют многочисленные трудности, с которыми встречается исследователь при определении генотипа у отдельных особей. Используя растения четырех сортов, Хинсон и Хэнсон [48] показали, что лишь при посеве на расстоянии 80 см растения всех сортов не испытывали конкуренции, которая у всех взятых групп проявлялась в различной степени. Под действием конкуренции или ее отсутствии одни признаки изменялись более значительно, чем другие, причем в обоих случаях изменчивость признаков, определяющих урожай, была наиболее сильной.

Хинсон и Хэнсон установили также, что на оценки наследуемости для определенного года сильно влияют конкуренция и расстояния между растениями, на основании чего ими был сделан вывод, что показатели генетических параметров урожайности, основанные на проявлении признака у отдельных растений в гетерогенных популяциях могут чрезвычайно сильно отклоняться от истины. Далее авторы делают заключение, что сведения по урожайности отдельных растений, выбранных из гибридных популяций при произвольных различных расстояниях между растениями, мало применимы к рядовым посевам.

В таблице 7 приведены сведения о наследуемости различных признаков, основанные на данных селекционеров и генетиков, работающих с соей. Представленные здесь оценки следует рассматривать как «ожидаемую наследуемость»; они показывают ту часть селекционного дифференциала, которая может быть достигнута при практическом осуществлении отбора.

*Ожидаемая наследуемость различных признаков сои при использовании в качестве единицы отбора растений  $F_2$  и семей  $F_4$  или более поздних поколений*

| Признак                         | Единица отбора |                                                                          |
|---------------------------------|----------------|--------------------------------------------------------------------------|
|                                 | Растение $F_2$ | Среднее для семей $F_4$ или более поздних поколений по двум повторностям |
| Урожайность                     | 5              | 38                                                                       |
| Высота растения                 | 45             | 75                                                                       |
| Созревание                      | 55             | 78                                                                       |
| Время от цветения до созревания | 40             | 65                                                                       |
| Дни до цветения                 | 60             | 84                                                                       |
| Вес семени                      | 40             | 68                                                                       |
| Устойчивость к полеганию        | 10             | 54                                                                       |
| Содержание масла, %             | 30             | 67                                                                       |
| Содержание белка, %             | 25             | 63                                                                       |

Все возможные изменения признаков в поколениях трудно объяснить. Однако характеризующие их цифровые величины указывают, как сравнительно легко различные признаки могут изменяться под действием отбора.

### КОРРЕЛЯЦИИ МЕЖДУ ПРИЗНАКАМИ

Степень, с которой различные признаки коррелируют друг с другом, является предметом интенсивного изучения. Установлены корреляции между целым рядом различных пар признаков, но особое внимание здесь, по-видимому, следует обратить на взаимосвязь трех важных детально изученных признаков, определяющих урожай, процентное содержание масла и белка.

### Урожайность и другие признаки

Условия внешней среды оказывают на урожайность сои значительно большее влияние, чем на многие другие признаки. Поэтому в качестве индикатора урожая были бы полезны устойчивые и постоянно связанные с ним

признаки, хотя до сих пор такое использование в селекции сои различных признаков не давало положительных результатов.

По данным Вудворта [156], 26 изученных им сортов сои сильно различались по среднему числу узлов, приходящемуся на одно растение, среднему числу бобов на узел, семян на боб, по процентному содержанию абортированных семян, весу 100 семян и урожаю семян в пересчете на одно растение. В общем эти признаки были независимы друг от друга, и лишь низкий процент абортированных семян и высокий вес семян обнаруживали заметную связь с урожаем. Везерспун и Вентц [147] нашли, что 237 линий сои различались по высоте растений и другим признакам, рассмотренным Вудвортом. Высота растения, количество узлов на стебле, количество бобов на растении и количество бобов на узле заметно коррелировали с урожаем. Были установлены множественные корреляции между урожаем и комплексом признаков. Так, коэффициент корреляции между урожаем, с одной стороны, и высотой растений, количеством узлов и бобов на растение, количеством абортированных семян и размером семени — с другой, в их опытах был равен 0,58. На основании этого авторы делают вывод о том, что количество бобов, приходящееся на одно растение, высота растения и размер семени являются значительно более важными признаками, чем все остальные, которые дают мало сведений относительно урожая. В двух многолетних опытах, проведенных с 16 и 24 сортами, Ма [73] нашел, что число бобов, приходящееся на одно растение, процент абортированных семян, размер семени, количество семян, приходящееся на один боб, и процент развившихся бобов у этих сортов значительно различались. Связи между признаками не были стойкими, хотя в опыты постоянно брали по десять сортов. В первом опыте урожай коррелировал только с процентом развившихся бобов и числом семян, приходящихся на боб, а во втором — только с размером семян.

Йошино с сотр. [160] определяли корреляции между урожаем и другими признаками у растений второго поколения от 11 комбинаций. Величина корреляции в этих опытах варьировала от гибрида к гибриду, причем количество веток, число бобов, высота растения и время цветения обнаруживали различную связь с урожаем.

Специфическое влияние окружающих условий и генотипического состава растений на корреляции во всех ранее упомянутых опытах не изучалось.

Уэбер и Мурти [138] использовали растения второго поколения от трех гибридов для оценки генотипической и фенотипической корреляций между всеми парами признаков — временем цветения, продолжительностью периода от цветения до созревания, высотой растений, процентным содержанием масла, весом семян и урожайностью. В общем генотипические корреляции оказались выше фенотипических. Была установлена прочная положительная корреляция между урожаем и временем созревания, высотой растения и весом семян.

Джонсон с сотр. [58] провели оценку всех возможных генотипических и фенотипических корреляций между парами 24 признаков. В целом генотипические корреляции были выше фенотипических. Вместе с тем было отмечено общее совпадение в признаках и их величине по оценкам генотипической и фенотипической корреляций. Генотипические корреляции между урожаем и продолжительностью периода от цветения до созревания, позднеспелостью, крупностью семени и устойчивостью к осыпанию и полеганию были более заметны по величине. Исследователи определили, что отбор, основанный на признаке созревания, весе семени или устойчивости к осыпанию должен быть примерно на 50% эффективнее в смысле улучшения урожая в этих двух популяциях, чем отбор, базирующийся на самой урожайности. Некоторые из установленных корреляций между урожаем и другими признаками приведены в таблице 8.

Объекты исследования, используемые для оценки корреляции, сильно различаются, и степень оравнимости этих результатов зависит в основном от того, в какой мере окружающие условия влияют на различные признаки опытных растений. Вместе с тем эти данные свидетельствуют о том, что некоторые признаки сои можно рассматривать как надежные показатели урожая. Растения в разреженных посевах ветвятся сильнее, чем высеянные по обычной норме [71]. Следует отметить, что растения сои большинства сортов обладают способностью использовать значительно большую площадь, чем они имеют в производственных посевах и в большинстве научных опытов. Поэтому корреляции, установленные на разреженных посевах при учете признаков, на которые сильно

Степень корреляции урожайности сои с другими признаками

Т а б л и ц а 8

| Признаки, коррелирующие с урожайностью | Коэффициенты корреляции |                    |                    |                |          |                                   |          |          |                |          |                                  |          |
|----------------------------------------|-------------------------|--------------------|--------------------|----------------|----------|-----------------------------------|----------|----------|----------------|----------|----------------------------------|----------|
|                                        | [56] <sup>а</sup>       | [133] <sup>б</sup> | [160] <sup>в</sup> | генотипической |          | фенотипической [138] <sup>г</sup> |          |          | генотипической |          | фенотипической [58] <sup>д</sup> |          |
|                                        |                         |                    |                    | гибрид 1       | гибрид 3 | гибрид 1                          | гибрид 2 | гибрид 3 | гибрид 7       | гибрид 8 | гибрид 7                         | гибрид 8 |
| Время цветения                         | —                       | —                  | 0,06—0,45          | —0,02          | 0,40     | 0,14                              | 0,07     | 0,04     | —0,16          | —0,15    | —0,09                            | —0,09    |
| Период от цветения до созревания       | —                       | —                  | —                  | 0,10           | —0,28    | 0,13                              | 0,25     | 0,28     | 0,52           | 0,27     | 0,26                             | 0,14     |
| Созревание                             | —                       | —                  | —0,10—0,47         | 0,53           | 0,41     | 0,28                              | 0,27     | 0,22     | 0,75           | 0,40     | 0,35                             | 0,36     |
| Высота растений                        | —                       | 0,43**             | 0,18—0,75          | 0,15           | 0,46     | 0,23                              | 0,21     | 0,31     | 0,22           | —0,02    | 0,31                             | 0,11     |
| Вес семян                              | 0,52±0,10               | —0,13              | —                  | 0,30           | 0,61     | 0,21                              | 0,23     | 0,22     | 0,43           | 0,66     | 0,27                             | 0,45     |
| Устойчивость к полеганию               | —                       | —                  | —                  | —              | —        | —                                 | —        | —        | 0,54           | —0,05    | 0,31                             | —0,13    |
| Устойчивость к осыпанию                | —                       | —                  | —                  | —              | —        | —                                 | —        | —        | 0,47           | 0,37     | 0,22                             | 0,23     |
| Содержание белка                       | —                       | —                  | —                  | —              | —        | —                                 | —        | —        | —0,64          | —0,12    | —0,33                            | —0,08    |
| Содержание масла                       | —                       | —                  | —                  | —0,23          | 0,68     | —0,10                             | —0,07    | 0,09     | 0,44           | 0,02     | 0,32                             | 0,00     |
| Число ветвей                           | —                       | —                  | 0,46—0,91          | —              | —        | —                                 | —        | —        | 0,09           | 0,62     | 0,14                             | 0,34     |
| Число узлов                            | 0,02±0,13               | 0,44**             | —                  | —              | —        | —                                 | —        | —        | 0,23           | —0,14    | 0,20                             | —0,01    |
| Число бобов на растении                | —                       | 0,50**             | 0,88—0,92          | —              | —        | —                                 | —        | —        | 0,14           | 0,28     | 0,21                             | 0,15     |

| Признаки, коррелирующие с урожайностью | Коэффициенты корреляции |                    |                    |                |          |                                   |          |          |                |          |                                  |          |
|----------------------------------------|-------------------------|--------------------|--------------------|----------------|----------|-----------------------------------|----------|----------|----------------|----------|----------------------------------|----------|
|                                        | [56] <sup>а</sup>       | [133] <sup>б</sup> | [160] <sup>в</sup> | генотипической |          | фенотипической [138] <sup>г</sup> |          |          | генотипической |          | фенотипической [58] <sup>д</sup> |          |
|                                        |                         |                    |                    | гибрид 1       | гибрид 3 | гибрид 1                          | гибрид 2 | гибрид 3 | гибрид 7       | гибрид 8 | гибрид 7                         | гибрид 8 |
|                                        |                         |                    |                    |                |          |                                   |          |          |                |          |                                  |          |
| Число бобов на узле                    | 0,19±0,13               | 0,29**             | —                  | —              | —        | —                                 | —        | —        | —              | —        | —                                | —        |
| Число семян на растении                | —                       | —                  | —                  | —              | —        | —                                 | —        | —        | 0,18           | 0,11     | 0,23                             | 0,10     |
| Среднее число семян на узле            | 0,20±0,13               | 0,09               | —                  | —              | —        | —                                 | —        | —        | 0,13           | —0,45    | 0,12                             | —0,17    |
| Число неразвившихся семяпочек, %       | 0,52±0,10               | —0,11              | —                  | —              | —        | —                                 | —        | —        | —0,25          | 0,45     | —0,18                            | 0,07     |

<sup>а</sup> Данные выражены в средних величинах для 10 растений с делянки в каждой из 10 повторностей в опыте, проведенном в одних и тех же условиях.

<sup>б</sup> Данные выражены в средних величинах для 2 растений с делянки в каждой из 10 повторностей, заложенных в одних и тех же условиях. 237 линий восьмого поколения анализировались начиная от исходного растения третьего поколения. Две звездочки показывают, что данные заметно отличались от 0 при уровне вероятности 0,01.

<sup>в</sup> Данные выражены в средних величинах для 50 растений второго поколения от каждого из 11 гибридов.

<sup>г</sup> Данные выражены в средних величинах для 300 растений второго поколения от каждого из трех гибридов. Величины достоверной разницы при уровнях значимости 0,05 и 0,01 должны быть равны 0,11 и 0,15 соответственно.

<sup>д</sup> Данные получены на 89 линиях гибрида 7 и 64 линиях гибрида 8, коэффициенты рассчитаны в двух повторностях для двух или трех мест выращивания в течение одного года. Коэффициент для делянки рассчитывали как среднюю величину по 10 растениям с каждой делянки.

влияет увеличение площади питания, могут ввести в заблуждение при использовании их в практической селекции.

### Содержание масла и белка и другие признаки

Отрицательная корреляция между содержанием масла и содержанием белка отмечалась многими исследователями. Вайс с сотр. [143] подытожили имеющиеся в литературе данные и показали, что величина этой корреляции колеблется в пределах от  $-0,26$  до  $-0,74$ . Для сортов, незначительно различавшихся по месту произрастания или по годам выращивания, они получили коэффициент корреляции, равный  $-0,92$ , а для различавшихся по срокам высева  $-0,46$ . Джонсон с сотр. [58] на двух расщепляющихся популяциях показали, что генотипическая корреляция между содержанием масла и белка в семени колеблется в пределах от  $-0,48$  до  $-0,70$ , а фенотипическая — от  $-0,48$  до  $-0,69$ . Хэнсон и сотр. [40] получили величины  $-0,47$ ,  $-0,54$  и  $-0,39$  для фенотипической, генотипической и остаточной корреляции содержания масла и белка соответственно. Определения были проведены на 80 семьях третьего поколения от 45 гибридов, полученных от скрещивания 10 сортов, причем дополнительный образец из 20 семей от каждого из гибридов оценивался в одном из четырех вариантов опыта в разных условиях среды. Для всех 4 вариантов величина коэффициента генотипической корреляции варьировала от  $-0,41$  до  $-0,76$ .

Найденные величины ясно показывают, что корреляции между содержанием масла и белка отрицательны и устойчивы. Поскольку масло и белок вместе составляют примерно 60% от сухого веса семени у растений сои большинства сортов, отрицательная корреляция между этими двумя компонентами не вызывает удивления. Интересно, однако, рассмотреть вопрос о том, когда и как возникают генетические корреляции.

Какие именно гены оказывают влияние на накопление масла и белка, сказать трудно. По содержанию конечного продукта невозможно определить, действуют ли соответствующие гены с самого начала на процесс формирования простых сахаров, из которых в дальнейшем синтезируются масло или белок, или же они влияют на распределение энергии, запасаемой в виде этих компонентов семени. Наиболее вероятно, что эффективность этого процесса контролируется различными наборами генов.

Хэнсон с сотр. [40] сообщили об интересном подходе к исследованию вопроса о том, как генетический потенциал управляет процессом запасаания энергии в семени и осуществляет генетический контроль за распределением энергии между важнейшими компонентами семени — маслом и белком. Исходя из предпосылки, что исходные углеродные атомы сахаров в конечном итоге не связаны с каким-либо определенным запасным энергетическим веществом, они произвели расчет энергии, накопленной в виде масла, белка и других органических веществ семени, в эквивалентах необходимого для этого углерода. При этом они учитывали так называемые «рабочие» углеродные атомы, необходимые для превращения углеродов простых сахаров в более сложные формы. Когда содержание масла и белка было выражено в углеродных эквивалентах накопленной и «рабочей» энергии, коэффициент генетической корреляции между ними составил  $-0,85$ , в то время как при выражении содержания этих веществ в процентах он был равен  $-0,54$ . Наоборот, коэффициент корреляции между белком и другими компонентами семени составлял  $-0,65$  при выражении в процентах и  $-0,29$  — при использовании углеродных эквивалентов. Для масла и других компонентов семени коэффициенты корреляции были равны соответственно  $-0,29$  и  $-0,26$ . На основании полученных данных авторы делают заключение, что генетические системы, управляющие распределением энергии между белковым и масляным компонентами семени, очень тесно взаимосвязаны.

Вайс [141] подвел итог немногочисленным литературным данным (до 1949 г.) по корреляции содержания масла и белка с различными другими признаками. По сообщению одного автора, размер семени или его вес обнаруживает небольшую положительную связь с процентным содержанием масла и незначительную отрицательную — с содержанием белка. Другой автор наблюдал совершенно обратную картину. Третий — сообщает о заметной положительной связи между весом семени и процентным содержанием масла во втором и третьем поколениях межвидового гибрида и о небольшой положительной корреляции между весом семени и процентом белка в  $F_3$ . Данные по генотипической и фенотипической корреляции между содержанием масла и другими признаками, опубликованные Уэбером и Мурти [138] и Джонсоном и сотр. [58], приведены в таблице 9. Как и в случае

Таблица 9

Оценки генотипической и фенотипической корреляции содержания масла с другими признаками у сои \*

| Признак, коррелирующий с процентным содержанием масла | Гибрид 1<br>[138] | Гибрид 2<br>[138] | Гибрид 3<br>[138] | Гибрид 7<br>[58] | Гибрид 8<br>[58] |
|-------------------------------------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|------------------|
| Время цветения                                        | -0,47<br>(-0,36)  | -0,36<br>(-0,30)  | -0,28<br>(-0,24)  | -0,27<br>(-0,24) | -0,32<br>(-0,31) |
| Время от цветения до созревания                       | 0,32<br>(0,02)    | -0,09<br>(-0,18)  | 0,13<br>(0,04)    | 0,22<br>(0,19)   | 0,30<br>(0,23)   |
| Созревание                                            | -0,32<br>(-0,39)  | -0,45<br>(-0,44)  | -0,24<br>(-0,20)  | -0,22<br>(-0,16) | -0,27<br>(-0,28) |
| Высота растений                                       | -0,54<br>(-0,13)  | -0,50<br>(-0,25)  | -0,30<br>(-0,22)  | 0,00<br>(0,05)   | -0,09<br>(-0,07) |
| Вес семян                                             | -0,32<br>(-0,05)  | -0,28<br>(-0,23)  | -0,46<br>(-0,01)  | 0,12<br>(0,12)   | 0,18<br>(0,15)   |

\* В скобках приведены показатели фенотипической корреляции.

урожая, эти корреляции заметно варьируют, но все же указывают, что раннее зацветание и раннее созревание связаны с высоким содержанием масла. Время зацветания и время созревания также обнаруживают положительную связь.

Согласно имеющимся данным, корреляции между содержанием белка и прочими признаками имеют еще более узкий предел колебаний, чем это было установлено в отношении содержания масла. Так, в опытах Джонсона с сотр. [58] из признаков, перечисленных в таблице 9, с содержанием белка стойко коррелировал лишь период от цветения до созревания. Эти корреляции были отрицательными и почти одинаковыми по величине с положительными корреляциями между этими признаками и содержанием масла (см. табл. 9).

Нитта [89] сообщает об отрицательной корреляции содержания масла с удельной плотностью семени. Аналогичные результаты получили Коллинз с сотр. (персональное сообщение). Они также установили отрицательную связь между удельной плотностью семени и процентным содержанием масла и положительную связь между удельной плотностью семени и процентом белка в семени. Хартвиг и Коллинз [43] использовали разделение семян каждого отдельного растения по плотности при отборе на высокое содержание масла и белка. Они считают,

Поэтому можно добиться усиления обоих признаков, усовершенствовав этот способ разделения семян. Аналогичные выводы сделаны и другими исследователями, однако дает ли этот метод такой же эффект в отношении увеличения содержания белка, какой был получен при отборе на масличность, еще не выяснено окончательно. Установлено, что этот метод дает хорошие результаты только при работе с высококачественными семенами; существуют, по-видимому, и другие ограничения для его применения. Однако он достаточно перспективен, чтобы вызвать интерес к найденным Йошино с сотр. [160] корреляциям между удельной плотностью и другими признаками. Изучая растения второго поколения 11 скрещиваний, исследователи установили следующие пределы корреляций между удельной плотностью семени и различными признаками: корреляция с временем цветения — от  $-0,05$  до  $0,54$ ; с временем созревания — от  $0,14$  до  $0,78$ ; с количеством дней до цветения — от  $0,13$  до  $0,29$ ; с высотой — от  $-0,08$  до  $0,56$ ; с количеством веток — от  $0,04$  до  $0,54$ ; с количеством бобов на одно растение — от  $-0,06$  до  $0,25$  и с урожаем — от  $0,01$  до  $0,43$ . Процентное содержание масла в этом исследовании, по-видимому, не измерялось.

### Различные признаки

Обнаруженные корреляции между смешанными признаками очень непостоянны. Устойчивы по характеру и существенны по величине только следующие из них: отрицательные корреляции между высотой и раннеспелостью, высотой и устойчивостью к полеганию и положительные — между ранним цветением и ранним созреванием, ранним цветением и длиной периода плодоношения. Ван-Схайком и Пробстом [128] были установлены корреляции между количеством цветков, приходящихся на один узел, и тремя другими признаками во втором поколении 6 скрещиваний. Коэффициент корреляции между количеством цветков, приходящихся на один узел и количеством бобов на узел в их исследованиях колебался от  $-0,04$  до  $0,56$ , а между количеством цветков на узел и процентом осыпания — от  $0,33$  до  $0,89$ .

Указанные корреляции, по-видимому, не создают сколько-нибудь существенного ограничения в селекционной работе, за исключением отрицательной связи между содержанием белка и масла. В северных широтах, где большое значение имеет раннее созревание, отрицатель-

ная корреляция между высотой растений и раннеспелостью и положительная корреляция между высотой и урожаем может создавать определенные трудности в практической работе. Отрицательная корреляция между высотой и полегаемостью более важна для южных широт, чем для северных, где высота ограничивается ранним созреванием.

За исключением зависимости между содержанием масла и белка, установленные корреляции слишком неустойчивы, чтобы служить надежным указанием взаимосвязей между признаками. Большинство из них было установлено на отдельных растениях второго поколения или на основе средних данных для линий первых поколений, в то время как в селекции сои гораздо более важное значение имеет отбор среди линий  $F_4$  или более поздних поколений. Оценки корреляций между существенными признаками, получаемые на лучших линиях различного генетического происхождения, по-видимому, могут дать более важные для практического применения в селекции сведения, чем общепринятые показатели. В США такие оценки получают в результате осуществления специальных исследований. Однако при отсутствии таких данных можно пользоваться величинами, представленными в таблице 10. В ней приведены данные из неопубликованных работ ряда исследователей. Это наилучшие из имеющихся оценок, но они, по-видимому, значительно менее точны, чем аналогичные показатели для наследуемости, представленные в таблице 7.

### ИНДЕКСЫ ОТБОРА

Установленные Везерспуном и Вентцем [133] множественные корреляции явились, по-видимому, первой попыткой применения индексов отбора<sup>1</sup> в селекции сои, и с тех пор в этом направлении сделано сравнительно мало. Джонсон с сотр. [58] определяли эффективность индекса отбора в отношении урожайности. Некоторые характерные оценки эффективности различных комбинаций, выраженные в процентах от ожидаемой прибавки урожая в результате отбора, таковы: период плодоношения (1) + вес семени (2), 95%; (1) + (2) + полегание (3), 108%; (1) + (2) + (3) + процентное содержание белка (4), 136%; (1) + (2) + (3) + (4) + процентное содержание масла (5),

---

<sup>1</sup> Комплекс признаков в селекции, на которые ведется отбор. — Прим. ред.

*Ожидаемые генотипические корреляции между различными признаками сои при использовании в качестве объекта отбора линий F<sub>4</sub> или более поздних поколений\**

| Признак                          | Урожайность | Высота растений | Созревание | Период от цветения до созревания | Число дней до цветения | Вес семени | Устойчивость к полеганию | Содержание масла, % | Содержание белка, % |
|----------------------------------|-------------|-----------------|------------|----------------------------------|------------------------|------------|--------------------------|---------------------|---------------------|
| Урожайность                      | —           | 0,3             | 0,4        | 0,2                              | 0,0                    | 0,2        | 0,0                      | 0,1                 | —0,2                |
| Высота                           |             | —               | 0,4        | 0,0                              | 0,5                    | 0,0        | —0,4                     | 0,0                 | 0,0                 |
| Созревание                       |             |                 | —          | 0,2                              | 0,5                    | 0,1        | —0,2                     | —0,2                | 0,0                 |
| Период от цветения до созревания |             |                 |            | —                                | —0,6                   | 0,2        | —0,1                     | 0,1                 | 0,0                 |
| Число дней до цветения           |             |                 |            |                                  | —                      | 0,0        | —0,2                     | —0,2                | 0,1                 |
| Вес семени                       |             |                 |            |                                  |                        | —          | 0,0                      | 0,0                 | 0,0                 |
| Устойчивость к полеганию         |             |                 |            |                                  |                        |            | —                        | 0,0                 | 0,0                 |
| Содержание масла                 |             |                 |            |                                  |                        |            |                          | —                   | —0,6                |

\* Оценка проведена в двух повторностях при двух различных условиях выращивания.

136% и  $(1) + (2) + (3) + (4) + (5) + \text{урожай } (6)$ , 141%. В том случае, если отбор базировался непосредственно на содержании масла, наиболее эффективный индекс для него был равен всего 72%.

Брим и сотр. [10] провели оценку индексов, объединяющих шесть признаков — выход масла, выход белка, урожай семян, устойчивость к полеганию, вес семени и период плодоношения. На основе анализа статистических данных были получены отношения масла и белка 1:1, 1:0,6, 1:0,2 и среднее 1:0,6, представляющее приблизительное отношение цен единицы веса масла и белка за 25 лет. Прибыли, полученные в результате отбора, основанного на различных индексах, оценивали в количестве масла и белка, а также в эквивалентах масла, с тем чтобы выразить затем в весовых единицах масла.

На показатель прироста, выраженный в весе масла или белка в одной популяции, мало влияли изменения в соотношении цен, но в другой популяции это влияние было сильным. Выраженный в эквивалентах масла прирост, который был получен в результате отбора с исполь-

зованием индекса, включающего в себя выход масла и вес семени, составлял для двух популяций 101 и 113% от прироста, полученного при отборе с использованием индекса, включающего в себя выход масла, белка и урожай. Оценки, представленные Бримом с сотр. [10], приведены в таблице 11. Они выражают прирост, ожидаемый от отбора, основанного на различных индексах, и рассчитаны, исходя из соотношения цен 1 : 0,6.

Т а б л и ц а 11

*Ожидаемый прирост масла, белка и эквивалента масла в кг/га [10]*

| Признаки, входящие в индекс                            | Популяция 1* |       |                  | Популяция 2 |       |                  |
|--------------------------------------------------------|--------------|-------|------------------|-------------|-------|------------------|
|                                                        | Масло        | Белок | Эквивалент масла | Масло       | Белок | Эквивалент масла |
| Выход масла (1)                                        | 35,5         | 44,2  | 61,8             | 33,3        | 41,4  | 58,1             |
| Выход белка (2)                                        | 24,5         | 38,9  | 47,8             | 18,6        | 64,5  | 57,4             |
| Урожай семян (3)                                       | 29,8         | 42,9  | 55,6             | 25,5        | 56,2  | 59,2             |
| (1) + (2)                                              | 40,6         | 43,1  | 66,4             | 27,8        | 55,0  | 60,8             |
| (1) + (3)                                              | 39,1         | 42,5  | 64,6             | 28,9        | 51,4  | 59,8             |
| (2) + (3)                                              | 36,3         | 44,2  | 62,8             | 24,4        | 58,1  | 59,3             |
| (1) + (2) + (3)                                        | 40,5         | 43,5  | 66,7             | 28,1        | 55,1  | 61,1             |
| Устойчивость к полеганию (4) + период плодоношения (6) | 28,5         | 47,6  | 57,0             | 18,0        | 19,2  | 29,5             |
| Вес семени (5) + (6)                                   | 27,6         | 47,3  | 56,0             | 33,5        | 57,9  | 68,2             |
| (4) + (5) + (6)                                        | 30,4         | 53,6  | 62,6             | 33,5        | 57,9  | 68,2             |
| (3) + (4) + (5) + (6)                                  | 36,1         | 58,4  | 71,1             | 35,4        | 66,9  | 75,5             |
| (3) + (5) + (6)                                        | 35,2         | 55,1  | 68,3             | 35,3        | 66,4  | 75,2             |
| (1) + (3) + (5) + (6)                                  | 42,0         | 53,8  | 74,3             | 34,8        | 67,4  | 75,2             |
| (1)+(2)+(4)+(5)+(6)                                    | 44,7         | 58,1  | 79,5             | 34,2        | 69,3  | 75,8             |
| (1)+(2)+(3)+(4)+(5)+(6)                                | 44,7         | 59,2  | 80,2             | 34,2        | 69,1  | 75,8             |

\* Популяции 1 и 2 — то же самое, что гибриды 7 и 8 в таблице 4.

Хэнсон и Джонсон [37] предложили метод расчета и оценки общего индекса отбора и использовали те же самые основные данные, что и Брим с сотр. [10]. Используя индекс, составленный из выхода масла, выхода белка и урожая семян, они установили, что эффективность общего индекса, основанная на данных двух популяций, составляла соответственно в двух популяциях 92 и 97% от эффективности специфического индекса, рассчитанной для каждой популяции. Использование индекса, выяв-

ленного специально для одной популяции, при отборе в другой популяции давало 89%-ную эффективность по сравнению с эффективностью этого же индекса в первой популяции и всего лишь 53%-ную эффективность в обратном варианте. Когда признаки, входящие в индекс, оценивались только с точки зрения их экономического значения, то эффективность индексов составляла 83 и 99% от эффективности индексов в этих двух популяциях, оцениваемых обычным путем.

Несмотря на несомненную важность и перспективность подобных данных по индексам отбора, истинные достоинства и ценность их применения в селекции сои еще не апробированы. Хэнсон и Джонсон [37] и Брим с сотр. [10] подчеркивают важность правильного определения генотипической и фенотипической варiances и коварианс и указывают на целесообразность использования индексов отбора. Они признают, что альтернативные методы, такие как независимые уровни выбраковки, визуальные оценки или подсчет «на глазок», не могут идти в сравнение с использованием индексов отбора.

Накопление дополнительных генетических данных для оценки индексов отбора и дополнительное теоретическое обсуждение возможности и способов их использования может оказаться полезной областью исследований в генетике и селекции. Однако, исходя из имеющихся в настоящее время данных, широкое использование индексов в практической селекции не рекомендуется.

## РАЗЛИЧНЫЕ ХАРАКТЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ

В литературе часто появляются сообщения о дифференциальной сортовой отзывчивости к различным факторам окружающей среды, тем не менее никаких попыток объединить и обобщить их не было предпринято. Сведения по некоторым характерным признакам сои, не обсуждавшиеся в предыдущем разделе, представляют, однако, большой интерес в связи с различными аспектами исследований сои.

Целым рядом авторов [23, 147] были отмечены различия в чувствительности разных сортов сои к таким соединениям, как 2,4-дихлорофеноксикислота, (2,4-D), 2,4,5-трихлорофеноксикислота (2,4,5-T) и изопропил-N-фенилкарбамат (ИФК). Несмотря на отмеченные значительные различия в реакции сортов на эти соединения, большинство из растений устой-

чивых генотипов сильно повреждались. Уильямс [147] показал наличие корреляции (0,76) между сортовой чувствительностью к 2,4-D и 2,4,5-T и отсутствие корреляции между чувствительностью к ИФК и двум другим соединениям. Хотя при селекции особое внимание обращают на содержание масла и белка, их качество еще не стало целью отбора. Качественные факторы пока являются предметом исследований, которые ведутся в направлении выяснения возможности положительного изменения того или иного признака в результате селекции по этому признаку и отбора по другим признакам.

### Жирные кислоты соевого масла

Уже указывалось на важное значение снижения в результате селекции содержания линоленовой кислоты в соевом масле, поскольку от нее, по крайней мере отчасти, зависит появление неприятного вкуса в рафинированном соевом масле. Уайт с сотр. [145] сделали обзор имеющихся данных о содержании в соевом масле линоленовой кислоты и показали, что оно колеблется в пределах от 0,5 до 12,5%. Они установили также, что последние работы не подтверждают тех самых низких цифр по содержанию линоленовой кислоты, которые были названы первыми исследователями. Этот факт, по-видимому, объясняется усовершенствованием аналитических методов. Содержание линоленовой кислоты колебалось от 43 до 59%.

Исследовав 251 группу интродуцированных растений, выращенных на разных делянках, Уайт с сотр. [145] получили для линоленовой кислоты предел колебаний от 4,89 до 9,28%, а для линолевой — от 35,8 до 53,4%. Для 1119 растений первого и второго поколений предел колебаний по содержанию линоленовой кислоты составлял 3,35—11%, а линолевой — 22,6—62,1%. Процентное содержание линоленовой кислоты у растений первого поколения было приблизительно средним между содержанием ее у родителей, а у растений второго поколения оно составляло почти непрерывный ряд от самых низких до самых высоких величин. Такое трансгрессивное расщепление показателя содержания линоленовой кислоты (до самых низких величин) наблюдалось, в частности, у двух популяций второго поколения. В общем отмечалось плохое соответствие между процентным содержанием линоленовой кислоты у растений  $F_2$  и  $F_3$ , причем условия окружающей среды заметно влияли на ее уровень. Измен-

чивость в содержании линоленовой кислоты, зависящая от места выращивания, оказалась по существу равной изменчивости, связанной с генотипами промышленных сортов.

По данным Хауэлла и Коллинза [15], между максимальными температурами и содержанием линоленовой и линолевой кислот наблюдается заметная отрицательная корреляция, а между процентным содержанием этих двух кислот и условиями выращивания (0,74), а также сортом (0,76) — положительная. Об аналогичных корреляциях между этими двумя кислотами сообщают Уайт и сотр. [145].

Линоленовая кислота — ценный компонент соевого масла, и снижение ее содержания нежелательно. Известные из литературы корреляции между линоленовой и линолевой кислотами показывают, что при снижении содержания первой можно ожидать значительного снижения количества второй. Это обстоятельство, наряду со значительным влиянием условий окружающей среды на количество линоленовой кислоты, а также отсутствие генетических данных по этому вопросу затрудняют выбор правильных путей селекции в отношении линоленовой кислоты. До тех пор, пока химический анализ со всей определенностью не покажет положительного влияния на качество семени снижения уровня линоленовой и соответственно линолевой кислот, нет никаких оснований делать низкое содержание линоленовой кислоты объектом и целью отбора.

#### **Аминокислоты, входящие в состав соевого белка**

Питательная ценность соевого белка ограничивается недостатком метионина [64]. Поэтому до появления дешевого источника синтетического метионина увеличение его содержания в белке путем селекции будет иметь важное значение. Кробер [64] исследовал белок 14 сортов сои, выращивавшихся в течение трех лет в 12—18 разных местах, и отметил его значительную изменчивость по содержанию метионина, связанную с годом и местом выращивания. Однако различия между сортами сказались достаточно большими и стойкими, чтобы можно было сделать вывод о возможности выведения путем селекции сортов сои, богатых метионином.

Куикен и Лиман [67] исследовали аминокислотный состав 20 сортов и групп растений, представляющих ши-

рокий диапазон генотипов по происхождению и району адаптации. Результаты оказались поразительно одинаковыми, принимая во внимание разнообразие генетического материала и условий окружающей среды. Максимум изменчивости отмечен для метионина, причем наивысшая его величина всего на 19% превосходила самую низкую. Аналогичные результаты (неопубликованные данные) были получены в 1955—1956 гг. в опыте, выполненном группой исследователей, занятых различными аспектами изучения сои. В противоположность образцам Куикена и Лимана [67], взятые для этого опыта 12 образцов сильно различались по содержанию белка, что можно было объяснить генетическими причинами и условиями окружающей среды. Имеющиеся сведения по аминокислотному составу соевого белка показывают, что отбор на высокое содержание общего белка, как правило, не оказывает неблагоприятного влияния на аминокислотный баланс белка.

Кробер и Картер [65] исследовали изменения в различных небелковых компонентах семян сои, связанные с изменениями в белке. У высокобелковых образцов при увеличении количества белка значительно падало относительное содержание сахаров, масла, голоцеллюлозы и пентозанов (до  $\frac{1}{3}$ ). На основании данных, полученных при исследовании этих образцов, было высказано предположение о том, что за счет одной единицы масла могло образоваться три единицы белка, т. е. значительно больше, чем предполагалось ранее. Исследователи, работающие с соей, обычно допускают между белком и маслом отношение 2 : 1, независимо от того, были ли вызваны изменения условиями внешней среды или генетическими факторами. На основе учета заключенной в этих соединениях энергии Хэнсон с сотр. [40] получили статистические оценки для изменений в содержании белка и масла, вызванных внешними условиями, близкие к отношению 2 : 1. Однако в генетическом плане это соотношение составляло только 1,3 : 1.

### Взаимодействия между соей и другими организмами

Наследование устойчивости к болезням уже обсуждалось выше, однако здесь следует еще отметить, что для некоторых болезней была отмечена также генетическая изменчивость патогена. Лучшим примером этого являет-

ся организм, вызывающий ложномучнистую росу, для которого установлено существование целого ряда физиологических рас [29]. Гриб, вызывающий некроз боба и стебля (*Diaporthe phaseolorum* var. *sojae*) [17], и гриб-возбудитель вредоносной фитофторозной гнили [47] — дополнительные примеры организмов, обладающих генетической изменчивостью и мешающих селекционерам, работающим с соей.

Установлены взаимодействия между генотипами клубеньковых бактерий и генотипами сои [56] и между отдельными штаммами бактерий в пределах клубенька [78]. Эти результаты указывают на возможность отбора или выведения штамма клубеньковых бактерий специально для данного сорта сои.

### Отзывчивость по отношению к питательным веществам

Помимо различий в эффективности использования железа, которые были положены в основу изучения железистого питания растений, имеются данные о генетических различиях в отношении отзывчивости сои к другим питательным элементам. Аллен [1] наблюдал заметные отклонения в реакции двух сортов на изменения уровня калия и магния и менее значительные — на изменения в содержании азота, фосфора и кальция. Одни сорта обладают большей устойчивостью к высоким концентрациям цинка в растворе, чем другие, причем устойчивые к цинку сорта продолжают хорошо развиваться при дозах цинка, чрезвычайно токсичных или даже летальных для неустойчивых [19]. Установлено, что надземная часть растений сорта Ли содержит почти постоянное количество хлора в тех условиях, при которых у растений других сортов и видов его количество сильно варьирует [74].

Хауэлл и Бернارد [50] изучали отношение 44 сортов сои к высоким дозам фосфора в питательном растворе. Сорта были разделены на 5 групп, различающихся по своей отзывчивости к фосфору, от устойчивых до очень чувствительных. Большинство широко распространенных сортов южных штатов были отнесены к устойчивой группе, в то время как наибольшая часть основных сортов северных штатов оказалась в средней, чувствительной или очень чувствительной группах. Аналогичные различия в отношении разных сортов сои к высоким дозам фосфора Хауэлл (персональное сообщение) наблюдал в полевых

условиях. По-видимому, наследование такого огромного различия в отзывчивости является относительно простым. Сортовые различия в отзывчивости к фосфору представляют замечательное средство для генетического и биохимического изучения фосфорного питания сои, которое и в будущем, вероятно, будет широко использоваться в исследованиях такого рода. Заслуживают внимания также большие различия в отношении сортов к хлору и цинку. Это явление представляет такой же интерес, как и открытие форм сои, неспособных к образованию клубеньков (Уэбер, персональное сообщение) [14].

## СЕЛЕКЦИЯ

### ОБЩИЕ ЗАДАЧИ

Основной целью селекции сои в США является выведение устойчивых к болезням сортов, которые давали бы высокий урожай семян, богатых маслом и белком. Болезни сои довольно многочисленны, причем они специфичны для тех или иных мест выращивания, что учитывается при селекции. Основное внимание во всех селекционных программах уделяется урожайности. Кроме того, в большинстве случаев предъявляются определенные требования к химическому составу семян. Основным направлением селекционных работ, проведенных в США, было получение форм с высоким содержанием масла, но в последние годы значительно возросло внимание и к белку. В связи с наличием отрицательной корреляции между маслом и белком для достижения максимального успеха в увеличении содержания каждого из этих двух важнейших компонентов соевого семени необходимы два различных направления селекции. Не менее важными задачами является устойчивость к полеганию и осыпанию семян. Селекция в этом направлении приводит к улучшению качества семян, что доказано для ряда их физических свойств. При выведении нового сорта большое внимание уделяется цвету семян, причем наиболее желательна желтая окраска кожуры и семядолей. В большинстве селекционных планов окраска семенного рубчика не учитывается. Однако в последнее время в связи со специализированным использованием семян сои, а также способностью темных пигментов, сосредоточенных в рубчике, при некоторых условиях внешней среды распрост-

раняться на значительную часть семенной кожуры, все больше возрастает интерес к окраске семенного рубчика.

Леффель [68] подвергает сомнению целесообразность интенсивного отбора на устойчивость к полеганию. По его мнению связь между полеганием и урожаем семян так сложна, что лучше сделать менее строгим отбор на устойчивость к полеганию и усилить отбор на такие особенности растений, которые бы создавали возможность для комбайновой уборки. Этот вывод основывался на результатах опыта с искусственным полеганием и поднятием полегших растений. Предотвращение естественного полегания сои с помощью подпорок не увеличивало урожай, а влияние на урожай искусственного полегания варьировало в зависимости от времени полегания сорта и условий среды. Несколько иные данные получены Уэбером (персональное сообщение), который провел сравнение урожайности поднятых и полегших растений. Однако Уэбер использовал другие сорта и проводил свои опыты в иных условиях.

Ведется селекция на повышение качества зерна в связи с его переработкой для различных целей. При этом особое значение приобретает размер семян и ряд других важных признаков.

## **ИСПЫТАНИЕ СЕЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА**

### **ГРУППЫ СОЗРЕВАНИЯ**

Исследователи, работающие с соей в США и Канаде, разделили все сорта и селекционный материал (линии, семьи) на 10 групп созревания от 00 до VIII. Линии и сорта группы 00 приспособлены к условиям северных штатов США и Южной Канады, а группа VIII — к району Мексиканского залива. Группы 0 и 00 были добавлены к первоначальным восьми после выведения необычайно ранних сортов и продвижения сои к северу.

Лучшие линии, полученные путем индивидуального отбора, затем подвергаются унифицированным испытаниям. Первые такие испытания проводятся предварительно в немногих пунктах района, к которому приспособлена данная группа созревания. Лучшие селекционные номера после предварительных испытаний подвергаются дополнительной проверке в 10—30 и даже большем количестве мест, что зависит от группы созревания.

Число кандидатов в сорта, которые появляются каждый год и должны быть испытаны по единой программе, прежде чем они выбраковываются или передаются в производство как новые сорта, определить трудно. Многолетние испытания сортов в пределах одного района, по-видимому, частично можно заменить их оценкой сразу в нескольких местах зоны возможного возделывания сорта. Однако, еще очень мало данных относительно того, какой из этих двух методов более отвечает требованиям селекционной практики. В первую очередь это объясняется естественным нежеланием отдельных лиц использовать региональные данные вместо локальных, а частично невозможностью обобщить результаты унифицированных испытаний.

Чтобы получить сведения о том, сколько времени должно продолжаться испытание и как увеличить его эффективность, в 1954—1956 гг. были проведены специальные исследования. Они показали (результаты исследований не были опубликованы), что при испытании отобранных линий в течение года в 20 местах наименьшая существенная разность (НСР) при 5%-ном уровне значимости в среднем может составлять 2 ц/га.

Увеличение числа мест испытаний свыше 20 мало повышает точность опытов, а чтобы при том же уровне значимости (5%) снизить НСР от 2 до 0,7 ц/га, было необходимо продолжить испытания в течение шести лет в 20 местах. Испытание в течение трех лет обычно снижает наименьшую существенную разность от 2 до 1,4 ц/га. Число повторностей мало сказывалось на точности средних оценок отобранных линий, если испытания проводились в 20 и более местах. При оценке линии в небольшом числе мест достаточно было двух повторностей<sup>1</sup>. Эти данные показывают, что испытания, которые дают правильные оценки различий в урожайности, должны дать достоверные оценки для таких признаков, как созревание, полегаемость, высота растений, качество семян, вес семян, содержание масла и белка.

Эти данные свидетельствуют о том, что методы испытания в разных зонах могут быть значительно упрощены. Рекомендации относительно того, как это лучше сде-

---

<sup>1</sup> Для сравнительной оценки селекционных номеров двукратная повторность в региональных испытаниях может быть использована только при парном методе и очень выровненном агрофоне. Для достаточно высокой точности опыта число повторений, как показывают многочисленные исследования, должно быть большим. — *Прим. ред.*

лать, можно составить по окончании анализа этих данных. Тем не менее уже сейчас показана возможность снижения количества повторностей при оценке урожайности и других признаков, что существенно снижает трудовые затраты, связанные с проведением этих испытаний. Вместе с тем такое сокращение повторностей обычно снижает точность данных из-за специфичности местных условий.

### Размер, форма делянки и стоимость опыта

Используя в качестве стандарта однорядковые делянки длиной 2,4 м, Уэбер и Хорнер пытались оценить затраты, связанные с проведением опыта, и определить оптимальный размер и наиболее рациональную форму делянки, используемой для определения урожайности и химического состава семян. Хотя узкие, длинные делянки, по мнению этих авторов, дают меньшую точность в определении урожайности, чем короткие и широкие, применение их по различным соображениям (например, для размещения сложных схем) предпочтительнее.

Делянки длиной 7,3 м являются, по-видимому, оптимальными, но немногим более эффективны, чем обычные длиной 5,5—6 м, на которых под посевом занято 4,9 м. При одной и той же точности опыта для определения урожайности требовалось в 33 раза больше повторностей, чем для определения масличности семян, и в 50 раз больше, чем для определения содержания в них белка.

Используя индекс неоднородности почвы, полученный при испытании сортов, Брим и Мазон [10] нашли, что для определения урожайности оптимальная длина делянки с защиткой<sup>1</sup> должна быть в 3,6 раза больше длины делянки, принятой за основу (2,4 м). Обычно используемые трехрядковые делянки с полезной длиной рядков 4,9 м и четырехрядковые делянки, у которых в опытах используются только два средних ряда той же длины, мало отличались по достоверности данных от оптимального варианта.

В обоих упомянутых опытах определялась относительная стоимость разных операций в человеко-часах в сравнении со стоимостью работ на делянке оптимального размера. Оказалось, что наиболее длительной по времени операцией является уборка урожая. Следует заметить,

<sup>1</sup> Видимо, имеются в виду защитные рядки вдоль боковых сторон делянки и защитные зоны по ее торцам. — *Прим. ред.*

что Уэбер и Хорнер работали в районе, где деланки с защиткой не применялись, а Брим и Мазон [10] в условиях, где они были обязательными. Однако в обоих случаях при стандартном методе уборки и длине ряда 5,5 м затраты не очень отличались от затрат при уборке деланки оптимального размера. Хотя использование больших деланок увеличивает точность опыта, создаются трудности при их уборке. Поэтому предпочтительнее одно- или двухрядковые деланки длиной в 5,5 м.

### Расстояние между растениями и конкуренция

На различное отношение растений сои разных сортов к площади питания и различную их конкурентоспособность указывают многие исследователи [41, 45, 48, 71, 100, 101, 146, 159]. Этим факторам придается большое значение при оценке сортов.

На основании данных о наличии конкуренции между растениями разных сортов в смежных рядах делается вывод о необходимости многорядковых деланок в южной части США [45] и достаточности однорядковых деланок в северной части [100].

Хэнсон и сотр. [41] разработали схему и методику анализа данных по учету конкуренции при испытании различных сортов. Полученные им результаты подтвердили выводы Хартвига с сотр. [45] и показали целесообразность использования деланок с защитками в южных районах, а также возможно и в северных, по крайней мере там, где возделываются сорта VI группы созревания (т. е. не очень ранние). Результаты, полученные на семьях третьего поколения, показывают, что в исследованиях, осуществляемых на одинаковом генетическом материале, использование двухрядковых деланок без защиток сводит к минимуму возможность конкуренции. В случае более разнородного селекционного материала предлагается использовать двухрядковые деланки, окаймленные одним рядом стандартного сорта. Последнее предложение основывается на том, что в испытаниях генетически различных сортов при наличии одинаковых защитных рядков на каждой деланке взаимодействием сортов можно пренебречь. Содержание масла и белка мало изменяется в результате взаимовлияния сортов, в связи с чем их оценка по этим признакам может быть успешно проведена и на деланках без защитных рядков.

Мьюмо и Уэбер провели оценку дифференциальной конкуренции между растениями различных сортовых смесей. В каждой из трех изученных сортовых смесей наблюдались заметные изменения в процентном содержании различных сортов. Высокая урожайность какого-либо сорта в чистом посеве не гарантировала, что этот сорт будет доминировать или хотя бы сохранять исходное количество растений в смешанном посеве. Ряд лучших (в чистом посеве) сортов заметно ухудшались в последующие годы при смешанном посеве, что указывает, по-видимому, на целесообразность известных ограничений для использования в селекции массового отбора гибридов. Наоборот, Уэбер [135] получил почти одинаковые результаты при индивидуальном отборе растений, лучших по урожаю в гибридной популяции, при посеве в рядке с интервалами как 10, так и 20 см.

По данным Хинсона и Хэнсона [48], относительный урожай семян на одно растение каждого сорта в смесях имеет мало общего с урожаем этого сорта при раздельном посеве. Сорта сильно различались по способности конкурировать за пространство и компенсировать его. Поэтому урожай отдельных растений в сортовых смесях и гетерогенных гибридных популяциях не могут служить показателями продуктивности их потомств при рядовом посеве. Наоборот, средний урожай на растение в смесях при расстоянии в рядках между растениями от 5 до 80 см мало отличается от среднего урожая на растение каждого составляющего смесь сорта в чистом посеве при той же густоте стояния. Эти результаты показывают, что понижение урожая растений в смесях или гетерогенных популяциях под влиянием увеличения конкуренции было почти равно повышению урожая при снижении конкуренции.

Имеющиеся данные не указывают путей для преодоления фенотипической изменчивости отдельных растений по урожайности, зависящей от расстояния между растениями. Если растения гетерогенной популяции растут слишком густо, изменчивость по продуктивности обычно увеличивается вследствие конкуренции, если размещение слишком редкое — изменчивость возрастает в результате различной способности растений разных сортов использовать площадь питания.

Хинсон и Хэнсон [48] установили, что содержание масла, белка, вес семян, высота растения, количество ветвей,

время зацветания, время от цветения до созревания и качество семян тоже зависят от расстояния между растениями и их взаимовлияния (конкуренции), но в значительно меньшей степени, чем продуктивность. Содержание масла имеет тенденцию увеличиваться, а белка — уменьшаться с увеличением расстояния между растениями, хотя для отдельных сортов в этом отношении наблюдалось значительное отклонение. В общем изменчивость, связанная с разной густотой посева и конкуренцией растений, показывает, что селекция на содержание масла или белка, основывающаяся на индивидуальных растениях, не всегда может дать положительный результат.

## МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ

### Возвратные скрещивания

Путем скрещивания одного или двух родителей с их гибридом  $F_1$  и последующего отбора особей из поколения возвратного скрещивания в последние годы был улучшен ряд сортов. Новые сорта в результате возвратных скрещиваний и добавления одного или нескольких желаемых признаков исходным формам не были получены. Однако таким путем удалось придать устойчивость к ряду болезней распространенным сортам сои. Первые такие сорта рекомендованы в производство в 1963 году.

Методика возвратного скрещивания в последние годы довольно широко используется исследователями, работающими с соей, для передачи генов, обуславливающих нужные признаки, и последующего генетического анализа новых форм. Этот метод используется также для выведения близкородственных линий, различающихся по просто наследуемым признакам, таким, как устойчивость к различным болезням и восприимчивость к ним, способность и неспособность к образованию клубеньков, эффективность и неэффективность использования железа. Эти линии используются затем для оценки потерь урожая от болезней, а также в физиологических и агрономических исследованиях.

### Гибридизация и отбор

Вначале производство сои в США базировалось на отборах из уже имеющихся сортов, но в современных селекционных программах отбор фактически проводится

только в расщепляющихся популяциях, которые получают в результате искусственного скрещивания специально отобранных в качестве родительских пар нужных сортов или линий. Применяются массовый и индивидуальный способ отбора и их комбинации. Методы отбора варьируют в зависимости от целей селекции и происхождения гибридного материала, однако для всех их одинаково характерно то, что отбор по различным признакам проводится в ранних поколениях. В общем во втором и третьем поколениях основное внимание уделяется отбору по высоте растений, периоду вегетации, качеству семян, устойчивости к осыпанию семян и болезням и меньший упор делается на химический состав семян. Имеется ряд опытов, проведенных для оценки значения особенностей проявления признаков в разных поколениях после скрещивания и относительной эффективности различных методов отбора.

*Отбор среди гибридов.* Джонсон [55] сделал обзор работ Вайса с сотр. [142] и Калтона [60], имевших дело с расщепляющимися популяциями, и Пробста [103] и Мьюмо с Уэбером [82], работавших с гибридными сортами. Как показывают результаты этих исследований, по относительному урожаю полученных популяций нельзя точно предсказать урожай чистых линий, выделенных из гибридов. Однако Джонсон высказывает сомнение в том, что использованные этими авторами экспериментальные методы могли обеспечить надежную оценку продуктивности, пригодную для определения урожая форм, выделенных из расщепляющихся гибридных популяций.

Исследовав несколько не подвергавшихся отбору популяций (от  $F_3$  до  $F_7$ ) от 11 гибридов, Торри [127] указал на важность правильного выбора методов испытания. Так, по его данным, урожай семян одного и того же поколения гибридов, выращенных в разные годы, были непостоянны, что являлось результатом значительного воздействия различных условий выращивания (1), и средний урожай всех гибридов, выращенный из семян прошлого года, был значительно выше, чем урожай растений из семян двух- или трехлетнего возраста (2). Наоборот, относительные урожаи гибридов в пределах данного года не зависят от сроков хранения семян, и взаимодействие гибрид  $\times$  поколение было незначительным.

Если по относительным урожаям массовых популяций гибридов предстоит оценить относительные урожаи их

расщепляющихся поколений, то урожай и гибридов, и расщепляющегося потомства должны определяться с высокой степенью точности. Леффель и Хэнсон [69] провели оценку 45 диаллельных скрещиваний 10 сортов, не подвергавшихся отбору в  $F_2$  и  $F_3$ . Эти испытания проводились в четырех или более повторениях в различных местностях и в разные годы с дополнительной индивидуальной оценкой 20 семей  $F_3$  от каждого гибрида в тех же условиях. Эти оценки дали более широкую среднюю характеристику поведения массовых гибридных популяций и семей, о чем сообщалось ранее. Эти результаты к тому же отличались от полученных ранее и указывали на то, что среднее проявление признаков у родителей или их гибридов в  $F_2$  без отбора позволяет более надежно прогнозировать среднее проявление признаков в семьях  $F_3$ , полученных от гибридов. Леффель и Хэнсон показали также, что особенно важно изучить проявление признаков в гибридных популяциях без отбора или в других условиях, при которых проявление соответствующих признаков у родителей не удавалось определить. Результаты Хинсона и Хэнсона показывают, что средний урожай растений в смесях почти не отличается от среднего урожая на растение каждого составляющего смесь сорта в чистом посеве. Эти данные служат дополнительным подтверждением того, что средние урожаи гибридных популяций могли бы служить показателями средних урожаев семей, выделенных из этих популяций.

*Отбор внутри гибридов.* По данным Вайса и сотр. [142], продуктивность семей  $F_4$ ,  $F_5$  может существенно отличаться от продуктивности  $F_3$ ,  $F_4$  при посеве в одном и том же месте на следующий год<sup>1</sup>.

Аналогичный результат получили Калтон [60], а также Робер и Уэбер [105], которые сравнивали эффективность массового и индивидуального отбора в гибридной популяции  $F_4$ .

На основании полученных результатов они полагают, что в третьем и последующих поколениях должны проводиться испытания выделенных гибридных линий (семей) и одновременно разреженный их посев для дальнейшего

---

<sup>1</sup> Это и понятно, т. к. за счет небольших делянок и ограниченного числа повторений (или отсутствия их) фенотипическая изменчивость, обусловленная метеорологическими и другими факторами, может существенно исказить продуктивность, определяемую генотипом линии. — Прим. ред.

отбора и последующего испытания растений, лучших по вегетационному периоду, высоте и другим признакам.

Эти авторы наблюдали устойчивый эффект отбора по урожайности в  $F_4$  и довольно высокую степень гомозиготности по этому признаку в  $F_5$ . Однако Махмуд и Крамер [75] обнаруживали значительное расщепление потомства по урожайности вплоть до  $F_5$  или  $F_6$ . Сравнивая массовый и индивидуальный отборы, Торри [126] нашел, что семьи, выделенные с помощью массового отбора, созревали в среднем на 2 дня позже, но в общем эти два метода дают, в сущности, одинаковые результаты в отношении таких признаков, как урожайность, высота растений, полегаемость и содержание масла и белка в семени. Уэбер [135] произвел оценку по урожаю лучших растений, выбранных из гибридных популяций, в рядовом посеве с промежутками между растениями в 2, 5, 10 и 20 см и нашел, что густота посева в популяции не оказывает заметного влияния на эффективность отбора по урожайности. В связи с этим он делает вывод, что оптимальное расстояние между растениями должно определяться количеством семян, которое хочет получить селекционер от отдельных растений в расщепляющихся популяциях.

Фойгт и Уэбер [132] использовали 5 гибридных комбинаций для сравнения эффективности метода испытания в раннем поколении по генотипу и параллельного отбора по фенотипу на урожай семян (в данном случае, в зависимости от густоты посева) со стандартными методами селекции — массовым отбором и отбором по родословной (педигри). Семена от 75 растений второго поколения изучаемого гибрида делили на три части, каждая из которых подвергалась отбору с помощью одного из трех упомянутых методов; таким образом, все три метода испытывались на одной и той же идиоплазматической основе. В общем метод испытания в ранних поколениях с одновременным отбором растений по фенотипу давал большее увеличение урожая, чем другие методы. Вместе с тем авторы подчеркивают, что значения относительной производительности методов в единицах затраченного времени или в деньгах несопоставимы. Отбор по родословной и массовый отбор были одинаково эффективны в селекции на урожайность, но первый из них давал лучшие результаты при селекции на скорость созревания, высоту

растений и полегаемость. По мнению авторов, от фенотипического отбора по урожаю семян в ранних поколениях следует ожидать большого эффекта.

В селекции сои широко практикуется визуальный отбор по многим признакам. Эффективность такого отбора на высоту растений, созревание, устойчивость к болезням, полеганию и осыпанию семян показана на практике и в экспериментах, однако его влияние на урожайность экспериментально очень мало исследовано. Хэнсон и сотр. [39] сообщают о полученных тремя селекционерами результатах визуальных оценок делянок на урожайность по фенотипу растений. Хотя выбор ограничивался всего тремя простыми классами, все три наблюдателя были единодушны главным образом в том, что отнесли участки, дающие самые плохие урожаи, к выбракованной группе.

Между наблюдателями были значительные расхождения при распределении делянок между первой и второй группами (каждая из этих групп составила  $\frac{1}{5}$  от общего числа делянок) по урожайности линий. Все трое оценили правильно только 79 из 360 делянок, входящих в группу с максимальной продуктивностью ( $\frac{1}{5}$  всех делянок), и 648 из 1080 делянок наименее урожайной группы, включающей в себя  $\frac{3}{5}$  делянок. Полегание, вероятно, было одним из основных факторов, включенным в общую визуальную оценку урожая, хотя корреляция между полеганием и урожаем выражалась очень низким коэффициентом ( $-0,23$ ).

По мнению Хэнсона и сотр. [39], визуальная оценка имеет определенные достоинства при анализе материала, имеющего широкую градацию типов. Предложена простая визуальная схема, позволяющая производить выбраковку с интенсивностью отбора по урожайности около 50%.

По данным Брима и Кокерхэма [9], эффект, ожидаемый от отбора среди поколений  $F_3$ ,  $F_4$  и  $F_5$ , был примерно на 30, 44 и 50% соответственно выше эффекта, ожидаемого от отбора среди поколений  $F_2$ . Хэнсон и Уэбер [38] представили оценки генетической варiances для  $F_4$ ,  $F_5$ ,  $F_6$  и  $F_7$  поколений, которые дали приблизительно аналогичные результаты. Хотя эти данные не привели к разработке специальных рекомендаций для управления расщепляющимися популяциями, они указали на возможность использования системы отбора единичных семян от

каждого растения в каждой генерации (персональное сообщение). Этот метод дает возможность с минимальными затратами использовать максимальное число растений из  $F_2$  или популяций других поколений. Отбор по легко измеряемым признакам можно практиковать на любой стадии инбридинга, но проводить его рекомендуется не ранее  $F_4$  или  $F_5$ . Опубликованные к настоящему времени данные дают возможность сделать следующие выводы относительно применения отбора в пределах расщепляющихся популяций сои: 1) оправдывает себя строгий отбор индивидуальных растений на высоту, созревание и устойчивость к осыпанию семян и болезням; 2) по-видимому эффективен отбор на высоту, созревание, устойчивость к осыпанию семян и болезням, а также на полегание на основе отдельного рядка (отбор на получение больших различий в содержании масла и белка, по-видимому, тоже эффективен на базе отдельного рядка); 3) при предварительной оценке генотипов хорошие результаты может дать отбор по всем признакам, основывающийся на повторном испытании материала в одном хорошо выбранном месте. Эффективность такого отбора обычно варьирует в зависимости от признаков, по которым он ведется, и окончательные оценки выводятся одновременно с учетом эффективности отбора на урожайность; 4) окончательный отбор на урожайность должен проводиться в условиях среды, близких тем, для которых предназначен новый сорт; 5) если правильно определены относительные урожаи семей  $F_3$  или более поздних поколений, они могут служить в качестве индикаторов относительного урожая массового потомства  $F_4$  и последующих поколений; 6) тщательные оценки относительных урожаев массовых поколений гибридов могут служить показателями средних урожаев выделенных из этих гибридов семей; 7) использование большого числа растений, полученных из единичных семян, отбираемых от  $F_2$  до  $F_5$ , прежде чем будет выделена линия, можно расценивать как перспективный в работе с соей селекционный метод.

#### МЕЖВИДОВЫЕ ГИБРИДЫ

Авторы большинства известных работ по межвидовой гибридизации имели дело со скрещиванием между *G. max* и *G. ussuriensis*. Эти два вида и тип, идентифицированный как *G. gracilis*, по данным Фукуда [24], очень

сходны по числу и размеру хромосом, а также размеру пыльцевых зерен. Колебания в размере семян внутри вида таковы, что обеспечивают непрерывную изменчивость этого признака в пределах рода. Карасава [61] нашел, что гибриды  $F_1$  от скрещивания *G. max* и *G. ussuriensis* являются промежуточными между родителями по большинству признаков. Вместе с тем они напоминали родителя *G. ussuriensis* склонностью виться во время роста и прижатым опушением. Никаких цитологических аномалий у гибридов во время спорогенеза  $F_1$  не наблюдалось, и их плодовитость оказывалась нормальной. Тинг [125], проводивший скрещивание тех же двух видов, установил, что особи первого поколения обладают нормальной фертильностью. Способ передачи потомству 10 признаков, наследуемых по простому менделевскому типу у межвидовых гибридов *G. max*, оказался таким же, как и у внутривидовых. Доказано, что высота растений, размер и форма семени наследуются количественно. Растения  $F_1$  по своей высоте и форме семян приближались к дикому родителю, а размер семени представлял среднее геометрическое между размерами семян у обоих родителей.

Высота растений  $F_2$  уклонялась в сторону культурного родителя, а размер и форма семени — в сторону дикого.

Уильямс [149] сообщает о 50%-ном абортывании пыльцы и яйцеклеток у растений  $F_1$  от большинства из 15 гибридов между *G. max* и *G. ussuriensis*; вместе с тем растения первого поколения от некоторых таких гибридов имели нормальную фертильность. Наследование размера семян носило геометрический характер, и ни у одного из 4000 растений  $F_2$  и первого поколения от возвратного скрещивания с *G. max* не появлялись признаки родительских типов. Размер семян культурного родителя восстанавливался в поколениях  $BC_1S_1$  и  $BC_2$ , если в качестве родителя повторно использовали *G. max*. Содержание масла в  $F_1$  было средним между двумя родительскими формами, и характерный для родителей уровень не проявлялся в  $F_2$ . Доминирование высокого содержания белка, свойственное *G. ussuriensis*, проявлялось и в  $F_1$ , а в  $F_2$  отмечалось трансгрессивное расщепление по этому признаку.

Время созревания растений первого поколения было также промежуточным между родителями, в  $F_2$  наблюдалось аналогичное трансгрессивное расщепление по времени созревания. В  $F_2$  и  $F_3$  превалировал слабый стебель

*G. ussuriensis*, а прямостебельность, свойственная *G. max*, проявлялась у гибридов от возвратного скрещивания с прямостоячим родителем.

Уэбер [134] показал, что реципрокные гибриды  $F_1$  от скрещивания *G. max* и *G. ussuriensis* идентичны по созреванию, размеру семени, содержанию масла, содержанию белка и йодному числу масла.

По размеру семени гибридные растения  $F_2$  и  $F_3$  уклонялись в сторону мелкосемянного родителя, и случаи возвращения к крупносемянности почти отсутствовали. Действие гена при этом носило геометрический характер. Автор высказал предположение, что размер семени определяется большим числом генов. В отношении содержания масла и величины йодного числа было установлено отсутствие доминирования, сложная наследственность и сочетание геометрического и аддитивного действия генов.

Высокое содержание белка обнаруживало лишь частичную доминантность, причем было доказано аддитивное действие сравнительно небольшого числа генов, определяющих количество белка. В отношении созревания установлено трансгрессивное расщепление потомства в  $F_2$  и  $F_3$ ; действие контролирующих этот признак генов сказалось аддитивным, а число их небольшим. Относительно доминантности сведений очень мало. Имеющиеся в литературе показатели наследуемости этих признаков представлены в таблице 4. Приведенные в ней данные показывают, что у растений  $F_2$  и семей  $F_3$  крупный размер семени заметно коррелировал с высоким содержанием масла и низким йодным числом и имел очень небольшую связь с низким содержанием белка. Содержание масла отрицательно коррелировало с содержанием белка и йодным числом.

В целом межвидовые гибриды не представляют существенной ценности в практической селекции. Большое значение в настоящее время придается высокому содержанию белка у *G. ussuriensis*. Кроме того, получены доказательства устойчивости этого вида к стеблевому раку, и в последнее время предпринимаются попытки передать это свойство культурным сортам.

Следует сказать, что необходимо тщательное изучение видов *Glycine*, и число такого рода исследований все более растет.

## ИНДУЦИРОВАНИЕ МУТАЦИЙ

Хэмфри [52] исследовал растения, выращенные из семян сои, подвергавшихся в течение различных периодов времени облучению и получавших 1000, 1500, 2500 и 3500 рентгеновских единиц нейтронной иррадиации (терминология автора.— *Ред.*). Дозы облучения семян, 1000 и 1500 рентген, в первом поколении не давали никакого эффекта. Растения из семян, подвергавшихся облучению в 2500 и 3500 рентген, заметно отличались от нормальных. Молодые растения имели сероватый цвет и несколько морщинистые с грубым жилкованием листья. Созревание растений заметно задерживалось. Более высокие дозы облучения давали увеличенный мутагенный эффект.

Две низкие дозы радиации вызывали очень мало мутаций. В результате облучения двумя более высокими дозами, во втором поколении при общем числе растений 4200 было получено 228 мутантов. Однако никаких указаний на распределение данного числа мутаций между вариантами с этими двумя дозами не приводится. Мутанты отличались по цвету листа, размеру стебля, окраске цветов, длине междоузлий, стерильности, созреванию, строению листа и его форме, а также по опушенности. Было отмечено 7 растений, заметно отличавшихся от нормальных также по мощности.

В последующих поколениях Хэмфри [53] наблюдал перспективные варианты по следующим признакам: устойчивости к осыпанию, размеру семени, содержанию масла, созреванию, силе растения и урожайности. Было установлено, что большинство мутантных типов, обнаруженных в 1951 г., относилось действительно к мутациям.

Обобщая данные небольшого числа опытов по облучению сои, опубликованные до 1956 г., Захариас [161] анализирует результаты исследований, проведенных с сортом Хэймкрафт и различными дозами облучения X-лучами от 4000 до 60 000 рентген. На основании опытов, проведенных в вегетационном домике, этот автор считает наиболее подходящими для полевых испытаний дозы облучения от 6000 до 12 000 рентген, которые он и использует в полевых опытах (6000, 8000, 10 000 и 12 000 р.). Сообщаются результаты по поколениям  $X_1$ ,  $X_2$  и  $X_3$ .

Захариасом [161] получены различные мутантные формы, в том числе более сильно ветвящиеся, рано созревающие, крупносеменные, с повышенным количеством

завязей бобов, а также различные хлорофильные типы и особи, отличающиеся размером и формой листа, опушением и окраской семенной кожуры. Исключительно интересны данные, указывающие на возникновение различий в прорастании семян при низкой температуре. Семена от некоторых растений Х<sub>2</sub> при 4,5°C прорастали лучше, чем семена от контрольных растений. Однако никаких указаний относительно степени наследуемости отмеченного признака Захариас не приводит. Автор сообщает о наличии мутантов, отличающихся от нормальных растений повышенной урожайностью и более ранним созреванием, и считает, что дальнейшая работа позволит получить формы, обладающие большей продуктивностью и более раннеспелые по сравнению с исходным материалом.

По существу аналогичные результаты получил Хэмфри [54]. Штуббе [118], основываясь на работах Захариаса, сообщает о том, что испытания, проведенные в 1957 г., подтвердили существование мутантов, превосходящих исходный сорт по урожайности и созревающих на 5—7 дней раньше. Он сообщает также, что из семян, прорастающих при 4,5°C, были выделены линии, прорастающие на 6 дней раньше исходного сорта и имеющие определенное преимущество в развитии, которое растения сохраняли до созревания семян. Штуббе [118] делает вывод, что благодаря экспериментально вызванной мутации были достигнуты две наиболее важных цели селекции — увеличение урожайности и устойчивость этого признака. Вместе с тем он подчеркивает, что не все полученные в этих опытах абсолютные величины достаточно четко указывают на целесообразность расширения культуры сои в ГДР и ФРГ, однако некоторые из этих мутаций могут иметь значение для скрещивания с ранними высокоурожайными интродуцированными формами. В США проведено детальное исследование по облучению семян сортов Адамс и Хокай. Роулингс и сотр. [107] использовали 5 доз рентгеновского облучения, от 7500 до 20 000 рентген, и 7 доз облучения тепловыми нейтронами (Nth) от  $5,6 \times 10^{12}$  Nth/cm<sup>2</sup> до  $2,4 \times 10^{13}$  Nth/cm<sup>2</sup>, для определения влияния ионизирующего облучения на генетическую вариацию высоты растения, времени созревания, веса семени и урожайности в F<sub>2</sub>. Оценки генетической вариации в облученных популяциях были в среднем в 5 раз выше, чем в контрольных образцах. Однако возрастаю-

щая изменчивость по урожайности в основном имела отрицательный характер. Таким образом, эти результаты приводили к выводу, что из облученного материала высокоурожайные генотипы выделить довольно сложно.

Уильямс и Хэнуэй [148] приводят данные по содержанию масла и белка в мутантах, с которыми работали Роулингс с сотр. [107]. Оценки генотипической вариации в отношении процентного содержания масла и белка оказались в 6 и более раз выше в облученных популяциях, чем в контрольных. Авторы полагают, что селекция на увеличение процентного содержания масла и белка в облученных популяциях должна давать генетический эффект, поскольку наследуемость и прогнозируемый прирост в облученных популяциях довольно высоки и близки по величине к соответствующим оценкам, наблюдавшимся в расщепляющихся популяциях, которые были получены путем гибридизации.

Папа с сотр. [96] на материале Роулингса и сотр. [107] провели сравнение прогнозируемого и действительного прироста урожая, веса семени, ускорения созревания, увеличения содержания масла и белка. В целом в результате отбора были получены существенные прибавки, однако они оказались значительно ниже тех, которые прогнозировались. Хотя применение отбора сказывалось на увеличении продуктивности облученных популяций, полученные в результате отбора прибавки урожая оказались достаточными лишь для того, чтобы компенсировать более низкий исходный урожай облученных популяций. Когда практиковали отбор одновременно на высокое и низкое содержание белка и масла, он не давал положительных результатов в отношении увеличения содержания масла. Отбор на высокое содержание белка оказался более эффективным, чем отбор на низкое его содержание. По мнению авторов, эти результаты указывают на определенные возможности улучшения количественных признаков сои.

Данливи [18] использовал рентгеновское облучение в дозах 2500, 5000, 7500, 10 000 и 15 000 рентген для обработки семян сои Хокай, с тем чтобы получить новые формы, устойчивые к бактериальному ожогу (*Pseudomonas glycinea*) и стеблевому раку. Очевидная устойчивость к обоим болезням была отмечена в ранних поколениях после облучения, однако в последующих поколениях устойчивость к стеблевому раку полностью исчезала. Хо-

тя потомство от растений, устойчивых к бактериальному ожогу, в последующих поколениях становилось все более и более восприимчивым к этой болезни, некоторые из растений все еще оставались менее поражаемыми.

В 1954 г. ряд исследователей в США, работавших сое, предприняли совместное исследование по изучению влияния на сою рентгенового облучения и нейтронной иррадиации. Поскольку многие из этих работ не подлежат опубликованию, здесь будет дано краткое резюме их результатов. Главной целью предпринятой работы было определение эффективности облучения для индуцирования мутаций, часто затрагивающих простые признаки, например устойчивость к болезням. Каждый исследователь использовал сорт или сорта, адаптированные к его району, и анализировал признаки, представляющие для него особый интерес. Хотя были обнаружены многие наследственные изменения, ни один из исследователей не получил мутантов, которые бы его заинтересовали. Однако некоторые результаты совпадали с результатами Даниливи [18] в том отношении, что были выделены формы, менее восприимчивые к болезням, чем исходный сорт, но в общем поставленные цели не были достигнуты.

Рентгеновское и нейтронное облучение семян сои может заметно увеличить наследственную изменчивость количественных признаков у сои и вызвать мутации, затрагивающие количественные признаки. Однако эффективность количественной изменчивости, вызванной иррадиацией, довольно сомнительна по сравнению с эффективностью изменчивости, полученной в результате гибридизации. Соя обладает значительно большей генетической вариабельностью, чем обычно используется в селекции, и применение иррадиации для того, чтобы вызвать изменчивость в чистой линии сои (вместо использования уже имеющейся) является, по-видимому, дорогой и трудной альтернативой. Не вызывает сомнения целесообразность применения облучения для получения мутантов, обладающих устойчивостью к болезням и другими подобными признаками, несмотря на то, что результаты некоторых проведенных в этом направлении исследований являются мало обнадеживающими. Точно так же не подвергается сомнению возможное значение иррадиации в создании форм, способных к прорастанию при пониженной температуре [161]. Несмотря на это, в любых случаях прежде чем использовать облучение, необходимо тщатель-

но обследовать имеющиеся сорта с точки зрения желаемых признаков и свойств. Для выполнения текущих селекционных программ в США использование имеющейся широкой изменчивости сои заслуживает большего внимания, чем попытки создать дополнительную изменчивость с помощью иррадиации. Целый ряд исследователей [2, 90, 99, 110, 113, 122] сообщает о получении с помощью обработки колхицином аутотетраплоидных растений сои. Приведенные этими авторами результаты в общем хорошо согласуются друг с другом. По их описаниям, тетраплоидные растения имеют более крупные, шероховатые листья с более крупными устьицами, более крупные клетки и ядра, более толстые стебли, более крупные семена и пыльцу, более позднее созревание и гораздо более низкий урожай семян, чем диплоидные растения. Отмечено, что фертильность тетраплоидов сильно снижена, а по данным Портера и Вайса [99], тетраплоиды обнаруживали гибридную несовместимость с диплоидами. Результаты цитологического исследования тетраплоидных растений представлены Оинумой [90] и Сеном и Видиабхусаном [110]. Оинума приписывает сниженную фертильность тетраплоидных растений отмеченным им нарушениям мейоза, однако Сен и Видиабхусан, наоборот, считают частоту нарушений мейоза незначительной.

Гобс-Зонненшайн [27] сообщает об образовании диплоидов, триплоидов, тетраплоидов и октаплоидов при обработке семян смесями колхицина с вератрином и атропином. Имеются данные об успешном скрещивании тетраплоидов с диплоидами, в результате которого образовывалось только диплоидное потомство, а также о скрещивании тетраплоидов между собой, которое часто давало особи с тетраплоидным набором хромосом.

С точки зрения производства тетраплоидная соя стоит ниже своей диплоидной формы, чем, по-видимому, и объясняется то, что в основных генетических или физиологических исследованиях она используется довольно редко. Однако результаты работ Гобс-Зонненшайна [27] показывают некоторые преимущества тетраплоидов. В свою очередь, Оинума [90] отмечал у тетраплоидных растений сои значительно большее образование корневых клубеньков и более активную фиксацию азота, что позволило ему сделать предположение о возможном экономическом значении использования тетраплоидов для

Японии. Однако более длительная активность клубеньков и увеличенная азотфиксирующая способность у диплоидов<sup>1</sup> обычно сопровождается замедлением созревания в связи с замедлением образования бобов. Преимущества того или иного набора хромосом для образования клубеньков и азотфиксации лучше всего определять на ранних фазах развития растения. Немногочисленные наблюдения этих авторов за поведением аутотетраплоидных образцов различных сортов перед цветением указывают на незначительные различия в характере образования клубеньков или в их количестве.

Францке (персональное сообщение) получал в потомстве обработанных колхицином растений варианты, похожие на те, которые находят и у сорго [21, 22]. Совместные исследования, проведенные в 1959 г. (Уэбер, Хартиг и Джонсон, неопубликованные данные), в которых несколько из 80 изучаемых сортов сои были обработаны колхицином на фазе молодого проростка, не выявили никаких мутантных типов, за исключением многочисленных аутотетраплоидов. Летальность обработанных проростков была высокой, причем отрицательные результаты опытов можно было объяснить ошибочностью методики. В связи с этим могли бы иметь смысл дополнительные исследования возможности применения колхицина для вызывания мутаций у сои.

### ОБЩИЕ ВОПРОСЫ СЕЛЕКЦИИ СОИ

Выработка интенсивной общей программы селекции сои в США началась с учреждения в 1936 г. Региональной лаборатории по сое, и на основе этой программы было получено и введено в производство 24 улучшенных товарных сорта. Улучшенные, устойчивые к болезням варианты некоторых из этих сортов, полученные путем возвратного скрещивания, внесены в каталог для введения в производство в 1963 г. Один или несколько из этих 24 улучшенных сортов адаптированы к каждому из важных производственных районов США. Десять улучшенных сортов получено в Канаде, и еще ряд сортов появились в результате выполнения частных программ. По сравнению с исходными сортами, ранее культивировавшимися в США, новые сорта имеют бо́льшую урожайность, более высокое содержание масла, бо́льшую устой-

---

<sup>1</sup> По-видимому, речь идет о тетраплоидах. — *Прим. ред.*

чивость к полеганию, осыпанию и некоторым болезням, лучшее качество семян и их окраску, большую приспособленность к комбайновой уборке, и, что особенно важно, они вызревают в различных производственных районах. Невозможно точно оценить выгоды от использования этих новых сортов, но даже наиболее осторожные оценки показывают, что они поразительно велики.

Улучшение сортов сои в США следовало по обычному пути: интродукция (введение в культуру), а затем отбор и гибридизация с использованием отобранных форм растений, которые выращивались в производственном масштабе в течение ряда лет в прошлом и образовали почти замкнутую группу сортов с определенными наследственными свойствами (см. табл. 12 и 13). Так, генетическая основа сортов, занимающих 95% посевных площадей в северном районе возделывания сои, представлена шестью сортами маньчжурского происхождения; остальные 5% посевов составляют сорта, в той или иной мере повторяющие признаки указанных маньчжурских сортов. Преобладание у северных сортов идиоплазмы, свойственной маньчжурским сортам (табл. 12), нетрудно понять, поскольку большее число ранее интродуцированных форм, приспособленных к созреванию в северных штатах, происходят из Маньчжурии. Однако многие ранее интродуцированные формы из других стран, в частности из Кореи, Японии и Китая, также обладали подходящими сроками созревания. Предки сортов, выращиваемых в южных районах производства сои в США, имеют более разнообразное происхождение, чем предки северных сортов, причем преобладающую роль играют исходные формы из Маньчжурии, Китая и Кореи. Из повсеместно возделываемых сортов в южном поясе США 60% площади занимают сорта с исходными формами маньчжурского происхождения и лишь один из них выведен из японок сор-

тов. Надо отметить, что в ряде случаев единственной доступной информацией относительно происхождения данного сорта служат сведения о том, что он является результатом отбора из другого сорта. В этих случаях рассматриваемый новый сорт может быть получен из того же источника, что и исходный, в результате гибридизации (скрещивания) или из сортовой смеси. Точно так же данные в таблицах 12 и 13 знакомят только с исходными сортами, а не с происхождением распространенных

Т а б л и ц а 12

Источник идиоплазмы товарных сортов сои США различных групп созревания \*

| Группа созревания<br>и товарный сорт | Исходные сорта и их происхождение |                         |                       |                          |                        |                         | Прочие сорта                                                       |
|--------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------|-----------------------|--------------------------|------------------------|-------------------------|--------------------------------------------------------------------|
|                                      | А. К.<br>(Маньчжурия)             | Данфилд<br>(Маньчжурия) | Манчу<br>(Маньчжурия) | Мандарин<br>(Маньчжурия) | Мукден<br>(Маньчжурия) | Ричленд<br>(Маньчжурия) |                                                                    |
| Группа 00<br>Акме                    | —                                 | —                       | —                     | ×                        | —                      | —                       | Коричневая<br>Манитоба (происхож-<br>дение неизвестно)             |
| Фламбо                               | —                                 | —                       | —                     | —                        | —                      | —                       | Исходный материал из<br>СССР                                       |
| Группа 0                             |                                   |                         |                       |                          |                        |                         |                                                                    |
| Капитал                              | ×                                 | —                       | —                     | —                        | —                      | —                       | № 171 (Маньчжурия)                                                 |
| Комета                               | —                                 | —                       | —                     | ×                        | —                      | —                       | Коричневая<br>Манитоба (происхож-<br>дение неизвестно)             |
| Грант                                | —                                 | —                       | ×                     | ×                        | —                      | —                       | Сенека (Маньчжурия)                                                |
| Мандарин<br>(Оттава)                 | —                                 | —                       | —                     | ×                        | —                      | —                       |                                                                    |
| Норчиф                               | —                                 | —                       | —                     | —                        | ×                      | ×                       | Фламбо (СССР)                                                      |
| Группа I                             |                                   |                         |                       |                          |                        |                         |                                                                    |
| Блэкхок                              | —                                 | —                       | —                     | —                        | ×                      | ×                       |                                                                    |
| Чиппева                              | —                                 | —                       | ×                     | ×                        | —                      | ×                       |                                                                    |
| Монро                                | —                                 | —                       | —                     | ×                        | ×                      | —                       |                                                                    |
| Группа II                            |                                   |                         |                       |                          |                        |                         |                                                                    |
| Харосой                              | ×                                 | —                       | —                     | ×                        | —                      | —                       |                                                                    |
| Хокай                                | —                                 | —                       | —                     | —                        | ×                      | ×                       |                                                                    |
| Линдарин                             | —                                 | —                       | ×                     | ×                        | —                      | —                       |                                                                    |
| Группа III                           |                                   |                         |                       |                          |                        |                         |                                                                    |
| Адамс                                | ×                                 | ×                       | —                     | —                        | —                      | —                       |                                                                    |
| Форд                                 | —                                 | —                       | ×                     | ×                        | —                      | ×                       |                                                                    |
| Линкольн                             | —                                 | —                       | ×                     | ×                        | —                      | —                       |                                                                    |
| Шелби                                | —                                 | —                       | ×                     | ×                        | —                      | ×                       |                                                                    |
| Группа IV                            |                                   |                         |                       |                          |                        |                         |                                                                    |
| Кларк                                | —                                 | —                       | ×                     | ×                        | —                      | ×                       |                                                                    |
| Перри                                | —                                 | —                       | —                     | —                        | —                      | —                       | Патока<br>(Маньчжурия) и L37-1355<br>(происхождение<br>неизвестно) |
| Скотт                                | ×                                 | —                       | ×                     | ×                        | —                      | ×                       | CNS (Китай)                                                        |
| Вебеш                                | —                                 | ×                       | ×                     | —                        | —                      | —                       |                                                                    |

\* Все названные исходные сорта включены в каждый товарный сорт. Например, Кларк получен отбором после скрещивания Линкольна с Ричлендом. Поскольку родителями Линкольна были Манчу и Мандарин, все три исходные для сорта Кларк сорта Ричленд, Манчу и Мандарин помечены крестиками

Т а б л и ц а 13

Источник идиоплазмы товарных сортов сои США, V—VIII группы созревания

| Группа созревания<br>и товарный сорт | Исходные сорта и их происхождение |                         |                  |             |                   |                             | Прочие сорта                                              |
|--------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------|------------------|-------------|-------------------|-----------------------------|-----------------------------------------------------------|
|                                      | А. К.<br>(Маньчжурия)             | Данфилд<br>(Маньчжурия) | Аркоф<br>(Корея) | CNS (Китай) | Токио<br>(Япония) | P. I. 54610<br>(Маньчжурия) |                                                           |
| Группа V                             |                                   |                         |                  |             |                   |                             |                                                           |
| Дорман                               | —                                 | ×                       | ×                | —           | —                 | —                           |                                                           |
| Дортчсой 67                          | —                                 | —                       | —                | —           | ×                 | ×                           | Макупен (происхождение неизвестно)                        |
| Хилл                                 | ×                                 | ×                       | —                | ×           | —                 | —                           | Габерландт (Корея)                                        |
| s-100                                | ×                                 | —                       | —                | —           | —                 | —                           |                                                           |
| Группа VI                            |                                   |                         |                  |             |                   |                             |                                                           |
| Худ                                  | —                                 | —                       | —                | ×           | ×                 | ×                           | Роанок (происхождение неизвестно)                         |
| Ли                                   | ×                                 | —                       | —                | ×           | —                 | —                           |                                                           |
| Огден                                | —                                 | —                       | —                | —           | ×                 | ×                           |                                                           |
| Группа VII                           |                                   |                         |                  |             |                   |                             |                                                           |
| CNS                                  | —                                 | —                       | —                | —           | —                 | —                           | Клемсон (Китай)                                           |
| Джексон                              | —                                 | —                       | —                | —           | ×                 | ×                           | Палметто (Китай)                                          |
| Группа VIII                          |                                   |                         |                  |             |                   |                             |                                                           |
| Вьенвилл                             | —                                 | —                       | —                | —           | ×                 | ×                           | Тэнлоксн (происхождение неизвестно) и линия из Китая      |
| Джу 45                               | —                                 | —                       | —                | —           | —                 | —                           | Происхождение неизвестно                                  |
| Йелнанда                             | —                                 | —                       | —                | —           | —                 | —                           | Нанда (Корея), Гигантская желтая (Китай) и Ларедо (Китай) |

производственных сортов. Родословная многих находящихся в производстве новых и старых сортов приведена у Пелмана [98].

Различие исходных сортов, являющихся предками распространенных производственных сортов, не обязательно указывает на разнообразие наследственного материала, использованного при осуществлении селекционной программы. Большая часть проведенных скрещиваний не дала начала производственным сортам. Поэтому исходные сорта в известном смысле можно рассматривать как источник отборных генотипов, особенно соответствующих климатическим условиям США. Тем не менее благодаря большим усилиям, затраченным на проведение скрещиваний и отборов на основе старых исходных сортов, получают новые сорта. Вопрос о том, что может дать больший эффект в селекции, использование большой группы или же группы, более разнообразной по происхождению, носит чисто академический характер. Важен тот факт, что селекционеры сои признали целесообразность увеличения генетического разнообразия исходного материала, оценки возможностей отбора на базе сортов с различной наследственной основой и широко применяют эти положения в своей практической работе.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Allen D. I., *Missouri Univ. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 361, 1943.
2. Andres J. M., *Buenos Aires Univ. Inst. de Genét.*, 2, 95—102, 1944.
3. Athow K. L., Bancroft J. B., *Phytopathology*, 49, 697—701, 1959.
4. Athow K., Probst A. H., *Phytopathology*, 42, 660—662, 1952.
5. Bartley B. G., Weber C. R., *Agron. J.*, 44, 487—493, 1952.
6. Bening W., *Soybean Dig.*, 11(5), 20—22, 1951.
7. Bernard R. L., Smith P. E., Kaufmann M. J., Schmitthenner A. F., *Agron. J.*, 49, 391, 1957.
8. Borthwick H. A., Parker M. W., *Botan. Gaz.*, 101, 341—365, 1939.
9. Brim C. A., Cockerham C. C., *Crop Sci.*, 1, 187—190, 1961.
10. Brim C. A., Mason D. D., *Agron. J.*, 51, 331—334, 1959.
11. Brim C. A., Johnson H. W., Cockerham C. C., *Agron. J.*, 51, 42—46, 1959.
12. Caldwell B. E., Brim C. A., Ross J. P., *Agron. J.*, 52, 635—636, 1960.
13. Casas E., M. S. Thesis, North Carolina State College, Raleigh, North Carolina., 1961.

14. Clark F. E., *Can. J. Microbiol.*, 3, 113—123, 1957.
15. Collins F. I., Howell R. W., *J. Am. Oil Chemists, Soc.* 34, 491—493, 1957.
16. Domingo W. E., *J. Agr. Research*, 70, 251—268, 1945.
17. Dunleavy J., *Iowa State Coll. J. Sci.*, 32, 105—109, 1957.
18. Dunleavy J., *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 66, 113—122, 1959.
19. Earley E. B., *J. Am. Soc. Agron.*, 35, 1012—1023, 1943.
20. Feaster C. V., *Missouri Univ. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 487, 1951.
21. Franzke C. J., Ross J. G., *J. Heredity*, 43, 107—115, 1952.
22. Franzke C. J., Sanders M. E., Ross J. G., *Nature*, 188, 242—243, 1960.
23. Fribourg H. A., Johnson I. J., *Agron. J.*, 47, 171—174, 1955.
24. Fukuda Y., *Japan. J. Botany*, 6, 489—506, 1933.
25. Gates C. E., Weber C. R., Horner T. W., *Agron. J.*, 52, 45—49, 1960.
26. Geeseman G. E., *Agron. J.*, 42, 608—613, 1950.
27. Gobs-Sonnenschein C., *Züchter*, 15, 62—68, 1943.
28. Grabe D. F., *Proc. Assoc. Offic. Seed Analysts*, 47, 105—119, 1957.
29. Grabe D. F., Dunleavy J., *Phytopathology*, 49, 791—793, 1959.
30. Guard A. T., *Botan. Gaz.*, 91, 97—102, 1931.
31. Hamada H., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 23, 276, 1955.
32. Hanson W. D., *Genetics*, 44, 197—209, 1959.
33. Hanson W. D., *Genetics*, 44, 833—837, 1959.
34. Hanson W. D., *Genetics*, 44, 839—846, 1959.
35. Hanson W. D., *Genetics*, 44, 857—868, 1959.
36. Hanson W. D., *Statistical Genetics and Plant Breeding*. pp. 125—139, 1963.
37. Hanson W. D., Johnson H. W., *Genetics*, 42, 421—432, 1957.
38. Hanson W. D., Weber C. R., *Genetics*, 46, 1425—1434, 1961.
- ~~39. Hanson W. D., Weber C. R., *Crop Sci.* 2, 63—67, 1962.~~
40. Hanson W. D., Leffel R. C., Howell R. W., *Crop Sci.*, 1, 121—126, 1961.
41. Hanson W. D., Brim C. A., Hinson K., *Crop Sci.*, 1, 255—258, 1961.
42. Hanson W. D., Leffel R. C., Johnson H. W., *Crop Sci.*, 2, 93—96, 1962.
43. Hartwig E. E., Collins F. I., *Crop Sci.*, 2, 159—162, 1962.
44. Hartwig E. E., Hinson K., *Crop Sci.*, 2, 152—153, 1962.
45. Hartwig E. E., Lehman S. G., *Agron. J.*, 43, 226—229, 1951.
46. Hartwig E. E., Johnson H. W., Carr R. B., *Agron. J.*, 43, 443—445, 1951.
47. Hildebrand A. A., *Can. J. Botany*, 37, 927—957, 1959.
48. Hinson K., Hanson W. D., *Crop Sci.*, 2, 117—123, 1962.
49. Horner T. W., Weber C. R., *Biometrics*, 12, 404—414, 1956.
50. Howell R. W., Bernard R. L., *Crop Sci.*, 1, 311—313, 1961.

51. Howell R. W., Collins F. I., *Agron. J.*, 49, 593—597, 1957.
52. Humphrey L. M., *Soybean Dig.*, 12(2), 11—12, 1951.
53. Humphrey L. M., *Soybean Dig.*, 14(7), 18—19, 1954.
54. Humphrey L. M., *J. Sci. Club (Calcutta)*, 13, 83—85, 1959.
55. Johnson H. W., Handbuch der Planzensüchtung, eds. H. Kappert and W. Rudorf 2nd ed., Vol. 5, pp. 67—88, 1961.
56. Johnson H. W., Means U. M., *Agron. J.*, 52, 651—654, 1960.
57. Johnson H. W., Robinson H. F., Comstock R. E., *Agron J.*, 47, 314—318, 1955.
58. Johnson H. W., Robinson H. F., Comstock R. E., *Agron J.*, 47, 477—483, 1955.
59. Johnson H. W., Borthwick H. A., Leffel R. C., *Botan. Gaz.*, 122, 77—95, 1960.
60. Kalton R. R., *Iowa State Coll. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 358, 671—732, 1948.
61. Karasawa K., *Japan. J. Botany*, 8, 113—118, 1936.
62. Kato I., Sakaguchi S., Naito Y., *Tôkai-Kinki Natl. Agr. Expt. Sta. (Japan) Bull.*, 1, 96—114, 1954.
63. Kato I., Sakaguchi S., Naito Y., *Tôkai-Kinki Natl. Agr. Expt. Sta. (Japan) Bull.*, 2, 159—168, 1955.
64. Krober O. A., *J. Agr. Food Chem.*, 4, 254—257, 1956.
65. Krober O. A., Caritter J. L., *Crop Sci.*, 2, 171—172, 1962.
66. Kuehl R. O., M. S. Thesis, North Carolina State College, Raleigh, North Carolina, 1961.
67. Kuiken K. A., Lyman C. M., *J. Biol. Chem.*, 177, 29—36, 1949.
68. Leffel R. C., *Crop Sci.*, 1, 346—349, 1961.
69. Leffel R. C., Hanson W. D., *Crop Sci.*, 1, 169—174, 1961.
70. Leffel R. C., Weiss M. G., *Agron. J.*, 50, 528—534, 1958.
71. Lehman W. F., Lambert J. W., *Agron. J.*, 52, 84—86, 1960.
72. Liu H.-L., *J. Heredity*, 40, 317—322, 1949.
73. Ma R. H., M. S. Thesis, University of Illinois, Urbana, Illinois, 1946.
74. McCollum R. E., *Agron. Abstr.*, p. 21, 1960.
75. Mahmud I., Kramer H. H., *Agron. J.*, 43, 605—608, 1951.
76. Mahmud I., Probst A. H., *Agron. J.*, 45, 59—61, 1953.
77. Matsuura H., A. Bibliographical Monograph on Plant Genetics, 2nd ed., Hokkaido Imperial Univ., Sapporo, pp. 100—110, 1933.
78. Means U. M., Johnson H. W., Erdman L. W., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 25, 105—108, 1961.
79. Miksche J. P., *Agron. J.*, 53, 121—128, 1961.
80. Morse W. J., Soybeans And Soybean Products, ed. K. S. Markley, New York, pp. 3—59, 1950.
81. Morse W. J., Cartter J. L., *Yearbook Agr. U. S. Dept. Agr.*, pp. 1154—1189, 1937.
82. Mumaw C. R., Weber C. R., *Agron. J.*, 49, 154—160, 1957.
83. Nagai I., *Tokyo Univ. Coll. Agr. J.*, 8, 1—92, 1921.
84. Nagai I., *Agr. and Hort. (Tokyo)*, 1, 1—14, 107—118, 1926.
85. Nagai I., Saito S., *Japan. J. Botany*, 1, 121—136, 1923.
86. Nagata T., *Mem. Hyogo Univ. Agr.*, 3, 63—102, 1960.
87. Nagata T., *Sci Repts. Ser. Agr. Hyogo Univ. Agr.*, 4, 101—104, 1960.

88. Nagata T., *Sci. Repts. Ser. Agr. Hyogo Univ. Agr.*, 4, 108—112, 1960.
89. Nitta K., *Hokkaido Natl. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 63, 64—69, 1952.
90. Oinuma T., *Japan. J. Breeding*, 2, 7—13, 1952.
91. Owen F. V., *Genetics*, 12, 441—448, 1927.
92. Owen F. V., *Genetics*, 12, 519—529, 1927.
93. Owen F. V., *J. Agr. Research*, 34, 559—587, 1927.
94. Owen F. V., *Genetics*, 13, 50—79, 1928.
95. Owen F. V., *Plant Physiol.*, 3, 223—226, 1928.
96. Papa K. E., Williams J. H., Hanway D. G., *Crop Sci.*, 1, 87—90, 1961.
97. Parker M. W., Bortwick H. A., *Soybean Dig.*, 11(11), 26—28, 30, 1951.
98. Poehlman J. M., *Breeding Field Crops*, New York, pp. 220—239, 1959.
99. Porter K. B., Weiss M. G., *J. Am. Soc. Agron.*, 40, 710—742, 1948.
100. Probst A. H., *J. Am. Soc. Agron.*, 35, 662—666, 1943.
101. Probst A. H., *J. Am. Soc. Agron.*, 37, 549—554, 1945.
102. Probst A. H., *Agron. J.*, 42, 35—45, 1950.
103. Probst A. H., *Agron. J.*, 49, 148—150, 1957.
104. Probst A. H., Athow K. L., *Phytopathology*, 48, 414—416, 1958.
105. Raebler J. G., Weber C. R., *Agron. J.*, 45, 362—366, 1953.
106. Ramanathan K., *Current Sci. (India)*, 5, 155, 1950.
107. Rawlings J. O., Hanway D. G., Gardner C. O., *Agron. J.*, 50, 524—528, 1958.
108. Ricker P. L., Morse W. J., *J. Am. Soc. Agron.*, 40, 190—191, 1948.
109. Sanders M. E., Franzke C. J., Ross J. G., *Am. J. Botany*, 46, 119—125, 1959.
110. Sen N. K., Vidyabhusan R. V., *Euphytica*, 9, 317—322, 1960.
111. Singh M. P., Anderson J. C., *Agron. J.*, 41, 477—482, 1949.
112. Smith P. E., Schmitthenner A. F., *Agron. J.*, 51, 321—323, 1959.
113. Sonnenschein C., *Forschungsdienst*, 12, 532—537, 1941.
114. Stewart R. T., *J. Heredity*, 18, 281—284, 1927.
115. Stewart R. T., *J. Agr. Research*, 40, 829—854, 1930.
116. Stewart R. T., Wentz J. B., *J. Am. Soc. Agron.*, 18, 997—1009, 1926.
117. Stewart R. T., Wentz J. B., *J. Am. Soc. Agron.*, 22, 658—662, 1930.
118. Stubbe H., *Proc. 10 th Intern. Congr. Genet. (Montreal, 1959)*, 1, 247—260, 1959.
119. Takagi F., *Sci. Repts. Tôhoku Univ. Fourth Ser.*, 4, 577—589, 1929.
120. Takahashi N., *Japan. J. Genet.*, 9, 208—225, 1934.
121. Takahashi N., Fukuyama J., *Hokkaido Agr. Expt. Sta. Rept.*, 10, 1919.
122. Tang P. S., Loo W. S., *Science*, 91, 222, 1940.
123. Terao H., *Am. Naturalist*, 52, 51—56, 1918.

124. Terao H., Nakatomi S., *Japan. J. Genet.*, 4, 64—80, 1929.
125. Ting C. L., *J. Am. Soc. Agron.*, 38, 381—393, 1946.
126. Torrie J. H., *Agron. J.*, 50, 198—200, 1958.
127. Torrie J. H., *Agron. J.*, 50, 265—267, 1958.
128. Van Schaik P. H., Probst A. H., *Agron. J.*, 50, 98—102, 1958.
129. Van Schaik P. H., Probst A. H., *Agron. J.*, 50, 192—197, 1958.
130. Veatch C., *J. Am. Soc. Agron.*, 22, 289—310, 1930.
131. Veatch C., Woodworth C. M., *J. Am. Soc. Agron.*, 22, 700—702, 1930.
132. Voigt R. L., Weber C. R., *Agron. J.*, 52, 527—530, 1960.
133. Weatherspoon J. H., Wentz J. B., *J. Am. Soc. Agron.*, 26, 524—531, 1934.
134. Weber C. R., *Iowa State Coll. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 374, 767—816, 1950.
135. Weber C. R., *Agron. J.*, 49, 547—548, 1957.
136. Weber C. R., Hanson W. D., *Crop Sci.*, 1, 389—392, 1961.
137. Weber C. R., Horner T. W., *Agron. J.*, 49, 444—449, 1957.
138. Weber C. R., Moorthy B. R., *Agron. J.*, 44, 202—209, 1952.
139. Weber C. R., Weiss M. G., *J. Heredity*, 50, 53—54, 1959.
140. Weiss M. G., *Genetics*, 28, 253—268, 1943.
141. Weiss M. G., *Advances in Agron.*, 1, 77—157, 1949.
142. Weiss M. G., Weber C. R., Kalton R. R., *J. Am. Soc. Agron.*, 39, 791—811, 1947.
143. Weiss M. G., Weber C. R., Williams L. F., Probst A. H., *J. Agron.*, 44, 289—297, 1962.
144. Wentz J. B., Stewart R. T., *J. Am. Soc. Agron.*, 16, 534—540, 1924.
145. White H. B., Quackenbush F. W., Probst A. H., *J. Am. Oil Chemists. Soc.*, 38, 113—117, 1961.
146. Wiggans R. G., *J. Am. Soc. Agron.*, 31, 314—321, 1939.
147. Williams J. H., *Agron. J.*, 45, 293—297, 1953.
148. Williams J. H., Hanway D. G., *Crop Sci.*, 1, 34—36, 1961.
149. Williams L. F., *Genetics*, 33, 131—132, 1948.
150. Williams L. F., *Soybeans and Soybean Products*, ed. Markley, pp. 111—156, Interscience, New York, 1950.
151. Williams L. F., *Genetics*, 37, 208—215, 1952.
152. Williams L. F., Lynch D. L., *Agron. J.*, 46, 28—29, 1954.
153. Woodworth C. M., *Genetics*, 6, 487—553, 1921.
154. Woodworth C. M., *J. Am. Soc. Agron.*, 15, 481—495, 1923.
155. Woodworth C. M., *Illinois Univ. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 384, 297—404, 1932.
156. Woodworth C. M., *J. Am. Soc. Agron.*, 25, 38—51, 1933.
157. Woodworth C. M., Cole L. J., *J. Heredity*, 15, 349—354, 1924.
158. Woodworth C. M., Williams L. F., *J. Am. Soc. Agron.*, 30, 125—129, 1938.
159. Yamada T., Horiuchi S., *Japan. J. Breeding*, 3, 9—16, 1953.
160. Yoshino Y., Ozaki K., Saito M., *Hokkaido Natl. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 68, 15—24, 1955.
161. Zacharias M., *Züchter*, 26, 321—338, 1956.

# ФИЗИОЛОГИЯ СОИ

Р. В. ХАУЭЛЛ

*Региональная лаборатория по сое, США Урбана, Иллинойс*

## ВВЕДЕНИЕ

В условиях быстрого роста производства сои [*Glycine max* (L.) Merr] последние годы основные научные исследования велись в области генетики и селекции соевого растения и лишь слегка касались вопросов патологии. Сравнительно мало работ было посвящено физиологии сои, если не считать таких специфических вопросов, как фотопериодизм и азотфиксация. Однако в последнее время началось усиленное изучение различных аспектов метаболизма. В главе «Агротехника сои», написанной Картером и Хартвигом, некоторые результаты физиологических исследований рассматриваются с точки зрения проблем производства.

## ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН

Вопросы физиологии прорастания семян детально рассматриваются в обзорах Тула [337], а также Крокера и Бартона [79]. Вайс [360] описывает факторы, влияющие на жизнеспособность семян.

Прорастание определяется как «появление и формирование из зародыша семени таких существенно важных структур, которые могут свидетельствовать о возможности развития в соответствующих условиях нормального растения» [339]. Семена сои не требуют для своего прорастания какого-либо особого светового режима, однако не менее чем семена других культур зависят от наличия подходящих условий влажности и аэрации.

Для нормального прорастания семян нужны также и определенные внутренние условия, а именно: наличие доступных питательных веществ и необходимых для их использования метаболических систем, соответствующий баланс регуляторов роста и наличие структур, облегчающих перенос элементов питания, требующихся для роста. Процесс прорастания включает в себя мобилизацию и использование пищевых и энергетических резервов, в

противоположность процессу формирования семени, при котором происходит только накопление (аккумуляция) энергетических веществ.

В полевых условиях всходы начинают появляться на 5—7-й день после посева в зависимости от глубины заделки семян, влажности почвы и температуры. Глубина заделки семян имеет особенно важное значение в связи с влажностью, поэтому на сухой почве она должна быть больше.

### ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ПРОРАСТАНИЕ

Согласно данным Хантера и Эриксона [169], количество влаги, необходимой для прорастания семян сои, равно приблизительно 50% от веса семени. У кукурузы оно составляет примерно 30, у риса 26 и сахарного тростника 31%. Кукуруза прорастает при напряжении почвенной влаги, равном 12,5 атм, в то время как семена сои не удается прорастить, если этот показатель превышает 6,6 атм.

Избыточная влажность неблагоприятна для прорастания [377]; в опытах по проращиванию семян в песке его увлажнение свыше 15% приводило к снижению процента прорастания [82]. Семена можно оставить в воде, пока они не поглотят ее вдвое больше собственного веса; если после этого быстро высушить семена в токе воздуха, процент прорастания снижается очень незначительно.

Хотя в некоторых случаях было показано исключительно важное значение кислорода для прорастания [79] и считается, что он совершенно необходим для семян в этот период, проведено очень мало количественных исследований по изучению влияния уровня кислорода на процесс прорастания семян [377]. Избыток воды, по-видимому, ухудшает снабжение семян кислородом [253, 339].

Влияние температуры на процесс прорастания изучено особенно хорошо. По данным Делуша [82], максимум прорастания за самый короткий период наблюдается при температуре 30°C. Чтобы получить такой же процент прорастания при 20°C, необходимо почти вдвое больше времени. Относительно потребности семян в изменяющемся температурном режиме сведений нет. Иноуэ [170], работая с японскими сортами, установил, что оптималь-

ная температура прорастания равняется 33,9—36,1°C, минимальная 2,2—3,9°C и максимальная 42,2—43,9°C.

Различные методы определения всхожести семян и интерпретация результатов этих определений описаны в агрономическом справочнике [30], изданном Министерством сельского хозяйства США в 1952 г. [339]. По данным Шерфа [304], результаты лабораторных определений всхожести семян в кварцевом песке методом, предложенным Ассоциацией официальных аналитиков семян, хорошо совпадают с полевой всхожестью. Аналогичные результаты можно получить при проращивании семян на обычном (строительном) песке, если следить за его чистотой (Бернард, персональное сообщение).

Большое распространение получают быстрые химические методы определения жизнеспособности семян. Наиболее известным из них является метод окрашивания зародыша трифенилтетразолиумхлоридом. Этот метод был предложен Лэконом [206] и впервые использован в работе с соей Портером [270]. Окрашивание внутренних тканей первичной листовой почки является, по-видимому, наилучшим показателем жизнеспособности семян. Однако метод не оправдывает себя в работе с соей, так как чрезвычайно трудно аккуратно выделить эту почку.

Содержание влаги в семенах сои незадолго до созревания превышает 50%, т. е. уровень, необходимый для прорастания [169], однако случаи прорастания недозревших семян в бобах «на корню» крайне редки. Это, по-видимому, не является следствием ограниченного поступления кислорода, так как его поглощение целыми созревающими бобами и семенами аналогично поглощению раскрывшимися бобами и заключенными в них семенами [165].

Согласно данным Озаки с сотр. [258], семена, убранные через 35 дней после цветения, прорастают, если их оставить на 10—20 дней на воздухе для дозревания. Работы Региональной лаборатории США по сое показали, что семена, убранные в тот момент, когда их вес составляет 75 мг (приблизительно половина нормального веса), не удастся прорастить непосредственно после уборки, даже если их вылущить и оставить для дозревания при комнатной температуре, пока они не достигнут постоянного веса. Однако, если такие семена оставляли дозревать в бобах при комнатной температуре до момента достижения постоянного сырого веса (приблизительно на

неделю) или если их вымачивали 2—3 часа в деионизированной воде, получали очень высокий процент прорастания [114].

## ПРОЦЕСС ПРОРАСТАНИЯ И МЕТАБОЛИЗМ

Интенсивность дыхания при прорастании семян сои характеризуется увеличением потребления кислорода и изменениями в специфичности субстрата, что может быть связано с изменением характера использования запасных питательных веществ. В прорастающем семени установлено наличие цикла трикарбоновых кислот, а в митохондриях, так же как в других тканях, наблюдается высокий уровень окислительной активности [110, 158, 330].

Аказава и др. [3] сообщают о переаминировании и синтезе аминокислот цитоплазматическими частицами (преимущественно митохондриями) в проростках сои.

Как количество митохондриального азота, так и поглощение кислорода на единицу азота достигают своего пика спустя пять дней после начала прорастания [158]. На пятый день изменяется также уровень глиоксилата [201], с помощью которого осуществляется превращение жирных кислот в углеводы [56, 57, 158]. Хотя считается, что за поглощение кислорода в тканях ответственны в основном митохондрии, недавние исследования (Отара, неопубликованные данные) показали, что при наличии кофакторов, содержащихся в природных жирах, в дыхании в такой же мере могут участвовать окислительные системы растворимой фракции этих тканей.

Как показал Холман [156], содержание масла в семядолях в процессе прорастания падает и спустя 15 дней составляет всего около 2% от исходной величины. Йодное число масла снижается со 140 до 120. Уровень липоксидазы достигает максимума на четвертый день, но очень быстро падает и на девятый день составляет всего 10% от максимального количества. Каталазная активность достигает своего пика на пятый день. Эти ферменты используют в качестве субстратов перекиси и чрезвычайно интересны в связи с превращениями жиров и возможным образованием перекисей в процессе распада ненасыщенных жирных кислот [319]. Кан [180] сообщает, что вслед за пиком липазной активности, который наступает на пятый день, начинается быстрое исчезновение

масла. По данным Кана с сотр. [181], *in situ* эти жировые фракции в семядолях прорастающих семян сои встречаются в виде капелек, содержащих, по всей вероятности, белок, фосфолипиды, нуклеиновые кислоты и воду, но не имеющие в своем составе углеводов. В процессе прорастания пропорция нетриглицеридных компонентов во фракции «природного жира» с течением времени постепенно снижается.

Хотя детали процесса деградации жирных кислот еще не выяснены, предполагают, что митохондрии являются теми центрами, в которых происходит по крайней мере часть реакций распада жирных кислот. Они содержат значительные количества липоксидазы, пероксидазы и каталазы, могут окислять линоленовую кислоту [180, 182] и иметь в своем составе ферменты глиоксилатного цикла [158].

Как показали Мак-Алистер и Кробер [222], углеводы используются намного быстрее, чем фракция жиров. Запас углеводов практически исчерпывается уже на третий день после начала прорастания. Количество белка в течение первых двух недель снижается примерно с той же скоростью, что и масло, а затем темп его использования значительно замедляется. Через пять недель после посева каждая семядоля в опытах Мак-Алистера и Кробера содержала около 2 мг белка.

Значение различных изменений в витаминах, аминокислотах и т. д. для прорастающего растения в некоторых случаях очень трудно уяснить. Однако такого рода вопросы приобретают чрезвычайный интерес в связи с питанием животных. Аскорбиновая кислота в недозревших семенах действует, по-видимому, как ингибитор прорастания. Это активное начало в экстрактах из недозревших семян [115, 116] Кий и Уолд [195] идентифицировали как *l*-аскорбиновую кислоту. Этот ингибитор достигает максимальной концентрации приблизительно к середине периода формирования семян, а к моменту их созревания его содержание падает до низкого уровня. По данным Мак-Кинни с сотр. [224], аскорбиновая кислота, которая отсутствует в созревших бобах, появляется в семенах вскоре после начала прорастания, причем ее уровень в течение первых четырех дней быстро возрастает. При опылинии проростков 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислотой аскорбиновая кислота синтезируется значительно быстрее [193], Сугимото [193], сравнивая в десяти-

дневных опытах проращивание на свету и в темноте, нашел, что самый высокий уровень аскорбиновой кислоты на свету отмечается на седьмой день, в темноте — на десятый. В опытах Сугавара [321] количество аскорбиновой кислоты в восстановленной форме в прорастающей сое было равно 0,178 мг/г, а в окисленной форме — 0,086 мг/г. Соответствующие величины для кукурузы составили 0,045 и 0,068 мг/г.

Общее количество тиамин (витамина  $B_1$ ) в период прорастания, по данным Ми [231], Сугимото [322] и Мак-Кинни [224], довольно постоянно (12—14 мкг/г согласно Мак-Кинни и др.) Однако Ми установил, что уровень связанного тиамин (тиаминпирофосфата или кокарбоксилазы) в начале процесса прорастания повышается. Исследователь предположил, что на ранних этапах роста для нормального обмена веществ необходимо фосфорилирование тиамин, однако это процесс обратимый, и примерно через четыре дня положение восстанавливается. К этому времени истощаются запасы углеводов в семени и может отпасть необходимость в системе декарбоксилирования пирувата.

Как показал Сугимото, изменения в содержании тиамин, так же как и витамина  $B_2$  (рибофлавина), цистин, цистеин и метионин, происходят быстрее на свету, чем в темноте.

Ричардсон и Аксельрод [260], наблюдавшие снижение уровня инозита в процессе прорастания семян сои, пришли к заключению, что такое снижение является общим для всех высших растений, хотя Баркхолдер и Мак-Вей [49] получили данные о первоначальном повышении содержания инозита в процессе прорастания сои и других культур.

## РОСТ КОРНЕЙ И ОБРАЗОВАНИЕ КЛУБЕНЬКОВ

Здоровье и жизнеспособность растений обуславливаются протяженностью и деятельностью корней. Непрерывное снабжение растения водой и питательными веществами — очевидное их назначение. Менее очевидным, но не менее важным является контроль за верхушечным ростом с помощью гормонов, образующихся в корнях [163, 362]. Специфическое назначение корней у бобовых растений заключается в образовании симбиотических азотфиксирующих систем, которые делают растение аутоτροφным в отношении этого элемента.

Корневая система сои характеризуется первичным (главным) корнем, который может проникать на глубину 1,5 м [33]. В условиях, неблагоприятных для проникновения в глубь почвы, стержневой корень имеет менее важное значение, чем ветвящиеся боковые корни. Согласно Борсту и Тэчеру, в любых условиях основная масса корней располагается на глубине 70 см от поверхности почвы. По мере развития растений продолжается и рост корней почти до того момента, когда начинается формирование семян, после чего общий вес корней снижается. Даже до прекращения роста корней надземные органы растут значительно быстрее, чем корневая система, так что соотношение надземная масса : корни постоянно возрастает. Само по себе это соотношение имеет небольшое значение, так как оно изменяется в зависимости от условий развития и условий среды [88, 285].

Зональное распределение, строение и рост корня были недавно описаны Саном [324, 326]. Кончик корня состоит из трех слоев тканей с возрастающей степенью зрелости: промеристемы, первичной меристемы и первичных остаточных тканей. Промеристема включает в себя 8—14 тяжей клеток и простирается почти на 100 мк в длину. Первичная меристема распространяется на 200 мк в длину. Из первичных остаточных тканей особенно выделяется первичная ксилема (протоксилема), которая имеет форму тетрады. Боковые корни закладываются в перicycle, прямо против гребней этой тетрады, и развиваются акропетально (от основания к вершине), располагаясь четырьмя продольными рядами, которые начинаются непосредственно под гипокотилем (подсемядольным коленом). Эпидермис однороден и состоит из близко расположенных удлинённых тонкостенных клеток. Образование корневых волосков, по данным Сана, начинается на четвертый день после посева.

### **ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА РОСТ КОРНЕЙ**

Общеизвестно, что рост корней и их активность зависят от постоянно меняющихся условий среды. Основными из них являются температура, влажность, аэрация и наличие питательных веществ. Первые три фактора будут обсуждаться в этом разделе, четвертый, т. е. роль питательных элементов, рассматривается в следующем разделе. Способность корней проникать в глубь почвы обратно пропорциональна плотности почвы [379]. Кроме

возрастающего механического сопротивления росту корней в почве с более высокой плотностью, по-видимому, снижается влажность и ухудшается аэрация.

### Температура и рост корней

Выращивая растения в вегетационном домике на гравии, Эрлей и Картер [88] установили, что колебания температуры в пределах 12,2—37,2°C оказывали очень незначительное влияние на рост корней (на их сухой вес). Однако, хотя различия в весе корней были довольно малы и едва достигали 5%-ного уровня статистической достоверности, можно сказать, что наибольшие веса в четырех экспериментах с температурой от 7,7 до 37,2°C были получены при 27,2 и 32,2°C. Повышение температуры корнеобитаемой среды с 2,2 до 7,7°C увеличивало сухой вес корней от 0,02 до 0,03 г и сухой вес надземной массы с 0,19 до 0,56 г на растение в течение 39-дневного периода.

В связи с колебаниями температуры варьировало также общее поглощение катионов и их распределение в растении. Так, по данным Уоллеса [352], поглощение калия корнями сои возрастало при увеличении температуры в пределах от 12,2 до 32,2°C, в то время как поглощение кальция и магния снижалось более чем в эквивалентных количествах. Кан и Хэнсон [179] установили, что увеличение температуры на 2,2° (от 25 до 27,2°C) приводило к увеличению константы скорости накопления ( $V_m$ ) от 1,18 до 1,30 мкэкв/час/г сырого веса. Однако на константу равновесия накопления калия, по данным этих исследователей, изменения температуры не оказывали никакого влияния, как в опытах с соей, так и в опытах с кукурузой.

### Влажность почвы и рост корней

На рост корней, так же как и на рост всего растения, большое влияние оказывают условия почвенной влажности. Петерс и Джонсон [268] сообщают, что растения поглощали значительные количества воды с самых глубоких горизонтов почвенного профиля даже при поливе, а летние дожди влияли только на верхнюю половину корневой зоны. В опытах Свэна [328] использование растениями воды непосредственно в рядке в два раза превышало ее поглощение в точке, расположенной по се-

редине междурядья или отстоящей от рядка на одну четверть ширины междурядья. Однако, если влажность почвы увеличивали путем полива, количество влаги, используемой из междурядий, возрастало почти до двух третей ее количества, поглощенного в рядке.

Значительный вред сое приносит наличие в корневой зоне грунтовой воды, особенно если уровень последней в начале сезона располагается недалеко от поверхности земли, а затем падает [109]. В этих условиях нередки поражения растений гнилью, вызываемой *Phytophthora* [151]. У затопленных растений может развиваться воздухоносная ткань (аэренхима), которая, обеспечивая аэрацию подземных тканей, увеличивает устойчивость сои в этих условиях [9, 105].

У дикой сои (*Glycine ussuriensis* Regel and Maack) в тканях корня и надземной части развивается аэренхима, а также мощная дополнительная корневая система, благодаря чему эти растения плодоносили как при продолжительном затоплении с 17 июля вплоть до созревания (при посеве 1 июля), так и в случае, когда влажность почвы поддерживали на уровне 50% от полной влагоемкости. У растений культивируемых в настоящее время сортов в этих условиях развивалась лишь чечевицеобразная аэренхима, и они не выдерживали затопления с 17 по 31 июля и с 1 по 31 августа.

### Аэрация почвы и рост корней

На необходимость нормального снабжения кислородом для поддержания общей метаболической активности корней указывали еще Хоглэнд и Бройер [153]. Позднее эти выводы были подтверждены работами других исследователей. Как указывает Эпштейн [93], согласно теории переносчиков, ионы могут диффундировать в так называемое наружное пространство внутри ткани, причем их концентрация становится равной концентрации в наружном растворе. Ионы из наружного пространства можно легко удалить путем вымывания или обменным путем. Однако перенос ионов в так называемое внутреннее пространство связан с переносчиками или с механизмом «насоса», в той или иной мере зависящими от энергии дыхания [93, 152, 288].

Внутреннее пространство может быть представлено вакуолями, цитоплазмой, митохондриями и другими участками, куда ионы поступают необратимо [211].

Большую часть нормального дыхания корней сои можно отнести за счет митохондрий, для которых характерно наличие известного типа метаболической системы — цикла Кребса [196]. Таким образом, корням сои для нормальной жизнедеятельности необходим кислород.

Корни растений сои чувствительны к изменениям в напряженности кислорода. Используя водную культуру, Шив [305] и Джильберт и Шив [127] показали, что корни сои росли в растворах, концентрация кислорода в которых поддерживалась на уровне 6 частей кислорода на миллион частей раствора. В неаэрируемых растворах корни снижали содержание кислорода за 6—9 часов практически до нуля. При отсутствии растворенного кислорода в питательном растворе рост корней был почти в два раза меньше, чем при оптимальном уровне кислорода. Сан [324] нашел, что длина первичных и число вторичных корней у растений, находившихся в течение трех недель в аэрируемых растворах, превышали в три раза эти показатели у растений в неаэрируемых растворах. С другой стороны, корневые волоски были гуще у растений в неаэрируемых растворах.

Хопкинс [150] поставил несколько опытов, в которых к корням растений, культивируемых на кварцевом песке с диаметром частиц не более 2,3 мм, подавалась смесь газа с содержанием кислорода от 0,5 до 21 %. На основании этих опытов исследователь пришел к заключению, что растения сои способны поддерживать ростовые процессы даже при таком низком уровне кислорода, как 1,5 %. Только когда содержание кислорода в поступающей к корням газовой смеси падало ниже этого предела, верхушечный рост заметно ограничивался.

Уровень поглощения калия, кальция и фосфора в присутствии 0,5 % кислорода был соответственно на 25, 16 и 45 % ниже, чем при поступлении к корням воздуха. На поглощение магния и микроэлементов уровень кислорода не оказывал никакого влияния, а поглощение натрия при таком снижении содержания кислорода повышалось на 67 %.

Интенсивность дыхания корней целых растений варьировала в течение суток, причем наибольшие отклонения наблюдались в дневное время [167]. При постоянном освещении характер этих колебаний несколько изменялся, но в общем интенсивность корневого ды-

хания все еще продолжала варьировать. Накопление ионов, как показали опыты с  $\text{Rb}^{86}$ , также варьировало в течение суток с максимумом в дневное время. Изолированные корни не обнаруживали подобных изменений в интенсивности дыхания или поглощения ионов. Хэнсон [141] высказал предположение, что в накоплении ионов корнями растений сои принимает участие рибонуклеиновая кислота (РНК). Различные вещества, вызывающие распад РНК, снижали также интенсивность дыхания у растений и накопление ионов.

Согласно предположению Арнона [10], большое значение для дыхания растений сои может иметь кислород, образующийся при разложении  $\text{NO}_3$ . Данные Шива [305], а также Джильберта и Шива [127] показывают, что  $\text{NO}_3$  может действительно служить донором кислорода в корнях сои. Вполне вероятно, что способность переносить низкое напряжение кислорода в корнеобитаемой среде у растений сои, по крайней мере частично, может быть обусловлена доступностью  $\text{NO}_3$  в питательном растворе.

### Влияние гербицидов на рост корней

Хотя основное внимание в опытах с гербицидами уделялось их действию на надземную часть растений, установлено, что обработка сои 2,4-дихлорфеноксисуksной кислотой (2,4-D) иногда вызывает гибель корней. По данным Сана [325], обработка растения 2,4-D нарушает нормальное развитие его первичных тканей, особенно в области центрального цилиндра и внутреннего коркового слоя. Меристематическая активность клеток на этих участках значительно возрастает; однако вновь образующаяся масса клеток не поляризуется и в этих условиях не закладываются зачатки боковых корней, характерные для нормального корня. Также ненормально развивается гипокотиль (подсемядольное колено). Клетки сердцевинки становятся меристематическими, и в сердцевине развиваются аномальные сосудистые пучки. Кроме подавления процесса удлинения, 2,4-D задерживает выпрямление подсемядольного колена, если этим веществом обрабатываются проростки [196]. Поглощение кислорода под действием 2,4-D снижалось приблизительно на 50% в апикальной зоне и на 20% в более старой зоне корня.

Уильям [367] исследовал поведение 93 сортов при выращивании их на растворах, содержащих 0,5, 1,0 и 2,5 мкг/г 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты.

При самой низкой из этих концентраций рост корней у четырех сортов составлял 80% от контроля, в то время как у пяти сортов он достигал только 50% или даже меньше. Ингибирующее действие 2,4-D усиливалось по мере увеличения ее концентрации. При всех уровнях наблюдались большие различия в чувствительности сортов сои к действию 2,4-D, но не было ни одного сорта, который оказался бы устойчивым к этому веществу даже при самой низкой его концентрации. Губительное действие 2,4-D на корни значительно усугублялось высокими концентрациями азота [372].

## **ОБРАЗОВАНИЕ КЛУБЕНЬКОВ И ФИКСАЦИЯ АЗОТА**

### **Ростовые факторы**

Принимают ли участие в образовании клубеньков вещества, регулирующие рост растений? По данным Раджо М. и Раджо Н. [277] и Раджо с сотр. [278], ростовые вещества, быстро перемещающиеся из семядолей, существенно необходимы для образования клубеньков.

Из многих исследованных веществ (витаминов, аминокислот, регуляторов роста, нуклеотидов и т. д.) только инозит стимулировал образование клубеньков [279]. У линий сои, генетически не способных к образованию клубеньков, инозит не вызывал их образования (Хауэлл, неопубликованные данные).

Таннер и Андерсен [333] высказали предположение, что хорошо известный эффект подавления процесса образования клубеньков в присутствии связанного азота может быть результатом разложения индолилуксусной кислоты под действием нитрата или следствием ингибирующего действия аммиака на процесс превращения триптофана в индолилуксусную кислоту.

### **Процесс фиксации азота и возраст растений**

Клубеньки у молодых растений образуются чрезвычайно рано и уже на ранних фазах своего формирования способны фиксировать азот. По данным Бергерсена [21], первые клубеньки у сорта сои Линкольн появля-

лись через девять дней после посева, а фиксация азота начиналась уже две недели спустя.

Растения сои могут испытывать недостаток в азоте после того, как резервы семени в основном использованы,— приблизительно через две недели после посева [222] — и прежде, чем симбиотическая система станет полностью активной [100].

В опытах Бергерсена проростки постепенно желтели в течение приблизительно 15 дней после начала образования клубеньков, а затем за одну ночь позеленели.

Относительно того, сколько времени продолжается активная фиксация азота, нет единого мнения. Используя зимние растения, которые зацветали через 2—3 недели после прорастания, Бергерсен нашел, что общее количество азота в растении возрастало довольно постоянно с того момента, когда первые клубеньки достигали двухнедельного возраста, и кончая временем, когда начинался их распад (приблизительно через 4 недели). Через 58 дней после посева, или семь недель после появления первых клубеньков, фиксация азота прекращалась (Бергерсен, персональное сообщение). У выращенных в обычных условиях растений наблюдался периодический прирост клубеньков с интервалами около 14 дней.

Априсон с сотр. [8] наблюдали значительную фиксацию азота клубеньками у растений сои сорта Хокай через 80 дней после посева. В Мадисоне (штат Висконсин), где проводился этот эксперимент, сорт Хокай созревает приблизительно через 135 дней. Следовательно, можно предположить, что во время уборки эти растения были на поздней стадии цветения. Маги и Баррис [226] отмечают, что фиксация азота изолированными клубеньками резко возрастает с увеличением их размера у молодых активно растущих растений и заметно падает по мере замедления роста растений в связи с цветением. С другой стороны, как сообщает Бонд [30], самая высокая степень фиксации азота (в расчете на одно растение) отмечается в период завязывания и развития бобов. Общий вес клубеньков по мере роста растения постепенно увеличивается, достигая к моменту созревания (при проведении опыта в вегетационных сосудах) 2,5 г на восемь растений.

Эбертова [90] указывает, что новые высокоактивные клубеньки возникают постоянно в течение всей жизни

растения. В полном согласии с данными Бонда она показала, что процесс фиксации азота продолжается до того момента, когда семена почти достигают зрелости. К сожалению, ей не удалось провести достаточно частый отбор проб, чтобы наблюдать циклический процесс образования клубеньков, описанный Бергерсеном.

Хорошо известно, что в период развития бобов и семян растения сои нуждаются в достаточном количестве азота [135, 336]. Однако при выращивании в водной культуре они не способны к середине периода цветения накапливать его в количестве, достаточном для того, чтобы обеспечить дальнейший рост.

Априсон и Баррис [7] первыми установили, что изолированные клубеньки способны фиксировать азот. Наиболее активные клубеньки достигают в диаметре 5—6 мм [8, 226].

Существует строгий температурный оптимум для жизнедеятельности клубеньков, лежащий около 25°C [8]. Изолированные клубеньки быстро теряют способность фиксировать азот, причем скорость фиксации через шесть часов после изоляции вдвое меньше, чем через час. Фиксация протекает в воде и не стимулируется при добавлении известных дыхательных субстратов и кофакторов.

Фиксация азота свободно живущей культурой *Rhizobium* не была установлена, хотя это положение еще нуждается в проверке. Бергерсен и Бригс [22] наблюдали, что в пределах двойной оболочки клубеньков группируется до шести «бактероидов». Бергерсен и Вильсон пришли к выводу, что процесс фиксации азота протекает не в этих бактериоидах, а в окружающей их оболочке.

### **Значение генетических факторов и условий среды для образования клубеньков и азотфиксации**

Хорошо известно, что существуют генетические различия в способности разных линий сои к образованию клубеньков [360]. Как показали исследования Уильямса и Линча [369], отсутствие способности образовывать клубеньки обуславливается одной парой генов. Установлено также, что оно не связано с отсутствием бактерий у таких растений [69]. Кларк пытался передать способность к образованию клубеньков с помощью привив-

ки сближением ниже первого тройчатого листа, когда растения находились в трех-четырёхнедельном возрасте. Однако эти попытки не увенчались успехом. Таннер и Андерсен [334] прививали на корни нормальных растений, достигших приблизительно 1 см длины, кончики корней растений, генетически не способных к образованию клубеньков. В результате на одной части корневой системы привитых растений клубеньки образовывались, другая была лишена их, что в каждом случае определялось генотипом сегмента корня.

Работы Кларка показали также значение почвенных факторов в процессе образования клубеньков. Он нашел штаммы бактерий, которые в песчаной культуре могли образовывать клубеньки у линий, не способных к их образованию. Однако о фиксации азота этими клубеньками автор не сообщает.

Процесс образования клубеньков непосредственно связан с процессами, протекающими в листьях [32, 312]. Наибольшие по размеру и весу, а также и более эффективные клубеньки образуются в условиях длинного дня.

Сиронваль [311] указывает, что образование клубеньков, по-видимому, тесно связано с образованием хлорофилла. Бах с сотр. [14] продемонстрировали зависимость процесса фиксации азота от фотосинтеза или, в случае клубеньковых дисков, от снабжения их сахаром извне. По данным Камата [189], образованию клубеньков способствует нанесение сахаров на листья растений. Обработывая органической кислотой клубеньки растений, получавших на свету  $C^{14}O_2$ , Бах с сотрудниками обнаружили в неидентифицированном компоненте вытяжки сравнительно высокую активность  $C^{14}$ . Вполне возможно, что это вещество играет какую-то роль в процессе фиксации азота.

Некоторые штаммы *Rhizobium* вызывают хлороз, степень проявления которого зависит от сорта сои, взаимоотношения штамма *Rhizobium* и сорта, а также условий среды [94, 176]. Необходимым условием возникновения хлороза является высокая интенсивность процесса фиксации азота [173]. Хотя связь между причиной появления хлороза и эффективностью азотфиксации не установлена, Джонсон и Минз [173] использовали вызывающие хлороз штаммы для получения дополнительных сведений о свойствах клубеньковой системы. Минз с сотр. [230] показали, что за редким исключением в

одном клубеньке обитает только один бактериальный штамм. По мнению Джонсона и Минза [174], это связано с тем, что различные штаммы *Rhizobium* конкурируют друг с другом, причем их конкурентоспособность в различных условиях проявляется по-разному. Ризобиум-фактор, имеющий в своем составе основную аминокислоту и, возможно, еще какой-либо компонент (Оуэн, неопубликованные данные, и [257]), способен вызывать хлороз у некоторых видов небобовых растений [177].

### Химические превращения, связанные с процессом фиксации азота

Ферментная система, участвующая в фиксации молекулярного азота, пока еще не выделена в чистом виде, однако ведутся многочисленные исследования по изучению возможных ее компонентов. Для проявления максимальной активности эта система требует сравнительно низкого уровня азота.

По данным Хоха и др. [155], азотфиксирующий комплекс насыщается наполовину при давлении  $N_2$ , равном 0,25 атм, а при давлении 0,1 атм достигает почти полного насыщения. Хох с сотр. [155], а также Шнейдер и др. [293] указывают на сходство этой ферментной системы с гидрогеназой, но идентичны ли они, пока не установлено.

Активные клубеньки растений сои содержат характерное вещество красного цвета, порфириновый гемопротейн [172], концентрация которого очень тесно связана со скоростью процесса фиксации азота [348, 349].

Гамильтон с сотр. [133] установили, что этот белок окисляется под действием молекулярного азота, а окисленная форма восстанавливается водородом. Таким образом, это вещество может вести себя как окислительно-восстановительный катализатор или переносчик водорода в процессе фиксации азота.

Как показывают работы Литла [317], Ричмонда [282], а также Ричмонда и Саломона [281], красящий пигмент в клубеньках растений сои тождествен с гемоглобином крови, но не идентичен ему.

Бергерсен [21], Бергерсен и Вильсон [24], а также Лоу и Эванс [219] изучили свойства и изменения гемоглобина, который, согласно данным Бергерсена и Вильсона, локализован в бактериальных оболочках. На одну

клетку организма-хозяина, содержащую примерно четыре бактериоида каждая, приходится около  $10^4$  бактериоидных оболочек, причем бактериоиды активно поглощают кислород. В связи с этим можно считать, что напряжение кислорода в этих условиях должно быть чрезвычайно низким. Согласно предположениям Бергерсена и Вильсона, гемоглобин может осуществлять внеклеточный этап терминального дыхательного цикла бактериоидов, которые в азотфиксирующих клубеньках могут погибать при восстановлении  $N_2$ . Лоу и Эванс выделили из клубеньков специфическую ферментную систему, способную переносить электроны от сукцината к оксигемоглобину. На основании этого авторы сделали предположение, что эта система принимает участие в превращении оксигемоглобина в гемоглобин, делая последний пригодным для переноса электронов.

Относительно фиксации азота в анаэробных условиях данных практически нет [154]. Максимальная фиксация в аэробных условиях протекает при парциальном давлении кислорода, составляющем половину атмосферного [50]. Эванс [95] и Чени и Эванс [62, 63, 64] изучили свойства нитратредуктазы, которая, возможно, принимает участие в процессе фиксации азота. Фермент нитратредуктаза для своей жизнедеятельности нуждается в молибдене. Донором водорода для клубеньковой нитратредуктазы является, по-видимому, сукцинат, чем и объясняется зависимость процесса фиксации от аэробного дыхания. Бергерсен [21], однако, наблюдал далеко не полное окисление промежуточных компонентов цикла Кребса, как в присутствии *Rhizobium* из чистой культуры, так и бактериоидов из клубеньков. На основании полученных данных, исследователь пришел к заключению, что цикл Кребса не свойствен этим бактериям.

По данным Зарэгуда [355], из клубеньков сои можно выделить три или даже четыре протопорфириновых белка. Хант [168] обнаружил пять окрашивающихся нингидрином веществ, которые, по-видимому, специфичны для клубеньков. Он высказал предположение, что эти вещества могут играть важную роль в процессе ассимиляции азота.

Как отмечают Ахмед и Эванс [1, 2], для роста растений сои в условиях симбиоза существенно необходим кобальт. По мнению Лоу и Эванса [220], кобальт скорее

нужен *Rhizobium*, чем сое. Хотя в старых клубеньках, так же как и в клетках *Rhizobium*, коэнзим кобамид обнаруживали в гемоглобиновой фракции, Кливер и Эванс [198, 199, 200] пришли к выводу, что кобальт необходим для метаболических процессов, непосредственно не связанных с механизмом фиксации азота.

Аспрей и Бонд [13] нашли, что поглощение кислорода клубеньками в два-три раза выше его поглощения корнями сои. Полученный ими дыхательный коэффициент (ДК) для клубеньков оказался равным 1,25. С другой стороны, в работах Аллисона ДК составил 2,0; причем этот более высокий показатель был получен на клубеньках большого размера. Такой высокий дыхательный коэффициент, превышающий 1,0, можно, по-видимому, объяснить наличием в клубеньках анаэробного дыхания или неполного окисления, которое наблюдал Бергерсен [21].

Как показали работы Виртанена с сотр. [348], в клубеньках не накапливается азот. Его количество остается довольно постоянным (около 10 мг на одно растение) в течение всего периода жизнедеятельности клубеньков.

### Другие свойства клубеньков

Изменяется ли активность клубеньков по характеру своего положительного действия на растения сои после внесения в почву азота?

Хаукиз [147], работая с сортом Линкольн, получал максимальные урожаи только при наличии на корнях растений хорошо развитых клубеньков. Растения на делянках, не зараженных клубеньковыми бактериями, не давали хороших урожаев даже при внесении в почву высоких доз азота. Однако самые высокие показатели были получены при наличии у растений клубеньков и внесении в почву азотных удобрений. Образование клубеньков, по-видимому, способствует накоплению фосфора, в то время как поступление азота из почвы, наоборот, приводит к снижению количества фосфора. С другой стороны, Чеснин и Хэгири [66] в опытах с водными культурами не обнаружили различий в урожае у линий, способных и не способных к образованию клубеньков. Образование клубеньков в этих опытах приводило к снижению процентного содержания калия в корнях, не оказы-

вая никакого действия на уровень кальция, магния и фосфора. Уэбер (персональное сообщение) сравнил эти две однотипные (за исключением способности к образованию клубеньков) линии по их отзывчивости к внесению азота на плодородных и неплодородных почвах. На высокоплодородных почвах эти различия были незначительными. На других почвах, продуктивность которых искусственно снижалась путем запахивания 50 т кочерыжек от кукурузных початков, урожай у растений, не способных к образованию клубеньков, возрастал до уровня урожая образующих клубеньки растений при внесении в почву азота в количестве 672 кг/га. В полевом опыте Линча и Сирса [221], проведенном на восьми различных почвах, заражение растений клубеньковыми бактериями не оказывало никакого влияния на урожай, хотя в других вариантах, например с внесением навоза и известкованием, было отмечено повышение урожая.

## ОСОБЕННОСТИ РОСТА

В благоприятных условиях температуры и влажности всходы сои появляются через 4—7 дней после посева. Узлы в центральном цилиндре дифференцируются довольно быстро. По существу для полной дифференциации требуется всего 4—5 недель [173]. При выращивании сортов сои в районах их адаптации закладка цветочного зачатка у растения происходит примерно в возрасте трех недель, а в 6—8-недельном возрасте наблюдается цветение. Полностью сформировавшиеся бобы появляются на растении спустя 10—14 дней после начала цветения.

Детальное изучение анатомии развивающегося растения сои, начиная от стадии покоящегося зародыша до закладки цветка, провел Микше [232].

Структура верхушки стебля и гистогенез листа описаны Саном [327]. Верхушка стебля представляет собой маленький купол из меристематических клеток, достигающий в диаметре 80—120 мк. В нем можно различить четыре зоны, из которых затем возникают окончательно сформировавшиеся ткани. Дифференциация боковых листочков начинается, когда высота зачатка листа составляет 140—200 мк. Когда она достигнет 380 мк, возникает зачаточная пластинка. В лопастях листочков появляется семь слоев клеток. Первый и седьмой слои впоследствии превращаются в эпидермис, второй и третий —

в палисадный слой, а четвертый, пятый и шестой — в губчатую паренхиму.

Появление макроскопических ветвей наблюдали Оицуми и Каттура [255]. Оно приблизительно совпадало по времени с появлением пятого листа. На каждом узле, кроме семядольного и второго, растения сои имеют по одному тройчатому листу. Противолежащие примордиальные листья второго узла и первый тройчатый лист превращаются в почечку [368].

В пазухе большинства листьев может развиваться либо вегетативная, либо цветочная почка. Встречаются растения сои с определенным и неопределенным габитусом. Существует мнение, что это зависит от условий среды. Однако некоторые сорта, например Ли и Дорман, имеют определенно выраженную верхушечную кисть, а другие не отличаются таким свойством.

Сухой вес у растений сои сначала нарастает медленно, а затем увеличивается быстрее [33]. Вегетативный рост прекращается приблизительно в то время, когда начинается налив семян. Сухой вес листьев и, в меньшей степени, стеблей и корней, начиная с этого времени снижается так, что общий вес растения, включая семена, к моменту созревания оказывается несколько ниже максимального веса растений, который они имели 3—4 недели ранее. Хэммонд и Кирхем [134] выделяют следующие три определенные стадии роста, характерные как для растений, выращенных в полевых условиях, так и для растений, культивируемых в вегетационном домике: 1) период до цветения; 2) цветение и образование боба и 3) налив семян. Графическое изображение зависимости логарифма веса от времени представляет для каждой стадии прямую линию. Относительные скорости роста (число граммов на грамм сырого веса растения в день) были около 0,085 в первый период, 0,045 — во второй и 0,02 — в третий.

### ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА РОСТ РАСТЕНИЙ СОИ

Растения сои очень чувствительны к изменениям условий среды. Однако реакция ростовых процессов на эти изменения изучена гораздо меньше, чем можно предполагать. По отзывчивости цветения на условия среды соя является классическим примером короткодневного растения, однако различные сорта различаются по своим тре-

бованиям к числу коротких дней [121, 122]. Эти свойства были положены селекционерами в основу деления различных сортов на восемь, а практически на десять групп созревания с ареалом распространения от географической широты Канады (группа 00) до побережья Мексиканского залива (группа VIII). Свет, температура, влажность, аэрация корней, условия питания и т. д. оказывают большое влияние на рост и развитие.

### **Влияние света на рост и развитие сои**

Свет играет важную роль как источник энергии для фотосинтеза и как фактор, контролирующий многие ростовые процессы. Световое насыщение фотосинтеза у листьев сои наблюдается при интенсивности света, равной примерно 23672 лк [29]. Хотя эта величина составляет всего лишь около 20% интенсивности солнечного света в полуденное время, освещенность многих листьев может быть намного ниже в течение большей части этого периода. Интенсивность света под растениями значительно снижается даже на стадии, предшествующей цветению; так освещенность листьев нижнего яруса и внутренних в результате затенения верхними листьями падает до 2—3% от общей интенсивности света. Снижение интенсивности солнечного света до 50% от нормальной приводит к тому, что у растений развивается меньше узлов, ветвей, бобов и оно дает только 40% от нормального урожая [190].

По данным Оицуми и Нишиира [258], растения сои, подвергавшиеся искусственному затенению, содержали меньше азота, нередуцирующих сахаров и крахмала, чем незатененные растения. В нормальных условиях освещения после удаления затенения уровень каждого из этих компонентов возрастал. По данным Хауэлла (неопубликованные материалы), процентное содержание аммиачного азота в листьях растений сои, выращенных в тени, было в два раза выше, чем у незатененных растений. После удаления затенения уровень нитратов у этих растений быстро падал. Как сообщает Бёрстром [51], восстановление нитратов в листьях является функцией интенсивности света. Хэгеман и Флешер [131] сообщают о низком уровне нитратредуктазы у растений кукурузы, выращенных в тени. У растений сои сорта Билокси снижение уровня нитратов на коротком дне происходило

медленнее, чем на длинном [91]. Этот факт, по-видимому, следует приписать скорее различиям в общей радиации, чем механизму, обеспечивающему реакцию растений на длину дня.

Хорошо известно, что растения сои в загущенных посевах имеют меньше ветвей, чем растения с нормальной площадью питания [368]. Поэтому отдельные особи в конце рядка более продуктивны, чем растения, выросшие в середине рядка. При затенении растений сои в тот период, когда начиналось образование семян, они теряли значительную часть бобов в течение всего нескольких дней. Ямада и Хориуши [376] считают, что свет является основным каузальным фактором во внутривидовой конкуренции. Что касается строения, то преимущество имеют сорта более высокорослые, с большим габитусом ветвей [237].

Длина дня оказывает влияние также на продолжительность цветения, периодов от цветения до завязывания бобов и от завязывания бобов до созревания, на число узлов и высоту растений [173]. В условиях более длинного дня возрастает продолжительность каждого из периодов развития, увеличивается рост растений и число узлов.

Паркер и Бортвик [264], Витроу А. и Витроу Р. [371] провели изучение роста растения в условиях искусственного освещения разными источниками света. Используя в качестве источника света вольтову дугу и дополнительно лампы накаливания, Паркер и Бортвик получали рост растений, аналогичный их росту в вегетационном домике или даже больший.

Растения сои, выращенные под голубыми флуоресцентными лампами, отличались от растений, получавших ярко-розовый свет, более высоким содержанием белка [162]. По мнению Воскресенской и Гришиной [351], голубой свет усиливает синтез органических азотистых соединений. Такое влияние света на нитратредуктазу может быть связано только с определенной частью спектра.

### **Влияние температуры на рост сои**

Хотя температура оказывает значительное влияние на рост растений сои, попытки вывести его зависимость от такой единицы, как градусо-день, не увенчались успехом. Браун [44] и Браун и Чапмен [45, 48] предложили систе-

му единиц развития сои (SDU), которая основана на уравнении  $SDU = 4,39 T - 0,0256 T^2 - 155,18^1$ . Это уравнение показывает, что для созревания сои в районе Великих озер необходимо менее 1900 SDU, но более 5000 SDU. Это уравнение было получено на основе данных ван-Схайка и Пробста [343], изучавших действие температур в пределах от 15,6 до 32,2°C. Рост растений сои в период, предшествующий максимальному образованию бобов, был тесно связан с градусо-днями, однако в последующий период вплоть до созревания отмечалась скорее зависимость роста от числа дней, чем от градусо-дней. Эти данные вполне согласуются с результатами, полученными Ранге и Оделлом [387] при изучении влияния различных температур на развитие семени.

Однако уравнение Брауна и Чапмена справедливо только для определенного диапазона температур. Так, если по данным Эрли и Картера [88], при температуре корнеобитаемой среды, равной 2,2°C, наблюдается слабый рост надземной массы, который значительно усиливается при повышении температуры до 7,7°C, то уравнение указывает на полное отсутствие роста даже при температуре 10°C. Так как ван-Схайк и Пробст изучали диапазон от 16,6 до 32,2°C, их данные могут быть использованы для построения кривой роста за пределами этих температур. Например, уравнение  $SDU = 58,76 - 4,06 T + 0,0841 T^2 - 0,000467 T^3$  дает кривую, в значительной степени совпадающую с кривой Брауна в пределах от 16,6 до 32,2°C, которая при более высоких температурах асимптотически стремится к нулю.

Соя довольно устойчива к действию как очень высоких, так и низких температур. Она меньше страдает от заморозков, чем кукуруза, коровий горох и русские бобы. При легких заморозках не повреждаются ни молодые, ни близкие к созреванию растения [255]. Они вполне устойчивы также к действию высоких температур, хотя скорость роста при температуре выше 37,8°C значительно падает.

Левитт с сотр. [216], которые связывают холодоустойчивость растений сои с увеличением числа сульфгидрильных групп, нашли, что молодые растения сои, в течение трех или более дней подвергавшиеся действию низкой температуры (3°C), имели больше сульфгидрильных

---

<sup>1</sup> Значения T (температуры) в уравнении даны в градусах Фаренгейта. — *Прим. ред.*

групп и не повреждались при закаливании в противоположность страдавшим в этих условиях растениям *Vegetonia*, у которых число сульфгидрильных групп не увеличивалось.

### Влияние на рост сои влажности и аэрации

Рост растений сои, начиная от прорастания семени до созревания, в общем пропорционален количеству доступной влаги в почве, хотя точную математическую оценку снабжения растений доступной влагой в течение вегетационного периода сделать трудно. Как показал Уэда [338], с содержанием влаги в почве непосредственно связана высота растений, число узлов, диаметр стебля, число цветков, процент завязавшихся бобов, а также число и вес семян. В опытах Брауна и Плэйса [43] сухой вес молодых растений возрастал пропорционально влажности почвы вплоть до уровня эквивалентной влажности.

В этой связи особый интерес представляют крайние состояния влажности почвы — ее иссушение и избыточное увлажнение. В течение некоторого времени соя переносит засуху без особых повреждений, но чувствительна к ней в период прорастания семян и появления всходов [235].

По данным Морзе [235], соя менее чувствительна к засухе, чем кукуруза. Это, по крайней мере частично, обусловлено различиями культур в характере цветения. У кукурузы одновременно формируются мужское и женское соцветия (султан и початок) и координация этих двух процессов имеет исключительно важное значение.

В условиях засухи формирование початочных нитей угнетается сильнее, чем формирование султанов [299], в результате чего она наносит растению непоправимый вред. У сои, наоборот, цветы образуются почти в течение целого месяца. Поэтому опадание первых цветков и бобов при неблагоприятных условиях компенсируется лучшим завязыванием бобов у более поздних цветков или некоторой задержкой в их развитии.

Кроме того, соя обладает морфологическим приспособительным механизмом, способным лимитировать использование воды. Так, Кларк и Левитт [70] обнаружили на поверхности листьев растений, подвергавшихся действию засухи, более высокую концентрацию липидов, причем скорость потери воды находилась в обратной зави-

симости от содержания липидов. После удаления избытка липидов путем погружения листьев в этанол эти исследователи не находили никаких различий между растениями, подвергавшимися действию засухи, и контрольными. По данным Фаркаса и Раджхатхи [96], в условиях засухи содержание воды в нижних листьях снижается больше, чем в верхних.

Как установили Фукуи и Ойима [106], содержание сахара в листьях и стеблях в условиях дефицита влаги возрастает, в то время как в условиях избыточного увлажнения ненормально увеличивается содержание крахмала. Уровень азота снижается как в условиях дефицита влаги, так и при избыточном увлажнении, обнаруживая наибольшую чувствительность к этим условиям в период цветения растений.

Как недостаток, так и избыток влаги в период, предшествующий цветению, замедляют вегетативный рост и снижают число цветков на растении. В период цветения оба эти фактора приводят к увеличению процента опавших цветков.

Гопкинс [157] указывает, что при ограниченном снабжении корней кислородом их рост задерживается в такой же мере, как и рост надземной массы, а иногда последний подавляется даже сильнее, хотя сою и считают растением, сохраняющим «определенную тенденцию к поддержанию роста» даже при таком низком уровне кислорода в корнеобитаемой среде, как 1,5%.

## ПРОЦЕСС РОСТА И МЕТАБОЛИЗМ

### Фотосинтез

Процессы метаболизма, происходящие в листьях, представляют особенный интерес, так как именно в листьях осуществляется фотосинтез.

Аронов и Вернон [12] пришли к заключению, что превращение углеводов в листьях сои протекает в такой последовательности: триоза → глюкоза → сахароза. Однако опыты с применением радиоактивных препаратов показали, что синтез сахарозы может осуществляться и иным путем. Положение, высказанное Ароновым и Верноном, впоследствии было подтверждено данными Нельсона [156], который наблюдал, что при введении через черешок листа меченной по  $C^{14}$  глюкозы радиоактив-

ный углерод оставался в глюкозе, но если в лист вводили меченую фруктозу, то изотопный углерод обнаруживали как в глюкозных, так и в фруктозных компонентах сахарозы.

В опытах Аронова и Вернона [12], проводившихся с применением радиоактивных веществ, после фотосинтеза, продолжавшегося 15 секунд, изотопный углерод был обнаружен в составе образовавшихся глицерина, аланина и серина. Это подтверждало ранее высказанное предположение о том, что аланин принимает участие в основной цепи превращений веществ, связанных с фотосинтезом. Как показали исследования Кроткова и Нельсона [248], аланин является первой аминокислотой, синтезируемой в листьях сои из аммиака и  $C^{14}O_2$ . Было установлено также образование аспарагиновой и глютаминовой кислот и из них соответственно аспарагина и глютамина.

Мортимер [236] провел сравнительное изучение фотосинтеза в листьях сои и сахарной свеклы, используя в качестве ингибитора этого процесса йодацетат, и пришел к выводу, что процесс фотосинтеза у сои осуществляется не через фосfogлицериновую кислоту и триозу, хотя этот путь считается типичным. Подавляя ассимиляцию  $CO_2$  листьями сои, йодацетат не влиял на его распределение, но в листьях сахарной свеклы ингибитор вызывал накопление меченого углерода в фосfogлицериновой и аспарагиновой кислотах. Мортимер высказал предположение, что соя может являться примером второго пути химических превращений при фотосинтезе.

Как показали работы Ракузена и Аронова [275, 276], листья обладают способностью синтезировать белок, однако, будучи изолированными, быстро теряют это свойство. Гомогенат листа в опытах этих исследователей поглощал  $CO_2$  со скоростью в 5 раз меньшей, чем целые листья; в нем синтезировались аминокислоты, но синтеза белка не наблюдалось.

### **Передвижение продуктов фотосинтеза в растениях**

Образующиеся в процессе фотосинтеза органические соединения углерода либо остаются неподвижными, либо передвигаются в пределах листочка или поступают в соседние листочки [11].

В опытах с изотопами меченый углерод в молодых растениях перемещался преимущественно по направлению

к растущим верхушкам. Основным среди перемещающихся в растении веществ является сахароза. Ассимилированный в процессе фотосинтеза  $C^{14}$  вместе с сахарозой движется вниз со скоростью приблизительно 1,3 см в минуту [347].

Передвижение сахарозы, в противоположность глюкозе и фруктозе, чувствительно к ингибитору дыхания, цианиду [245]. Согласно данным Нельсона с сотр. [249],  $C^{14}$ , входящий в состав не относящихся к сахарам веществ, передвигался со скоростью, в два раза превышающей скорость движения сахарозы. Сахара, нанесенные на поверхность первичного листа, на свету поглощались листом медленнее, чем в темноте. На свету  $C^{14}$  обнаруживал тенденцию к накоплению в верхушке стебля, в то время как в темноте он преимущественно передвигался к корням [244, 245].

Одним из важнейших компонентов в потоке передвигающихся веществ является серин. В сегменте стебля, отстоящем на 6—9 см от первичного узла, после 10-минутной экспозиции в атмосфере меченого  $CO_2$  в составе серина было обнаружено изотопного углерода примерно 0,6 от количества, найденного в сахарозе [251]. В соответствующих условиях вместе с другими продуктами перемещалась яблочная кислота.

Сахара, аминокислоты и амиды [245] очень быстро перемещались при введении их через срезанный черешок. Работами Аронова и Гэйджа [113] установлено, что метчики перемещаются с помощью одного и того же механизма, независимо от способа введения (через срезанный черешок или — в газообразном виде — через лист).

При удалении корней или их сильном охлаждении перемещение аминокислот и амидов вниз задерживалось. Этот факт указывает на высокие потребности корней молодых растений в питательных веществах, чем и обуславливается преимущественное движение последних вниз.

Гэйдж [111] пришел к заключению, что на передвижение веществ в растении оказывает непосредственное влияние участок, расположенный ниже надсемядольного колена.

У более старых растений также преобладает нисходящий ток веществ [16, 17, 18]. По данным Беликова, в период налива боба продукты фотосинтеза какого-либо листа передвигались в основном к семенам, развивающимся в пазухе этого листа. Если из пазухи листа, полу-

чавшего радиоактивный  $\text{CO}_2$ , удаляли все бобы, уровень активности семян с нижних узлов в 10—20 раз превышал ее уровень в семенах с верхних узлов. Перемещение  $\text{C}^{14}\text{O}_2$  в другие листья не было установлено.

В передвижении продуктов фотосинтеза по растению могут принимать участие как ксилема, так и флоэма. В опытах с кольцеванием стебля у растений сои выше того листа, в который вводили радиоактивные вещества, Уэбб [356] в течение 4—6 часов после перерезки флоэмы обнаруживал выше кольца значительные количества меченных по  $\text{P}^{32}$  и  $\text{C}^{14}$  продуктов фотосинтеза. Нельсон с сотр. [246, 247] различают по крайней мере три пути нисходящего тока веществ: 1) медленное перемещение по флоэме; 2) быстрое передвижение по ксилеме и 3) быстрое движение по коре, флоэме или сердцевине. Через 5—10 минут после введения  $\text{C}^{14}$  через срезанный черешок листа большая часть радиоактивного углерода в опытах этих исследователей обнаруживалась в колонках клеток внутри и вокруг сосудистых тканей.

### Ферменты

Здесь нет необходимости в перечислении всех присутствующих в растениях сои ферментов. Однако некоторые из них представляют особенный интерес в связи с наличием определенной причинной связи между ферментативной активностью и нарушениями минерального питания растения.

У линий сои Р. I. 54619-5-1, генетически не способных к эффективному использованию железа [47, 359], и у нормальных линий в условиях дефицита железа значительно снижалась каталазная активность. Таким образом, снижение активности этого фермента могло бы служить показателем недостаточности железа. Уоллес и Кларк [353], а также Банерьи [15] заметили, что в присутствии кобальта уровень каталазы и пероксидазы падает раньше и на более высоких фонах железа, чем в отсутствие кобальта.

Гэйдж и Аронов [112] предлагают возможное объяснение с точки зрения деятельности ферментов для возникновения так называемых «генетических хлорозов» у линии сои Т 219. Эти авторы установили, что фермент хлорофиллаза, разрушающий хлорофилл, не связан с возникновением хлорозов. Появление хлорозов в этом

случае, по их мнению, обуславливается, по-видимому, невозможностью синтеза хлорофилла, а не его разрушением. В противоположность этому, Коски и Смит [202] пришли к выводу, что альбинизм у белых мутантов кукурузы объясняется скорее распадом хлорофилла, чем нарушением его синтеза.

### Ростовые вещества

Как показали работы Мэрча с сотр. [227], вегетативный рост сои быстро стимулируется при нанесении на листья гиббереллина. Вэргель и Хауэлл [355] сообщают, что в течение двух дней после опыливания растений в поле гиббереллином у них наблюдалось ускоренное удлинение стебля. Обработка семян гиббереллином ускоряла их прорастание. Однако этот эффект зависел от температуры, достигая максимума при температуре почвы, не превышающей 21,1°C. Несмотря на такую отзывчивость растений, ни обработка семян, ни опыливание листьев не вызывали увеличения урожая. Таким образом, использование гиббереллина в производстве сои вряд ли может иметь практическое значение [166]. Обработка гиббереллином не оказывала никакого влияния и на процентное содержание масла и белка, а также на сырой и сухой вес растений сои сорта Виргиния при уборке посевов на сено.

Отрицательное действие 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-D) на рост растений сои описано Слайфом [315], а ее влияние на различные стороны минерального питания сои обсуждается Вольфом с сотр. [372], Фрейбергом [102], Фрейбергом и Кларком [102, 103], Такияма и Хайяши [332], а также Гэррэном и др. [124]. На высоких фонах азота ингибирующее действие 2,4-D усиливается. При обработке растений 2,4-D подавляется синтез белка [102, 103] и углеводов [124]. Хотя действие 2,4-D и других ингибиторов сказывается прежде всего в подавлении роста, их локальный эффект может выражаться в стимуляции роста отдельных тканей, который становится беспорядочным. Так, под влиянием 2,4-D клетки сердцевинного подсемядольного колена превращались в меристематические и образовывали сосудистые ткани [323], однако при обработке семян этим веществом в зародышевом корешке подавлялось деление и удлинение клеток [286].

Гербицид 3- (*n*-хлорфенил) - 1,1-диметилмочевина, согласно данным Христофа и Фиска [68], не вызывал пролиферации, характерной для действия 2,4-D, но под его влиянием клетки эпидермиса спадались, появлялись нарушения в палисадной ткани, в мезофилле развивался некроз.

Гексахлорциклогексан, по данным Сасса [290], полностью подавляет деление клеток.

Свитцер [329] сообщает, что митохондрии, выделенные из растений сои, через 18—24 часа после опыливания последних 2,4-D имели более высокую окислительную активность и активность фосфорилирования, чем митохондрии из контрольных (не обработанных 2,4-D) растений. Кэй с сотр. [196] получили электронные микрофотографии, показывающие, что 2,4-D вызывает рост митохондрий. Согласно их данным, после обработки проростков сои 2,4-D возрастало количество РНК и кислото-растворимых нуклеотидов.

Неодинаковая токсичность разных форм гербицидов в некоторых случаях может обуславливаться различиями в способности растений адсорбировать их [146]. Поверхностноактивные вещества увеличивали скорость поглощения солей и амидных форм и снижали различия в токсичности гербицидов. Аналогичные результаты были получены в опытах с кукурузой.

Мид [229] наблюдал возрастание уровня редуцирующих и нередуцирующих сахаров у кукурузы и сои при обработке растений изопропил-N- (3-хлорфенил) карбаматом, который является эффективным гербицидом для злаков, но менее эффективен в отношении широколистных видов.

Согласно предположению Скуга [314], кажется вполне вероятным, что первичный эффект гербицидов заключается не в действии на макроскопические компоненты клетки, такие как сахара, а скорее на вещества, контролирующие механизм роста на субклеточном уровне, например нуклеиновые кислоты. Кэй и Галич [193] представили данные, подтверждающие это предположение, установив, что обработка проростков 2,4-D вызывает синтез ингибитора, который в больших количествах обычно присутствует в недозревших семенах и который, по-видимому, играет немаловажную роль в механизме действия 2,4-D. Кэй и Уолд [195] идентифицировали этот ингибитор как аскорбиновую кислоту.

## ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ

Уэлтон и Моррис [361] провели исследование по изучению содержания углеводов и азота в стеблях и листьях растений, выращенных на высокоплодородной и мало-плодородной почвах. Эта работа показала, что хотя рост надземной массы находился в прямой зависимости от уровня плодородия, на процентный состав растительной массы качество почвы оказывало очень незначительное влияние.

Как показал Тогари с сотр. [336], общий вес растения и общее содержание азота, фосфора и калия увеличивается почти до созревания. Фактически растения достигали максимального веса приблизительно за три недели до созревания. Согласно данным Карттера и Хоппера [60], после этого момента наблюдалось незначительное снижение общего веса растений и даже веса семян.

Концентрация хлорофилла варьировала от 100 до 300 мг на 100 г сырого веса, снижаясь с возрастом растений [61]. Содержание каротина и ксантофилла, составляющее первоначально 12—16 мг/100 г и 43—47 мг/100 г, также падало по мере того, как растения становились старше.

Уиклифф и Аронов [366], проводившие суточный анализ хлорофилла в листьях созревших растений сои, никаких изменений в его содержании не обнаружили. По наблюдениям Сиронваля с сотр. [313], соотношение хлорофилла *a* и *b* (*a/b*) больше на 16-часовом, чем на 8-часовом дне.

Недостаток хлорофилла в листьях, называемый хлорозом, может быть связан с недостатком питательных веществ и генетическими факторами [359], с влиянием *Rhizobium* [94], действием фторидов [225], неспецифическими изменениями в составе органических кислот [320] и, несомненно, многими другими факторами. Исследуя структуру хлоропластов у нормальных и хлоротичных растений, Христиансен [67] пришел к заключению, что разрушение хлоропластов у растений, инокулированных вызывающими хлороз штаммами *Rhizobium*, может быть обусловлено изменениями в организации ламеллярной системы на ранних стадиях развития растений.

Концентрация хлорофилла и желтых пигментов в листьях растений сои зависит от снабжения последних кальцием и магнием. Когда содержание кальция высоко по сравнению с содержанием магния, листья содержат

относительно меньше хлорофилла и больше желтых пигментов [301, 302].

Уиклифф и Аронов [365] описывают метод количественного определения хлорофилла в спиртовых растворах в виде его производного — феофитина. Бенедикт и Свидлер [20] предлагают метод определения хлорофилла *in vivo*, при котором его молекула не подвергается разрушению.

Некоторые исследователи проявили особый интерес к отдельным специфическим веществам или классам веществ. Коен-Булакия [71] установил, например, что содержание холина возрастает в течение всей жизни растений, за исключением периода прорастания. В период образования клубеньков содержание холина в растении, по его данным, составляло 0,134 мг, в период цветения — 2,16 мг и во время созревания — 5,5 мг, причем на долю свободного холина в последнем случае приходилось 1,8 мг, а все остальное представлял холин липидов.

Согласно сообщениям Киллета и Бурдона [272], около 45% сахаров, экстрагируемых из черешков, стеблей и корней в период цветения и формирования бобов, составляла мальтоза. Это крайне удивительный факт в свете данных, свидетельствующих о том, что основным перемещающимся по растению сахаром является сахароза.

Кук [75] установил, что под действием гамма-лучей в растениях сои и львиного зева возрастает уровень аскорбиновой кислоты. Исследователь высказал предположение, что аскорбиновая кислота, возможно, защищает растение от повреждений при облучении, предупреждая разрушение ферментной системы.

Среднее значение рН клеточного сока листьев и стебля составляет примерно 6,0, а семян — около 6,6 [187]. Осмотическая концентрация клеточного сока варьирует в зависимости от климатических факторов, но постепенно возрастает до цветения, падает в период за-бывания бобов, а затем увеличивается снова [183, 184].

## ЦВЕТЕНИЕ

### ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ДНЯ НА ЦВЕТЕНИЕ

Первые сведения относительно влияния длины дня на цветение были получены около 50 лет тому назад, когда Муэрс [234] заметил различия в периоде цветения у ра-

стений сои различных сроков посева. Десять лет спустя Гарнер и Аллард [121] установили, что поведение растений во время цветения в большой мере определяется продолжительностью дня. В начале 40-х годов XIX столетия уже были получены основные сведения относительно того, как с помощью различных комбинаций светлых и темных периодов можно управлять процессом цветения растений. Более поздние исследования были связаны с поисками доказательств существования гормона цветения, с изучением пигментов, поглощающих свет, который контролирует процессы, приводящие к зацветанию, и с исследованием ритмов и других имеющих отношение к цветению аспектов метаболизма. В литературе имеется большое число обзорных работ, посвященных этой теме [86, 136, 138, 207, 212, 218, 239, 265].

На достаточно длинном дне растения сои неопределенное время могут оставаться в состоянии вегетативного роста, в то время как в условиях короткого дня они зацветают менее чем через месяц после посева. У вегетирующих растений сорта Билокси, получивших только два коротких дня с 8-часовым светлым периодом и затем помещенных опять в условия длинного дня, начинается образование зачаточных цветков [34]. Однако увеличение числа коротких дней приводит к формированию большего числа бутонов на одно цветущее растение [137]. Под микроскопом зачаточные цветки можно обнаружить уже в течение трех дней после фотопериодического воздействия, а невооруженным глазом — в течение 10 дней после изменения условий освещения, причем лучше развитыми оказываются зачаточные цветки, расположенные на втором узле от верхушки растения [34]. Растения сорта Билокси обычно зацветают примерно через три недели после изменения светового режима [36]. Чтобы растение зацвело и затем приступило к плодообразованию, необходимо воздействие фотопериода определенной продолжительности. Так, растения, получившие семь 8-часовых фотопериодов и перенесенные в условия 14-часового дня, не образуют бобов [34].

Лист является тем органом, в котором происходят подготовительные к цветению процессы [36]. У растений сои можно вызвать процесс цветения с того момента, когда появляются первичные листья [35], причем наиболее эффективными в стимуляции цветения являются листья, только что достигшие размера взрослых листьев [38].

Для нормального развития соя нуждается в довольно высокой интенсивности света, равной, по крайней мере, 1076 лк [36]. Растения, непрерывно находящиеся в темноте или в условиях слабого освещения, не зацветают. Интенсивность цветения растений сорта Билокси в опытах Сирохи и Хамнера [310] увеличивалась с увеличением длины дня от 2 до 5 часов, достигала максимума на 5—10-часовом дне и снижалась при продолжительности дня более 10 часов.

Цветение задерживалось, если растения, в течение 8 часов получавшие освещение в 1076 лк или более, в темные часы суток подвергались дополнительному освещению в 6,46 лк. Освещенность в 1076 лк является для сои пороговой величиной, и более высокая интенсивность света благоприятно сказывается на цветении [378].

В опытах Нанда, Хамнера и Блэнэя [27, 241, 242] наибольшее число узлов с зацветающими цветками наблюдалось при чередовании света и темноты в пределах 24, 48 и 72 часов, наименьшее — при цикличности темного и светлого периодов в пределах 36 или 60 часов. Этот ритм цветения, по-видимому, не связан с суточными изменениями в концентрации ауксина или в обмене веществ.

Вэринг [354] сообщает, что по мере того, как продолжительность темного периода увеличивалась, уменьшался критический светлый период (наибольший световой период, при котором еще происходило цветение): Максимальное цветение наблюдалось в условиях чередования 12-часового светлого и 12-часового темного периодов, однако при увеличении темного периода до 27 часов критический светлый период уменьшался до 10 часов.

Если растение сои подвергается непродолжительному освещению в середине длинного темного периода, цветение задерживается и растение ведет себя так, как будто оно находилось на длинном дне [139]. Все эти закономерности дают возможность детально изучить влияние длины волны и других световых факторов на цветение. В отношении задержки цветения наиболее эффективна длина волны в 6400 Å, а наименее — около 4800 Å. Для получения при длине волны 4800 Å такого же эффекта, как при длине волны 6400 Å, требуется в 60 раз больше энергии [40, 267]. Эффект задержки цветения при облучении растений красным светом можно снять, если затем подвергнуть их действию инфракрасного излучения (с длиной волны около 7350 Å). Этот цикл индукции и удаления

эффекта подавления цветения под действием красного, а затем инфракрасного излучения можно повторять несколько раз [87], однако восстановление действия далекого красного излучения с каждым циклом ослабляется.

Гарнер [120] показал, что реакция растений сои на длину дня изменяется в зависимости от температуры. По данным Паркера и Бортвика [261], а также Робертса [284], температура в течение темного периода суток имеет более важное значение, чем температура светлого периода. Дружное цветение наблюдалось при температуре листьев в темный период, равной 18,3°C. Предпринимались попытки путем изменения температуры вызвать цветение растений, находившихся на 16-часовом дне, однако они не увенчались успехом. Сорта, адаптированные к северным районам, оказались несколько менее чувствительными к изменениям температуры.

Предложенные Брауном и Чапмэном [45] единицы созревания сои, основанные на уравнении, согласно которому рост сои при температуре 10°C отсутствует, возможно, отражают влияние температуры на зацветание. Следует заметить, однако, что температура 18,3°C, о которой говорилось выше, установлена при изучении сорта Билокси, относящегося к VIII группе созревания; Браун и Чапмэн, вероятно, работали с сортами 00 — IV групп.

Влияние температуры в первую очередь сказывается на фотопериодической реакции листовой пластинки [39, 261]. Блэнэй и Хаммер [27] предполагают, что низкие температуры могут сдвигать эндогенные ритмы цветения до цикличности с продолжительностью каждого цикла более 24 часов.

## ЦВЕТЕНИЕ И МЕТАБОЛИЗМ

Химизм фотопериодической реакции в настоящее время еще так же мало изучен, как и много лет тому назад, когда появились первые работы Гарнера и Алларда по фотопериодизму. Еще в 1930 г. многие ученые пытались объяснить цветение, а фактически фотопериодизм, теорией баланса углерода и азота [203]. Марник [238] заметил, что в период полного цветения растений соотношение C : N увеличивается, однако это увеличение наблюдается слишком поздно, чтобы его можно было использовать для объяснения зацветания растений. К аналогичному заключению пришли Паркер и Бортвик [261], а также Скалли с сотр. [298].

Подобного рода многочисленные исследования по изучению влияния длины дня на начало цветения могли создать впечатление, что зацветание является простым незакономерным процессом. В действительности это не так. Боннер различает семь следующих друг за другом этапов в ходе фотопериодической индукции: 1) начальная высокоинтенсивная световая реакция; 2) распад пигментов; 3) период, предшествующий синтезу гормона; 4) синтез гормона; 5) стабилизация гормона; 6) перемещение гормона и 7) индукция цветения. Первые три процесса непосредственно связаны с длиной дня, остальные четыре имеют второстепенную связь с продолжительностью фотопериода.

### Перемещение веществ, стимулирующих цветение

Стимуляторы цветения легко перемещаются вверх и вниз по растению [38], не задерживаясь даже в местах прививок [117, 119, 148]. Скорость перемещения этих веществ не снижается при недостатке кислорода или охлаждении стебля до 2,2—4,4°C, хотя передвижение питательных веществ в этих условиях задерживается [48]. Однако Бран [48] не наблюдал перемещения вызывающих цветение веществ через сегменты стебля, обработанные паром (и таким образом, по-видимому, убитые), на основании чего он сделал заключение, к которому пришли ранее Витроу А. и Витроу Р., что их передвижение происходит только в живых тканях. Так как по ксилеме обработанных паром сегментов передвижение веществ продолжалось, Бран [48] пришел к выводу, что стимуляторы цветения перемещаются по флоэме.

Как уже говорилось ранее, сорта сои, адаптированные к северным районам, зацветают на более длинном дне, чем сорт Билокси. Если листья какого-либо сорта сои, такого как сорт Агата (группа 00), прививали на растения сорта Билокси (группа VIII), последние зацветали в условиях длинного, необычного для них дня. Однако подготовительный к цветению период в таком случае должен был проходить после прививки [58]. Этот факт может указывать на то, что окончательный синтез гормона цветения осуществляется в апикальной меристеме листа и что это вещество слишком неустойчиво, чтобы сохраниться в течение того периода, пока приживутся и начнут функционировать привитые листья.

## Гормоны цветения

Существование гормона цветения признано очень давно. Ему было дано название флоригена, которое было предложено Чайлахяном. Имеется очень много косвенных доказательств существования этого гормона. Вещество, вызывающее цветение, вырабатывается в листьях; оно перемещается только по живым тканям, и один единственный лист может обеспечить этим веществом целое растение. Эти факты можно лучше всего объяснить, приняв, что какое-то вещество синтезируется в листьях, а затем перетекает к точкам роста растений, оказывая соответствующее действие на обмен веществ.

Большинство данных, полученных при изучении растений других видов, указывает на обратную связь между цветением и уровнем ауксина. Леопольд по этому поводу пишет следующее: «... в то время как стимулирующее действие ауксинов на цветение тонко и неуловимо..., его ингибирующий эффект совершенно очевиден и силен» (1958 г., стр. 283). Зацветание сои находится в обратной зависимости от уровня ауксина и стимулируется при обработке растений 2, 3, 5-трийodobензойной кислотой, или так называемым анти-ауксином [117, 118]. Опыты Галстона с трийodobензойной кислотой повторены Ишихарой [171], Фишером [97, 98], Фишером и Лумисом [99]. Последние авторы также сообщают о стимуляции цветения в результате опыливания растений никотинсульфатом и повисания растущих верхушек под действием собственного веса, которое нарушает нормальное гравитационное состояние и соответственно распределение ауксина. Кратковременное возрастание уровня ауксина может наблюдаться перед цветением, в начале его подготовительного периода [76, 350]. Обработка растений индолилуксусной кислотой (гетероауксином) обычно на несколько дней ускоряет раскрытие цветков [117].

Де Зуав и Аксельрод [83] наблюдали стимуляцию цветения при обработке растений ауксином — нафтилуксусной кислотой, применяя ее за неделю до начала фотоиндукции. Исследователи высказали предположение, что «ауксин может играть подготовительную роль, повышая чувствительность растений к действию света во время индукции».

Как указывают Леопольд и Гюрнзей [214, 215], а также Хамнер и Нанда [140], возможно, существует зависимость между действием ауксина и температурой, аукси-

ном и высокой активностью световой реакции. Если семена сои замачивались в течение 24 часов в растворе нафтилуксусной кислоты (с концентрацией 1 мг/л) и хранились 2 недели при температуре 3,3°C, то у растений, выросших из этих семян, формировалось в два раза больше цветков, чем у контрольных. Если обработанные семена хранились при температуре 17,8°C, полученные из них растения давали в два раза меньшее число цветков, чем контрольные [214]. Хамнер и Нанда установили, что интенсивность света влияет на количество индолилуксусной кислоты, необходимой для задержки цветения. На основании этого факта исследователи высказали предположение, что ауксин вступает в реакцию с какими-то веществами, образующимися во время фотопериода.

### Светочувствительные пигменты

Для того чтобы объяснить хорошо известный факт отзывчивости процесса цветения на длину волны падающего на растение света, Бортвик предложил целую серию реакций. Хендрикс и Бортвик [150] обобщили все имеющиеся данные о воздействии света на различные стороны процесса развития растений вплоть до момента открытия чувствительного к свету пигмента. Этот пигмент, названный фитохромом, был получен *in vitro* в июне 1959 г. [52]. Он представляет собой растворимый белок, который может быть выделен путем растирания растительной массы и последующей экстракции разбавленным щелочным буфером при температуре, близкой к точке замерзания. Экстрагированный таким путем пигмент крайне неустойчив и при комнатной температуре через 20 минут распадается почти наполовину [306].

Фитохром существует в двух чувствительных к свету и переходящих друг в друга формах:  $\Phi_{660}$  с максимумом поглощения при длине волны 660 мкм и  $\Phi_{735}$  с максимумом поглощения при длине волны 735 мкм.  $\Phi_{735}$  является активной формой, и у многих растений период его полураспада составляет 2—3 часа [149]. Облучение растений светом с длиной волны 660 мкм приводит к образованию пигмента  $\Phi_{735}$ , который оказывает воздействие на какие-то процессы в листе и таким образом индуцирует цветение.

Фитохром контролирует также многие другие ростовые процессы, включая увеличение листьев и прорастание некоторых семян.

## ДРУГИЕ СТОРОНЫ ПРОЦЕССА ЦВЕТЕНИЯ

Цветение не является процессом независимым, а тесно связано с другими метаболическими процессами. Так, ограничение фотосинтеза путем снижения количества  $\text{CO}_2$  в камере с растениями и укорачивания периода с высокой интенсивностью света задерживает начало цветения [262]. Еще много лет тому назад Итон [89] и Джильберт [126] установили, что низкая температура подавляет цветение. Позднее Клейн и Леопольд [187] объяснили эффект угнетения цветения под влиянием малеинового гидрозида как действие скорее на рост растения, чем непосредственно на механизм цветения.

Как показали Лангстон и Леопольд [209], цветение задерживается в том случае, если в темный период суток растение обнаруживает недостаток в  $\text{CO}_2$ . На основании этого они сделали предположение, что специфическим физиологическим фактором фотопериодического воздействия может являться темновая фиксация  $\text{CO}_2$ . Если это так, то дыхание приобретает новое значение как источник  $\text{CO}_2$  помимо своей основной функции — снабжения растений энергией. Эллиот и Леопольд [92] установили, что интенсивность дыхания листьев сои возрастала примерно на 45% в ходе изученных трех короткодневных циклов.

Процесс, следующий за началом цветения, может отличаться по своим требованиям к условиям внешней среды. Хотя для перехода к цветению растению достаточно всего лишь двух коротких дней, для нормального развития от цветения до плодообразования ему может потребоваться фотопериод более короткий, чем максимальный фотопериод, на котором еще может происходить цветение [260]. Если растения обрабатывали индолилуксусной кислотой после индукционного периода, они скорее зацветали, хотя другой ауксин (нафтилуксусная кислота), примененный в тот же период, лишь незначительно увеличивал число зачаточных цветков [83]. Высокие температуры и продолжительный фотопериод усиливали опадание цветков и бобов [343].

Ван-Схайк и Пробст [344] пытались использовать регуляторы роста для того, чтобы улучшить завязывание бобов и их формирование. Однако ни одно из испытанных ими веществ не дало положительных результатов. Кама [186] изучал влияние нормы высева, влажности почвы и прореживания молодых бутонов на осыпание, но

никакого сколько-нибудь существенного эффекта ему выявить не удалось. Он заметил, однако, что в условиях короткого дня осыпание цветков и бобов было меньше. Бортвик в письме Робертсу (1945 г.) сообщает, что уровень плодородия почвы не оказывал заметного влияния на локализацию первых зачаточных цветков. Затенение растений приводило к снижению числа завязавшихся бобов (Фектинг и Хауэлл, неопубликованные данные) и к осыпанию бобов, достигших 1,3 см длины. Наиболее крупные цветки формировались в условиях более короткого дня, чем в период перед цветением [260].

### СОРТОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ЦВЕТЕНИИ

Сведения о специфических фотопериодических реакциях сортов сои, отличных от сорта Билокси, включая производственные, довольно ограничены, хотя эти данные совершенно необходимы для того, чтобы показать то исключительно важное практическое значение, которое может иметь продолжительность дня в производстве сои. Гарнер и Аллард [121], Бортвик и Паркер [37], Бортвик (персональное сообщение, 1947), Паркер и Бортвик [266], Скалли с сотр. [298], Фишер и Лумис [99] и ван-Схайк и Пробст [343] изучили ход цветения у сортов сои различных групп созревания от 0 до VIII, имитируя естественный фотопериод и сдвигая его календарный график на месяц вперед. Хэнсон с сотр. исследовали влияние фотопериода в связи с изменениями других климатических факторов. Все эти исследования показали, что чем короче период вегетации сорта, тем продолжительнее фотопериод, на котором может проходить цветение. Раннеспелые сорта групп 0—III могут формировать репродуктивные органы даже в условиях 24-часового фотопериода (при непрерывном освещении) в противоположность позднеспелым сортам [37]. Из этого можно сделать вывод, что сорта, формирующие репродуктивные органы при непрерывном освещении, по своей отзывчивости на фотопериод более загадочны, чем короткодневные растения. Однако на 16-часовом дне образование цветков у этих сортов сильно задерживалось, а цветение и плодообразование на более длинном дне не происходило совсем. По-видимому, нет таких примеров, когда какой-либо сорт сои оказался бы нечувствительным к продолжительности дня. Это свойство рассматривается агрономами

как основной фактор при определении района адаптации и времени созревания сорта [59, 142]. Северные сорта имеют большую критическую длину дня, чем южные, но на более коротком дне скорее зацветают.

## ОБРАЗОВАНИЕ БОБОВ И СЕМЯН

В настоящее время соя выращивается почти исключительно для получения семян. Если в 1941 г. половина площадей, занятых соей в США, предназначалась на сено, то в 1962 г., по сообщениям Министерства сельского хозяйства США, 97% этих полей засевалось для получения семян. Поэтому, с точки зрения получения хороших урожаев сои большое значение приобретает изучение физиологии этого растения.

Сообщения о характере роста бобов и семян появлялись периодически уже с 1914 г. [123]. Сравнительно недавно цитологическое исследование ранних стадий развития зародыша завершил Пэмплин [259], Накомото и Ясуда [240] провели изучение прорастания пыльцы.

Деление клеток зародыша начинается вскоре после цветения и протекает довольно интенсивно по крайней мере 16 дней [192]. В период, начинающийся через 15 дней после цветения и заканчивающийся при созревании, Билс [25] не наблюдал деления клеток в семядолях, однако Галич [115] в течение всего этого периода обнаруживал митотические фигуры в зародышевом корешке.

Приблизительно через 10 дней после цветения сухой вес семян начинает медленно возрастать и быстро увеличивается в течение недели. В последующие три недели, когда процесс накопления сухого вещества в основном завершен, вес семян возрастает в среднем на 6—7 мг в день. Небольшие потери сухого вещества связаны, по-видимому, с дозреванием [60, 123, 192].

На ранних стадиях роста семени в его эндосперме можно обнаружить большое количество делящихся клеток [188], которые позднее почти полностью рассасываются, а в фазе созревания появляются вновь в виде внутреннего слоя семенной оболочки.

Содержание влаги в семени постоянно снижается по мере его роста [192]. Первоначальная 90%-ная влажность быстро падает до 65—70%. На протяжении всего периода увеличения сухого веса семени процентное со-

держание влаги снижается очень медленно. Как только семя достигает максимального сухого веса, содержание влаги за одну — две недели резко падает от 60—65% до 15% или даже ниже. Нормальные изменения среды на протяжении большей части периода плодообразования оказывают, по-видимому, незначительное влияние на содержание влаги в семени; однако резкое снижение влажности воздуха на последнем этапе сильно влияет на степень потери воды [165].

Тогэри с сотр. [336] установили, что снижение веса вегетативной массы в некоторой степени связано с ростом веса семян. По данным Беликова [16, 17, 18, 19],  $C^{14}O_2$ , введенный в лист в период плодообразования, накапливался в семенах, формирующихся на том же узле, которому принадлежит лист. Во время цветения и на более ранних стадиях введенный в растение радиоактивный углерод передвигался в основном к точкам роста и молодым листьям [11], однако в период формирования семян Беликов не обнаружил меченого углерода ни в молодых листьях, ни в верхушках стеблей. Если на каком-либо узле удаляли листья, семена на этом узле уже не развивались. Если на узле удаляли бобы, то продукты фотосинтеза перемещались вниз.

По данным Като с сотр. [192], семена в бобе растут попеременно то быстро, то медленно. Так, в трехсеменном бобе быстрый рост вначале отмечается у апикального семени, затем у базального, после этого начинает быстро расти центральное семя. Согласно точке зрения этих авторов, вслед за первым циклом следует аналогичный второй.

Большую помощь экспериментаторам и практическим работникам мог бы оказать метод оценки урожая до созревания. Такого рода данные могли бы служить показателями недостатка питательных элементов или других потребностей растений. В связи с этим изучалась зависимость урожая от ширины и площади листа [191], числа семян в бобе и формы третьего листочка [85], а также от произведения высоты растения на закрываемую им площадь (Картер, неопубликованные данные). Однако ни одного ценного метода для ранней диагностики урожая не было получено и вряд ли удастся получить, так как урожай в значительной степени зависит от условий, в которых происходит формирование и рост семян.

## ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА УРОЖАИ

Учитывая, что рост семян сои завершается за сравнительно короткий срок, можно предположить, что продуктивность растений определяется прежде всего внешними условиями в этот или другой критический период. Продуктивность растений может значительно варьировать при выращивании одного и того же сорта в разных местах, а колебания урожаев по годам могут даже превышать различия сортов по урожайности в пределах одного года [60]. Джонсон с сотр. [175] показали, что взаимоотношения генотип — среда имеют для продуктивности растений гораздо большее значение, чем для других признаков. Поэтому, чтобы создать основу для получения устойчивых урожаев сои, необходимо стандартизировать комплекс агротехнических приемов ее возделывания и использовать лучшие сорта. Изменчивость условий среды пока остается основным фактором, определяющим продуктивность растений сои.

### Зависимость урожая сои от снабжения растений влагой

Как показали исследования Рэнджа и Оделла [287], проведенные в Урбане, урожай сои были непосредственно связаны с количеством дождей, выпадавших за период с 3/VII по 25/VII и с 12/VIII по 12/IX. В последний период, который совпадает с быстрым ростом веса семян, дополнительные (выше средней нормы за 8 дней) 2,5 см осадков увеличивали урожай более чем на 40,8 кг.

Растения сои по мере роста добывают воду из все более глубоких горизонтов почвы. По данным Свана [328], их корневые системы проникали на глубину 1,3 м (более низкие горизонты этим автором не исследовались), а по наблюдениям Хэнуэя (персональное сообщение), растения сои поглощали воду с глубины более 1,2 м, причем наиболее интенсивно из верхнего слоя почвы толщиной 30 см.

Содержание влаги в почве в начале сезона в основном определяет потребности растений в дополнительном количестве воды. Так, в одном дождливом году в Иллинойсе, когда в начале вегетационного периода влажность почвы соответствовала ее водоудерживающей способности, Сван [328] не наблюдал существенного снижения

урожая на делянках, закрытых затем полиэтиленовой пленкой и не получавших в дальнейшем дополнительного количества влаги. Потери воды в этом случае благодаря наличию пленки снижались, однако крайне интересен тот факт, что в засушливом районе центральной части Небраски при увлажнении почвы перед посевом до полевой влагоемкости Хэнуэй (персональное сообщение) получал на делянке урожай 517 кг и более без дополнительного полива. При дополнительном поливе, доводящем почву до состояния полевой влагоемкости, в период, когда растения находились в фазе полного цветения, урожай сои (в этом же 1955 г.) возрастал до 871 кг. Большое число поливов (2—6), каждый раз насыщающих почву до полевой влагоемкости, лишь незначительно увеличивало урожай.

В таких районах, как центральная часть Небраски, удовлетворительные урожаи сои можно получить только при поливе. В более влажных районах Среднего Запада и Юга обычно выпадает достаточное количество осадков, хотя и здесь могут быть засушливые периоды. Применение поливов в этих районах давало менее определенные результаты, чем на Западе. Гриссом с сотр. [130], работавшие в дельте р. Язу (левый приток Миссисипи), применяли полив в период формирования семян, когда влажность почвы снижалась до 75% от полезной влагоемкости. Урожай, полученный этими исследователями на поливных делянках, составлял 843,8 кг в 1952 г. и 1116 кг в 1954 г. в сравнении с 680,5 кг и 1007 кг соответственно на неполивных делянках. Полив на ранних стадиях развития растений не оказывал заметного положительного действия на урожай. Применив единственный полив (примерно 11,8 см влаги) 21 августа, Витт [364] в засушливом году в штате Миссури получил урожай сои, равный 843,8 кг, в то время как урожай на неполивной делянке составлял лишь 462,7 кг. Шваб с сотр. [296] в трехлетнем опыте, проведенном в Айове, применяли шестикратный полив растений сои, внося при этом в почву в общем 17,5—22,5 см воды. В результате поливов урожай четырех сортов сои увеличивался на 109—245 кг. При дефиците влаги в почве урожай сои можно повысить путем полива; если влаги достаточно, полив не дает положительных результатов. С помощью полива не удавалось также получить урожай сои выше нормального уровня.

## Влияние температуры

Влияние температуры на урожай изучено значительно меньше, чем влияние влаги, однако совершенно очевидно, что колебание температурных условий оказывает действие скорее на химический состав, чем на урожай семян. Рэндж и Оделл [287] показали, что урожай сои несколько снижался, если температура в июле или августе на любое время поднималась выше средней. Подъем температуры выше нормы в июне и сентябре незначительно увеличивал урожай. По данным ван-Схайка и Пробста [343], при более высоких температурах наблюдается опадание цветков и бобов, что может привести к снижению урожая. Такишима [333] сообщает, что размер семян в его опытах возрастал под действием низких минимальных температур и при больших различиях между максимальной и минимальной температурами. Период созревания японских среднеспелых сортов под влиянием высоких температур сокращался, однако на раннеспелые сорта они почти не оказывали действия [107, 108].

## Потери урожая

Кроме обычных колебаний погодных условий, отрицательное влияние на урожай сои оказывают сорняки и болезни, мероприятия по борьбе с последними, а также такие исключительные явления, как град и заморозки. То, что сорняки снижают урожай, известно очень давно, однако только в последнее время предприняты попытки количественно оценить связанные с ними потери. Стейнифорт и Уэбер [317, 318, 358] в Айове провели оценку урожаяев сои, высевая ее в смеси со щетинником *Setaria lutescens*, горцом *Polygonum pensylvanicum* L. и канатником *Abutilon theophrasti*, Medic. По данным этих исследователей, сорняки снижали урожай на 5—10%, причем *Setaria lutescens* вызывал несколько большие потери, чем два других растения. Сорняки в этих опытах высевались на расстоянии 15—20 см полосой по длине всего ряда, а междурядья оставались чистыми.

В 1957 и 1958 гг. в Иллинойсе при естественном засорении посевов, когда сорняки располагались на расстоянии примерно 7,5 см в рядах, Кнэйк и Слайф (персональное сообщение) наблюдали потери одной третьей части урожая. В Айове при дефиците влаги сорняки снижали урожай в меньшей степени; этот факт указывает, что в ус-

ловиях недостатка влаги растения сои более жизнеспособны, чем сорняки [318]. Однако если нормальная влагообеспеченность в начале сезона сменялась периодом плохого водоснабжения, отмечались серьезные потери урожая.

Как показали работы Пробста и Эверли [271], обработка посевов ДДТ и другими инсектицидами не оказывала неблагоприятного действия на урожайность и другие экономически важные свойства семян.

Общезвестно, что большой вред урожаю сои наносят болезни, однако очень мало сделано попыток оценить количественно эти потери. Это связано с тем, что в условиях опыта трудно обеспечить возможность сравнения зараженной и незараженной делянок, кроме того, в естественных условиях, помимо самой болезни, на растение оказывают влияние много других факторов. Полученные в последнее время почти полностью изогенные (за исключением восприимчивости к некоторым болезням) линии, по-видимому, дадут возможность оценить потери урожая от болезней. По данным Хартвига и Джонсона [144], использовавших для сравнения близкие линии, при заражении растений бактериальной пузырчатостью эти потери составляли от 8 до 11% на делянку, а в опытах Хартвига [143] с смолистой пятнистостью они достигли даже 30%. Другие болезни на маленьких площадях могут вызывать такое же или даже более значительное снижение урожая. О каком-либо эпидемическом типе болезни, которая бы поражала большие площади посевов сои, сообщений нет. Таким образом, в большинстве проведенных исследований ущерб, наносимый болезнями, составлял 10% урожая или более, хотя на отдельных маленьких участках и в небольших хозяйствах болезни могут уничтожать почти всю культуру. Семена, почти достигшие зрелости, необычайно устойчивы к повреждению заморозками. Так, по данным Роббинса и Портера [283], жизнеспособность созревающих семян, содержащих 65% влаги, снижалась очень незначительно, если они в течение 10 часов выдерживались при температуре  $-6,7^{\circ}\text{C}$ . По мере высушивания семян их устойчивость к низким температурам резко увеличивалась. После того как влажность семян падала до 40%, их жизнеспособность после десятичасового пребывания при температуре  $-28^{\circ}\text{C}$  снижалась только на 50%, а на семена с влажностью 30—32% такая обработка не оказывала вообще никакого действия. Этот факт ис-

ключительно интересен в том отношении, что семена с влажностью 30—32% сохраняют еще значительную интенсивность дыхания [165]. Портер [269] предварительно сообщал о снижении энергии прорастания у гибридных семян кукурузы с влажностью 30—50% под действием температуры от —5,6 до —7,8°C. При влажности семян 25% и менее эти температуры не влияли на прорастание.

Урожай сои может снижаться в результате повреждений растений градом или воздействия других погодных условий, причем степень изменения продуктивности зависит от степени повреждений и от продолжительности или частоты действия вызывающих их факторов. Гибсон с сотр. [125] периодически с 10-, 20 или 30-дневными интервалами удаляли с растений листья полностью или оставляли 3 или 6 листьев и нашли, что величина урожая находится в обратной зависимости от степени дефолиации. Искусственные повреждения градом (удаление листьев и нанесение насечек на стебли) на ранних фазах роста оказывали меньшее отрицательное действие, чем на поздних [54, 185, 357]. Даже 100%-ная дефолиация перед цветением снижала урожай только на 20%, а 100%-ное удаление верхушек растений — всего лишь на 10%. Самое большое снижение урожая, более 80%, вызывала дефолиация растений в тот период, когда начинался налив семян. Аналогичные результаты получили Сато и Нишикава [292], а также Мак-Алистер и Кробер [223]. Эти данные иллюстрируют способность растений восстанавливать нормальный рост. Дефолиация растений в период формирования семян в результате механических или химических воздействий приводила к снижению урожая, которое было тем сильнее, чем больше времени оставалось от момента дефолиации до созревания (Хартвиг и Картер, персональные сообщения). Наибольшие потери урожая от насекомых, по данным Сато и Нишикава [291], наблюдались при повреждении растений на ранних стадиях формирования семян.

## ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ СЕМЯН СОИ

Масло и белок — это те основные компоненты семени, которые вызвали бурный рост производства сои 25 лет тому назад. В последние годы спрос на соевую муку для использования ее в различных пищевых продуктах все

увеличивается (несмотря на расширение ее производства) благодаря высоким пищевым качествам соевого белка. Семена современных сортов сои и проходящих испытание новых сортов содержат в среднем около 21,5% масла с небольшими отклонениями в сторону увеличения на крайнем юге и снижения в районах производства сои в Канаде. Содержание белка в семенах сои колеблется от 40 до 42%.

## Масло

Накопление различных химических веществ в семени, как уже говорилось выше, протекает параллельно с общим процессом накопления сухого вещества. Однако синтез масла первоначально, по-видимому, несколько отстает от прироста сухого вещества [123, 336]. Когда вес семени достигает 30 мг, количество масла начинает быстро увеличиваться, возрастая в течение двух недель, после чего его процентное содержание изменяется очень мало.

Процентное содержание масла в большой степени зависит от температуры во время формирования семян. Наиболее критической является температура в течение трех недель от начала формирования семян [160, 161]. В опытах, проведенных в вегетационном домике, у растений, которые только в течение недели находились при температуре 29,4°C, развивались семена, содержащие масла на 2—3% больше, чем у растений, находившихся в этот период при 21,1°C. Это явление, по-видимому, не оказывает никакого влияния на урожай.

Содержание масла варьирует также в зависимости от положения семян на растении и даже от положения боба в кисти. Так, в опытах Коллинза и Картера [72] семена с нижней половины растения содержали на 0,5% больше масла и на 1% меньше белка, чем семена с верхней половины растения. В пределах длинной верхушечной кисти семена с ее окончания отличались от семян основания меньшим содержанием масла.

Количество насыщенных жирных кислот соевого масла (главным образом стеариновой и пальмитиновой, присутствующих примерно в равных количествах) было довольно постоянным, составляя около 15% от общего количества жирных кислот. Уровень других жирных кислот варьировал, однако для них были получены следующие

средние показатели: линоленовая кислота 5—8%, линолевая 48—52% и олеиновая кислота — около 26% [73, 74, 78, 294]. Линоленовая и линолевая кислоты наследуются полигенно [363]. При повышении температуры в период развития семян содержание линоленовой и линолевой кислот снижается [162].

Химизм процесса синтеза масла изучен очень мало как у сои, так и у других важных масличных культур. Имеются, однако, сведения о существовании общих этапов синтеза жировых материалов в подсемядольном колене из нежировых веществ, которые поступают сюда из других частей растения [375, 319]. Жирные кислоты синтезируются, по-видимому, путем соединения двууглеродных единиц, таких как ацетат, которые образуются в ходе превращений углеводов. Как сообщают Кромби и Балланс [80], ацетат является исходным веществом при биосинтезе жирных кислот у грибов *Trichoderma viride*. Имеются сведения о превращении ацетата в жирные кислоты в подсемядольном колене прорастающего семени клещевины [77], земляного ореха [252] и незрелых семян сои весом около 50 мг (Хауэлл и Коллинз, неопубликованные данные).

Грин описывает синтез высших жирных кислот через ацетил-кофермент А, который вступает в реакцию с  $\text{CO}_2$ , образуя малонил-кофермент А. Последний соединяется затем с молекулой ацетил-кофермента А, в результате чего выделяется  $\text{CO}_2$  и образуется соединение, содержащее на два углеродных атома больше, чем исходное. Согласно данным Хатча и Штумпфа [145], ферменты, необходимые для синтеза и расщепления малонил-кофермента А, широко распространены у растений, включая и сою. Поэтому можно сделать логический вывод, что описанный Грином путь синтеза жирных кислот через ацетил-кофермент А является общим для растений.

Образуются ли все кислоты с цепочкой из 18 углеродных атомов одним общим путем, а затем при дегидрировании дают ненасыщенные кислоты, или существует какой-то особый путь синтеза последних, пока неизвестно. Симмондс и Квакенбуш [308, 309] убивали семена сои на различных стадиях созревания и установили, что количество насыщенных кислот, олеиновой, линолевой и линоленовой, постоянно возрастает. Им не удалось получить данных, свидетельствующих о наличии процесса дегидрирования, хотя  $\text{C}^{14}$ , введенный с сахарозой, появлялся

в олеиновой и насыщенных кислотах раньше, чем его обнаруживали в линоленовой и линолевой кислотах. Как предполагал ранее Симмондс [307], вполне вероятно, что линоленовая кислота совершенно необходима для синтеза других жирных кислот, т. к. ее количество очень рано достигает максимального уровня.

В какой части клетки локализуется синтез жиров, пока неизвестно. Вполне возможно, что в этом процессе принимают участие митохондрии [319]. Культивируя различные растительные ткани, Скотт [297] установила, что масло присутствует в клетке в виде капелек диаметром до 1 мк, которые суспендированы в протоплазме, окружающей хлоропласты и другие пластиды. Она высказала предположение, что синтез жира происходит в пластидах, откуда он выделяется в протоплазму. Жир в подсемядольном колене растений сои присутствует в виде субмикроскопических капелек, окруженных оболочкой, которая состоит из белка, липопroteида, фосфолипидов и нуклеиновых кислот [180]. Было принято без доказательств [181], что оболочка играет определенную роль в синтезе масла и в его деградации. Частицы липидов присутствуют, по-видимому, во всех паренхимных клетках подсемядольного колена [26].

Структура молекул масла является предметом многочисленных исследований. Шолфилд и Хикс [295] пришли к заключению, что жирные кислоты в глицеридах соевого масла имеют довольно неопределенный тип распределения, однако Маттсон и Латтон [228] обнаружили 53% олеиновой кислоты в составе двух глицериновых углеводов. Этот факт указывает, что определенная специфичность соевого масла связана с распределением жирных кислот. Вандер Вэл [301] высказал предположение, что жирные кислоты «могут приходить в случайные связи в образовавшихся триглицеридных молекулах, а не распределены беспорядочно в пределах каждой молекулы».

Нетриглицеридные компоненты соевого масла состоят из фосфатидов, свободных жирных кислот, стеролов и пигментов [81].

### Белок

Согласно данным Хэммонда [135] и Тогэри [336], количество общего азота в растениях сои в период налива семян увеличивается в три раза. Около  $\frac{2}{3}$  его приходится

на стебель и примерно  $\frac{3}{4}$  содержится в листьях, а перед созреванием наблюдается его перераспределение. Однако семена накапливают азот в значительно больших количествах, чем его теряют другие надземные части растения.

Процентное содержание белка может варьировать в зависимости от сорта и тех условий среды, в которых развивается растение. Обычно процентное содержание белка обнаруживает обратную связь с процентным содержанием масла. Количество белка в меньшей степени зависит от температуры, чем количество масла [161], и уровень белка в семени более постоянен, чем уровень масла.

В период формирования семян процент белка в них незначительно возрастает, хотя первоначально высокое процентное содержание небелкового азота в этот период снижается (Кробер и Хауэлл, неопубликованные данные).

Сравнивая белковые и небелковые компоненты высокобелковой (47—48%) и низкобелковой (32—39%) фракций со смешанными образцами, Кробер и Картер [205] установили, что все изменения в белке балансируются соответствующими изменениями в сахарах, масле и голоцеллюлозных пентозанах. В двух из трех проведенных анализов указанные вещества компенсировали около одной трети изменений в белке, в то время как в третьем анализе более половины изменений в белке компенсировало масло.

При расчете содержания белка, исходя из количества азота в соевой муке, обычно используют коэффициент 6,25. Метод расчета, основанный на распределении аминокислот, о котором сообщают Блок и Вайс [28], показывает, что более правильным является коэффициент около 6,18.

Соя является одним из основных источников растительного белка, используемого для питания животных. Согласно данным Кробера [204], по своему химическому составу белок сои хорошо соответствует потребностям животного организма для нормального роста, что было показано в опытах с крысами. Как сообщают Блок и Вайс [28], в соевом белке присутствует около 18 аминокислот, на долю которых приходится около 95% белкового азота.

Обнаружены также следы других аминокис-

лот. В наибольшем количестве в соевом белке представлена глютаминовая кислота, которой принадлежит около 19% белкового азота.

На долю аспарагиновой кислоты и лейцина приходится по 8% белкового азота, а на долю аргинина — около 7%. Метионин является аминокислотой, которая содержится в семенах сои в небольшом количестве и является дефицитной при использовании соевой муки в пищу.

Если для питания используется смесь соевой и кукурузной муки, дефицитной аминокислотой чаще всего является лизин [204].

Самый детальный обзор по вопросу питательной ценности белка сои принадлежит Митчеллу [233]. Сравнительно недавно сообщения на эту тему были сделаны Фричем [104], ван-Дьюном с сотр. [342], Разерфордом и Притти [289] и Коэн-Булакиа [71].

Сравнительно мало данных относительно влияния условий произрастания растений сои на состав белка. Кробер обнаружил значительные сезонные колебания в содержании метионина у сортов сои IV группы созревания, но сорта II и III групп такого свойства не обнаруживали.

Различия, связанные с определенным районом выращивания, оказались неустойчивыми. Сортовые различия в химическом составе сои наблюдали также Кробер [204] и Олдеркс [4].

Выращивая сою на питательных растворах с концентрацией серы 96 мг/л и 16 мг/л, Шелдон с сотр. [303] обнаружили в вегетативной массе растений первого варианта вдвое больше метионина, чем у растений во втором. Химики, занимающиеся исследованием соевого белка, большое внимание уделяют его составу и физическим свойствам [42, 316, 374].

В большинстве случаев в этих исследованиях не ограничивается белок запасной от белка цитоплазматического, содержащего ферменты и биологически имеющего более важное значение.

Наибольшая часть белка сосредоточена в так называемых белковых телах, число которых возрастает по мере развития клетки; в конечном счете в большинстве клеток образуется запас плотно упакованных белковых тел, за исключением некоторых паренхимных клеток подсемядольного колена [26]. Считают, что эти раствори-

мые в водной среде тельца содержат главным образом запасной, или резервный, белок, однако наличие пустых мест на электронных микрофотографиях может быть обусловлено удалением спирторастворимых компонентов во время обезвоживания. Подобные белковые тела были описаны также для земляного ореха [65] и гороха [345] и, по-видимому, имеют всеобщее распространение. Делая обзор последних достижений химии соевого белка, Вольф [373] указывает на гетерогенность глициновой фракции, которая содержит по крайней мере четыре компонента, причем соотношение последних может варьировать в зависимости от сорта и условий выращивания растений. Фосфолипиды глобулинов при ультрацентрифугировании обнаруживаются главным образом во фракции с константой седиментации 7S. Вольф предполагает, что они могут выступать в роли «молекулярных клеев», которые не могут быть извлечены без изменения природы белка.

Рэкис [273] обнаружил два компонента трипсинового ингибитора, на долю которого приходится около 6% соевого белка. Возможно, в нем присутствуют еще какие-либо компоненты.

### Прочие вещества

Характер дыхания семян сои в процессе их формирования отражает развитие происходящих в них синтетических процессов. Поглощение углекислого газа достигает максимума в период наиболее интенсивного синтеза масла.

Поглощение кислорода семенами сои во время их развития в естественных условиях довольно постоянно и остается на низком уровне.

Однако окислительная способность созревших семян очень велика, так что фактически расход кислорода может определяться его доступностью, которая в свою очередь зависит от таких факторов, как проницаемость оболочки бобов и семян и потребление кислорода самой оболочкой [254].

Довольно значительный уровень дыхания наблюдается до тех пор, пока влажность семян не упадет до 25% [165]. Ди Карло с сотр. [84] обнаружили, что содержание неукленновых кислот у сои достигает примерно 1%, т. е. оно значительно меньше, чем в сухих дрожжах, однако

распределение их в семенах сои было таким же, как в дрожжах.

Основные различия заключались в том, что в семенах сои было обнаружено больше гуанина и меньше урацила, чем в дрожжах. Уровень нуклеиновых кислот в семенах сои во время их формирования изменяется очень мало, однако содержание растворимых нуклеотидов на более ранних стадиях развития семян несколько выше [159]. Трифосфаты из нуклеотидов не удавалось обнаружить до момента почти полного созревания растений [115].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В обзорной литературе по физиологии сои постоянно подчеркивается тот факт, что на основании имеющихся данных очень трудно дать ответ на многие агрономические вопросы, связанные с производством сои.

В особенности трудно или даже невозможно определить, какой период жизненного цикла растения сои может лимитировать его продуктивность. Это, безусловно, касается не только сои, но и многих других видов растений.

При соответствующей густоте посева, когда растение получает много света и полностью удовлетворены его потребности во влаге и питательных веществах, соя дает наибольшие урожаи. Что же, однако, лимитирует урожай? Являются ли те или иные растения менее эффективными при переработке элементов питания в вещества семени? Возможно, причиной снижения продуктивности может являться недостаточное снабжение растущих растений углекислым газом? Или более низкая продуктивность связана с недостаточным снабжением растений водой и питательными веществами в самые критические фазы их роста? Возможно, что процессы азотфиксации и образования масла нуждаются в большом количестве энергии для изменения своего обычного ритма.

Являются ли неизбежными такие явления, как абортирование или опадание бобов? Существуют ли генетически обусловленные различия в каких-либо физиологических функциях, которые могут быть использованы для повышения урожая?

Все эти вопросы являются коренными в проблеме продуктивности сои. На некоторые из них частично полу-

чены ответы, но в общем проблема еще не решена, поэтому необходимы дальнейшие исследования в этой области.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ahmed S., Evans H. J., *Soil Sci.*, 90, 205—210, 1960.
2. Ahmed S., Evans H. J., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 47, 24—36, 1961.
3. Akazawa T., Funahashi S., Uritani I., *J. Agr. Chem. Soc. Japan*, 27, 849—853, 1953.
4. Alderks O. H., *J. Am. Oil Chemists Soc.*, 26, 126—132, 1949.
5. Allison F. E., Ludwig C. A., Hoover S. R., Minor F. W., *Botan. Gaz.*, 101, 534—549, 1940.
6. Allison F. E., Ludwig C. A., Hoover S. R., Minor F. W., *Botan. Gaz.*, 101, 534—549, 1940.
7. Aprison M. H., Burris R. H., *Science*, 115, 264, 1952.
8. Aprison M. H., Magee W. E., Burris R. H., *J. Biol. Chem.*, 208, 29—39, 1954.
9. Arikado H., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 23, 28—36, 1954.
10. Arnon D. I., *Soil Sci.*, 44, 91—121, 1937.
11. Aronoff S., *Plant Physiol.*, 30, 184—185, 1955.
12. Aronoff S., Vernon L. P., *Arch. Biochem.*, 28, 424—439, 1950.
13. Asprey G. F., Bond G., *Nature*, 147, 675, 1941.
14. Bach M. K., Magee W. E., Burris R. H., *Plant Physiol.*, 33, 118—124, 1958.
15. Банерjee S., *J. Indian Soc. Soil Sci.*, 5, 169—172, 1957.
16. Беликов И. Ф., Докл. АН СССР, 102, 379—381, 1955.
17. Беликов И. Ф., Физиология растений, 2, 354—357, 1955.
18. Беликов И. Ф., Докл. АН СССР, 117, 272—273, 1957.
19. Беликов И. Ф., Докл. АН СССР, 120, 151—153, 1958.
20. Benedict H. M., Swidler R., *Science*, 133, 2015—2016, 1961.
21. Bergersen F. J., *J. Gen. Microbiol.*, 19, 312—323, 1958.
22. Bergersen F. J., Briggs M. J., *J. Gen. Microbiol.*, 19, 482—490, 1958.
23. Bergersen F. J., Wilson P. W., *Bacteriol. Proc.*, p. 25, 1959.
24. Bergersen F. J., Wilson P. W., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 45, 1641—1646, 1959.
25. Bils R. F., *Ph. D. Thesis*, University of Illinois, Urbana, Illinois, 1960.
26. Bils R. F., Howell R. W., *Crop Sci.*, 1963.
27. Blaney L. T., Hamner K. C., *Botan. Gaz.*, 119, 10—24, 1957.
28. Block R. J., Weiss K. W., *Amino Acid Handbook*, ed. C. C. Thomas, Springfield, Illinois, 1956.
29. Bohning R. H., Burnside C. A., *Am. J. Botany*, 43, 557—561, 1956.
30. Bond G., *Ann. Botany (London)*, 50, 559—578, 1936.
31. Bonner J., *Photoperiodism*, ed. R. B. Withrow, pp. 245—254, *Am. Assoc. Advance Sci.*, Washington, 1959.

32. Bonnier C., Sironval C., *Nature*, 177, 93—94, 1956.
33. Borst H. L., Thatcher L. E., *Ohio Agr. Expt. Sta. Bull.*, 494, 1—96, 1931.
34. Borthwick H. A., Parker M. W., *Botan. Gaz.*, 99, 825—839, 1938.
35. Borthwick H. A., Parker M. W., *Botan. Gaz.*, 100, 245—249, 1938.
36. Borthwick H. A., Parker M. W., *Botan. Gaz.*, 100, 374—387, 1938.
37. Borthwick H. A., Parker M. W., *Botan. Gaz.*, 101, 341—365, 1939.
38. Borthwick H. A., Parker M. W., *Botan. Gaz.*, 101, 806—817, 1940.
39. Borthwick H. A., Parker M. W., Heinze P. H., *Botan. Gaz.*, 102, 792—800, 1941.
40. Borthwick H. A., Parker M. W., Hendricks S. B., *Am. Naturalist*, 84, 117—134, 1950.
41. Borthwick H. A., Hendricks S. B., Parker M. W., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 38, 929—934, 1952.
42. Briggs D. R., Mann R. L., *Cereal Chem.*, 27, 243—247, 1950.
43. Brown D. A., Place G. A., Paper presented at meeting of National Soybean Crop Improvement Council Advisory Board, St. Louis, Missouri, Aug. 9, 1959.
44. Brown D. M., *Agron. J.*, 52, 493—496, 1960.
45. Brown D. M., Chapman L. J., *Agron. J.*, 52, 496—499, 1960.
46. Brown D. M., Chapman L. J., *Agron. J.*, 53, 306—308, 1961.
47. Brown J. C., Hendricks S. B., *Plant Physiol.*, 27, 1952.
48. Brun W. A., Ph. D. Thesis, University of Illinois, Urbana, 1954.
49. Burkholder P. R., McVeigh I., *Plant Physiol.*, 20, 301—306, 1945.
50. Burris R. H., Magee W. E., Bach M. K., *Ann. Acad. Sci. Fennicae* (Ser. A, 11), 60, 190—199, 1955.
51. Burström H., *Ann. Agr. Coll. Swed.*, 11, 1—50, 1943.
52. Butler W. L., Norris K. H., Siegelman H. W., Hendricks S. B., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 45, 1703—1708, 1959.
53. Чайлахян М. Х., Доклады АН СССР, 3, 443—447, 1936.
54. Camery M. P., Weber C. R., *Iowa Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 400, 465—504, 1953.
55. Camper H. M., Smith T. J., *Virginia Agr. Expt. Sta. Research Rept.*, 21, 1—27, 1958.
56. Carpenter W., Beevers H., *Plant Physiol.*, 33, 1958.
57. Carpenter W., Beevers H., *Plant Physiol.*, 34, 1959.
58. Carr D. J., *Physiol. Plantarum*, 6, 672—679, 1953.
59. Cartter J. L., *Soybean Dig.*, 18(7), 12—14, 1958.
60. Cartter J. L., Hopper T. M., *U. S. Dept. Agr. Tech. Bull.*, 787, 1—66, 1942.
61. Чайлахян М. Х., Баврина Т. В., Физиология расклевывания, 4, 301—309, 1957.
62. Cheniae G. M., Evans H. J., *Biochim. et Biophys. Acta*, 26, 654—655, 1957.

63. Cheniae G. M., Evans H. J., *Biochim. et Biophys. Acta*, 35, 140—153, 1959.
64. Cheniae G. M., Evans H. J., *Plant Physiol.*, 35, 454—462, 1960.
65. Cherry H. J., *Proc. Seed Protein Conf., New Orleans, Louisiana*, 1963.
66. Chesnin L., Haghiri F., *Agron. Abstr.*, p. 19, 1957.
67. Christiansen C. A., *Diss. Abstr.*, 21, 1343, 1960.
68. Christoph R. J., Fisk E. L., *Botan. Gaz.*, 116, 1—14, 1954.
69. Clark F. E., *Can. J. Microbiol.*, 3, 113—123, 1957.
70. Clark J. A., Levitt J., *Physiol. Plantarum*, 9, 598—606, 1956.
71. Cohen-Boulakia F., *Compt. rend. acad. sci.*, 244, 1969—1971, 1957.
72. Collins F. I., Cartter J. L., *Agron. J.*, 48, 216—219, 1956.
73. Collins F. I., Howell R. W., *J. Am. Oil Chemists Soc.*, 34, 491—493, 1957.
74. Collins F. I., Sedgwick V. E., *J. Am. Oil Chemists Soc.*, 36, 641—644, 1959.
75. Cooke A. R., *Science*, 117, 588, 1953.
76. Cooke A. R., *Plant Physiol.*, 29, 440—444, 1954.
77. Coppens N., *Nature*, 177, 279, 1956.
78. Craig B. M., Murty N. L., *J. Am. Oil Chemists Soc.*, 36, 549—552, 1959.
79. Crocker W., Barton L. V., *Physiology of Seeds*, Chronica Botanica, Waltham, Massachusetts, 1953.
80. Crombie W. M., Ballance P. E., *Nature*, 183, 1195—1196, 1959.
81. Daubert B. F. *Soybeans and Soybean Products*, ed. K. S. Markley, pp. 157—211, Interscience, New York, 1950.
82. Delouche J. C., *Proc. Assoc. Offic. Seed Analysts*, 43, 117—126, 1953.
83. de Zeeuw D., Leopold A. C., *Am. J. Botany*, 43, 47—59, 1956.
84. DiCarlo F. J., Shultz A. S., Kent A. M., *Arch. Biochem. Biophys.*, 55, 253—256, 1955.
85. Domingo W. E., *J. Agr. Research*, 70, 251—268, 1945.
86. Doorenbos J., Wellensiek S. J., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 10, 147—184, 1959.
87. Downs R. J., *Plant Physiol.*, 31, 279—284, 1956.
88. Earley E. B., Cartter J. L., *J. Am. Soc. Agron.*, 37, 727—735, 1945.
89. Eaton F. M., *Botan. Gaz.*, 77, 311—321, 1924.
90. Ebertova H., *Nature*, 184, 1046—1047, 1959.
91. Eckerson S. H., *Contribs. Boyce Thompson Inst.*, 4, 119—130, 1932.
92. Elliott B. B., Leopold A. C., *Plant Physiol.*, 27, 787—793, 1952.
93. Epstein E., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 7, 1—24, 1956.
94. Erdman L. W., Johnson H. W., Clark F. E., *Agron J.*, 49, 267—271, 1957.
95. Evans H. J., *Plant Physiol.*, 29, 298—301, 1954.
96. Farkas G. L., Rajhathy T., *Planta*, 45, 535—548, 1955.

97. Fisher J. E., *Botan. Gaz.*, 117, 156—165, 1955.
98. Fisher J. E., *Science*, 125, 396, 1957.
99. Fisher J. E., Loomis W. E., *Science*, 119, 71—73, 1954.
100. Fred E. B., Wilson P. W., Wyss O., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 24, 46—52, 1938.
101. Freiberg S. R., *Science*, 115, 674, 1952.
102. Freiberg S. R., Clark H. E., *Botan. Gaz.*, 113, 322—333, 1952.
103. Freiberg S. R., Clark H. E., *Plant Physiol.*, 30, 39—46, 1955.
104. Fritz J. C., *Trans. Am. Assoc. Cereal Chemists*, 12, 60—62, 1954.
105. Fukui J., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 25, 47—48, 1956.
106. Fukui J., Ojima M., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 26, 40—42, 1957.
107. Fukui J., Yarimizu H., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 21, 123—124, 1952.
108. Fukui J., Yarimizu H., *Japan J. Breeding*, 6, 192—196, 1956.
109. Fukui J., Yarimizu H., Uchiyama Y., *J. Kanto-Tosan Agr. Expt. Sta.*, 5, 28—32, 1954.
110. Funahashi S., Uritani I., Akazawa T., *J. Agr. Chem. Soc. Japan*, 27, 842—848, 1953.
111. Gage R. S., *Diss. Abstr.*, 19, 2376, 1959.
112. Gage R. S., Aronoff S., *Plant. Physiol.*, 31, 477—478, 1956.
113. Gage R. S., Aronoff S., *Plant Physiol.*, 35, 53—64, 1960.
114. Galitz D. S., *Plant Physiol.*, 33, 1958.
115. Galitz D. S., Ph. D. Thesis, University of Illinois, 1961.
116. Galitz D. S., Howell R. W., *Plant Physiol.*, 34, 1959.
117. Galston A. W., Ph. D. Thesis, University of Illinois, Urbana, 1943.
118. Galston A. W., *Am. J. Botany*, 34, 356—360, 1947.
119. Galston A. W., *Botan. Gaz.*, 110, 495—501, 1949.
120. Garner W. W., *Plant Physiol.*, 8, 347—356, 1933.
121. Garner W. W., Allard H. A., *J. Agr. Research*, 18, 553—606, 1920.
122. Garner W. W., Allard H. A., *J. Agr. Research*, 41, 719—735, 1930.
123. Garner W. W., Allard H. A., Foubert C. L., *J. Agr. Research*, 3, 227—249, 1914.
124. Garren R., Remmert L. F., Lawrence N. L., *Botan. Gaz.*, 115, 105—121, 1953.
125. Gibson R. M., Lovvorn R. L., Smith B. W., *J. Am. Soc. Agron.*, 35, 768—778, 1943.
126. Gilbert B. E., *Ann. Botany (London)*, 40, 315—320, 1926.
127. Gilbert S. G., Shive J. W., *Soil Sci.*, 53, 143—152, 1942.
128. Gilbert S. G., Shive J. W., *Soil Sci.*, 59, 453—460, 1945.
129. Green D. E., *Sci. Am.*, 202(2), 46—51, 1960.
130. Grissom P., Raney W. A., Hogg P., *Mississippi State Coll. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 531, 21—22, 1955.
131. Hageman R. H., Flesher D., *Plant Physiol.*, 34, 1959.
132. Haghir F., Chesnin L., *Agron. Abstr.*, p. 20, 1957.
133. Hamilton P. B., Shug A. L., Wilson P. W., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 43, 297—304, 1957.

134. Hammond L. C., Kirkham D., *Agron. J.*, 41, 23—29, 1949.
135. Hammond L. C., Black C. A., Norman A. C., *Iowa Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 384, 463—512, 1951.
136. Hamner K. C., *Botan. Gaz.*, 99, 615—629, 1938.
137. Hamner K. C., *Botan. Gaz.*, 101, 658—687, 1940.
138. Hamner K. C., *Ann. Rev. Biochem.*, 13, 575—590, 1944.
139. Hamner K. C., Bonner J., *Botan. Gaz.*, 100, 388—431, 1938.
140. Hamner K. C., Nanda K. K., *Botan. Gaz.*, 118, 13—18, 1956.
141. Hanson J. B., *Plant Physiol.*, 35, 372—379, 1960.
142. Hartwig E. E., *Soybean Dig.*, 18(7), 16—19, 1958.
143. Hartwig E. E., *Plant Disease Repr.*, 43, 504—505, 1959.
144. Hartwig E. E., Johnson H. W., *Agron. J.*, 45, 22—23, 1953.
145. Hatch M. D., Stumpf P. K., *Plant Physiol.*, 37, 121—126, 1962.
146. Hauser E. M., *Agron. J.*, 47, 32—36, 1955.
147. Hawkes G. R., Ph. D. Thesis, Ohio State University, Columbus, 1952.
148. Heinze P. H., Parker M. W., Bortwick H. A., *Botan. Gaz.*, 103, 518—530, 1942.
149. Hendricks S. B., *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 25, 245—248, 1960.
150. Hendricks S. B., Bortwick H. A., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.*, 45, 344—349, 1959.
151. Hildebrand A. A., *Can. J. Botany*, 37, 927—957, 1959.
152. Hoagland D. R., *Lectures on the Inorganic Nutrition of Plants*, Chronica Botanica, Waltham, Massachusetts, 1948.
153. Hoagland D. R., Broyer T. C., *Plant Physiol.*, 11, 471—507, 1936.
154. Hoch G. E., Little H. N., Burris R. H., *Nature*, 179, 430—431, 1957.
155. Hoch G. E., Schneider K. C., Burris R. H., *Biochim. et Biophys. Acta*, 37, 273—279, 1960.
156. Holman R. T., *Arch. Biochem.*, 17, 459—466, 1948.
157. Hopkins H. T., Specht A. W., Hendricks S. B., *Plant Physiol.*, 25, 193—209, 1950.
158. Howell R. W., *Physiol. Plantarum*, 14, 89—97, 1961.
159. Howell R. W., *Proc. Seed Protein Conf., New Orleans, Louisiana*, 1963.
160. Howell R. W., Cartter J. L., *Agron. J.*, 45, 526—528, 1953.
161. Howell R. W., Cartter J. L., *Agron. J.*, 50, 664—667, 1958.
162. Howell R. W., Collins F. I., *Agron. J.*, 49, 593—597, 1957.
163. Howell R. W., Skoog F., *Am. J. Botany*, 42, 356—360, 1955.
164. Howell R. W., Krober O. A., Collins F. I., *Plant Physiol.*, 32, 1957.
165. Howell R. W., Collins F. I., Sedgwick V. E., *Agron. J.*, 51, 677—679, 1959.
166. Howell R. W., Wargel C. J., Brim C. A., Hart-

- wig E. E., Lambert J. W., Thompson J. R., Stefansson B. R., Park J. K., Seigler W. E., Webb B. K., *Agron. J.*, 52, 144—146, 1960.
167. Huck M. G., Hageman R. H., Hanson J. B., *Plant Physiol.*, 37, 371—375, 1962.
168. Hunt G. E., *Am. J. Botany*, 38, 452—457, 1951.
169. Hunter J. R., Erickson A. E., *Agron. J.*, 44, 107—109, 1952.
170. Inouye C., *Crop. Sci. Soc. Japan Proc.*, 21, 276—277, 1953.
171. Ishihara A., *Crop. Sci. Soc. Japan Proc.*, 24, 211, 1956.
172. Ishizawa S., Toyoda H., *Soil and Plant Food (Tokyo)*, 1, 47—48, 1955.
173. Johnson H. W., Means U. M., *Agron. J.*, 52, 651—654, 1960.
174. Johnson H. W., Means U. M., *Agron. J.*, 55, 269—271, 1963.
175. Johnson H. W., Robinson H. F., Comstock R. E., *Agron. J.*, 47, 314—318, 1955.
176. Johnson H. W., Means U. M., Clark F. E., *Agron. J.*, 50, 571—574, 1958.
177. Johnson H. W., Means U. M., Clark F. E., *Nature*, 183, 308—309, 1959.
178. Johnson H. W., Borthwick H. A., Leffel R. C., *Botan. Gaz.*, 122, 77—95, 1960.
179. Kahn J. S., Hanson J. B., *Plant Physiol.*, 32, 312—316, 1957.
180. Kahn V., Ph. D. Thesis, University of Illinois, Urbana, 1959.
181. Kahn V., Bils R. F., Hanson J. B., Howell R. W., *Plant Physiol.*, 33, 1958.
182. Kahn V., Howell R. W., Hanson J. B., *Plant Physiol.*, 35, 854—860, 1960.
183. Kaku S., *Botan. Mag.*, 68, 114—118, 1955.
184. Kaku S., *Botan. Mag.*, 68, 150—154, 1955.
185. Kalton R. R., Weber C. R., Eldredge J. C., *Iowa Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 359, 736—796, 1949.
186. Kamae M., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 21, 117—118, 1952.
187. Kamae M., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 25, 184, 1957.
188. Kamata E., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 20, 298—302, 1952.
189. Kamata E., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 25, 145—146, 1957.
190. Kan M., Oshima T., *Kyushu Agr. Expt. Sta. Bull.*, 10, 177, 1952.
191. Kashima R., Noguchi K., *Kyushu Agr. Expt. Sta. Bull.*, 11, 15—16, 1953.
192. Kato I., Sakaguchi S., Natio Y., *Dig. Plant Breeding and Cultivation, Tokai-Kinki Natl. Agr. Expt. Sta. (Japan) Bull.*, 1, 1954.
193. Key J. L., Galitz D. S., *Science*, 130, 1340—1341, 1959.
194. Key J. L., Hanson J. B., *Plant Physiol.*, 36, 145—152, 1961.
195. Key J. L., Wold F., *J. Biol. Chem.*, 236, 549—553, 1961.
196. Key J. L., Hansos J. B., Bils R. F., *Plant Physiol.*, 35, 177—183, 1960.
197. Klein W. H., Leopold A. C., *Plant Physiol.*, 28, 293—299, 1953.
198. Kliever M., Evans H. J., *Plant Physiol.*, 37, 1962.

199. Kliwer M., Evans H. J., *Plant Physiol.*, 38, 55—59, 1963.
200. Kliwer M., Evans H. J., *Plant Physiol.*, 38, 99—104, 1963.
201. Kornberg H. L., Beevers H., *Nature*, 180, 35—36, 1957.
202. Koski V. M., Smith J. H. C., *Arch. Biochem. Biophys.*, 34, 189—195, 1951.
203. Kraus E. J., Kraybill H. R., *Oregon Agr. Expt. Sta. Bull.*, 149, 63—71, 1918.
204. Krober O. A., *J. Agr. Food Chem.*, 4, 254—257, 1956.
205. Krober O. A., Cartter J. L., *Crop. Sci.*, 2, 171—172.
206. Lakon G., *Ber. deut. botan. Ges.*, 60, 299—305, 1942.
207. Lang A., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 3, 265—306, 1952.
208. Lange N. A., *Handbook of Chemistry*, 7th ed. Handbook Publishers, Sandusky, Ohio, 1949.
209. Langston R., Leopold A. C., *Plant Physiol.*, 29, 436—440, 1954.
210. Lathwell D. J., Evans C. E., *Agron. J.*, 43, 264—270, 1951.
211. Laties G. C., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 10, 87—112, 1959.
212. Leopold A. C., *Quart. Rev. Biol.*, 26, 247—263, 1951.
213. Leopold A. C., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 9, 281—310, 1958.
214. Leopold A. C., Guernsey F. S., *Science*, 118, 215—216, 1953.
215. Leopold A. C., Guernsey F. S., *Am. J. Botany*, 40, 603—607, 1953.
216. Levitt J., Sullivan C. Y., Johansson N. O., Pettit R. M., *Plant Physiol.*, 36, 611—616, 1961.
217. Little H. N., *J. Am. Chem. Soc.*, 71, 1973—1975, 1949.
218. Liverman J. L., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 6, 177—210, 1955.
219. Lowe R. H., Evans H. J., *Plant Physiol.*, 36, 545—549, 1961.
220. Lowe R. H., Evans H. J., *Plant Physiol.*, 37, (Suppl.), xlviii, 1962.
221. Lynch D. L., Sears O. H., *Soil. Sci. Soc. Am. Proc.*, 16, 214—216, 1952.
222. McAlister D. E., Krober O. A., *Plant Physiol.*, 26, 525—538, 1951.
223. McAlister D. F., Krober O. A., *Agron. J.*, 50, 674—677, 1958.
224. McKinney L. L., Weakley F. B., Campbell R. E., Cowan J. C., *J. Am. Oil Chemists Soc.*, 35, 364—366, 1958.
225. McNulty I. B., Newman D. W., *Plant Physiol.*, 36, 385—388, 1961.
226. Magee W. E., Burris R. H., *Plant Physiol.*, 29, 199—200, 1954.
227. Marth P. C., Audia W. V., Mitchell J. W., *Botan. Gaz.*, 118, 106—111, 1956.
228. Mattson F. H., Lutton E. S., *J. Biol. Chem.*, 233, 868—871, 1958.
229. Meade J. A., *Weeds*, 6, 66—67, 1958.
230. Means U. M., Johnson H. W., Erdman L. W., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 25, 105—108, 1961.
231. Mee S., *Arch. Biochem.*, 22, 139—148, 1949.
232. Miksche J. P., *Agron. J.*, 53, 121—128, 1961.

233. Mitchell H. H., Soybeans and Soybean Products, ed. K. S. Markley, pp. 383—422, Interscience, New York, 1950.
234. Mooers C. A., *Tennessee Agr. Expt. Sta. Bull.*, 82, 75—104, 1908.
235. Morse W. J., Cartter J. L., Williams L. F., *U. S. Dept. Agr. Farmers Bull.*, 1520, 1—38, 1949.
236. Mortimer D. C., *Can. J. Botany*, 38, 623—634, 1960.
237. Mumaw C. R., Weber C. R., *Agron. J.*, 49, 154—160, 1957.
238. Murneek A. E., *Missouri Univ. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 268, 1—84, 1937.
239. Murneek A. E., Whyte R. O., Vernalization and Photoperiodism, *Chronica Botanica*, Waltham, Massachusetts, 1948.
240. Nakamoto M., Yasuda N., *Sci. Repts. Fac. Liberal Arts Educ. Gifu Univ. (Nat, Sci)*, 2, 63—67, 1957.
241. Nanda K. K., Hamner K. C., *Planta*, 53, 45—52, 1959.
242. Nanda K. K., Hamner K. C., *Planta*, 53, 53—68, 1959.
243. Nelson C. D., *Plant Physiol.*, 31, (Suppl.), xxxiii, 1956.
244. Nelson C. D., Gorham P. R., *Can. J. Botany*, 35, 339—347, 1957.
245. Nelson C. D., Gorham P. R., *Can. J. Botany*, 35, 703—713, 1957.
246. Nelson C. D., Gorham P. R., *Can. J. Botany*, 37, 431—438, 1959.
247. Nelson C. D., Gorham P. R., *Can. J. Botany*, 37, 439—447, 1959.
248. Nelson C. D., Krotkov G., *Can. J. Botany*, 34, 423—433, 1956.
249. Nelson C. D., Perkins H. J., Gorham P. R., *Can. J. Biochem. and Physiol.*, 36, 1277—1279, 1958.
250. Nelson C. D., Perkins H. J., Gorham P. R., *Can. J. Botany*, 37, 1181—1189, 1959.
251. Nelson C. D., Clauss H., Mortimer D. C., Gorham P. R., *Plant Physiol.*, 36, 581—588, 1961.
252. Newcomb E. H., Stumpf P. K., *J. Biol. Chem.*, 200, 233—239, 1953.
253. Ohmura T., Howell R. W., *Plant Physiol.*, 35, 184—193, 1960.
254. Ohmura T., Howell R. W., *Physiol. Plantarum*, 15, 341—350, 1962.
255. Oizumi H., Katura I., *Crop. Sci. Soc. Japan Proc.*, 27, 80—82, 1958.
256. Oizumi H., Nishiiri K., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 24, 188, 1956.
257. Owens L. D., *Plant Physiol.*, 36 (Suppl.), li, 1961.
258. Ozaki K., Saito M., Nitta K., *Hokkaido Natl. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 70, 6—14, 1956.
259. Pamplin R. A., Ph. D. Thesis, University of Illinois, Urbana, Illinois, 1962.
260. Parker M. W., Borthwick H. A., *Botan. Gaz.*, 100, 651—689, 1939.
261. Parker M. W., Borthwick H. A., *Botan. Gaz.*, 101, 145—167, 1939.
262. Parker M. W., Borthwick H. A., *Botan. Gaz.*, 102, 256—268, 1940.
263. Parker M. W., Borthwick H. A., *Botan. Gaz.*, 104, 612—619, 1943.

264. Parker M. W., Borthwick H. A., *Plant Physiol.*, 24, 355—358, 1949.
265. Parker M. W., Borthwick H. A., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1, 43—58, 1950.
266. Parker M. W., Borthwick H. A., *Soybean Dig.*, 11 (11), 26—30, 1951.
267. Parker M. W., Hendricks S. B., Borthwick H. A., Scully N. J., *Science*, 102, 152—155, 1945.
268. Peters D. B., Johnson L. C., *Agron. J.*, 52, 687—689, 1960.
269. Porter R. H., *Iowa Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 334, 503, 1945.
270. Porter R. H., Durrell M., Romm H. J., *Plant Physiol.*, 22, 149—159, 1947.
271. Probst A. H., Everly R. T., *Agron. J.*, 49, 577—581, 1957.
272. Quillet M., Bourdon D., *Compt. rend. acad. sci.*, 242, 1054—1056, 1956.
273. Rackis J. J., *Proc. Seed Protein Conf., New Orleans, Louisiana*, 1963.
274. Racusen D. W., Aronoff S., *Science*, 118, 302—304, 1953.
275. Racusen D. W., Aronoff S., *Arch. Biochem. Biophys.*, 42, 25—40, 1953.
276. Racusen D. W., Aronoff S., *Arch. Biochem. Biophys.*, 51, 68—78, 1954.
277. Raggio M., Raggio N., *Phyton (Buenos Aires)*, 7, 103—119, 1956.
278. Raggio M., Raggio N., Torrey J. G., *Am. J. Botany*, 44, 325—334, 1957.
279. Raggio M., Raggio N., Burris R. H., *Science*, 129, 211—212, 1959.
280. Richardson K. E., Axelrod B., *Plant Physiol.*, 32, 334—337, 1957.
281. Richmond J. E., Salomon K., *Biochim. et Biophys. Acta*, 17, 48—55, 1955.
282. Richmond J. E., Salomon K., Caplin S., *Nature*, 174, 34—35, 1954.
283. Robbins W. A., Porter R. H., *J. Am. Soc. Agron.*, 38, 905—913, 1946.
284. Roberts R. H., *Science*, 98, 265, 1943.
285. Roberts R. H., Struckmeyer B. E., *Plant Physiol.*, 21, 332—344, 1946.
286. Rojas-Garciduenas M., Kommedahl T., *Weeds*, 6, 49—51, 1958.
287. Runge E. C. A., Odell R. T., *Agron. J.*, 52, 245—247, 1960.
288. Russell M. B., *Soil Physical Conditions and Plant Growth*, ed. B. T. Shaw, pp. 253—301, Academic Press, New York, 1952.
289. Rutherford B. E., Pretty K. M., *Agron. J.*, 52, 27—29, 1960.
290. Sass J. E., *Science*, 114, 466, 1951.
291. Sato I., Nishikawa M., *Crop. Sci. Soc. Japan Proc.*, 21, 269—270, 1953.
292. Sato I., Nishikawa M., *Trans. Tottori Soc. Agr. Sci.*, 10(4), 20—25, 1955.
293. Schneider K. C., Hoch G. E., Burris R. H., *Fed. Am. Soc. Exptl. Biol. Proc.*, 18, 318, 1959.

294. Scholfield C. R., Bull W. C., *Oil and Soap*, 21, 87—89, 1944.
295. Sholfield C. R., Hicks M. A., *J. Am. Oil Chemists Soc.*, 34, 77—80, 1957.
296. Schwab G. O., Shrader W. D., Nixon P. R., Shaw R. H., *Iowa Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 458, 245—259, 1958.
297. Scott F. M., *Am. J. Botany*, 42, 475—480, 1955.
298. Scully N. J., Parker M. W., Borthwick H. A., *Botan. Gaz.*, 107, 218—231, 1945.
299. Shaw R. H., *Corn and Corn Improvement*, ed. G. F. Sprague, pp. 315—341, Academic Press, New York, 1955.
300. Щербakov A. П., *Биохимия*, 14, 331—337, 1953.
301. Щербakov A. П., *Докл. АН СССР*, 93, 193—196, 1953.
302. Щербakov A. П., *Биохимия*, 18, 438—447, 1953.
303. Sheldon V. L., Blue W. G., Albrecht A., *Plant and Soil*, 3, 361—365, 1951.
304. Sherf A. R., *Proc. Assoc. Offic. Seed Analysts*, 43, 127—130, 1953.
305. Shive J. W., *Soil Sci.*, 51, 445—460, 1941.
306. Siegelman H. W., *Proc. Seed Protein Conf., New Orleans, Louisiana*, 1963.
307. Simmons R. O., M. S. Thesis, Purdue University, Lafayette, Indiana, 1950.
308. Simmons R. O., Quackenbush F. W., *J. Am. Oil Chemists Soc.*, 31, 441—443, 1954.
309. Simmons R. O., Quackenbush F. W., *J. Am. Oil Chemists Soc.*, 31, 601—603, 1954.
310. Sirohi G. S., Hamner K. C., *Plant Physiol.*, 37, 785—790, 1962.
311. Sironval C., *Nature*, 181, 1272—1273, 1958.
312. Sironval C., Bonnier C., Verlinden J. P., *Physiol. Plantarum*, 10, 697—707, 1957.
313. Sironval C., Verly W. G., Marcelle R., *Physiol. Plantarum*, 14, 303—309, 1961.
314. Skoog F., *Brookhaven Symposia in Biol.*, 6, 1—21, 1954.
315. Slife F. W., *Agron. Abstr.*, pp. 96, 97, 1954.
316. Smith A. K., Schubert E. N., Belter P. A., *J. Am. Oil Chemists Soc.*, 32, 274—278, 1955.
317. Staniforth D. W., *Agron. J.*, 50, 13—15, 1958.
318. Staniforth D. W., Weber C. R., *Agron. J.*, 48, 467—471, 1956.
319. Stumpf P. K., Bradbeer C., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 10, 197—222, 1959.
320. Su L. Y., Miller G. W., *Plant Physiol.*, 36, 415—420, 1961.
321. Sugawara T., *Japan J. Botany*, 14, 125—146, 1953 (*Chem. Abstr.*, 49, 4093, 1955).
322. Sugimoto K., *Bull. Osaka Med. School*, 1, 1—16, 1954. (*Chem. Abstr.*, 49, 4088, 1955).
323. Sun C. N., *Science*, 121, 641, 1955.
324. Sun C. N., *Bull. Torrey Botan. Club*, 82, 491—502, 1955.
325. Sun C. N., *Science*, 123, 1129—1130, 1956.
326. Sun C. N., *Bull. Torrey Botan. Club*, 84, 69—78, 1957.
327. Sun C. N., *Bull. Torrey Botan. Club*, 84, 163—174, 1957.
328. Swan J. B., M. S. Thesis, University of Illinois, Urbana, 1959.

329. Switzer C. M., *Plant Physiol.*, 32, 42—44, 1957.
330. Switzer C. M., Smith F. G., *Can. J. Botany*, 35, 515—525, 1957.
331. Takeshima H., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 21, 119—120, 1952.
332. Takijima Y., Hayashi T., *J. Sci. Soil Manure Japan*, 22, 319—322, 1952.
333. Tanner J. W., Andersen I. C., *Nature*, 1963.
334. Tanner J. W., Andersen I. C., *Can. J. Plant Sci.*, 1963.
335. Thorogood E., *Science*, 126, 1011—1012, 1957.
336. Togari Y., Kato Y., Ebata M., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 24, 103—107, 1955.
337. Toole E. H., Hendricks S. B., Borthwick H. A., Toole V. K., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 7, 299—324, 1956.
338. Ueda S., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 21, 125—126, 1952.
339. U. S. Department of Agriculture, Manual for Testing Agricultural and Vegetable Seeds, *Agr. Handbook*, 30, 1952.
340. U. S. Department of Agriculture, Annual Crop Summary, U. S. Gov't. Printing Office, Washington, D. C., 1962.
341. Vander Wal R. J., *J. Am. Oil. Chemists Soc.*, 35, 483, 1958.
342. Van Duyne F. O., Charles V. R., Batchner O. M., Hivon K. J., *Soybean Dig.*, 17(9), 18—20, 1957.
343. Van Schaik P. H., Probst A. H., *Agron. J.*, 50, 192—197, 1958.
344. Van Schaik P. H., Probst A. H., *Agron. J.*, 51, 510—511, 1959.
345. Varner J. E., *Proc. Seed Protein Conf., New Orleans, Louisiana*, 1963.
346. Vernon L. P., Aronoff S., *Arch. Biochem. Biophys.*, 29, 179—186, 1950.
347. Vernon L. P., Aronoff S., *Arch. Biochem.*, 36, 383—398, 1952.
348. Virtanen A. I., Erkama J., Linkola H., *Acta Chem. Scand.*, 1, 861—870, 1947.
349. Virtanen A. I., Kemppe A., Salmenoja E. I., *Acta Chem. Scand.*, 8, 1729—1730, 1954.
350. Vlitos A. J., Meudt W., *Contribs. Boyce Thompson. Inst.*, 17, 413—418, 1954.
351. Воскресенская Н. П., Гришина Г. С., *Физиология растений*, 5, 139—148, 1958.
352. Wallace A., *Soil Sci.*, 83, 407—411, 1957.
353. Wallace J., Clark H. E., *Plant Physiol.*, 31 (Suppl.), vi, 1956.
354. Wareing P. F., *Nature*, 171, 614, 1953.
355. Wargel C. J., Howell R. W., *Agron. Abstr.*, p. 58, 1958.
356. Webb K. L. *Diss. Abstr.*, 20, 1995—1996, 1959.
357. Weber C. R., *Agron. J.*, 47, 262—266, 1955.
358. Weber C. R., Staniforth D. W., *Agron. J.*, 49, 440—444, 1957.
359. Weiss M. G., *Genetics*, 28, 253—268, 1943.
360. Weiss M. G., *Advances in Agron. J.*, 1, 77—157, 1949.
361. Welton F. A., Morris V. H., *Plant Physiol.*, 5, 607—612, 1930.
362. Went F. W., *Plant Physiol.*, 13, 55—80, 1938.
363. White H. B., Quackenbush F. W., Probst A. H., *J. Am. Oil Chemists' Soc.*, 38, 113—117, 1961.

364. Whitt D. M., *Missouri Univ. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 616, 1—8, 1954.
365. Wickliff J. L., Aronoff S., *Plant Physiol.*, 37, 584—589, 1962.
366. Wickliff J. L., Aronoff S., *Plant Physiol.*, 37, 590—594, 1962.
367. Williams J. H., *Agron. J.*, 45, 293—297, 1953.
368. Williams L. F., *Soybeans and Soybean Products*, ed. K. S. Markley, pp. 111—134, 1950.
369. Williams L. F., Lynch D. L., *Agron. J.*, 46, 28—29, 1954.
370. Withrow A. P., Withrow R. B., *Botan. Gaz.*, 104, 409—416, 1943.
371. Withrow A. P., Withrow R. B., *Plant Physiol.*, 22, 494—513, 1947.
372. Wolf D. E., Vermillion G., Wallace A., Ahlgren G. H., *Botan. Gaz.*, 112, 188—197, 1950.
373. Wolf W. J., *Proc. Seed Protein Conf., New Orleans, Louisiana*, 1963.
374. Wolf W. J., Briggs D. R., *Arch. Biochem. Biophys.*, 63, 40—49, 1956.
375. Wolfe A. C., Park J. B., Burrell R. C., *Plant Physiol.*, 17, 289—295, 1942.
376. Yamada T., Horiuchi S. I., *Japan J. Breeding*, 3, 9—16, 1953.
377. Yamamoto M., *Japan. J. Ecol.*, 5, 74—77, 1955 (*Biol. Abstr.*, 31, 5834, 1957).
378. Yoshida S., *Crop. Sci. Soc. Japan Proc.*, 71, 127—128, 1952.
379. Zimmerman R. P., Kardos L. T., *Soil Sci*, 91, 280—288, 1961.

# МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ СОИ

А. ДЖ. ОЛРОГГЕ

*Агрономический факультет Университета Пардью, Лафайет, Индиана*

## ВВЕДЕНИЕ

Общеизвестно, что соя не всегда положительно реагирует на прямое внесение удобрений. В течение последних 25 лет средний урожай сои в США с единицы земельной площади мало изменился, в то время как средний урожай кукурузы, конкурентной по отношению к сое пропашной культуры, за это время резко вырос. Для выяснения этого обстоятельства Государственный совет по улучшению культуры сои обратился к автору данной и автору предыдущей главы (Хауэллу) с просьбой подготовить критический обзор новейшей литературы по минеральному питанию и физиологии сои.

Статья о минеральном питании ограничивается вопросами накопления и перераспределения минеральных веществ. Механизм поглощения ионов не обсуждается, поскольку у сои он не представляет каких-либо особенностей и, кроме того, в литературе по данному вопросу имеются прекрасные новейшие обзоры. Подобно этому, функции минерального питания и взаимосвязь минеральных питательных веществ подвергаются детальному обсуждению только в тех случаях, когда они были подробно изучены именно на сое. В литературе описаны сотни полевых опытов по внесению удобрений, однако здесь рассматривается только небольшая их часть, так как большинство из этих исследований мало что дают для разрешения проблемы сои.

Разрешение проблемы минерального питания сои значительно упростилось бы при наличии данных о тех главных концентрациях минеральных веществ в целом растении и отдельных его частях, которые определяют дефицитный, достаточный и избыточный уровни питания. Для выяснения проблем питания совершенно необходимы также сведения о скоростях поглощения и перемещения минеральных веществ внутри растения. Однако, несмотря на исследование этих вопросов агрономами и специалистами в области питания растений, в отношении

сои и ряда других культур они остаются наименее изученными. Вместе с тем существует мнение, что в научной литературе имеется достаточно данных для того, чтобы вывести приближенные величины. Это и пытался сделать автор статьи.

## РОСТОВОЙ АНАЛИЗ

Процесс накопления сухого вещества у выращенных в полевых условиях растений изучается с помощью ростового анализа. Исследования такого рода наиболее многочисленны в Соединенном Королевстве Великобритании и Северной Ирландии. Однако среди многих исследованных видов растений соя не была представлена, поскольку в этих странах она не имеет широкого распространения [8, 77].

Истинная интенсивность ассимиляции, основанная на измерении площади листовой поверхности, определении сухого веса, содержания белка и хлорофилла, была рассчитана для многих видов растений, но здесь опять очень мало данных по сое. Значение листовой поверхности для определения размера урожая уже достаточно широко обсуждалось. Однако в одной из последних работ [77] отмечаются известные ограничения для применения этого метода. В этой работе показано, что 30% сухого вещества ячменного зерна является продуктом фотосинтеза, протекающего в колосе, и еще 20% — в листе. Опыты по дефолиации, проведенные в Айове, позволяют предположить, что аналогичное соотношение имеет место и у сои. Пятидесятипроцентная дефолиация на той стадии, когда вторичный рост очень ограничен, как правило, уменьшала урожай зерна всего на 10—20% [14], а полная дефолиация — на 85% при урожае 19,4 ц/га. Позднее Уэбер [79] осуществил полную дефолиацию сои в фазе полного цветения, когда еще наблюдается вторичный рост, и получил урожай зерна, составивший 80% от урожая с необработанных растений (последний был равен 24,9 ц на гектар). Никаких данных о степени отрастания листьев в статье не приведено.

Реальное представление о накоплении сухого вещества станет возможным при таком же исследовании сои, которое непрерывно проводится на кукурузе в Корнеллском университете [55]. Здесь строго идентифицированы и охарактеризованы факторы, определяющие каждо-

дневный и почасовой рост. Полученные для кукурузы предварительные результаты, возможно, приведут к существенной переоценке уже имеющихся данных.

## **АЗОТ**

### **СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА В РАСТЕНИИ**

#### **Период перед цветением**

Содержание азота в проростках сои довольно велико: 6-дневные растения с семядолями содержат от 8,2 до 9,8% азота [54], семядоли — до 10,4%. У 20-дневных растений содержание азота снижается до 3% в стеблях и до 5% в листьях. Короткодневные растения отличаются значительно более высоким содержанием азота, чем растения длиннодневные. По данным Уэбстера [80], эта величина достигает почти 7,8%. С другой стороны, листья и стебли имеют одинаковое количество азота. С началом цветения его уровень снижается в листьях и стеблях соответственно до 2,7 и 1,1%.

Абсолютная минимальная концентрация азота может достигать 1,5%; такие низкие величины были получены Хэмптоном и Олбрехтом [24] у 35-дневных растений сои, выращенных в отсутствии азота на коллоидно-супесчаной почве Миссури и не образовавших клубеньков. Растения сои 25-дневного возраста, выращенные на открытом воздухе в питательном растворе с концентрацией азота 100 мг/л и 20 мг/л в опытах Латвелла и Эванса [36], содержали соответственно 4,7 и 2,6% азота. В течение периода цветения довольно устойчиво сохранялись указанные низкие величины содержания азота независимо от того, оставалась ли концентрация азота в питательном растворе на уровне 20 мг/л или увеличивалась до 100 мг/л. Наоборот, у растений с высоким содержанием азота (4,7%) его количество уменьшалось до 3% и ниже как при поддержании концентрации в питательном растворе на уровне 100 мг/л, так и при снижении ее до 20 мг/л.

#### **Цветение**

Марник [54] определил содержание азота у цветущей сои сорта Билокси. Он не смог установить значительного различия в содержании общего азота в междоузлиях, с

одной стороны, и узлах и верхушках — с другой. Листья цветущих растений содержали азота примерно на  $\frac{1}{3}$  больше, чем стебли. Однако от основания растения к верхушке, по его данным, возрастает содержание общего, белкового, протеозного, аммонийного и гуминового азота как у вегетирующих, так и у плодоносящих растений сои. В том же самом направлении (за исключением основания растений) он установил нисходящий градиент нитратной, аминной и амидной форм. Самые низкие величины общего азота в листьях и стеблях составляли соответственно 2,5 и 1,5%.

Целые растения сои, выращенные в вегетационном домике Уэбстером [80], содержали 5,2% N, что является довольно высокой величиной, а стебли — около 1% N. В опытах Латвелла и Эванса [36] в Огайо содержание общего азота у цветущих растений колебалось в пределах от 1,5 до 3,1%.

В других опытах по исследованию влияния инокуляции и удобрения [3], проведенных в вегетационном домике в Айове, предел колебаний этих величин составлял 1,2—3,5%. Выращивая в одинаковых условиях в вегетационном домике три сорта сои, Эрдман и Мианс [18] обнаружили корреляцию между общим выходом сухого вещества и количеством азота в растении; коэффициенты корреляции были близки к 1,0 и равнялись 0,98, 0,89 и 0,98. Такая линейная зависимость указывает на постоянное содержание азота в инокулированных растениях.

В полевых опытах Эрдмана [17] образцы сои значительно различались по общему азоту. Аналогично этому в опытах Хэммонда с сотр. [23] величины общего азота также колебались в весьма узких пределах — от 2,5 до 2,9%. Тогари с сотр. [70], разделившие надземную часть проростков на листья и стебли, нашли в листьях примерно в 4 раза больше азота, чем в стеблях: 4,0 и 1,0%.

### Налив боба

Различия в содержании азота между отдельными частями растения, проявляющиеся в фазе цветения, становятся более существенными во время налива бобов. Тогда как количество азота в семенах во время их развития удивительно постоянно и мало изменяется, его содержание в створках бобов, стеблях и листьях значи-

тельно снижается. Так, в опытах Хэммонда и др. [23], проведенных в Айове, семена содержали от 6,2 до 6,3% N; тогда как в бобах количество азота уменьшалось от 2,45 до 0,88% на почве Уэбстера и от 1,90 до 0,71% на почве Клариона. Содержание азота в сложных листьях и стеблях снижалось от 2,42 до 0,44% и от 2,16 до 0,45% соответственно на почвах Уэбстера и Клариона.

В опытах японских исследователей в бобах сои содержание азота падало с 4 до 1%. Такая высокая исходная величина, по-видимому, может являться результатом объединения створок боба с семенами в первых образцах. В окончательно сформировавшихся листьях и стебле содержание азота было равно соответственно 3,5 и 1,0% [70].

### СКОРОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ

При прорастании семян содержание белка в семядолях резко падает. По данным Мак-Алистера и Кробера [38], в момент появления всходов из семядолей исчезает около 30% белка, девять дней спустя эта величина достигает уже 75%, а конечное содержание азота в семядолях составляет 7% от исходного. По наблюдениям Йошира и Каванаши [83], большая часть азота перемещается в проростки в первые 3 недели после посева.

Сравнительная роль почвы и семядолей в азотном питании растений сои на ранних этапах не была установлена. Опыты Марника [54] по фотопериодизму показали, что поглощение азота из почвы может начаться очень рано. Так, в опытах Мак-Алистера и Кробера [38] удаление семядолей через 4 дня после появления всходов не оказывало влияния на развитие растений. Аналогичные результаты получил Такешима [69].

По наблюдениям Хэммонда и др. [23], суточное поглощение азота (почвенное плюс симбиотическое) происходило с постоянно возрастающей скоростью, достигающей максимума в 4,9 кг/га в день на 3-й месяц после посева на почве Уэбстера. Скорость изменения интенсивности поглощения азота со временем становилась почти постоянной; после достижения максимума поглощение быстро уменьшалось. Все другие исследования, выполненные как в полевых условиях, так и в вегетационном домике, показали большое значение азота для растений во время цветения и налива бобов [36, 70, 83].

В литературе нет никаких сообщений о проведении таких достаточно тонких исследований, которые помогли бы установить ежесуточные изменения скорости поглощения азота или изменения, связанные с развитием растений. Хотя максимальные скорости наблюдаются в фазе налива боба, продолжающийся вегетативный рост растений, о котором можно судить исходя из пиков на кривых скорости роста, сопровождается, по-видимому, столь же интенсивным поглощением азота. Эти пики на кривой скорости, безусловно, исключают начальный и конечный периоды роста.

### ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ АЗОТА В РАСТЕНИИ

В фазе всходов большая часть азота поступает в развивающееся растение из семян. Точно так же созревающее семя большую часть азота получает из вегетативных частей растения. Этот факт наглядно демонстрируют полевые опыты, проведенные в Айове Хэммондом с сотр. [23]. По их данным за период от 87-го дня после посева до созревания (на 136-й день) содержание общего азота в растениях увеличилось на 53,6 кг/га, причем содержание азота в семенах и створках возросло на 135,2 кг/га, а содержание азота в остальных частях растений уменьшилось на 82,78 кг/га. На перераспределение азота также указывает уменьшение его содержания после достижения растениями спелости. Используя этот критерий, Тогари с сотрудниками [70] сообщают данные о количестве (в процентах) различных минеральных веществ, перемещающихся из каждого органа растения.

Такое передвижение азота из почвы и клубеньков, по-видимому, не может полностью удовлетворить потребности в нем культуры сои, так как вегетативные части растения не могут накопить достаточного его количества. Лэтвелл и Эванс [36], выращивавшие инокулированные растения сои на открытом воздухе на питательной среде и вносящие в середине фазы цветения азот в количестве 120 мг/л, установили, что для получения максимального урожая зерна растения нуждались во внесении в оставшийся вегетационный период дополнительного азота в количестве 20 мг/л. Аналогичный вывод сделал Хокес [30], использовавший в своем предварительном опыте тот же самый метод. Позднее этот вывод был подтвержден мно-

гочисленными исследованиями относительно роли симбиотической азотфиксации в снабжении сои азотом, выполненными в Айове.

### УДОБРЕНИЕ (ПОДКОРМКА)

Потребность в азоте растения сои частично удовлетворяют в результате азотфиксации. Снабжение азотом проростка сои вначале зависит исключительно от почвы и семядольных листочков. Для того чтобы могла осуществляться симбиотическая фиксация азота, должно произойти заражение корней клубеньковыми бактериями и — как следствие этого — развиться клубеньки. На основании опытов с песчаной и почвенной культурами Йошихара и Каванаши [83] сделали вывод о том, что внешний источник связанного азота необходим только в течение первых пяти недель. Начиная с этого времени дополнительное внесение связанного азота не увеличивает общий урожай растительной массы. Однако эти результаты противоречат многочисленным опытам по азотному удобрению. В экспериментах с использованием  $N^{15}$ , проведенных недавно в Айове, было показано, что дополнительное введение связанного азота приводит к увеличению урожая. Аллос и Бартоломью [3] делают вывод о том, что многим исследованным сортам для получения максимального урожая за счет процесса азотфиксации удастся удовлетворить лишь от половины до  $\frac{3}{4}$  всей потребности в азоте.

На большое значение азота для получения максимального урожая сои указывают также Латвелл и Эванс [36]. В их опытах урожай сои теснейшим образом коррелировал с количеством азота, накопленным растениями в течение жизненного цикла. Урожай зерна зависел от количества бобиков, сохранившихся на растении, что в свою очередь предопределялось уровнем доступного азота в период цветения. О высоких коэффициентах корреляции между общим азотом и сухим весом сообщают также Эрдман и Минс [18].

Общеизвестно, что одного симбиотического азота недостаточно для получения максимального урожая. В связи с этим представляется возможность для плодотворного исследования в области использования азотных удобрений под сою. Во многих исследованиях в этой области совершенно ясно показано, что увеличение снаб-

жения растений минеральным азотом уменьшает долю участия в этом процессе симбиотических бактерий. Необыкновенно тесную линейную корреляцию между азотфиксацией, выраженной в процентах от общего количества поглощенного азота, и отношением азота внесенного к азоту поглощенному для многих сортов показали Аллос и Бартоломео [3]. Такое уменьшение эффективности бактерий по мере увеличения количества внесенного минерального азота позволяет предположить, что сравнительно немногие нормы азотных удобрений могут оказаться малоэффективными. В большинстве случаев это действительно так [37]. Было установлено, что очень небольшие нормы азотных удобрений достаточно высоки, чтобы возместить поглощение его корнями и компенсировать недостаточность симбиотической азотфиксации. В частности, те нормы, которые применялись в Индиане (Уилкинсон, неопубликованные данные), Огайо [44], Иллинойсе [37], не давали особого эффекта. В случае низких норм азотных удобрений отмечался прирост урожаев зерна, а при высоких нормах наблюдалось его уменьшение.

Эти данные с определенностью показывают, что в производстве сои азот не является главным лимитирующим фактором. Однако достаточно удовлетворительного объяснения этих результатов в научной литературе пока нет, и убедительный в этом отношении эксперимент ждет своего осуществления<sup>1</sup>.

## ФОСФОР

### СОДЕРЖАНИЕ В РАСТЕНИИ

#### Период перед цветением

За период от появления всходов до цветения в растении происходит ряд физиологических изменений. Поэтому средние цифры недостаточно отражают процессы, происходящие в растении.

Опыты в вегетационном домике с применением питательных растворов дали наилучшие сведения относительно предельных концентраций фосфора в тканях растения. В Огайо Медерский [46] провел обширные опыты на сое, выращенной на открытом воздухе в песчаной куль-

<sup>1</sup> К сожалению, автор не приводит данных, показывающих влияние степени влажности почвы на эффективность использования растениями азота. — *Прим. ред.*

туре с питательной смесью. Наивысшая концентрация фосфора в среде (135 мг на 1 кг песка) вызывала подавление роста растений. Через месяц после посева в листьях, стеблях и всей надземной массе было обнаружено соответственно 0,69, 0,58 и 0,65% фосфора. Спустя 10 дней после этого момента и за 6 дней до наступления фазы цветения верхние листья, нижние листья, стебли и вся надземная часть содержали соответственно 0,74, 1,06, 0,76 и 1,05% фосфора. Таким образом, разные части растения значительно различаются по содержанию фосфора, и, как указывает Медерский, в случае, когда корни поглощают избыточное количество фосфора, нижние листья ведут себя как запасающие органы. В этих условиях содержание фосфора в верхних листьях, равное 0,74%, должно представлять высший предел для нормального роста растений сои.

Наибольшие количества фосфора, найденные у растений в полевых опытах, составляют примерно половину того количества, которое находят в опытах на питательных растворах. Уилкинсон (неопубликованные данные, 1958) через 42 дня после посева нашел в надземной части растений 0,5% фосфора. В этих опытах соя выращивалась на почве со средним содержанием фосфора при ленточном внесении смешанных удобрений (NPK) из расчета 45,2—181,5—0 кг на 1 га. Средние концентрации фосфора в растениях сои для плодородных почв находятся в пределах от 0,25 до 0,30% [9, 13, 23, 70, 81].

Минимальное содержание фосфора у растений сои перед цветением при выращивании их на питательном растворе с концентрацией фосфора 5 мг/л в листьях, стеблях и целых надземных частях, по данным Медерского [44], равно соответственно 0,30, 0,15 и 0,25%. Эти величины превышают соответствующие цифры, найденные для растений, выращенных в полевых условиях при недостатке фосфора, где часто получают показатели ниже 0,20% [13].

Абсолютный минимум можно легко определить, анализируя растение, для которого единственным источником фосфора служат его семядоли. Однако таких данных пока еще нет. Примерно высчитано, что эта величина должна составлять 0,14—0,18% от веса всей надземной массы. Таким образом в фазе, предшествующей цветению, наблюдается 8-кратное колебание в содержании фосфора.

Анализ многочисленных факторов позволяет предположить наличие оптимального предела колебаний в содержании фосфора для надземной массы растений. Перед цветением этот предел лежит между 0,25 и 0,45%. Более высокие концентрации фосфора обычно являются результатом его накопления под влиянием других факторов, ограничивающих рост, а более низкие концентрации указывают на недостаточное снабжение фосфором или на задержку в его поглощении.

### Цветение

Максимальное содержание фосфора в период цветения было найдено у растений, выращенных на питательном растворе. И в этом случае между отдельными частями растений обнаружены широкие различия. Наибольшая величина (1,64%) установлена Медерским в нижних листьях растений сои, выращенных на растворах с концентрацией фосфора 125 мг/л [44]. В верхних листьях найдено 0,74, в стеблях 0,67, в надземной части растений 1,14% фосфора. Величины, установленные в Японии, 0,31, 0,09 и 0,24% для листьев, стеблей и цельных растений соответственно близки к цифрам, полученным в США на выращенной в полевых условиях сое [70]. Уже упоминавшиеся ранее дозы удобрений (NPK) 45,2—181,5 — 0 кг/га в Индиане давали растения с содержанием фосфора в надземной части, равным 0,33%. В полевых опытах Остина в штате Мичиган [4] 73-дневные растения содержали 0,43% фосфора.

Минимальные количества фосфора найдены у растений, выращенных на питательных растворах, из которых в разные периоды роста удалялись все источники фосфата. В опыте, проведенном в Огайо, у растений, получавших фосфор в концентрации 5 мг/л, его содержание через 17 дней после исключения фосфатов из раствора еще превосходило уровень, обычно наблюдаемый у выращенных в поле растений [44]. В этом отношении сено из сои, используемое в опытах по кормлению животных в Северной Каролине, приблизительно соответствует физиологическому минимуму. В период с 1946 по 1948 гг. растения с полевых участков, не удобрявшихся фосфором, содержали в стеблях от 0,06 до 0,08% фосфора, а в листьях — от 0,16 до 0,18% [43]. Бисон с сотр. [6], выращивавшие сою на открытом воздухе в 9-литровых сосудах, показа-

ли, что содержание фосфора в листочках цветущих растений колеблется в пределах от 1,0 до 0,3%. Надземные части проростков, по этим данным, содержат в среднем 0,14% фосфора. Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о наличии 7—9-кратного диапазона колебаний в содержании фосфора в фазах цветения и за-  
вязывания бобов.

Согласно большей части литературных данных, содержание фосфора у растений, выращенных на плодородной почве, на этой фазе роста составляет 0,25%. Обзор всех представленных в литературе данных показывает, что концентрации от 0,25 до 0,35% являются оптимальными, а более высокие и более низкие цифры указывают соответственно на избыточное и недостаточное поглощение фосфора.

### Налив боба

В опытах Медерского [44] растения, выращенные на высоком фоне фосфора, к концу августа содержали в нижних листьях, верхних листьях, в стеблях и створках бобов соответственно 0,9, 0,76, 0,53 и 0,34% фосфора. Рассчитанная общая концентрация фосфора в надземной части растений составляла 0,54%. В тех случаях, когда другие минеральные вещества ограничивают рост, получаются еще более высокие величины. Так, в опытах, поставленных Уэббом с сотр. [78], при резко ограниченном содержании магния в культуре отдельные части взрослого растения содержали следующие количества фосфора: листочки 1,03, черешки 0,75, стебли 0,96, корни 1,32, створки 1,00, семена 0,84 и цельные растения 0,98%.

При раннем внесении фосфора и последующем удалении его из культуры Медерский [44] отмечал уменьшение концентрации фосфора в верхних листьях до 0,07%, в нижних листьях до 0,06%, в стеблях до 0,03%, в створках бобов до 0,07% и в цельной надземной части растений до 0,05%. По-видимому, эти величины являются минимальными, поскольку образцы, собранные 10 дней спустя, существенно не изменяли своего состава. Содержание фосфора у выросших в полевых условиях растений (исключая семена) составляло всего 0,14% [23] или 0,11% [43].

В этих исследованиях обычно приводятся следующие критические величины содержания фосфора для надзем-

ной части растений (исключая семена): минимальная 0,05, оптимальная 0,25—0,35 и максимальная 0,60%.

### СКОРОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ

Для проростка первоначальным источником фосфора являются семядоли. К моменту появления всходов из семядолей в проростки, по данным Мак-Алистера и Кробера [38], перемещалось около 40% фосфора, а на 15-й и 38-й день после посева в растение переместилось соответственно 75 и 92%.

Спустя 3—5 дней после появления проростка растение в основном зависит уже от почвенного фосфора, на что указывают низкие скорости перемещения последнего из семядолей. Вместе с тем в опытах, проведенных автором в вегетационном домике, низкие уровни минерального питания коррелировали с ранним хлорозом, тогда как высокие уровни задерживали хлороз семядолей.

Изменения в скорости поглощения фосфора, по-видимому, совершенно различны для растений, выращенных в питательной культуре и в условиях поля. Данные Медерского [44] позволяют предположить, что скорость поглощения в течение первых 40—50 дней увеличивается, а затем становится довольно постоянной вплоть до момента пожелтения листьев. Такая картина наблюдалась как при выращивании растений на низком (5 мг/л), так и высоком уровне фосфора (45 мг/л). Данные, полученные в Айове [23], Огайо [13], Индиане (Уилкинсон, неопубликованные данные, 1958) и Северной Каролине [81], позволяют предположить, что после первоначальной лаг-фазы скорость поглощения фосфора проростками постоянно возрастает, достигая максимума в период налива боба, что при высоком уровне фосфата составляет 0,45 кг фосфора на 1 га в день. При низких дозах фосфата кривая изменения скорости поглощения гораздо менее определена, и ясной картины не удается наблюдать.

Данные полевых опытов, выполненных в Японии, приближаются к результатам, полученным в Огайо на питательной среде. От периода завязывания бобов до их созревания общее поглощение фосфата остается постоянным. Количество фосфора в растениях указывает на то, что они выращивались, по-видимому, в условиях средней доступности фосфора.

Хэммонд и др. [23] считают, что постоянно возра-

стающая скорость поглощения фосфора отражает непрерывно растущие потребности в нем семян. В состоянии полной зрелости от 82 до 85% фосфора в растении находится в семенах.

Все имеющиеся в литературе кривые скорости поглощения фосфора, как правило, отражают усредненные величины, так как обычно наименьший промежуток времени между определениями составлял 7 дней. Как и в случае прироста сухого вещества, должны наблюдаться, по-видимому, и значительные ежесуточные колебания в поглощении фосфора, зависящие от окружающих условий, состояния растения и уровня доступности фосфора.

### ПЕРЕМЕЩЕНИЕ ФОСФОРА

Об относительной подвижности фосфора в растении известно давно. Борст и Тэчер [9] показали, что содержание фосфора в листьях, стеблях и бобах уменьшается после того, как они достигают полного развития. Однако передвижение в семя было доказано только для фосфора, содержащегося в створках бобов. Можно было предположить наличие такого же передвижения фосфора из листа и стебля. Спустя 20 лет Медерский [44], Хэммонд с сотр. [23] и Тогари с сотр. [70] показали, что от 40 до 80% фосфора в семени можно отнести за счет его перемещения из створок бобов, листьев и стеблей, если допустить, что весь фосфор, исчезающий из этих органов, движется в направлении к семени. По данным Хэммонда с сотр. [23], сравнительно больший перенос фосфора имеет место при низких уровнях его в почве. Этот феномен лабильности фосфора был убедительно подтвержден изотопными методами [7].

Медерский [44] показал, что удаление фосфора из питательного раствора в период полного цветения не снижает урожая бобов. Избыточное поглощение фосфора в период перед цветением и перемещение накопленного фосфора оказывалось вполне достаточным для того, чтобы обеспечить оптимальный урожай. На основании опытов, проведенных в вегетационном домике, Уэбб с сотр. [78] связывают перенос фосфора к семенам с усвоением растением магния.

### УДОБРЕНИЕ (ПОДКОРМКА)

Применение  $P^{32}$  дало возможность точно определить ежедневную потребность растения в минеральных удоб-

рениях по мере его развития. Хотя с тех пор прошло уже более 10 лет, наши знания в этой области все еще очень ограничены. По-видимому, отсутствие постоянного положительного эффекта увеличения урожая семян при внесении фосфорных удобрений расхолаживало исследователей, не давало им возможности детально изучить это влияние.

Используя меченые соединения, Крантц с сотр. [35], а также Уэлш и др. [81] показали, что на ранних стадиях роста от 70 и почти до 100% фосфора в растении может иметь своим источником минеральные удобрения. При использовании соответствующих норм удобрения, учете уровня фосфора в почве и глубины его заделки эту потребность можно было обеспечить как при ленточном, так и разбросном внесении удобрений. Хотя минеральные удобрения и использовались растением, они снижали усвоение почвенного фосфора, в результате чего наблюдалось лишь незначительное общее увеличение поглощения фосфора и увеличение урожая. Данные Уэлша [81] и Крантца [35] ясно показывают, что фосфор, внесенный ленточным способом, усваивается растениями к концу вегетационного периода, хотя сами исследователи не подчеркивают этого факта. Основная масса фосфора, внесенного с минеральным удобрением, поглощалась спустя 2—3 месяца после внесения. Совершенно противоположная картина наблюдается у кукурузы, которая рано поглощает фосфор, внесенный с минеральными удобрениями.

Еще более поразительны данные, полученные в 1950 г. в Огайо [13]. Здесь скорость поглощения минерального удобрения достигала максимума 0,227 кг/га в день в период между 75 и 114-м днями после посева. При низком уровне почвенного фосфора ленточное внесение суперфосфата в пропорции 0—50—0 приводило к тому, что 75% всего фосфора, поглощенного в течение этого периода, имело своим источником минеральное удобрение. Поразительно, что при этом поглощалось 47% внесенного фосфора. Аналогичным образом 83% всего усвоенного растением фосфора было поглощено за 39 дней, в период между концом полного цветения и началом опадания листьев. Опыт проводился на пылеватом суглинке Вустера и был заложен на нескольких делянках, предназначенных для длительного эксперимента. В этом факториальном опыте характер поглощения был по существу оди-

наковым для всех четырех источников фосфора и на всех трех уровнях почвенного фосфора. В варианте с менее доступным для растений плавленым трикальцийфосфатом поглощение удобрения было еще весьма высоким. Минимальное поглощение в этом случае достигало 10%. Внесение легкодоступных удобрений в почвы с низким уровнем фосфатов приводило к очень значительному увеличению поглощения фосфатов растениями в фазы, предшествующие формированию семян. Однако при конечном взятии пробы, хотя эта тенденция и сохранялась, различия в поглощении минерального фосфора оказывались статистически мало достоверными. В условиях высокого поглощения фосфатов дополнительное внесение фосфора приводило к небольшому, но довольно постоянному уменьшению урожая семян при величине урожая около 2016 кг/га. Это поразительный пример парадокса, с которым приходится неожиданно сталкиваться при изучении минерального питания сои.

При попытке объяснить высокий коэффициент использования растением фосфора минеральных удобрений был рассмотрен ряд факторов, два из которых заслуживают особого внимания. Путем проведения загущенного посева и последующего его прореживания получали различные образцы растений и определяли величину поглощения фосфора с единицы площади. Эту величину получали, умножая содержание фосфора в растении на количество последних на единице площади. При расчетах использовали постоянную (среднюю) величину популяции, которая обычно превышает конечную величину в момент уборки урожая, но ниже первоначальной величины.

Более значительным фактором может явиться обогащение почвы в удобренных полосах остатками корней от ранее убранных растений. Дункан и Олрогге [15] и Олрогге [59] подчеркивают стимулирующее влияние на рост корней азота и фосфора в удобренных полосах. Разложившиеся остатки растений, обычно корни, не только поставляют некоторое небольшое количество освободившегося фосфора; помимо этого, азот и органические вещества могут вызвать ускоренный рост новых корней, что приводит к увеличению поглощающей поверхности. Результатом, как правило, является внезапное увеличение поглощения минерального фосфора в период максимальной потребности в нем.

Какие выводы можно сделать из этих данных? Несомненно, что значительная часть содержащегося в растении фосфора может иметь своим источником минеральное удобрение, причем может увеличиться общее поглощение фосфора. Тем не менее нет никакой уверенности в том, что это приведет к увеличению урожая. Таким образом, фосфор, по-видимому, не является тем единственным ключом, который сможет открыть тайну минерального питания сои.

## КАЛИЙ

### СОДЕРЖАНИЕ В РАСТЕНИИ

#### Период перед цветением

Известные из литературных источников крайние величины содержания калия лежат в пределах от 0,30 до 5,7%. Нижнюю величину получил Аллен [1] для растений, выращенных на питательном растворе при недостатке калия, а высшую установил Хатчингс [33] при исследовании влияния уровня фосфата на образование клубеньков и рост сои. Ростовкой средой служила отмытая смесь глины и песка. Все прочие величины лежат между этими крайними значениями.

Самая низкая величина содержания калия для выращенной в полевых условиях сои получена в штате Мичиган: для 32-дневных растений она оказалась равной 0,5% [4]. По данным японских исследований [70], содержание калия в стеблях сои составляет 4,2, а в листьях 2,6%. Борст и Тэчер [9] в стеблях сои сорта Манчу нашли 3,6% калия, а в листьях — 2,3%. Содержание калия в стеблях сои Пекин перед началом цветения было равно 1,5%, а в листьях — 1,4%. В опытах, выполненных в Айове, растения перед фазой цветения содержали в надземной части от 1,2 до 1,6% калия [23]. Борст и Тэчер утверждают, что никакого дефицита минеральных питательных веществ не существует, хотя трудно понять, на чем основано такое утверждение. В опытах Аллена [1] с растениями сортов Виргиния и Морзе, содержащих в надземной части 2,7 и 3,5% калия, выход сухого вещества выравнивался при выращивании на питательных растворах с концентрацией калия 78 и 312 мг/л. Данные для периода, предшествующего фазе цветения, позволяют считать минимальным содержание калия, равное 0,3%, оптимальным — от 1,0 до 4,0% и максимальным — 5,7%.

Вместе с тем каких-либо данных о концентрации калия, при которой появляются симптомы его недостаточности, в литературе нет.

### Цветение

Общее содержание калия для выращенной в поле сои имеет следующие пределы: в Айове [23]—0,8—1,0%, в Огайо [9] — 0,9—1,2, в Мичигане [4] — 0,5—0,8%, в Индиане (Уилкинсон, неопубликованные данные, 1959) — 1,2—4,5, в Японии (Тогари и др., персональное сообщение, 1955) — 2,2—3,6%.

Для отдельных частей растения установлены более широкие пределы колебаний в содержании калия. Так, Эванс с сотр. [19], используя спектрографический анализ, нашли, что минимальное содержание калия, равное 0,18%, характерно для нижних листьев растений, выращенных в питательных растворах с высокими дозами магния. Наивысшее содержание (1,75%) найдено у верхних листьев растений, выращенных на питательном растворе без марганца. Концентрации катионов в растворе в этих опытах были следующими: калия 90 мг/л, кальция 180 мг/л и магния 55 мг/л. Содержание калия в листьях растений, выращенных на полных питательных растворах, увеличивалось от 0,60 (нижние листья) до 0,84% (верхние). Эти величины оказались близкими средним данным за 6 лет, полученным Борстом и Тэчером [9] на растениях сои, выращенных в поле; содержание калия в корнях этих растений в конце периода цветения составляло 0,4%, бобах — 1,6% и в цельных надземных частях растений — 0,9%. Стебли этих растений содержали 1,5, а листья — 0,8% калия. Работы японских исследователей показали, что содержание калия за этот период уменьшается с 3,2 до 1,8%, тогда как в листьях оно остается близким к 2,2%. Исходя из определения сухого веса отдельных частей растения было рассчитано, что содержание калия в целом растении равно приблизительно 2%. Эти данные позволяют предположить, что при высоких дозах калия накопление его происходит в таком порядке: стебли > нижние листья > верхние листья. На основании этих данных можно считать, что минимальное и максимальное содержание и оптимальный уровень калия в надземной части растений составляют соответственно 0,3, 4,5 и 0,7—2,0%.

## Налив бобов

Имеющиеся в литературе сведения относительно содержания калия в период налива касаются только выращенных в полевых условиях образцов, собранных до опадания листьев. Средние (за 6 лет) данные из Вустера (Огайо) показали, что на этой стадии содержание калия в листьях убывает от 1,0 до 0,4%. Подобное уменьшение наблюдается в стеблях (от 0,8 до 0,3%) и бобах (от 1,6 до 0,9%), однако содержание калия в семенах остается близким к 1,6%. Результаты опытов в Колумбусе (штат Огайо) показывают ту же тенденцию [9].

Согласно данным, полученным в Айове [23], уменьшение содержания калия не было столь значительным. Уровень калия в образцах, содержащих вместе листья и стебли, на обеих почвах снижался с 0,7 до 0,5%. Наоборот, в стеблях и листьях японской сои он уменьшался соответственно от 2,3 до 0,6% и от 2,3 до 1,6% [70]. В семенах первоначально содержание калия было равно 2,9%, а к моменту созревания оно снижалось до 1,6%.

Обследование образцов листьев с третьего, четвертого и пятого апикальных узлов растений сои (с 67 полей в штате Индиана), широко различающихся по степени зрелости (от завязывающих бобы до почти спелых), показало, что содержание калия в них варьирует в пределах от 0,2 до 4%.

О связи между уровнем калия и появлением у листьев симптомов его недостаточности имеются данные только в работе Нельсона с сотр. [58]. В одном из опытов с калием и магнием эти исследователи использовали 5 уровней калия. Резкие симптомы недостаточности рано проявлялись у лишенных калия растений. При наивысших дозах калия никаких симптомов не отмечалось. В самом начале налива бобов с 3 и 4-го (апикальных) узлов растений были собраны листочки и черешки; у растений, не получавших калия, содержание его в указанных частях листа было равно соответственно 0,48 и 0,7%, а на делянках, получавших 136 кг  $K_2O$  на гектар, — 2,1 и 1,6%. К сожалению, во многих других опытах, описанных в литературе, подобный анализ не проводился.

Вследствие таких различий в содержании калия между отдельными частями растения средние величины, установленные для целого растения за 4—6-недельный период, как правило, почти не представляют никакой

ценности. Так, содержание калия в стеблях взрослых растений может колебаться от 0,3 до 3% и более, в листьях — от 0,4 до 3,0%, в бобах — от 0,8 до 3,0%.

### СКОРОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ

Максимальная скорость поглощения калия 1,93 кг/га наблюдается в интервале между 87 и 94-м днями и совпадает с аналогичным пиком для азота. Эти данные получены в Айове на почве Уэбстера [23]. Калий обнаруживает более значительные недельные колебания в скорости поглощения, чем кальций, магний, азот или фосфор. Данные Тогари и сотр. [70], пересчитанные на одно растение и выраженные кривыми накопления, обнаруживают большее постоянство. Так как растения из Айовы содержали значительно меньше калия, то большее колебание в недельном поглощении могло быть результатом более низкого уровня доступного калия в почве. Вместе с тем Хэммонд с сотр. [23] указывают, что калий не относится к числу факторов, лимитирующих рост.

Средние данные шестилетних исследований, представленные Борстом и Тэчером [9], показывают равномерное уменьшение скорости поглощения калия в течение периода налива бобов. Средний выход сухого вещества, равный 20,4 ц/га, характеризует лишь средний урожай растительной массы.

Какова же форма идеальной кривой поглощения калия? На основе имеющихся в настоящее время данных о поглощении калия определить ее не представляется возможным. Разноречивость данных, полученных в Айове, а также недостаточность проб в работе японских исследователей не позволяют сделать надежных выводов. Точную кривую потребности можно построить только путем определения критических периодов и уровней в опытах с исключением калия из питательной среды.

### ПЕРЕМЕЩЕНИЕ КАЛИЯ

Калий быстро перемещается в растении. Спустя 15 дней после посева у выращенных в полевых условиях растений сои 50% калия семядолей оказывалось использованным [38]. Через 38 дней после посева в семядолях оставалось всего 20% исходного количества калия. При выращивании растений в темноте и на среде, лишенной питательных элементов, весь калий оказывался переме-

щенным уже через 25 дней [74]. Скорость перемещения калия в растении зависит, по-видимому, от наличия в почве или питательной среде доступного для корней калия.

Появление на нижних листьях симптомов недостаточности калия указывает на его перераспределение в фазах цветения и образования боба. Вначале сообщалось, что листовые симптомы калийного голодания проявляются в первую очередь на более молодых листьях [58], что могло указывать на его незначительную подвижность; однако более вероятно, что скорость его перемещения во вновь образующиеся листья недостаточно высока, чтобы обеспечить потребности этих листьев. Обширные литературные данные по перемещению калия к семени указывают на его большую подвижность. Вопрос о возможности накопления калия на ранних фазах развития растений в количестве, достаточном для поддержания дальнейшего их роста при полном исключении калия из среды, все еще не исследован. Однако расчет количества способного к перемещению калия, основанный на 4—5%-ном содержании его в вегетативной части, показывает, что это количество является достаточным для удовлетворения всей потребности растений в калии и получения среднего урожая семян.

### УДОБРЕНИЕ (ПОДКОРМКА)

Наиболее поразительна реакция сои именно на внесение солей калия. Как правило, большой прирост урожая семян отмечали почти на всех бедных калием почвах Юго-Востока при использовании хороших методов выращивания [57]. На Среднем Западе реакция не была столь постоянной. Наибольшие приросты получали на песчаных почвах, а также на богатых органическим веществом почвах прерии. Растения сои, выращенные на плохо дренированных светлых пылеватых суглинках, отвечали на внесение калия неоднозначно даже в том случае, когда были явные симптомы калиевой недостаточности (Олрогге, неопубликованные данные). Несмотря на увеличение концентрации калия в растении в ответ на внесение его в почву как методом разбрасывания, так и ленточным способом, такая подкормка не всегда приводила к приросту урожая. Таким образом, эти и другие данные указывают на то, что проблему минерального питания нельзя решить исходя только из факта усвоения удобрения.

# КАЛЬЦИЙ

## СОДЕРЖАНИЕ КАЛЬЦИЯ В РАСТЕНИИ

### Период перед цветением

Содержание кальция в целом растении сои перед цветением варьирует в десятикратном диапазоне: от 0,26 до 2,8%, т. е. значительно сильнее, чем содержание фосфора и калия. Многочисленные данные относительно содержания кальция получены в Миссури, где для выращивания сои использовались глинисто-песчаные среды [1, 10, 21, 24, 25]. Эти почвы обычно были довольно бедны кальцием (содержание его колебалось от 0,26 до 0,76%). Мозер [52] в факториальном опыте на питательной среде с тремя уровнями значений рН и четырьмя уровнями кальция показал, что содержание его в 30-дневных растениях колеблется от 0,26 до 0,90%.

В результате многочисленных исследований, проведенных в штате Мичиган, получены следующие цифры: у 35-дневных растений сои, выращенных в поле и в вегетационном домике, содержание кальция колебалось в пределах от 2,1 до 2,8% [4]; у сои, выращенной в почве при добавлении бора, — от 0,85 до 1,93% [53], при выращивании на стерильной питательной среде — от 0,29 до 0,74% и для растений сои, выращенных на стерилизованной почве, — от 0,71 до 1,20% [64]. Относительно содержания кальция у растений сои, выращенных в поле, в фазе до цветения имеется мало данных. В литературе также мало сведений относительно симптомов недостаточности, проявляющихся на листьях, уровней питания и критических концентраций кальция.

Хашимото и Окамото [29] в опытах по изучению влияния магния провели фракционирование кальция в отдельных частях растения на водорастворимый, растворимый в уксусной кислоте, растворимый в соляной кислоте и нерастворимый кальций. Почва была очень кислой и лишь слегка известкованной, тем не менее было обнаружено высокое содержание кальция, которое в листьях колебалось от 2,3 до 2,6%, а в стеблях от 1,6 до 1,9%.

По данным Тогари (персональное сообщение, 1959), у растений, выращенных в полевых условиях, количество кальция достигает 1,6—2,1%. Периодический отбор проб в промежутке между 22 и 55-м днями после посева пока-

зал неуклонное уменьшение содержания кальция от 1,9 до 1,4% как на почве Клариона, так и на почве Уэбстера [23].

### Цветение

Спектрографический анализ показал, что содержание кальция в средних листьях сои, выращенной в водной культуре, колеблется от 0 до 6,5%. При этом низкие значения относятся к растениям, выращенным на среде без кальция, а более высокие — к растениям, выращенным без калия. Между верхними и нижними листьями растений сои, выращенных при недостатке марганца, существует значительный разрыв в содержании кальция: в нижних оно равно 5,1, а в верхних — 1,0% [19].

У растений сои, выращенных в водной культуре с широким диапазоном уровней кальция, калия и магния в растворе, наблюдаются значительно меньшие колебания в содержании кальция. Так, при изменении концентрации кальция в среде от 1 до 300 мг/кг содержание его в листьях варьировало от 0,5 до 1,5%, а в стеблях от 0,3 до 1,4% [28].

Общее количество кальция у выращенных в почве растений было значительно ниже, чем у растений в водной культуре. В результате трехлетних опытов по изучению питания животных, проведенных в Северной Каролине, установлено, что содержание кальция в сое колеблется в пределах от 0,69 до 0,88% [43], причем испытуемые растения находились в фазе позднего цветения или раннего налива боба. В многочисленных опытах по подкормке, проведенных в Индиане (Уилкинсон, неопубликованные данные, 1958), содержание кальция колебалось от 0,49 до 1,04%, а у 73-дневных растений в опыте Остина [4] — от 1,7 до 2,0%. Вандерфорд [71] приводит необычайно низкие величины содержания кальция (от 0,1 до 0,13%) для растений, выращенных в почве. В опытах Хашимото и Окамото [29] по изучению влияния магния листья содержали от 2,2 до 3,3, а стебли от 1,5 до 1,9% кальция.

Из приведенных выше данных видно, что содержание кальция может варьировать в 15-кратном диапазоне (от 0,4 до 6,5%). Предполагаемая оптимальная величина лежит в пределах 1,0—3,0%.

## Период налива бобов

В опытах по исследованию минерального питания сои содержание кальция в образцах растений, собранных Уилкинсоном с фермерских полей (данные относятся к 1958 г.), колебалось от 0,9 до 4,4%. Образцы в этих опытах, состоявшие из черешков и листочков с 3, 4 и 5-го узлов, были собраны за период, начиная с момента завязывания бобов до почти полной спелости. Листочки и черешки с 7 и 8-го узлов в опытах с внесением удобрения содержали от 0,7 до 1,4% кальция.

В образцах целых растений на 110-й день после посева содержание кальция колебалось от 1,2 до 2,1% [4], что приближается к величинам, установленным Моррисоном [51] для соевого сена разного качества (0,90—1,53%). Японские исследователи нашли следующие пределы колебаний содержания кальция: для листьев от 2,0 до 2,4%, для стеблей от 0,7 до 1,6% [26], для целого растения от 1,1 до 1,4% (Тогари, персональное сообщение, 1959).

Как и в случае многих других питательных элементов, наиболее широкий предел колебаний в содержании кальция установлен для более молодых растений. Вызывает удивление то обстоятельство, что критические значения для кальция не подвергались обсуждению в литературе. Имеющиеся данные позволяют получить сведения относительно максимального, минимального и оптимального пределов, однако надо с известной осторожностью пользоваться недостаточно проверенными чрезвычайно низкими или слишком высокими цифрами.

### СКОРОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ КАЛЬЦИЯ, ЕГО ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ И КАЛЬЦИЕВОЕ УДОБРЕНИЕ (ПОДКОРМКА)

На ранних фазах развития растений скорость перемещения кальция из семядолей невелика. Мак-Алистер и Кробер [38] не только не обнаружили никакого перемещения кальция из семядолей, но скорее склонялись в пользу его передвижения в направлении к семядолям сразу после появления всходов. Спустя 40 дней после появления всходов общее содержание кальция в семядолях достигало 300% (от исходного).

Единственный обзор данных, касающихся скорости поглощения кальция, сделан Хэммондом с сотр. [23].

Сравнение многочисленных данных показывает, что эта скорость постепенно увеличивается, достигая на почве Уэбстера максимума 3,06 кг/га в день в промежуток между 73 и 80-м днем. Приблизительные сроки поглощения можно рассчитать на основании результатов японских исследований или данных по накоплению сухого вещества и количественному составу. Однако такое определение, как правило, мало приближает к почиманию каждодневных потребностей растения сои в кальции.

Неподвижность кальция в растении хорошо известна. Именно вследствие этого особое внимание необходимо уделить выяснению ежесуточных потребностей растения сои в кальции. По-видимому, в связи с широкой распространенностью и сравнительно низкой стоимостью кальция вопросы его поглощения и усвоения мало исследовались. Однако указанные два обстоятельства не снижают возможной существенной роли кальция как фактора, лимитирующего урожай сои.

При низких урожаях соя необыкновенно устойчива к кислотности почвы, но заметно реагирует на внесение извести. Из-за неподвижности кальция внутри растения сои оно постоянно испытывает потребность в кальции. Помимо снабжения растения усвояемым кальцием, известкование почвы оказывает и другие положительные воздействия. Хотя известкование широко применяется для улучшения кислых почв в поясе возделывания сои, проведено еще сравнительно мало исследований с целью выяснения роли кальция как питательного элемента в полевых условиях.

## **МАГНИЙ**

### **СОДЕРЖАНИЕ МАГНИЯ В РАСТЕНИИ**

#### **Период перед цветением**

На этой фазе содержание магния в растении колеблется в 15-кратном размере: от 0,092 до 1,49%. Наиболее низкая величина найдена у 38-дневных растений, выращенных в водной культуре без магния [78], а наиболее высокие — при исследовании влияния содержания калия в водной культуре [1]. Другие величины, полученные из опытов на водной и почвенной культурах в вегетационном домике, довольно единообразно укладываются в эти пределы. В опытах Остина [4] содержание магния в над-

земной части проростков колебалось от 0,27 до 0,66%. В исследованиях, проведенных в Айове [23], образцы, собранные перед цветением, на разных почвах дали одну и ту же величину содержания магния — 0,8%.

На кислой, дефицитной по магнию японской почве внесение  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  в количестве 567 кг/га одинаково увеличивало общее содержание магния в листьях, стеблях и целом растении с 0,1 до 0,5% [26].

Уэбб с сотр. [78] показали, что разные части растения незначительно различаются по содержанию магния, независимо от того, испытывало оно недостаток в магнии или нет. Для нормального растения крайними значениями были величины, найденные для корней (0,89%) и для черешков (0,50%). В растениях, испытывавших недостаток магния, содержание его колебалось от 0,089% (надземная часть растений) до 0,12% (корни). Дефицитные по магнию растения начинали обнаруживать симптомы его недостаточности уже через 10 дней после появления всходов. Эти данные хорошо согласуются с данными Хашимото [26], который предполагает, что начало появления листовых симптомов голодания у выращенных в полевых условиях растений сои наблюдается при общем содержании магния, равном 0,1%.

### Период цветения

У 73-дневных растений Остин [4] нашел 1% магния. Для цельных надземных частей растений это наиболее высокая из упомянутых в литературе величин. Это вдвое больше количества, найденного для нижних листьев растений, выращенных на питательной среде с токсическими дозами магния [19]. По данным спектрографического анализа, у растений, выращенных в отсутствие магния, содержание его близко к нулю. Уэбб с сотр. [78], работая с нормальной и лишенной магния культурой, получали растения, содержавшие соответственно 0,50 и 0,85% магния. Между отдельными частями сильно голодавших растений наблюдались очень небольшие различия в содержании магния: в черешках оно было равно 0,060%, в стеблях 0,063% и в листочках 0,091%. У нормальных растений содержание магния колебалось от 0,46 до 0,63%. Более значительные различия можно было обнаружить при разделении листьев на верхние и нижние. В опытах, проведенных в Айове, количество магния в надземной

части растений без бобов составляло примерно 0,8%; бобы содержали 0,6% магния [23].

Уэбб с сотр. [78] предполагают, что появление симптомов магниевой недостаточности на листьях имеет место, когда содержание магния в смешанной пробе листьев становится равным 0,24%. В недостаточных по магнию листьях обычно эта величина немного ниже. Листья нормального растения содержали 0,367% магния.

В опытах, проведенных в вегетационном домике в Миссури, 11 из 15 изучаемых видов почв отзывались на внесение магния [22]. Содержание магния в целых надземных частях растений в этих опытах колебалось от 0,19 до 0,48%, причем больший прирост урожая получали при концентрации магния в среде ниже 0,25%. В опытах по внесению удобрений, проведенных в Индиане (Уилкинсон, неопубликованные данные, 1938), было исследовано свыше 40 образцов, состоящих из целых растений, содержание магния в которых колебалось в пределах от 0,36 до 0,74%.

### Налив бобов

В опытах Остина [4] содержание магния у выращенных в полевых условиях растений сои колебалось от 0,53 до 0,79%. У 67 образцов сои с фермерских полей в Индиане количество магния в черешках и листочках с 3, 4 и 5-го узлов изменялось в пределах от 0,21 до 1%. В опытах по применению удобрений, проведенных в Индиане, в образцах черешков и листочков с 7, 8 и 9-го узлов оно колебалось от 0,33 до 0,55%. Обе группы образцов анализировались спектрографически (Уилкинсон, неопубликованные данные, 1958). В период налива боба содержание магния в надземной части растений (без бобов) оставалось на уровне 0,8% вплоть до последнего 20-дневного периода, когда оно падало на почве Уэбстера до 0,4%, а на почве Клариона до 0,6%.

В тех опытах, когда внесение магния увеличивало урожай, Нельсон с сотр. [58] обнаруживали значительно меньшее содержание магния в листочках и черешках с третьего и четвертого апикального узлов. При отсутствии магния его количество в листочках и черешках было равно соответственно 0,13 и 0,18%. При внесении магния в виде сульфата в количестве 40,8 кг/га содержание магния в этих образцах увеличивалось до 0,18 и 0,24%. На

не обработанных магнием делянках растения обычно обнаруживали типичные симптомы его недостаточности. Указанные цифры хорошо согласуются с данными обширного исследования, проведенного в Японии [26]. В этой работе концентрация общего магния в стеблях и листьях была одинаковой, причем его минимальное количество составляло 0,05%, а максимальное 0,35%. Хотя смешанные образцы, включающие стебли и листья, имели одинаковое количество магния как на неудобренных, так и на удобренных делянках, между верхними и нижними листьями по содержанию магния наблюдались значительные различия. На 2-е июля содержание магния в нижних, средних и верхних листьях неудобренных растений составляло соответственно 0,05; 0,10 и 0,22%, причем на нижних листьях был зарегистрирован хлороз. Там же, где магний был внесен, его содержание в нижних, средних и верхних листьях было равно 0,25; 0,32 и 0,36%. Ко 2-му августа различие между нижними и верхними листьями почти полностью исчезло на всех уровнях магния.

В опытах по изучению влияния уровня катионов в питательном растворе Хашимото [27] также установил одинаковое содержание и одинаковые пределы колебаний магния — от 0,2 до 0,6% — в стеблях и листьях.

Распределение и различия в содержании магния, которые можно обнаружить у почти взрослых растений, наиболее полно изучены в опытах с водной культурой Уэббом с сотр. [78]. В разные периоды времени магний исключали из питательного раствора и отдельные части растений подвергали анализу. Содержание магния в них оказалось следующим: в листочках 0,05—0,68%, в черешках 0,03—0,56%, в стеблях 0,20—0,45%, в корнях 0,06—0,53%, в стручках 0,05—0,88%, в семенах 0,14—0,36%, в целом растении 0,06—0,53%. Наибольшие пределы колебаний в содержании магния обнаружены в стручках, корнях, листочках и черешках. Таким образом, эти различия аналогичны наблюдавшимся в период до цветения.

#### **СКОРОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ МАГНИЯ, ЕГО ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МАГНИЕВОЕ УДОБРЕНИЕ**

Первоначальная потребность в магнии у проростков удовлетворяется за счет семядолей. За период от прорастания до появления всходов из семядолей удаляется

только  $\frac{1}{4}$  часть магния, а начиная с 28 по 37 день после появления всходов содержание магния в семядолях увеличивается [38].

Соя, выращенная Уэббом и сотр. [78] на питательной среде, достигала максимальной скорости поглощения магния, равной почти 5 мг на каждое растение в день, в пятидневный период полного цветения, когда уже появились нижние бобы. Кривая скорости поглощения приближалась к кривой накопления сухого вещества, почти не обнаруживая заметного пика. Данные определений, проведенных в полевых условиях в Айове Хэммондом с сотр. [23], показывают постепенное увеличение скорости поглощения, которая достигала максимума в период между 73 и 80-м днями; эта величина составляла 1,52 кг магния на гектар в день, что весьма тесно коррелировало с кривой для кальция. Более низкое содержание магния в семенах в сравнении с вегетативными частями растения объясняется быстрым снижением скорости его поглощения в период налива боба. Это явление не наблюдается в случае фосфора и калия, концентрация которых в семенах выше, чем в остальных частях растения.

Данные по расходованию магния в семядолях указывают на сравнительно низкий уровень его подвижности в проростках растения. В опытах Мак-Алистера и Кробера [38] только четвертая часть всего магния перемещалась из развивающихся семядолей, тогда как калий и фосфор удалялись почти полностью, а кальций вообще не перемещался. Эти данные противоречат результатам опытов Уэбба с сотр. [78], которые выращивали растения на питательной среде с исключением магния. В возрасте 21 дня растения весили 1 г и содержали 0,69% магния. В это время весь магний был извлечен из питательного раствора. Ко времени созревания растения весили 18,4 г, а содержание магния в них составляло 0,062%. Во взрослом растении почти половина всего магния находилась в семенах и створках, представляя собой перемещенный магний. При этом количество магния в вегетативных частях составляло всего от 5 до 10%, от его количества в растениях, которые в течение всего вегетационного периода выращивались на растворе с концентрацией магния 50 мг/л. Появление симптомов недостаточности на нижних листьях и различие в содержании между верхними и нижними листьями указывают на высокую подвижность магния. Аналогично этому

уменьшение содержания магния с возрастом почти на всех уровнях магния, отмеченное японским исследователем Хашимото [26], является дополнительным аргументом в пользу подвижности магния. В опытах Нельсона с соей [58], выращенной на дефицитном по магнию и калию участке тонкой супеси в Коксвилле (Северная Каролина), заметно реагировала на внесение растворимого магния. Обменный комплекс почвы на этом участке был равен 4,5% насыщения Mg (0,15 мэкв/100 г), а доза внесения составляла 40,8 кг/га, что приводило к весьма значительному увеличению урожая семян — на 4,6 ц/га. Влияние магния на количество завязавшихся и сохранившихся на растении бобов было довольно непостоянным. Данные по влиянию магния на размер или распределение бобов, а также на степень их выполненности оказались статистически недостоверными. В опытах Хашимото [26] внесение магния приводило к удвоению сухого веса растения.

При интенсивном выращивании в вегетационном домике в Миссури соя с 11 из 15 почв реагировала на внесение магния. Как сообщают Грэхем с сотр. [22], на семи килограммах почвы было выращено до фазы полного цветения 40 растений сои. Указанная положительная реакция лучше всего коррелировала с внесением магния, экстрагируемого из почвы 0,05 н. HCl. Далее авторы делают следующий вывод: «В общем почвы с содержанием магния, равным менее 10% насыщения от общей емкости обменного поглощения, дают прибавку урожая при внесении магния». Эти результаты показывают, что получить положительное влияние на урожай при внесении магния на дефицитных по магнию почвах не представляет никаких трудностей. Наиболее продуктивные и эффективные методы внесения и применения магния обычно несколько видоизменяются в зависимости от географического положения района.

## СЕРА

Растение сои весьма своеобразно в отношении содержания серы, которое колеблется лишь в незначительных пределах. В опытах Итона [16] у двухмесячных растений сои, выращенных на питательной среде с серой и без нее, содержание последней колебалось в листьях от 0,34 до 0,40%, а в стеблях от 0,12 до 0,27%. Описание симптомов недостаточности для растений, испытывавших

недостаток в этом элементе, читатель найдет в литературе. В образцах сои, выращенных в поле и в вегетационном домике в опытах Остина [4], содержание серы на различных фазах роста варьировало от 0,22 до 0,32%. В обзорах Бисона [5] и Спектора [67] приводится несколько больший предел колебаний — от 0,12 до 0,52%.

Кривая скорости поглощения серы обычно коррелирует с кривой скорости накопления сухого вещества, по-видимому, вследствие того, что химический состав растений довольно постоянен. Можно предсказать, что во время ранней и поздней фазы образования бобов максимальная скорость поглощения серы составит 1,7 кг/га в день.

По мнению Итона, появление симптомов недостаточности на молодых листьях указывает, по-видимому, на малую подвижность серы. Доказательством незначительного перемещения серы могут служить также низкие пределы колебаний в ее содержании. Однако непосредственных опытов по изучению перемещения серы пока не проводилось, хотя подкормка серой практикуется в США уже в течение более 50 лет. Первыми такой обработке подверглись базальтовые почвы Северо-Запада. Небольшие площади, бедные серой, обнаружены также на севере центральных штатов. Сравнительно низкая потребность в сере сельскохозяйственных культур в сравнении с тем ее количеством, которое вымывается осадками и содержится в удобрениях, объясняет, почему сравнительно мало работ по исследованию этого элемента питания. Поскольку содержание серы в удобрениях быстро падает, а потребности растения в связи с непрерывным повышением урожайности возрастают и все более расширяется применение сои, то можно ожидать, что внимание и интерес к сере со стороны исследователей вновь пробудятся. А в настоящее время недостаток данных относительно питания сои серой является вполне закономерным.

## ЖЕЛЕЗО

Известно лишь небольшое число видов растений, у которых поглощение и использование питательных веществ изучено для отдельных разновидностей. Поглощение и перемещение железа в растении сои исследовано довольно детально. Вайс [82] впервые в 1938 году наблюдал различную отзывчивость к железу разных сортов

сои, выращенных на известковой почве. Их исследования показали, что эффективность использования железа определяется единственным рецессивным геном. Выжатый из листьев и стеблей сок растений имеет сравнительно более высокую величину рН и обнаруживает более низкое содержание растворимого железа. Общее содержание железа (в пересчете на сухое вещество) у таких растений при выращивании на питательной культуре также оказывалось выше, а содержание калия — ниже.

Как указывают Браун и др. [11], регулирующий фактор использования железа локализован в главном корне. В их опытах прививка надземной части неэффективного в отношении усвоения железа сорта сои Р. 1. 54619 — 5—1 к главному корню эффективного сорта Хокай показала ведущее значение главного корня в регуляции поглощения и подвижности железа в растении. В дальнейших исследованиях при использовании методики расщепления корня, когда одна его часть находилась на известковой почве, а другая на питательной среде известного состава, Браун с сотр. [12] показали, что инактивация железа в корнях сорта Р. 1. 54619—5—1 в основном объясняется комбинированным действием кальция и фосфора. Коагуляция железа фосфором в растении уже давно известна как механизм, инактивирующий железо [7, 60]. Значение кислотности для удержания железа в активном состоянии подчеркивается тесной корреляцией хлороза с величиной рН отжатого клеточного сока и количеством органических кислот в растении [39, 82].

В последнее время особенно подчеркивается роль органических кислот и других природных растительных хелатов в перемещении металлов [12, 84].

В исследованиях по выяснению роли соотношения между железом и марганцем в питании растений был продемонстрирован факт взаимодействия металлов. Так, по мнению Сомерса и Шива, токсичность марганца и недостаток железа представляют собой две стороны одного и того же явления. Нормальные растения эти исследователи получали лишь в том случае, когда отношение железо : марганец в питательном растворе находилось в пределах от 1,5 до 2,5. Характерно, что соотношение растворимых форм железа и марганца в растении было близким к соотношению их в растворе. Как показал Уэл-

лет [62], у нормальных растений могут встречаться значительно большие отношения этих элементов, если концентрацию марганца в среде поддерживать в пределах от 0,1 до 2,5 мг/л. В этой работе показано также, что симптомы токсичности марганца и недостаточности железа неодинаковы. На сложную взаимосвязь элементов питания указывают также работы Уорингтона [76], который установил, что симптомы токсичности марганца, ванадия и молибдена удаётся в значительной степени смягчить путем увеличения содержания в питательной среде железа. В связи с этим в литературе высказывается предположение о том, что отношение железо:марганец контролирует окислительно-восстановительный потенциал растения [32].

Функции этих металлов в обмене веществ растений становятся все более сложными для понимания. Это дает нам право разделить проблему питания металлическими элементами и отдельно исследовать фазы поглощения, перемещения и усвоения, что поможет лучше понять те сложные взаимоотношения между элементами минерального питания, о которых упоминается в литературе.

### СОДЕРЖАНИЕ ЖЕЛЕЗА В РАСТЕНИИ

Листья с симптомами недостаточности железа могут содержать даже больше суммарного железа, чем зеленые листья. В связи с этим некоторые исследователи подвергали фракционированию соединения железа в поисках фракции, отсутствие которой хорошо коррелировало бы с развитием хлороза. Тесную связь интенсивности хлороза с содержанием железа в листьях некоторых плодовых деревьев установил Озерковский [61], экстрагируя железо из высушенных листьев 1 н. HCl. Мак-Джордж [39] использовал этот метод при обследовании полевых сельскохозяйственных культур, в том числе сои, и также нашел определенную взаимосвязь, выражая содержание так называемого активного железа в процентах от общего железа. Содержание железа в соке, отжатом из тканей растения, хорошо коррелировало с недостаточностью железа и в опытах Вайса [82]. Сомерс и Шив [66] использовали в своих исследованиях тот же метод отжима сока, однако наилучшим показателем уровня усвояемого железа они считали соотношение между марганцем и железом.

Несмотря на известные уже недостатки определения общего количества железа в растениях, эти данные все же представляют некоторый интерес. Инактивация железа в корнях отражается на изменении его содержания в надземной части растения. Так, по данным разных исследователей, у растений, выращенных на питательной среде, количество железа варьировало от 0,05 [12] до 36,25 г/кг<sup>1</sup> [66], тогда как у растений, выращенных в вегетационном домике и в полевых условиях, оно колебалось от 0,032 [12] до 1,10 г/кг<sup>1</sup> [82]. Есть данные о том, что некоторые образцы сена из сои, выращенной в поле, содержат избыточное количество железа, равное 20 г на 1 кг сена. Этот необыкновенно высокий уровень объясняется, по-видимому, загрязнением образцов частицами почвы. В работе Уоллеса и Ашкрофта [75] упоминается ряд необычно низких величин содержания железа в хлоротичных листьях (примерно 3 мкг/г). В анализированных этими авторами стеблях концентрация железа составила 40% от количества, найденного в листьях, тогда как по данным Вайса [82], содержание его в стеблях составляло 20% от содержания, обнаруженного в листьях. Большая часть приведенных данных получена на растениях перед фазой цветения и лишь небольшая — на растениях, находившихся в фазе завязывания и налива боба.

#### СКОРОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ ЖЕЛЕЗА, ЕГО ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЖЕЛЕЗИСТОЕ УДОБРЕНИЕ

Недостаток данных не позволяет сделать определенного заключения относительно скорости поглощения железа. Однако поглощение железа имеет место, по-видимому, в течение всего жизненного цикла растения. Эта постоянная потребность сои в доступном железе объясняется, вероятно, отсутствием перемещения его в растении [12].

Сущность железистого хлороза установлена еще 100 лет назад [41], и правильность понимания ее была подтверждена путем снятия хлороза железистыми удобрениями. В настоящее время внесение железа через листья представляет наиболее распространенный способ устранения его недостаточности и является значительно более эффективным, чем внесение в почву. Менее раст-

---

<sup>1</sup> Приведенные автором цифры вызывают сомнение. — *Прим. ред.*

воримые источники железа, стекло и хелаты, при внесении их в почву оказались также эффективными, однако их подвижность варьирует на почвах разного типа. Тем не менее недостаточность железа довольно легко устранить, и сомнительно, чтобы железо было лимитирующим фактором на Среднем Западе, где его недостаток в почве надо считать редкостью. Вполне возможен другой случай так называемой недостаточности железа, когда в растении происходит его инактивация кальцием и фосфором.

## МАРГАНЕЦ

### СОДЕРЖАНИЕ В РАСТЕНИИ

Согласно данным Морриса и Пьера [50], при 100-кратном колебании концентрации марганца (от 0,1 до 10 мг/л) в водной среде содержание его в растении варьирует в 50-кратном размере (от 40 до 2200 мг на 1 кг зеленой массы). Другие бобовые в этом опыте обнаруживали аналогичные соотношения между содержанием марганца в водном растворе и в растении. У 33-дневных растений сои это соотношение сохранялось на всех уровнях марганца в растворе, начиная от дефицитного и кончая токсическим. Уэллетт [62] также показал, что скорость поглощения марганца пропорциональна его концентрации в питательном растворе. Эта зависимость, по-видимому, сохраняется у растений сои, выращенных в почве. Данные для различных частей растения на различных фазах развития весьма ограничены.

Снайдер [65] произвел анализ взрослых растений сои с двух делянок на каждом из 4 экспериментальных полей в Иллинойсе и установил следующие пределы колебаний в содержании марганца: для корней от 12 до 220, для стеблей от 7 до 69, для листьев от 98 до 825, для зеленых бобов от 13 до 161 и для семян сои от 14 до 85 мкг/г. Марганец ( $Mn^{54}$ ), использованный в опыте по выращиванию сои на питательной среде, спустя три недели после этого накапливался во взрослых листьях. Верхняя часть стебля в отношении накопления марганца оказывалась вдвое более активной, чем нижняя, но та и другая были по активности вдвое слабее взрослых листьев. Хотя уровень марганца в растворе авторами этой работы [63] не указан, распределение его в растении свидетельствует о достаточном снабжении этим веществом.

В опыте Майера [47] производился еженедельный анализ содержания марганца в образцах из листьев хлорозных и нормальных растений, выращенных в Индиане в полевых условиях. В обеих группах образцов наблюдалось постепенное увеличение содержания марганца. По-видимому, это было вызвано скорее увеличением снабжения марганцем, а не увеличением потребности в нем. Содержание марганца у хлорозных растений колеблется в пределах между 14 и 27, а у нормальных — между 24 и 49 мкг/г. В опытах Штеккеля [68], также выполненных в Индиане, при внесении марганцевого удобрения содержание марганца в надземной части на стадии налива боба колебалось от 12 до 219 мкг/г. Симптомы недостаточности марганца на листьях и учет урожая позволили определить пороговую величину содержания марганца, которая оказалась равной 15 мкг/г. Близкую величину нашли Медерский и Уилсон [45] при анализе хлорозных и нормальных листьев 83-дневных растений сои, выращенной в поле. В надземной части молодых растений содержание марганца в их опытах колебалось от 9,0 до 22 мкг/г. В более позднем исследовании на ранней фазе цветения 25 образцов листьев на основании концентрации марганца и степени выраженности хлороза были разделены на сильно хлорозные с содержанием марганца ниже 20 мкг/г, умеренно хлорозные, содержащие от 20 до 40 мкг/г, и нормальные — свыше 40 мкг/г.

Содержание марганца в 67 опытных образцах, собранных в 1958 г. в Индиане, колебалось от 4 до 256 мкг/г (Уилкинсон, неопубликованные данные, 1958). В эти образцы входили листочки и черешки с 3, 4 и 5-го узлов, собиравшиеся начиная с момента завязывания боба до момента полной спелости растений. Эти пределы колебаний близки к величинам, установленным для надземной массы растений (стадия цветения), выращенных на открытом воздухе в вегетационных сосудах на 20 различных почвах Нью-Джерси [63]. В факториальном опыте на четырех различных уровнях почвенного рН при добавлении марганца на фоне других микроэлементов и без них его концентрация в растении колебалась в пределах 90—2050 мкг/г. Самое высокое содержание марганца в растении получали на почвах с величиной рН, равной 4,6, при добавлении меди.

Эти многочисленные анализы указывают, что концентрацию 20 мкг/г и ниже в листьях или целых растении-

ях можно, по-видимому, считать пороговой величиной недостаточности марганца. Минимальная величина, вероятно, лежит ниже 5 мкг/г, а максимальная (в условиях токсичности) — выше 1000 мкг/г.

### СКОРОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ МАРГАНЦА, ЕГО ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МАРГАНЦЕВОЕ УДОБРЕНИЕ

Недельный анализ листьев, осуществленный Майером [47], показал, что как у нормальных, так и у голодающих растений происходит быстрое изменение в накоплении марганца. Несомненно, что это является следствием сложности факторов, влияющих на усвояемость марганца и его поглощение из почвы.

Появление симптомов марганцевой недостаточности у наиболее молодых тканей свидетельствует, по-видимому, о незначительном передвижении его из более старых тканей. Преимущество молодых тканей перед более старыми наглядно показывает следующий опыт. При внесении усвояемого марганца старые листья хлорозных растений продолжали оставаться хлорозными, в то время как вновь появляющиеся листья были совершенно здоровыми. Перемещение неорганического марганца к новым тканям убедительно доказано в опытах Ромни и Тота [63], которые, обработав лист меченым  $MnO_4$ , прослеживали направленное передвижение метки от места нанесения к области активного роста.

Удобрение растений сои, выращиваемых на дефицитных по марганцу почвах, практикуется уже свыше 50 лет. Эффективными являются как внекорневая подкормка марганцем, так и внесение его в рядки при подмешивании к удобрениям; разбросное же внесение, по-видимому, не имеет практического значения.

### БОР

Молодые растения сои, выращенные на питательной среде с содержанием бора 20 мкг/г, могут накапливать огромные количества бора (2669 мкг/г). При концентрации бора в среде 5 мкг/г содержание его в растении было равно 627 мкг/г, хотя наибольший вес растительной массы был получен при концентрации бора в среде, равной 0,25 мкг/г, а в растении 41 мкг/г. Обычные концентрации бора ниже 100 мкг/г, причем на различных

фазах роста растения отдельные его части мало различаются по содержанию бора [31].

Листья с содержанием бора 14 мкг/г обнаруживают острые симптомы его недостаточности при выращивании растений на длинном дне. Вместе с тем менее высокие растения короткого дня при том же содержании бора не обнаруживали признаков голодания, что указывает на более низкую потребность в этом элементе при меньшей длине дня [42]. Растения, выращенные на среде с высокой концентрацией бора в 34, 48 и 68-дневном возрасте содержали его в количестве от 59 до 64 мкг/г. При выращивании растений сои на водных растворах с токсическими уровнями бора Эванс с сотр. [19] нашли, что в средних листочках содержание бора составляет более 150 мкг/г.

Сбор материала проводился в фазе полного цветения. Нормальной для нижних листьев нужно считать концентрацию 20 мкг/г, а для верхних 24 мкг/г.

У образцов сои, выращенных в Кентукки [31] и собранных 5 июля, 19 июля, и 4 августа с делянок, на которых бор вносили в рядки в количествах 0,5, 7, 11,8 и 17 кг/га, его содержание в стеблях варьировало от 14 до 31, в листьях — от 52 до 100 и в растущих верхушках — от 28 до 59 мкг/г. Симптомов недостаточности и прироста урожая при этом не отмечали.

В исследованных Фолком [73] 17 образцах, составленных из надземной части растений, которые были выращены в Индиане и собраны в основном в фазе полного цветения, содержание бора колебалось от 24 до 51 мкг/г, а в собранных позднее 68 образцах 3, 4 и 5-го листьев и черешков — от 25 до 118 мкг/г. В опыте с применением микроэлементов на почве Плейнфила (в Индиане) содержание бора в целом растении колебалось от 14 до 92 мкг/г.

В том же опыте образцы листьев и черешков, собранные несколько позднее с 7-го и 8-го узлов, содержали бор в количестве от 16 до 37 мкг/г. При внесении бора в рядки на этой почве наблюдалось заметное увеличение роста растений и урожая (Уилкинсон, неопубликованные данные, 1958).

В небольшом количестве работ показано наличие тесной связи между содержанием бора в субстрате и в растении. Большие отклонения в содержании бора у растений (от 10 и ниже до 2000 мкг/г и более) представля-

ют, по-видимому, обычное явление. Хотя и не существует резкой границы между недостаточными и нормальными уровнями бора в субстрате, таким переходным моментом является, по-видимому, концентрация от 16 мкг/г до 20 мкг/г. Недостаточность бора у сои встречается редко, и она легко устраняется при внесении его в рядки.

## ЦИНК

Если пренебречь возрастом растений и различием их частей, можно сказать, что у сои содержание цинка варьирует в 10-кратном диапазоне. Так, в образцах сои из Индианы оно колебалось от 10 до 90 мкг/г; в образцах целых растений, выращенных в 1958 г., — от 11 до 25 мкг/г, а в образцах, составленных из листочков и черешков верхних листьев — от 11 до 24 мкг/г (Уилкинсон, неопубликованные данные, 1958): Фитс с сотр. [72] провели анализ двух образцов молодых взрослых листочков и черешков с растений сои на недостаточных и удовлетворительных по цинку почвах и нашли, что его содержание составляло соответственно 16,3, 16,4 и 19,1, 24,3 мкг/г. Пороговая величина лежит, по-видимому, между этими пределами. Выращенные в вегетационном домике на дефицитной по цинку почве 34-дневные растения содержали цинк в количестве 27,2 мкг/г. Добавка цинка увеличивала его концентрацию в растении до 45 мкг/г. На бедной цинком почве Блэкбелта надземная часть растений содержала 15 мкг/г, а на нормальной почве — 30 мкг/г [56].

В опытах Бисона [5] содержание цинка в 32 образцах соевого сена из Кентукки варьировало от 27 до 80 мкг/г.

При изучении в вегетационном домике образования в почве внутрикомплексных соединений цинка (хелатов) было показано, что в растениях сои, собранных на 2, 3, 4, 6 и 7-й неделе, максимальное содержание цинка равно 250 мкг/г, а минимальное — 50 мкг/г. Все почвы были богаты цинком [48]. Появление острых симптомов цинковой недостаточности на самых старых листьях [72] позволяет предположить наличие перераспределения цинка в растении. Показано, что внекорневое и ленточное внесение в почву цинка эффективно устраняет эту недостаточность.

## МЕДЬ И ДРУГИЕ ЭЛЕМЕНТЫ

Отзывчивость сельскохозяйственных культур на торфянистых и перегнойных почвах Эвергледса и других районов на внесение меди установлена уже более 30 лет назад. В практике давно используют медь также для устранения экзантемы цитрусовых. Еще в 1925 г. в опыте, осуществленном во Флориде [2] с использованием 5 сортов сои, была показана необыкновенная отзывчивость растений на внесение меди, причем между отдельными сортами обнаруживались определенные различия. Однако данные по содержанию меди в растительном материале в этой работе не приводятся. Впоследствии появилось всего несколько дополнительных сообщений об опытах с подкормкой посевов сои медными удобрениями.

Анализ 32 образцов соевого сена [40] показал колебания в содержании меди от 4 до 12 мкг/г. В образцах листьев сои из Индианы (Уилкинсон, неопубликованные данные, 1958) ее уровень варьировал от 6 до 26 мкг/г, а в опытах Фолка [73] в 17 образцах целых растений — от 7 до 24 мкг/г. В опыте по изучению микроэлементов в образцах целых растений, собранных в начале цветения, содержание меди колебалось от 19 до 33 мкг/г, а в образцах верхних листьев, — от 4 до 9 мкг/г. Статистически достоверное (1%) увеличение роста и урожая семян было получено при ленточном внесении  $\text{CuSO}_4$  в смеси с другими удобрениями при посеве (Уилкинсон, 1958).

## ПЕРСПЕКТИВЫ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ СОИ

Одной из причин появления данного обзора явилась неэффективность прямой подкормки сои при непрерывном увеличении урожая ее семян. Основная его задача — установить, хотя бы предположительно, некоторые основные концентрации питательных веществ в растениях, которые определяют уровни питания, и, таким образом, помочь агрономам выявить лимитирующие факторы в их опытах с удобрениями.

Другая причина, вызвавшая появление данного обзора, — незначительное увеличение в США за последние 20 лет среднего урожая сои с единицы земельной площади в сравнении с кукурузой, другой пропашной культурой, конкурирующей с соей по занимаемой площади. Анализ методом линейной регрессии за период с 1939 по 1959 г. показал, что урожай кукурузы с гектара увели-

чивался на 62,7 кг в год, в то время как урожай сои с той же площади — только на 16,8 кг в год. Величины коэффициента линейной корреляции  $r$  для кукурузы и сои были равны соответственно 0,88 и 0,68. Если в начале этого периода урожай сои составлял в среднем 62% от урожая кукурузы, то в конце его — всего 47%. Эти цифры были рассчитаны с помощью кривых регрессии.

Такое большое увеличение урожая кукурузы нельзя объяснить только возросшим опытом ее возделывания. За этот период произошли заметные изменения в размещении посевов кукурузы, хотя общая площадь, занятая ею, осталась почти неизменной. Уменьшение площади под кукурузой в низкоурожайных южных и юго-восточных штатах частично было возмещено высокоурожайными орошаемыми площадями на Западе. Для сои картина совершенно противоположна.

Пятикратное увеличение общей площади, занятой под соей в США, частично осуществлено за счет новых, низкоурожайных площадей на юго-востоке. Результаты улучшения сортов, начавшегося для сои значительно позднее, чем для кукурузы, сказались прежде всего в увеличении средних урожаев сои. Выведенные таким путем новые высокоурожайные, устойчивые к болезням сорта позволили в последнее время получить средний урожай сои в ряде южных штатов, почти равный урожаям в старых районах ее возделывания.

Например, в штатах Индиана и Иллинойс средний (по штату) урожай сои составлял примерно 40% от урожая кукурузы. Такое же соотношение урожаев сои и кукурузы было получено для пяти районов в каждом из штатов с наивысшими и самыми низкими урожаями с единицы площади. Отсутствие значительных отклонений от указанной цифры (40%) показывает, что урожай сои увеличивался в процентном отношении аналогично урожаю кукурузы. Непосредственную причину повышения урожайности сои нельзя точно установить, поскольку урожай ее определяется множеством факторов. Однако многие факторы, способствующие увеличению урожая кукурузы, могли оказывать благоприятное влияние и на урожай сои.

Сравнение двух конкурирующих (по размерам занимаемой площади) сельскохозяйственных культур показывает, что в масштабе государства и в пределах округа, если принять во внимание трансформацию производст-

венных площадей под этими культурами, доходы от сои равны доходам от кукурузы. Несмотря на прекрасную репутацию и большое будущее сои, остается нерешенным вопрос, почему эта культура положительно не реагирует на прямое внесение удобрений. Дискуссия по поводу каждого из элементов минерального питания показывает, что поглощение его растением не представляет само по себе серьезной задачи. В таком случае, что же мешает агроному рекомендовать внесение удобрений, которые удвоили или утроили бы урожай сои, составляющий всего 13,4 ц с гектара, что уже достигнуто в отношении кукурузы, урожай которой составляет 31,3 ц с гектара. Для разрешения этой задачи наибольшие перспективы дают исследования в следующих направлениях.

1. Соя является новой культурой для США. Техника выращивания, применяемая фермерами, а часто также и агрономами в полевых исследованиях, иногда не подходит для данной культуры. Как правило, используется инвентарь, применяемый при возделывании кукурузы, и междурядья оказываются слишком широкими, особенно если имеют в виду получить максимальный урожай с единицы площади. В опытах с внесением удобрений pH почвы часто не является оптимальным для сои. Имеется целый ряд факторов, которые могли бы частично объяснить неотзывчивость сои в опытах с внесением удобрений. Следовало бы вновь изучить те условия, в которых соя неотзывчива к удобрениям. Для этого необходимо поставить такие опыты, где все поддающиеся регуляции и контролю факторы поддерживались бы на оптимальном уровне.

2. Такие мощные лабораторные средства исследования, как спектрографический метод, метод флуоресценции в рентгеновских лучах или метод нейтронной активации, множественная регрессия и электронные счетчики, не используются в опытах по изучению питания сои, хотя они с успехом могут применяться при обработке результатов, полученных в полевых опытах. Опытные образцы должны быть составлены из растений, убранных в те критические периоды, которые лучше всего отражают уровень питания. Общеизвестно, что в высокоорганизованной, слаженной жизни растения существует сложное взаимодействие питательных веществ, оказывающее влияние на рост растения. Улучшенные методы статистической обработки позволяют количественно оценить

долю каждого фактора. Так, при изучении механизма, определяющего карликовость яблок при окулировке карликового подвоя, было установлено с помощью множественной регрессии, что от 90 до 95% вариаций в росте и урожае можно было отнести за счет азота, калия, кальция, фосфора и магния листьев [34]. Простые корреляции отдельных факторов были незначительными. Хотя такие исследования не дифференцируют причину и результат, тонкая интерпретация результатов, как правило, позволяет это сделать. Возможное депрессирующее влияние фосфорного удобрения, отмеченное не только для сои, в значительной мере лишает нас надежды на простое решение проблемы с помощью этих аналитических методов.

3. Детальное изучение ежесуточного накопления сухого вещества дорого и расточительно в смысле времени. Надо полагать, однако, что можно поставить менее трудоемкие опыты, результаты которых были бы достаточно эффективными в отношении информации. Так, например, удаление затененных листьев может оказать поразительное влияние на урожай зерна. Опыты по затенению в критические периоды роста также могут дать ключ к выяснению факторов, ограничивающих урожай сои.

4. Опыты с исключением питательных веществ из почвы, возможно, также дадут сведения, необходимые для решения проблемы минерального питания. Такие опыты должны не только выявить критические периоды, но и уточнить, какие концентрации и в каких частях растения лучше всего определяют уровень питания. Например, опыты с кальцием могут способствовать разрешению проблемы сои, так же как они помогли разрешить проблему удобрения арахиса.

5. Минеральные удобрения можно вносить или разбросным, или ленточным способами, хотя предпочтение отдается ленточному. Очень важно установить физические, химические и биологические свойства удобренной почвы. Это позволит расширить наши представления о поглощении и усвоении питательных веществ растением и создаст возможность для поддержания оптимальной концентрации питательных веществ в растении.

6. Улучшение сои с помощью селекции тесно связано с минеральным питанием. Поскольку раскрыта физиологическая основа улучшения сортов, в ближайшем будущем будет выяснен и связанный с ней механизм минерального питания.

## ДОПОЛНЕНИЕ

В последние три года, с 1959 по 1962 гг., было получено много новых данных о составе сои. Многие из них не опубликованы и явились результатом старых исследований, организованных Государственным советом по сое. Включение этих данных в настоящий обзор было бы преждевременным, поскольку их значение в полной мере еще не определено. В связи с этим было принято решение написать это дополнение.

В процессе разработки находятся три важных раздела. В Индиане осуществляется всесторонняя агрономическая оценка лучших полей для выращивания сои. В течение 1961 и 1962 гг. было обследовано 13 пар соевых полей. Каждая пара включала в себя высокоурожайное поле, урожай с которого был не ниже 33,6 ц/га, и обычное поле с почвой того же типа, но дающее урожай около 20,2 ц/га. Департаменты сельского хозяйства Иллинойса и Огайо, помимо характеристики почвы и условий среды, в течение вегетационного периода трижды проводили отбор образцов нижних и верхних листочков и черешков, в которых с помощью спектрографического анализа было определено содержание 11 элементов.

Изучение данных анализа растительного материала показывает, что концентрации питательных веществ у высокоурожайных растений часто могут быть гораздо выше, чем концентрации, которые принято считать нормальными для хорошо снабженных питательными веществами растений. Аналогичные заключения сделаны при изучении данных, полученных в Айове Миллером и сотр. [49], исследовавших зависимость минерального состава растений от количества и качества удобрений.

В настоящее время в Иллинойском университете проводятся интересные исследования различий между сортами и разновидностями сои по их устойчивости к высоким концентрациям фосфора в почве. В опытах Флетчера [20], проведенных в полевых условиях и в вегетационном домике, максимальное содержание фосфора, равное 2%, было найдено в листьях в том случае, когда избыток фосфора сильно снижал урожай. Вносимая доза достигала в этих случаях 5103 кг  $P_2O_5$  на гектар. Образцы сои отбирали на разных фазах роста. Спектрографический анализ 11 питательных элементов позволил снова получить множество данных, которые помогут установить критические величины.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Allen D. I., *Missouri Univ. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 361, 1943.
2. Allison R. V., Bryan O. C., Hunter J. H., *Florida Univ. Agr. Expt. Sta. Gainesville Bull.*, 190, 1927.
3. Allos H. F., Bartholomew W. V., *Soil Sci.*, 87, 61—66, 1959.
4. Austin R. H., *J. Am. Soc. Agron.*, 22, 136—156, 1930.
5. Beeson K. C., *U. S. Dept. Agr. Misc. Publ.*, 369, 1941.
6. Beeson K. C., Gray L., Hamner K. C., *J. Am. Soc. Agron.*, 40, 553—562, 1948.
7. Biddulph O., Woodbridge C. G., *Plant Physiol.*, 27, 431—444, 1952.
8. Blackman G. E., Black J. N., *Ann. Botany (London)*, 23, 131—145, 1959.
9. Borst H. L., Thatcher L. E., *Ohio Agr. Expt. Sta. Bull.*, 494, 1931.
10. Bromn D. A., Albrecht W. A., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 12, 342—347, 1947.
11. Brown J. C., Holmes R. S., Tiffin I. O., *Soil Sci.*, 86, 75—82, 1958.
12. Brown J. C., Tiffin L. O., Holmes R. S., Specht A. W., Resnicky J. W., *Soil Sci.*, 87, 89—94, 1959.
13. Bureau M. F., Mederski H. J., Evans C. E., *Agron. J.*, 45, 150—154, 1953.
14. Camery M. P., Weber C. R., *Iowa Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 400, 1953.
15. Duncan W. G., Ohlrogge A. J., *Agron. J.*, 50, 605—608, 1958.
16. Eaton S. V., *Botan. Gaz.*, 97, 68—100, 1935.
17. Erdman L. W., *J. Am. Soc. Agron.*, 21, 361—366, 1929.
18. Erdman L. W., Means U. M., *Soil Sci.*, 73, 231—235, 1952.
19. Evans C. E., Lathwell D. J., Mederski H. J., *Agron. J.*, 42, 25—32, 1950.
20. Fletcher H. F., Ph. D. Thesis, University of Illinois, Urbana, Illinois, 1961.
21. Graham E. R., Turlay H. C., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 12, 332—335, 1947.
22. Graham E. R., Powell S., Carter M., *Missouri Univ. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 607, 1956.
23. Hammond L. C., Black C. A., Norman A. G., *Iowa Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 384, 1951.
24. Hampton F. E., Albrecht W. A., *Missouri Univ. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 381, 1944.
25. Harston C. B., Albrecht W. A., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 7, 247—257, 1942.
26. Hashimoto T., *J. Sci. Soil Manure Japan*, 24, 51—53, 1953.
27. Hashimoto T., *Soil and Plant Food (Tokyo)*, 1, 31—32, 1955.
28. Hashimoto T., *J. Sci. Soil Manure Japan*, 26, 139—142, 1955.
29. Hashimoto T., Okamoto M., *J. Sci. Soil Manure Japan*, 24, 281—282, 1954.

30. Hawkes G. R., *Dissertation Abstr.*, 17, 2754—2756, 1957.
31. Hodgkiss W. S., Hageman R. H., McHargue J. S., *Plant Physiol.*, 17, 652—660, 1942.
32. Hopkins E. F., Pagan V., Silva F. J. R., *J. Agr. Univ. Puerto Rico*, 28, 43—101, 1944.
33. Hutchings T. B., *Missouri Agr. Research Bull.*, 243, 1936.
34. Klein R. A., Ph. D. Thesis, Purdue University, Lafayette, Indiana, 1960.
35. Krantz B. A., Nelson W. L., Welch C. D., Hall N. S., *Soil Sci.*, 68, 171—177, 1949.
36. Lathwell D. J., Evans C. E., *Agron. J.*, 43, 264—270, 1951.
37. Lyons J. C., Earley E. B., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 16, 259—263, 1952.
38. McAlister D. F., Krober O. A., *Plant Physiol.*, 26, 525—538, 1951.
39. McGeorge W. T., *Soil Sci.*, 68, 381—396, 1949.
40. McHargue J. S., *J. Agr. Research*, 30, 193—196, 1925.
41. McMurtrey J. E., *Botan. Rev.*, 4, 183—203, 1938.
42. MacVicar R., Struckmeyer B. E., *Botan. Gaz.*, 107, 454—461, 1946.
43. Matrone G., Smith F. H., Weldon V. B., Woodhouse W. W., Peterson W. C., Beeson K. C., *U. S. Dept. Agr. Tech. Bull.*, 1086, 1954.
44. Mederski H. J., Ph. D. Thesis, Ohio State University, Columbus, Ohio, 1950.
45. Mederski H. J., Wilson J. H., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 19, 461—464, 1955.
46. Mederski H. J., Wilson J. H., Volk G. W., *Ohio Agr. Expt. Sta. Research Circ.*, 59, 1958.
47. Meyer W. J., M. S. Thesis, Purdue University, Lafayette, Indiana, 1953.
48. Miller M. H., Ohlrogge A. J., *Soil. Sci. Soc. Am. Proc.*, 22, 228—231, 1958.
49. Miller R. J., et al., *Agron. J.*, 53, 393—396, 1961.
50. Morris H. D., Pierre W. H., *Agron. J.*, 41, 107—111, 1949.
51. Morrison F. B., *Feeds and Feeding*, Morrison Publishing Co., Ithaca, New York, 1956.
52. Moser F., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 7, 339—344, 1949.
53. Muhr G. R., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 6, 220—226, 1940.
54. Murneek A. E., *Missouri Univ. Agr. Expt. Sta. Research Bull.*, 268, 1937.
55. Musgrave R. B., Moss D. N., *Crop Sci.*, 1, 37—41, 1961.
56. Nelson L. E., *Soil Sci.*, 82, 271—274, 1956.
57. Nelson W. L., *North Carolina Research and Farming*, 4, 4—5, 9, 1946.
58. Nelson W. L., Burkhardt L., Colwell W. E., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 10, 224—229, 1945.
59. Ohlrogge A. J., *Plant Food Rev.*, 4 (3 and 4), 4, 5, 33—35, 1958.
60. Olson C., *Compt. rend. trav. lab. Carlsberg Sér. chim.*, 21, 301—313, 1938.
61. Oserkowsky J., *Plant Physiol.*, 8, 449—468, 1933.
62. Ouellette G. J., *Sci. Agr.*, 31, 277—285, 1951.

63. Romney E. M., Toth S. J., *Soil Sci.*, 77, 107—117, 1954.
64. Siegel J. J., Hough H. W., Turk L. M., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 16, 185—188, 1952.
65. Snider H. J., *Soil Sci.*, 56, 187—195, 1943.
66. Somers I. I., Shive J. W., *Plant Physiol.*, 17, 582—602, 1942.
67. Spector W. S., ed., *Handbook of Biological Data*, Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, 1956.
68. Steckel J., E., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 11, 345—348, 1946.
69. Takeshima H., *Crop Sci., Soc. Japan Proc.*, 21, 119—120, 1952.
70. Togari Y., Kato Y., Ebata M., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 24, 103—107, 1955.
71. Vanderford H. B., *J. Am. Soc. Agron.*, 32, 789—793, 1940.
72. Viets F. G., Boawn L. C., Crawford C. L., *Soil Sci.*, 78, 305—316, 1954.
73. Volk R. J., M. S., Thesis, Purdue University, Lafayette, Indiana, 1951.
74. Von Ohlen F. W., *Am. J. Botany*, 18, 30—49, 1931.
75. Wallace A., Ashcroft R. T., *Soil Sci.*, 82, 233—236, 1956.
76. Warrington K., *Ann. Appl. Biol.*, 41, 1—22, 1954.
77. Watson D. J., Thome G. N., French S. A. W., *Ann. Botany (London)*, 22, 321—352, 1958.
78. Webb J. R., Ohlrogge A. J., Barber S. A., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 18, 458—462, 1954.
79. Weber C. R., *Agron. J.*, 47, 262—266, 1955.
80. Webster J. E., *Plant Physiol.*, 3, 31—43, 1928.
81. Welch C. D., Hall N. S., Nelson W. L., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 14, 231—235, 1949.
82. Weiss M. G., *Genetics*, 28, 253—268, 1943.
83. Yoshihara K., Kawanashee S., *Proc. Crop Sci. Soc. Japan*, 24, 228—229, 1956.
84. Zimmerman L. J., Ph. D. Thesis, Purdue University, Lafayette, Indiana, 1956.

# АГРОТЕХНИКА СОИ

Д. Ж. Л. КАРТЕР И Э. ХАРТВИГ

Региональная лаборатория по сое, США, Урбана (Иллинойс)  
и Стоунвилл (Миссисипи)

## ВВЕДЕНИЕ

### МИРОВОЕ ПРОИЗВОДСТВО

Соя, *Glycine max* (L.) Merrill, становится в США важной сельскохозяйственной культурой; площади под соей увеличились с 76 тыс. га в 1920 г. до 10,4 млн. га в 1961 г. В настоящее время она занимает в этой стране четвертое место среди прибыльных сельскохозяйственных культур и первое место среди масличных культур Западного полушария. На долю США в настоящее время приходится около 57% всего мирового производства сои (рис. 1).

Быстрому увеличению производства сои способствовали многие обстоятельства и среди них — неуклонное расширение внутреннего рынка сбыта для соевого масла и соевой муки и значительный спрос на эту культуру за границей. Изучение проблем возделывания и выведение путем отбора улучшенных сортов сои сыграли решающую роль в повышении эффективности ее производства. Исследования в области сельскохозяйственной техники привели к появлению комбайна, с помощью которого была осуществлена полная механизация производства сои.

Агротехника сои — это пример практического использования достижений науки о селекции растений, фитопатологии и физиологии, а также систем обработки почвы, техники и экономики. Только такое изучение культуры сои сделало ее наиболее прибыльной. Старые сорта сои, такие как Гигантская желтая, могут дать урожай, равный 27,2 ц/га. Однако этот сорт восприимчив к некоторым болезням, часто приводящим к снижению урожая семян и, кроме того, склонен к осыпанию семян. Более новый и улучшенный сорт Ли (что в переводе означает «защита») устойчив к ряду болезней, которым подвержена Гигантская желтая, и имеет большую устойчивость к полеганию. Эти факторы снизили потери производства и позволили стабилизировать и повысить его эффективность.

Литература по агротехнике сои обширна. К одной из первых, малоизвестных публикаций относится работа

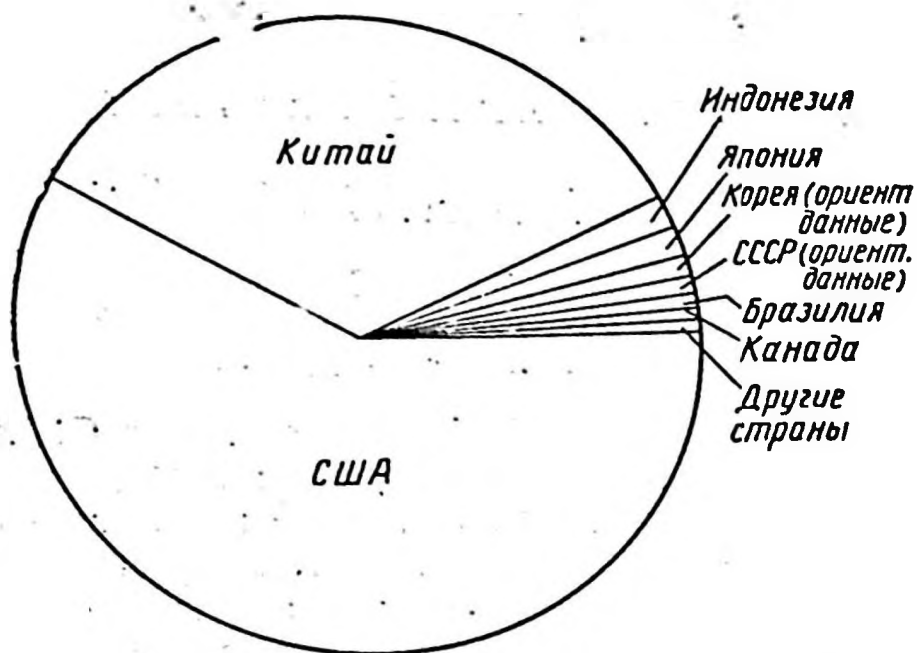


Рис. 1. . Мировое производство сои за 1960 г. (2,61 млрд. т ) (по данным Службы сельского хозяйства за рубежом и Министерства сельского хозяйства США).

Муэрс [132], в которой он характеризует реакцию разных сортов сои на различные сроки посева и ширину междурядий и дает рекомендации относительно проведения посева, обработки почвы и уборки урожая, а также приводит данные химического состава семян. Первой большой работой по данному вопросу явилась книга Пайпера и Морзе [156]; спустя 26 лет появился общий обзор Вайса по селекции и агротехнике сои [201], а вслед за ним — работа Морзе по выращиванию сои [135] и Уильямса [208] — по ее генетике. Совсем недавно появились обзоры по физиологии [91], минеральному питанию [146], генетике и селекции сои [102]. Данный обзор объединил все последние исследования по агротехнике сои.

#### ОБЩИЕ НАПРАВЛЕНИЯ ПРОИЗВОДСТВА СОИ В США

Впервые производственный помол отечественной сои был осуществлен в США в конце 1915 г. [47]. К 1920 г. объем производства сои составил 81 648 тонн, причем ведущими по количеству продукции были штаты Северная Каролина (55%), Виргиния, Алабама, Миссури и Кентукки. К 1931 г. центр производства переместился в северные центральные штаты, где он находится и в настоящее время (рис. 2). По мере выведения улучшенных сор-



тов и совершенствования методов выращивания сои ее производство распространялось и в другие районы США. Так, посевные площади под соей в США за период от 1949 по 1960 г. увеличились на 124%, в то время как площадь, занятая хлопчатником, уменьшилась на 44%, пшеницей — на 31%, овсом — на 28%, сенокосными угодьями — на 5% и кукурузой — на 4% [114]. До 1941 г. свыше половины площади, занятой соей, использовалось для получения сена, под пастбища или для запашки сои в качестве зеленого удобрения. Однако в дальнейшем вследствие усиления спроса на соевую муку и масло решающим оказалось производство бобов сои с целью переработки семян.

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СЕМЯН СОИ

### Переработка семян с целью получения масла и муки

Переработку семян сои в США сначала вели на гидравлическом прессе, позднее на червячном или винтовом прессах, а теперь почти целиком перешли на экстракцию углеводородными растворителями. Обезжиренную муку подвергают влажной тепловой обработке, чтобы разрушить присутствующие в ней неизвестные ингибиторы расщепления белка и улучшить всасывание некоторых аминокислот, что делает соевую муку прекрасной белковой добавкой к кормам. В настоящее время в США соевая мука удовлетворяет около 56% спроса на белковые концентраты. За 1959—1960 гг. примерно 8 400 000 т муки было использовано на корм, 650 000 т экспортировано и 30 000 т пошло на удовлетворение пищевых и промышленных нужд. Выход муки составляет примерно 77,5 кг на центнер перерабатываемых семян сои. Соевое масло, классифицируемое как полувывсыхающее, используется в пищевых целях, а также для производства ряда промышленных изделий. Сейчас соя дает около 35% всего количества жиров и масел, производимых в США. Выход масла на центнер семян увеличился с 16,16 кг в 1950 г. до 18,34 кг в 1960 г. Это увеличение выхода масла стало возможным частично благодаря изменению технологии в результате перехода от метода выжимания, при котором в муке оставалось до 4—5% масла, к методу его извлечения растворителями, при котором в муке остается всего около 1% масла. Увеличение выхода масла связано также с выведением более высокомасличных сортов

сой. В основном соевое масло используется в пищевой промышленности: для производства маргарина — 31%; для приготовления шортенинга (комбижира для хлебной промышленности) — 34%; на прочие пищевые расходы — 24%, что в сумме составляет 89% общего количества используемого масла. Остальное количество используется для производства красок, лаков, аналогичных промышленных продуктов и других непищевых изделий. Проводятся многочисленные исследования с целью повысить способность соевого масла к сохранению вкуса и расширить список продуктов, которые могут быть из него изготовлены [44].

### **Сено и зеленое удобрение**

Использование посевов сои для производства сена и для выпаса скота, а также для запашки в качестве зеленого удобрения постоянно увеличивалось с начала ее производства в США вплоть до 1940 г., когда для этих целей было засеяно около 2,8 млн. га (табл. 14). После этого площади посевов сои, предназначенной для такого использования, быстро уменьшаются, составив к 1960 г. менее 0,4 млн. га.

## **АДАПТАЦИЯ СОИ К ПОЧВЕ И КЛИМАТУ**

### **РАЙОНЫ ПРОИЗВОДСТВА СОИ В США**

Основные области производства сои в США находятся в Северном центральном районе (рис. 2), где в 1961 г. было собрано свыше 77% всего производимого в стране количества сои. Здесь, как и в восточной части Великой Центральной равнины Маньчжурии, большая площадь оказалась особенно хорошо приспособленной к производству сои [201].

Двумя другими крупными районами производства сои в США являются дельта Миссисипи и средняя часть атлантического побережья. В центральной части Великой равнины производство сои не заходит очень далеко на запад, за исключением тех мест, где для выращивания этой культуры можно применять орошение. Низкая влажность и высокие температуры в этом районе часто вызывают недостаток влаги [190], но при дополнительном орошении, особенно в период налива бобов, культура сои

**Данные о посевных площадях и производстве сои в США**  
**за пятилетние периоды, с 1925 по 1960 г.**  
 (по данным Службы экономических исследований Министерства  
 сельского хозяйства США)

| Год  | Засеяно                 |                                                                |                                                                   | Убрано                 |                      |
|------|-------------------------|----------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|------------------------|----------------------|
|      | одной соей<br>(тыс. га) | соей<br>в междурядьях<br>с другими<br>культурами*<br>(тыс. га) | одной соей<br>и в смеси<br>с другими<br>культурами**<br>(тыс. га) | на семена<br>(тыс. га) | на сено<br>(тыс. га) |
| 1925 | 615,6                   | 190,4                                                          | 714                                                               | 166                    | 470                  |
| 1930 | 1228,8                  | 314,4                                                          | 1389,2                                                            | 429,6                  | 824,8                |
| 1935 | 2786,4                  | 411,2                                                          | 3001,2                                                            | 1166                   | 1617,6               |
| 1940 | 4194,8                  | 1035,6                                                         | 4712,8                                                            | 1922,8                 | 1927,6               |
| 1945 | 5222,4                  | 602                                                            | 5522,8                                                            | 4296                   | 776                  |
| 1950 | 6019,2                  | 473,6                                                          | 6256                                                              | 5522,8                 | 385,2                |
| 1955 | 7863,2                  | 241,2                                                          | 7983,6                                                            | 7448                   | 284,4                |
| 1960 | 9710                    | 150                                                            | 9785,2                                                            | 9406,4                 | 208,4                |

Продолжение

| Годы | Под пастбищами<br>или запахано<br>на зеленое<br>удобрение<br>(тыс. га) | Урожай сои,<br>собранный с 1 га |             | Производство   |               |
|------|------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|-------------|----------------|---------------|
|      |                                                                        | на семена (ц)                   | на сено (т) | семян (тыс. ц) | сена (тыс. т) |
| 1925 | 78                                                                     | 7,96                            | 2,52        | 1 326,8        | 1204          |
| 1930 | 134,8                                                                  | 8,84                            | 2,36        | 3 790,9        | 2059          |
| 1935 | 217,6                                                                  | 11,43                           | 3,37        | 13 308,9       | 5509          |
| 1940 | 862,4                                                                  | 11,02                           | 3,37        | 21 240,7       | 6553          |
| 1945 | 450,8                                                                  | 12,25                           | 3,16        | 52 572,3       | 2490          |
| 1950 | 348                                                                    | 14,77                           | 3,29        | 81 443,6       | 1280          |
| 1955 | 251,2                                                                  | 13,68                           | 3,22        | 101 657,7      | 925           |
| 1960 | 170,4                                                                  | 16,19                           | 3,62        | 152 077,0      | 763           |

\* Площади, занятые соей, выращиваемой в междурядьях с другими сельскохозяйственными культурами.

\*\* Площади, занятые одной соей и соей, выращиваемой в междурядьях с другими культурами.

с успехом может быть распространена в эту область. Такими районами являются плоскогорья Техаса, а также западная и центральные части Небраски. При использо-

вании орошения хорошие урожаи были получены в южной Калифорнии и на некоторых площадях восточного Орегона и Вашингтона, однако там с соей конкурируют другие сельскохозяйственные культуры, дающие больший урожай с единицы площади.

### **ТРЕБОВАНИЯ, ПРЕДЪЯВЛЯЕМЫЕ СОЕЙ К ПОЧВЕ**

Соя, как правило, удается на почвах почти всех типов, за исключением глубоких песков. К глинистым почвам соя лучше приспособлена, чем кукуруза или хлопок. Ее можно успешно возделывать также на болотном иле. Эффективным средством получения высоких урожаев является известкование до pH 6—6,5 и внесение в малоплодородные почвы минеральных элементов, которыми эти почвы бедны.

### **АДАПТАЦИЯ СОИ К ОПРЕДЕЛЕННЫМ КЛИМАТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ**

#### **Влияние температуры на рост растений**

Влияние температуры на урожай сои изучено недостаточно. Ранге и Оделл [169] установили, что если температура июля и августа превышала среднегодовую температуру этих месяцев, происходило некоторое снижение урожая. Эти же авторы наблюдали небольшое увеличение урожая, когда температурные максимумы в июне и сентябре превышали средние температуры для этих месяцев. Быстрое появление всходов в поле исключительно важно для борьбы с сорняками. При выращивании растений в вегетационном домике в строго контролируемых условиях при 15,6°С всходы появлялись через 7—10 дней, тогда как в камерах при температуре 21, 26,7 или 32,2°С — через 3—5 дней. При раннем посеве сои для появления всходов часто требуется от 10 до 14 дней, а при более поздних посевах, когда почва прогревается, всходы появляются через 5—7 дней [75, 139, 184]. Помимо того, что температура изменяет скорость прорастания сои, она также изменяет скорость роста и время, необходимое для того, чтобы растение разрослось и смогло затенить почву между рядками, что представляет важное обстоятельство в борьбе с сорняками и определяет урожай. Смит с сотр. [184] показали, что растения сои, посе-

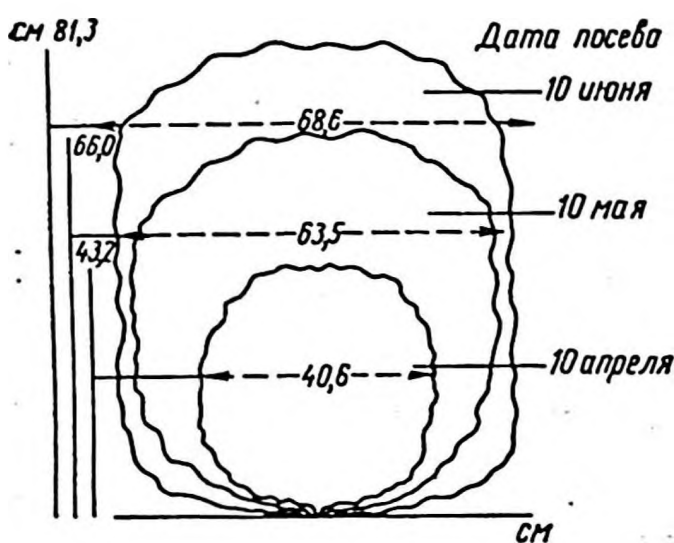


Рис. 3. Схематическое сравнение высоты и ширины 6-недельных растений сои различных сроков посева (средние данные за 1949—1951 гг. для 4 сортов сои, выращенной в Стоунвилле, Миссисипи).

янные 5 мая, через 2 месяца затеняли только 59% почвы, а высеянные 5 июня — уже 86%. Хартвиг [75] установил, что скорость роста заметно увеличивалась по мере того, как температура во время посева повышалась. Рисунок 3 показывает относительный рост 6-недельных растений сои различных сроков посева.

Как показали Гарнер и Аллард [65], температура изменяет сроки цветения. Они установили, что средняя

летняя температура ниже 24—25°C обычно задерживает наступление фазы цветения, причем понижение температуры на 0,56°C вызывает запаздывание на 2 или 3 дня. Колебания от года к году в дате наступления фазы цветения определенного сорта сои при посеве в одно и то же время объясняется главным образом разницей в температуре, в то время как различия между сортами связаны в основном с их различной реакцией на длину дня.

Для большинства процессов роста существует минимальная температура, которая для сои (с точки зрения различных практических целей) составляет, по-видимому, около 10°C. Как установили Паркер и Бортвик [150], начало цветения сильно задерживается при 10°C и ниже, а Браун [23] показал, что при 10°C у сои перед цветением отсутствует рост. Используя в качестве основы температуру 10°C, Браун и Чапмен [24] рассчитали количество тепла, необходимое для созревания сортов сои, приспособленных к области верхних Великих Озер. Хорошее соотношение между требуемым и имеющимся в действительности количеством тепла было получено для сортов, выращиваемых в северной части района, в то время как для сортов, выращиваемых в южной части, имеющееся количество тепла превосходило требуемое.

Высокие температуры (выше 37,8°C) в начале перио-

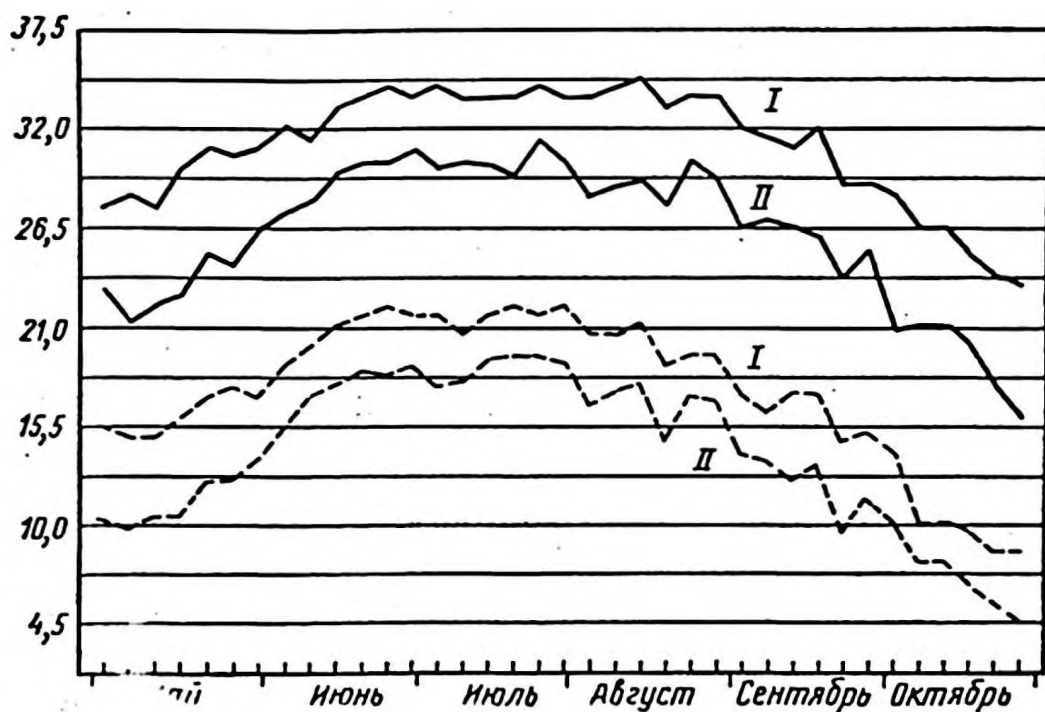


Рис. 4. Средние максимальные и минимальные температуры за вегетационный период в Урбане (Иллинойс) и Стоунвилле (Миссисипи); сплошной линией показаны максимальные температуры за период с 1/IV по 31/X за 1948—1957 гг.; пунктирной линией обозначены минимальные температуры за этот же период:

I — температура в Стоунвилле (Миссисипи); II — температура в Урбане (Иллинойс).

да вегетации могут оказывать вредное воздействие на развитие растений сои. Так, краткие периоды высокой температуры сильно снижают скорость формирования клубеньков и скорость роста междоузлий [90]. Существуют некоторые косвенные доказательства различий между сортами в отношении их требований к теплообеспеченности и одни из них адаптированы к более высокому температурному режиму, чем другие. Такие сорта, как Ли, хорошо растут и дают семена хорошего качества в Стоунвилле (Миссисипи), где семена Кларка обычно уступают им по качеству. Грин [70] показал, что на качестве семян вредно отражаются высокие температуры в период развития бобов. В Урбане (Иллинойс), где сорт Кларк дает отличные семена, последние созревают в период, когда максимальные температуры достигают  $21,1^{\circ}\text{C}$ , а минимальные около  $10^{\circ}\text{C}$  (рис. 4).

В Стоунвилле семена созревают в период, когда максимальная температура равна  $32,2^{\circ}\text{C}$ , а минимальная около  $20^{\circ}\text{C}$ . Хотя другие факторы также оказывают влияние на качество семян, температура все же, по-видимому, является доминирующим среди них. Сорт Ли хоро-

шо растет и дает высокий урожай семян хорошего качества в Броули (Калифорния), где суточные температурные максимумы в июне, августе и сентябре превышают 37,8°C.

### **Влияние температуры на химический состав семян**

Температура является одним из основных факторов окружающей среды, которые влияют на содержание масла в семени. Как показали Хауэлл и Картер [94, 95], у растений сои, выращенных в Северной центральной области и в прибрежной полосе Мексиканского залива, в некоторые периоды налива бобов температура коррелировала с процентным содержанием масла в созревших семенах. Наибольший коэффициент корреляции был получен для периодов от 20 до 30 и от 30 до 40 дней перед созреванием семени, причем температуры в течение этих периодов оказывали на содержание масла большее влияние, чем в другое время. Эти результаты были впоследствии проверены в опыте, поставленном в строго регулируемых условиях в вегетационном домике; когда температуры в период налива бобов поддерживались на уровне 29,4; 25 и 21,1°C, семена сои содержали соответственно 22,3; 20,8 и 19,5% масла.

Для того чтобы точнее определить период максимальной чувствительности процесса образования масла к температуре, исследовали воздействие короткого периода повышенной температуры. Недельная экспозиция растений при повышенной суточной температуре в период между четвертой и седьмой неделями до наступления полного созревания приводила к формированию семени с содержанием масла около 22%, но если температуру повышали за 2 недели до созревания, содержание масла оказывалось равным всего 19,6%. Таким образом, период наибольшего влияния температуры предшествовал периоду наиболее быстрого синтеза масла в семени. Этот факт показывает, что температура влияет скорее на основу метаболической системы, ответственной за превращение сахаров в масла, нежели на удельную активность реакции.

Большинство исследований Хауэлла с сотр. проведено при дневных температурах от 21,1 до 29,4°C. Если в строго контролируемых условиях опыта температура поднималась выше 32,2°C, происходило снижение урожая семян и содержания масла, что указывало на превышение оптимальной температуры.

## **Влияние света на рост и развитие растений сои**

Свет является источником энергии для фотосинтеза, а также регулятором многих процессов, связанных с развитием растения. Световое насыщение фотосинтеза для отдельных листьев сои отмечается при освещенности около 23672 лк [15], что составляет примерно пятую часть интенсивности солнечного света в полдень в центральной части США. По мере роста растений освещенность большей части листьев падает значительно ниже этой величины, и со временем, когда листва покрывает рядки, интенсивность света, получаемого нижними листьями, снижается, по-видимому, до 2—3% от указанной величины.

Количество цветков, образующихся в период цветения на растениях сои, в 3—4 раза превосходит количество цветков, из которых в конечном счете развиваются бобы. При этом число завязавшихся бобов зависит от состояния растения во время цветения. Если в этот период растения затенены, количество абортируемых бобов будет намного выше, по-видимому, вследствие снижения содержания сахара в листьях или другой несбалансированности в обмене веществ растения. Это влияние затенения имеет большое значение при учете естественных колебаний интенсивности света, связанных с чередованием пасмурной и ясной погоды, особенно в критические периоды развития растения.

## **Влияние фотопериодизма на цветение и созревание сои**

Помимо снабжения растений энергией, свет выполняет также важную функцию в регуляции процессов цветения и созревания. Первые сведения относительно влияния длины дня на начало цветения были получены более 50 лет тому назад. Еще в 1908 г. Муэрс установил удивительное постоянство в продолжительности вегетационного периода определенного сорта сои в различные годы, если посев производился в одно и то же время. При более позднем посеве вегетационный период всегда укорачивался. Гарнер и Аллард [64] показали влияние длины дня на начало цветения сои и других растений и назвали это явление фотопериодизмом.

Более поздние исследования Паркера и Бортвика [151], использовавших различную продолжительность периодов искусственного освещения и темноты, показали,

что основным регулирующим фактором является длина темного периода. В связи с тем, что любой сорт сои в полевых условиях цветет только при длине светового периода ниже характерной для этого сорта критической величины, то сою называют растением короткого дня. Эта фотопериодическая реакция сои является важным фактором при ее производстве. В последние годы появилось большое число обзорных работ по фотопериодизму [48, 72, 73, 90, 115, 120, 121, 138, 151].

Одним из хорошо известных примеров фотопериодического воздействия на сою является задержка сроков цветения и созревания по мере продвижения ее на север. Регулируя фотопериод с помощью специального устройства, Джонсон с сотр. [105] изучали скорость развития растения на протяжении всего жизненного цикла. Когда опыты с одинаковой длиной светового периода отличались только месяцем, в котором проводили посев, промежутки времени от появления всходов до начала цветения, по данным этих исследователей, оказывались совершенно одинаковыми, несмотря на то, что растения находились в совершенно различных и колеблющихся условиях внешней среды. Только в том случае, когда температура падала ниже оптимальной величины, она начинала играть более важную роль по сравнению с фотопериодизмом в определении скорости развития растений после начала цветения.

Помимо регуляции цветения и созревания, фотопериодическая реакция влияет и на другие процессы. Так, если растения вступают в темновой период с чувстви-

Т а б л и ц а 15

*Влияние местоположения на скорость созревания сои сорта Линкольн*

| Место посева          | Географическая широта | Время созревания |
|-----------------------|-----------------------|------------------|
| Мадисон (Висконсин)   | 42°34'                | 2 октября        |
| Де-Калб (Иллинойс)    | 41°50'                | 1 октября        |
| Дуайт (Иллинойс)      | 41°8'                 | 27 сентября      |
| Урбана (Иллинойс)     | 40°8'                 | 17 сентября      |
| Эльдorado (Иллинойс)  | 37°52'                | 8 сентября       |
| Сайкстоун (Миссури)   | 36°23'                | 30 августа       |
| Стоунвилл (Миссисипи) | 33°25'                | 12 августа       |

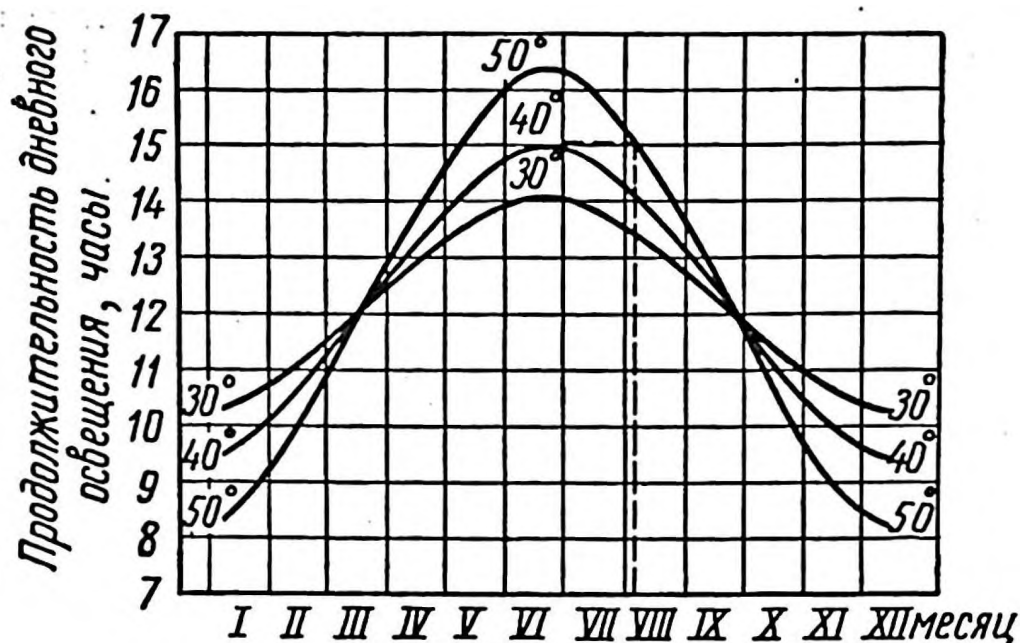


Рис. 5. Зависимость длины дня во время вегетационного периода от географической широты (30°, 40° и 50° с. ш.) (по данным Американского морского календаря за 1936 г.).

тельной к свету пигментной системой, то более длинные междоузлия образуются в случае преобладания формы, поглощающей красный свет, т. е. длина междоузлий будет больше при дополнительном освещении лампами накаливания с преобладанием в их спектре волн инфракрасной области, нежели при освещении флуоресцентными лампами с преобладанием волн красной области спектра.

Рисунок 5 показывает, как в зависимости от широты колеблется максимальная длина дня 21 июня, причем разница доходит до 80 минут при передвижении от широты Урбаны (Иллинойс) до широты Виннипега (Манитоба).

Если растение полного вегетационного периода (например, сорт Кларк) в Урбане зацветает примерно в начале июля, когда длина дня равна приблизительно 15 часам, то в районе Виннипега такой короткий день наступает только к 10 августа. Соответствующее запаздывание в развитии приводит к тому, что сорт не успевает созреть до наступления мороза на большей широте. И действительно сорт Кларк в большинстве случаев обычно вымерзает при выращивании в Мадисоне (Висконсин), который находится всего на 3° севернее Урбаны.

Насколько растение чувствительно к изменению географической широты, показано в таблице 15, в которой приведены средние сроки созревания сорта Линкольн в разных местах [32]. В связи с указанной задержкой созревания о сортах сои говорят, что они адаптированы к довольно узкому поясу широт. При этом совершенно очевидно, что термины ранне-, средне- или позднеспелый применительно к сорту сои не имеют сами по себе смысла, если они не отнесены к конкретному району и к одному и тому же времени посева. При освещении растений сои богатым инфракрасными лучами светом как на 12-часовом, так и 16-часовом фотопериоде длина стебля у раннеспелого сорта Агата увеличивается вдвое, а у позднеспелого сорта Билокси — на 25% по сравнению с растениями, находившимися на флуоресцентном свете [49].

### **Влияние влажности почвы на рост и развитие сои**

Период прорастания для сои является критическим; избыток влаги или продолжительная засуха в это время могут оказать неблагоприятное воздействие на дальнейшее развитие растений. После того, как растение сформировалось, оно способно выдержать краткие периоды засухи, не отстаёт seriously в росте и не снижает урожая под влиянием влажных периодов (при условии борьбы с сорняками).

Ранге и Оделл [169], работавшие с севооборотом кукуруза — кукуруза — кукуруза — соя, показали, что дополнительные (сверх нормы) осадки в июле (период усиленного вегетативного роста) и от середины августа до середины сентября (период налива семян) увеличивают урожай сои, в то время как обильные дожди в течение других периодов снижают его. Ранней весной, когда в почве имеется достаточное количество влаги, обильные осадки приносят вред. В первой половине августа соя проходит фазу начала налива бобов, а 2,5 см осадков сверх обычного количества в последнюю неделю августа или в первую неделю сентября увеличивают урожай сои примерно на 0,68 ц с га.

Согласно данным Фукуи и Ито [61], недостаток влаги в течение 2—4 недель сразу после закладки цветочных почек снижает вегетативный рост, вызывает недружное цветение и опадение бобов. Они наблюдали также, что

резкое увеличение влажности до высокой после сильной засухи вызывает еще одно опадение бобов. Излишки воды в корневой зоне оказывают вредное воздействие, особенно если ее уровень находится вблизи от поверхности земли в начале и в конце вегетационного периода (и во время поздних дождей) [62]. Точно так же и короткие периоды избыточной влажности после закладки почек у растений вызывают резкое снижение урожая семян [61].

Установлено, что эта культура более восприимчива к повреждению засухой в период налива боба, чем на более ранних фазах роста. Произрастающие в одном и том же месте ранний и поздний сорта в период высокого дефицита почвенной влаги повреждаются по-разному, в зависимости от того, на какой фазе развития находятся в это время бобы [90]. Эту сортовую реакцию на кратковременную засуху в конце вегетационного периода часто отмечают при оценке сортов сои; ее также необходимо принимать во внимание при испытании сорта.

## **ВРЕМЯ ПОСЕВА И СОРТОВАЯ АДАПТАЦИЯ**

### **Влияние срока посева на характерные признаки растения**

Время посева, по-видимому, является наиболее важным агротехническим фактором в производстве сои. Влияние сроков посева на развитие растений исследовал Муэрс [132], который высевал в Теннесси в несколько сроков ряд сортов сои. Если посев откладывался с 15 мая на 15 июля, то при такой большой задержке посева (60 дней) созревание позднего сорта сои Гигантская желтая задерживалось всего лишь на 19 дней, а раннего сорта Ито Санна — на 52 дня. Двенадцать лет спустя Гарнер и Аллард [64] наглядно показали значение продолжительности дня для начала цветения. Как показали исследования Джонсона с сотр. [105], время посева влияет на развитие растения сои на разных фазах, действуя через чувствительность растения к длине дня.

### **Влияние сроков посева на созревание**

Опыты по изучению влияния сроков посева на созревание сои проводились почти в каждом районе выращивания сои. На Среднем Западе сроки созревания запа-

здывали примерно на день при каждой трехдневной задержке посева, хотя разные сорта вели себя в этом отношении по-разному [147, 201]. В Иллинойсе изучалось 4 срока посева, с 1 мая по 12 июня. Оказалось, что у генетически поздних линий срок созревания при задержке посева сдвигается меньше, чем у более ранних сортов. Самый ранний сорт Блэкхок при задержке посева на 43 дня созревало на 16 дней позднее обычного сорта, тогда как у самого позднего сорта Вабаш созревание при этом замедлялось всего на 8 дней.

Аналогичные результаты были получены в южной части США. Так, выращиваемый в штате Виргиния поздний сорт Ли созревало в Варшаве<sup>1</sup> только на 8, а в Питерсберге<sup>1</sup> на 10 дней позднее при задержке срока посева на 61 день (5 июля вместо 5 мая), в то время как созревание раннего сорта Кларк задерживалось соответственно на 21 и 29 дней [184]. В Миссисипи очень ранний для этого района сорт Вабаш созревало 20 августа при посеве 10 апреля и 22 сентября — при посеве 20 июня; таким образом, запаздывание в созревании составило 33 дня при 72-дневном запаздывании с высевом. При тех же самых сроках посева поздний сорт Роанок обнаруживало только 5-дневную разницу в сроке созревания [75]. Поскольку в штате Миссисипи срок созревания многих сортов (линий) сои существенно не изменяется при посеве от 10 апреля до 10 мая, то для проведения своевременной уборки более целесообразно распределить посевную площадь между двумя адаптированными сортами с различными сроками созревания, чем высевать один сорт в различные сроки.

Леффель [116], высевавший в Мэриленде несколько сортов IV, V и VI групп созревания [136] в 5 сроков с 22 мая по 18 июля, показал, что продолжительность периодов от посева до первого распустившегося цветка и от завершения цветения до созревания уменьшается с каждой задержкой в посеве. Интересно отметить, что сорта одной и той же группы созревания обнаруживали определенное сходство в изменении этих периодов в зависимости от сроков посева (рис. 6), причем уменьшение интервала от посева до цветения было наибольшим для поздних сортов. Эти выводы в значительной степени согласуются с выводами Муэрсса [182], который писал, что при крайних сроках посева сорта сои Гигантская

<sup>1</sup> Названия городов в Виргинии. — *Прим. ред.*

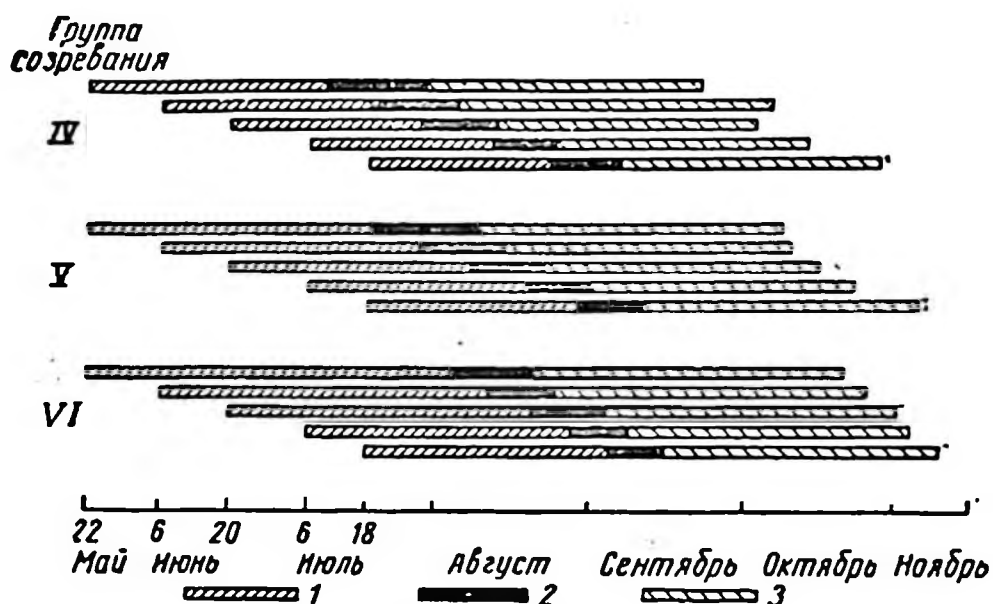


Рис. 6. Развитие растений разных сортов сои IV, V и VI групп созревания при различных сроках посева в Траппе (Мэриленд), 1957—1958 гг. [116]:

1 — дни от посева до появления первого цветка, 2 — дни от появления первого цветка до завершения цветения и 3 — дни от завершения цветения до созревания.

желтая он получил менее чем недельную разницу в продолжительности периода от цветения до созревания. На основании этого Муэрс сделал вывод, что изменения в продолжительности сроков вегетации происходят почти исключительно в период, предшествующий цветению. Довольно похожие результаты были получены Абелем [1], работавшим в условиях орошения в Великой долине в южной Калифорнии.

В северной части США зависимость между временем посева и созреванием несколько отличается от той, которая наблюдается в центральных и южных районах. Это объясняется тем, что температура оказывает более значительное воздействие на цветение [65]. Торри и Бригс [191] в Висконсине наблюдали однодневное запаздывание созревания при двухдневной задержке посева как у раннего, так и позднего сортов. Браун и Оуэн [25] считают, что уменьшение периода от посева до цветения в Гарроу (Онтарио) связано, во-первых, с временем, необходимым для появления всходов; во-вторых, с температурой и, в-третьих, с фотопериодизмом (сменой дня и ночи). Эти исследователи показали, что если посев проводился 15 мая, то для появления всходов требовалось 2 недели, а при посеве 26 июня — всего 6 дней. Число дней от появления всходов до цветения уменьшалось на

19 дней, если посев задерживался на 41 день. Период от цветения до спелости был почти неизменным при всех сроках посева.

Лютер Фитч (персональное сообщение) в Онтарио (Орегон) осенью в условиях минимальной суточной температуры наблюдал очень сильную задержку в созревании (на 28 дней у раннего сорта и на 34 дня у позднего) при запаздывании сева на 23 дня. Отсюда автор делает вывод, что в климатических условиях данного района из-за прохладных осенних температур очень важное значение имеет ранний посев.

### Высота растения

Высота и ширина куста сои имеет важное значение в связи с тем, что эти факторы могут оказывать влияние на урожай и полегание, определяют возможность борьбы с сорняками и механизированной уборки урожая. Очень рослые, а также крайне низкорослые сорта убирать труднее, чем сорта средней высоты, и поэтому их обычно не рекомендуют для выращивания. Высота растений того или иного сорта может значительно колебаться в зависимости от срока посева, расстояния между растениями в рядках, ширины междурядий, запаса влаги в почве, температуры и общих условий произрастания, а также от плодородия почвы и других факторов среды. Вайс с сотр. [201], Ослер и Картер [147], Хартвиг [75], Кэвинесс и Смит [35], Абель [1], Смит с сотр. [184] и Леффель [116] в общем единодушны в том, что посевы в середине посевного периода дают более высокие растения, чем более ранние или более поздние посевы. В Миссисипи раннеспелые сорта, как правило, достигают максимальной высоты при посеве примерно 1 мая, в то время как более поздние сорта, такие как Огден и Роанок, достигают предельного роста при посеве 1 июня или позднее [75]. Таким образом, средне-поздние или поздние сорта больше подходят для позднего сева. Если в результате раннего или позднего посева высота растений снижалась, у них наблюдалась тенденция к образованию бобов ближе к поверхности земли.

Грай [69], работавший в штате Луизиана, показал, что большинство сортов сильно замедляет рост при посеве их в марте или апреле. В этих опытах высота растений тесно коррелировала с урожаем семян. Сорт Улуч-

шенный Пеликан (VIII группа созревания) при подходящих сроках посева обнаруживал в этом отношении наиболее широкий предел колебаний.

### Полегание

Полегание имеет особенно важное значение для тех, кто связан с производством сои, т. к. иногда число полегих растений так велико, что приводит к большим потерям зерна при комбайновой уборке, и нередко в таких случаях приходится скашивать только в одном направлении, чтобы подобрать полегие растения. Сорта сои сильно различаются по склонности к полеганию. Ослер и Картер [147] проводили посев в Иллинойсе с 1 мая по 2 июня и показали, что полегание усиливается по мере запаздывания сроков посева. Выращивая в течение трех лет 5 сортов сои в трех различных местах Среднего Запада, Вайс с сотр. [201] нашли, что в вегетационные периоды со сравнительно небольшим количеством дождей и низкими урожаями поздние посевы полегают меньше, чем ранние. По данным Кэвинесса и Смита [35], наибольший процент полегания у сортов Ли и Дормант в районе дельты Арканзаса наблюдался при позднем посеве сои (Кэвинесс и Смит, 1959). Об аналогичных результатах сообщает Леффель [116].

### Качество семян

Качество семян определяет рыночную стоимость предназначенного для продажи урожая и жизнеспособность оставленного для посева семенного материала. Опыты, проведенные в южной части Северного центрального района, в юго-восточной части Миссури, в Виргинии, Миссисипи, Арканзасе, южной Калифорнии и Мэриленде, показали, что семена наилучшего качества получают при умелом сочетании сорта и сроков посева, которое обеспечивает позднее для данного района (но до наступления заморозков) созревание [1, 32, 35, 57, 75, 116, 184].

Высокие температура и влажность во время развития бобов часто приводят к образованию семян плохого качества и способствуют росту на них микроорганизмов. Особенно вредны продолжительные теплые дожди во время созревания семян; при прочих неблагоприятных

условиях они могут вызвать прорастание семян на корню. Очень высокие температуры в условиях недостатка влаги могут также задержать процесс созревания, приводя к образованию зеленых и сморщенных семян.

Суммируя результаты многочисленных опытов последних лет по влиянию сроков посева на развитие растений сои, можно сделать вывод, что качество семян является функцией погодных условий во время созревания и уборки урожая. Холодная сухая погода способствует получению семян хорошего качества, теплая влажная погода с частыми дождями приводит к образованию семян низкого качества, часто с ухудшенным внешним видом, и очень жаркая сухая погода с затяжной засухой или заморозки в конце периода созревания приводят к образованию мелких зеленоватых семян.

### Размер семени

Одним из основных свойств, используемых для характеристики сорта сои, является размер семени. Обычно он выражается весом 100 семян в граммах. Размер семени колеблется от 1 г на 100 семян у мелкосеменной дикой сои до 55 г у крупносеменных культурных типов; у наиболее распространенных товарных сортов размер семени колеблется от 13 до 18 г на 100 штук.

Согласно Картеру и Хопперу [33], важную роль в изменении размера семян сои играют условия сезона, причем одним из важных факторов является фаза развития растения в связи с погодными условиями. Во время цветения и в начале образования бобов растение сои путем физиологического абортирования регулирует количество бобов, которое оно может в конечном счете вырастить. Таким образом, если во время цветения условия для роста неблагоприятны, образуется меньше семян. Благоприятные условия в последующий период способствуют образованию более крупных семян по сравнению с семенами, которые могли бы образоваться при неблагоприятных условиях. Ослер и Картер [147] установили, что при изменении сроков посева вес семян заметно не изменяется, хотя в этом отношении между сортами отмечены различия. Вайс с сотр. [202] наблюдали сортовые различия по размеру семян, однако они не являлись постоянными для разных мест произрастания и различались по годам. Зависимость размера семян у разных сортов сои

от места произрастания в основном можно приписать условиям влажности на различных стадиях развития растений. Согласно Смиту и сотр. [184], размер семени обычно мало зависит от полевода, он может лишь влиять на качество семени. Эти исследователи показали также, что размер семени значительно варьирует в зависимости от места выращивания, года и времени посева, но относительный размер семян разных сортов, независимо от других факторов, остается постоянным.

### Урожай семян

Рекомендации относительно времени посева сои в северных районах обычно основаны на лучших сроках для сортов полного вегетационного периода, т. е. тех, которые используют весь вегетационный период и созревают до наступления заморозков. Как показал Муэрс, слишком ранний посев себя не оправдывает, и в условиях юга поздний майский или июньский посевы обычно дают лучшие урожаи. Последующие работы с улучшенными сортами подтвердили результаты Муэрса [1, 35, 69, 75, 116, 168, 184]. В Иллинойсе и других северных районах соя дает наилучший урожай при посеве с 1 по 20 мая [29, 147, 201]. В северных районах при позднем посеве сои урожаи ранних сортов обычно меньше страдают, чем урожаи поздних сортов. В южных районах позднеспелые сорта имеют более широкие пределы сроков посева, при которых возможно получение высоких урожаев.

### ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА СОСТАВ СЕМЯН

Вопрос о влиянии окружающей среды на синтез масла и белка вызывает наибольший интерес. Вильен [185] и Вайс с сотр. [201] сообщали об уменьшении содержания масла и некотором увеличении содержания белка при запаздывании сроков сева. Это снижение количества масла при позднем посеве связано, по-видимому, с несколько более поздним созреванием и более низкими температурами во время развития семени.

Йодное число соевого масла в период его синтеза в семени находится в обратной зависимости от температуры [96, 147, 197].

Ослер и Картер установили, что у использованного ими самого раннего сорта Блэкхок содержание масла и

йодное число не уменьшались при более поздних сроках посева. По-видимому, этот сорт созревает настолько рано, что даже при поздних сроках посева температура воздуха в период, решающий для определения уровня масла в семени, была, по существу, одинаковой для всех сроков. Леффель [116] наблюдал увеличение содержания масла при некотором запаздывании с высевом ранних сортов и незначительное уменьшение при более поздних сроках посева. У своих поздних сортов он обнаружил практически линейное уменьшение содержания масла от 21 до 17% в связи с запаздыванием сева. Он также сообщает о некотором увеличении содержания белка при более позднем посеве. Хартвигу [75], который изучал два южных среднеспелых сорта, не удалось установить заметного влияния срока посева на содержание масла; однако у раннего сорта Вабаш содержание масла увеличивалось по мере запаздывания срока посева от 10 апреля до 20 мая, а при более поздних сроках посева оно оставалось на одном и том же уровне. С другой стороны, у позднеспелого сорта Роанок содержание масла уменьшалось по мере запаздывания со сроками посева.

## **СПОСОБЫ И ТЕХНИКА ПОСЕВА**

### **ПРЕДПОСЕВНАЯ ПОДГОТОВКА ПОЧВЫ**

#### **Общепринятые методы посева**

После введения культуры сои в какой-либо новый район обычно использовали способы посева, применявшиеся для других пропашных культур данного района. В большинстве районов практикуется осенняя (зяблевая) или ранняя весенняя вспашка, после чего непосредственно перед посевом проводится легкое рыхление почвы для уничтожения сорняков. Обычно лучший травостой получали, если почва под семенами была умеренно плотной, чем в случае, когда она была рыхлой.

На юге для уничтожения сорняков применяют многократное поверхностное боронование с интервалами от 14 до 21 дня, которое проводят с конца марта до начала посева. При культивировании сои на глинистых почвах часто возникают проблемы, с которыми не приходится сталкиваться при ее выращивании на почвах более легкого механического состава. Эти трудности были сведены

к минимуму путем использования для предпосевной обработки почвы пружинной бороны вместо дисковой, а для посева — сеялок с двухдисковыми сошниками [80]. Семена заделывают во влажную почву ниже глубины боронования. Исследования, проведенные в Огайо на глинистых почвах, показали, что хорошо развитые растения можно получить, если с засеваемого рядка удалить слой сухой почвы толщиной в 5 см и семена вдавливать в почву с помощью сошников и прикатывающих катков [81].

### Минимальная обработка почвы

Во многих районах стоимость производства сои была уменьшена без соответствующего снижения урожая семян путем уменьшения предпосевной обработки почвы. Применяемые в США для посева комбинированные агрегаты «плуг — сеялка» или «трактор — сеялка» (посев осуществляется в следы колес трактора) оставляют между бороздами рыхлую крупнокомковатую почву, а на поверхности борозды — уплотненную мелкокомковатую. Рыхлые участки лучше фильтруют воду, в связи с хорошей аэрацией в них создаются благоприятные условия для развития корней, но вместе с тем плохо прорастают семена сорняков. Уплотнение дна борозды значительно улучшает контакт семени с почвой и содержащейся в ней влагой [43]. В опытах, проведенных в Иллинойсе, были получены небольшие различия в урожае семян сои при сравнении обычного посева, посева агрегатами «плуг — сеялка», «плуг — борона — сеялка» и «трактор — сеялка» [17].

На глинистой почве типа Шарки в Миссисипи зяблевая вспашка отвальным плугом увеличивала урожай семян сои на 5% по сравнению с урожаем на участках, не подвергавшихся такой обработке. На обоих участках в этом опыте (вспаханном и неспаханном) для уничтожения перезимовавших сорняков было проведено дискование и за 14—18 дней до посева — боронование почвы бороной с пружинными зубьями (Хартвиг, неопубликованные данные).

### Глубокая вспашка

Почвы с глинистой подпочвой имеют склонность к образованию плотных слоев, которые ограничивают передвижение воды и затрудняют развитие корней. Рыхление

этого слоя приводит к увеличению урожая, особенно в засушливые годы. Осенью 1953 года на пылеватом суглинке Данди в Миссисипи была произведена глубокая (на 40 см) безотвальная вспашка почвы. При посеве 10 мая 1954 г. на контрольных участках растения сои в конце июня обнаруживали явные недостатки влаги, в то время как на обработанных участках наблюдался энергичный их рост. В этом очень засушливом году урожаем семян на площадях с глубоким подпочвенным рыхлением составил 23,8 ц/га, тогда как на необработанных — всего 5,44 ц/га (Хартвиг, неопубликованные данные). На почвах со сцементированным горизонтом глубокая вспашка увеличивала поглощение воды, усиливала рост корней, снижала отрицательное действие засухи и улучшала травостой хлопка.

На глинистой почве типа Шарки глубокая вспашка не давала преимуществ [71]. Гоббс с сотр. [84], работавшие в Канзасе, показали, что глубокая вспашка (от 15 до 60 см) безотвальными орудиями (чизельными плугами) на почвах с включениями, ограничивающими применение обычных орудий, очень редко увеличивала урожай настолько, чтобы это могло окупить стоимость проведенной работы.

## ШИРИНА МЕЖДУРЯДЬЯ И НОРМА ВЫСЕВА

### Ширина междурядья

Ширина междурядья, которая оказывает большое влияние на урожай, зависит от продолжительности вегетационного периода сорта сои, характера его роста и плодородия почвы. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что наибольшие урожаи можно получить, уменьшая ширину междурядья по сравнению с обычными 90—100 см по мере укорачивания вегетационного периода. Однако, когда при ширине междурядий от 90 до 100 см получают урожай от 23,8 до 27,2 ц/га, увеличение урожая от сужения междурядий наблюдается редко<sup>1</sup>. Если для борьбы с сорняками необходима культивация после появления всходов сои, то совершенно очевидно, что ширину междурядий нельзя сделать меньше 70—75 см<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Вряд ли это относится к очень скороспелым сортам с небольшой вегетативной массой. — *Прим. ред.*

<sup>2</sup> При соответствующих типах машин междурядья для скороспелых могут быть уже. — *Прим. ред.*

В том случае, если гербициды для предпосевной обработки дают удовлетворительные результаты, увеличение урожая за счет более узких междурядий должно перекрыть затраты на дополнительный расход химикатов. Дело в том, что при слишком узких для культивации междурядьях обычно применяется разбросное внесение гербицидов, в то время как при ширине междурядий от 90 до 100 см их можно вносить полосой всего в 30 см ширины. Поэтому в первом случае стоимость химикатов увеличивается, по крайней мере, втрое.

В Миннесоте и Иллинойсе урожай при междурядьях от 45 до 60 см оказался на 15% выше, чем при междурядьях 90—100 см [119, 154]. В Манитобе приросты урожая при узких междурядьях были так малы, что оказалось более выгодным использовать такую их ширину, которая создавала бы возможность для механической борьбы с сорняками с применением соответствующего инвентаря (Стефансон, персональное сообщение). В юго-восточном Канзасе при междурядьях 52,5 см был получен более высокий урожай, чем при их ширине в 105 см.

В первом случае наилучшей оказалась норма высева 85 кг на 1 га, во втором — 51 кг на 1 га (Петерсон, персональное сообщение).

В Виргинии, Северной Каролине, Миссисипи и на западе Флориды сужение междурядий не приводило к увеличению урожая семян [76, 181]. В Арканзасе, где урожай семян обычно ниже, чем в других местах, наблюдалось его увеличение в некоторых условиях при ширине междурядий, меньшей обычных 90—100 см [183]. Данные, полученные из восточных прибрежных районов Делавара и Мэриленда, оказались довольно разноречивыми.

### Норма высева

Результаты исследований по определению наиболее эффективных норм высева в рядке в общем совпадают для всех производственных районов. Нормы высева от 20 до 40 семян на 1 метр обычно дают наиболее удовлетворительные результаты, причем в большинстве штатов рекомендуется высевать примерно 40 семян на 1 метр. Эта повышенная норма высева рекомендована главным образом, чтобы улучшить условия для борьбы растений с сорняками в начале вегетации, причем при ее определе-

нии нужно учитывать отрицательное влияние загущенных посевов на развитие самых нижних бобов. Поскольку сорта различаются размерами семян, фермеры обычно выражают нормы высева в количестве семян на 1 м, а не в центнерах на 1 га.

В течение 1950—1955 гг. на западе Флориды проводились исследования по изучению норм высева сорта Огден. Небольшие разницы в урожае были получены при увеличении нормы высева от 34 до 102 кг/га, однако при ее дальнейшем повышении от 153 до 170 кг/га урожай снижался [183]. Правда, в Индиане в тех случаях, когда расстояние между растениями в рядках было равно 5—7,5 см, это приводило к некоторому приросту урожая по сравнению с посевами, где промежутки между растениями составляли 2,5 или 10 см. При сокращении интервала между растениями в рядке до 2,5 см наблюдалось большее полегание и несколько более позднее созревание, чем это имело место у растений в разреженных посевах [158].

В Северной Каролине при посеве 20—40 растений на 1 метр обычно получали более высокие урожаи, чем при более разреженном. Вместе с тем в густых посевах (40 растений на 1 м) растения больше полегали, чем в посевах разреженных (20 растений на 1 м). В Миссисипи при посеве 20, 30, 40, 60 и 70 семян на погонный метр разница в урожае была небольшой и нехарактерной. При норме высева 20 семян на 1 м требовалось больше времени для полного затенения поверхности почвы в рядке. Норма от 30 до 40 семян на 1 м обеспечивала прекрасное раннее развитие растений при незначительном полегании [76].

Редкие пропуски в одном рядке при полном травостое мало влияют на общий урожай. Как показал Кавинесс [34], пропуск длиной в 60 см в 4,8-метровом рядке приводит к очень небольшому и статистически незначительному снижению урожая.

При пропуске 1,2 м наблюдалось едва заметное снижение, а при пропуске 1,8 м получали урожай, составлявший 95% от урожая в контроле. Аналогичные результаты были получены в Огайо (Сабо, персональное сообщение) и в Иллинойсе (Бернард и Картер, неопубликованные данные).

## ОДНОВРЕМЕННОЕ ВОЗДЕЛЫВАНИЕ ДВУХ КУЛЬТУР

### Посев сои после озимых зерновых культур

Вегетационные периоды у озимых зерновых культур и у сои таковы, что во многих районах две таких культуры могут выращиваться в один и тот же год при почти полном сборе каждой. Одно из необходимых для этого условий состоит в том, чтобы как можно быстрее убрать одну культуру и сразу же после этого посеять другую. Исследования в Стоунвилле (Миссисипи) показывают, что при посеве сои после овса в середине июня ее урожай приблизительно на 10% ниже, чем при аналогичном посеве без предшественников.

В условиях Стоунвилля 15 октября является наилучшим сроком посева овса, который созревает в этом случае между 25 мая и 15 июня.

Одной из трудностей в уплотненной культуре сои является своевременный ее посев после уборки зерновых культур, с тем чтобы не допустить большой потери почвенной влаги. Посевы на глинистой почве в районе дельты Миссисипи давали наилучшие результаты, когда солому от злаков выжигали и сою сеяли сразу, без какой-либо предпосевной подготовки почвы, используя сеялки, снабженные двухдисковыми сошниками. Удовлетворительные травостой были получены также при посеве семян сои сквозь слой измельченной соломы, однако пожнивные остатки затрудняют проведение культивации. С другой стороны, при сжигании соломы уничтожаются проростки сорняков.

Рядом авторов [21, 63, 124] хорошие результаты в районе прибрежной равнины получены при посеве сои после зерновых культур с использованием сеялки листерного типа и без предварительной предпосевной подготовки почвы. При культивации почва, вывернутая листером из борозды, попадает обратно в рядки. Подобный метод лучше всего оправдывает себя на песчаных почвах в районах с умеренным количеством дождей.

В некоторых районах оказалось более выгодным при посеве сои после овса использовать овес на силос. Этот прием позволяет раньше посеять сою и в значительной мере избежать трудностей, связанных с соломой остающейся от предыдущей культуры.

## Посев сои после гороха

В северных районах, где горох выращивают для консервирования или замораживания, его урожай убирают в конце июня или в начале июля и после гороха высевают сою. В этом случае при уборке гороха с поля удаляется вся надземная часть растения. Результаты, полученные в Миннесоте и Висконсине, показывают, что при посеве сои после гороха можно получить урожай от 6,8 до 10,2 ц/га (Лэмберт и Тори, персональное сообщение).

### СПЕЦИАЛЬНЫЕ СПОСОБЫ ПОСЕВА

Многие фермеры, занятые выращиванием сои, придерживаются мнения, что с данной земельной площади можно получить больший урожай, если в междурядьях одной культуры выращивать другую, отличающуюся от первой по своим потребностям. Они полагают, что при совместном посеве сои и кукурузы таким способом каждая из них дает 75% от полного урожая. Таким образом, общий урожай с единицы площади получается на 50% больше, чем при раздельном выращивании этих двух культур (179). Это было проверено в Северной Каролине, Огайо, Иллинойсе и Айове, где применяли чередующиеся рядки, рядки, соединенные по два, и другие схемы уплотненного посева. Хотя в ряде случаев такие посевы давали небольшое увеличение валовой продукции, увеличение расходов на возделывание, по-видимому, не окупается приростом урожая.

Во многих старых районах возделывания сою сеяли методом уплотненного посева в рядке с кукурузой. В одних случаях кукурузу убирали, а ее пожнивные остатки и сою использовали для выпаса домашнего скота. В других случаях сою выращивали только с целью обогатить почву азотом для следующей культуры. По мере увеличения доз удобрений под кукурузу на юго-востоке, и увеличения популяции растений развитие сои в совместных посевах все более подавлялось. Данные, полученные в Северной Каролине, указывают на отсутствие различий между урожаями кукурузы при выращивании ее отдельно и совместно с соей. Надо учесть при этом, что на сое, посеянной в междурядьях кукурузы, не образовывалось семян.

Проведены опыты по выявлению возможности посева двух сортов сои с различными сроками созревания

или разным характером роста в чередующихся или в спаренных чередующихся рядках. В Миссисипи уплотненная посадка сортов Джексон и Ли, которые различаются по высоте на 30—37,5 см, а по срокам созревания на 12 дней, давала урожай, равный среднему урожаю этих сортов, выращенных поодиночке (Хартвиг, неопубликованные данные). Пендлтон (персональное сообщение) не обнаружил увеличения урожая в Иллинойсе от дополнительной посадки раннего сорта (во время последней культивации) в середине рядков поздносозревающего сорта.

Казалось целесообразным проверить, не поможет ли закладка рядка в направлении с севера на юг обеспечить растения сои большим количеством света и таким образом увеличить урожай сои. Результаты, полученные в Виннипеге, Манитобе и Урбане (Иллинойс), показали, что направление рядка никак не влияет на урожай (Стефансон, Пендлтон, персональное сообщение).

#### ТИПЫ МАШИН, ИСПОЛЪЗУЕМЫХ ПРИ ВОЗДЕЛЫВАНИИ СОИ

Сою можно высевать с помощью сеялок, предназначенных для посева пропашных культур, или зерновой рядовой сеялкой, у которой весь высевающий аппарат закрыт, за исключением сошников, необходимых для рядового посева. Рядовая сеялка с прикатывающими катками обеспечивает более равномерную глубину и лучшую заделку семян. На некоторых тяжелых глинистых почвах верхний слой быстро высыхает в процессе пред-

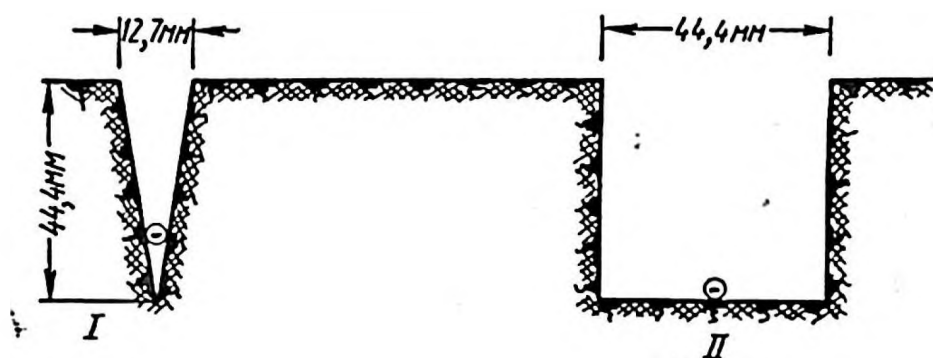


Рис. 7. Поперечный разрез семенных бороздок, полученных с помощью двухдискового сошника (I) и килевидного сошника (II); двухдисковый сошник позволяет заделывать семена с минимальным разрушением структуры почвы (Информационный бюллетень сельскохозяйственной опытной станции университета штата Миссисипи № 576, март 1958 г.).

посевной обработки. Было показано, что на таких почвах очень полезно применять сеялку с двухдисковыми сошниками, благодаря которым семя перемещается из сухого рыхлого слоя во влажную почву, т. е. условия, благоприятные для быстрого прорастания (рис. 7).

При узких междурядьях необходимо применять культиваторы, приспособленные к меньшей ширине междурядий.

Очень эффективным средством борьбы с сорняками в начале вегетационного периода является ротационная мотыга [122]. Для более поздней культивации используют обычный инвентарь, применяемый для пропашных культур.

## **ТИПЫ СЕВООБОРОТА И МЕРЫ БОРЬБЫ С ЭРОЗИЕЙ ПОЧВ**

### **ВЛИЯНИЕ СЕВООБОРОТА НА УРОЖАЙ СОИ**

Соя может быть с выгодой использована во многих севооборотах, однако какой-либо единой, стандартной схемы севооборота, пригодной для всех фермерских хозяйств, предложить нельзя. В зависимости от способа использования эту культуру можно рассматривать либо как улучшающую почву, либо как истощающую ее. Сирс [173] установил, что там, где зеленую сою запахивают, она оставляет в почве около 102 кг азота на 1 га; там, где ее убирают для получения зерна, а пожнивные остатки запахивают, эта величина составляет около 18 кг на 1 га. В тех случаях, когда урожай сои убирали комбайном, а пожнивные остатки сжигали, наблюдались потери азота, равные 3,4 кг на 1 га. Сирс рассчитал также, что в одинаковых условиях кукуруза, овес и пшеница обычно выносят из почвы 45, 36 и 29,5 кг азота с 1 га соответственно; однако его расчеты были сделаны для сравнительно низкого (27,2 ц/га) урожая кукурузы. В типичных севооборотах для районов Среднего Запада предусматривают обычно, что при чередовании культур соя следует за кукурузой, поскольку кукуруза может эффективно использовать азот, оставленный при заделке плугом корней и пожнивных остатков мелкосеменных травянистых бобовых, в то время как соя при наличии хорошо развитых клубеньков не обнаруживает заметного пре-

имущества при выращивании на фоне с высоким содержанием азота.

В Стоунвилле (Миссисипи), где проводили эффективную борьбу с сорняками, урожаи сои при непрерывном возделывании были близки к урожаям, получаемым в двух- или трехлетних ротациях с хлопчатником. Ценность сои в севообороте объясняется не только возвратом в почву азота, как это предполагает Понд [157]. Как культура, используемая в севообороте, она имеет и другие достоинства: 1) требует для своей обработки небольших затрат труда; 2) не требует какого-либо серьезного ухода в критические периоды; 3) ее можно высевать позднее других сельскохозяйственных культур с достаточной уверенностью в том, что она успеет созреть (что особенно важно при дождливой весне); 4) как пропашная культура облегчает борьбу с сорняками; 5) лучше переносит засуху, чем ряд других культур; 6) отрицательное влияние весенней вспашки (в зонах, где распространена зяблевая пахота) на сою сказывается меньше, чем на других культурах; 7) улучшает физическое состояние почвы.

Чередование культур, при котором соя повторяется не чаще одного раза в 3 или 4 года, помогает бороться с некоторыми болезнями, такими как бурая стеблевая гниль. Там, где соевая цистообразующая нематода представляет серьезные трудности для выращивания сои, удается получить почти нормальный урожай сои при двухгодичном севообороте, если ее предшественником являлась устойчивая к нематоды культура (Эпс, персональное сообщение).

### СОЯ КАК ПРЕДШЕСТВЕННИК В СЕВОБОРОТЕ

Соя улучшает физическое состояние почвы, т. к. затеняет междурядья и предохраняет почву от вымывания дождями. Деятельность корней и бактерий способствует рыхлению почвенной массы и делает ее более проницаемой для влаги и корней последующей сельскохозяйственной культуры.

Соя оставляет тяжелые плотные почвы в значительно лучшем физическом состоянии, чем кукуруза и другие зерновые культуры [30].

Если судить по урожайности, то соя как культура меньше снижает плодородие почвы, чем кукуруза [188].

Результаты исследований, проведенных в Миннесоте, показали, что урожай кукурузы, посеянной после сои, оказывается выше, чем при посеве по овсу. Эту разницу в урожае приписывают в основном большему количеству остаточного азота в почве после выращивания сои [171].

### ВЛИЯНИЕ НА СОРНЯКИ

Бессменное длительное выращивание одной и той же культуры приводит к появлению популяции сорняков определенных видов. Одной из мер борьбы с сорняками является использование севооборота, включающего в себя культуры с различным характером роста и различной агротехникой. Поэтому наиболее эффективный подход к проблеме борьбы с сорняками состоит в том, чтобы рассматривать ее в связи с полным севооборотом и использовать наилучшие агротехнические приемы для каждой культуры. С появлением гербицидов избирательного действия лучшим средством уничтожения сорняков многих сельскохозяйственных культур становится химическая борьба. Наибольший эффект можно получить, используя в севообороте различные гербициды, которые следует применять с учетом устойчивости к ним используемых в севообороте культур [175].

### ОСТАТКИ ГЕРБИЦИДОВ В ПОЧВЕ

При борьбе с сорняками химическим способом должно внимание необходимо уделить проблеме сохранения остатков химикатов в почве. В последние годы появилось много новых гербицидов для борьбы с сорняками хлопка и кукурузы. Некоторые из них долго сохраняются в почве и оказывают действие на сорняки на протяжении всего вегетационного периода. К сожалению, в некоторые годы при определенных дозах и определенных условиях среды эти остатки переносят зиму и в следующем году отрицательно влияют на урожай сои.

В большинстве случаев гербициды используют в таких дозах, в которых они эффективно уничтожают сорняки.

Однако в юдни годы их сохраняется в почве больше, чем в другие, что в первую очередь связано со скоростью распада этих веществ в почве. В настоящее время широко используют гербициды, которые, долго сохраняясь в

почве, могут вызывать повреждение сои. К ним относятся диурон, применяемый на хлопке, и симазин или ран-докс-Т — на кукурузе.

## БОРЬБА С ЭРОЗИЕЙ ПОЧВ

Соя оказывает рыхлящее, аэрирующее воздействие на почву, оставляя ее поверхность пористой и удобной для посева других культур.

Согласно Браунингу и сотр. [27], рыхлое состояние почвы после культуры сои объясняется тремя факторами. Первый из них — защита поверхности почвы самими растениями сои в результате затенения. Если количество дождей ограничено вплоть до того момента, когда листья развивается настолько, что может прикрыть поверхность почвы, то на протяжении всего вегетационного периода почва под соей будет оставаться рыхлой. Вторым фактором является дренажный эффект корней сои в течение июля и августа, когда количество дождей часто недостаточно, а транспирация велика. Корневая система сои не так обширна, как у кукурузы, поэтому она оказывает сильное обезвоживающее действие на отдельные участки почвы, снижая содержание влаги в них до низкого уровня. Такое обезвоживание приводит к разрыхлению почвы. Поскольку эта зона находится в верхнем горизонте почвы, она может вновь увлажняться за счет ливней, а затем высушиваться, и так может происходить несколько раз за вегетационный период. Это явление оказывает на почву такое же воздействие, как замораживание и оттаивание. Третьим фактором является агрегация почвы в результате разложения корней, надземной части растений и клубеньков. Заделка в почву корней и клубеньков сои увеличивает количество крупных агрегатов.

Опыты в Айове, Миссисипи и Иллинойсе показали, что если соя занимает в севообороте то же самое место, что и кукуруза, то почва под соей не больше подвержена эрозии, чем под кукурузой. Соя вызывает меньшую эрозию, чем кукуруза, если в севообороте она следует за травами. Потери почвы от второго года возделывания кукурузы были большими, поскольку структура почвы, образовавшаяся в результате использования трав в севообороте, в основном была разрушена после первого года возделывания кукурузы. На пылеватом суглинке Мар-

*Почвенная эрозия от кукурузы и сои при различных способах обработки почвы (пылеватый суглинок Маршалла. Опытная станция по охране почвы, Кларинда, Айова, 1944—1947 гг.)*

| Способ обработки почвы                           | Почвенные потери, т/га                                  |                                          |
|--------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|------------------------------------------|
|                                                  | при движении с.-х. орудий по склону в двух направлениях | при движении с.-х. орудий поперек склона |
| Листерный посев кукурузы с междурядьями 100 см   | 19,8                                                    | 3,6                                      |
| Листерный посев сои с междурядьями 100 см        | 7,9                                                     | 2,7                                      |
| Поверхностный посев сои с междурядьями 100 см    | 9,0                                                     | 5,0                                      |
| Посев сои рядовой сеялкой с междурядьями 17,5 см | 3,6                                                     | 2,9                                      |

шалла при сопоставимых условиях ухудшение почвы после сои было меньшим, чем после кукурузы (табл. 16). На основании этих факторов Браунинг [26] делает вывод, что распространенный взгляд на сою как на культуру, вызывающую большую эрозию, чем кукуруза, не оправдан.

## БОРЬБА С СОРНЯКАМИ

Сорняки представляют собой главное препятствие для успешного производства сои. При умеренном засорении посева сои джонсоновой травой урожай этой культуры в Арканзасе снизился на 10,2 ц/га [36]. По наблюдениям, проведенным в Миссисипи (Хартвиг, неопубликованные данные), снижение урожая сои в результате засорения белой лебедой составляло 50% и при засорении ипомеей — 40%. Средний урожай трех лет в Иллинойсе был снижен в результате засорения посевов сои гигантским лисохвостом. В присутствии 20 растений лисохвоста на 1 м рядка это снижение составляло 10%, а когда число сорняков достигало 170 на 1 м рядка, урожай снижался на 28%. По крайней мере половина всех затрат труда, связанных с обработкой посевов сои, вызвана необходимостью борьбы с сорняками [175]. Помимо снижения урожая сои в результате засорения сорняками, семена некоторых растений, например кроталарии, токсичны для скота и птицы. Поэтому присутствие даже

небольшого количества семян кроталарии требует очистки семян сои перед использованием их в пищу или на корм.

### **ВЛИЯНИЕ ВРЕМЕНИ ПОСЕВА НА РОСТ РАСТЕНИЙ И БОРЬБУ С СОРНЯКАМИ**

Исследования, проведенные в Стоунвилле (Миссисипи), показали, что при посеве сои между 1 мая и 20 июня, т. е. когда почва уже достаточно прогрелась, всходы появлялись на 5—7-й день. Если посев производили 10 апреля, для появления проростков требовалось 12—14 дней [75].

Аналогичные результаты получены в Японии в условиях соответствующей географической широты [139]. Опыты, проведенные в Стоунвилле, показали, что при посеве в мае и июне всходы появляются раньше, а растения растут значительно быстрее, чем при раннем посеве (рис. 3).

Сочетание быстрого появления всходов и быстрого роста приводит к более раннему затенению почвы. Установлено, что в этих условиях хуже развиваются сорняки. Кроме того, поздний посев позволяет провести несколько поверхностных предпосевных культиваций и уничтожить многие семена сорняков в верхнем слое почвы.

В Миссисипи почвенные условия обычно благоприятны для прорастания семян сорняков в течение 6—8-недельного периода, если посев сои задерживается до середины мая.

Хотя предпосевная поверхностная обработка почвы в условиях Миссисипи помогает борьбе с сорняками, опыт, поставленный при более коротком вегетационном периоде в Сан-Пауло (Миннесота), показал, что рыхление вспаханной почвы до того, как начинается предпосевная подготовка почвы под сою, не дает никаких положительных результатов в борьбе с несколькими видами однолетних сорняков [165].

Согласно данным, полученным в Иллинойсе, семена лисохвоста начинают прорастать с середины апреля и прорастают в течение целого месяца. Поэтому посев после 15 мая позволяет уничтожить многие проростки лисохвоста и в значительной степени решить проблему борьбы с этим сорняком.

## МЕТОДЫ КУЛЬТИВАЦИИ

Опыты в Айове показали, что рыхление почвы ротационной мотыгой в момент, когда сорняки проросли, но их всходы еще не появились на поверхности почвы, и аналогичная повторная однократная или двукратная (с пятидневными интервалами) обработки снижают засоренность посева на 70—80%, а число растений сои — примерно на 10%. Запаздывание с рыхлением до появления всходов сорняков снижает эффективность ротационного мотыжения [122]. Пробст и Люткемайер [160] полагают, что две ротационные обработки почвы (на 16-й и 22-й день после посева) в сочетании с двумя культивациями (на 27 и 39-й день после посева) вполне достаточны для борьбы с сорняками сои в условиях Индианы.

## ХИМИЧЕСКАЯ БОРЬБА С СОРНЯКАМИ

### Гербициды для предвсходовой обработки

На сое было испытано большое число химических препаратов, однако лишь немногие из них успешно уничтожали сорняки, не принося вреда растениям сои. В различных районах в той или иной степени используются СІРС [изопропил-N-(3-хлорфенил)-карбамат], DNBP (O-фторбутил-4,6-динитрофенол), РСР (пентахлорфенол), CDAА (2-хлор-N, N-диаллилацетамид), и NPA (N-1-нафтилфталамовая кислота).

СІРС в ходе некоторых испытаний показал себя с хорошей стороны, но результаты его применения не всегда положительны, поскольку при дозах, безопасных для сои, СІРС неспособен уничтожать широколистные сорняки. DNBP перспективен на некоторых типах почв, но, как правило, недостаточно эффективен на тяжелых почвах. Летучесть химикатов может приводить к повреждению проростков сои. РСР и NPA не всегда дают хорошие результаты, CDAА, по-видимому, не эффективнее их (Мак-Уортер, персональное сообщение). Одним из наиболее перспективных для сои химикатов является, по-видимому, амибен (3-амино-2,5-дихлорбензойная кислота).

В Огайо внесение DNBP в количестве от 5,67 до 11,34 кг/га давало хорошие результаты в течение четырехлетнего периода. Было отмечено повреждение сои, но оно не приводило к снижению урожая [207].

Как показывают данные Нейка и др. [43], полученные в Иллинойсе, однолетние травы успешно уничтожает рандокс. Это вещество довольно хорошо растворимо и поэтому лучшие результаты обычно дает в сезоны с ограниченным количеством осадков. Эти же авторы считают одним из наиболее перспективных препаратов амибен. Резюмируя данные о химической борьбе с сорняками в Иллинойсе в 1961 г., удалось установить, что 54 % фермеров, использовавших амибен, считают его перспективным для борьбы с сорняками, тогда как NPA положительно расценен только в 13 % случаев.

### Гербициды для послевсходовой обработки

Одни фермеры сообщают о хороших результатах при использовании 2,4-D для удаления из посевов сои широколистных сорняков, в то время как другие считают это вещество слишком опасным. Опыты в Огайо показали, что в кукурузном поясе по существу нет сколько-нибудь распространенных сорняков, которые были бы более чувствительными к 2,4-D, чем соя [207]. В этих опытах на трех фазах роста от первых двух настоящих листьев до первых цветков применяли дозы гербицида от 23,6 до 567 г/га.

Слайф [178] указывает, что для уничтожения широколистных сорняков 2,4-D можно вносить в посевы сои, когда растения достигнут от 10 до 20 см высоты. Предполагается, что в дозе около 70 г/га этот препарат уничтожает дурнишник, амброзию трехнадрезную и аксирис. Такое применение 2,4-D допускается только в тех районах, где сорняки представляют серьезную проблему.

Гербицид 4 (2,4-DB) имеет то важное преимущество, что он менее токсичен для сои, чем 2,4-D, но так же, как и последний, убивает некоторые широколистные сорняки.

Предварительные данные, полученные из Миссисипи [126], показывают, что для удаления молодых сорняков из посева сои можно использовать смесь из 118,8 г диурина и 712,5 г сурфактанта.

Сурфактант значительно повышает активность диурина в отношении сорняков. Это дает возможность использовать такую слабую концентрацию гербицида, которая не может повредить сое.

## КАЧЕСТВО СЕМЯН И ИХ ОБРАБОТКА

### ФАКТОРЫ, УХУДШАЮЩИЕ КАЧЕСТВО СЕМЯН И ИХ ВСХОЖЕСТЬ

Качество семян сои зависит от сорта и от условий развития семян, а также от условий, в которых происходила их уборка и хранение. Сорта должны быть устойчивыми к осенней неблагоприятной погоде, которая так часто наблюдается во время уборки. Одной из целей, которые преследуют при улучшении сорта, является отбор на хорошее качество семян и их устойчивость к неблагоприятным погодным условиям. Большинство рекомендованных сортов при выращивании их в районе адаптации дают семена хорошего качества.

Плохая погода во время созревания, длительные заморозки, когда бобы еще зеленые, или повышенная влажность в период полного созревания бобов могут вызывать повреждение и ухудшение качества семян [97, 137]. Сильная засуха может задержать развитие семян, что приводит к образованию зеленых семян и масла, дающего большие потери при рафинировании [33, 90].

Грубая обработка при обмолоте или очистке, особенно при низкой влажности семян, вызывает значительные внешние и внутренние повреждения, хотя последние нельзя обнаружить до тех пор, пока семена не проросли [41, 99, 133].

Время от времени в образцах семян попадаются твердые семена, которые неспособны поглощать влагу в течение нескольких часов при намачивании в воде или при помещении в растильню. Однако они обычно не имеют большого значения. Болезни сои, особенно некроз бобов и стеблей, ложномучнистая роса, кольцевая пятнистость и багряная пятнистость, могут снижать качество семян или их всхожесть. Сравнение роста нормальных и больных проростков при испытании семян на всхожесть показывает, что нормальные проростки дают наиболее сильные растения. Загнивание семядолей является серьезным повреждением, и при определении процента прорастания можно учитывать только проростки со здоровыми или очень слабо поврежденными семядолями [5].

Лабораторные данные, полученные в Айове при испытании семян на всхожесть, хорошо коррелировали с результатами полевых испытаний. Проращивание семян в песке в вегетационном домике дало более низкие пока-

затели, по-видимому, из-за наличия в песке большого количества грибков, вызывающих загнивание семян [176]. Семена с низкой энергией прорастания больше повреждаются при неблагоприятных полевых условиях, чем семена с высокой энергией прорастания (Грабе, персональное сообщение). В песке соя быстрее всего прорастает при 30°C и 15%-ной влажности песка [45]. Методы определения жизнеспособности семян имеют значение и в торговле семенами [186].

## ОБРАБОТКА СЕМЯН

Обработка семян каким-либо фунгицидом не рекомендуется в качестве общего агротехнического приема, если посев производится семенами с высокой всхожестью. Густота посева может увеличиться в результате обработки, если посев проводят семенами со всхожестью 85% или ниже, хотя использование фунгицидов редко ведет к увеличению урожая [37, 104]. Повышение густоты стояния в результате обработки семян дает сое преимущество в борьбе с сорняками. Исследования Говарда У. Джонсона и сотр. [104] показали, что семена с одинаковой эффективностью можно обрабатывать в любой промежуток времени между уборкой урожая и посевом. Наиболее удобное время — это, по-видимому, момент очистки. Доказано, что наиболее пригодны для обработки семян сои арасан, каптан и спергон. Перед тем как подвергнуть обработке какую-либо партию семян, необходимо определить всхожесть в присутствии фунгицида и без него, чтобы определить степень воздействия фунгицида на каждую партию семян.

## ПОТРЕБНОСТИ В ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВАХ

Как растение, способное к образованию клубеньков, соя не так отзывчива на внесение азотного удобрения, как небобовые культуры, и вследствие этого она приобрела репутацию растения, не реагирующего на прямое внесение удобрений, что, однако, не подтверждается фактами. Чтобы лучше понять своеобразие реакции сои на питательные вещества в сравнении с кукурузой, общую энергию, заключенную в белково-масличном семени сои, сравнивали с энергией в основном углеводного семени

кукурузы [93]. Эти исследования показали, что при расчете общей энергии на гектар урожай сои в 3024 кг эквивалентен урожаю кукурузы в 6272 кг/га.

### ПОТРЕБНОСТЬ РАСТЕНИЙ СОИ В АЗОТЕ И ОБРАЗОВАНИЕ КЛУБЕНЬКОВ

Корни сои могут в основном удовлетворить потребность растения в азоте за счет клубеньков (при нормальном их образовании) в результате фиксации клубеньками атмосферного азота. Вайс [201] сделал детальный обзор литературы по данному вопросу, указывая на исключительную важность процесса образования клубеньков для урожая семян и их состава.

#### Эффективность клубеньков как источника азота

Уильямс и Линч [209] сообщили о существовании мутантного штамма, который не образует клубеньков при инокуляции растений клубеньковыми бактериями *Rhizobium japonicum*. Эта мутация, обусловленная одним рецессивным геном, была передана в результате скрещивания ряду близкородственных линий, образующих и не образующих клубеньки и имеющих различные периоды вегетации. Обладающие этим свойством мутанты являются прекрасным средством изучения проблем азотного питания.

Наилучшими по изучению эффективности клубеньков в отношении снабжения растений сои азотом являются, по-видимому, опыты с использованием одной из этих пар близкородственных линий, различающихся по способности к образованию клубеньков. Чтобы снизить количество доступного азота, в Эймсе (Айова) перед посевом в почву вносили 50 т измельченных кукурузных кочерыжек на 1 га. В этих условиях растения сои с хорошо развитыми клубеньками давали на низком фоне азота урожай 27,9 ц/га, а при внесении 680 кг азота на 1 га — 29,26 ц/га. Линия сои, не образующая клубеньков, давала без азота урожай 10,9 ц/га, а при внесении 680 кг азота на 1 га — 27,9 ц/га. Прибавку урожая, составляющую 17 ц/га у растений сои, образующих клубеньки, в условиях, когда азот не вносили в почву, приписывали активности клубеньков. Согласно расчетам, эти 17 ц семян содержали 43,55 кг азота (Уэбер, персональное сообще-

ние). В аналогичном исследовании, проведенном на глинистой почве Шарки в Стоунвилле (Миссисипи), растения сои, образующие клубеньки, давали урожай 28,6 ц/га при содержании белка в семени, равном 41%, тогда как урожай растений, не способных к образованию клубеньков, составлял 9,5 ц/га при содержании белка, равном всего 28%.

Семена сои, образующей клубеньки, содержали на каждый гектар на 127 кг больше азота, чем семена сои, не способной к их образованию. Другие линии сои на тех же площадях давали урожай семян по 40,8 ц/га, что составляло 218,7 кг азота на 1 га (т. е. больше, чем у линии сои, лишенной клубеньков, на 181,4 кг/га).

По-видимому, при низком содержании в почве усвояемого азота клубеньки могут фиксировать его в количестве, достаточном для получения урожая в 40,8 ц/га с уровнем фиксированного азота, примерно равным 181,4 кг/га. На почвах с большим содержанием усвояемого азота количество азота, связанного в процессе фиксации, должно быть небольшим.

Еще в 1900 г. было отмечено, что клубеньки бобовых, инокулированных некоторыми чистыми культурами, оказывались более активными, чем клубеньки, образованные растениями уже в почве [53]. Одни штаммы бактерий более эффективны, чем другие в фиксации азота; одни более энергичны в корнях, снабженных клубеньками, тогда как другие более активны в почве. Минз с сотр. [127], используя вызывающий хлороз штамм *Rhizobium japonicum* и смешивая его в разных соотношениях с другими штаммами, нашли, что присутствие этого штамма в количестве всего 1,1% в смеси с другим штаммом вызывает у некоторых сортов сои образование 85% клубеньков. Каждый образовавшийся клубенок почти без исключения содержал только один бактериальный штамм. Вызывающий хлороз штамм был найден в дельте Миссисипи. Он оказывался эффективным для растений сорта Ли, у которых в шестинедельном возрасте вызывает типичные симптомы хлороза [40]. Эти симптомы проявляются в течение короткого периода, и на листьях, появляющихся позднее, по-видимому, отсутствуют. Полевые наблюдения показывают, что этот бактериальный штамм довольно эффективен в отношении фиксации азота, хотя в течение недели или двух симптомы хлороза могут вызывать тревогу у фермеров.

## Методы инокуляции

Общепринятый метод заражения семян заключается в нанесении бактерий, адсорбированных слаборазложившимся торфом, на слегка увлажненные семена. Иногда семена обрабатывают болтушкой инокулята в воде. Количество инокулированных семян обычно определяется их количеством, которое можно посеять, до того как семенная оболочка полностью высохнет. Результаты ряда опытов показали, что на влажном семени удерживается до 83% инокулята, в то время как на сухом всего 8% [39]. Недавние опыты с дражированием семян сои не дали никаких преимуществ в сравнении с распространенными методами инокуляции.

### Сохранение бактерий в почве

Опыты в Иллинойсе показали, что бактерии хорошо сохраняются в почвах, на которых сою не выращивали в течение 13 лет [123]. Аналогичные результаты были получены в Северной Каролине после 12 лет непрерывного возделывания хлопка. Растения на незараженных заново участках имели хорошо развитые клубеньки и давали урожай, близкий к урожаям на зараженных участках (Хартвиг, неопубликованные данные).

### Влияние обработки семян химикатами на инокуляцию

При некоторых условиях обработка семян органическими фунгицидами — арасаном, каптаном или спергоном — приводит к улучшению травостоя сои. Поскольку *Rhizobium japonicum* присутствует в большинстве почв старых районов производства сои, трудно оценить влияние самой обработки семян. В 1950 г. на вновь расчищенной площади на западе Флориды был проведен посев семенами сорта Роанок, которые в одном варианте опыта обрабатывались арасаном или спергоном, а в другом не подвергались обработке. Оба вещества снижали эффективность инокуляции. Урожай растений из необработанных, но инокулированных семян составил 15 ц/га, а из неинокулированных обработанных — 4,8 ц/га. Из семян, сначала обработанных арасаном или спергоном, а затем инокулированных, получили по 8,8 ц/га (Хартвиг, неопубликованные данные).

## Влияние внесения азота

Внесение азота, как правило, замедляет образование клубеньков у растений из инокулированных семян при посеве их в почву свободную от *Rhizobium japonicum*. Когда в Великой долине (Калифорния) в почву, лишенную клубеньковых бактерий, вносили 113,4 кг азота на 1 га, клубеньки у растений развивались плохо. Эти растения давали урожай семян от 4,1 до 10,9 ц/га с содержанием белка в расчете на сухой вес от 27 до 34%. Если во время посева азот не вносили, наблюдалось весьма хорошее развитие клубеньков, а урожай составлял от 23,8 до 27,2 ц/га при высоком содержании белка в семени (Абель, персональное сообщение).

Обширные полевые испытания, проведенные в Арканзасе, где в факториальном опыте азот вносили вместе с фосфором и калием, показали отсутствие сколько-нибудь значительной реакции сои на внесение азотного удобрения на разных стадиях развития растения [74]. Эти результаты типичны для многих исследований, указывающих на отсутствие более или менее заметной эффективности азотного удобрения в отношении растений сои с хорошо развитыми клубеньками.

## ИЗВЕСТКОВАНИЕ ПОЧВЫ И ВЕЛИЧИНА pH

### pH и развитие растения

По-видимому, нет сомнений в том, что pH от 6 до 6,5 наиболее благоприятен для развития сои [180]. В Северной Каролине, в условиях, когда величина pH почвы составляла 4,2 и азотфиксирующие бактерии не могли функционировать активно, было отмечено значительное увеличение урожая при внесении азотного удобрения. При добавлении извести урожай сои больше был связан со степенью насыщения почвы кальцием, независимо от его источника (кальцита или доломита). На двух почвах  $\text{CaSO}_4$  оказывал вредное воздействие вследствие токсичности для растений сульфатного иона [203]. В другой серии опытов, проведенных в Северной Каролине, от применения только одной извести получали прирост урожая в 2 ц/га, а от применения извести в сочетании с фосфатом и калием — 4,9 ц/га [42]. До известкования величина pH на этих почвах колебалась от 5,1 до 6,0.

На пылеватом суглинке типа Ричтона (Арканзас) с первоначальным значением рН 4,9 после внесения 10 и 20 т доломитного известняка получали значительно больший прирост урожая семян [152].

Было установлено, что в некоторых районах почвы страдают недостатком магния, микроэлемента, необходимого для образования в листьях зеленого пигмента хлорофилла. Для наилучшего роста растений магний и кальций должны быть соответствующим образом сбалансированы в почве. Было показано, что во влажных условиях при поверхностном внесении известь медленно перемещается вниз. Глубокая заделка ее с помощью машин дает относительно небольшие преимущества. Для определенной почвы и климата скорость и глубина конечного эффекта известкования зависят как от внесенного количества извести, так и от прошедшего после этого времени [22].

### Потребности в кальции и магнии

При дополнительном внесении магния в количестве от 85 до 170 кг на 1 га или 5 т доломитного известняка на почве Иллинойса с рН 4,1 и уровнем обменного магния от 68 до 85 кг/га, Кий и Куртц [111] получали повышение урожая как кукурузы, так и сои. Авторы полагают, что уровень обменного почвенного магния, равный 170 кг на 1 га, является достаточным для полевых культур на почвах от умеренной до низкой емкости обменного поглощения. В Северной Каролине на почве с низким содержанием магния Нельсон с сотр. [142] получали прибавку урожая в 2,7 ц/га от внесения 68 кг магния на 1 га.

Обследование, проведенное в южной Алабаме, показало, что большинство полей, которые нужно отнести к малоплодородным, имели рН 4,9 и ниже и величину обменного кальция 226,8 кг/га. Были отмечены почвы с еще более низкими величиной рН (4,4) и уровнем обменного кальция (136,1 кг/га). Многие из этих почв были также бедны магнием. Если почвы с рН 4,8 подвергали известкованию до рН 6,2 и затем вносили соответствующее количество калия, то получали прибавку урожая от 9,53 до 21,2 ц/га [168].

## ФОСФОР

В 10,9 ц соевых бобов содержится примерно 7,3 кг фосфора. Результаты, полученные в Северной Каролине, показывают, что прибавку урожая от внесения фосфора можно было получить, когда содержание в почве усвояемого фосфора оказывалось меньше 45 кг/га (Уэлш, персональное сообщение). Нельсон [141] на почве прибрежной равнины в Северной Каролине получал урожай сои 4,4 ц/га при низком уровне доступного фосфора и 30 ц/га — при внесении фосфора в почву. Кривые отзывчивости, вычерченные Брэем [20], показали, что при наличии в почве 11,2 кг усвояемого фосфора на 1 га урожай сои составят 75% от максимально возможных, а при содержании в почве 34 кг фосфора на 1 га урожай сои будут равны приблизительно 98% от максимальных. Предполагается, что такая отзывчивость на внесение фосфора может иметь место при хорошей обеспеченности растений другими элементами минерального питания. Кривая отзывчивости для сои оказалась почти такой же, как кривая, полученная для кукурузы (рис. 8).

В опытах, проведенных в Огайо, сорт Линкольн выращивали на песчанистых суглинках типа Вустера при уровнях почвенного фосфора 60,1, 34 и 12,5 кг/га. При этом процент общего фосфора, усвоенного растением из удобрения, имел обратную связь с уровнем почвенного фосфора. Когда радиоактивный суперфосфат внесли под почти взрослые растения на богатой фосфором почве, они извлекали из этого удобрения около 25% фосфо-

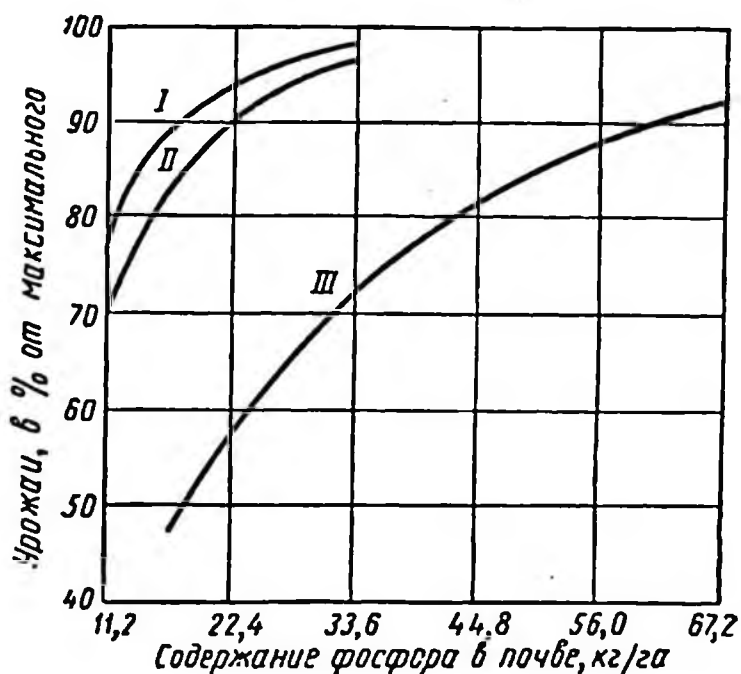


Рис. 8. Соотношение между усвояемым фосфором и величиной урожая сои и других культур (в процентах от максимального урожая) [20]:

I — соя; II — кукуруза; III — пшеница, люцерна, овес, клевер.

ра, а на почве, бедной фосфором,— около 60%. На высоком и среднем уровнях почвенного фосфора общий прирост сухого вещества был соответственно на 38 и 9% выше, чем на низком уровне, хотя урожай семян во всех трех вариантах составлял примерно 36,3 ц/га [28]. На основании этих результатов можно предполагать, что урожай семян в данном случае ограничивали некоторые другие факторы, поскольку в опытах, проведенных в Северной Каролине, на почвах, бедных фосфором, соотношение зерно : солома оставалось довольно постоянным при внесении в почву дополнительного фосфора. Усвояемость всех необходимых элементов, получаемых растениями из почвы, так или иначе снижается вследствие реакций, происходящих в почве. В частности, когда величина рН падает ниже 6,5, фосфор становится менее доступным. Это может являться результатом взаимодействия фосфата с гидратированными окислами железа с образованием основного фосфата [112, 153, 193].

На песчаной культуре удаление магния не замедляло поглощения фосфора, но оказывало значительное влияние на передвижение и конечное распределение фосфора в растении. Это приводило к повышению процентного содержания фосфора в вегетативных частях растений сои и более низкому процентному содержанию в семенах. Таким образом, согласно Уэббу и сотр. [199], магний может выполнять в растении функцию переносчика фосфора.

Отношение фосфор : калий в некоторых случаях может иметь такое же важное значение, как и уровень фосфора. В опытах, проведенных в Айове на тонком опесчанном суглинке Дикинсона с величиной рН 6,6, низким содержанием доступного фосфора и очень низким уровнем усвояемого калия, Миллер с сотр. [130, 131] установили, что более 80% отмеченных отклонений в урожае сои объясняются изменениями в содержании фосфора и калия в некоторых частях растения. Самое значительное увеличение урожая было получено при обильном одновременном внесении фосфора и калия, а наибольшее снижение урожая имело место при обильном внесении одного фосфора. Используемый ими в опыте сорт Харросой чувствителен к высоким дозам фосфора (относительно других элементов) в питательном растворе.

Хауэлл [89] показал увеличение относительного роста сои при увеличении содержания фосфора в питательном растворе от 2 мг/л до 10 мг/л, причем наблюдались за-

метные различия в отзывчивости разных сортов к более широкому диапазону концентраций фосфора; сорт Чиф положительно реагировал на повышение дозы фосфора до 112 мг/л увеличением роста растений, в то время как сорт Линкольн в этих условиях обнаруживал вполне определенные симптомы фосфорного отравления. Хауэлл и Бернارد [93] произвели классификацию товарных сортов сои по их отзывчивости к фосфору. Вайсу [200] удалось смягчить симптомы железистого хлороза, изменив в питательном растворе дозу фосфора. Однако отсутствие эффективности железа в этом случае, по-видимому, не связано непосредственно с токсичностью фосфора, о которой сообщил Хауэлл.

## КАЛИЙ

В 10,9 ц соевых семян содержится примерно 22,7 кг калия. Данные, полученные в Северной Каролине, позволяют предположить, что положительный эффект от внесения калия может иметь место, если содержание усвояемого калия в почве меньше 85 кг/га (Уэлч, персональное сообщение). На основании кривых отзывчивости Брэя [20] можно рассчитать, что при содержании калия в почве, равном 57 кг/га, урожай сои будет равен примерно 50% от максимального, а при наличии в почве 226,7 кг калия на 1 га урожай составит уже 97% от максимального (рис. 9). Как и в случае фосфора, кривая отзывчивости растения на внесение калия для сои очень близка к аналогичной кривой для кукурузы. На богатом фосфором, но бедном калием песчанистом суглинке типа Кальмиа в Алабаме средний за пять лет прирост урожая от внесения 56,7 кг калия на 1 га составлял 50% [168]. В опы-

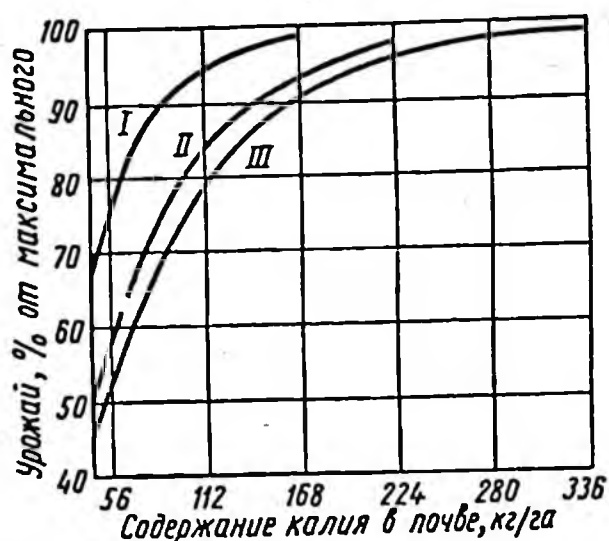


Рис. 9. Соотношение между усвояемым калием и величиной урожая сои и других культур (в % от максимального урожая) [20].

I — пшеница, овес; II — соя; III — кукуруза, люцерна, клевер.

тах, проведенных в Северной Каролине, на почве, очень бедной калием, было получено четырехкратное увеличение урожая при внесении калия. При этом уменьшалось опадение бобов, увеличивалась степень их налива и улучшалось качество семян. Внесение калия в количестве 136 кг на 1 га примерно на 2% увеличивало содержание масла и на 5% снижало содержание белка [142].

Соя, выращенная в Индиане в севообороте с кукурузой и пшеницей, обнаруживала одинаковую отзывчивость как при рядковом, так и разбросном внесении калия. Эффект от внесения калия был пропорционален его количеству и тесно коррелировал с количеством осадков во время вегетационного периода [9].

Рейд и Йорк [162] в вегетационном домике сравнивали способность арахиса, сои, кукурузы и хлопка поглощать калий из тонкого песчаного суглинка Растона, взятого в небольших объемах. Арахис, соя и кукуруза поглощали по существу равные количества калия, тогда как хлопок в условиях низкого содержания калия обнаруживал склонность к несколько большему его поглощению. Ранее всего проявлялись и наиболее острыми были симптомы недостаточности калия на кукурузе, затем в порядке уменьшения их остроты следовали хлопок, соя и арахис.

Все исследованные культуры реагировали на внесение калия увеличением сухого вещества. При вторичном выращивании на неудобренной почве образование сухого вещества для арахиса, сои, хлопка и кукурузы составляло соответственно 69, 85, 45 и 20% от сухого вещества контрольных растений, получавших калий.

Семена сои во время прорастания очень чувствительны к повреждению растворимыми солями, поэтому калийные удобрения нельзя вносить в рядки непосредственно вместе с семенем. Опыты по заделке удобрений показали, что наилучшие результаты дает ленточное внесение удобрений на расстоянии 5 см от семени.

При изучении поглощения катионов важное значение имеет температура почвы. Как показал Уоллес [197], содержание калия в растениях сои увеличивается при повышении температуры до 32°C. Содержание калия у ячменя, по данным Уоллеса, возрастает по мере того, как температура увеличивается от 11 до 22°C и падает при дальнейшем повышении температуры от 22 до 32°C.

## МИКРОЭЛЕМЕНТЫ

Помимо кальция, магния, калия, фосфора и азота, для нормального развития растения сои нуждаются в некоторых других элементах. Такие элементы, как железо, марганец, кобальт, сера, бор, медь и молибден, обычно присутствуют в почвах в достаточном количестве, однако встречаются почвы, в которых один или несколько таких элементов могут ограничивать урожай какой-либо культуры.

Признаком недостаточности железа у сои является пожелтение, или хлороз листьев. Железо необходимо растению для синтеза хлорофилла и для дыхания. В большинстве почв оно встречается в достаточном количестве, и условия для его поглощения растением сои чаще всего благоприятны. Симптомы недостаточности железа обычно наблюдаются лишь на почвах с высоким значением рН и высоким содержанием карбоната кальция. Причем, по данным Вайса [200], разные сорта сои обнаруживают различную чувствительность к недостатку железа при выращивании их на известковой почве в Айове. Симптомы недостаточности железа можно снять путем опрыскивания растений сульфатом железа.

Так же, как и железо, в образовании хлорофилла в растении принимает участие марганец. Растения сои, выросшие в условиях недостатка марганца, имеют светло-зеленую или желтую пятнистость между листовыми жилками. Симптомы недостаточности марганца наиболее часто встречаются при возделывании сои на почвах, нейтрализованных почти до нормального рН путем известкования. Согласно Олрогге [144], низкие уровни усвояемого марганца встречаются на почвах с высоким уровнем грунтовых вод и рН выше 6,3. В этих условиях марганец переходит в растворимую форму и со временем выщелачивается из почвы. Как установил Медерский с сотр. [129], для устранения недостаточности марганца у сои сульфат марганца является более эффективным средством, чем окись марганца.

Высокая эффективность опрыскивания марганцем объясняется тем, что за сравнительно короткое время растения могут накапливать в листьях довольно большое количество марганца. Марганец можно вносить в сухом виде, используя сульфат марганца в количестве 28,4 кг на 1 га и более во время посева, а также в виде раствора, которым опрыскивают растения сразу после появления

симптомов недостаточности. Для обработки 1 га посевов в последнем случае используют 11,4 кг сульфата марганца на 143 л воды. На полях, где этот микроэлемент находится в недостаточном количестве, необходимы ежегодные повторные внесения марганца. Как показали работы Медерского и Джонса [128], в течение вегетационного периода внесенный в почву марганец постепенно переходит в неусвояемую форму.

Разные виды и сорта растений различаются по способности извлекать микроэлементы из почвы. Исследования, проведенные в Северной Каролине, показали, что растения сои сорта Огден при выращивании в полевых условиях извлекали из 1 кг почвы только 114 мг магния, в то время как растения сорта Ли в смежном рядке поглощали 197 мг/кг.

Молибден, в отличие от марганца, бора, меди и цинка, становится более доступным по мере увеличения почвенного pH [163]. Молибден требуется растению и для симбиотической фиксации азота, и для восстановления нитрата [4, 55]. В США почвы с недостатком молибдена встречаются очень редко. Паркер и Харрис [149], работая в Джорджии на почве с pH 5,6, при внесении молибдена в количестве 227 г на 1 га получили прирост урожая, эквивалентный приросту от внесения 5 т известняка. Кроме этого, внесение молибдена на известкованной почве увеличивало содержание белка в семенах. Необработанные участки давали урожай в 20,4 ц/га, а при добавлении молибдена или известняка был получен урожай в 34 ц/га. Молибден следует вносить только на бедных этим элементом почвах, поскольку при выращивании растений на высоком фоне молибдена он может накапливаться в растениях до концентраций, токсичных для животных [187].

Извлекая кобальт из почвы, растения становятся в свою очередь основным его источником для животных. Если для животных кобальт является существенно необходимым питательным элементом, который используется для синтеза витамина B<sub>12</sub>, то потребности растения в кобальте удовлетворяются уже при концентрации его в растворе 1 мкг/л. Концентрация 1 мг/л вызывает у растений симптомы токсикоза и приводит к торможению роста [192]. В ряде полевых опытов на Среднем Западе внесение всего 9,2 г кобальта на 1 ц соевых семян во время посева вызывало появление на примордиальных листьях

заметных симптомов токсикоза (Олрогге, персональное сообщение). Если кобальт вносят в почву, чтобы обогатить им предназначенный для скармливания животным будущий урожай, необходимо соблюдать чрезвычайную осторожность, избегая токсических количеств.

Необходимым элементом для растения является сера. Она входит в состав метионина и других аминокислот белка, а также является неотъемлемым компонентом витаминов тиамина и биотина. Согласно Бакстеру [11], помимо функционирования в качестве строительного материала, сера имеет значение для образования хлорофилла и способствует удержанию в растворе таких необходимых элементов, как железо и марганец. В среднем содержание серы в сое равно примерно 0,16%. Установлено [109], что потребности в сере у сои ниже, чем у хлопка. Сера обычно поступает в растение из почвы в виде сульфатного иона, и в большинстве почв, особенно удобренных суперфосфатом, запас серы вполне достаточен для удовлетворения потребностей растения.

Бор необходим для нормального деления и роста клеток и для общего обмена веществ [170]. В некоторых случаях от внесения бора были получены прибавки урожая (Уилкинсон, персональное сообщение), но обычно почва, на которой хорошо растет люцерна, содержит достаточное для сои количество бора. В присутствии больших доз кальция симптомы недостаточности бора у растений встречаются и на почвах с высоким его содержанием [161]. Они легко устраняются при внесении в почву небольших доз буры, однако подкормку надо проводить осторожно, учитывая, что высокие дозы этого элемента токсичны для растения [128]. Токсическое действие бора уменьшается с увеличением концентрации кальция [13].

Цинк является необходимым для сои элементом, хотя потребности в нем растений очень малы [174]. Недостаток цинка выражается в появлении у листьев коричневатой-желтой окраски. Симптомы недостаточности цинка сильнее проявляются при низкой температуре и повышенной влажности и исчезают при теплой и солнечной погоде. Когда симптомы недостаточности сильно выражены, урожай семян может несколько снижаться [204]. По-видимому, цинк легко перераспределяется в растении, поскольку наиболее острые симптомы его недостаточности проявляются на старых листьях [195]. Обильное известкование почвы так же, как и обильное

удобрение фосфором, могут снизить усвояемость цинка [14]. Обработка препаратом «Эс-Мин-Эль» (56,7 кг/га) или сульфатом цинка (5,67 кг/га) устраняла цинковую недостаточность в почвах штата Миссисипи. В этом опыте у растений сои сорта Ли отмечалось усиление роста, хотя острого хлороза у удобренных растений не обнаруживалось [140].

Недостаток меди способен вызвать сильную задержку роста, а умеренный ее дефицит может только снизить урожай. Интенсивность фотосинтеза у недостаточных по меди растений невелика, и есть данные о том, что этот элемент включается в окислительно-восстановительные реакции и действует в качестве активатора ферментов [164]. Положительную реакцию на внесение меди у сои наблюдали на торфяных и илистых почвах в Эвергледсе [3] и в Индиане (Уилкинсон, персональное сообщение).

Алюминий, обычно присутствующий в почве в большом количестве, возможно, является существенным элементом, хотя показать это довольно трудно, и мало вероятно, чтобы он когда-нибудь был дефицитным [12]. Для сои алюминий токсичен только на сильно кислых почвах, и надлежащее известкование до pH 6,0 обычно легко устраняет его токсичность [108].

Содержание хлора в надземной части растений сои сорта Ли на участках, получавших различное количество хлористого калия, очень незначительно и почти постоянно, в то время как в тканях кукурузы оно варьировало в зависимости от количества внесенного хлористого калия. В опыте, проведенном в вегетационном домике, сорта Джексон, Огден и Ли выращивали на питательном растворе, содержавшем хлор в концентрации 25 мэкв/л; содержание хлора в надземной массе растений этих трех сортов составляло соответственно 19,8, 16,3 и 3,9 мэкв на 100 г сухого вещества. Эти данные позволяют предположить, что накопление хлора в надземной части у разных сортов может существенно различаться [125]. Такое низкое поглощение хлора растениями сорта Ли частично объясняет его прекрасный рост и хороший урожай в Великой долине Калифорнии.

#### ПРИЕМЫ И ПРАВИЛА ВНЕСЕНИЯ УДОБРЕНИЙ

Минеральные элементы являются как бы строительным материалом развивающегося из семени растения, и основным условием для получения хороших урожаев

является достаточное их количество в почве. Содержание в почве питательных веществ обычно определяют путем химического анализа почвы, который следует производить до внесения в почву каких-либо удобрений. Для большинства районов имеются данные относительно отзывчивости урожая на внесение удобрения при различном содержании усвояемых питательных веществ в почве. Распространенным агротехническим приемом является известкование почв с низкими значениями рН. Помимо снижения кислотности, доломитный известняк восполняет недостаток меди и магния. В прибрежных атлантических штатах, где многие почвы бедны фосфором и углекислым калием, применяют ленточное внесение от 340 до 453,5 кг удобрений (NPK, 0—10—20 или 0—12—12) на 1 га во время сева. Результаты, полученные на Среднем Западе, позволяют думать, что достаточное снабжение соответствующими питательными веществами различных входящих в севооборот культур более эффективно, чем непосредственное удобрение самой сои.

## **ПОТРЕБНОСТЬ В ВОДЕ И ВОДНЫЙ ОБМЕН**

### **ПОТРЕБНОСТЬ В ВОДЕ В СВЯЗИ С РОСТОМ И РАЗВИТИЕМ РАСТЕНИЯ**

Способность почвы запасать воду, которую могут использовать растения, в основном зависит от ее пористости и глубины пахотного слоя. В опытах, проведенных на мощных, проницаемых плодородных почвах прерий, Петерс и Джонсон [155] установили, что некоторое количество воды растения сои извлекали с глубины ниже 127,5 см, но на затененных неорошаемых участках они были неспособны использовать полностью воду из междурядий шириной 100 см. Этот факт может до некоторой степени объяснить, почему в засушливый вегетационный период урожай сои при ширине междурядий 50 см был выше, чем при ширине 100 см. В результате затенения междурядья в 50 см также испаряли меньше воды с поверхности почвы. В период частых дождей потери от испарения могут достигать 50% от общего стока воды. Развитие корней у сои более ограничено, чем у кукурузы и других зерновых культур [145] и в значительной степени зависит от физических свойств почвы. При достаточно глубоком залегании плодородного слоя

почвы главный корень сои может достигать 1,5 м. Если почва маломощная или в подпочве присутствует водонепроницаемый слой, главный корень не может вырасти до такой длины и больше развиваются боковые корни. Большая часть корневой системы сои располагается в верхнем слое почвы толщиной до 60 см. Во многих случаях она размещается преимущественно в верхнем пахотном горизонте толщиной 30 см [16, 208].

## ОРГАНИЗАЦИЯ ОРОСИТЕЛЬНЫХ РАБОТ И СИСТЕМА ОБРАБОТКИ ПОЧВЫ

Целью поливов является снабжение растений водой в количестве, достаточном для нормального роста. Обычно это достигается поддержанием влажности почвы в корневой зоне в пределах между влажностью завядания и полевой влагоемкостью. Если в период начала вегетативного роста количество влаги слишком велико, может произойти полегание растений, которое отрицательно сказывается на урожае. Наиболее критическим с точки зрения урожая является период налива бобов, а количество влаги с середины августа до середины сентября обычно недостаточно для получения максимального урожая семян [143]. Иногда орошение дает положительные результаты и в более влажных районах — северных, центральных и южных штатах. В Стоунвилле (Миссисипи) приросты урожая от орошения окупали стоимость оросительных работ только в течение двух из восьми последних лет. В сухой же вегетационный период в Мак-Креди (Миссури) на почвах с подпочвенным глинистым уплотненным слоем Уитт [205] после одного орошения 21 августа на глубину 12 см получил урожай 21,1 ц с 1 га, в то время, как на неорошенном участке урожай составлял всего 11,6 ц с 1 га. Орошение на 50% увеличивало размер семени и способствовало увеличению содержания в нем масла от 20,3 до 22,5%. В Урбане (Иллинойс) в течение первой недели августа 1959 г. в засушливых и неблагоприятных для роста условиях под сою было внесено 3,8 см воды, что позволило получить урожай 30,6 ц с 1 га, а неорошенный участок дал всего 21,1 ц с 1 га (Петерс, персональное сообщение). В засушливый вегетационный период в Стоунвилле (Миссисипи) одно орошение в период развития бобов давало такой же прирост урожая, как и многократное орошение в течение всего сезона.

В Консвилле (Айова) орошение сои производили в течение двух засушливых вегетационных периодов, в 1953 и 1954 гг. В обоих случаях ранние сорта давали прибавку урожая, составляющую 50%, а поздние — всего 19% [172]. В первый год в июне, июле и августе воду давали в количествах, стимулирующих вегетативный рост растений. Отсутствие влаги в последующий период, во время налива боба, особенно у поздних сортов, снижало размер семян на орошенных участках по сравнению с неорошенными. Содержание масла в семенах с орошенных участков было также ниже, что указывает на влияние неблагоприятных условий в период налива бобов на участках, слишком рано подвергшихся поливу, в результате чего содержание влаги в почве резко снизилось до налива боба. Таким образом, для повышения урожая сои очень важны своевременность и правильно установленные нормы полива.

Орошение имеет существенное значение для возделывания сои в западной и центральной частях Небраски. Как показали исследования, получение высоких урожаев в этих районах в большой мере зависит от правильной регуляции поливов. В 1958 и 1959 гг. на участках, получавших предпосевное орошение с доведением влажности почвы до полной влагоемкости, последующее однократное орошение в фазе начала цветения давало прибавку урожая в 1,4 ц с 1 га, тогда как однократное орошение в фазе завершения цветения обеспечивало наибольший в сравнении с контролем прирост, равный 6,8 ц на 1 га [185]. Помимо центральной и западной части Небраски, в производственном масштабе при дополнительном орошении сою выращивают на высоких равнинах Техаса.

Среднее суточное потребление воды растениями сои в июле и августе при некоторых условиях может достигать 0,75 см [206]. Доступное растению количество воды, которое почва может удерживать, колеблется от 4,1 см на метр глубины на песке до 20,5 см на глине. В условиях одинакового уровня плодородия в данной местности потребность растения в воде по существу одна и та же, независимо от типа почвы, на которой она растет. Таким образом, соя, выращенная на песчанистой почве, будет больше нуждаться в орошении, чем соя, культивируемая на более тяжелых почвах.

Для получения хорошего урожая сои требуется от 50 до 60 см воды. Хотя в большинстве районов интенсив-

ного выращивания сои количество атмосферных осадков достаточно, чтобы обеспечить хороший урожай, и здесь возможны длительные периоды засухи, особенно в конце июля, в августе или в начале сентября, т. е. как раз в критические для получения максимального урожая сои периоды. Если фермер имеет орудия и средства для повышения влагообеспеченности возделываемой культуры, он может существенно увеличить урожай и улучшить качество семян, применяя полив в особо критический момент, например в фазе позднего цветения или налива бобов. В условиях плохого снабжения водой орошение может повысить урожай от ниже среднего до почти нормального; однако орошение никогда не дает урожаев выше нормальных<sup>1</sup>.

## ХИМИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ

Химические вещества, регулирующие рост растений, привлекают большое внимание, поскольку с их помощью можно более тщательно изучить поведение растения сои, а также регулировать или модифицировать его рост в поле. Ни одно из них не оказывало положительного влияния на урожай.

Внесение 7,35 или 29,40 г тиббереллата калия на центнер семян снижало травостой и урожай сои в 8 различных местах произрастания от Виннипега (Манитоба) до Коахомы (Миссисипи). Хотя обработанные растения в фазе всходов имели более высокий рост, в фазе спелости в большинстве мест выращивания контрольные растения оказались намного выше, чем обработанные. Снижение высоты растений под влиянием регуляторов роста объясняют поломкой подсемядольного колена и другими повреждениями во время прорастания и появления всходов (Хауэлл, 1960). Одна из основных задач обработки регуляторами роста — снижение потерь при комбайновой уборке урожая в результате более высокого прикрепления нижних бобов у обработанных растений — не была

---

<sup>1</sup> По данным Краснокутской опытной станции, в условиях Заволжья соя может давать устойчивые и довольно хорошие урожаи при таких неблагоприятных явлениях, как суховеи, мгла и высокие температуры. Наблюдения на Кубанской опытной станции ВИРа показали, что среди факторов, влияющих на эффективность полива, существенное значение имеют морфологические особенности сорта, густота стояния растений и особенно сроки полива. — *Прим. ред.*

решена из-за повреждения растений, сильного их поле-  
гания, растрескивания створок бобов и, следовательно,  
возросшего осыпания семян. Чтобы проверить, не увели-  
чивают ли эти химические вещества количество завязав-  
шихся бобов в период цветения, ван-Схайк и Пробст  
[1959] исследовали 6 регуляторов роста. Их применяли в  
течение недели во время всего периода цветения. Однако  
ни в одном случае такая обработка не дала положитель-  
ных результатов.

## БОЛЕЗНИ

В прошлом считали, что для сои болезни не имеют  
большого значения [156]. До недавнего времени мы рас-  
полагали недостаточными сведениями относительно того,  
какие повреждения у сои возникают в результате болез-  
ней. Кроме того, для большинства заболеваний сои ха-  
рактерно то, что они скорее снижают продуктивность ра-  
стения, нежели убивают его. Известны многочисленные  
болезни сои, представляющие большую опасность для ее  
производства. Многие из них описаны Джонсоном и  
сотр. [104].

### БОЛЕЗНИ ЛИСТА

Бактериальный ожог (некроз) листьев,  
вызываемый бактерией *Pseudomonas glycinea* Соеррег,  
широко распространен во всем поясе возделывания сои,  
но обычно преобладает в его северной зоне. Развитию  
заболевания способствует холодная погода с частыми  
дождями [104]. В Айове было отмечено снижение урожая  
от 8 до 20% в результате повреждения растений сои бак-  
териальным ожогом (Данливи, персональное сообще-  
ние). Признаки заболевания бактериальным ожогом ча-  
ще всего встречаются на листьях, но могут развиваться  
также на стеблях, черешках и бобах. Болезнь передается  
через семена [110]. Существуют линии сои, обладающие  
высокой устойчивостью к бактериальному ожогу.

Бактериальная пузырчатость, вызывае-  
мая *Xanthomonas phaseoli* (E. F. Sm.) Dows, var. *sojensis*  
(Hedges) Starr a. Burkh., обнаружена в большинстве  
районов возделывания сои в США, но чаще встречается в  
южных штатах при выращивании восприимчивых к ней  
сортов. Устойчивость к бактериальной пузырчатости на-

следуется как простой рецессивный признак [79]. Бактериальная пузырчатость вызывала снижение урожая в Стоунвилле (Миссисипи) на 11%, а в Уилларде (Северная Каролина) на 8% [78]. В дополнительных исследованиях, проведенных в Стоунвилле (Миссисипи), снижение урожая при поражении сои бактериальной пузырчатостью составляло от 7 до 15% (Хартвиг, неопубликованные данные). В настоящее время устойчивые сорта занимают большую часть площадей на юге. Опыты в Стоунвилле (Миссисипи) показали, что сорняк под названием «красная виноградная лоза», *Brunnichia cirrhosa* Gaertn, также является растением-хозяином для бактериальной пузырчатости [106].

С развитием бактериальной пузырчатости тесно связана р я б у х а т а б а к а, вызываемая бактерией *Pseudomonas tabaci* (Wolf a. Foster) F. L. Stevens. Тесная зависимость в развитии этих двух бактерий была описана Гремом [68]. Эксперименты в Северной Каролине и Иллинойсе показали, что в большинстве случаев заражение рябухой табака происходит легче, если листья поражены бактериальной пузырчатостью. Таким образом, все сорта, устойчивые к бактериальной пузырчатости, устойчивы и к рябухе. Рябуха табака вызывает более сильное повреждение и опадение листьев, чем бактериальная пузырчатость, но обычно менее равномерно распределяется по полю.

К о л ь ц е в а я п я т н и с т о с т ь л и с ь е в, вызываемая грибом *Cercospora sojina* Naga (*C. daizu* Miura), имела распространение в основном южнее линии, соединяющей южную треть Иллинойса и Индиану. Первым описал это заболевание Леман [117]. Этхау с сотр. [8] выявили вторую физиологическую расу, вызывающую пятнистость. Ряд сортов устойчив к обоим расам. Устойчивость к пятнистости сравнительно легко наследуется. Описаны два основных гена, от которых зависит это свойство [7, 159].

С м о л и с т а я п я т н и с т о с т ь, вызываемая грибом *Corynespora cassiicola* (Berk. a. Curt) Wei, найдена на восприимчивых к ней сортах, выращиваемых в южной части США. В экспериментах, проведенных в Стоунвилле (Миссисипи), культуры *Corynespora*, выделенные из хлопка, сои и кунжута, перекрестно заражали растения этих культур во всех комбинациях [107]. Этот факт ограничивает возможности чередования культур как средства

борьбы с заболеванием. В двенадцатилетнем опыте, проведенном в Стоунвилле (Миссисипи), у восприимчивых к этому заболеванию сортов снижение урожая наблюдалось в течение восьми вегетационных периодов, причем оно варьировало от 21 до 32% [77]. В настоящее время все возделываемые сорта, приспособленные к условиям южных штатов, имеют высокую резистентность к этому заболеванию.

Б у р а я п я т н и с т о с т ь является грибным заболеванием, вызываемым *Septoria glycines* Hemmi. Оно обычно проявляется довольно рано, в начале вегетационного периода, и в условиях, благоприятных для его развития, продолжает распространяться в направлении к верхушке растения, вызывая значительную дефолиацию. Необходимо иметь в виду, что повреждение бывает более сильным в том случае, если сою непрерывно выращивают на каком-либо одном участке. Это заболевание, по-видимому, представляет большую угрозу для северных центральных районов возделывания сои, чем для южных. Разные сорта сои различаются по степени восприимчивости к этому заболеванию, однако в производстве устойчивых сортов пока нет.

Л о ж н о м у ч н и с т а я р о с а, вызываемая грибом *Peronospora manshurica* (Naum.) Syd., распространена по всему соевому поясу. В первую очередь заражаются листья и бобы. Семена в зараженных бобах обычно сильно повреждены толстостенными покоящимися спорами. Обнаружен ряд рас возбудителя этого заболевания [66, 67, 118]. Разные сорта и линии различаются по своей восприимчивости к расам ложномучнистой росы. Ряд линий оказался устойчивым ко всем описанным расам гриба. Для борьбы с этим заболеванием в Айове в экспериментальных условиях использовали фунгицид манеб. Защищенные растения в этом опыте дали урожай на 7% больший, чем незащищенные (Данливи и Уэбер, персональное сообщение).

Опыты, проведенные в Миссисипи с близкородственными линиями, показали отсутствие какого-либо снижения урожая от ложномучнистой росы (Хартвиг, неопубликованные данные).

Заболевание мучнистой росой, вызываемое грибом *Erysiphe polygoni* DC., для США не является типичным. Были обнаружены лишь отдельные больные растения.

Алтернариозная пятнистость листьев вызывается разными видами гриба *Alternaria*. Гриб довольно широко распространен, но обычно заболевание развивается на самых поздних стадиях роста растений, так что оно не может нанести серьезного вреда [37].

Листовую пятнистость, вызываемую грибом *Phyllosticta sojicola* Massal, первоначально наблюдали в строго локализованных зонах, таких как восточный берег моря в Мэриленде или в юго-западной части Миссури. На Среднем Западе она иногда появляется в конце июня у молодых растений на примордиальных или первых тройчатых листьях. Относительно сортовой устойчивости к этому заболеванию сведений очень мало.

В теплых влажных условиях у растений сои иногда можно наблюдать воздушный ожог, вызываемый грибом *Rhizoctonia solani* Kuehn. Несмотря на то, что гриб в первую очередь поражает молодые проростки, он может поселяться и на листьях взрослых растений, вызывая сильную дефолиацию. Это явление отмечалось в локализованных районах восточной части Северной Каролины и в южной части Луизианы.

Некроз бобов является вирусным заболеванием. Оно вызывается тем же вирусом, что и кольцевая пятнистость табака. Болезнь передается через семена [6, 46]. Она может поражать растение в течение всего вегетационного периода. Больное растение может дать очень мало бобов, но и те, которые сохраняются на растении, как правило, остаются зелеными до самых заморозков. Заболевание обычно появляется на краю поля, примыкающего к травянистому или поросшему сорняками участку, и затем распространяется к его середине. Сорта, устойчивых к этому заболеванию, нет.

Соевая мозаика и желтая мозаика — два других вирусных заболевания. Относительно повреждений, вызываемых этими болезнями, известно очень мало.

Развивающийся под влиянием *Rhizobium* хлороз сои вызывается различными штаммами *Rhizobium japonicum* (Kirchner) Buchanan. Заболевание характеризуется появлением хлороза на молодых листьях, начиная примерно с пятого узла, который удерживается в течение одной — двух недель. Этот хлороз чаще всего встречается на юге, хотя его наблюдали также в Огайо и Иллинойсе [54].

Фитотрофная гниль вызывается грибом *Phytophthora megasperma* Drechsler var. *sojae* Hildebrand. Считается, что это заболевание представляет большую опасность на низко расположенных и плохо осушенных участках и более вредоносно на почвах тяжелого механического состава, чем на более легких почвах [83]. Значительные повреждения восприимчивых к этому заболеванию сортов, в некоторых случаях приводящие к полной гибели посевов сои, были отмечены в северо-западной части Огайо [189]. Гриб, по-видимому, широко распространился от Онтарио в направлении к югу, через нижнюю часть долины Миссисипи. В этом районе повреждение полей было небольшим, поскольку почти все хорошо приспособленные сорта являются высокоустойчивыми в полевых условиях. У восприимчивых сортов при наличии благоприятных условий для развития заболевания оно может резко снижать урожай. Имеются высокоустойчивые к этому заболеванию линии сои, и в недалеком будущем будут получены сорта, пригодные для всех районов, возделывающих сою.

Стеблевой рак, вызываемый грибом *Diaporthe phaseolorum* (Ske. a. Ell.) Sacc. var. *caulivora* Athow and Caldwell, широко распространен в Северном центральном районе. Он редко уничтожает все растения на какой-либо площади, чаще всего поражая отдельные особи. Устойчивых к стеблевому раку сортов нет, но по степени восприимчивости к этому заболеванию между сортами установлены некоторые различия.

Бурая стеблевая гниль — болезнь, передающаяся через почву, вызывается грибом *Cephalosporium gregatum* Allington and Chamberlain. Она встречается в центральном кукурузном поясе. Поселяющийся на растении гриб вызывает уменьшение водного потока в сосудистой системе [38]. Развитию заболевания способствует, по-видимому, прохладная погода в августе. В Айове у ранних сортов потери урожая от этой болезни были меньше, чем у поздних. По данным Данливи и Уэбера (персональное сообщение), снижение урожая достигало 16%.

Севооборот, в котором соя встречается один раз в три или четыре года, является, вероятно, единственной доступной мерой борьбы с этой болезнью [2]. Устойчивых к бурой стеблевой гнили сортов нет, но имеется линия,

частично устойчивая. В Урбане (Иллинойс) ведутся работы по передаче этого свойства перспективным производственным сортам.

Корневая гниль, вызываемая грибом *Rhizoctonia solani* Kuehn, на влажной почве может поражать молодые растения сои. При более неблагоприятных условиях растения обычно погибают на небольшой части ряда в разных частях поля. Устойчивых к заболеванию сортов нет.

Гриб *Pythium ultimum* Trow. вызывает корневую гниль сои при посеве семян в холодную и влажную почву. В некоторых случаях они не прорастают, а разлагаются в почве. Потери в густоте стояния от этого заболевания больше в тех случаях, когда для посева используются семена, ослабленные или с низкой энергией прорастания. Изреженность посевов снижается при соответствующей обработке семян [104].

Склероциальная южная гниль вызывается грибом *Sclerotium rolfsii* Sacc. Гриб поражает широкий круг растений и особенно широко распространен в районе, находящемся к югу от реки Огайо. Растения сои могут погибать от этого заболевания в середине периода вегетации, причем пораженные растения обычно локализуются на коротких отрезках ряда. Эксперименты с арахисом в Джорджии и Виргинии показали, что размер повреждений от этого заболевания можно снизить, если полностью запахивать пожнивные остатки и избегать во время культивации междурядий разбрасывания почвы от основания растений [18].

Гриб *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) d. By вызывает стеблевую гниль сои. Относительно характера повреждений, вызываемых этим грибом, известно очень мало, однако отдельные случаи заболевания сои стеблевой гнилью зарегистрированы в Иллинойсе, Айове, Мэриленде, Нью-Йорке и Онтарио.

Склероциальная гниль, вызываемая грибом *Macrophomina phaseoli* (Maub.) Ashby, может поражать растения сои, страдающие от засухи и других неблагоприятных условий [37].

Корневая гниль сои, вызываемая грибом *Phymatotrichum omnivorum* (Shear) Dug., обычно связана с корневой гнилью хлопка. Это заболевание широко распространено в отдельных местах Техаса, но в этом районе сою выращивают на небольших площадях. Опыты показали,

что избежать повреждений от заболевания можно, высевая сою в поздние сроки (Кэлтон, персональное сообщение).

### БОЛЕЗНИ СЕМЯН

Б у р а я п я т н и с т о с т ь с е м я н, вызываемая грибом *Cercospora kikuchii* (T. Matsu and Tomoyasu) Gardner — одна из наиболее распространенных болезней, развивающихся на семенной кожуре. Заражение происходит в фазе цветения. Его развитию способствуют метеорологические условия, преобладающие во время роста бобов (Криттенден, персональное сообщение). Два южных сорта, Ли и Хилл, по-видимому, обладают довольно большой устойчивостью к этой болезни. В тех случаях, когда для посева использовали зараженные семена, обработка их предотвращала гибель проростков. Помимо окрашивания семенной оболочки, этот гриб вызывает также пятнистость листьев, которая появляется незадолго до созревания растений.

Н е к р о з б о б о в и с т е б л е й, вызываемый *Diaporthe phaseolorum* (Ske. and Ell.) Sacc. var. *sojae* (Lehman), распространяется на семена, если созревание семян или уборка урожая происходили при влажной погоде. Зараженные семена могут обесцвечиваться, растрескиваться или сморщиваться. Во всех случаях это очень снижает всхожесть. При затяжных периодах сырой погоды заболевание приводит к плесневению семян и потере всхожести. Этот гриб распространен чрезвычайно широко.

Д р о ж ж е в а я п я т н и с т о с т ь вызывается грибом *Nematospora coryli* Pegl. Она связана с повреждением семени зеленым вонючим клопом. Возможно, что споры гриба, вызывающего заболевание, это насекомое переносит на ротовых частях и вносит в развивающиеся семена при их поедании. Болезнь развивается внутри семядолей. В настоящее время обесцвечивание, вызываемое грибом, рассматривается как повреждение семени и учитывается при сортировке сои для продажи.

У в я д а н и е с о и (в и л т), вызываемое видами *Corynebacterium*, передается через семена и служит причиной низкорослости у зараженных им проростков, особенно при выращивании в прохладных условиях. Часто у двухлетних семян под влиянием этого заболевания резко снижается всхожесть и повреждается точка роста всхо-

дов. Это вызывает образование длинных и тонких веток из семядольных почек. Симптомы вилта сильно ослаблялись, если зараженные семена прорастали при 35°C. Часто эта бактерия вызывает внутренний некроз семядоли около центрального сосудистого пучка [51].

## НАСЕКОМЫЕ И ПАУТИННЫЕ КЛЕЩИ

Соя служит в качестве растения-хозяина многочисленным насекомым-паразитам. В южных районах вред от насекомых больше, чем в северных. Данных относительно вредоносности насекомых недостаточно. Поражение обычно снижает продуктивность растений. Нашествие клопов-щитников, бабочки *Anticarsia gemmatalis*, бабочки-медведицы, кукурузной совки и мексиканского фасолевого жука часто приводит к полному уничтожению урожая. Некоторые из наиболее злостных вредителей сои рассматриваются в связи с той частью растения, которой они чаще всего питаются. В последние годы сделаны значительные достижения в открытии новых инсектицидов. Однако прежде чем их применять, надо удостовериться, что используемые химические вещества наиболее пригодны и рекомендованы Отделом ядохимикатов Министерства сельского хозяйства США.

### ВРЕДИТЕЛИ ЛИСТЬЕВ

Жук *Cerotoma trifurcata* (Förster) часто встречается на соевых полях в большей части США. Взрослые особи длиной около 6,2 мм варьируют по окраске, но основной их цвет — от светло-зеленого или желтого до темно-коричневого, а иногда красный, с черными пятнами (или без них) на надкрыльях. В листьях жук проедает круглые отверстия. Обычно растения повреждаются этим жуком в фазе завершения цветения или начала роста бобов.

Мексиканский фасольный жук, *Epilachna varivestis* Mulsant, повреждает сою в первую очередь в Виргинии, Северной Каролине и Южной Каролине. Вредителем является женская особь жука, имеющая на желто-коричневых надкрыльях по 16 черных пятен. Гусеница его — желтого цвета, с волосками. Как гусеницы, так и взрослый жук используют в пищу внутреннюю часть листа, оставляя лишь листовые жилки. Борьба с ними трудна, поскольку эти вредители выедают лист изнутри.

Блошка 11-точечная Говарда, *Diabrotica undecimpunctata howardi* Barber, питающаяся листьями сои, относится к распространенным вредителям сои, но редко присутствует в таких количествах, чтобы требовалось применение инсектицидов. Длина жука — около 62 мм, окраска надкрыльев — светло-зеленая с 12 черными пятнышками.

Жук-нарывник (майка) из рода *Epicauta* — тонкий черный или серый с желтыми полосами, имеет длинные ноги. Личинка проедает внутри кубышку саранчи, и поэтому взрослые особи сначала появляются вдоль обочин дорог или канав, где саранча откладывает свои яйца. Жуки-нарывники распространяются в виде скученных колоний. В таких местах растения сои могут полностью терять листья.

Хрущик японский, *Popillia japonica* Newman, нападает на целый ряд растений и временами питается соей. В наибольшем количестве его находят в средней части атлантических штатов. Около 10 месяцев в году личинки японского хрущика проводят в почве. Взрослые особи от конца июня до конца августа питаются листьями.

Зеленого клеверного червя, *Plathypena scabra* (Fabricius), можно часто найти на соевых полях, посевах сои, где он поедает листья и бобы. Черви бледно-зеленого цвета с двумя белыми полосами с каждой стороны. Если их беспокоят, они весьма подвижны. Яйца откладываются ими поодиночке на обратной стороне листа. Из яиц вылупляются мелкие червячки, которые примерно через четыре недели заканчивают свой рост. Они проникают в почву, окукливаются и спустя 10—20 дней появляются в виде взрослых особей.

Бабочка *Anticarsia gemmatilis* — тропическое насекомое, которое не переносит зиму в США, за исключением, возможно, южной оконечности Флориды. Бабочка появляется в США в конце июня или в начале июля и может дать три генерации. Массовое нашествие этого вредителя может в течение нескольких дней полностью оголить соевое поле. Повреждения и ущерб обычно ограничены крайними юго-восточными штатами, простираясь до прибрежной равнины Южной Каролины. Мелкие белые округлые яйца откладываются поодиночке на нижней поверхности листьев. Гусеницы питаются примерно в течение 3 недель. Они очень активны и, когда к ним при-

касаются, подпрыгивают в воздухе, быстро извиваясь. По окончании цикла питания гусеницы зарываются в землю для окукливания. Спустя 10 дней они превращаются в бабочек. Гусеница зеленоватого цвета, обычно полосатая. Бабочка сероватая, с бурыми крапинками и косой темной линией поперек нижних и верхних крыльев. Гусеницы подвержены грибному заболеванию. Зеленовато-белые, убитые грибом гусеницы обычно повисают на стеблях и листьях.

**Бабочка-совка**, *Laphygma frugiperda* (Smith), является еще одним тропическим насекомым, которое иногда повреждает сою. В штатах, расположенных у Мексиканского залива, она дает до 10 генераций. Бабочка откладывает яйца ночью в виде гроздьев, и примерно через 5 дней из них появляются молодые гусеницы, которые вначале питаются вблизи от поверхности земли. Через 20 дней они полностью заканчивают свой рост и уходят в землю для окукливания. Примерно через 10 дней появляется взрослая бабочка. Для гусениц характерны три желтовато-белые линии в нижней части спины и бросающаяся в глаза перевернутая буква Y, образованная передней частью головы и черными пятнами на теле. Гусеницы достигают длины 37 мм.

**Мотылек луговой**, *Loxostege similalis* (Gueenee), повреждает многие культуры и, в частности, сою. Гусеница зеленоватого или желтовато-зеленого цвета, до 25 мм длиной, с черными точками по всему телу. Она оплетает листья паутиной и под ее защитой питается. Распространенный сорняк аксирис из рода *Amaranthus* является для этого насекомого подходящим растением-хозяином, и борьба с ним поможет избежать широкого распространения лугового мотылька.

**Гусеница бабочки-медведицы**, *Estigmene acrea* (Drury) волосатая, шерстистая, желтоватого или коричневого цвета, до 50 мм длиной. Она питается самыми различными растениями и встречается во всех штатах США. Повреждения сои этим насекомым в широких размерах встречаются в орошаемых районах Южной Каролины и в Мексике. В этих районах в результате поедания листьев гусеницами урожай сои заметно снижаются.

**Цикадка картофельная**, *Empoasca fabae* (Harris), часто встречается на соевых полях. Взрослые особи имеют в длину около 3 мм. Насекомое прокалывает лист своим хоботком и питается соком растения. От-

носителем повреждений, вызываемых цикадкой у разных сортов, сведений мало. Опыты, проведенные в Белтсвилле (Мэриленд), показали, что нормально опушенные формы сои устойчивы к повреждению цикадкой, тогда как голые, неопушенные повреждаются сильно [103].

С а р а н ч о в ы е (к о б ы л к и), относящиеся к разным видам, могут повреждать сою, причем в западных районах возделывания повреждения наблюдаются чаще. Во влажных районах соя больше страдает от этих вредителей в годы с повышенным количеством осадков. Яйца насекомые обычно откладывают у заборов, канав и по обочинам дорог. Поэтому повреждения в первую очередь встречаются вдоль кромки полей.

Т р и п с о в часто находят на соевых полях, но относительно вызываемых ими повреждений сведений нет. Длина взрослой особи от 1,25 до 1,7 мм.

П а у т и н н ы е к л е щ и к и могут повреждать сою в засушливые вегетационные периоды и на сухих участках поля. Как правило, повреждения не настолько серьезны, чтобы стоило вести борьбу с клещами <sup>1</sup>.

#### ВРЕДИТЕЛИ НАДЗЕМНОЙ ЧАСТИ СТЕБЛЯ

Б а б о ч к а э л а с м о п а л ь п у с, *Elasmopalpus lignosellus* (Zeller), повреждает растения сои на юге в момент появления всходов, что ухудшает ее травостой. Гусеница прогрызает стебель и им питается. Повреждения, по-видимому, чаще встречаются на песчаных почвах и более серьезны при очень позднем посеве.

Ц и к а д к а, *Spissistilus festinus* (Say), на соевых полях встречается довольно часто. Это насекомое треугольной формы, светло-зеленого цвета, около 6 мм длиной, тупое у головного конца (с коротким выступом на каждом верхнем углу) и остроконечное сзади. Насекомое питается листьями, окольцовывая молодые стебли и черешки листьев. Растения, окольцованные в фазе проростков на уровне почвы, позднее могут сломаться во время сильных ветров.

---

<sup>1</sup> Паутинный клещик, повреждающий листья при массовом распространении, может принести большой урон посевам сои на юге СССР. — *Прим. ред.*

## ВРЕДИТЕЛИ БОБОВ

Совка кукурузная, *Heliothis zea* (Boddie), иногда вызывает сильное повреждение, поедая бобы сои во время их налива. Вероятность такого повреждения возрастает, если сою выращивают поблизости от хлопкового или кукурузного поля, на котором в большом количестве появился этот вредитель. Соевые поля в восточной части Северной Каролины были полностью уничтожены именно таким образом.

Ряд клопов-щитников поедает растущие бобы сои. Клоп хлопково-огородный, *Nezara viridula* (Linnaeus), откладывает по 50—100 яиц на нижней стороне листа сои. Между яйцом и взрослым клопом существует 5 личиночных стадий. Жизненный цикл осуществляется за 30—40 дней. Хлопково-огородный клоп имеет прокалывающие и сосущие ротовые части. Проколов молодой боб, клоп вводит в него пищеварительные соки, а затем высасывает переваренную ткань растения. При длительном питании клопа семя становится неспособным к дальнейшему развитию, а при непродолжительном — оно продолжает расти, но оказывается поврежденным внутри.

## ВРЕДИТЕЛИ КОРНЕЙ

Известно, что личинки ряда насекомых питаются корнями растений, однако о степени вызываемых ими повреждений данных очень мало. Американский жук, вредитель винограда, *Colaspis flava* (Say), иногда питается корнями сои. Взрослая особь — рыжевато-коричневый овальной формы жук, длиной около 4 мм. Личинка жука белого цвета с коричневой головой, длина ее около 3 мм. Питается она корнями молодого растения. В Иллинойсе наибольшие повреждения сои американским жуком наблюдались, когда посев сои проводили вскоре после подъема клеверного пласта. Наблюдения, проведенные в Арканзасе и Теннесси, позволяют думать, что агротехнические мероприятия, способствующие быстрому росту сои, могут снизить ее повреждаемость. При посеве в начале апреля на северо-востоке Арканзаса соя сильно повреждалась, а майские посевы в том же районе не пострадали. Посевы на бедных калием почвах сильно страдали от личинок жука, в то время как примыкающие к ним поля, удобренные большим количеством калия, не обнаруживали никаких повреждений.

Личинка ростковой мухи, *Hylemya cilicrura* (Rondani), может привести к сильной изреженности посевов. Взрослая муха откладывает яйца на семени или вблизи него, и молодые личинки пробуравливают ходы в семени, выедая сердцевину. Сомнительно, чтобы поля с избыточным внесением органических удобрений были более привлекательными для мух, чем поля с небольшим содержанием органического вещества.

При определенных условиях севооборота чрезвычайно вредной для сои может быть личинка хруща из рода *Phyllophaga*. Она обнажает со всех сторон главный корень, в результате чего во время летней жары растения вянут и погибают. Нападение хруща редко бывает равномерным по всему полю, чаще он вызывает локальные повреждения.

## НЕМАТОДЫ

### КОРНЕВЫЕ ГАЛЛОВЫЕ НЕМАТОДЫ

Нематоды, вызывающие образование галлов, повреждают сою в первую очередь на песчаных почвах южной половины США. Обычная корневая нематода, *Meloidogyne incognita* (Kofoed and White), вызывает образование на корнях галлов, что снижает жизнедеятельность корневой системы. При значительных повреждениях растение погибает. Сорта сои различаются по устойчивости к этому вредителю. Первым устойчивым сортом сои оказался Ларедо, выращиваемый на сено [134]. К зерновым сортам, обладающим хорошей устойчивостью в полевых условиях, относятся Бетель (IV группа созревания), Хилл (V группа созревания) и Джексон (VII группа созревания). Растениями-хозяевами для этой нематоды является целый ряд видов растений.

Яванская нематода, вызывающая образование галлов, *Meloidogyne javanica* (Treub), была найдена на корнях сои, выращиваемой в Гэйнсвилле (Флорида) (Хинсон, персональное сообщение). Обнаружены различия в реакции на эти повреждения у генетически неодинаковых форм сои.

Нематода *Meloidogyne hapla*<sup>1</sup> (Chitwood) повреждает большое число сельскохозяйственных культур. Обнаружена на сое, выращиваемой в Виргинии. О сортовой устойчивости сои к этой нематодке сведений мало. . . . .

Нематода, вызывающая образование галлов у арахиса, повреждает и сою. В опытах, проведенных в вегетационном домике, Дропкин [50] наблюдал образование галлов у сорта Ли (VI группа созревания) при заражении корневой нематодой.

#### НЕМАТОДЫ, ВЫЗЫВАЮЩИЕ ОБРАЗОВАНИЕ КИСТЫ

Соевая кистозная нематода, *Heterodera glycines* (Ichinohe), впервые обнаружена в США в 1954 г. Она была найдена на небольших площадях в Северной Каролине, Теннесси, Арканзасе, Кентукки, Миссисипи, Виргинии и в южной оконечности Иллинойса. Более значительные повреждения наблюдались в засушливых районах. Ичиное [100] сообщает, что в Японии эта нематода распространена в южной части Хоккайдо, особенно на песчаных, бедных органическими веществами почвах и вулканических пеплах. В Японии повреждения кистозными нематодами получили название желтой карликовости. Ичиное и Асаи [101] считают, что хлороз, развивающийся при повреждении растений сои кистозной нематодой, характеризуется теми же симптомами, что и азотная недостаточность. Они установили, что пораженные растения имеют очень мало клубеньков, но при внесении в почву большого количества азотного удобрения у восприимчивого сорта желтая окраска отсутствует. Было установлено, что сорт Пекин высокоустойчив к кистозной нематодой [167]. Опыты, проведенные в Северной Каролине и Теннесси, показали, что хорошим средством борьбы с кистозными нематодами является чередование культур. Считается, что для успешной борьбы с этим вредителем в Северной Каролине необходим трехлетний севооборот [166]. Как показали результаты, полученные в Теннесси, в двухлетнем севообороте с хлопчатником, кукурузой или сорго соя дает урожай, аналогичные урожаем, полученным на зараженных нематодами почвах, подвергавшихся фумигации [52].

#### ПРОЧИЕ НЕМАТОДЫ

Жалящая нематода, *Belonolaimus gracilis* (Steiner), повреждает хлопчатник, кукурузу, коровий горох, арахис, сою и батат [85]. Она встречается в основном на глубоких песках юго-востока; устойчивых форм не найдено (Росс, персональное сообщение).

Из почв, на которых выращивают сою, выделено много других нематод, но для того чтобы решить, являются ли они вредителями сои, данных слишком мало. Луговые, или корневые, нематоды, относящиеся к роду *Pratylenchus*, широко распространены и представлены многими видами. В опыте, проведенном в вегетационном домике, доказано, что одна из них, *Pratylenchus allenii* Ferris, тормозит рост корней сои [59]. Широко распространенными являются также карликовые нематоды рода *Tylenchorhynchus*, булавочные нематоды рода *Paratylenchus* и спиральные нематоды рода *Helicotylenchus*. Феррис и Бернард [58] установили, что на посевах сои большинства исследованных полей присутствовали виды всех четырех перечисленных родов нематод. Все эти виды способны сильно размножиться в течение одного вегетационного периода.

## УБОРКА УРОЖАЯ

### Влажность семян

Когда растения достигают зрелости, их листья желтеют и опадают, а семя быстро теряет влагу. Семена можно обмолачивать при влажности 15%, но и при таком содержании влаги семя не может храниться без предварительного высушивания. Молотьба наиболее производительна, когда влажность семян ниже 14%.

### Химическая дефолиация

Широкое применение дефолиантов и десикантов (обезвоживающих веществ) на хлопчатнике способствовало применению этих веществ на сое как для ускорения ее созревания, так и для уничтожения сорняков. Поставленные в Стоунвилле (Миссисипи) опыты по подавлению жизнедеятельности растений показали, что соя, дефолированная вручную за 3 недели до наступления нормального созревания, снижала урожай семян на 30%, а была готова к уборке комбайном всего на 3 дня раньше, чем созревшая нормально. Таким образом было установлено, что всякая дефолиация до естественного пожелтения листьев снижает урожай. Опыты в Урбане (Иллинойс) (неопубликованные данные) показали, что к сильному снижению урожая семян приводит всякая ранняя обра-

ботка, заметно ускоряющая высушивание семян до уровня, позволяющего убирать урожай комбайном раньше, чем при нормальном созревании. Если обработку проводили после опадения 50% листьев, заметного снижения урожая не отмечалось, но, с другой стороны, не наблюдалось и ускоренного созревания. В трехлетних опытах в Арканзасе [180] было установлено, что лучше использовать рано созревающие сорта, чем пытаться путем дефолиации ускорить созревание поздних сортов.

Когда засоренные посевы сои созревали до морозов, для уничтожения сорняков успешно применяли десиканты, такие как пентахлорфенол, в смеси с дизельным топливом. Карлайль [31] получил удовлетворительные результаты при уничтожении сорняков в посевах сои в Иллинойсе 7,6, 15,1 и 22,7 литра раствора пентахлорфенола в дизельном топливе. В районе дельты Миссисипи эти вещества хорошо уничтожали ипомею. Они вызывали гибель листьев у таких крупных растений, как аксирис и дурнишник, не ускоряя, однако, высушивание их больших стеблей. В настоящее время в посевах сои использовать пентахлорфенол не рекомендуется.

#### **Потери веса созревших семян в результате дыхания**

Дыхание созревающего семени сои тесно коррелирует с его влажностью. Температура также влияет на интенсивность дыхания, но по сравнению с влажностью имеет меньшее значение. У семян с одной и той же влажностью, равной 55%, при температуре 21, 26 и 32°C потери от дыхания за счет расходования сахара гексозы составляли соответственно 0,03, 0,04 и 0,05% в час [97]. Таким образом, очевидно, что если перед уборкой наблюдались периоды с сырой погодой, потери веса семян могут оказаться значительными. Данных о возможности вымывания сахаров из семян в бобах почти нет.

#### **СПОСОБЫ УБОРКИ**

##### **Исторически сложившиеся способы уборки**

Первой уборочной машиной, предназначенной специально для сои, была двухколесная машина на конной тяге, которая убирала рядки сои, проходя над ними [156].

Эту машину использовали в Виргинии и Северной Каролине, но в северных центральных штатах она никогда не применялась. Потери во время уборки колебались от 20% (при благоприятных условиях) до 60% (при неблагоприятных) [177]. В районах, специализировавшихся на выращивании зерновых культур, для уборки урожая сои приспособляли сноповязалку и косилку. Потери урожая от использования сноповязалки или косилки при косьбе и последующем обмолоте колебались от 16 до 35% от всего урожая (в среднем 24%) [177].

Зерноуборочный комбайн впервые был применен для уборки сои в середине двадцатых годов и явился главным фактором расширения ее производства. Комбайновая уборка требовала меньших трудовых затрат, чем прежние методы, и была значительно производительнее. По данным Сьогрена, в среднем потери при уборке в Виргинии составляют 12,4, в Индиане 8,4 и в Иллинойсе 9%. Наблюдения за 62 комбайнами, работавшими в прибрежной равнине Южной Каролины, показали, что в среднем потери при уборке равны 9,8%, причем их размеры связаны с величиной урожая. Когда урожай был равен 13,61 ц/га, потери составляли всего 5,9%, а на полях, дававших от 27,2 до 34 ц/га, они были менее 4% [148].

### Комбайновая уборка

*Потери, связанные с регулировкой машин.* Потери зерна при уборке происходят за счет неправильной установки режущего аппарата или в результате недостаточного вымолота и очистки самих семян. Например, если растения срезаются слишком высоко, некоторые бобы могут оставаться на прикорневой части стебля, у других ножи разрезают створки и семена падают на землю. Кроме того, семена могут выбиваться из бобов, особенно в сухую погоду, в результате неправильной установки мотовила. Общие потери зерна в поле могут достигать 20% от всей величины урожая (Айова) [10]. Борозды, проведенные при культивации междурядий, значительно затрудняют регулировку режущего аппарата [82]. Опыты, проведенные в Южной Каролине, показали, что в среднем 2,2% семян оставалось в бобах ниже уровня среза и 3% осыпалось на землю под действием режущего ножа комбайна и его мотовила [148]. В очень засушливых условиях мотовило убирают, чтобы устранить потери от его ударного действия на растения.

Потери в барабане могут быть вызваны неполным обмолотом бобов и раскалыванием семян. Необмолоченные бобы остаются, когда сою убирают слишком рано утром после обильной росы, сразу после дождя или в сырую погоду. Эти потери в Айове обычно составляют менее 1% [10], но в Южной Каролине они могут достигать 16,5% [148].

Расколотые или треснувшие семена могут появляться в результате: 1) слишком высокой скорости вращения барабана; 2) недостаточного зазора между барабаном и декой подбарабанья и 3) от слишком большого числа зубьев в барабане или на деке подбарабанья [133].

Излишняя скорость барабана может привести к снижению жизнеспособности семян. Потери при сортировке возникают от того, что бобы остаются на соломотрясе из-за его неправильной регулировки или перегрузки. Потери возрастают, если соломотряс перегружен сорняками особенно когда они зеленые.

*Потери от полегания.* Наименьшие потери при уборке дают прямостоячие (или почти прямостоячие) растения сои. Опыты, проведенные в Айове, с прямостоячим и лежащим сортом показали, что увеличение потерь при уборке за счет полегания в среднем за 3 года составляет 0,9%<sup>1</sup>.

При перестановке режущего ножа с 8,8 до 16,3 см потери составили 2,3% на каждые лишние 2,5 см высоты (Уэбер, персональное сообщение). Потери за счет полегания в полевых условиях в опытах Парка и Уэбба [148] составили 1,1%. Они считают, что при уборке полегших посевов весьма полезно применять лифтеры (стеблеподъемники) и грабельные (пальцевые) мотовила.

## ХРАНЕНИЕ СЕМЯН

Сою убирают в течение короткого периода, и значительная часть урожая продается прямо с поля. Семена сои, оставшиеся в хозяйстве, должны храниться в чистых, сухих закромах при содержании влаги не выше 13%. При этом уровне влажности они могут лежать не

<sup>1</sup> Размер потерь за счет полегания растений определяется степенью и особенностями последнего и может быть значительно больше 0,9%. Если сорт склонен к полеганию, его уборка комбайном иногда оказывается крайне затруднительной и даже невозможной. Особенно большие потери дают сорта, у которых полегание сочетается с ломкостью ветвей. — *Прим. ред.*

менее года без снижения всхожести. При влажности от 14 до 15% семена сои сохраняются в течение зимы, несколько теряя всхожесть, а при потеплении наблюдается местное уменьшение количества всхожих семян и ухудшение их качества. При влажности ниже 12% способность к прорастанию остается хорошей и на второй год [88].

В холодную погоду из-за циркуляции воздуха влажность семян увеличивается в верхних слоях, около середины закрома. Чтобы свести к минимуму связанные с этим возможные потери, семена в поверхностном слое необходимо перемешивать или же нужно вентилировать заком. Усиленная вентиляция способствует также выравниванию температур в закоме, снижая перемещение влаги. Достаточную вентиляцию можно обеспечить при сравнительно небольшом расходе воздуха [87]. Искусственная сушка сои позволяет убирать ее несколько раньше. Высушивание сои нагретым воздухом имеет то преимущество, что ее можно осуществлять в любое время, невзирая на погодные условия. Максимальная температура воздуха в этом случае не должна превышать 43,3° — для семенного материала и 54,4 — 60°C — для товарного зерна [86]. Если содержание влаги в семенах велико, в начале сушки температура должна быть ниже [19].

## ОБСУЖДЕНИЕ

Быстрое расширение посевных площадей под соей в США поставило новые проблемы, на которые ученые еще не дали должного ответа. Для получения максимального урожая соя должна получать достаточное количество воды и питательных веществ на протяжении всего периода роста и быть свободной от поражений болезнями и повреждений насекомыми и нематодами.

Необходимо исследовать возможности увеличения снабжения азотом путем выявления специфического для каждого сорта сои штамма *Rh. japonicum*. Изучение азотного обмена, особенно в период развития семени, исследование влияния структуры почвы и содержания гумуса на рост корней и образование клубеньков возможно покажет, как обеспечить дополнительное увеличение урожая. По-видимому, необходимо дальнейшее изучение баланса между элементами минерального питания, такими как фосфор и калий и многими другими, особенно при

высоких урожаях, когда все факторы окружающей среды должны быть оптимальными.

Создание улучшенного посевного инвентаря, в том числе сеялок с прикатывающими катками, обеспечит более ровную густоту стояния растений при сниженной норме высева. Получение более специфичных химикатов для борьбы с сорняками позволит снизить стоимость продукции и потери урожая. Так как гербициды все шире используются на посевах зерновых культур, необходимо больше внимания уделять влиянию остающихся в почве химикатов на последующие культуры в севообороте. Модернизация комбайнов и совершенствование технологии должны существенно снизить потери при уборке и повысить качество товарной продукции.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Abel G. H., *Agron. J.*, 53, 95—98, 1961.
2. Allington W. B., Chamberlain D. W., *Phytopathology*, 38, 793—802, 1948.
3. Allison R. V., Bryan O. A., Hunter J. H., *Florida Univ. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 190, 1927.
4. Anderson A. J., Spencer D., *Australian J. Sci. Research Ser.*, B3, 414—430, 1950.
5. Anderson A. M., *Proc. Intern. Seed Testing Assoc.*, 25, 365—378, 1960.
6. Athow K. L., Bancroft J. B., *Phytopathology*, 49, 697—701, 1959.
7. Athow K. L., Probst A. H., *Phytopathology*, 42, 660—662, 1952.
8. Athow K. L., Probst A. H., Kurtzman C. P., Lavolette F. A., *Phytopathology*, 52, 712—714, 1962.
9. Barber S. A., *Agron. J.*, 51, 97—99, 1959.
10. Barger E. L., Weber C. R., *Soybean Dig.*, 9(12), 16—17, 24, 1949.
11. Baxter A., *Crops and Soils*, 5(3), 7—9, 1952.
12. Bear F. E., Soil the Yearbook of Agriculture, ed. A. Stefferud, pp. 165—171, U. S. Govt. Printing Office, Washington, 1957.
13. Berger K. C., *Advances in Agron.*, 1, 321—351, 1949.
14. Bingham F. T., Martin J. P., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 20, 382—385, 1956.
15. Banning R. H., Burnside C. A., *Am. J. Botany*, 43, 557—561, 1956.
16. Borst H. L., Thatcher L. E., *Ohio Agr. Expt. Sta. Bull.*, 494, 1931.
17. Bowers W., Bateman H. P., Baird J., *Illinois Agr. Expt. Sta. Illinois Research*, 1(1), 3—4, 1959.
18. Boyle L. W., *Phytopathology*, 42, 282, 1952.
19. Brandenburg N. R., Simons J. W., Smith L. L., Seeds the Yearbook of Agriculture, ed. A. Stefferud, pp. 295—306, U. S. Govt. Printing Office, Washington, 1961.

20. Bray R. H., *Better Crops with Plant Food*, 45(3), 18—19, 25—27, 1961.
21. Brim C. A., Johnson H. W., Bowen H. D., *Crops and Soils*, 8(3), 18, 21, 1955.
22. Brown B. A., Munsell R. I., Holt R. F., King A. V., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 20, 518—522, 1956.
23. Brown D. M., *Agron. J.*, 52, 493—496, 1960.
24. Brown D. M., Chapman L. J., *Agron. J.*, 53, 306—308, 1961.
25. Brown D. M., Owen C. W., *Soybean Dig.*, 21(7), 14—16, 1961.
26. Browning G. M., *Soybean Dig.*, 9(11), 58—61, 1949.
27. Browning G. M., Russel M. B., Johnston J. R., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 7, 108—113, 1943.
28. Bureau M. F., Mederski H. J., Evans C. E., *Agron. J.*, 45, 150—154, 1953.
29. Burlison W. L., Van Doren C. A., Hackleman J. C., *Illinois Univ. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 462, 1940.
30. Calland J. W., *Soybean Dig.*, 9(7), 15—18, 1949.
31. Carlyle R. E., *Soybean Dig.*, 11(11), 59—62, 1951.
32. Cartter J. L., *Soybean Dig.*, 18(7), 12—14, 1958.
33. Cartter J. L., Hopper T. H., *U. S. Dert. Agr. Tech. Bull.*, 787, 1942.
34. Caviness C. E., *Arkansas Farm Research*, 10(4), 12, 1961.
35. Caviness C. E., Smith P. E., *Arkansas Univ. (Fayetteville) Agr. Expt. Sta. Rept. Ser.*, 88, 1959.
36. Caviness C. E., Taylor M., *Arkansas Farm Research*, 9(3), 2, 1960.
37. Chamberlain D. W., Koehler B., *Illinois Univ. Coll. Agr. Circ.*, 676, 1959.
38. Chamberlain D. W., McAlister D. F., *Phytopathology*, 44, 4—6, 1954.
39. Clark F. E., *J. Soil and Water Conserv.*, 11, 239, 1956.
40. Clark F. E., *Soybean Dig.*, 17(8), 8—9, 1957.
41. Colbry V. L., Swofford T. F., Moore R. P., *Seeds the Yearbook of Agriculture*, ed. A. Stefferud, pp. 433—443, U. S. Govt. Printing Office, Washington, 1961.
42. Collins E. R., Nelson W. L., Hartwig E. E., *N. Carolina State Coll. Agr. Expt. Circ.*, 295, 1947.
43. Cook R. L., McColly H. F., Robertson L. S., Hansen C. M., *Michigan State Univ. Expt. Bull.*, 352, 1958.
44. Cowan J. C., Witham W. C., *Soybean Dig.*, 19(12), 14—15, 1959.
45. Delouche J. C., *Proc. Assoc. Offic. Seed Analysts*, 43, 117—126, 1953.
46. Desjardins P. R., Latterell R. L., Mitchell J. E., *Phytopathology*, 44, 86, 1954.
47. Dies E. J., *Soybeans, Gold from the Soil*, Macmillan, New York, 1943.
48. Doorenbos J., Wellensiek S. J., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 10, 147—184, 1959.
49. Downs R. J., *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals*, ed. R. B. Withrow, Publ. No. 55, pp. 129—135, Am. Assoc. Advance. Sci., Washington, 1959.
50. Dropkin B. H., *Phytopathology*, 49, 18—23, 1959.
51. Dunleavy J. M., *Phytopathology*, 52 (Abstr.), 8, 1962.

52. Epps J. M., Chambers A. Y., *Crops and Soils*, 15(1), 18, 1962.
53. Erdman L. W., *Soybean Dig.*, 9(11), 62—64, 1949.
54. Erdman L. W., Johnson H. W., Clark F., *Agron. J.*, 49, 267—271, 1957.
55. Evans H. J., *Soil Sci.*, 81, 199—208, 1956.
56. Everson L. E., *Soybean Dig.*, 17(5), 18, 1957.
57. Feaster C. V., *Missouri Univ. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 514, 1948.
58. Ferris V. R., Bernard R. L., *Plant Disease Repr.*, 42(6), 798—801, 1958.
59. Ferris V. R., Bernard R. L., *Plant Disease Repr.*, 46(3), 181—184, 1962.
60. Fukui J., Ito R., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 20, 45—48, 1951.
61. Fukui J., Ito R., *Crop Sci. Soc. Japan Proc.*, 20, 271—273, 1952.
62. Fukui J., Yarimizu H., Uchiyama Y., *J. Kanto-Tosan Agr. Expt. Sta.*, 5, 28—32, 1954.
63. Fullilove H. M., Reid J. T., *Georgia Agr. Expt. Stas. Mimeo. Ser. (N. S.)*, 77, 1959.
64. Garner W. W., Allard H. A., *J. Agr. Research*, 18, 553—606, 1920.
65. Garner W. W., Allard H. A., *J. Agr. Research*, 41, 719—735, 1930.
66. Geeseman G. E., *Agron. J.*, 42, 608—613, 1950.
67. Grabe D. F., Dunleavy J. M., *Phytopathology*, 49, 791—793, 1959.
68. Graham J. H., *Phytopathology (Abstr.)*, 41, 14, 1951.
69. Gray J., *Soybean Dig.*, 199(9), 16—18, 1959.
70. Green D. E., *Agron. Abstr.*, p. 72, 1961.
71. Grissom P., Williamson E. B., Wooten O. B., Fulgham F. E., Raney W. A., *Mississippi State Coll. Agr. Expt. Sta. Inform. Sheet.*, 507, 1955.
72. Hamner K. C., *Botan. Gaz.*, 99, 615—629, 1938.
73. Hamner K. C., *Ann. Rev. Biochem.*, 13, 575—590, 1944.
74. Hardy G. W., *Soybean Dig.*, 19(8), 18, 1959.
75. Hartwig E. E., *U. S. Dept. Agr. Circ.*, 943, 1954.
76. Hartwig E. E., *Soybean Dig.*, 17(5), 13—16, 1957.
77. Hartwig E. E., *Soybean Dig.*, 19(10), 20—21, 1959.
78. Hartwig E. E., Johnson H. W., *Agron. J.*, 45, 22—23, 1953.
- 23, 1953
79. Hartwig E. E., Lehman S. G., *Agron. J.*, 43, 226—229, 1951.
80. Hartwig E. E., Wooten O. B., *Soybean Dig.*, 17(6), 18, 1957.
81. Haynes J. L., Johnson W. H., Stringfield G. H., *Agron. J.*, 51, 640—642, 1959.
82. Heitshu D. C., *Soybean Dig.*, 16(11), 50—52, 1956.
83. Hildebrand A. A., *Can. J. Botany*, 37, 927—957, 1959.
84. Hobbs J. A., Herring R. B., Peaslee D. E., Harris W. W., Fairbanks G. E., *Agron. J.*, 53, 313—316, 1961.
85. Holdeman Q. L., *Plant Disease Repr.*, 39(1), 5—8, 1955.
86. Holman L. E., *Crops And Soils*, 4(1), 9—13, 1951.
87. Holman L. E., *U. S. Dept. Agr. Marketion Research Rept.*, 178, 1960.

88. Holman L. E., Carter D. G., *Illinois Univ. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 553, 1952.
89. Howell R. W., *Plant Physiol.*, 29, 477—483, 1954.
90. Howell R. W., *Soybean Dig.*, 16(10), 14—17, 1956.
91. Howell R. W., *Advances in Agron.*, 12, 265—310, 1960.
92. Howell R. W., *Soybean Dig.*, 22(1), 16—18, 1961.
93. Howell R. W., Bernard R. L., *Crop. Sci.*, 1, 311—313, 1961.
94. Howell R. W., Cartter J. L., *Agron. J.*, 45, 526—528, 1953.
95. Howell R. W., Cartter J. L., *Agron. J.*, 50, 664—667, 1958.
96. Howell R. W., Collins F. I., *Agron. J.*, 49, 593—597, 1957.
97. Howell R. W., Collins F. I., Sedgwick V. E., *Agron. J.*, 51, 677—679, 1959.
98. Howell R. W., Wargel C. J., Brim C. A., Hartwig E. E., Lambert J. W., Thompson J. R., Stefansson B. R., Park J. K., Seigler W. E., Webb B. K., *Agron. J.*, 52, 144—146, 1960.
99. Humphrey L. M., *Soybean Dig.*, 18(10), 22, 1958.
100. Ichinohe M., *Plant Disease Repr.*, 260 (Suppl.), 239—248, 1959.
101. Ichinohe S., Asai K., *Hokkaido Natl. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 71, 69—79, 1956.
102. Johnson H. W., Bernard R. L., 1963 (This volume).
103. Johnson H. W., Hollowell E. A., *J. Agr. Research*, 51, 371—381, 1935.
104. Johnson H. W., Chamberlain D. W., Lehman S. C., *U. S. Dert. Agr. Circ.*, 931, 1954.
105. Johnson H. W., Borthwick H. A., Leffel R. C., *Botan. Gaz.*, 122, 77—95, 1960.
106. Jones J. P., *Phytopathology*, 51, 206, 1961.
107. Jones J. P., *Phytopathology*, 51, 305—308, 1961.
108. Kamprath E. J., *Crops and Soils*, 10(8), 18—19, 1958.
109. Kamprath E. J., Nelson W. L., Fitts J. W., *Agron. J.*, 49, 289—293, 1957.
110. Kendrick J. B., Gardner M. W., *Phytopathology*, 11, 340—342, 1921.
111. Key J. L., Kurtz L. T., *Agron. J.*, 52, 300, 1960.
112. Klemme A. W., *Soybean Dig.*, 9(7), 22—23, 1949.
113. Knake E. L., Slife F. W., Scott W. O., *Soybean Dig.*, 21(6), 14, 1961.
114. Kromer G. W., *Fats and Oils Situation FOS-208*, 24—36. Economic Research Service, U. S. Dept. Agr., 1961.
115. Lang A., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 3, 265—306, 1952.
116. Leffel R. C., *Maryland Univ. Agr. Expt. Bull.*, A-117, 1961.
117. Lehman S. G., *J. Agr. Research*, 36, 811—833, 1928.
118. Lehman S. G., *Phytopathology*, 48, 83—86, 1958.
119. Lehman W. F., Lambert J., *Agron. J.*, 52, 84—86, 1960.
120. Leopold A. C., *Quart. Rev. Biol.*, 26, 247—263, 1951.
- 1955.
121. Liverman J. L., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 6, 177—210, 1955.
122. Lovely W. G., Weber, C. R., Staniforth D. W., *Agron. J.*, 50, 621—625, 1958.
123. Lynch D. L., Sears O. H., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 16, 214—216, 1952.
124. McAlister J. T., *Soybean Dig.*, 18(8), 14—15, 1958.

125. McCollum R. E., *Agron. Abstr.*, p. 21, 1960.
126. McWhorter C. G., Sheets T. J., Holstun J. T., Jr., *Agr. Research (U. S.)*, 10(3), 10, 1961.
127. Means U. M., Johnson H. W., Erdman L. W., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 25, 105—108, 1961.
128. Mederski H. J., Jones J. B., *Crops and Soils*, 13(8), 23, 1961.
129. Mederski H. J., Hoff D. J., Wilson J. H., *Agron. J.*, 52, 667, 1960.
130. Miller F. J., Pesek J. T., Hanway J. J., *Soybean Dig.*, 21(5), 6—8, 1961a.
131. Miller R. J., Pesek J. T., Hanway J. J., *Agron. J.*, 53, 393—396, 1961b.
132. Mooers C. A., *Tennessee Univ. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 82, 1908.
133. Moore R. P., *Soybean Dig.*, 17(4), 14—16, 1957.
134. Morse W. J., *U. S. Dept. Agr. Farmers Bull.*, 1520, 1927.
135. Morse W. J., *Soybeans and Soybean Products*, ed. K. S. Markley, vol. I, 135—156 Interscience, New York, 1950.
136. Morse W. J., Cartter J. L., Williams L. F., *U. S. Dept. Agr. Farmers Bull.*, 1520, 1949.
137. Morse W. J., Cartter J. L., Hartwig E. E., *U. S. Dept. Agr. Farmers Bull.*, 2024, 1950.
138. Murneek A. E., Whyte R. O. Vernalization and Photoperiodism, *Chronica Botanica*, Waltham, Massachusetts, 1948.
139. Nagata T., *Sci. Repts. Hyogo Univ. Agr. Ser. Agr.*, 4(2), 71—122, 1960.
140. Nelson L. E., *Soil Sci.*, 82, 271—274, 1956.
141. Nelson W. L., *N. Carolina State Coll. Agr. Expt. Sta. Research and Farming 4 Progr.*, 3, 4—5, 9, 1946.
142. Nelson W. L., Burkhardt L., Colwell W. E., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 10, 224—229, 1945.
143. Odell R. T., *Illinois Agr. Expt. Sta. Illinois Research*, 1(4), 3—4, 1959.
144. Ohlrogge A. J., *Soybean Dig.*, 10(4), 14—16, 1950.
145. Ohlrogge A. J., *Soybean Dig.*, 11(5), 17, 1951.
146. Ohlrogge A. J., *Advances in Agron.*, 12, 229—263, 1960.
147. Osler R. D., Cartter J. L., *Agron. J.*, 46, 267—269, 1954.
148. Park J. K., Webb B. K., *S. Carolina Agr. Expt. Sta. Circ.*, 123, 1959.
149. Parker M. B., Harris H. B., *Agron. J.*, 54, 480—483, 1962.
150. Parker M. W., Borthwick H. A., *Botan. Gaz.*, 104, 612—619, 1943.
151. Parker M. W., Borthwick H. A., *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1, 43—58, 1950.
152. Parks C. L., Foy C. D., Maples R., Keogh J. L., *Soybean Dig.*, 19(10), 25, 1959.
153. Pearson R. W., *Agron. J.*, 50, 356—362, 1958.
154. Pendleton J. W., Bernard R. L., Hadley H. H., *Illinois Agr. Expt. Sta., Illinois Research*, 2(1), 3—4, 1960.
155. Peters D. B., Johnson L. C., *Agron. J.*, 52, 687—689, 1960.
156. Piper C. V., Morse W. J., *The soybean*, McGraw-Hill, New York, 1923.
157. Pond G. A., *Soybean Dig.*, 10(6), 22—23, 30, 1950.
158. Probst A. H., *J. Am. Soc. Agron.*, 37, 549—554, 1945.

159. Probst A. H., Athow K. L., *Phytopathology*, 48, 414—416, 1958.
160. Probst A. H., Luetkemeier O. W., *Soybean Dig.*, 19(5), 6, 1959.
161. Reeve E., Shive J. W., *Soil Sci.*, 57, 1—14, 1944.
162. Reid P. H., York E. T., Jr., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 19, 481—483, 1955.
163. Reid P. H., Kamprath E. J., Evans H. J., *Soybean Dig.*, 20(7), 18, 1960.
164. Reuther W., *Soil the Yearbook of Agriculture*, ed. A. Stefferud, 128—135, U. S. Govt. Printing Office, Washington, D. C., 1957.
165. Robinson R. C., Dunham R. S., *Agron. J.*, 48, 493—495, 1956.
166. Ross J. P., *Phytopathology*, 52, 815—818, 1962.
167. Ross J. P., Brim C. A., *Plant Disease Repr.*, 41(11), 923—924, 1957.
168. Rouse R. D., *Alabama Agr. Expt. Sta. Circ.*, 138, 1961.
169. Runge E. C. A., Odell R. T., *Agron. J.*, 52, 245—247, 1960.
170. Russell D. A., *Soil the Yearbook of Agriculture*, ed. A. Stefferud, 121—128, U. S. Govt. Printing Office, Washington, D. C., 1957.
171. Schmid A. R., Caldwell A. C., Briggs R. A., *Agron. J.*, 51, 160—162, 1959.
172. Schwab G. O., Shrader W. D., Nixon P. R., Shaw R. H., *Iowa State Univ. Agr. and Home Econ. Expt. Sta. Research Bull.*, 458, 1958.
173. Sears O. H., *Illinois Univ. Agr. Expt. Sta. Bull.*, 456, 1939.
174. Seatz L. F., Jurinak J. J., *Soil the Yearbook of Agriculture*, ed. A. Stefferud, 115—121, U. S. Govt. Printing Office, Washington, D. C., 1957.
175. Shaw W. C., *Soybean Dig.*, 21(6), 6—9, 1961.
176. Sherf A. F., *Proc. Assoc. Offic. Seed Analysts*, 43, 127—130, 1953.
177. Sjogren J. W., *Virginia Agr. Expt. Sta. Bull.*, 319, 1939.
178. Slife F. W., *Soybean Dig.*, 13(11), 29—30, 1953.
179. Smith A. G., Hope C. E., *N. Carolina Dept. Agr.*, 41(5), or whole No. 267, 1—30, 1920.
180. Smith P. E., *Arkansas Farm Research*, 4(2), 1956.
181. Smith P. E., *Soybean Dig.*, 19(7), 21, 1959.
182. Smith P. R., *Soybean Dig.*, 16(5), 15, 1956.
183. Smith R. L., *Soil and Crop Sci. Soc. Florida Proc.*, 19, 226—231, 1959.
184. Smith T. J., Camper H. M., Carter M. T., Jones G. D., Alexander M. W., *Virginia Agr. Expt. Sta. Bull.*, 526, 1961.
185. Somerhalder B. R., Schleusener P. E., *Nebraska Univ. Agr. Expt. Sta. Quart. Spring 1960*, QR-5, 1960.
186. Sprague H. B., *Agron. J.*, 50, 363—365, 1958.
187. Stout P. R., Johnson C. M., *Soil the Yearbook of Agriculture*, ed. A. Stefferud, 139—150, U. S. Govt. Printing Office, Washington, D. C., 1957.
188. Strickling E., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 15, 30—34, 1950.
189. Suhovecky A. J., Schmitthenner A. F., *Ohio Agr. Expt. Sta. Ohio Farm and Home Research*, vol. 40, No. 296, 1955.
190. Swanson A. F., *Agron. J.*, 43, 397—400, 1951.
191. Torrie J. H., Briggs G. M., *Agron. J.*, 47, 210—212, 1955.

192. Toth S. J., Romney E. M., *Soil Sci.*, 78, 295—303, 1954.
193. Truog E., Soils and Men the Yearbook of Agriculture, ed. G. Hambidge, 563—580, U. S. Govt. Printing Office Washington, D. C., 1938.
194. van Schaik P. H., Probst A. H., *Agron. J.*, 51, 510—511, 1959.
195. Viets F. G., Jr., Boawn L. C., Crawford C. I., *Soil Sci.*, 78, 305—316, 1954.
196. Viljoen N. J., *Union S. Africa Dept. Agr. Forestry Sci. Bull.*, 169, 1937.
197. Wallace A., *Soil Sci.*, 83, 407—411, 1957.
198. Washburn W. F., *N. Dakota Agr. Expt. Sta. Bull.*, 118, 1916.
199. Webb J. R., Ohlrogge A. J., Barber S. A., *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 18, 458—462, 1954.
200. Weiss M. G., *Genetics*, 28, 253—268, 1943.
201. Weiss M. G., *Advances in Agron.*, 1, 77—157, 1949.
202. Weiss M. G., Weber C. R., Williams L. F., Probst A. H., *U. S. Dept. Agr. Tech. Bull.*, 1017, 1950.
203. Welch C. D., Nelson W. L., *Agron. J.*, 42, 9—13, 1950.
204. Weldon M. D., Chesnin L., *Soybean Dig.*, 19(8), 25, 1959.
205. Whitt D. M., *Soybean Dig.*, 14(9), 10—11, 1954.
206. Whitt D. M., van Bavel C. H. M., Water the Yearbook of Agriculture, ed. A. Stefferud, 376—381, U. S. Govt. Printing Office, Washington, D. C., 1955.
207. Willard C. J., *Soybean Dig.*, 12(6), 12—13, 1952.
208. Williams L. F., *Soybeans and Soybean Products*, ed. K. S. Markley, vol. I, 111—134, Interscience, New York, 1950.
209. Williams L. F., Lynch D. L., *Agron. J.*, 46, 28—29, 1954.

## СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                    |     |
|--------------------------------------------------------------------|-----|
| Предисловие к русскому изданию . . . . .                           | 5   |
| Предисловие к английскому изданию . . . . .                        | 10  |
| Генетика и селекция сои . . . . .                                  | 11  |
| Введение . . . . .                                                 | 11  |
| Систематика . . . . .                                              | 12  |
| Происхождение и распространение сои . . . . .                      | 13  |
| Размножение . . . . .                                              | 14  |
| Цветок . . . . .                                                   | 14  |
| Цветение и образование семян . . . . .                             | 14  |
| Скрещивание . . . . .                                              | 15  |
| Генетика качественных признаков . . . . .                          | 19  |
| Пигменты . . . . .                                                 | 23  |
| Характерные особенности растения . . . . .                         | 28  |
| Устойчивость к болезням . . . . .                                  | 33  |
| Физиологические особенности . . . . .                              | 34  |
| Нарушения . . . . .                                                | 34  |
| Сцепление генов . . . . .                                          | 35  |
| Генетика количественных признаков . . . . .                        | 36  |
| Сцепление генов, обуславливающих количественные признаки . . . . . | 36  |
| Типы генетической изменчивости . . . . .                           | 39  |
| Наследуемость признаков . . . . .                                  | 46  |
| Корреляция между признаками . . . . .                              | 54  |
| Индексы отбора . . . . .                                           | 63  |
| Различные характерные признаки . . . . .                           | 66  |
| Селекция . . . . .                                                 | 71  |
| Общие задачи . . . . .                                             | 71  |
| Испытание селекционного материала . . . . .                        | 72  |
| Группы созревания . . . . .                                        | 72  |
| Методы селекции . . . . .                                          | 77  |
| Межвидовые гибриды . . . . .                                       | 82  |
| Индуктирование мутаций . . . . .                                   | 85  |
| Общие вопросы селекции сои . . . . .                               | 90  |
| Физиология сои . . . . .                                           | 99  |
| Введение . . . . .                                                 | 99  |
| Прорастание семян . . . . .                                        | 99  |
| Влияние условий среды на прорастание . . . . .                     | 100 |
| Процесс прорастания и метаболизм . . . . .                         | 102 |
| Рост корней и образование клубеньков . . . . .                     | 104 |
| Влияние условий среды на рост корней . . . . .                     | 105 |
| Образование клубеньков и фиксация азота . . . . .                  | 110 |
| Особенности роста . . . . .                                        | 117 |
| Влияние условий среды на рост растений сои . . . . .               | 118 |

|                                                                                                    |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Процесс роста и метаболизм . . . . .                                                               | 123 |
| Химический состав растений . . . . .                                                               | 129 |
| Цветение . . . . .                                                                                 | 130 |
| Влияние продолжительности дня на цветение . . . . .                                                | 130 |
| Цветение и метаболизм . . . . .                                                                    | 133 |
| Другие стороны процесса цветения . . . . .                                                         | 137 |
| Сортовые различия в цветении . . . . .                                                             | 138 |
| Образование бобов и семян . . . . .                                                                | 139 |
| Влияние условий среды на урожай . . . . .                                                          | 141 |
| Химический состав семян сои . . . . .                                                              | 145 |
| Заключение . . . . .                                                                               | 152 |
| Минеральное питание сои . . . . .                                                                  | 165 |
| Введение . . . . .                                                                                 | 165 |
| Ростовой анализ . . . . .                                                                          | 166 |
| Азот . . . . .                                                                                     | 167 |
| Содержание азота в растении . . . . .                                                              | 167 |
| Скорость поглощения . . . . .                                                                      | 169 |
| Перераспределение азота в растении . . . . .                                                       | 170 |
| Удобрение (подкормка) . . . . .                                                                    | 171 |
| Фосфор . . . . .                                                                                   | 172 |
| Содержание в растении . . . . .                                                                    | 172 |
| Скорость поглощения . . . . .                                                                      | 176 |
| Перемещение фосфора . . . . .                                                                      | 177 |
| Удобрение (подкормка) . . . . .                                                                    | 177 |
| Калий . . . . .                                                                                    | 180 |
| Содержание в растении . . . . .                                                                    | 180 |
| Скорость поглощения . . . . .                                                                      | 183 |
| Перемещение калия . . . . .                                                                        | 183 |
| Удобрение (подкормка) . . . . .                                                                    | 184 |
| Кальций . . . . .                                                                                  | 185 |
| Содержание кальция в растении . . . . .                                                            | 185 |
| Скорость поглощения кальция, его перераспределение и<br>кальциевое удобрение (подкормка) . . . . . | 187 |
| Магний . . . . .                                                                                   | 188 |
| Содержание магния в растении . . . . .                                                             | 188 |
| Скорость поглощения магния, его перераспределение и маг-<br>ниевое удобрение . . . . .             | 191 |
| Сера . . . . .                                                                                     | 193 |
| Железо . . . . .                                                                                   | 194 |
| Содержание железа в растении . . . . .                                                             | 196 |
| Скорость поглощения железа, его перераспределение и же-<br>лезистое удобрение . . . . .            | 197 |
| Марганец . . . . .                                                                                 | 198 |
| Содержание в растении . . . . .                                                                    | 198 |

|                                                                                       |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Скорость поглощения марганца, его перераспределение и марганцевое удобрение . . . . . | 200 |
| Бор . . . . .                                                                         | 200 |
| Цинк . . . . .                                                                        | 202 |
| Медь и другие элементы . . . . .                                                      | 203 |
| Перспективы минерального питания сои . . . . .                                        | 203 |
| Дополнение . . . . .                                                                  | 207 |
| Агротехника сои . . . . .                                                             | 211 |
| Введение . . . . .                                                                    | 211 |
| Мировое производство . . . . .                                                        | 211 |
| Общие направления производства сои в США . . . . .                                    | 212 |
| Использование семян сои . . . . .                                                     | 214 |
| Адаптация сои к почве и климату . . . . .                                             | 215 |
| Районы производства сои в США . . . . .                                               | 215 |
| Требования, предъявляемые соей к почве . . . . .                                      | 217 |
| Адаптация сои к определенным климатическим условиям . . . . .                         | 217 |
| Время посева и сортовая адаптация . . . . .                                           | 225 |
| Влияние условий среды на состав семян . . . . .                                       | 231 |
| Способы и техника посева . . . . .                                                    | 232 |
| Предпосевная подготовка почвы . . . . .                                               | 232 |
| Ширина междурядья и норма высева . . . . .                                            | 234 |
| Одновременное возделывание двух культур . . . . .                                     | 237 |
| Специальные способы посева . . . . .                                                  | 238 |
| Типы машин, используемых при возделывании сои . . . . .                               | 239 |
| Типы севооборота и меры борьбы с эрозией почв . . . . .                               | 240 |
| Влияние севооборота на урожай сои . . . . .                                           | 240 |
| Соя как предшественник в севообороте . . . . .                                        | 241 |
| Влияние на сорняки . . . . .                                                          | 242 |
| Остатки гербицидов в почве . . . . .                                                  | 242 |
| Борьба с эрозией почв . . . . .                                                       | 243 |
| Борьба с сорняками . . . . .                                                          | 244 |
| Влияние времени посева на рост растений и борьбу с сорняками . . . . .                | 245 |
| Методы культивации . . . . .                                                          | 246 |
| Химическая борьба с сорняками . . . . .                                               | 246 |
| <u>Качество семян и их обработка . . . . .</u>                                        | 248 |
| Факторы, ухудшающие качество семян и их всхожесть . . . . .                           | 248 |
| Обработка семян . . . . .                                                             | 249 |
| Потребности в питательных веществах . . . . .                                         | 249 |
| Потребность растений сои в азоте и образование клубеньков . . . . .                   | 250 |
| Известкование почвы и величина pH . . . . .                                           | 253 |
| Фосфор . . . . .                                                                      | 255 |
| Калий . . . . .                                                                       | 257 |

|                                                                       |     |
|-----------------------------------------------------------------------|-----|
| Микроэлементы . . . . .                                               | 259 |
| Приемы и правила внесения удобрений . . . . .                         | 262 |
| Потребность в воде и водный обмен . . . . .                           | 263 |
| Потребность в воде в связи с ростом и развитием растения              | 263 |
| Организация оросительных работ и система обработки<br>почвы . . . . . | 264 |
| Химические регуляторы роста растений . . . . .                        | 266 |
| Болезни . . . . .                                                     | 267 |
| Болезни листа . . . . .                                               | 267 |
| Болезни корней и стеблей . . . . .                                    | 271 |
| Болезни семян . . . . .                                               | 273 |
| Насекомые и паутинные клещи . . . . .                                 | 274 |
| Вредители листьев . . . . .                                           | 274 |
| Вредители надземной части стебля . . . . .                            | 277 |
| Вредители бобов . . . . .                                             | 278 |
| Вредители корней . . . . .                                            | 278 |
| Нематоды . . . . .                                                    | 279 |
| Корневые галловые нематоды . . . . .                                  | 279 |
| Нематоды, вызывающие образование кисты . . . . .                      | 280 |
| Прочие нематоды . . . . .                                             | 280 |
| Уборка урожая . . . . .                                               | 281 |
| Способы уборки . . . . .                                              | 282 |
| Хранение семян . . . . .                                              | 284 |
| Обсуждение . . . . .                                                  | 285 |

СОЯ. Перевод с англ. канд. биол. наук Селивановой К. М. Под ред. и с после-  
слов. д-ра с.-х. наук проф. Епкена В. Б. М., «Колос», 1970.  
296 с. с илл.

УДК 633.34+633.853.52+635.655

Редактор В. Позднякова  
Художник В. Прохоров  
Художественный редактор С. Томилин  
Технический редактор Н. Копнина  
Корректор А. Швецова

Сдано в набор 5/1 1970 г. Подписано к печати 18/V 1970 г. Формат 84×108<sup>1/32</sup>.  
Бумага тип. № 1. Печ. л. 9,25 (15,54). Уч-изд. л. 16,69. Изд. № 103. Т. п. 1969 г.  
№ 297. Заказ № 685. Цена 1 р. 30 к.

Издательство «Колос», Москва, К-31, ул. Дзержинского, д. 1/19.

Белоцерковская книжная типография Комитета по печати при Совете Мини-  
стров СССР, ул. К. Маркса, 4.

1 р. 30 к.